



УЧЕБНИК

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКО- ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ



УЧЕБНИКИ И УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ
ДЛЯ СТУДЕНТОВ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКО— ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Под редакцией проф. А. Н. ГОЛИКОВА

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

3-е ИЗДАНИЕ, ИСПРАВЛЕННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ



Москва
ВО • Агропромиздат •
1991

ББК 45.2

Ф50

УДК 636:612(075.8)

Редактор *М. Н. Курзина*

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

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

ISBN 5—10—001154—8

В книге рассмотрены функции систем организма: крови, кровообращения, дыхания, пищеварения и выделения, центральной нервной системы. Дана физиология обмена веществ и энергии, желез внутренней секреции, кожи, органов размножения, лактации. В отличие от второго издания (вышло в 1980 г.) разделы учебника значительно переработаны, особенно по высшей нервной деятельности и поведению, а также адаптации животных в условиях промышленных технологий.

Для студентов вузов по специальности «Ветеринария».

Ф 3705010000—172
035(01)—91 264—91

ББК 45.2

ISBN 5—10—001154—8

ВЕТЕРИНАРИЯ

© Издательство «Колос», 1980
© ВО «Агропромиздат», 1991,
с изменениями

ВВЕДЕНИЕ

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

Нормальная физиология служит важнейшей научной основой большинства ветеринарных и зоотехнических дисциплин: патологической физиологии, фармакологии, диагностики и терапии, хирургии, акушерства и искусственного осеменения, кормления и разведения животных. Выясняя закономерности, лежащие в основе физиологических процессов, зная функции органов и систем организма во взаимодействии с окружающей средой, можно повышать продуктивность животных (молочную, мясную, яичную, шерстную и др.) и успешно проводить ветеринарные и зоотехнические мероприятия.

Физиология тесно связана с такими морфологическими науками, как анатомия и гистология. Понять работу любого органа можно, лишь зная его строение, ибо функция и форма связаны неразрывно. Эта связь является следствием длительной эволюции — с изменением формы в процессе приспособления неизбежно изменялась и структура.

Используя животных, человек вы-

работал у них нужные для себя качества, что, естественно, в различной степени сказалось на развитии отдельных органов. Например, современная молочная высокоудойная корова должна поедать большое количество корма, чтобы обеспечить высокую продукцию молока, а это сказывается на работе ее органов пищеварения. Повышенная нагрузка на пищеварительный тракт отражается на работе органов дыхания и кровообращения. У скаковой лошади работа всего организма направлена на то, чтобы обеспечить максимальную быстроту движения. Дыхание и кровообращение у нее под влиянием отбора и тренинга претерпевают изменения, необходимые для выполнения именно этой работы. Обмен веществ и функции различных систем организма свиньи также имеют особенности, обеспечивающие накопление мяса и сала. Следовательно, физиология изучает не только общие закономерности разнообразных функций организма, но и качественные различия их у животных разных видов. Но невозможно выявлять взаимосвязь функций органов и систем в отрыве от среды, в которой живет организм и которая постоянно на него влияет. Таким образом, нормальная физиология изучает и факторы внешней среды, действующие на организм. В организме все время происходят изменения: он растет, развивается и, наконец, стареет. При этом меняются некоторые функции и скорость тече-

ния жизненных процессов. Данные вопросы также изучает физиология.

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

Физиология имеет большое значение в формировании диалектико-материалистического мировоззрения.

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

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

рошо известен его опыт с двумя баранами и волком. Баранов содержали и кормили одинаково, но рядом с одним из них был помещен волк; хищник не мог причинить вреда барану, но находился в непосредственной близости от него. Постоянный страх привел к тому, что этот баран плохо ел, все время беспокоился и наконец погиб. Другой же баран, содержащийся в спокойной обстановке, оставался здоровым.

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

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

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

положение об образовании тепла в живом организме. Он первый еще в 1757 г., задолго до Юнга (1802) и Гельмгольца (1855), высказал мысль о «трех материях дна ока», то есть о трех компонентах цветного зрения. В 1748 г. Ломоносов доказал, что воздух является смесью газов. Через 30 лет был выделен чистый кислород, и Лавуазье установил, что дыхание сводится к окислению органических соединений тела кислородом воздуха. Следовательно, еще в XVIII в. появилось представление о дыхании как о процессах окисления и об освобождении энергии (животной теплоты), обусловленной реакциями окисления.

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

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

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

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

Важное значение имели открытия Мальпиги о наличии капилляров в кровеносной системе и русского ученого А. М. Шумлянского (1748—1798) о тонкой структуре почек.

В 30—40-е годы XIX столетия

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

Открытие закона сохранения энергии, клеточной теории (Р. Вихров, 1891—1902) и эволюционное учение послужили основой для развития всех биологических наук в тот период.

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

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

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

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

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

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

В 1862 г. Сеченов открывает явление торможения в центральной нервной системе, имеющее универсальное значение. С этого времени при исследовании деятельности центральной нервной системы начинают изучать процессы торможения, возникающие наряду с возбуждением.

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

И. М. Сеченов сформулировал важное положение, что в основе деятельности головного мозга лежит рефлекторная деятельность и все сознательные и бессознательные акты по своему происхождению есть рефлексы. Он воспитал ряд ученых, среди которых были: В. В. Пашутин (1845—1901), создавший русскую школу патологической физиологии; крупнейший фармаколог Н. П. Кравков (1865—1924); М. Н. Шатерни-

ков (1870—1939), изучавший обмен веществ; А. Ф. Самойлов (1867—1930) — исследователь электрических явлений в живых тканях.

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

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

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

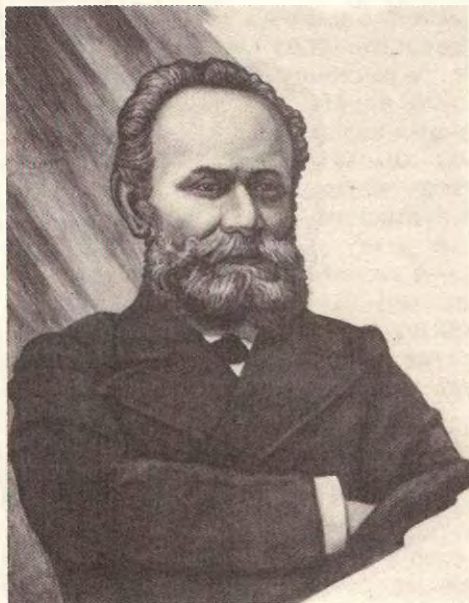
Идеи Сеченова развивал и разрабатывал его последователь, великий русский физиолог, академик Иван Петрович Павлов. С 1878 г. он работал ординатором в физиологической лаборатории при клинике С. П. Боткина, идеи которого о значении нервной системы для нормальной и патологической деятельности организма оказали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



И. М. Сеченов (1829—1905)

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

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



И. П. Павлов (1849—1936)

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

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

На протяжении XIX в. постоянно велась борьба между идеализмом и материализмом. Среди западных физиологов, особенно в Германии, широкое распространение имел физиологический идеализм — направление, развитое немецким физиологом И. Мюллером, который отрицал возможность познания внешнего мира органами чувств. Распространению таких направлений в науке способствовало то, что материализм еще оставался метафизическим и ме-

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

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

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

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

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

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

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

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

Л. А. Орбели вместе с А. Г. Гинцинским и другими сотрудниками работал над развитием павловской идеи о трофическом влиянии нервной системы и создал теорию симпатической иннервации — адаптационно-трофическую теорию.

высших организмов роль скрытых связей в образовании и укреплении условных рефлексов и поведенческих реакций.

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

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

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

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

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

В живом организме постоянно протекают два процесса: ассимиляция и диссимиляция. Эти процессы взаимно противоположны, неразрывно связаны один с другим и существуют одновременно. *Ассимиляция* —

это процесс усвоения веществ, поступающих из внешней среды, в результате которого образуются клетки и межклеточное вещество. *Диссимиляция* — это процесс распада живой материи, в результате которого освобождается энергия живого вещества, необходимая для жизнедеятельности организма. Эти процессы могут быть уравновешены или же один из них может преобладать. Так, в растущем организме преобладают процессы ассимиляции, в ста-

рости же процессы диссимиляции.

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

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

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

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

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

рующих в крови и жидкостях организма; она имеется даже у низших существ. Все органы и ткани в процессе жизнедеятельности вырабатывают специфические вещества, участвующие в регуляции различных функций организма. Некоторые из них образуются во всех тканях (углекислый газ) или во многих тканях (гистамин); другие — в отдельных тканях (ренин, ацетилхолин); ряд активных веществ вырабатывается в желудочно-кишечном тракте (пепсиноген, секретин). Большинство этих веществ оказывают регулирующее влияние на органы и процессы в организме через кровь, то есть гуморальным путем.

Гуморальные связи имеются в растительном и животном мире. Однако животные обладают еще одной важнейшей связью — через нервную систему. Гуморальная система по сравнению с нервной является более медленной (она осуществляется в 200—20 000 раз медленнее) и действует по принципу «всем—всем—всем». Нервная регуляция отличается строгой направленностью. Чем выше животное по филогенетическому развитию, тем в большей степени его функции находятся под контролем нервной регуляции.

Железы внутренней секреции вырабатывают гормоны, которые имеют большое значение для всей жизнедеятельности организма. Инкреты эндокринных желез участвуют в контроле таких важнейших биологических процессов, как рост, дифференцировка, размножение, влияют на все виды обмена веществ и энергии.

Таким образом, в организме существует единый нервно-гуморальный механизм регуляции различных функций. Нервная система координирует как деятельность внутренних систем организма, так и взаимодействие и уравнивание его с окружающей средой. Принцип подчиненности всей жизнедеятельности организма высших животных направляющему влиянию нервной системы

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

Основу работы нервной системы составляет рефлекс, то есть отражение. *Рефлекс* — это ответная реакция организма на раздражение, осуществляемая через центральную нервную систему. Раздражение воспринимается рецепторами, и возникающее возбуждение передается по центростремительным нервным волокнам в *афферентные* нервные центры, отсюда возбуждение передается по моторным нейронам (*эфферентные*), которые проводят возбуждение к рабочим органам — мышцам, железам. Таким путем по рефлекторной дуге осуществляется ответная реакция организма на раздражение. Например, укол в ногу животного вызывает ее отдергивание и двигательную реакцию.

Нервный путь, по которому проходит возбуждение, идущее от рецепторов через центральную нервную систему до различных органов, называется *рефлекторной дугой*, которая имеет обратную связь (рефлекторное кольцо) с центральной нервной системой, сообщающую о результатах действия, регулируя силу и частоту раздражения.

Физиология и биокibernетика. Кибернетика (от греч. *kybernetike* — искусство управления) — наука об управлении автоматизированными процессами. Управление процессами осуществляется с помощью сигналов, несущих определенную информацию. В организме к таким сигналам относятся нервные импульсы, имеющие электрическую природу, а также различные химические вещества, например гормоны. Кибернетика изучает вопросы восприятия, кодирования, переработки и хранения информации с учетом обратной рефлекторной связи. Физиология и биокibernетика взаимно дополняют друг друга. Так, управление уровнем вакуума при машинном доении коров регулируется величиной потока молока и скоростью молокоотдачи, то

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

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

сердца, давший жизнь многим тысячам ранее обреченных людей.

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

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

Глава 1

ФИЗИОЛОГИЯ

СИСТЕМЫ КРОВИ

В систему крови входят: кровь, циркулирующая по сосудам; органы, в которых происходит образование клеток крови и их разрушение (костный мозг, селезенка, печень, лимфатические узлы), и регулирующий нейро-гуморальный аппарат.

Для нормальной деятельности всех органов необходимо постоянное снабжение их кровью. Прекращение кровообращения даже на короткий срок (в мозге всего на несколько минут) вызывает необратимые изменения. Это обусловлено тем, что кровь выполняет в организме важные функции, необходимые для жизни. Основные функции крови следующие.

Трофическая (питательная) функция. Кровь переносит питательные вещества (аминокислоты, моносахариды и др.) от пищеварительного тракта к клеткам организма. Эти вещества нужны клеткам в качестве строительного и энергетического материала, а также для обеспечения их специфической деятельности. Например, через вымя коровы должно пройти 500—550 л крови, чтобы его секреторные клетки образовали 1 л молока.

Экскреторная (выделительная) функция. С помощью крови происходит удаление из клеток организма конечных продуктов обмена веществ, ненужных и даже вредных (аммиак, мочевина, мочевая кислота, креатинин, различные соли и т. д.). Эти вещества с кровью приносятся к органам выделения и далее выделяются из организма.

Респираторная (дыхательная функция). Кровь переносит кислород от легких к тканям, а образующийся в них углекислый газ транспортирует к легким, откуда он удаляется при выдохе. Объем переноса кислорода и углекислого газа кровью зависит от интенсивности обмена веществ в организме.

Защитная функция. В крови имеется очень большое количество лейкоцитов, обладающих способностью поглощать и переваривать микробы и другие инородные тела, поступающие в организм. Эта способность лейкоцитов была открыта русским ученым И. И. Мечниковым (1883 г.) и получила название *фагоцитоза*, а сами клетки были названы

фагоцитами. Как только в организм попадает инородное тело, лейкоциты устремляются к нему, захватывают и переваривают его благодаря наличию мощной системы ферментов. Нередко они погибают в этой борьбе и тогда, скапливаясь в одном месте, образуют гной. Фагоцитарная активность лейкоцитов получила название *клеточного иммунитета*. В жидкой части крови в ответ на поступление в организм инородных веществ появляются особые химические соединения — *антитела*. Если они обезвреживают ядовитые вещества, выделяемые микробами, то их называют *антитоксинами*; если вызывают склеивание микробов и других инородных тел, их называют *агглютининами*. Под влиянием антител может происходить растворение микробов. Такие антитела носят название *лизинов*. Существуют антитела, вызывающие осаждение чужеродных белков, — *преципитины*. Наличие антител в организме обеспечивает его *гуморальный иммунитет*. Такую же роль играет бактерицидная пропердиновая система.

Терморегулирующая функция. В силу своего непрерывного движения и большой теплоемкости кровь способствует распределению тепла по организму и поддержанию определенной температуры тела. Во время работы органа в нем происходит резкое усиление процессов обмена веществ и выделение тепловой энергии. Так, в функционирующей слюнной железе количество тепла увеличивается в 2—3 раза по сравнению с состоянием покоя. Еще больше возрастает образование тепла в мышцах во время их деятельности. Но тепло не задерживается в работающих органах. Оно поглощается кровью и разносится по всему телу. Изменение температуры крови вызывает возбуждение центров регуляции тепла, расположенных в продолговатом мозге и гипоталамусе, что приводит к соответствующему изменению образования и отдачи тепла, в результате чего температура тела поддерживается на постоянном уровне.

Коррелятивная функция. Кровь, постоянно двигаясь в замкнутой системе кровеносных сосудов, обеспечивает связь между различными органами, и организм функционирует

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

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

Кровь, имеющаяся в организме, циркулирует по кровеносным сосудам не вся. В обычных условиях значительная часть ее находится в так называемых депо: в печени до 20 %, в селезенке примерно 16, в коже до 10 % от всего количества крови. Соотношение между циркулирующей и депонированной кровью меняется в зависимости от состояния организма. При физической работе, нервном возбуждении, при кровопотерях часть депонированной крови рефлекторным путем выходит в кровеносные сосуды.

Количество крови различно у животных разного вида, пола, породы, хозяйственного использования. Например, количество крови у спортивных лошадей достигает 14—15 % от массы тела, а у тяжеловозов — 7—8 %. Чем интенсивнее процессы обмена веществ в организме, чем выше потребность в кислороде, тем больше крови у животного.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КРОВИ

Кровь по своему содержанию неоднородна. При отстаивании в пробирке несвернувшейся крови (с добавлением лимоннокислого натрия) она разделяется на два слоя: верхний (60—55 % общего объема) — желтоватая жидкость — плазма, нижний (40—45 % объема) — осадок — форменные элементы крови (толстый слой красного цвета — эритроциты, над ним тонкий беловатый осадок — лейкоциты и кровяные пластинки). Следовательно, кровь состоит из жидкой части (плазмы) и взвешенных в ней форменных элементов.

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

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

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

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

1. Гематологические показатели у взрослых животных

Показатели	Лошади	Крупный рогатый скот	Овцы	Свиньи	Кролики	Птицы	Рыбы	Пушные звери
Объем крови, мл/кг массы	85—100	65—82	70—90	65—80	55—65	90—120	30—45	55—60
Показатель гематокрита, %	39	36	32	42	40	37	39	32
Плотность крови	1,054	1,055	1,046	1,048	1,051	1,052	1,035	1,056
Кислотная емкость (по Неводову), мг%	550	510	520	500	490	410	300	450
Число эритроцитов, млн/мкл	6—9	5—7,5	7,5—12,5	6—7,5	5—7,5	2,5—4,5	1,5—2,5	8,5—11
Число лейкоцитов, тыс/мкл	7—12	6—10	6—11	8—16	5,5—9	20—40	25—50	4—10
Число тромбоцитов, тыс/мкл	350	450	350	210	190	50	—	300
Содержание гемоглобина, г/л	80—140	90—120	70—110	90—110	100—125	80—130	70—120	120—170
Осмотическая устойчивость эритро- цитов, % NaCl	0,54	0,53	0,65	0,64	0,43	0,40	0,28	0,46
СОЭ (по Неводову), мм:								
15	35	0,15	0,2	1,0	0	0,5	0,5	0,5
30	54	0,35	0,4	3,0	0,3	2,0	2,0	0,9
45	58	0,50	0,6	5,0	0,9	3,5	3,0	1,7
60	64	0,70	0,6	8,0	1,5	4,0	4,0	2,5
Лейкоцитарная формула:								
базофилы	0,5	1,0	0,5	0,5	1,0	2,0	1,0	0,5
эозинофилы	4,0	6,5	7,5	2,0	2,0	8,0	—	4,5
палочкоядерные нейтрофилы	4,5	3,0	4,0	4,0	7,0	—	—	5,0
сегментоядерные нейтрофилы	54	28	40	44	36	30	—	43
лимфоциты	34	57	45	45	52	54	94	45
моноциты	3,0	4,5	3,0	4,5	2,0	6,0	5,0	2,0
Скорость свертывания крови, мин	10—12	7—9	4—5	3—4	5—6	2—3	10—15 с*	4—5

* При воздействии кожной слизи.

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

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

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

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

белков в плазме крови развиваются отеки тканей.

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

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

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

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

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

никает реакция $\text{CH}_3\text{CHONCOOH} + \text{NaHCO}_3 = \text{CH}_3\text{CHONCOONa} + \text{H}_2\text{CO}_3$.

Так как угольная кислота слабая, при ее диссоциации образуется очень мало водородных ионов. Кроме того, под действием содержащегося в эритроцитах фермента карбоангидразы, или угольной ангидразы, угольная кислота распадается на углекислый газ и воду. Углекислый газ выделяется с выдыхаемым воздухом, и изменения реакции крови не происходит. В случае поступления в кровь оснований они вступают в реакцию с угольной кислотой, образуя бикарбонаты и воду; реакция вновь остается постоянной. На долю карбонатной системы приходится относительно небольшая часть буферных веществ крови, ее роль в организме значительна, так как с деятельностью этой системы связано выведение углекислого газа легкими, что обеспечивает почти мгновенное восстановление нормальной реакции крови.

Фосфатная буферная система. Эта система образована смесью однозамещенного и двузамещенного фосфорнокислого натрия, или дигидрофосфата и гидрофосфата натрия (NaH_2PO_4 и Na_2HPO_4). Первое соединение слабо диссоциирует и ведет себя как слабая кислота, второе — имеет свойства слабой щелочи. Вследствие небольшой концентрации фосфатов в крови роль этой системы менее значительна.

Белки плазмы крови. Как и всякие белки, они обладают амфотерными свойствами: с кислотами вступают в реакцию как основания, с основаниями — как кислоты, благодаря чему участвуют в поддержании pH на относительно постоянном уровне.

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

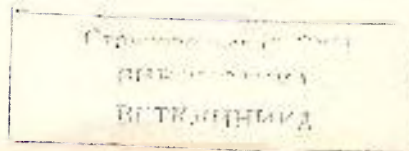
Вследствие того что в ходе обмена веществ образуется больше кислотных продуктов, чем щелочных, опасность сдвига реакции в кислую сторону более вероятна, чем в щелочную. В связи с этим буферные системы крови обеспечивают гораздо большую устойчивость по отношению к поступлению кислот, чем щелочей. Так,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

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

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

Щелочной резерв у лошадей составляет 55—57 см³, у крупного рогатого скота — в среднем 60, у овец — 56 см³ углекислого газа в 100 мл плазмы крови.

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



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

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

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

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

ви содержится 90—92 % воды и 8—10 % сухих веществ. В состав сухих веществ входят белки, глюкоза, липиды (нейтральные жиры, лецитин, холестерин и т. д.), молочная и пировиноградная кислоты, небелковые азотистые вещества (аминокислоты, мочевины, мочевая кислота, креатин, креатинин и т. д.), различные минеральные соли (преобладает хлористый натрий), ферменты, гормоны, витамины, пигменты. В плазме растворены также кислород, углекислый газ и азот.

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

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

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

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

Для разделения белков плазмы применяют метод электрофореза. Имея различный электрический заряд, разные белки движутся в электрическом поле с неодинаковой скоростью. С помощью этого метода удалось разделить глобулины на несколько фракций: α_1 -, α_2 -, β - и γ -глобулины. В глобулиновую фракцию входит фибриноген, имеющий большое значение в свертывании крови.

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

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

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

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

Протеины играют большую роль

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

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

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

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

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

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

ме крови жвачных — 2,2—3,3 ммоль/л (40—60 мг%), животных с однокамерным желудком — 5,54 ммоль/л (100 мг%), в крови кур — 7,2—16,1 ммоль/л (130—290 мг%).

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

ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ

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

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

Эритроцит состоит из тонкой сетчатой стромы, ячейки которой заполнены пигментом гемоглобином, и более плотной оболочки. Последняя образована слоем липидов, заключенным между двумя мономолекулярными слоями белков. Оболочка обладает избирательной проницаемостью. Через нее легко проходят газы, вода, анионы OH^- , Cl^- , HCO_3^- , ионы H^+ , глюкоза, мочевины, однако она не пропускает белки и почти непроницаема для большинства катионов.

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

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

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

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

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

найлены почти все факторы, которые содержатся в тромбоцитах. Кроме того, их форма удобна для прикрепления нитей фибрина, а их поверхность катализирует гемостаз.

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

В организме постоянно в небольших количествах происходит гемолиз при отмирании старых эритроцитов. При этом эритроциты разрушаются в печени, селезенке, красном костном мозге, освободившийся гемоглобин поглощается клетками этих органов, а в плазме циркулирующей крови он отсутствует.

Гемоглобин. Свою основную функцию — перенос газов кровью —

эритроциты выполняют благодаря наличию в них гемоглобина, который представляет сложный белок — хромопротеид, состоящий из белковой части (глобина) и небелковой пигментной группы (гема), соединенных между собой гистиридиновым мостиком. В молекуле гемоглобина четыре гема. Гем построен из четырех пирроловых колец и содержит двухвалентное железо. Он является активной, или так называемой протетической, группой гемоглобина и обладает способностью присоединять и отдавать молекулы кислорода. У всех видов животных гем имеет одинаковое строение, в то время как глобин отличается по аминокислотному составу.

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

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

При действии на гемоглобин сильных окислителей (бертолетовая соль, перманганат калия, нитробензол, анилин, фенацетин и т. д.) железо окисляется и переходит в трехвалентное. При этом гемоглобин превращается в *метгемоглобин* и приобретает коричневую окраску. Являясь продуктом истинного окисле-

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

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

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

можно использовать для обнаружения следов крови.

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

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

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

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

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

$$I = \frac{\text{найденный \% Нб}}{\text{нормальный \% Нб}};$$

$$\frac{\text{найденное количество эритроцитов}}{\text{нормальное количество эритроцитов}}.$$

В норме цветной показатель равен 1. Если он меньше 1, содержание гемоглобина в эритроцитах понижено (гипохромия), если больше 1 — повышено (гиперхромия).

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

ется под влиянием мышечных нагрузок.

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

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

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

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

ского). Причем монетные столбики из эритроцитов крупного диаметра примыкают к медленному пристеночному слою крови, а монетные столбики из эритроцитов малого диаметра несутся в быстром осевом потоке крови. Кроме поступательного движения, эритроциты совершают и вращательные вокруг собственной оси. При заболеваниях происходит нарушение пространственного расположения эритроцитов в сосудах.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Различают два вида лейкоцитозов: физиологический и реактивный. Физиологический, в свою очередь, делят на: 1) пищеварительный (значительное увеличение количества лейкоцитов происходит после приема корма; особенно выражен у лошадей, свиней, собак и кроликов); 2) миогенный (развивается после тяжелой мышечной работы); 3) эмоциональный; 4) при болевых воздействиях; 5) при беременности. Физиологические лейкоцитозы по своей природе являются перераспределительными, то есть лейкоциты в этих случаях вы-

ходят из депо (селезенка, костный мозг, лимфатические узлы). Они характеризуются быстрым развитием, кратковременностью, отсутствием изменений лейкоцитарной формулы.

Реактивные, или истинные, лейкоцитозы бывают при воспалительных процессах, инфекционных заболеваниях. При этом резко усиливается образование белых кровяных телец в органах кроветворения и количество лейкоцитов в крови увеличивается значительно, чем при перераспределительном лейкоцитозе. Но главное отличие заключается в том, что при реактивных лейкоцитозах меняется лейкоцитарная формула: в крови увеличивается количество молодых форм нейтрофилов — миелоцитов, юных, палочкоядерных. По ядерному сдвигу влево оценивают тяжесть заболевания и реактивность организма.

В последнее время лейкопении встречаются чаще, чем раньше. Это объясняется повышением фоновой радиоактивности и другими причинами, связанными с техническим прогрессом. Особенно тяжелые лейкопении, вызванные поражением костного мозга, наблюдают при лучевой болезни. Лейкопению выявляют и при некоторых инфекционных заболеваниях (паратиф телят, чума свиней).

Ф у н к ц и л е й к о ц и т о в. Лейкоциты играют важную роль в защитных и восстановительных процессах организма. Моноциты и нейтрофилы способны к амебоидному движению. Скорость движения последних может достигать до 40 мкм/мин, что равно расстоянию, в 3—4 раза превышающему диаметр этих клеток. Данные виды лейкоцитов проходят через эндотелий капилляров и активно движутся в тканях к месту скопления микробов, инородных частиц или разрушающихся клеток самого организма. Один нейтрофил может захватить до 20—30 бактерий, а моноцит фагоцитирует до 100 микробов. Кроме протеолитических ферментов, эти

формы лейкоцитов выделяют, а также адсорбируют на своей поверхности и переносят вещества, обезвреживающие микробы и чужеродные белки, — антитела.

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

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

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

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

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

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

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

Продолжительность жизни лейкоцитов. Большинство из них живет относительно недолго. При помощи методики меченых атомов установлено, что гранулоциты живут максимум 8—10 дн., чаще значительно меньше — часы и даже минуты. Средняя продолжительность жизни нейтрофилов у

теленка составляет 5 ч. Среди лимфоцитов различают короткоживущие и долгоживущие формы. Первые (В-лимфоциты) живут от нескольких часов до недели, вторые (Т-лимфоциты) могут жить месяцы и даже годы.

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

В 1882 г. русский ученый В. П. Образцов впервые доказал, что тромбоциты — это самостоятельные элементы крови, происходящие из клеток красного костного мозга — мегакариоцитов (диаметр до 140 мкм). Мегакариоцит — клетка с огромным ядром. Долгое время была принята «теория взрыва», согласно которой «зрелый» мегакариоцит как бы взрывается, распадаясь на мелкие частицы — тромбоциты. Причем ядро мегакариоцита тоже распадается, передавая определенный запас вещества наследственности — ДНК — тромбоцитам. Однако тщательные исследования под электронным микроскопом не подтвердили эту гипотезу. Оказалось, что в цитоплазме мегака-

риоцита под управлением его гигантского ядра происходит зачатие и развитие 3—4 тыс. тромбоцитов. Затем мегакариоцит выпускает свои цитоплазматические отростки через стенки кровеносных сосудов. В отростках лежат созревшие кровяные пластинки, они отрываются, поступают в кровоток и начинают выполнять свои функции. Но мегакариоцит не прекращает своего существования. Его ядро наращивает новую цитоплазму, в которой проходит новый цикл зарождения, созревания и «рождения» пластинок. Таким образом, «теорию взрыва» сменила «теория рождения». Каждый мегакариоцит за время своего существования в костном мозге дает 8—10 поколений тромбоцитов. Пластины выбрасываются в кровь из костного мозга в зрелом состоянии с полным набором органелл, но без ядра и ядерного наследственного материала (ДНК). Они существуют, но не развиваются, тратят себя, но не восстанавливаются. В отсутствие ядра в токе крови возможен только синтез за счет запасов веществ и энергии, полученных от мегакариоцита. Вот почему в кровяном русле каждый тромбоцит живет недолго (3—5 сут).

В световом микроскопе кровяные пластинки выглядят как кусочки цитоплазмы с небольшим количеством зернышек внутри. С помощью электронного микроскопа было показано, что за мнимой простотой скрыта своеобразная и сложная организация. Очень сложным оказался и химический состав кровяных пластинок. Они содержат ферменты, адреналин, норадреналин, лизоцим, АТФ, гранулы серотонина и целый ряд других веществ.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

СВЕРТЫВАНИЕ КРОВИ

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

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

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

свертывании. Свертываться способна не только цельная кровь, но и плазма.

Современная теория свертывания крови. В ее основу положена ферментативная теория А. Шмидта (1872 г.). Согласно последним данным, свертывание крови происходит в три фазы. Первая фаза — образование протромбиназы, вторая — образование тромбина, третья — образование фибрина. Кроме этого, выделяют предфазу и послефазу свертывания крови. В предфазу осуществляется так называемый сосудисто-тромбоцитарный, или микроциркуляторный, гемостаз. В послефазу входят два параллельных процесса: ретракция (уплотнение) и фибринолиз (растворение) кровяного сгустка.

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

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

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

вавшийся тромбоцитарный тромб уплотняется в результате сокращения специального белка тромбостенина, содержащегося в тромбоцитах.

Остановка кровотечения при ранении мелких сосудов происходит у животных в течение 4—8 мин. Этот гемостаз в сосудах с низким давлением называется *первичным*. Он обусловлен длительным спазмом сосудов и механической закупоркой их агрегатами тромбоцитов.

Вторичный гемостаз обеспечивает плотное закрытие поврежденных сосудов тромбом. Он предохраняет от возобновления кровотечения из мелких сосудов и служит основным механизмом защиты от кровопотери при повреждении сосудов мышечного типа. При этом происходит обратимая агрегация тромбоцитов и образование сгустка.

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

Схема коагуляционного гемостаза показана на с. 32.

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

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

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

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

Процесс образования *кровяной протромбиназы* начинается с активирования особого вещества плазмы — фактора XII, или *фактора Хагемана*. В циркулирующей крови он находится в неактивном состоянии, что обусловлено наличием в плазме антифактора, препятствующего его активизации. При соприкосновении с шероховатой поверхностью антифактор разрушается, и тогда фактор Хагемана активируется. Шероховатой поверхностью служат обнажающиеся при повреждении кровеносного сосуда волокна коллагена. С активации фактора Хагемана начинается цепная реакция. Фактор XII делает активным фактор XI — *предшественник плазменного тромбопластина* — и образует с ним комплекс, называемый *контактным фактором*. Под влиянием контактного фактора активируется фактор IX — *антигемофильный глобулин В*, который вступает в реакцию с фактором VIII — *антигемофильный глобулин А* — и ионами кальция, образуя *кальциевый комплекс*. Последний оказывает сильное действие на кровяные пластинки. Они склеиваются, набухают и выделяют гранулы, содержащие тромбоцитарный *фактор З*. Контактный фактор, кальциевый комплекс и тромбоцитарный фактор образуют *промежуточный продукт*, который активирует фактор X. Последний фактор на осколках клеточных мембран, тромбоцитов и эритроцитов (кровяной тромбопластин) образует комплекс, соединяясь с фактором V и ионами кальция. Этим завершается образование кровяной протромбиназы. Основным звеном здесь служит активный фактор X.

Вторая фаза. Образовавшаяся протромбиназа адсорбирует неактивный фермент плазмы *протромбин* (фактор II) и на своей по-

верхности превращает его в активный фермент *тромбин*. Протромбин всегда присутствует в циркулирующей крови. Он синтезируется в печени при участии филохинона (витамин К). Для его превращения в тромбин под влиянием протромбиназы необходимы факторы V, X, ионы кальция и факторы тромбоцитов 1 и 2. Вторая фаза — образование тромбина — протекает за 2—5 с.

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

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

рез 2—3 ч после образования сгустка.

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

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

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

что плохо силосованный гниющий медовый клевер содержит токсическое вещество, разрушающее филохинон (витамин К). Это вещество было выделено, изучены его строение, свойства и названо дикумарином. Дикумарин и его синтетические производные (неодикумарин, пелентан и др.) используют в клинике в качестве антикоагулянтов.

Свертывание крови, взятой из кровеносного сосуда, можно предотвратить добавлением к ней следующих веществ: 1) солей (лимоннокислого, щавелевокислого, фтористого, сернокислого или углекислого натрия), которые связывают и удаляют из плазмы ионы кальция; 2) гепарина — препарата, полученного из печени; 3) пептонов, стимулирующих образование гепарина; 4) гирудина — противосвертывающего вещества, выделяемого слюнными железами пиявок.

Коагуляция крови замедляется в сосуде с очень гладкими стенками, например, покрытыми парафином, так как для начала этого процесса необходим контакт с шероховатой поверхностью. На скорость свертывания крови оказывает влияние температура внешней среды. При низкой температуре свертываемость понижается, так как коагуляция крови — ферментативный процесс, а при низкой температуре ферменты малоактивны. Оптимальная температура для свертывания крови 38—40 °С, при которой ферменты наиболее активны. Свертывание крови можно ускорить увеличением контакта с шероховатой поверхностью, например тампонированием (в хирургической практике); применением препарата тромбина; прикладыванием к кровоточащей поверхности кашицы из мышц (они содержат тромбопластические вещества); добавлением желатины, кислот, щелочей.

Противосвертывающая система. Не менее важную роль в организме, чем свертывающая система, играет система противодействия свертыва-

нию крови — противосвертывающая. Она является важным фактором в предупреждении внутрисосудистой коагуляции крови и растворении образовавшихся сгустков. Две системы — свертывающая и антисвертывающая — находятся в организме в постоянной взаимосвязи и взаимодействии.

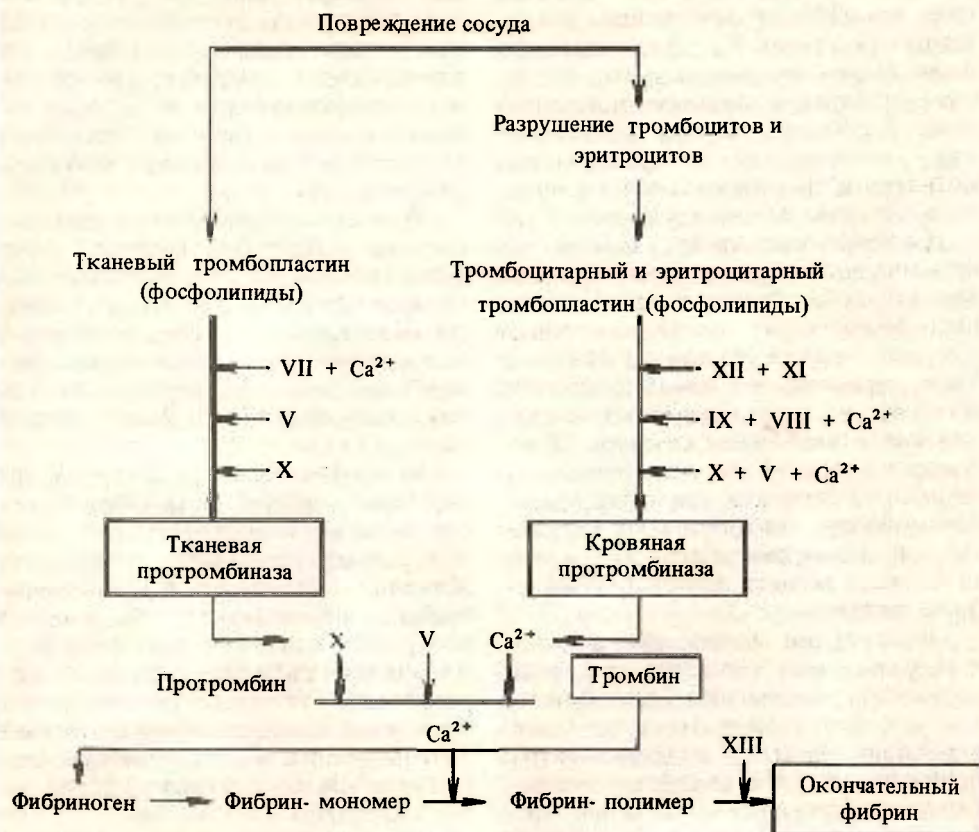
В состав противосвертывающей системы входит ряд веществ: *антипротромбопластин* — плазменный ингибитор фактора Хагемана; *антипротромбопластины*, действие которых направлено против образования тканевой и кровяной протромбиназы (антикефалин, липоидный ингибитор и др.).

К ингибиторам фазы превращения протромбина в тромбин относятся: *гепарин* — антикоагулянт с многообразным действием, тормозит действие образовавшейся протромбиназы, препятствует образованию протромбиназы и угнетает фазу формирования фибрина, постоянно образуется в тучных клетках тканей и базофилах крови, особенно богаты им печень, легкие, мышцы; *антиконвертин* — ингибитор фактора VII; *ингибитор фактора V*.

Антитромбины — вещества, инактивирующие и разрушающие тромбин. Быстрое исчезновение тромбина после завершения свертывания крови обусловлено наличием в крови антитромбинов: *антитромбин I* — фибрин, который адсорбирует на своей поверхности значительное количество образовавшегося тромбина; *антитромбин II* — образует комплекс с гепарином, в его присутствии увеличивается количество тромбина, оседающего на фибрине, препятствует действию тромбина на фибриноген; *антитромбин III* — ускоряет распад тромбина; *антитромбин VI* — блокирует активность тромбина.

Фибринолитическая система. В составе белков плазмы крови найдены вещества, растворяющие образовавшийся фибрин. К ним относится *фибринолизин*, или *плазмин*, находящийся

Схема коагуляционного гемостаза



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

Регуляция свертывания крови.

Постоянное взаимодействие свертывающей и противосвертывающей систем находится под контролем нейро-гуморальных механизмов. Если возникает необходимость в образовании тромба, чтобы прекратить кровотечение, усиливается действие свертывающей системы, и наоборот, ко-

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

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

назы. Адреналин усиливает освобождение тромбопластинов из форменных элементов крови — тромбоцитов и эритроцитов, а также активирует тканевые липазы, усиливающие расщепление жиров и поступление в кровь жирных кислот, обладающих тромбопластической активностью.

Раздражение блуждающего нерва или внутривенное введение ацетилхолина также вызывает выделение из стенок кровеносных сосудов тромбопластинов, и скорость свертывания крови увеличивается. Таким образом, в процессе эволюции сформировалась одна защитно-приспособительная реакция — ускорение свертывания крови. Обычно после прекращения действия раздражителя на организм ускоренное свертывание крови — *гиперкоагулемия* — сменяется замедлением свертывания крови — *гипокоагулемией* — вследствие значительного расходования факторов свертывания. Гипокоагулемия всегда вторична, то есть наступает после гиперкоагулемии.

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

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

ванной крови из печени, селезенки, кожи. Одновременно происходит активация плазменных факторов свертывания крови. Все это создает условия для быстрого образования протромбиназы. Затем включается и гуморальное звено, поддерживающее и продолжающее активирование свертывающей системы. Параллельно с этим снижается активность антисвертывающей системы.

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

ГРУППЫ КРОВИ

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

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

образом, К. Ландштейнер выделил три группы крови. Впоследствии К. Янский открыл IV группу крови, эритроциты которой содержат оба агглютиногена — А и В. В плазме крови было соответственно открыто два агглютинирующих агента — агглютинин α и агглютинин β . В крови каждого человека никогда не встречаются одновременно агглютиноген А с агглютинином α и агглютиноген В с агглютинином β , поэтому в организме агглютинации собственных эритроцитов не происходит.

Реакция агглютинации может произойти при переливании крови от одного человека другому. В прошлом попытки переливания крови нередко вызывали тяжелые заболевания и гибель вследствие агглютинации и последующего гемолиза чужеродных эритроцитов. Агглютинация наступает при взаимодействии одноименных агглютинина и агглютиногена α с А, β с В. Кроме того, для нее необходимо достаточное количество агглютининов. Кровь донора (дающего кровь) переливают реципиенту медленно и в небольших количествах, поэтому в организм реципиента вводится, как правило, небольшое количество агглютининов. Следовательно, при переливании крови агглютинины донора не будут иметь значение, поэтому нужно обращать внимание на его агглютиногены, а у реципиента важно учитывать агглютинины. Людям с первой группой крови можно переливать кровь только первой группы. Кровь же первой группы можно переливать людям всех групп. Поэтому люди с первой группой крови являются универсальными донорами. Нельзя переливать кровь второй группы в третью и наоборот. Кровь четвертой группы можно вводить только четвертой, а она может получать кровь всех четырех групп (универсальный реципиент).

Однако от этих правил в настоящее время отказались и переливают только одногруппную кровь. Одной

из причин отказа от классических правил послужила необходимость массивного переливания крови при ряде хирургических операций. Кроме того, было обнаружено, что переливание крови первой группы людям с другими группами крови в 10—20 % случаев вызывает тяжелые осложнения.

В 1940 г. Ландштейнер и Винер открыли в эритроцитах людей еще один агглютиноген, который получил название *резус-фактора*. Исследователи вводили кровь обезьян (*Macacus rhesus*) кроликам и получали от них сыворотку, содержащую антитела против агглютиногенов макаки. Оказалось, что эта сыворотка дает резко положительную реакцию агглютинации эритроцитов не только макаки, но и большого количества людей (85 %) — резус-положительные, у 15 % обследованных этот антиген не был обнаружен — резус-отрицательные. После переливания резус-положительной крови резус-отрицательному человеку у последнего образуются специфические антитела к резус-антигену. Поэтому повторное введение резус-положительной крови может вызвать у него агглютинацию эритроцитов и тяжелый гемотрансфузионный шок. Особое значение имеет образование резус-антител у резус-отрицательных матерей, вынашивающих резус-положительный плод. При этом резус-фактор плода диффундирует через плаценту в кровь матери и вызывает образование специфических антирезусных веществ. Последние проникают через плаценту в кровь плода и вызывают агглютинацию и гемолиз его эритроцитов. У ребенка развивается тяжелое гемолитическое заболевание, и только полная замена крови может предотвратить смерть новорожденного.

К настоящему времени в эритроцитах человека найдено более 200 различных агглютиногенов, 140 из которых объединены в 20 систем.

Определение групп крови имеет

большое практическое значение, так как дает возможность проводить переливание крови без каких-либо последствий.

Группы крови сельскохозяйственных животных. В эритроцитах сельскохозяйственных животных обнаружено большое количество антигенных факторов. Антигены, обуславливающие группы крови, обозначают заглавными буквами латинского алфавита (А, В, С, ..., Р, К и т. д.) в соответствии с международной номенклатурой. Полное написание формулы группы крови учитывает как антигены (А, В и т. д.), так и антитела (α , β и т. д.). Однако у большинства видов сельскохозяйственных животных при огромном богатстве антигенных факторов в эритроцитах очень мало, часто совсем нет естественных антител в плазме крови. Поэтому о группах крови животных делают заключение только по антигенной характеристике эритроцитов. Разнообразные сочетания антигенов создают десятки и сотни групп крови. Антигены, наследование которых взаимобусловлено, составляют систему групп крови.

Наличие у животных антигенных факторов в эритроцитах определяют по их реакции с соответствующими антителами. Антитела, которые находятся в плазме крови неиммунизированных животных, называют нормальными или естественными. Однако основную массу антигенных факторов у сельскохозяйственных животных определяют с помощью антител, образующихся в плазме крови после предварительной иммунизации животных, то есть введения им эритроцитов того же вида.

Наиболее изучены группы крови крупного рогатого скота и свиней. С помощью иммунных специфических антисывороток у крупного рогатого скота изучены и идентифицированы 100 антигенных факторов, объединенных в 12 систем. Особенно обширна система В, в нее входит 50 антигенных факторов. Количество

известных групп крови в системе В составляет несколько сотен, в системе С — 35, в системе А — 10 и т. д. Для антигенов групп крови крупного рогатого скота не хватило букв алфавита, поэтому стали использовать тот же алфавит с первой буквы, но с надстрочными индексами: А', В', С' и т. д. У свиней обнаружены 50 антигенов, образующих 14 систем. К наиболее простым системам групп крови свиней относят системы В, Y, I, обуславливаемые двумя аллелями (в каждой системе по три группы крови). Более сложны в иммуногенетическом отношении полиаллельные системы АО, Е, Н, К и др. У овец найдено семь систем групп крови; наибольшее количество антигенных факторов в системе В (52), наименьшее в системах А и D. Интересно, что при наличии системы В у животных обнаруживают наиболее низкую активность фермента аденозинтрифосфатазы и наименьшее содержание калия в эритроцитах. У лошадей открыто 10 естественных агглютиногенов, с помощью иммунизации у них удалось получить еще 19 агглютиногенов, а агглютинины в плазме выявляют редко (до 6 %). Агглютиногены лошадей образуют восемь систем групп крови. В системах А, D, Р по четыре группы крови. Система Q — наиболее сложная (восемь групп крови). Системы С, К, Т и U представлены одним антигенным фактором, имеющим два аллеля, обуславливающих две группы крови. У кур найдено 60 антигенных факторов, сгруппированных в 14 систем. В каждой системе известно по одному (системы К, Р), два (системы Н, I, L, N) и более 20 (система В) антигенов, от которых зависит групповая дифференциация этого вида. Все эти данные пока нельзя считать окончательными.

Наибольшее практическое значение анализ групп крови имеет в скотоводстве для установления происхождения животных, особенно при определении происхождения телят в

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

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

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

Для животноводства существенное значение имеет изучение возможных генетических связей групп крови с хозяйственно полезными признаками сельскохозяйственных животных. Например, при наличии в крови крупного рогатого скота системы К регистрируют высокое содержание жира в молоке. Установлена корреляция между группами крови и жизнеспособностью, живой массой и яйценоскостью кур. Осуществляя селекцию под иммуногенетическим контролем, с помощью определения групп крови созданы высокопродуктивные линии кур.

КРОВЕТВОРЕНИЕ И РЕГУЛЯЦИЯ СИСТЕМЫ КРОВИ

Кроветворение, или гемопоэз,— процесс образования, развития и созревания клеток крови. Различают *эритропоэз* — образование эритроцитов, *лейкопоэз* — образование лейкоцитов и *тромбоцитопоэз* — образование тромбоцитов. Кроветворение —

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

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

если общее количество эритроцитов в организме коровы составляет примерно 300 триллионов, а средняя продолжительность их жизни 100 дн., то 3 триллиона должно образовываться и разрушаться каждый день, или около 35 млн за каждую секунду. При разрушении эритроцитов освобождается гемоглобин, который распадается на гем и глобин. От гема отделяется железо. При помощи меченых атомов установлено, что железо сразу используется для образования гемоглобина. Избыток же его вступает в соединение со специфическими белками крови, образуя ферритин и гемосидерин. Последние служат резервом железа и откладываются в печени, селезенке и в меньших количествах в слизистой тонкого кишечника. Транспорт железа из кишечника, где всасывается железо пищи, происходит с помощью белка трансферрина.

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

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

нерва приводит к противоположному эффекту.

При активном пищеварении, мышечной работе, болевых раздражениях, эмоциональном возбуждении количество лейкоцитов в крови возрастает за счет выхода их из лимфоузлов и синусов костного мозга. Такой лейкоцитоз называется *перераспределительным*. Он может быть вызван условнорефлекторным путем, что свидетельствует об участии в этих процессах коры больших полушарий. Экспериментальные и клинические данные показывают, что особое значение в регуляции кроветворения и перераспределения элементов крови имеет гипоталамическая область промежуточного мозга, осуществляющая свое действие через гипофиз и центры вегетативной нервной системы.

На кроветворение оказывают влияние и железы внутренней секреции. Так, оно усиливается соматотропным и аденокортикотропным гормонами передней доли гипофиза, надпочечников, щитовидной железы. Мужские половые гормоны усиливают эритропоэз, а женские половые гормоны (эстрогены) тормозят его. По-видимому, этим отчасти объясняется более высокое количество эритроцитов у самцов, чем у самок.

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

Образование лейкоцитов стимулируется *лейкопоэтинами*, которые появляются у животных после быстрого удаления из крови большого количества лейкоцитов. Среди лейкопоэтинов выделяют *нейтрофило-, базофило-, эозинофило-, моноцито-, и лимфоцитопоэтины*. Стимулирующее влияние на лейкопоэз оказывают продукты распада самих лейкоцитов и тканей, возникающие при их повреждении, нуклеиновые кислоты, микробы и их яды, а также некоторые гормоны. Так, под влиянием гормонов передней доли гипофиза (соматотропного и адренокортикотропного) увеличивается количество нейтрофилов и уменьшается число эозинофилов в крови. Все эти вещества действуют на лейкопоэз не прямо, а за счет лейкопоэтинов.

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

Кроме того, для нормального созревания эритроцитов необходимы витамины (цианкобаламин, пиридоксин, фолиевая кислота). Цианкобаламин (витамин В₁₂), так называемый внешний фактор кроветворения, поступает в организм с кормом. Он всасывается и усваивается только в том случае, если слизистая оболочка пилорической части желудка выделяет особое вещество — так называемый внутренний фактор кроветворения, или фактор Кэсла. При отсутствии этого вещества нарушается всасывание цианкобаламина и образование эритроцитов тормозится. Пиридоксин (витамин В₆) необходим для синтеза гема. Фолиевая кислота, содержащаяся в растительных продуктах, нужна для синтеза нуклеиновых кислот и глобина в ядерных предшественниках эритроцитов. Рибофлавин (витамин В₂) участвует

в процессе формирования липидной стромы эритроцитов, пантотеновая кислота — в синтезе фосфолипидов. Для эритропоэза нужен также витамин С. Он усиливает всасывание железа из кишечника, способствует образованию гема, стимулирует действие фолиевой кислоты.

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

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

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

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

вуют изменениям количества эритроцитов.

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

Контрольные вопросы

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

Глава 2

КРОВООБРАЩЕНИЕ

Система органов кровообращения — сердце, сосуды, капилляры — обеспечивает непрерывное движение (циркуляцию) крови в организме животных. Кровь приводится в движение сердцем, поэтому изучению функций этого органа придается особое значение. Работа сердца интересовала ученых еще в глубокой древности, но понять принцип кровообращения долгое время не удавалось. Одно время считали, что в артериях находится воздух (отсюда и название — артерия), а кровь — в венах. Центром кровообращения признавали печень. Гален, живший во II в. н. э., полагал, что в предсердной перегородке имеется отверстие, через которое кровь из правого предсердия поступает в левый желудочек. Только в XVI в. М. Сервет и Коломбо доказали, что такого отверстия нет и, чтобы попасть из правой половины сердца в левую, кровь должна пройти через легкие. Сервет определил малый круг кровообращения, доказав, что вся масса крови проходит через легкие и что она подвергается «переработке» не в печени, а в легких. Но открытие это не получило признания, так как Сервет и его книги были сожжены инквизиторами, а его учение объявлено ересью. Поэтому честь открытия кровообращения принадлежит английскому врачу В. Гарвею (1578—1657)*, который в результате многочисленных опытов на овцах установил, что кровь течет по замкнутой системе сосудов. Он измерил объем крови левого желудочка и высчитал, что величина его в процессе работы сердца не увеличивается. Гарвей доказал, что движение крови происходит по большому и малому кругам. Учение Гарвея верно до наших дней, но ученый, естественно, не видел капилляры, так как микроскопа в то время еще не было, и поэтому не мог составить полного представления о кровообращении как о замкнутой системе. М. Мальпиги в 1661 г. обнаружил капилляры и тем самым подтвердил правильность выводов Гарвея. Большой вклад в изу-

чение процессов регуляции работы сердца внесли работы И. П. Павлова, Э. Г. Старлинга, Г. И. Косицкого, М. Г. Удельнова. В. Ф. Овсянников впервые установил наличие сердечно-сосудистого центра в продолговатом мозге. Много было сделано и в последующие годы в области расшифровки функций сердечно-сосудистой системы, особенно в связи с разработкой методов пересадки сердца, вначале у животных (В. Демихов, 1963), а затем и у человека (В. И. Шумаков).

Эволюция сердечно-сосудистой системы. Совершенствование функций сердца и сосудов у разных животных является результатом длительного филогенетического развития. Строение сердца изменялось в процессе филогенеза. У низших позвоночных, например у рыб, оно состоит только из двух камер — предсердия и желудочка. Кровь поступает сначала в предсердие, а оттуда переходит в желудочек, имеющий утолщенные стенки. Из желудочка по кровеносным сосудам и капиллярам кровь попадает в жаберы, где она воспринимает из воды кислород и выделяет углекислоту.

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

У крокодилов четырехкамерное сердце. У лягушек утолщенная часть аорты разделена на две части спиральным клапаном, обеспечивающим разделение крови так, что притекающая из правого предсердия кровь направляется в легочную артерию.

У млекопитающих и птиц сердце разделено на две половины, не сообщающиеся между собой. В сердце плода млекопитающих между предсердиями имеется отверстие, которое к моменту рождения постепенно закрывается. В процессе развития изменилась

* Гарвей — ученик Фабриция, жившего в Падуе, описавшего клапаны вен (1574).

и питательная жидкость. С появлением гастроваскулярной системы по сосудам течет водянистая жидкость, не имеющая белка и азотсодержащих веществ. Это так называемая *гидролимфа*. В последующем она заменялась *гемолимфой* — жидкостью, богатой органическими и неорганическими веществами. При дальнейшей эволюции появилась *кровь* с присущими ей функциями.

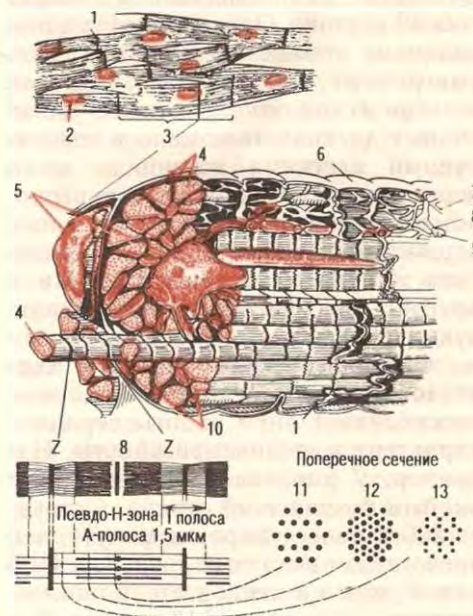
СЕРДЦЕ

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

Строение миокарда. Миокард состоит из отдельных волокон диаметром 10—15 и длиной 30—60 мкм. По всей длине волокна имеется множество поперечно исчерченных полосок, называемых *миофибриллами*. Они занимают около 50 % всей клеточной массы. Миофибриллы образованы последовательно повторяющимися структурами — *саркомерами*. Концы саркомеров соседних миофибрилл примыкают друг к другу, и вследствие этого волокна выглядят полосатыми и исчерченными. Саркомеры состоят из нитей, или мио-

локонец, представляющих собой тяжи из сократительных белков, ориентированных относительно друг друга особым образом.

Под электронным микроскопом видно, что саркомеры состоят из чередующихся светлых и темных полосок между линиями *z* (рис. 1). Ширина миофибриллы равна 1 мкм. Центральная полоса *A* (длиной 1,5 мкм) содержит нити (диаметром 10 мкм) белка миозина. Полоса *I*, лежащая рядом с полосой *A*, содержит нити (диаметром 5 мкм) белка актина. В полосе *A* нити актина обычно перекрывают нити миозина. В центре полосы *A* расположена зона *H*, состоящая из центральной *T*-линии, где миозиновые нити несколько утолщаются при длине саркомера 2,2 мкм. Миозин, который содержится только в полосе *A*, способен расщеплять аденозинтрифосфорную кислоту



1 Строение миокарда (под микроскопом):

1 — вставочный диск; 2 — ядро; 3 — волокно; 4 — фибриллы; 5 — капилляр; 6 — сарколемма; 7 — продольная система; 8 — Т-система; 9 — конечная цистерна; 10 — митохондрии; 11 — миозиновые нити; 12 — актиновые и миозиновые нити; 13 — актиновые нити

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

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

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

Автоматия сердца. Под автоматией сердца понимают его спо-

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

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

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

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

* *Pace-maker* — задающий тон; при культивировании отдельных клеток сердечной мышцы можно наблюдать их автоматическое сокращение (Э. Адольф).

мембраны клеток (трансмембранный потенциал).

Автоматию сердца обычно наблюдают на изолированном, то есть вырезанном из организма, сердце лягушки, пропуская через аорту раствор Рингера. Изучение работы изолированного сердца плода коровы было впервые проведено на кафедре физиологии Московской ветеринарной академии с помощью раствора Тироде. Наиболее выраженным свойством автоматии обладал синусный узел. Сердце работало более 72 ч.

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

О возбуждении мышцы сердца обычно судят по изменению разности потенциалов, возникающих между возбужденным участком (отрицательный заряд) и невозбужденным (положительный заряд). В момент возбуждения возникает электродвижущая сила сердца величиной от 100 до 120 мВ. Последняя обусловлена переходом катионов Na^+ через мембрану внутрь мышечного волокна. Мембрана при этом деполяризуется, приобретая положительный заряд. Возможность вызывать возбуждение сердца, например электрическими раздражениями, используют в медицине. Источником раздражений служат специальные приборы — электронные стимуляторы. Под действием электрических импульсов

сердце начинает возбуждаться и работать в заданном ритме*.

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

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

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

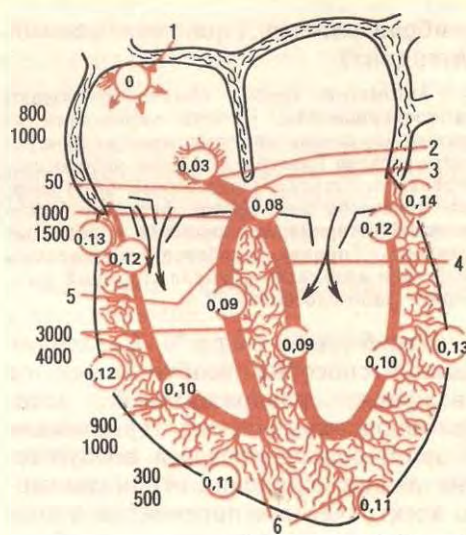
* Возбудимость обусловлена существованием в клеточной мембране макромолекул белка, формирующих ионные каналы. Изменение этих «молекул возбудимости» в ответ на действие раздражителя лежит в основе ионной проводимости. В последние годы открылись возможности исследования структуры ионных каналов методами препаративной биохимии и геной инженерии. Новый этап в изучении природы возбудимости связан с метаболической регуляцией ионных каналов и их участием в управлении внутриклеточными процессами (Б. И. Ходоров, 1987).

* Электронный стимулятор сердца воспроизводит электрические импульсы, подобные импульсам водителя сердечного ритма в диапазоне 50—80 мВ. Устройство величиной с карманные часы вводят в подкожный карман, а электроды подводят через сосуды к сердцу.

локна этих ножек разделяются на множественные волокна, расположенные под эндокардом и заканчивающиеся в сердечной мышце (волокна Пуркинье). По этим тончайшим волокнам возбуждение передается всем мышечным волокнам, вызывая одновременное их сокращение. Для обеспечения работы сердца необходимым условием служит анатомическая целостность проводящей системы сердца. Повреждение водителя ритма вызывает его остановку.

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

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



2 Скорость распространения импульса (мм/с) в миокарде предсердий и желудочков и на различных уровнях проводящей системы (цифры слева):

в маленьких кругах указан промежуток времени (с), в течение которого возникающий в синусном узле импульс достигает данного участка; 1 — синусный узел; 2 — атрио-вентрикулярный узел; 3 — общий ствол пучка Гиса; 4 — левая и 5 — правая ножки пучка Гиса; 6 — конечные разветвления пучка Гиса — волокна Пуркинье

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

Источником энергии, затрачиваемой в момент сокращения сердечной мышцы, служат макроэргические фосфорсодержащие соединения — аденозинтрифосфат и креатинфосфат. Ресинтез этих соединений осуществляется за счет энергии дыхательного и гликолитического фосфорилирования.

Рефрактерность миокарда и экстрасистола. Под рефрактерностью понимают неспособность сердечной мышцы отвечать второй вспышкой возбуждения на искусственное раздражение или на проходящий к мышце импульс от водителя ритма. Это определяется большой длительностью периода рефрактерности. Такое временное состояние невозбудимости называют *абсолютной рефрактерностью*. Период рефрактерности длится столько же времени, сколько продолжается систолы. Если в синусном узле возникает внеочередное возбуждение в момент, когда рефрактерный период окончился, наступает экстрасистола, причем пауза, следующая за ней, длится столько же времени, сколько и обычная пауза после систолы. Экстрасистола может возникнуть вследствие возбуждения и самого желудочка (желудочковая экстрасистола), что приводит к продолжительной так называемой *компенсаторной паузе*. Экстрасистолы регистрируют и при внеочередном возбуждении атрио-вентрикулярного узла.

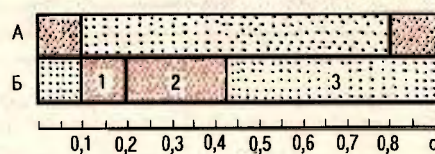
Трепетание и мерцание предсердий. Фибрилляция — это особая форма нарушения ритма сердцебиений, характеризующаяся быстрыми асинхронными сокращениями мышечных волокон предсердий и желудочков, достигающими до 400 (при трепетании) и 600 (при мерцании) в минуту. Фибрилляция желудочков может привести к смерти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

Сердечный цикл. Основная функция сердца — нагнетание в артерии

крови, притекающей к нему по венам. В основе этой функции лежит ритмическое сокращение мышц желудочков и предсердий.

Различают несколько фаз, определяемых как периоды напряжения, изгнания крови и расслабления сердечной мышцы. Сокращение сердечной мышцы называют *систолой*, а расслабление — *диастолой*. Во время систолы происходит освобождение полостей сердца от крови, а во время диастолы — заполнение их кровью. В нормальных физиологических условиях систола и диастола четко согласованы по времени. Правильно чередуясь, они составляют *сердечный цикл*. Началом каждого сердечного цикла считают систолу предсердий (левое предсердие сокращается чуть позже правого), продолжающуюся в среднем 0,1 с. Во время систолы давление в их полостях несколько повышается (на 2—8 мм рт. ст.), что обеспечивает выталкивание крови из предсердий. При сокращении предсердий кровь не может поступать в вены, так как их отверстия суживаются в самом начале систолы. Атрио-вентрикулярные клапаны свободно открываются, поскольку желудочки в этот момент находятся в стадии диастолы, и кровь свободно поступает в них. По окончании систолы предсердий начинается одновременная систола желудочков — 0,3—0,4 с, предсердия же в это время находятся в состоянии диастолы (рис. 3).

При сокращении мускулатуры



3

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

А — работа предсердий и Б — желудочков; красные точки — систола, черные — диастолы; 1 — фаза напряжения; 2 — фаза изгнания и 3 — фаза наполнения

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

падает и становится ниже, чем в аорте и легочной артерии (рис. 4).

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

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

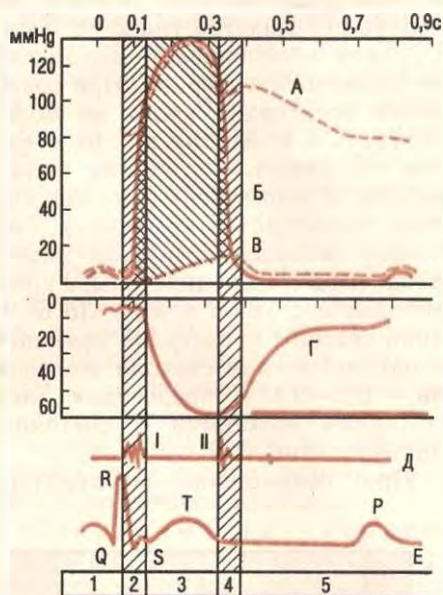
Продолжительность систолы по отношению к сердечному циклу, % (по Е. Кольбу)

Свиньи	54
Овцы	50
Кошки	47
Крупный рогатый скот	44
Человек	42
Собаки	32
Лошади	31

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

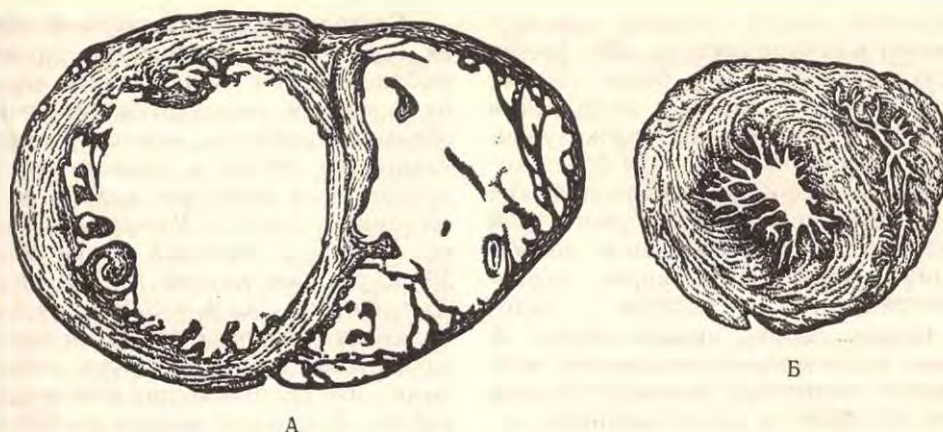
Неодинакова она и у животных разного возраста. Частота сердечных сокращений у плода коровы достигает 120—190, у однодневных поросят — 236 в минуту, к недельному возрасту она увеличивается у них до 248, затем уменьшается и на 15, 30, 45 и 60-й день составляет соответственно 210, 171, 167 и 161.

Частота сердечного сокращения зависит от размеров животного: чем оно крупнее, тем медленнее со-



4 Процессы, соответствующие фазам сердечного цикла:

А — аорта; Б — желудочек; В — предсердие; Г — объем желудочка; Д — тоны сердца (I — первый и II — второй тоны); Е — электрокардиограмма; I — закрытие атрио-вентрикулярных клапанов и начало сокращения желудочков; 2 — раскрытие аортальных клапанов; 3 — фаза изгнания крови; 4 — фаза заполнения кровью; 5 — поздняя диастолическая фаза



5 Поперечный разрез сердца овцы через желудочки и предсердия:

А — во время диастолы; Б — во время систолы

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Систолический и минутный объем кровотока. Количество крови, выбрасываемой желудочками сердца в минуту, называется минутным объемом кровотока, причем он одинаков для левого и правого желудочков, если животное находится в состоянии покоя. Минутный объем сердца у лошадей равен 20—30 л, у коров массой до 500 кг — 35 л, у овец — до 4, у собак — 1,5 л. Разделив минутный объем на число сокращений сердца в минуту, можно вычислить *систолический объем кровотока*. У лошади массой до 500 кг он достигает 850 мл, у крупного рогатого скота такой же массы — 580, у овцы — 55, у собаки массой 10 кг — 14 мл.

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

Объем выбрасываемой желудочками крови в момент систолы характеризует работу сердца как нагнетательного насоса. Его можно измерить способом И. П. Павлова. Для этого изолированное сердце животного питают через систему трубок из резервуара, наполненного кровью или питательной жидкостью, и определяют объем систолического выброса.

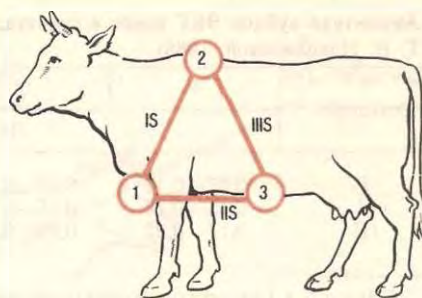
Биопотенциалы. Электрические явления в сердце возникают в результате разности потенциалов между возбужденным и невозбужденным участком органа. Их можно обнаружить, приложив металлические электроды (электрокардиография) к поверхности тела (область груди, сердце, конечности, хвост и др.), так как образующиеся силовые линии пронизывают ткани организма на всем протяжении. Этот метод используют в ветеринарии и зоотехнии для определения сердечной деятельности у животных в связи с их адап-

тацией (в комплексах), тренингом, возникновением болезней и изучением обмена веществ.

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

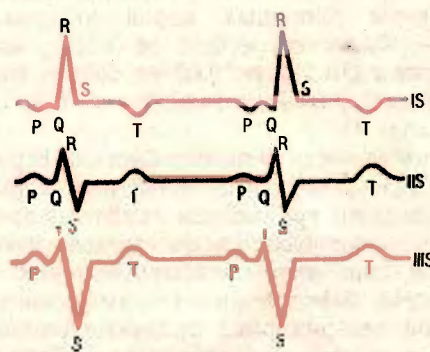
Электрокардиограмма. ЭКГ здоровых животных состоит из отдельных зубцов и интервалов между ними, обозначаемых буквами латинского алфавита *P*, *Q*, *R*, *S*, *T* (рис. 6, 7). Небольшой зубец *P* отражает возбуждение правого и левого предсердий. У крупного рогатого скота и лошадей он нередко имеет раздвоенную вершину, что связано с одновременным возбуждением предсердий. Комплекс зубцов *QRS* — наибольший по амплитуде, отражает процесс возбуждения желудочков в момент их систолы. Зубец *QRS* — волна возбуждения от основания к верхушке сердца, а зубец *T* — от верхушки к основанию. Интервал от начала *P* до начала зубца *Q* показывает время проведения возбуждения от предсердий к желудочкам. Интервал *Q—T* почти совпадает с длительностью механической систолы и характеризует время возбуждения желудочков в момент систолы (рис. 8). Поскольку величины зубцов и интервалов у здоровых животных установлены точно, то по отклонениям их размеров можно судить о нарушении проведения возбуждений в том или ином отделе сердца, особенно в синусном узле. Электрокардиография — незаменимый метод физиологических и клинических исследований.

В электрофизиологии интервал



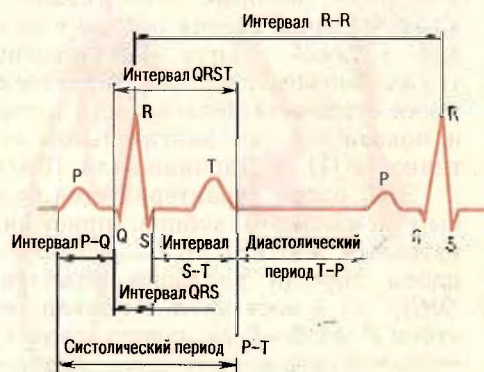
6

Схема записи электрокардиограмм в сагиттальных отведениях (кружками обозначены места прикрепления электродов) (по М. П. Рошевскому)



7

Электрокардиограмма коров в сагиттальных отведениях (IS, IIS, IIIS — сагиттальные отведения)



8

Схема измерения интервалов ЭКГ:

петля *P* — возбуждение предсердий; *Q*, *R*, *S* — возбуждение желудочков; *R* — начальная и *T* — конечная фазы возбуждения желудочков

3. Амплитуда зубцов ЭКГ коров в сагиттальных отведениях, мВ (по А. Н. Голикову, Т. В. Ипполитовой, 1988)

Отведения	<i>P</i>	<i>Q</i>	<i>R</i>	<i>S</i>	<i>T</i>
	Пределы нормальных колебаний				
I	0,07—0,13	0,07—0,12	0,43—0,62	0,03—0,40 *	0,19—0,28
II	0,15—0,19	0,05—0,11	0,20—0,42	0,31—0,54	0,29—0,41
III	0,17—0,22	0,03—0,1 **	0,12—0,26	0,65—0,90	0,35—0,51

* Зубец *S* в I сагиттальном отведении отмечают лишь в коров 8—9-летнего возраста.

** Зубец *Q* в III сагиттальном отведении наблюдают у 10 % коров.

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

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

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

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

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

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

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

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

Интенсивность кровотока в некоторых органах, мл в 1 мин в 100 г ткани

Надпочечник	700
Щитовидные железы	600
Почки	150
Мозг	140
Скелетная мускулатура во время работы	80—100
Скелетная мускулатура во время покоя	10—15
Кишечник	30—60
Печень	20—50

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

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

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

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

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

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

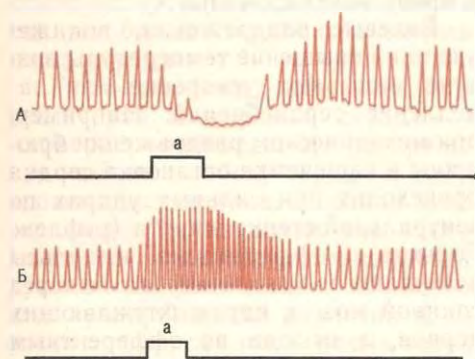
Раздражение блуждающего нерва вызывает замедление ритма биения сердца, или так называемый отрицательный *хронотропный эффект*. Одновременно уменьшается и сила сокращений (отрицательный *ионотропный эффект*), понижается возбудимость сердечной мышцы (отрицательный *батмотропный эффект*), уменьшается скорость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

может быть подобным действию симпатических нервов, то есть ускорять ритм сердца. Это объясняется тем, что отдельные волокна блуждающего нерва, как и симпатического, по-разному действуют на работу сердца.

Влияние симпатических нервов на сердце противоположно действию блуждающих нервов. Раздражение симпатических нервов вызывает учащение биений сердца (положительный хронотропный эффект) (рис. 11). В составе симпатических нервов обнаружены специальные волокна, которые ускоряют ритм сердечных сокращений (ускорители сердца — лат. *accelerantes Cordis*).

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

Трофическое действие усиливающего нерва сердца подтверждается опытами на собаках, лишенных симпатической иннервации. У таких животных сердце не способно длительное время сохранять постоянство своей массы, оно не может сберечь и восполнить запасы питательных веществ.



11 Сокращения сердца при раздражении блуждающего (А) и симпатического (Б) нервов; а — отметка раздражения

Раздражение симпатических нервов улучшает проведение возбуждений в сердце (положительный дромотропный эффект) и повышает возбудимость сердца (положительный батмотропный эффект). Эти процессы обеспечиваются спонтанной деполяризацией клеток водителя сердечного ритма, что и вызывает ускорение деятельности сердца. Одновременно увеличивается амплитуда потенциалов действия.

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

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

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

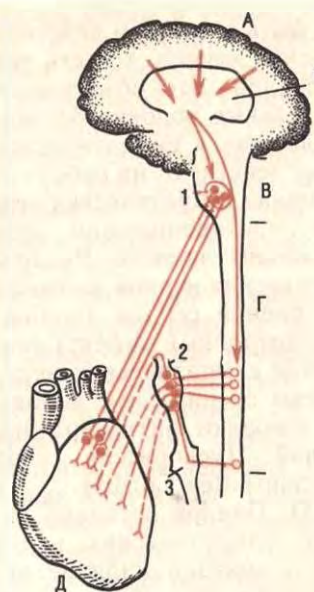
в диастоле. Ионы кальция повышают возбудимость и проводимость миокарда, усиливают сердечную деятельность.

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

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

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

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



12 Рефлекторная регуляция сердца:

А — кора большого мозга; В — гипоталамус; В — продолговатый мозг; Г — спинной мозг; Д — сердце; 1 — ядра блуждающего нерва, идущего к сердцу в продолговатом мозге; 2 — звездчатый ганглий, к которому идут волокна симпатического нерва из спинного мозга; 3 — второй грудной симпатический ганглий; *линии точками* — постганглионарные волокна блуждающего нерва в сердце; *линии пунктиром* — постганглионарные симпатические волокна, идущие к сердцу; *линии стрелками* — влияние коры большого мозга на ядра блуждающего нерва и симпатические нервные волокна сердечной мышцы

и надпочечников, которые выделяют в кровь катехоламины.

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

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

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

При надавливании пальцами на глазные яблоки наступает урежение сердцебиений на 10—20 ударов в минуту (рефлекс Ашнера), а если наложить лошади закрутку на правое ухо, то сердечный ритм ускоряется. Это связано с передачей возбуждения по лицевому нерву на центры симпатической нервной системы.

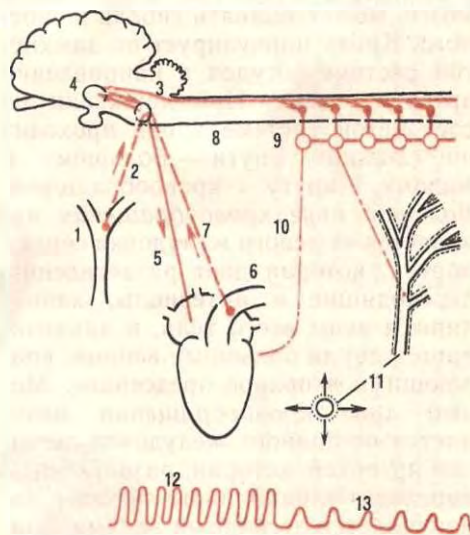
Важное значение в регуляции сердца имеют рецепторы, находящиеся в определенных участках крупных кровеносных сосудов (дуга аорты, сонные артерии, устья полых вен). Расположенные здесь барорецепторы (прессорецепторы) и хеморецепторы образуют так называемые сосудистые рефлексогенные зоны (рис. 13). Нервные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

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

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

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

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



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

1 — каротидный синус; 2 — каротидный нерв; 3 — центр блуждающего нерва; 4 — гипоталамус; 5 — волокна блуждающего нерва; 6 — дуга аорты; 7 — депрессорный нерв; 8 — спинной мозг; 9 — симпатическая цепочка; 10 — постганглионарные симпатические волокна; 11 — кровеносные сосуды (пунктирами и стрелками показано их расширение); 12 — график сокращений сердца до и 13 — после раздражения барорецепторов каротидного синуса и дуги аорты

токов усиливаются, что тормозит центры блуждающего нерва и ведет к учащению сердцебиений.

Влияние коры больших полушарий на деятельность сердца подтверждается многочисленными исследованиями с образованием условных рефлексов. Например, если звуковой раздражитель сочетать несколько раз с надавливанием на глазное яблоко, вызывающее замедление работы сердца, то затем этот раздражитель и без надавливания на глаз вызывает урежение сердцебиений.

СОСУДИСТАЯ СИСТЕМА

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

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

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

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

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

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

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

где Q — объем жидкости; $P_1 - P_2$ — разность давлений в начале и в конце трубки; R — сопротивление потоку.

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

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

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

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

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

Артериальный пульс. При сокращении желудочков возникают ритмические колебания артериальных

стенок, вызванные систолическим повышением давления в артериях. Эти ритмические колебания артериальных сосудов называют артериальным пульсом.

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

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

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

рость пульсовой волны возрастает при уменьшении растяжимости артерий (на почве гипертонии, склероза сосудов).

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

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

Давление крови. В артериях оно зависит от объема крови, поступающей из сердца, и от сопротивления оттоку крови в мелких артериях, артериолах и капиллярах. При вливании животному крови в артерию кровяное давление будет постепенно увеличиваться, что связано с увеличением минутного объема крови, и наоборот, уменьшение данного объема, например при кровопотере, приведет к снижению артериального давления.

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

Кровяное давление измеряют манометрами или кровяным способом (в эксперименте). Определение кровяного давления манометрами основано на исследовании пульса или выслушивании сосудистых тонов (звуковой

метод Н. С. Короткова), возникающих при наложении на предплечье манжетки, в которую накачивают воздух. В несдавленной артерии звуки обычно отсутствуют. Если сдавить ее с помощью накачанной манжетки, а затем постепенно выпускать воздух, то в момент, когда давление в манжетке станет чуть ниже систолического, появится дующий звук, что укажет на уровень максимального, или систолического, давления. Исчезновение звука будет соответствовать минимальному давлению. Давление можно измерить с помощью манжетки, наложенной у основания хвоста, прощупывая пульс ниже ее. Для этого из накачанной манжетки постепенно выпускают воздух; показания манометра в момент возникновения пульса ниже манжетки будут соответствовать величине систолического давления в артерии.

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

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

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

Животные	Артерии	Виды давления		
		систолическое	диастолическое	пульсовое
Лошадь	Запястная	172	123	49
Собака	Бедренная	150	90	60
Корова	Хвостовая	98—128	69—99	29
Свинья	Запястная	139	99	40
Овца	Бедренная	151	114	37

Величина кровяного давления зависит от возраста. У коров 2—5 лет систолическое давление в хвостовой артерии составляет 107—120 мм рт. ст., в возрасте 8—12 лет при тех же условиях — 123—128 мм рт. ст. У стельных коров кровяное давление иногда повышается до 230 мм рт. ст., что неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности плода, который может родиться в состоянии асфиксии (Р. С. Вершинина, 1974).

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

У мелких животных систолическое и диастолическое давление находится приблизительно в тех же параметрах, что и у крупных животных. Например, у канареек, крыс и голубей систолическое давление колеблется в пределах 135—220, а диастолическое — 154—138 мм рт. ст.

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

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

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

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

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

Скорость кровотока. В различных сосудах скорость кровотока неодинакова, что связано с суммой диаметров всех вен и артерий. *Линейная скорость кровотока* — путь, проходимый частицей крови в 1 с, — возрастает от периферии к сердцу. У лошади время полного кругооборота крови составляет 40 с, у свиней и коз — 13, у кроликов — 8 с. Скорость кровотока в капиллярах примерно в 2—3 раза ниже, чем в артериях, что связано с суммарной величиной диаметров всех капилляров. Общий их диаметр в 600—800 раз больше, чем аорты, поэтому скорость движения крови в капиллярах значительно меньше — до 0,3—0,5 мм/с. Суммарная величина диаметров всех вен приближается к диаметру аорты, в результате этого скорость движения крови в венах вновь возрастает.

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

данном органе, и от работы этого органа. Скорость кровотока можно определять с помощью веществ, непосредственно вводимых в кровь (цититон), или более точным ультразвуковым способом. Для этого к артерии на небольшом расстоянии прикладывают две маленькие металлические пластинки, которые преобразуют механические колебания в электрические, и наоборот — электрические в механические. Этим способом по показаниям прибора вычисляют скорость кровотока.

Скорость кровотока в периферических венах среднего калибра составляет 7—14 см/с, в полых венах несколько больше — 20 см/с. В артериях скорость кровотока больше, чем в венах, и составляет 30—44 см/с, в момент изгнания крови из сердца — 1, падая к концу диастолы до 0 см/с.

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

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

В покое в тканях кровь течет по всем капиллярам. Приблизитель-

но $\frac{1}{3}$ их полностью (временно) выключена из кровообращения. Во время интенсивной работы органов, например при сокращении мышц, секреции желез, вследствие усиления обмена веществ, число функционирующих капилляров возрастает.

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

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

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

Значительная часть крови в орга-

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

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

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

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

некоторого напряжения (тонуса). Если симпатический нерв перерезать, то поток импульсов прекратится и сосуды расширятся. У сельскохозяйственных животных расширение сосудов уха наблюдали в течение длительного времени (до двух лет), причем при болевых раздражениях оно усиливалось (А. Н. Голиков, 1961).

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

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

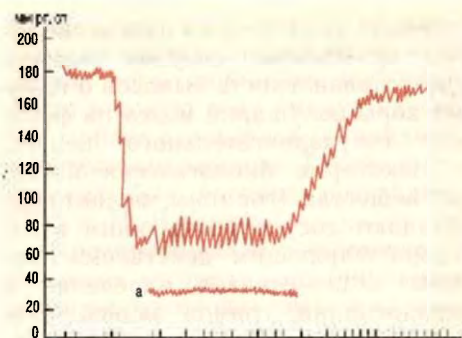
Функция сосудодвигательного центра осуществляется рефлекторным и гуморальным путем. Как уже упоминалось, артерии и артериолы находятся в состоянии определенного тонуса, обуславливающего степень их сужения. Этот артериальный тонус, в свою очередь, определяется тонусом сосудодвигательного центра, получающего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

с сосудодвигательным центром. Так, рецепторы аорты передают сигналы депрессорному нерву, проходящему в составе блуждающего нерва, рецепторы сонных артерий — синокаротидному нерву Геринга, вступающему в мозг в составе языкоглоточного нерва.

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

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

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



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

а — отметка раздражения прессоррецепторов

имеются еще хеморецепторы, чувствительные к изменениям химического состава крови. Они расположены в восходящей части аорты (аортальное тельце) и в сонных артериях (каротидное тельце), а также в сосудах сердца, селезенки, надпочечников, почек. Эти рецепторы высокочувствительны к изменениям CO_2 и кислорода в крови, окиси углерода, цианидам, никотину и другим веществам. Раздражение хеморецепторов передается сосудодвигательному центру, повышая его тонус. В результате этого быстро суживаются сосуды, повышается кровяное давление и возбуждается центр дыхания. Следовательно, раздражение хеморецепторов вызывает сосудистые рефлексы прессорного характера.

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

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

условных рефлексов на изменение тонуса кровеносных сосудов подтверждает правильность выводов о влиянии коры полушарий мозга на функцию сосудодвигательного центра.

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

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

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

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

Нервная и гуморальная регуляции кровообращения тесно связаны. Например, адреналин при раздражении симпатической нервной системы прекращает действие вследствие выделения в кровь аминоксидазы, разрушающей фермент.

ОСОБЕННОСТИ КРОВООБРАЩЕНИЯ В НЕКОТОРЫХ ОРГАНАХ

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

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

Кровообращение в мозге. Мозг получает кровь от артерий, радиально отходящих от мягкой оболочки мозга, в них кровь поступает от вализива круга. Между артериями и венами анастомозов нет, капилляры находятся в открытом состоянии. Оттекающая от мозга кровь поступает в вены, образующие синусы

в твердой мозговой оболочке. Особенность кровообращения в мозге — **непрерывность кровотока**, обеспечивающая постоянный транспорт кислорода к нейронам. Последние погибают уже через 5—6 мин при отсутствии поступления кислорода. Прекращение притока крови к мозгу вызывает постепенное исчезновение биоэлектрических колебаний коры полушарий, что свидетельствует о прекращении движения ионов Na^+ и K^+ через клеточные мембраны.

Легочное кровообращение. Циркуляция крови в легких обеспечивается как малым (через легочную артерию), так и большим (бронхиальные артерии) кругом кровообращения, но газообмен между венозной кровью и кислородом, поступающим в легкие, осуществляется только за счет малого круга. Эритроциты проходят через легкие приблизительно за 6 с, находясь в легочных капиллярах, где происходит газообмен, в течение 0,7 с. У взрослых животных количество крови, проходящей по бронхиальным сосудам, по сравнению с объемом крови в легочных артериях, очень невелико и составляет 1—2 % минутного объема кровотока. Емкость сосудистого русла легких может уменьшаться и увеличиваться, вследствие эластичности легочной ткани значительно растягиваться. Поэтому кровенаполнение легких изменяется в пределах 10—25 % к общему объему крови, легкие служат одним из кровяных депо организма.

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

витых продуктов обмена (индола, скатола, фенола). Если кровь из воротной вены направить непосредственно в полую вену (минуя печень), произойдет отравление организма со смертельным исходом. Такой опыт на собаках был впервые поставлен в 1877 г. Н. В. Экком.

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

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

Наиболее дифференцированные ткани сразу перестают функционировать при остром нарушении кровоснабжения (сетчатка глаза). Клетки мозговой коры при остановке кровообращения начинают гибнуть через 5—6 мин. Если у собак через 12—15 мин после прекращения кровообращения восстановить работу сердца, то функция спинного мозга восстанавливается, но их поведение

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

ЛИМФА И ЛИМФООБРАЩЕНИЕ

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

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

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

Крупные лимфатические сосуды



16 Схема связи кровеносных и лимфатических капилляров:

1 — кровеносный капилляр; а — б — переход артериального капилляра в венозный; 2 — лимфатический капилляр; 3 — клетки; 4 — волокна соединительной ткани (по Д. А. Жданову)

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

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

ных дорогах или в каменоломнях, обнаруживают большое количество частиц пыли («пыльные легкие»). Лимфатические узлы служат местом образования лимфоцитов, и лимфа, выходящая из узлов, обогащается данными форменными элементами.

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

5. Состав лимфы, %

Вещества	Плазма крови	Лимфа шейного ствола	Лимфа грудного протока
Белок	8	2	4
Натрий	0,32	0,33	0,33
Калий	0,02	0,023	0,024
Глюкоза	0,12	0,12	0,13
Небелковый азот	0,032	0,034	0,029
Фибриноген	0,4	—	0,04

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

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

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

также лимфатического грудного протока после приема корма, богатого жиром, становится непрозрачной, молочно-белого цвета в связи с тем, что в ней содержится взвесь капелек жира, всосавшегося из кишечника. В лимфе обычно нет эритроцитов. Количество лимфоцитов после прохождения лимфатических узлов возрастает и в грудном протоке составляет около 5—20 тыс. мм³. Кроме лимфоцитов, в лимфе имеется небольшое количество моноцитов и гранулоцитов. В лимфе нет кровяных пластинок, но она свертывается, так как содержит фибриноген и ряд факторов свертывания. После свертывания лимфы образуется рыхлый желтоватый сгусток и выступает жидкость, называемая сывороткой. В лимфе и крови обнаружены факторы гуморального иммунитета — комплемент, пропердин, лизоцим. Их количество и бактерицидная активность в лимфе достоверно ниже, чем в крови.

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

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

лимфоцитов — организация специфической самозащиты организма (иммунной реакции) от чужеродных агентов — антигенов. Малые лимфоциты образуются из стволовых клеток костного мозга. В лимфатических узлах различают долгоживущие тимусзависимые (Т-лимфоциты), которые прошли стадии развития в тимусе, и недолговечные В-лимфоциты, которые не были в тимусе, а прямо из костного мозга попали в лимфатические узлы.

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

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

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

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

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

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

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

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

грудного протока. Благодаря сильным ритмическим сокращениям стенок грудного протока облегчается поступление лимфы в этот проток и ее перекачивание небольшими порциями в венозную систему. Поэтому грудной лимфатический проток называют вторым сердцем — лимфатическим. Объем лимфы, поступающей через грудной проток в кровь за сутки, приблизительно равен объему всей плазмы.

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

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

чивает ее движение по системе лимфатических сосудов и капилляров.

В сложной системе регуляции лимфообращения и лимфообразования большую роль играют циркадные ритмы активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы, определяющие уровень циркулирующих биогенных аминов. Этот фактор рассматривают как регулятор метаболизма белков, липидов и углеводов, ответственных за транспорт всех биологических жидкостей (Р. С. Орлов, 1987). Движение лимфы осуществляется за счет работы лимфангиомов, представляющих собой цепочки лимфатических сосудов и подчиненных адренергическому возбуждающему влиянию.

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

Контрольные вопросы

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

Глава 3

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

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

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

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

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

плавательный пузырь, клетки которого активно поглощают кислород, например, у щуки — 35, у морского окуня — 88 %.

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

У птиц, как и у рептилий, трахея делится на два бронха, которые, проходя сквозь легкие, открываются в воздушные мешки. Легкие сращены с костальной плеврой. Воздух через легкие поступает через разветвления бронхов и бронхиол в воздухоносные мешки. Наиболее крупные из них расположены в брюшной полости, а более мелкие — в грудной. Все они имеют отростки, проникающие в трубчатые кости конечностей. Диафрагма у птиц, как и у рептилий, отсутствует. Воздухоносные мешки как резервуары воздуха улучшают воздухообмен в легких, поддерживают тело птицы в полете, на воде, способствуют его охлаждению.

ВНЕШНЕЕ ДЫХАНИЕ

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

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

Дыхание совершается ритмически, что обеспечивает поддержание постоянства напряжения двуокиси углерода (CO_2), концентрации водородных ионов (H^+) и напряжения

кислорода (O_2) в артериальной крови. Весь процесс газообмена протекает в легочных альвеолах, тесно соприкасающихся с сосудистыми капиллярами и эритроцитами (рис. 17).

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

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

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

Для регистрации дыхательных движений применяют метод *реопневмографии*. Он заключается в измерении электропроводности тканей, находящихся между двумя электро-

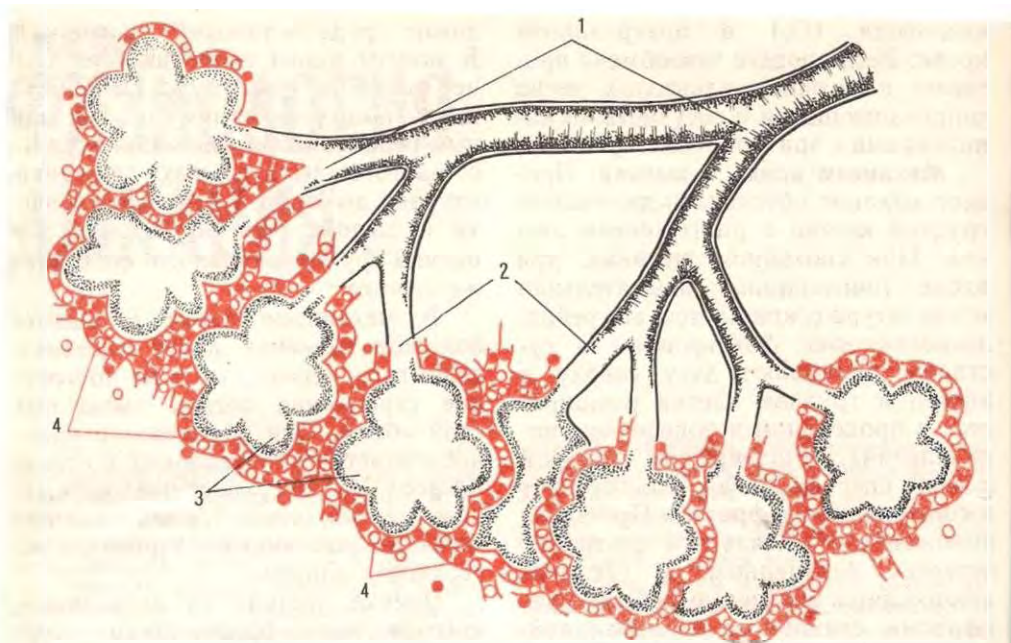
дами: грудь — тазовая конечность. В момент вдоха сопротивление тканей достигает максимума (1—2 Ом), а при выдохе — минимума. По данным реопневмограммы можно судить о частоте дыхательных движений, глубине дыхания, длительности вдоха и выдоха, что необходимо для оценки функционального состояния животного.

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

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

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

Грудная клетка в утробном периоде и после рождения растет бы-



17 Участок легкого с капиллярами (сильное увеличение):

1 — терминальная бронхиола; 2 — альвеолярные ходы; 3 — альвеолы; 4 — капилляры с эритроцитами

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

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

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

Отрицательное давление можно измерить, если ввести в плевральное пространство инъекционную иглу, соединенную с ртутным манометром. У крупных животных оно достигает при вдохе 30—35, а при выдохе уменьшается до 8—12 мм рт. ст. Колебания давления при вдохе и выдохе влияют на движение крови по венам, расположенным в грудной полости. Так как стенки вен легко растяжимы, то отрицательное давление передается на них, что способствует расширению вен, их кровенаполнению и возврату венозной крови в правое предсердие, при вдохе приток крови к сердцу усиливается.

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

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

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

водит к нарушению газообмена.

Определение жизненной емкости легких имеет большое значение для выяснения физиологического состояния организма в норме и при патологии. Ее можно определить с помощью специального аппарата, называемого водяным спирометром (аппаратом «Спиро 1-В»). К сожалению, эти способы трудно применить в производственных условиях. У лабораторных животных жизненную емкость определяют под наркозом, при вдыхании смеси с высоким содержанием CO_2 . Величина наибольшего выдоха примерно соответствует жизненной емкости легких. Жизненная емкость изменяется в зависимости от возраста, продуктивности, породы и других факторов.

Легочная вентиляция. После спокойного выдоха в легких остается резервный, или остаточный, воздух, называемый также альвеолярным воздухом. Около 70 % вдыхаемого воздуха непосредственно поступает в легкие, остальные 25—30 % участия в газообмене не принимают, так как он остается в верхних дыхательных путях. Объем альвеолярного воздуха у лошадей составляет 22 л. Поскольку при спокойном дыхании лошадь вдыхает 5 л воздуха, из которых в альвеолы поступает только 70 %, или 3,5 л, то при каждом вдохе в альвеолах вентилируется только $\frac{1}{6}$ часть воздуха (3,5:22). Отношение вдыхаемого воздуха к альвеолярному называют *коэффициентом легочной вентиляции*, а количество воздуха, проходящего через легкие за 1 мин,— *минутным объемом легочной вентиляции*. Минутный объем — величина переменная, зависящая от частоты дыхания, жизненной емкости легких, интенсивности работы, характера рациона, патологического состояния легких и других факторов.

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

6. Состав и парциальное давление газов вдыхаемого, выдыхаемого и альвеолярного воздуха
(при барометрическом давлении 760 мм)

Газ	Состав воздуха, %			Парциальное давление воздуха, мм рт. ст.		
	вдыхаемый	выдыхаемый	альвеолярный	вдыхаемый	выдыхаемый	альвеолярный
Кислород	20,82	16,3	13,90	158,25	116,2	101,1
Двуокись углерода	0,03	4,0	5,62	0,30	28,5	40,0
Азот	79,15	79,7	80,48	596,45	568,3	571,8
Водяные пары (приблизительно)	От 0,5 во вдыхаемом до 6,5 % в выдыхаемом и альвеолярном воздухе					

* Если выход CO_2 из крови в альвеолярный воздух и переход O_2 из альвеолярного воздуха в кровь увеличивается, то при неизменной величине альвеолярной вентиляции CO_2 в альвеолярном воздухе растет, а O_2 падает. Наоборот, если обмен газов между альвеолярным воздухом и кровью не изменяется, а альвеолярная вентиляция возрастает, то в альвеолярном воздухе концентрация CO_2 будет падать, а O_2 увеличиваться.

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

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

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

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

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

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

меньшим кислорода — в среднем 14,2—14,6, азота — 80,48 % (табл. 6). Выдыхаемый воздух содержит воздух не только альвеол, но и «вредного пространства», где он имеет такой же состав, как и атмосферный.

Азот в газообмене не участвует, но процентное содержание его во вдыхаемом воздухе несколько ниже, чем в выдыхаемом и альвеолярном. Это объясняется тем, что объем выдыхаемого воздуха несколько меньше, чем вдыхаемого.

Предельно допустимая концентрация двуокиси углерода в скотных дворах, конюшнях, телятниках — 0,25 %; но уже 1 % CO_2 вызывает заметную одышку, и легочная вентиляция увеличивается на 20 %. Содержание двуокиси углерода выше 10 % ведет к смерти.

ПЕРЕНОС ГАЗОВ КРОВЬЮ

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

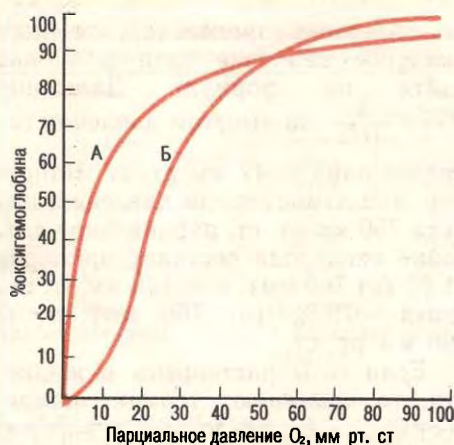
Парциальное давление — это часть общего давления газовой смеси, приходящегося на долю того или иного газа смеси. Парциальное давление можно узнать, если известны давление газовой смеси и процентный состав данного газа. Если общее давление газовой смеси обозначить P (мм рт. ст.), а содержание газа — а

(в объемных процентах), то парциальное давление газа p можно найти по формуле Дальтона: $p = P \frac{a}{100}$, за вычетом давления во-

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

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

Связывание и перенос кислорода кровью. Кислород, поступающий в кровь, поглощается плазмой в незначительном количестве, основная же его часть переходит в эритроциты, где связывается с гемоглобином (Hb) и образует с кислородом непрочное, легко диссоциирующее соединение — оксигемоглобин — HbO_2 . Связывание кислорода гемоглобином зависит от напряжения кислорода в крови и является легкообратимым процессом. При понижении напряжения кислорода оксигемоглобин отдает кислород. Соотношение между парциальным давлением и количеством образовавшегося оксигемоглобина можно выразить кривой диссоциации оксигемоглобина, напоминающей по форме гиперболу (рис. 18). Нижняя часть кривых характеризует свойства гемоглобина в зоне низкого парциального давления кислорода, которые близки к имеющимся в тканях. Средняя часть кривой создает представление о свой-



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

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

На связывание кислорода гемоглобином влияет наличие двуокиси углерода. При одном и том же парциальном давлении в присутствии окиси углерода меньше связывается кислорода и кривая диссоциации оксигемоглобина смещается вправо. В связи с этим поступление CO_2 из тканей в кровь облегчает освобождение кислорода из оксигемоглобина и переход его в ткани. Наоборот, выделение из крови CO_2 в легких способствует связыванию кислорода гемоглобином.

В снабжении мышц кислородом при напряженной работе важную роль играет внутримышечный пиг-

мент миоглобин, который дополнительно связывает кислород. Связь кислорода с миоглобином более прочная, чем с гемоглобином. При этом существенное значение имеют ферментативные внутриклеточные процессы.

Количество кислорода, которое может быть связано 100 мл крови при полном переходе гемоглобина крови (Hb) в оксигемоглобин (HbO_2), составляет *кислородную емкость крови*. 1 г гемоглобина может связать 1,34 % мл кислорода, следовательно, если в крови содержится 14 % гемоглобина, то она способна связать 19 мл кислорода. У большинства животных кислородная емкость крови составляет 14,2—19,8 об % (табл. 7).

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

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

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

Образующаяся в тканях двуокись углерода легко диффундирует в кровь сосудистых капилляров большого круга кровообращения, так как напряжение CO_2 в тканях значительно выше его напряжения в артериальной крови. Двуокись углерода, растворяясь в плазме, диффундирует внутрь эритроцитов, где она под влиянием фермента карбоангидразы превращается в угольную кислоту: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3$. Поскольку вся

двуокись углерода в эритроцитарной плазме переходит в угольную кислоту, напряжение CO_2 внутри эритроцитов падает до нуля.

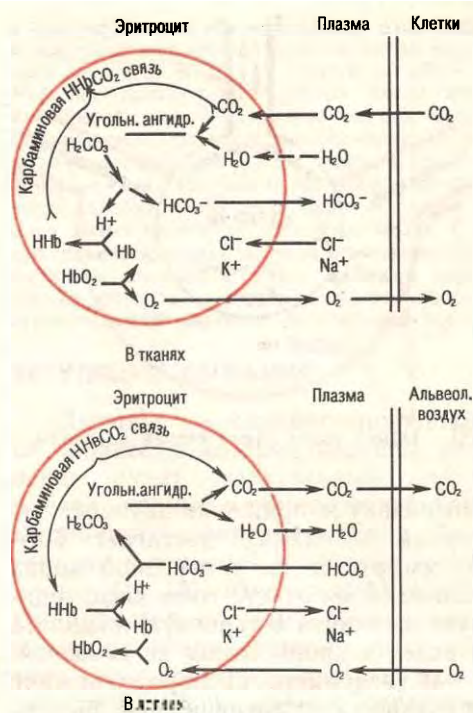
В связи с этим в эритроциты постоянно поступают новые порции CO_2 , концентрация ионов HCO_3^- , образующихся в эритроцитах, возрастает, и эти ионы начинают диффундировать в плазму. Здесь они присоединяют Na^+ , образуя NaHCO_3 , освобождающийся хлор проникает в эритроциты (рис. 19).

Оксигемоглобин имеет константу диссоциации в 70 раз большую, чем дезоксигемоглобин. Оксигемоглобин — более сильная кислота, чем угольная, а дезоксигемоглобин — более слабая. Поэтому в артериальной крови оксигемоглобин, вытеснивший ионы K^+ из бикарбонатов, переносится в виде соли KHbO_2 . В тканевых капиллярах часть KHbO_2 отдает кислород и превращается в KHb . Из него угольная кислота, как более сильная, вытесняет ионы K^+ : $\text{KHbO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3 = \text{KHb} + \text{O}_2 + \text{KHCO}_3^-$.

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

Бикарбонат с кровью попадает в капилляры малого круга кровообращения, где в эритроцитах происходит обратная реакция, и освобождающаяся двуокись углерода из крови поступает по законам диффузии в альвеолярный воздух.

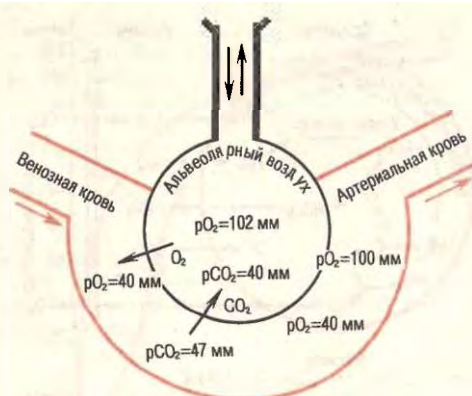
Газообмен в легких. Обмен газов между альвеолярным воздухом и венозной кровью малого круга крово-



19 Схема процессов, происходящих в эритроцитах при поглощении и отдаче кровью кислорода и двуокиси углерода

обращения происходит вследствие разницы парциальных давлений кислорода ($102 - 40 = 62$ мм рт. ст.) и двуокиси углерода ($47 - 40 = 7$ мм рт. ст.). Эта разница вполне достаточна для быстрой диффузии газов на поверхности соприкосновения стенки капилляров с альвеолярным воздухом (рис. 20). Двуокись углерода диффундирует через альвеолы примерно в 25 раз быстрее кислорода, поэтому достаточно разности давлений всего в 0,03 мм рт. ст. Даже при разнице в давлении O_2 в 30—35 мм через 1 см^2 альвеол проходит за минуту $6,7 \text{ см}^3$, а через всю поверхность альвеол человека — 6000 см^3 кислорода. Такая скорость и величина диффузии кислорода полностью обеспечивают максимальную интенсивную физическую работу.

Газообмен в тканях. В тканях кровь отдает O_2 и поглощает CO_2 .



20 Обмен газов через стенку альвеолы

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

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

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

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

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

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

Многие ферменты, участвующие в клеточном дыхании, являются производными витаминов группы В (В₁, В₂ и др.). Кроме того, в восстановительно-окислительных процессах в клетках принимает участие аскорбиновая кислота (витамин С). Интенсивность клеточного дыхания зависит от вида животного и его продуктивности.

Взаимосвязь дыхания и кровообращения. Отрицательное давление в плевральной полости обеспечивает венозный возврат крови в правое предсердие. Во время вдоха дав-

ление в брюшной полости увеличивается, что также способствует оттоку крови из венозных сосудов и капилляров брюшины и органов брюшной полости. Вследствие присасывающего действия грудной полости кровь выкачивается из большого круга кровообращения и наполняет кровеносные сосуды малого круга. Кроме того, при повышении кровяного давления рефлекторно тормозятся дыхательные движения вследствие раздражения рецепторов каротидного синуса. Напротив, падение артериального давления вызывает учащение дыхания и изменение его глубины.

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

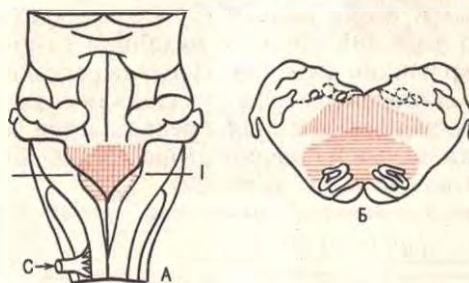
Асфиксия (удушие) возникает вследствие перерыва в дыхании, зависящего от разных причин; она может быть вызвана нарушением функции дыхательного центра, легких, крови или тканей. В этих случаях ткани не могут использовать кислород. Например, при воспалении легких альвеолы наполняются тканевой жидкостью,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

Дыхание плода. В процессе утробного развития газообмен плода происходит через пупочные кровеносные сосуды, тесно контактирующие с кровью матери в плаценте. Эта связь при рождении обрывается, что приводит

к резкому понижению напряжения кислорода и быстрому накоплению в крови плода двуокиси углерода и других продуктов обмена. Нейроны дыхательного центра плода возбуждаются, что и вызывает первый вдох. Прекращение дыхания плода через кровь должно происходить быстро, так как медленное пережатие сосудов пуповины не способствует возбуждению дыхательного центра и плод может погибнуть, не сделав вдоха. Существенное значение имеет раздражение рецепторов носоглотки, кожи, мышц и внутренних органов, передающееся по центростремительным нервам в дыхательный центр.

РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ

Дыхание — саморегулирующийся процесс, в котором ведущее значение имеет дыхательный центр, расположенный в ретикулярной формации продолговатого мозга, в области дна четвертого мозгового желудочка (Н. А. Миславский, 1885). Он является парным образованием и состоит из скопления нервных клеток, формирующих центры вдоха (инспирация) и выдоха (экспирация), которые регулируют дыхательные движения. Однако точной границы между центрами вдоха и выдоха не существует, имеются лишь участки, где преобладают одни или другие (рис. 21). В верхней части варолиева моста находится центр пневмотаксии, контролирующей деятельность вышеуказанных центров. Во время вдоха он вызывает возбуж-



21 Дыхательные центры кошки:

А — дорсальная поверхность мозгового ствола; Б — поперечный разрез продолговатого мозга по горизонтальной линии (I); вертикальная штриховка — центр выдоха; горизонтальная штриховка — центр вдоха; С — первый шейный корешок

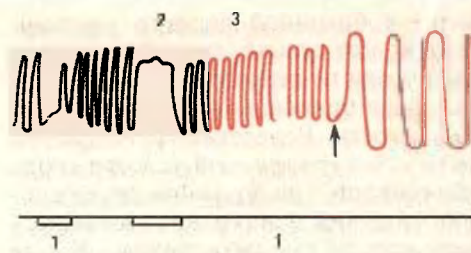
дение нейронов центра выдоха и таким путем обеспечивает ритмичное чередование (пневмотаксис) вдохов и выдохов*.

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

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

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

* Механизм периодической деятельности дыхательного центра полностью не выяснен. Неизвестна природа торможения инспираторных нейронов при смене вдоха и выдоха. Существует модель механизма дыхательного центра, включающая два процесса: генератор центрального инспираторного возбуждения (ЦИВ) и механизм выключения инспирации.



22 Влияние блуждающего нерва на ритм дыхания:

1 — раздражение нерва во время выдоха и 2 — вдоха; 3 — нормальное дыхание; стрелка — перерезка нерва

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

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

из него CO_2 . Двуокись углерода, водородные ионы и состояние гипоксии вызывают усиление и ускорение дыхания, что связано с их воздействием через кровь на нейроны дыхательного центра, а также специальные хеморецепторы, стимулирующие напряжение двуокиси углерода и снижение напряжения кислорода. Они находятся в каротидных синусах и стенке дуги аорты.

Значение газового состава крови в регуляции дыхания было впервые выяснено Л. Фридериком (1871) в опыте с «перекрестным кровообращением». Для этого у двух собак перерезали, а затем соединяли сонные артерии и яремные вены. В результате такого перекрестного соединения голова одной собаки снабжалась кровью из туловища другой собаки и наоборот. Когда у одной из собак зажимали трахею и производили удушье (апноэ), у другой собаки появлялась резко выраженная одышка (диспноэ). Это доказывает, что у первой собаки вследствие недостатка кислорода произошло накопление CO_2 в крови и, как следствие, возбуждение дыхательного центра, усиление вентиляции легких.

Дыхательный центр может возбуждаться не только в результате поступления в него крови, насыщенной двуокисью углерода, но и под влиянием раздражений, идущих из сосудистых рефлексогенных зон, приходящих в состояние возбуждения при изменении химического состава крови (накопление CO_2 , недостаток кислорода, изменение концентрации водородных ионов).

Различное функциональное состояние организма отражается на частоте и глубине дыхания. Болевые реакции, холод, повышенная температура воздуха изменяют ритм дыхания. Во время отрывания корма жвачные рефлекторно задерживают выдох, а при глотании у многих из них прекращается вдох.

Важное значение в рефлекторном поддержании тонуса дыхательного

центра играет слизистая оболочка носовых путей. Струя воздуха, проходящая через слизистую оболочку, раздражает чувствительные окончания тройничного нерва и повышает рефлекторно тонус центра.

Приспособление дыхания к изменениям условий внешней среды тесно связано с функцией высших отделов мозга. Так, у собак с удаленной корой полушарий дыхание в покое осуществляется без видимых отклонений, но при попытке сделать даже несколько шагов у них возникает резко выраженная одышка. Усиление дыхания можно выработать рефлекторно, сочетая специфические раздражения хеморецепторов сосудистых рефлексогенных зон с любым внешним раздражителем, например световым или звуковым.

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

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

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

8. Частота дыхательных движений в 1 мин

Вид животных	Частота дыхания	Вид животных	Частота дыхания
Лошадь	8—12	Олень	8—16
Крупный рогатый скот	10—30	Собака	10—30
Овца	8—20	Кошка	10—25
Коза	10—18	Кролик	10—15
Свинья	8—18	Крыса	100—150
Верблюд	5—12	Мышь	200

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

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

Избыток CO_2 в крови и сдвиги рН в кислую сторону приводят к заметному углублению дыхания. Недостаток кислорода в крови вызывает учащение дыхания (табл. 9). При повышении температуры воздуха с 20 до 40 °С дыхание у 6-месячных телят учащается с 29 до 86 дыхательных движений в минуту, у коров при тех же условиях — с 16 до 32.

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

10. Влияние низкой температуры воздуха на частоту дыхания у телят (по Р. А. Нурыбековой)

Возраст	Температура воздуха				
	-5 °С	-10 °С	-15 °С	-20 °С	-25 °С
Новорожденные	45	40	40	35	30
10—15 дн.	30	28	25	25	23
1 мес	25	24	22	22	19
2 »	24	20	16	15	13
3 »	18	17	15	13	13

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

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

Изменение дыхания при мышечной работе. Во время интенсивной физической работы вентиляция легких значительно усиливается, частота дыхания нарастает. Эти изменения могут возникнуть рефлекторно даже перед началом работы, но они выражены слабо. В начале напряженной работы мышц количество кислорода оказывается недостаточным для полного удовлетворения возросших потребностей в нем. Вследствие этого образующаяся молочная кислота не может полностью окислиться до H_2O и CO_2 , она быстро накапливается в мышцах и в значительном количестве поступает в кровь. Такое состояние называют *кислородной задолженностью*. Накопившаяся в мышцах молочная кислота (до 100—200 мг% вместо 15—24 в норме) быстро вытесняет угольную кислоту из ее связи с ионами натрия и калия, вследствие чего увеличивается напряжение двуокиси углеро-

9. Влияние температуры воздуха на частоту дыхания у телят (по Л. Д. Кравцовой)

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

да в крови и возбуждается дыхательный центр. При быстром беге у нетренированных лошадей наступает сильная одышка с хрипами, резко учащается сердцебиение (до 230 ударов в 1 мин), повышается кровяное давление.

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

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

верхних дыхательных путей, в случае нарушения функции дыхательного центра при отравлении животных и др.

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

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

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

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

Животным, обитающим на больших высотах, обычно свойственно высокое содержание гемоглобина в крови. У собак, выросших на высоте 4500 м, было больше на 40 % гемоглобина крови и на 67 % миоглобина в мышцах, чем у собак равнин. Если

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

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

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

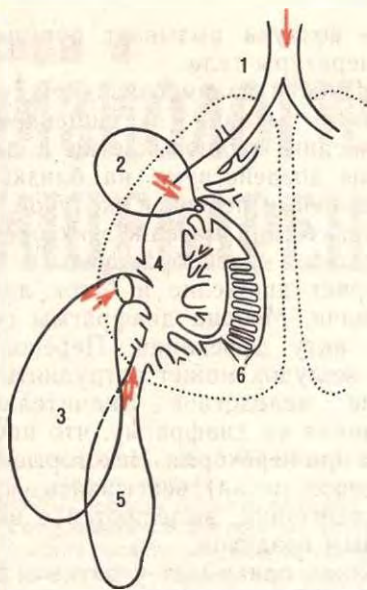
ление нужно медленно. В таких случаях азот будет постепенно выделяться из крови в воздух легких.

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

ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ У ПТИЦ

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

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



23 Схема движения воздуха в воздухоносных путях птиц:

1 — первичный бронх; 2 — краниальный и 3 — каудальный грудные мешки; 4 — место перехода каудального мешка в средние бронхи; 5 — брюшной воздухоносный мешок; 6 — вторичные бронхи и парабронхи (по Е. Кольбу)

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

Частота дыхательных движений у птиц в 1 мин

Куры	20—40
Утки	50—75
Гуси	15—25
Индюшки	12—14
Голуби	40—60

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

Птицы чувствительны к недостатку кислорода. У уток сильная одышка возникает при снижении содержания его в воздухе на 1—2 %.

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

хание резко замедляется, а при раздражении его центрального конца возможна остановка дыхания.

ГОЛОС ЖИВОТНЫХ

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

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

Голос животных — сложная, многозвеньевая рефлекторная реакция. При образовании звуков голосовые связки, содержащие эластические и мышечные волокна, суживаются и при прохождении воздуха вибрируют. Просвет голосовой щели непрерывно изменяется, и в проходящем потоке выдыхаемого воздуха образуются звуковые волны. Возникновение голоса возможно только при сохранении иннервации и нормального тонуса мышц гортани, надгортанника, голосовых связок, а также при хорошо развитых легких и трахее.

Оттенки голоса животных и птиц в значительной степени изменяются

в связи с их поведением, а также с возрастом и полом. Например, по оттенку ржания лошади узнают об опасности, призывное ржание кобылы вызывает ответные реакции жеребенка.

ВЗАИМОСВЯЗЬ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ С ДРУГИМИ СИСТЕМАМИ ОРГАНИЗМА

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

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

ного воздуха вызывает повышение температуры тела.

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

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

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

Контрольные вопросы

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

Глава 4

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

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

Принятие пищи обуславливается особым чувством — чувством голода. Голод (пищевая депривация) как физиологическое состояние (в отличие от голода как патологического процесса) является выражением потребности организма в питательных веществах. Такое состояние возникает вследствие уменьшения содержания питательных веществ в депо и циркулирующей крови. В состоянии голода происходит сильное возбуждение пищеварительного тракта, усиливаются его секреторная и двигательная функции. Изменяется поведенческая реакция животных, направленная на поиск пищи. Пищевое поведение у голодных животных обусловлено возбуждением нейронов различных отделов центральной нервной системы. Совокупность этих нейронов И. П. Павлов назвал пищевым центром. Этот центр формирует и регулирует пищевое поведение, направленное на поиск пищи, определяет совокупность всех сложных рефлекторных реакций, обеспечивающих нахождение, добычу, опробование и захват пищи.

Пищевой центр — сложный гипоталамолимбико-ретикулокортикальный комплекс, ведущий отдел которого представлен латеральными ядрами гипоталамуса. При разруше-

нии этих ядер возникает отказ от пищи (афагия), а их раздражение усиливает потребление пищи (гиперфагия).

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

Основные типы пищеварения. Различают три основных типа пищеварения: внутриклеточное, внеклеточное и мембранное. У малоорганизованных представителей животного мира, например простейших, осуществляется *внутриклеточное пищеварение*. На мембране клетки есть специальные участки, из которых формируются пиноцитозные пузырьки или так называемые фагоцитозные вакуоли. При помощи этих образований одноклеточный организм захватывает пищевой материал и переваривает его своими ферментами.

В организме млекопитающих внутриклеточное пищеварение свойственно только лейкоцитам — фагоцитам крови. У высших животных пищеварение происходит в системе органов, именуемой пищеварительным трактом, выполняющим сложную функцию — *внеклеточное пищеварение*.

Переваривание питательных веществ ферментами, локализованными на структурах клеточной мембраны, слизистых оболочек желудка и кишок, пространственно занимающих промежуточное положение между внутри-

клеточным и внеклеточным пищеварением, называется мембранным или пристеночным пищеварением.

Основные функции органов пищеварения — секреторная, моторная (двигательная), всасывательная и экскреторная (выделительная).

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

Моторная функция. Мускулатура пищеварительных органов благодаря своим мощным сократительным свойствам способствует принятию пищи, передвижению ее по пищеварительному каналу и перемешиванию.

Всасывательная функция. Ее выполняет слизистая оболочка отдельных участков пищеварительного канала: обеспечивает переход воды и расщепленных частей пищи в кровь и лимфу.

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

Роль ферментов в пищеварении. Ферменты — это биологические катализаторы, ускорители переваривания пищевых веществ. По своей химической природе они относятся к белкам, по физической — к коллоидным веществам. Ферменты вырабатываются клетками пищеварительных желез большей частью в виде проферментов — предшественников ферментов, не обладающих активностью. Проферменты становятся активными только при воздействии ряда физических и химических активаторов, различных для каждого из них. Например, профермент пепсиноген, продуцируемый железами желудка, превращается в активную форму — пепсин — под влиянием хлористоводородной (соляной) кислоты желудочного сока.

Пищеварительные ферменты специфичны, то есть каждый из них оказывает катализирующее действие только на определенные вещества. Активность того или иного фермента проявляется при определенной реакции среды — кислой или нейтральной. И. П. Павлов установил, что фермент пепсин в щелочной среде теряет свое действие, а в кислой — восстанавливает его. Ферменты чувствительны и к изменениям температуры среды: при небольшом повышении температуры действие ферментов угнетается, а при нагревании свыше 60 °C совершенно теряется. Менее чув-

ствительны они к пониженной температуре: действие их несколько ослабевает, но оно обратимо при восстановлении оптимальной температуры среды. Для биологического действия ферментов в животном организме оптимальная температура 36—40 °C. Активность ферментов зависит также от концентрации отдельных питательных веществ в субстрате. Ферменты относятся к гидролазам — они расщепляют химические вещества корма присоединенными Н- и ОН-ионов. Ферменты, расщепляющие углеводы, называют амилолитическими ферментами, или амилазами; белки (протеины) — протеолитическими, или протеазами; жиры — липолитическими, или липазами.

Методы изучения функций органов пищеварения. Наиболее совершенным и объективным методом исследования функций пищеварительных органов считается павловский метод. В допавловские времена физиологи пищеварения изучали примитивными способами. Чтобы составить представление об изменениях пищи в пищеварительном тракте, необходимо брать содержимое из различных его участков. Р. А. Реомюр (XVII—XVIII вв.) для получения желудочного сока вводил животному через ротовую полость полые металлические трубочки с отверстиями, предварительно наполнив их питательным материалом (у собак, птиц и овец). Затем через 14—30 ч животных убивали и извлекали металлические трубочки для изучения их содержимого. Л. Спаланцани такие же трубочки заполнял не пищевым материалом, а губками, из которых впоследствии отжимал жидкую массу. Нередко для изучения изменений пищи содержимое пищеварительного тракта убитых животных сравнивали с задаваемым кормом (В. Эллиенбергер и др.). В. А. Басов и Н. Блондло несколько позже осуществили операцию наложения фистулы желудка у собак, но они не могли выделить чистого секрета желудочных желез, так как содержимое желудка было смешано со слюной и принятой водой. Чистый секрет удалось получить в результате разработанной И. П. Павловым классической фистульной методики, что дало возможность установить основные закономерности в деятельности пищеварительных органов. Павлов и его сотрудники при помощи хирургических приемов на предварительно подготовленных здоровых животных (преимущественно на собаках) разработали методики выведения протока пищеварительных желез (слюнных, поджелудочной и др.), получения искусственного отверстия (фистулы) пищевода, кишечника. Оперированные животные после выздоровления долгое время служили объектами для изучения функций органов пищеварения. Павлов этот метод назвал методом хронических опытов. В настоящее время фистульная методика в значительной мере усовершенствована и широко применяется для изучения пищеварительных и обменных процессов у сельскохозяйственных животных.

Кроме того, для исследования функций слизистой различных отделов используют гистохимическую методику, при помощи которой можно установить наличие определенных ферментов. Для регистрации различных сторон сократительной и электрической активности стенок пищеварительного канала применяют баллонографический, радиотелеметрический, электрофизиологический, рентгенологический и другие методы.

ПИЩЕВАРЕНИЕ В ПОЛОСТИ РТА

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

Прием корма и жидкости. Прежде чем принять какой-либо корм, животное оценивает его при помощи зрения и обоняния. Затем с помощью рецепторов ротовой полости отбирает подходящий корм, оставляя несъедобные примеси.

При свободном выборе и оценке вкусовых качеств корма, растворов различных пищевых и отвергаемых веществ у жвачных возникают две последовательные фазы пищевого поведения: первая — фаза опробования качества корма и питья и вторая — фаза приема корма и питья или отказа от них. Молоко, глюкоза, растворы соляной и уксусной кислот в фазе опробования и особенно в фазе акта питья увеличивают количество актов глотания, амплитуду и частоту сокращений отделов сложного желудка. Растворы бикарбоната натрия и солей хлористого калия, кальция высокой концентрации тормозят проявление первой и второй фаз (К. П. Михальцов, 1973).

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

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

полость. У коров и свиней губы менее подвижны, они берут корм языком. Коровы отрезают траву при боковом движении челюстей, когда резцы нижней челюсти соприкасаются с дентальной пластинкой межчелюстной кости. Плотоядные захватывают пищу зубами (острыми резцами и клыками).

Прием воды и жидкого корма у разных животных также неодинаков. Большинство травоядных пьют воду, как бы насыкая ее через небольшую щель у середины губ. Отодвинутый назад язык, раздвинутые челюсти способствуют прохождению воды. Плотоядные лакают воду и жидкую пищу языком.

Жевание. Корм, попавший в ротовую полость, прежде всего подвергается механической обработке в результате жевательных движений. Жевание осуществляется боковыми движениями нижней челюсти то на одной, то на другой стороне. У лошадей ротовая щель при жевании обычно закрыта. Лошади сразу тщательно жуют принятый корм. Жвачные лишь слегка разжевывают его и проглатывают. Свиньи тщательно жуют корм, раздавливая плотные части. Плотоядные разминают, раздробляют корм и быстро проглатывают, не пережевывая.

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

Жидкую слюну, без слизи, выделяют серозные железы, густую, содержащую большое количество глюкотеина (муцин), — смешанные железы. К серозным относят околоушные железы. Смешанные железы — подъязычные и подчелюстные, так как в их паренхиме есть как серозные, так и слизистые клетки.

Для изучения деятельности слюн-

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

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

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

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

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

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

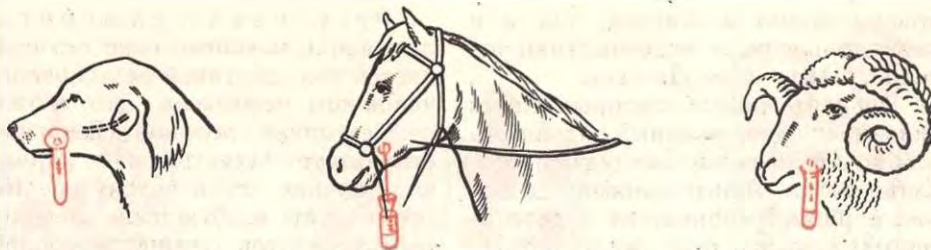
Состав выделяемой слюны на пищевые и отвергаемые вещества неодинаков. На пищевые вещества выделяется слюна, богатая органическими веществами, особенно белком, а на отвергаемые — так называемая отмывная. Последнее надо рассматривать как защитную реакцию: посредством усиленного слюноотделения животное освобождается от инородных непищевых веществ.

Состав и свойства слюны. Слюна — вязкая жидкость слабощелочной реакции с плотностью 1,002—1,012, содержит 99—99,4% воды и 0,6—1% сухих веществ.

Органические вещества слюны представлены главным образом белками, особенно муцином. Из неорганических веществ в слюне присутствуют хлориды, сульфаты, карбонаты кальция, натрия, калия, магния. Слюна содержит также некоторые продукты обмена веществ: CO_2 , соли угольной кислоты, мочевины и др. Вместе со слюной могут выделяться и лекарственные вещества, краски, введенные в организм.

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

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



24 Фистулы околоушной железы у животных

разжижает пищевую массу, извлекая из нее вкусовые вещества. Посредством муцина слюна склеивает и обволакивает пищевой корм и тем самым облегчает его проглатывание. Диастатические ферменты корма, растворяясь в слюне, расщепляют крахмал.

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

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

При каждом жевательном движении из фистулы протока околоушной железы выбрызгивается слюна на расстояние до 25—30 см. Повидимому, у лошади механическое

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

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

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

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

приема корма и жвачки, так и в периоды покоя, а подчелюстная отделяет слюну периодически.

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

У крупного рогатого скота в сутки продуцируется 90—190, у овец — 6—10 л слюны. Количество и состав продуцируемой слюны зависят от вида животных, корма и его консистенции. В слюне жвачных органические вещества составляют 0,3, неорганические — 0,7%; рН слюны 8—9. Высокая щелочность слюны, ее концентрация способствуют нормализации биотических процессов в преджелудках. Обильное количество слюны, поступающей в рубец, нейтрализует кислоты, образующиеся при брожении клетчатки.

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

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

Нервная регуляция мало влияет на функцию околоушной железы жвачных, так как непрерывность ее секреции обусловлена постоянным воздействием хемо- и механорецепторов преджелудков. Подъязычные и подчелюстные железы у них секретуют периодически.

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



А



Б



В

25 Типы выведения секрета слюнными железами:

А — микромерокриновый; Б — макромерокриновый; В — апокриновый

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

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

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

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

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

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

Рефлекс глотания осуществляется следующим образом. По чувствительным ветвям тройничного и языкоглоточного нервов возбужде-

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

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

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

ПИЩЕВАРЕНИЕ В ЖЕЛУДКЕ

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

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

Большинство желез расположено в области дна и малой кривизны желудка. Железы дна занимают $\frac{2}{3}$ поверхности слизистой желудка

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

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

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

дочные железы выделяют пепсиногены, служащие предшественниками пепсина. Их три: один из них образуется клетками всех отделов желудка, а два других — клетками желез дна желудка. Образование пепсиногена в главных клетках, подобно синтезу белков, связано с образованием и накоплением железистых гранул. При накоплении гранул тормозится синтез пепсиногена (пропепсина), а при их уменьшении возникает базальная секреция его. Образование пепсина из пепсиногена происходит по типу аутокаталитической реакции. Активация начинается при pH ниже 5,4 с наибольшей активностью при pH 2. При выделении пепсиногены неактивны, они активизируются лишь под влиянием соляной кислоты, превращаясь в активные ферменты — пепсины. Активация пепсинов происходит в результате отщепления полипептида, содержащего аргинин.

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

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

солей кальция. У молодых животных химозина больше, чем пепсина, что связано с их молочным питанием. У взрослых животных больше пепсина и соляной кислоты.

Желатиназа — фермент с протеолитическим свойством; выделен из экстракта слизистой оболочки желудка. Этот фермент разжижает желатин гораздо быстрее, чем кристаллический пепсин.

Липаза желудочного сока расщепляет нейтральные жиры на жирные кислоты и глицерин. Хорошо выражено ее действие на жир молока (эмульгированный жир).

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

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

Желудочный сок переваривает как растительные, так и животные белки, однако самопереваривания стенки желудка не происходит. По этому вопросу высказан ряд предположений. Одни ученые считают, что действию сока на стенки желудка

И. П. Павлов (1894) предложил способ получения малого желудочка у собаки с сохраненной иннервацией. Павловский желудочек имеет связь с большим желудком посредством нервов и сосудов, что полностью отражает секреторную деятельность большого желудка (рис. 26).

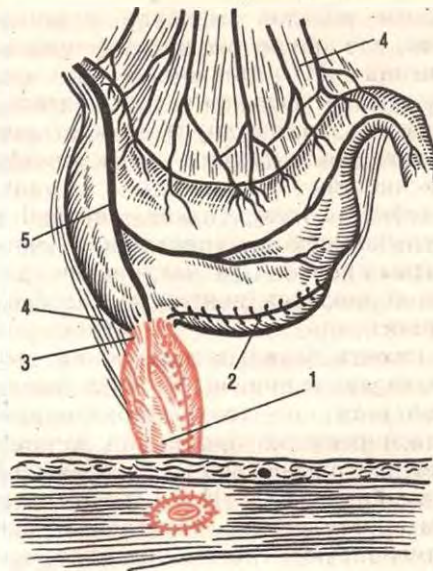
Изолированный желудочек по Павлову можно создать в разных участках стенки желудка. Например, на овцах получают изолированный желудочек из донной части желудка в результате сохранения нервных связей с кардиальной и пилорической областями.

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

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

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

В механизме образования хлори-



26 Схема изолированного желудочка по Павлову:

1 — изолированный желудочек; 2 — линия разреза; 3 — нервно-мышечная связь изолированного желудочка; 4 — брыжейка с сосудами; 5 — ветви блуждающего нерва

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

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

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

дочные железы выделяют пепсиногены, служащие предшественниками пепсина. Их три: один из них образуется клетками всех отделов желудка, а два других — клетками желез дна желудка. Образование пепсиногена в главных клетках, подобно синтезу белков, связано с образованием и накоплением железистых гранул. При накоплении гранул тормозится синтез пепсиногена (пропепсина), а при их уменьшении возникает базальная секреция его. Образование пепсина из пепсиногена происходит по типу аутокаталитической реакции. Активация начинается при pH ниже 5,4 с наибольшей активностью при pH 2. При выделении пепсиногены неактивны, они активизируются лишь под влиянием соляной кислоты, превращаясь в активные ферменты — пепсины. Активация пепсинов происходит в результате отщепления полипептида, содержащего аргинин.

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

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

солей кальция. У молодых животных химозина больше, чем пепсина, что связано с их молочным питанием. У взрослых животных больше пепсина и соляной кислоты.

Желатиназа — фермент с протеолитическим свойством; выделен из экстракта слизистой оболочки желудка. Этот фермент разжижает желатин гораздо быстрее, чем кристаллический пепсин.

Липаза желудочного сока расщепляет нейтральные жиры на жирные кислоты и глицерин. Хорошо выражено ее действие на жир молока (эмульгированный жир).

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

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

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

препятствует слизи; другие полагают, что щелочная реакция крови, циркулирующей между железистыми клетками, подавляет действие пепсина; третьи предполагают наличие в стенке желудка особого фермента, оказывающего противодействие пепсину, — антипепсина.

Секреция желудочного сока. Закономерности секреторной деятельности желез желудка были выяснены исследованиями на собаках (павловская школа). У голодных собак отделяется секрет щелочной реакции, состоящий в основном из слизи и небольшого количества пилорических желез. При поедании корма и поступлении его непосредственно в желудок, а также под влиянием зрительных, обонятельных и других раздражителей, связанных с приемом корма, отделяется уже кислый желудочный сок.

Весь период работы желудочных желез состоит из двух фаз: рефлекторной и гуморальной.

Рефлекторная фаза. Корм возбуждает рецепторы ротовой полости, от которых импульс по афферентным нервам (язычный, языкоглоточный и др.) передается в центр пищеварения, расположенный в продолговатом мозге. Далее по эфферентным волокнам, идущим в составе парасимпатического блуждающего нерва, возбуждение передается ганглиозным клеткам, расположенным в стенке желудка. Это вызывается нервными импульсами со стороны ротовой полости и глотки, приходящими к железистым клеткам желудка. Доказательством рефлекторного отделения желудочного сока служит опыт с «мнимым кормлением», когда желудочная секреция усиливается, несмотря на то что корм из перерезанного пищевода вываливается, не попадая в желудок. Через 5—6 мин после кормления у эзофаготомированных собак начинает отделяться желудочный сок. Секреция его прекращается, если перерезать блуждающие нервы, идущие к желудку,

а при раздражении периферического конца данного нерва секреция сока возобновляется. Это безусловный рефлекс желудочного сокоотделения, начало которого у всех животных связано с процессами приема корма.

Секреция желудочного сока начинается у животных обычно до начала приема корма благодаря действию раздражителей, извещающих о корме (вид, запах, звон посуды и т. д.). Секрет, отделившийся таким путем, И. П. Павлов назвал аппетитным, или «запальным», соком. Аппетит, как проявление возбуждения корковых (психических) центров, вызывает секрецию желудочного сока. Это доказывает, что в регуляции деятельности желез желудка участвуют и центры, заложенные в коре больших полушарий головного мозга, в данном случае секреция желудочного сока является условно-рефлекторной. Условно-рефлекторная секреция желудочного сока аналогично слюноотделению проявляется как на натуральные, так и на индифферентные раздражители. Следовательно, рефлекторная фаза секреторной деятельности желудочных желез складывается из безусловных и условных рефлексов, поэтому данную фазу называют сложнорефлекторной.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

альный сфинктер. В пилорическом отделе желудка круговой слой образует два сфинктера: препилорический, расположенный между фундальной и пилорической частями, и пилорический, закрывающий выходное отверстие.

Движения желудка изучают различными методами. Один из них — графическая регистрация при помощи введенного в желудок баллона из тонкой резины, наполненного воздухом или водой и соединенного через манометр с записывающим прибором. Другой метод — наблюдение за движениями желудка при помощи рентгеновских лучей. Моторику желудка изучают также регистрацией биотоков с мышц желудка при помощи вживленных электродов (М. А. Собакин, 1958).

При экспериментальном и клиническом исследовании движений желудка используют радиотелеметрическую методику, так называемое эндорадиозондирование. В желудок вводят миниатюрный и свободно передвигающийся в его полости радиопередатчик (радиокапсулу), который реагирует на давление со стороны стенок желудка и передает эту информацию в специальное радиоприемное устройство с регистрирующим самописцем (рис. 27).

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

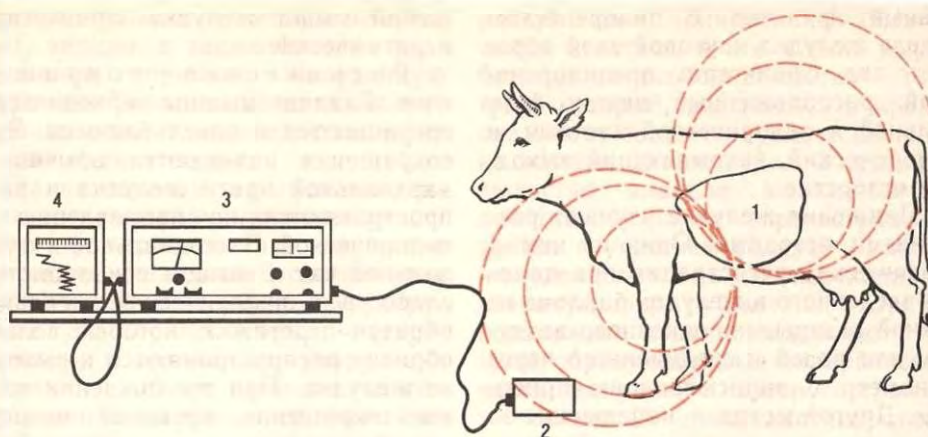
щений мышц желудка: тонические и ритмические.

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

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

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

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



27 Схема радиотелеметрической системы для эндорадиозондирования:

1 — радиокапсула; 2 — приемная антенна;
3 — радиоприемник; 4 — регистратор

пище и крови, — гуморально. Центро-стремительные импульсы от рецепторов желудка и двенадцатиперстной кишки идут по волокнам блуждающего и чревного симпатического нервов. Центробежные импульсы от центров поступают тоже по блуждающему и симпатическому нервам. Блуждающие нервы возбуждают сокращения мышц желудка, симпатические — тормозят. Центры, регулирующие движения желудка, расположены в продолговатом и среднем мозге; они, в свою очередь, подчинены центрам, которые лежат в высших отделах головного мозга, включительно до коры больших полушарий.

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

К гуморальным раздражителям, вызывающим сокращения мускулатуры желудка, относят гастрин, гистаминахолин, ацетилхолин, ионы калия. Тормозят движения желудка энтерogaстрон, адреналин, норадреналин, ионы кальция.

Переход содержимого желудка в кишечник.

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

Скорость эвакуации пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку

зависит от ряда факторов: консистенции и реакции желудочного содержимого, его осмотического давления и степени наполнения двенадцатиперстной кишки. Содержимое желудка начинает переходить в двенадцатиперстную кишку, когда оно становится полужидким или жидким. Вода и жидкая пища поступают в кишечник быстро, полужидкая масса находится в желудке плотоядных 3—5, грубая — 8—10 ч. Углеводистая пища эвакуируется быстрее белковой и особенно жирной, щелочная — быстрее кислой. Гипертонические растворы задерживают эвакуацию и переходят в кишечник после разбавления их желудочным соком до изотонической концентрации. Растяжение двенадцатиперстной кишки тормозит эвакуацию.

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

Центростремительные нервные волокна, по которым идут импульсы

в центр рвоты, проходят в составе блуждающего, языкоглоточного и некоторых других нервов. Центр рвоты находится в продолговатом мозге на дне IV желудочка. Центробежными нервами, вызывающими рвоту, являются блуждающие и чревные симпатические нервы, иннервирующие кишечник, желудок, пищевод, а также нервы, которые иннервируют диафрагму и мышцы грудной и брюшной стенки.

Наряду с возбуждением центра рвоты во время акта рвоты возбуждаются также и другие центры: дыхательный, сердечно-сосудистый и слюноотделительный. Рвота может быть и условнорефлекторной.

У лошадей обычно рвоты не бывает, ее наблюдают очень редко даже в патологических случаях. Это связано с особенностями анатомического строения кардиальной части желудка — конца пищевода.

Желудочное пищеварение у лошади. По характеру пищеварения сельскохозяйственных животных подразделяют на два типа. Первый тип — животные с однокамерным желудком (лошади, свиньи). У них желудочно-кишечное пищеварение и переваривание корма в основном происходят под влиянием пищеварительных ферментов, а продукты переваривания всасываются в кишечнике.

Второй тип — жвачные животные с многокамерным желудком (крупный рогатый скот, овцы, козы, верблюды). У них преобладает желудочное пищеварение и значительная часть корма переваривается без участия ферментов пищеварительных соков.

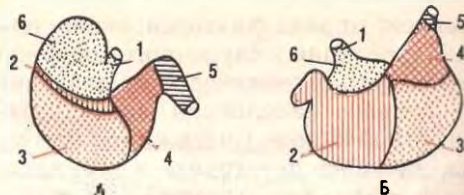
Желудок лошади однокамерный, имеет форму продолговатого изогнутого мешка. В нем различают кардиальную, фундальную и пилорическую части. Кардиальная часть желудка, имеющая расширенный куполообразный слепой мешок, выстлана плоским эпителием и не содержит желез. Фундальная и пилорическая части желудка выстланы железистой слизи-

стой оболочкой, в которой заложены железы трех типов, образующие зону кардиальных, фундальных и пилорических желез. Зона кардиальных желез занимает небольшую площадь в виде узкой полоски между слепым мешком и фундальной зоной. В пилорической части желудка у входа в двенадцатиперстную кишку расположен участок, отделенный двумя круговыми перехватами,— пилорический мешок (рис. 28). Объем желудка — 7—15 л, что зависит от породы, величины и возраста лошади.

Корм, поступивший в желудок, располагается послойно и в таком положении сохраняется в течение нескольких часов. Первые порции хорошо пропитываются желудочным соком и, продвигаясь к выходу из желудка, освобождают место для последующих порций, обильно смоченных щелочной слюной в процессе поедания корма. Слюна способствует сохранению щелочной реакции содержимого желудка в его кардиальной и центральной частях. Здесь создаются благоприятные условия для развития бактериальных процессов и активизации ферментов корма.

Под действием бактерий происходят бродильные процессы с образованием молочной, уксусной, масляной кислот, метана, двуокиси углерода. Слизистая слепого мешка обладает довольно высокой амилазной активностью. Содержимое, прилегающее к стенкам желудка, особенно в фундальной и пилорической частях, пропитывается желудочным соком. В нем содержатся ферменты: пепсины и липазы. Таким образом, во всех частях желудка лошади идет одновременное переваривание крахмала, белка и жира. Переваривание углеводов под влиянием ферментов корма и бактерий продолжается до тех пор, пока содержимое желудка не пропитается кислым желудочным соком. После этого в желудке перевариваются только белок и жир.

Переваривание корма в желудке и переход его в двенадцатиперстную



28 Схема расположения желез желудка лошади (А) и свиньи (Б):

1 — пищевод; 2 — кардиальные, 3 — фундальные и 4 — пилорические железы; 5 — двенадцатиперстная кишка; 6 — пищеводная безжелезистая часть желудка

кишку происходят медленно. Поэтому при регулярном кормлении (2—3 раза в сутки) желудок у лошади всегда бывает заполнен, и только через 36 ч голодания в нем остаются следы корма, а через 48 ч сохраняется небольшое количество (1—1,5 л) мутной жидкости щелочной реакции.

Кислотность желудочного сока лошади составляет 0,24 %, из которых 0,14 % приходится на свободную соляную кислоту.

Железы желудка лошади секретируют непрерывно. Даже в условиях голодания сокоотделение не прекращается до трех и более суток, лишь несколько падает уровень его секреции и снижаются ферментативная активность и кислотность. Каждый прием корма усиливает деятельность желез желудка. В часы кормления и при голодании происходит повышение секреции. Это так называемый условный рефлекс на время. Он свидетельствует о наличии рефлекторной фазы в желудочном сокоотделении.

Количество, кислотность и активность ферментов желудочного сока зависят от характера и вида принимаемого корма. Например, сильными возбудителями желудочной секреции являются зеленая трава, клеверное сено, морковь, капустный сок. Отруби секрецию сока усиливают незначительно, но повышают его кислотность. Овес повышает как секрецию сока, так и кислотность. Добавка к овсу или сену поваренной соли,

отрубей, растительных горечей, кормов животного происхождения (сухого мяса, мясного бульона), а также дача технологически обработанного корма усиливают секрецию желудочного сока.

У лошадей выявлены рефлекторная и нейрохимическая фазы секреции, а также установлена возможность выработки условных рефлексов на отделение желудочного сока.

Моторика желудка лошади зависит от особенностей его строения, степени наполненности кормом и времени кормления. В слепом мешке и фундальной части в основном происходят тонические сокращения и корм не перемешивается. В пилорической части наряду с тоническими совершаются и ритмические (перистальтические) сокращения, образование сильных перетяжек не отмечается, в результате этого корм почти не перемешивается. Скорость перехода содержимого желудка в кишечник зависит от вида корма. Эвакуация овса из желудка лошади начинается через 7—9 мин после кормления, а через 4—4,5 ч он весь переходит в кишечник.

Вследствие близкого расположения входного и выходного отверстий вода из желудка по его малой кривизне переходит в кишечник с первыми глотками, лишь слегка смачивая содержимое и не разжижая его. Эвакуация воды из желудка осуществляется настолько быстро, что первые ее порции через 2—6 мин оказываются в кишечнике.

Желудочное пищеварение у свиней. У свиньи желудок однокамерный, смешанного типа. У входа в желудок расположен довольно большой куполообразный выступ — слепой мешок. По строению слизистой оболочки в желудке различают следующие зоны: пищеводную, кардиальную, слепого мешка, дна желудка и пилорическую (см. рис. 28). Пищеводная зона не имеет желез. В слизистой слепого мешка и кардиальной

зоны железы есть. Они вырабатывают слизистый секрет, в котором нет пепсина и хлористоводородной (соляной) кислоты. Железы фундальной и пилорической зон устроены так же, как у плотоядных, и вырабатывают те же ферменты.

Секреторную деятельность желудочных желез и пищеварение в желудке свиней изучали с помощью фистульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Павлову. А. В. Квасницкий предложил методику пилосонда, позволяющую исследовать процессы переваривания в различных слоях содержимого желудка свиней.

Желудочный сок свиней содержит ферменты пепсиноген (пепсин) и химозин, наличия липазы и амилазы точно не установлено. Пепсин обладает хорошей протеолитической активностью. Химозин быстро створаживает молоко, он присутствует в желудочном соке у поросят и взрослых животных. В желудке свиней перевариваются также углеводы при помощи ферментов слюны и растительных кормов. Наиболее благоприятные условия для переваривания углеводов имеются в кардиальной зоне и слепом мешке. В желудке свиньи происходит и молочнокислое брожение, но молочной кислоты образуется незначительное количество — не более 0,1 %.

Ферментативная активность и кислотность желудочного содержимого неодинаковы в различных слоях желудка. Белок быстрее переваривается в нижних слоях желудочного содержимого, так как в этих слоях кислотность выше. Кислотность желудочного содержимого колеблется в пределах 0,35—0,45 %; она в основном зависит от наличия хлористоводородной (соляной) кислоты.

У свиней, как и у других сельскохозяйственных животных, желудочный сок выделяется непрерывно. Прием корма вызывает усиление этой секреции. У свиней хорошо выражена также и рефлекторная фаза деятель-

ности желудочных желез. Интенсивность секреции при приеме корма зависит от аппетита животного. Она повышается при виде и запахе корма, то есть условнорефлекторно.

На секрецию желудочного сока различные корма влияют неодинаково. Например, силосованные корма увеличивают желудочную секрецию, повышают кислотность и переваривающую силу сока. Технологическая обработка корма также влияет на секрецию: на размолотый или поджаренный ячмень выделяется больше сока, чем на немолотый или сырой.

Корм в желудке свиней располагается послойно, горизонтально. Вначале заполняется область привратника и дна, а затем кардиальная. Поение водой после кормления мало влияет на смешивание кормов в желудке, так как она сразу же переходит в кишечник. Скармливание жидких болтушек непосредственно одна за другой вызывает частичное их смешивание. Желудочный сок пропитывает корм в направлении снизу вверх. Так, через час после кормления желудочный сок хорошо пропитывает лишь нижние слои корма, а через 5 ч — уже все слои. В результате этого в нижних слоях сразу же после кормления начинается переваривание белков пепсином желудочного сока, а в средних и верхних слоях продолжается переваривание углеводов ферментами слюны и самого корма; когда эти слои пропитываются желудочным соком, то переваривание углеводов прекращается и начинают перевариваться белки.

Переход корма из желудка в кишечник свиней изучали с помощью фистул желудка по Басову и методики внешнего дуоденального анастомоза (внешнего мостика) двенадцатиперстной кишки, который связывает желудок с кишечником. Методика внешнего анастомоза разработана А. Д. Синешевым, она дает возможность изучить динамику эвакуации и определить общее коли-

чество содержимого, поступающего в кишечник. Корм в желудке свиней долго не задерживается и начинает переходить в кишечник во время кормления или сразу же после него, хотя основная масса покидает желудок в зависимости от состава рациона в течение 6—8, а иногда 12 ч после кормления.

Содержимое желудка в кишечник поступает волнообразно отдельными порциями объемом от 5 до 160 мл. Интервал между ними колеблется от 10 с до 15—29 мин. В первые часы после кормления эвакуация идет быстро, но к 4—6 ч начинает постепенно замедляться, и к 7—8 ч в кишечник переходит уже небольшое количество желудочного содержимого. На скорость эвакуации влияет степень наполнения желудка: чем больше в желудке корма, тем больше его уходит за единицу времени.

Желудочное пищеварение у жвачных животных. Желудок жвачных сложный, многокамерный. Он состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Первые три отдела называют преджелудками, и только последний отдел — сычуг — является истинным желудочком. У крупного рогатого скота, овец и коз желудок четырехкамерный, а у верблюдов — трехкамерный (отсутствует книжка).

Рубец — самая большая начальная камера желудка жвачных. Емкость его у крупного рогатого скота составляет 100—300, у овец и коз — 13—23 л. Рубец занимает почти всю левую половину, а сзади — часть правой половины брюшной полости. Слизистая оболочка рубца не имеет желез, она выстлана плоским ороговым эпителием и формирует множество различной величины сосочков до 1 см длиной (у мелких жвачных — до 0,5 см).

Сетка — это небольшой округлый мешок. Слизистая оболочка ее не имеет желез, она выступает внутрь сетки в виде пластинчатых складок

высотой до 12 мм. Складки пересекаются, формируя ячейки в виде сетки. Сетка сообщается с рубцом и книжкой через отверстие, а с пищеводом — посредством особого анатомического образования — пищеводажного желоба.

Пищеводный желоб — это полузамкнутая трубка, идущая от пищевода по дну сетки до входа в книжку. Он образован складками слизистой оболочки, называемыми губами, в которых расположены мышцы и нервы. У молодняка в молочный период пищеводный желоб обеспечивает поступление молока через канал книжки в сычуг, минуя сетку и рубец. У взрослых животных он участвует в эвакуации содержимого из сетки в книжку и сычуг.

Книжка лежит в правом подреберье, имеет округлую форму. С одной стороны она служит продолжением сетки, а с другой — переходит в сычуг. Слизистая оболочка книжки образует различной длины складки, называемые листочками или пластинками. Стороны и края листочков усажены грубыми короткими сосочками.

Сычуг представляет собой истинный желудок. Он вытянут в длину в форме изогнутой груши, утолщенным основанием соединяется с книжкой, а суживающейся, изогнутой на конце частью — пилорусом — переходит в двенадцатиперстную кишку. Слизистая оболочка сычуга имеет железы; в зависимости от их вида в сычуге различают зону кардиальных, фундальных и пилорических желез.

Пищеварение в рубце. Рубец рассматривают как большую бродильную камеру с подвижными стенками. Съеденный корм находится в рубце до тех пор, пока не достигнет определенной консистенции измельчения, и только тогда переходит в последующие отделы пищеварительного тракта. Измельчается корм в результате периодически повторяющейся жвачки, при которой

корм из рубца отрыгивается в ротовую полость, пережевывается, смешивается со слюной и вновь проглатывается.

В рубце переваривается до 70 % сухого вещества рациона, притом это происходит без участия пищеварительных ферментов. Расщепление клетчатки и других веществ корма осуществляется ферментами микроорганизмов, содержащихся в преджелудке. В нем протекают сложные микробиологические и биохимические процессы. Корм в рубце задерживается длительное время. Например, при скармливании сена в рубце через 24 ч остается еще половина этой порции. Мелкие частицы корма проходят из рубца быстрее крупных. Задержка корма в рубце способствует созданию постоянных благоприятных условий для рубцовых процессов и сбраживания трудноперевариваемых компонентов рациона.

Реакция содержимого рубца постоянно поддерживается в пределах pH 6,5—7,4 и смещается в кислую сторону в период наиболее интенсивного сбраживания корма. В этот момент образование кислот брожения превалирует над их всасыванием и нейтрализацией.

Непрерывное выделение слюны и поступление ее в рубец необходимы для осуществления биотических процессов в преджелудках. Образование щелочной слюны обусловлено и регулируется процессами, протекающими в рубце (кислотность, давление и др.). В свою очередь, пищеварение в рубце во многом зависит от поступления в него слюны. Буферные свойства секрета слюнных желез, особенно наличие карбонатов и фосфатов, способствуют нейтрализации кислот брожения и образованию солей жирных кислот. Эти кислоты так же, как и свободные кислоты, являются конечным продуктом ферментации в преджелудках и легко всасываются.

Температура в рубце в течение суток колеблется в пределах 38—

41 °С (днем 38—39 °, ночью 39—41 °С) независимо от приема корма; у лошади и свиньи температура в желудке может резко меняться в зависимости от температуры принимаемого корма и воды.

Периодическое поступление в рубец корма, оптимальная реакция среды и постоянная температура, непрерывное поступление слюны из ротовой полости и ионов из стенки преджелудка, перемешивание и продвижение пищевых масс, всасывание конечных продуктов обмена микроорганизмов в кровь и лимфу — все это создает благоприятные условия для жизнедеятельности, размножения и роста микрофауны рубца. Микроорганизмы способствуют усвоению клетчатки и простых небелковых азотистых веществ корма.

В преджелудках жвачных развиваются в основном анаэробные микроорганизмы: простейшие (инфузории) и бактерии. В каждую из этих групп входит большое число видов. Видовой состав зависит от того, какой корм превалирует в рационе. При смене рациона меняется и популяция микроорганизмов. Поэтому для жвачных важное значение имеет постепенный переход от одного рациона к другому.

В содержимом рубца имеется большое количество видов бактерий; общее их количество может достигать 10^{10} в 1 г. Рост и размножение одних микроорганизмов сопровождаются автолизом и отмиранием других, поэтому в рубце всегда присутствуют живые, разрушающиеся и мертвые микроорганизмы. В преджелудках содержатся кокки, стрептококки, молочнокислые, целлюлозолитические и другие бактерии, которые попадают в рубец с кормом и водой и благодаря оптимальным условиям активно размножаются. Самые важные микроорганизмы рубца — целлюлозолитические, количество которых может достигать до 10^9 на 1 г содержимого. Эти бактерии расщепляют и переваривают клет-

чатку, что имеет большое значение для питания жвачных.

Амилолитические бактерии, в основном стрептококки, представлены в рубце многочисленной группой. Они находятся в рубце при даче различных рационов, их количество особенно возрастает при использовании зерновых, крахмалистых и сахаристых кормов.

Молочнокислые бактерии в преджелудках играют важную роль при сбраживании простых углеводов (глюкоза, мальтоза, галактоза, лактоза и сахароза). Молочнокислые бактерии имеют большое значение для молодняка при молочном и смешанном кормлении.

Между всеми видами микроорганизмов существует симбиотическая связь: активное развитие одних видов может стимулировать или тормозить размножение других. Так, развитие стрептококков сдерживает рост молочнокислых бактерий, и наоборот, активное размножение молочнокислых бактерий создает неблагоприятную среду для жизнедеятельности стрептококков.

Простейшие рубца относятся к подтипу инфузорий (Cilophlora), классу ресничных инфузорий (Ciliata), состоящему из десятка родов и множества (около 100) видов. Они попадают в преджелудки, как и многие другие микроорганизмы, с кормом и очень быстро размножаются (до 4—5 поколений в день). В 1 г содержимого рубца находится до 1 млн инфузорий, размеры их колеблются от 20 до 200 мкм. Инфузории играют важную биологическую роль в рубцовом пищеварении. Они подвергают корм механической обработке, используют для своего питания трудноперевариваемую клетчатку и благодаря активному движению создают своеобразную микроциркуляцию среды. Внутри инфузорий можно увидеть мельчайшие частицы корма, съеденного животным. Инфузории разрыхляют, измельчают корм, в результате чего увеличивается его по-

верхность, он становится более доступным для действия бактериальных ферментов. Инфузории, переваривая белки, крахмал, сахара и частично клетчатку, накапливают в своем теле полисахариды. Белок их тела имеет высокую биологическую ценность. Однако значение инфузорий для рубцового пищеварения изучено еще недостаточно, так как их трудно изучать вне организма.

Значение микроорганизмов не ограничивается только расщеплением корма в преджелудке*. В процессе жизнедеятельности микроорганизмы синтезируют белки своего тела. Продвигаясь вместе с кормовой массой по пищеварительному тракту, они перевариваются и используются организмом животного, доставляя ему более полноценный белок по сравнению с тем, который был получен с кормом. За счет микроорганизмов жвачные получают за сутки около 100 г полноценного белка. Это очень важный биотехнологический процесс.

Клетчатка — сложный полисахарид. Она составляет основную массу корма у сельскохозяйственных животных. В растительных кормах ее содержится до 40—50 %. В пищеварительных соках животных нет ферментов, переваривающих клетчатку, однако в преджелудках жвачных расщепляется 60—70 % переваримой клетчатки под действием целлюлозолитических бактерий.

Клетчатка имеет большое физиологическое значение для жвачных не только как источник энергии, но и как фактор, обеспечивающий нормальную моторику преджелудков. При малом количестве кормов, богатых клетчаткой, ее переваримость понижается из-за более быстрого перехода содержимого преджелудков в кишечник. Переваривание клетчат-

ки в рубце уменьшается и в том случае, когда в рацион добавляют легкопереваримые углеводы, например крахмал, сахарозу. Это объясняется тем, что целлюлозолитические бактерии используют более простые формы углеводов, вследствие чего расщепление клетчатки снижается.

Ферменты бактерий расщепляют клетчатку (сложный полисахарид) до более простых форм: вначале до дисахарида целлюбиозы, а затем до моносахарида глюкозы. Продукты расщепления клетчатки в рубце подвергаются различным видам брожений.

В рубце жвачных крахмал легко сбраживается с образованием летучих и нелетучих жирных кислот. Расщепляют крахмал бактерии и инфузории. Последние переваривают крахмал, захватывая его зерна. Бактерии воздействуют на крахмал с поверхности.

Бактерии и инфузории, расщепляя крахмал, накапливают внутриклеточный полисахарид гликоген, а также амилопектин, который медленно и длительно сбраживается, что способствует сохранению постоянства биохимических условий в рубце и предупреждает возникновение интенсивного брожения при поступлении свежего корма.

Простые сахара (дисахариды и моносахариды) всегда содержатся в траве и других кормах, а также образуются в рубце как промежуточный продукт ферментации при расщеплении клетчатки и гемицеллюлозы. При сбраживании сахаров появляются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты.

Интенсивность бродильных процессов очень велика, за сутки в рубце коровы образуется до 4 л летучих жирных кислот (ЛЖК). Образование кислот с более длинной углеродной цепью, таких, как валериановая, капроновая и других, незначительно. В небольшом количестве ЛЖК могут образовываться в рубце и в результате расщепления белка (изомасля-

* Микробный белок — это белок животного происхождения, он является полноценным, так как содержит незаменимые аминокислоты.

ная, изовалериановая и 2-метилмасляная кислоты).

Общее количество ЛЖК и соотношение отдельных кислот зависят от рациона. В большинстве случаев в рубце преобладает уксусная кислота. Наибольшее количество ее образуется при даче рациона, содержащего много клетчатки. Использование рационов, богатых крахмалом и сахаристыми кормами, благоприятствует образованию пропионовой кислоты. При употреблении концентратных зерновых рационов и отсутствии грубых волокнистых кормов уровень уксусной кислоты в рубце снижается, а концентрация пропионовой и масляной кислот повышается. При недостатке углеводистых кормов в рационе дача кислых силосованных кормов способствует уменьшению концентрации пропионовой и увеличению уксусной и масляной кислот, что нередко приводит к заболеваниям типа ацидозов и кетозов.

Летучие жирные кислоты, образующиеся в рубце, почти полностью всасываются в преджелудках. В свободном состоянии они усваиваются лучше, чем их соли. Всосавшиеся ЛЖК используются организмом жвачных в качестве главного источника энергии и как исходные компоненты в различных ассимиляторных процессах: они служат одним из источников образования жира.

В рубце жвачных под действием протеолитических ферментов микроорганизмов растительные белки корма расщепляются до пептидов, аминокислот, а затем до аммиака. Микроорганизмы рубца могут использовать не только белок, но и небелковые азотистые вещества. Поэтому часть белка в рационе жвачных можно заменять синтетической мочевиной (карбамидом). Карбамид содержит 45 % азота, добавлять его в корм целесообразно как для экономии белка, так и в качестве азотистого источника для микроорганизмов. В рубце карбамид расщеп-

ляется ферментом уреазой, выделяемой микроорганизмами, до аммиака и двуокси углерода. Из аммиака и продуктов расщепления углеводов корма микроорганизмы синтезируют более полноценный белок своего тела, в состав которого входят многие независимые аминокислоты.

В рационе коров карбамид можно добавлять в количестве 25—30 % от суточной потребности в переваримом протеине, то есть 80—150 г на голову. Овцам дают 30—35 % карбамида, то есть 13—18 г в сутки. Скармливают карбамид в 2—3 дачи, тщательно перемешивая с кормом. При использовании карбамида рацион должен содержать достаточное количество легкопереваримых углеводов. Если рацион беден легкопереваримыми углеводами и дают большое количество карбамида, то в рубце образуется очень много аммиака, который всасывается в кровь. Печень не в состоянии перевести весь аммиак в мочевины, количество его в крови возрастает, и наступает отравление организма. Вместо карбамида жвачным можно также скармливать аммонийные соли уксусной и пропионовой кислот. Эти вещества обогащают рацион азотом и углеводами, служат хорошей подкормкой для микроорганизмов и стимулируют их рост и развитие.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмы рубца синтезируют и витамины группы В: рибофлавин, тиамин, никотиновую, фолиевую и пантотеновую кислоты, биотин, пиридоксин, цианкобаламин, а также жирорастворимый витамин К (филлохинон). Поэтому взрослые жвачные при сбалансированном кормлении не нуждаются в добавлении этих витаминов в рацион, но молодняк, у которого рубец еще не функционирует, должен получать их с кормом.

Установлена следующая закономерность синтеза витаминов. Если увеличивают количество витаминов в корме, то объем синтеза их в рубце

уменьшается. Синтез витаминов зависит также от наличия необходимых предшественников, например кобальта для синтеза цианкобаламина.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмов в рубце образуются газы. Они являются важными продуктами микробиологических процессов и необходимы для дальнейших реакций, протекающих в преджелудках, в результате которых формируется ряд ценных питательных веществ. Количество и состав газов зависят от вида корма и уровня ферментативных процессов в рубце. Максимальное количество газов образуется через 2—3 ч после кормления и у крупного рогатого скота достигает 25—35 л в 1 ч; за сутки может образоваться до 100 л газов в зависимости от вида корма. Наибольшее газообразование происходит при скармливании сочных кормов, особенно бобовых. В рубце образуются двуокись углерода (углекислый газ, до 60—70 %), метан (до 40—50 %), азот, небольшое количество водорода, сероводорода и кислорода.

Избыток газов рубца, не используемых микроорганизмами, в основном удаляется при отрыжке, и только небольшое количество их всасывается в кровь, а затем выделяется через легкие при дыхании. Образование очень большого количества газов нежелательно; потеря значительной части газов ведет к тому, что снижается использование питательных веществ рациона.

Функция сетки. Сетку рассматривают как сортировочный орган. Из рубца в сетку поступает корм, в значительной степени обработанный и переваренный. Между сеткой и преддверием имеется складка, которая во время сокращения рубца частично закрывает отверстие между ними. Через это отверстие проникает только измельченная разжиженная масса, а грубые крупные частицы остаются в рубце для дальнейшего переваривания. При сокращении сетки поступившая в нее масса переходит

в книжку. Сетка так же, как рубец, способствует отрыгиванию жвачки.

Функция книжки. Книжка служит фильтром, между ее листочками задерживаются недостаточно измельченные частицы корма, прошедшие через сетку. При сокращении книжка обеспечивает дальнейшее измельчение задержанных частиц корма. В книжке переваривается до 20 % клетчатки, всасывается до 70 % поступивших в нее кислот, кроме того, происходит интенсивное всасывание воды.

Порция содержимого сетки из области большего давления переходит в книжку, в область меньшего давления (внутрисетковое давление у крупного рогатого скота 284 мм вод. ст. и превосходит внутрикнижковое в 2,4 раза). В этом смысле книжка выполняет роль «приспосабливающе-выжимающей помпы»; при ее сокращении жидкая масса выжимается, а при расслаблении впитывается.

В сычуг из книжки содержимое переходит отдельными порциями через всегда открытое книжко-сычужное отверстие. Переход обусловлен тонически-перистальтическими сокращениями тела, листочков книжки и разностью внутриполостного давления. Из книжки, области большего давления (116 мм вод. ст.), содержимое переходит в сычуг — область меньшего давления (46 мм вод. ст.).

В книжке содержимое не перемешивается. Книжка выполняет четко выраженную транзитную функцию (А. Я. Рябиков, 1985).

Моторика преджелудков. Сокращения преджелудков изучают с помощью тех же методов, что и сокращения однокамерного желудка. Кроме того, для исследования рубца применяют метод пальпации, то есть прощупывают рубец рукой в области голодной ямки. Движения рубца можно записать специальным прибором — руминогра-

фом, укрепляемым в области голодной ямки.

Сокращения отдельных частей преджелудков координированы между собой и происходят последовательно в таком порядке: сетка, преддверие рубца, дорсальный мешок и вентральный мешок рубца. Каждый отдел при сокращении уменьшается и частично выжимает содержимое в соседние отделы, которые в этот момент находятся в расслабленном состоянии. Во время отрывания жвачки происходит дополнительное, третье сокращение сетки. При сокращении сетки грубые крупные частицы содержимого выталкиваются обратно в рубец, а измельченная и полужидкая пищевая масса поступает в книжку, а затем в сычуг. Во время сокращения сетки расширяется сычуг и в нем создается отрицательное давление, что способствует переходу пищевой массы из книжки в сычуг. В результате этого жидкая масса насасывается из книжки в сычуг, а грубые частицы этой массы сокращениями книжки вводятся в межлисточковые пространства и измельчаются.

Сокращение преджелудков регулирует находящийся в продолговатом мозге нервный центр через блуждающие и симпатические нервы. Блуждающие нервы усиливают, а симпатические тормозят сокращения преджелудков.

Возбуждение центра происходит при раздражении рецепторов, расположенных в различных отделах пищеварительного тракта. Например, раздражение рецепторов ротовой полости при пережевывании корма учащает и усиливает сокращения преджелудков. Раздражение рецепторов двенадцатиперстной кишки тормозит сокращения преджелудков.

Отделы преджелудков рефлекторно влияют на сокращения друг друга. Например, переполнение сычуга тормозит сокращения книжки, а переполнение книжки тормозит сокращения рубца и сетки.

На сокращения преджелудков

влияет кора больших полушарий головного мозга. Это подтверждается опытами по выработке условных рефлексов, изменяющих сокращения рубца, а также опытами, в которых только показ корма вызывает учащение и усиление сокращений преджелудков.

Преджелудки могут сокращаться и при нарушении их связи с центральной нервной системой. Если перерезать оба блуждающих нерва, то первое время сокращений преджелудков не возникает. Затем сокращения восстанавливаются, но при этом различные отделы сокращаются асинхронно. Эти движения связаны с функцией интрамуральных нервных образований в стенках преджелудков. В нормальных условиях ритм работы преджелудков подчинен центральной и вегетативной нервной системе.

Жвачный процесс. Жвачные животные, захватывая корм, проглатывают его, почти не пережевывая. Затем в перерыве между приемами корма он отрывается в ротовую полость, тщательно пережевывается и снова проглатывается. Отрывание принятого корма, пережевывание и обратное проглатывание называют *жвачным процессом*. Время, в течение которого происходит пережевывание многократно отрыгиваемой рубцовой массы, называют *жвачным периодом* (К. П. Михальцев, 1953).

Жвачный процесс начинается не сразу после приема корма, а через некоторое время: у крупного рогатого скота — через 30—70, у овец — 20—45 мин, — за это время корм в рубце набухает и размягчается, что облегчает его пережевывание. Время наступления жвачного периода зависит от характера корма и внешних условий. Грубый сухой корм задерживает появление жвачного процесса, вода, разжижающая содержимое рубца, ускоряет. Жвачка начинается быстрее при полном покое животного в лежачем положении. Различного рода раздражители, вызывающие

беспокойство животного, высокая температура окружающей среды, нахождение на солнцепеке задерживают наступление жвачного периода на 2 ч и более. В ночное время жвачные периоды наступают чаще, чем днем. В сутки бывает 6—8 жвачных периодов, каждый из которых длится 40—50 мин. При даче грубых кормов эти периоды более продолжительны, чем при скармливании концентратов. Коровы пережевывают до 100 кг содержимого рубца в течение суток.

Отрыгивание жвачки происходит следующим образом. Вначале возникает дополнительное сокращение сетки и пищевого желоба, в результате этого содержимое сетки поднимается к кардиальному отверстию пищевода. Одновременно с сокращением сетки происходит остановка дыхания на фазе выдоха, а затем вдох при закрытой гортани, так называемый холостой вдох. Давление в грудной полости понижается, грудная часть пищевода растягивается, и в нем возникает разрежение. В результате этого происходит насасывание кормовых масс из рубца и сетки в пищевод. Затем животное делает выдох, давление в грудной полости повышается и давит на грудную часть пищевода. Вследствие такого давления и антиперистальтического сокращения пищевода находящаяся в нем масса продвигается в рот.

При искусственно созданном препятствии насасывания кормовых масс животное делает повторные попытки вдоха при закрытой гортани. Следовательно, глубина вдоха и выдоха и их повторение регулируют насасывание кормовых масс в пищевод.

Жидкую часть поступившей в рот кормовой массы животное проглатывает мелкими глотками, а плотную пережевывает в течение 20—60 с. Пережеванный корм проглатывается и в рубце смешивается со всей массой содержимого.

Отрыгивание жвачки — сложно-рефлекторный акт. Отрыгивание

возникает при раздражении грубыми частями корма механорецепторов преддверия рубца, пищевода, желоба и сетки. Это было доказано в опытах с раздражением через фистулу рубца различных отделов преджелудков. При раздражении указанных рецепторов возникает отрыгивание, при раздражении книжки и сычуга оно прекращается.

Раздражение от рецепторов передается по центростремительным нервам в продолговатый мозг, где находится центр отрыгивания. Из центра возбуждение по центробежным нервам передается к мышцам, принимающим участие в отрыгивании. Из всех центробежных нервов, участвующих в регуляции отрыгивания, основная роль принадлежит блуждающим нервам, иннервирующим преджелудки. После перерезки блуждающих нервов жвачные периоды прекращаются.

Физиологические особенности пищеварения в преджелудках жвачных необходимо учитывать при составлении рационов. В состав рационов следует подбирать такие корма, чтобы количество и сочетание их обеспечивало создание наиболее благоприятных условий для жизнедеятельности микроорганизмов рубца. От активности последних зависит интенсивность процессов переваривания и усвоения питательных веществ в преджелудках и последующих отделах пищеварительного тракта, что в конечном итоге влияет на продуктивность и физиологическое состояние животного.

Пищеварение в сычуге. Сычуг — это истинный желудок, слизистая оболочка которого имеет железы, вырабатывающие сычужный сок. Секреторная функция сычужных желез изучена с применением фистульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Павлову.

Сычужные железы секретируют непрерывно, выделяя в течение суток большое количество сока. Непрерыв-

ность секреции вызвана постоянным поступлением содержимого преджелудков в сычуг. На уровень секреции влияет прием корма. В этот момент она усиливается в результате рефлекторного влияния корма на железы сычуга. В сычужном соке содержатся ферменты пепсин, химозин и липаза. Количество хлористоводородной (соляной) кислоты меняется в зависимости от возраста животного в пределах 0,12—0,46 %. Сычужный сок у крупного рогатого скота имеет pH 2,17—3,14, у телят — 2,5—3,4.

В регуляции секреции сычуга участвуют нервная система и химические факторы. Различают рефлекторную и нейро-химическую фазы секреции.

Желудочное пищеварение у молодняка жвачных в молочный и переходный периоды. Телята и ягнята рождаются с недостаточно развитыми в морфологическом и функциональном отношении органами пищеварения. В ранний молочный период, особенно в первые дни после рождения, когда в пищеварительных соках новорожденного еще содержится мало ферментов, в молоке матери присутствуют ферменты, способные переваривать питательные вещества молока.

В первое время после рождения у молодняка жвачных желудочное пищеварение мало отличается от пищеварения у животных с однокамерным желудком. У новорожденного теленка рубец, сетка и книжка, вместе взятые, по размеру меньше половины сычуга. В первые месяцы жизни теленка эти отделы растут быстро, и к 3-месячному возрасту они уже примерно в 4 раза больше сычуга; размеры различных отделов сложного желудка по отношению друг к другу становятся почти такими же, как у взрослых животных. Этот период переходный. К 6-месячному возрасту у телят устанавливается тип пищеварения, свойственный взрослым жвачным.

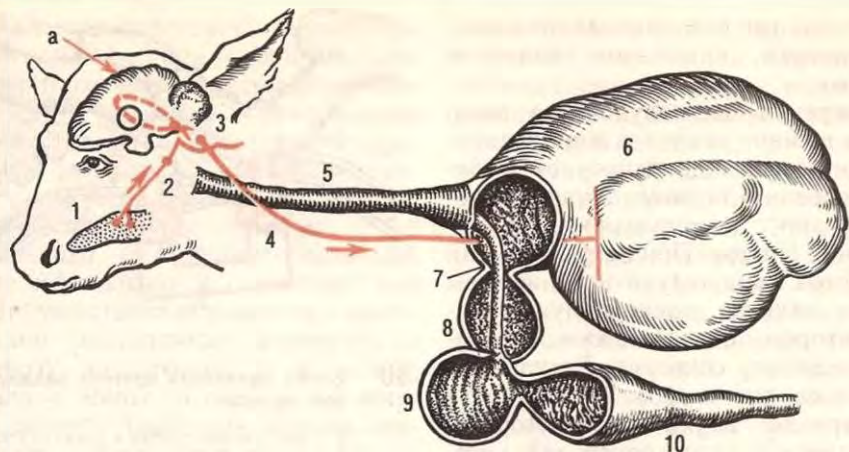
У телят-молочников питательные

вещества корма перевариваются в сычуге и кишечнике в результате действия ферментов пищеварительных соков. Особенности пищеварения в сычуге у телят заключается в том, что сычужный сок содержит много фермента химозина. У телят, питающихся только молоком, рубец не функционирует и в отрыгиваемых газах нет метана. Он появляется с переходом на растительные корма как продукт брожения в рубце.

В переходный период развиваются не только преджелудки, но и все другие органы пищеварения. Поступление растительных кормов требует более усиленной деятельности органов пищеварения, чем при молочном кормлении. На развитие органов пищеварения влияет структура рациона — соотношение различных кормов: молока, концентратов, сочных и грубых кормов. В переходный период около 10—20 % питательных веществ корма усваивается уже в преджелудках. По мере роста теленка в преджелудках переваривается 40—50 % корма, а усвоение клетчатки увеличивается в 3 раза, что соответствует уровню, характерному для взрослых животных. Приучение телят в раннем молочном и переходном периодах к растительным кормам стимулирует развитие преджелудков.

Особенность желудочного пищеварения у новорожденных телят состоит также в том, что у них нет жвачного периода. Он наступает у телят примерно на третьей неделе жизни и связан с началом приема грубого корма. В рубце появляются микроорганизмы и перестраивается деятельность околоушных слюнных желез. Наступление жвачного периода можно ускорить. Для этого телятам нужно скармливать комки жвачки, оторванные коровой. В таких случаях в рубец попадают микроорганизмы и жвачный период начинается с 8—10-го дней жизни.

У молодняка жвачных в молочный период рубец недоразвит и во время приема корма важная роль



29 Схема рефлекторной регуляции смыкания пищевода: желоба:

1 — рецепторы ротовой полости; 2 — афферентный путь от рецепторов ротовой полости; 3 — нервный центр продолговатого мозга; 4 — эфферентный путь, идущий в составе блуждающего нерва; 5 — пищевод; 6 — рубец; 7 — пищеводный желоб; 8 — сетка; 9 — книжка; 10 — сычуг; а — местонахождение высшего центра рефлекса пищевода в головном мозге

принадлежит пищеводному желобу. Во время питья молока и воды или акта сосания сокращаются мышцы губ пищевода; губы смыкаются и образуют «трубку», составляющую как бы продолжение пищевода. Смыкание губ пищевода — это рефлекторный акт, возникающий при раздражении рецепторов языка и глотки в момент глотания. Центр рефлекса пищевода находится в продолговатом мозге. Центробежные импульсы передаются по блуждающим нервам (после перерезки последних рефлекс исчезает (рис. 29). Рефлекторная природа смыкания губ пищевода подтверждается опытом «мнимого кормления» у эзофаготомированных телят. У них также регистрируют рефлекс пищевода при выпойке молока, несмотря на то что молоко выливается наружу через перерезанный пищевод.

Емкость пищевода

очень мала, поэтому молоко может проходить по нему в сычуг только небольшими порциями. При выпойке из ведра телята делают большие глотки, и большие порции молока раздвигают губы пищевода, в результате значительная часть молока выливается в рубец. В этом возрасте у телят рубец еще не функционирует, попавшее в него молоко загнивает, и развивается заболевание желудочно-кишечного тракта. Чтобы не допустить подобных случаев, необходимо поить телят молоком из специально оборудованных поилок.

С ростом телят значение пищевода уменьшается, губы его грубеют и смыкаются не полностью. В результате этого у взрослых животных жидкость при питье лишь частично поступает в сычуг, а основное ее количество попадает в рубец.

Хотя у телят и ягнят в раннем возрасте преджелудки еще анатомически недоразвиты, но у них уже присутствует амилазная, сахаразная и фосфатазная активность.

ПИЩЕВАРИЕ В КИШЕЧНИКЕ

Кормовые массы, частично переваренные в желудке, постепенно, отдельными порциями поступают в

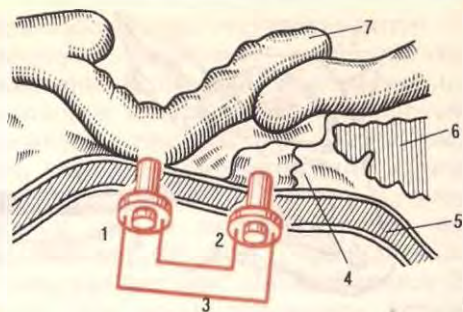
кишечник, где они смачиваются поджелудочным, кишечным соками и желчью.

Секреция поджелудочного сока. Очень важное значение в пищеварении имеет сок поджелудочной железы. Секрецию поджелудочной железы изучают с помощью острых и хронических опытов. При острых опытах в проток поджелудочной железы вводят канюлю, соединенную с регистратором, позволяющим определить величину секреции. Результаты острых опытов не дают возможности всесторонне изучить секреторную деятельность поджелудочной железы.

Хронические опыты на собаках проводят с фистулой протока поджелудочной железы по способу И. П. Павлова. У животного вырезают кусочек стенки двенадцатиперстной кишки вместе с впадающим в него протоком поджелудочной железы. Стенку кишки зашивают, а вырезанный кусочек вшивают в кожу. Однако из протока сок все время выделяется наружу, поэтому очень трудно сохранить длительно здоровыми таких животных.

Фистулу протока поджелудочной железы у крупного рогатого скота получают следующим образом. Вырезают небольшой участок двенадцатиперстной кишки с впадающим в нее протоком поджелудочной железы. Оба конца изолированного отрезка кишки зашивают и в нее вставляют фистульную трубку. Концы перерезанной кишки сшивают и тоже вставляют вторую фистульную трубку. Обе фистульные трубки выводят наружу и соединяют между собой трубкой, образуя внешний мостик — анастомоз. Во время опыта резиновую трубку снимают и собирают поджелудочный сок (рис. 30).

Сок поджелудочной железы — это прозрачная, бесцветная жидкость щелочной реакции. Плотность сока 1,008—1,010; pH 7,2—8,0 (у лошадей — 7,3—7,58, у крупного рогатого скота — около 8). В поджелу-



30 Схема выведения протока поджелудочной железы:

1 — фистульная трубка в двенадцатиперстной кишке; 2 — фистульная трубка в изолированном отрезке двенадцатиперстной кишки; 3 — резиновая трубка, которой соединяют фистулы после получения сока; 4 — проток поджелудочной железы; 5 — поджелудочная железа; 6 — брюшная стенка; 7 — место соединения перерезанной кишки

дочном соке 90 % воды и 10 % плотного остатка. В состав плотного остатка входят белковые вещества и минеральные соединения: двууглекислый натрий, хлористый натрий, хлористый кальций, фосфорнокислый натрий и др. Из минеральных веществ больше всего в нем двууглекислого натрия (до 0,7 %). Поджелудочный сок содержит ферменты: трипсин, химотрипсин, карбоксиполипептидазы А и В, эластазу, α -амилазу, мальтазу, лактазу, инвертазу, липазу, нуклеазы (рибонуклеазу, дезоксирибонуклеазу).

Трипсин расщепляет белки до пептидов и аминокислот. Выделяется в виде неактивного трипсиногена, который активируется ферментом кишечного сока энтерокиназой. *Химотрипсин* выделяется в форме неактивного химотрипсиногена, активируется трипсином. Химотрипсин расщепляет белки и полипептиды до аминокислот.

Карбоксиполипептидазы действуют на полипептиды и отщепляют от них аминокислоты со стороны свободной карбоксильной группы. *Дипептидаза* расщепляет дипептиды на свободные аминокислоты.

Эластаза действует на белки соединительной ткани — эластин, коллаген; *протаминаза* расщепляет протамины; *нуклеазы* — нуклеиновые кислоты на мононуклеотиды и фосфорную кислоту; *α -амилаза* — крахмал и гликоген до мальтозы; *мальтаза* — мальтозу до глюкозы.

Лактаза расщепляет молочный сахар на глюкозу и галактозу; она имеет существенное значение в пищеварении молодняка; *инвертаза* — сахарозу на глюкозу и фруктозу; *липаза* — жиры на глицерин и жирные кислоты (действие липазы значительно усиливается под влиянием желчи).

Механизм секреции поджелудочного сока. И. П. Павлов установил, что на секреторную деятельность поджелудочной железы влияет блуждающий нерв. Он обратил внимание на высокую чувствительность поджелудочной железы ко всякого рода рефлекторным раздражениям, которые тормозят ее секрецию. Чтобы исключить эти влияния, у собаки под наркозом путем перерезки отделяли спинной мозг от продолговатого, в котором находится центр поджелудочной секреции, и животное переводили на искусственное дыхание. После этого отпрепаровывали и перерезали блуждающий нерв, а в проток поджелудочной железы вставляли канюлю. Раздражение периферического конца блуждающего нерва вызывает активную секрецию поджелудочного сока, повышается содержание в нем органических веществ. Следовательно, блуждающий нерв играет определенную роль в регуляции ферментообразования данной железой. Секреторные волокна обнаружены также в составе симпатических нервов, иннервирующих поджелудочную железу.

При стимуляции отдельных волокон блуждающего нерва наряду с усилением сокоотделения происходит и его торможение. Отделение поджелудочного сока начинается при виде корма или раздражении рецеп-

торов полости рта и глотки. Таким образом, секреторная деятельность поджелудочной железы вызывается условными и безусловнорефлекторными воздействиями, то есть наблюдается нервная или сложнорефлекторная регуляция секреции поджелудочного сока. Установлено участие гипоталамуса и структур лимбической системы — миндалевидного комплекса и гипокампа в регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы у коз (К. Т. Ташенов, Р. С. Аюпова, 1986).

Наряду с нервной существует и гуморальная регуляция. Проникновение соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку вызывает секрецию поджелудочного сока даже после перерезки блуждающих и чревных (симпатических) нервов и разрушения продолговатого мозга. При введении ее непосредственно в кровь секреция не наступает. Под влиянием хлористоводородной (соляной) кислоты желудочного сока, поступающего в кишечник, из клеток слизистой оболочки двенадцатиперстной и верхней трети тонкой кишки выделяется *просекретин*. Соляная кислота активирует просекретин, превращая его в *секретин*. Всасываясь в кровь, секретин действует на поджелудочную железу, усиливая выделение ею сока; одновременно он тормозит функцию обкладочных желез, чем препятствует чрезмерно интенсивной секреции соляной кислоты железами желудка. Секретин — это полипептид, состоящий из 27 аминокислотных остатков, с молекулярной массой около 5 тыс., в физиологическом отношении является гормоном. Под влиянием секретина образуется большое количество поджелудочного сока, бедного ферментами и богатого щелочами.

В слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки наряду с секретинном образуется еще один гормон — *панкреозимин*. Он усиливает образование ферментов в поджелудочном соке. Секрецию поджелудочного сока

усиливают также *гастрин*, образующийся в пилорической части желудка, секретин, инсулин, бомбизин, субстанция II, соли желчных кислот. Тормозящее влияние на секрецию панкреатического сока оказывают такие нейропептиды, как гастронгибирующий полипептид (ГИП), панкреатический полипептид (ПП), вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП) и соматостатин.

Гуморальная регуляция поджелудочной секреции не является самостоятельной и обособленной. Секретин действует на секреторные клетки поджелудочной железы не непосредственно, а через симпатическую нервную систему. Блокирование симпатической нервной системы эрготоксином значительно снижает секрецию, возникающую при введении хлористоводородной (соляной) кислоты в двенадцатиперстную кишку. Следовательно, гуморальную регуляцию секреторной деятельности поджелудочной железы надо рассматривать как нейро-химическую регуляцию.

Характер секреции сока зависит от вида пищевых веществ. При кормлении собаки хлебом секреция длится до девяти часов и выделяется большое количество сока. На молоко и на мясо секреция заканчивается быстро (к пятому часу); на молоко выделяется мало сока, на мясо — много, но меньше, чем на хлеб. При кормлении мясом образуется много трипсина, при кормлении молоком — много липазы и трипсина.

Образование и выделение желчи. Желчь — секрет печени, выделяющийся в просвет двенадцатиперстной кишки.

Образование и выделение желчи у животных изучают обычно в хронических опытах, применяя методику наложения фистулы на желчный пузырь или на желчный проток.

Желчеобразование в клетках печени происходит непрерывно. Желчь собирается в печеночный проток, который после слияния с пузырным протоком образует общий желч-

ный проток, впадающий в двенадцатиперстную кишку. Вне периода пищеварения желчный проток бывает закрыт и желчь по пузырному протоку направляется в желчный пузырь. Во время пищеварения в двенадцатиперстную кишку поступает желчь как из печени, так и из пузыря.

Желчеобразование — это не только секреторный, но и экскреторный процесс, в результате которого из организма выводятся желчные пигменты: холестерин, мочевины, пуриновые основания, фосфорные соединения и пр. Образование желчи усиливают некоторые химические вещества, действующие гуморально (гастрин, соляная, желчная и другие кислоты, экстрактивные вещества корма и сама желчь). Секреция желчи зависит от функции больших полушарий мозга.

Различают два вида желчи: печеночную и пузырную. Печеночная желчь жидкая, прозрачная, светло-желтого или светло-зеленого цвета; плотность ее 1,009—1,013, pH 7,5; воды в ней 96—99 %. Пузырная желчь вследствие всасывания воды стенками желчного пузыря густая, темного цвета; плотность 1,026—1,048, pH 6,8; количество воды 80—86 %. Пузырная желчь содержит слизь, которая выделяется слизистыми железами стенок пузыря. Цвет желчи у травоядных темно-зеленый, у плотоядных красно-желтый. Окраска желчи зависит от наличия в ней желчных пигментов.

К специфическим органическим веществам, входящим в состав желчи, относят желчные пигментные и желчные кислоты. Желчные пигменты — это билирубин и биливердин. Билирубин образуется из гемоглобина при разрушении эритроцитов и обычно содержится в желчи в виде солей щелочных металлов. Биливердин получается при окислении билирубина. Он темно-зеленого цвета и всегда присутствует в желчи травоядных.

В желчи млекопитающих есть хо-

левая, гликохолевая, хенодезоксихолевая, таурохолевая кислоты. В состав желчи, кроме желчных кислот и пигментов, входят холестерин, фосфатиды, омыленные и свободные жиры, продукты распада белков (мочевина, мочевая кислота, пуриновые основания), натриевые, калиевые, кальциевые соли угольной, фосфорной и других кислот.

Значение желчи в процессах пищеварения многообразно. Она понижает поверхностное натяжение расторов и облегчает превращение жиров в тонкую эмульсию, в виде которой они легче перевариваются липазой. Благодаря своей щелочности желчь способствует нейтрализации кислого содержимого, поступающего в кишечник из желудка, и прекращает действие пепсина, разрушающего трипсин. Под влиянием желчи усиливается действие липазы, амилазы и протеолитических ферментов поджелудочного и кишечного соков. Желчные кислоты легко образуют комплексные соединения с жирными кислотами, это обусловлено их всасыванием в кишечнике. Желчь обладает бактерицидным и дезодорирующими свойствами.

Вне периодов пищеварения желчь в кишечник не поступает. Выход из желчного протока закрыт специальным сфинктером, и желчь собирается в желчном пузыре. У лошади, верблюда и оленя желчного пузыря нет, его функцию выполняют желчные ходы больших размеров.

В двенадцатиперстную кишку желчь начинает поступать через 5—10 мин после приема корма, и выделение ее продолжается 6—8 ч. Первые порции поступающей желчи более темные и более густые, так как вначале выделяется желчь из желчного пузыря, затем поступает более светлая печеночная желчь.

Из желчного пузыря желчь выделяется вследствие сокращения его стенок. Одновременно с этим происходит расслабление сфинктера, закрывающего желчный проток у входа

в двенадцатиперстную кишку. Секретция и выделение желчи у сельскохозяйственных животных имеют те же закономерности, что и у собак. Выделение желчи в кишку регулируется рефлекторным и гуморальным путем. Рефлекторное выделение желчи начинается при поступлении корма в желудок и кишечник или при показе корма, то есть условнорефлекторно. Корм в желудке механически раздражает его рецепторы, что вызывает рефлекторное сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока. Рефлекторное воздействие на процесс выделения желчи осуществляется через блуждающие и симпатические нервы. Раздражение блуждающих нервов усиливает выделение желчи, а симпатических — тормозит. Это происходит потому, что блуждающие нервы вызывают сокращение стенок пузыря и расслабление сфинктера, а симпатические нервы, наоборот, осуществляют сокращение сфинктера и расслабление пузыря. Центральная регуляция желчевыделительной функции печени у животных происходит с помощью гипоталамо-лимбических образований мозга. К ним относят латеральные, вентромедиальные ядра гипоталамуса, базальные и латеральные ядра миндалины (Н. У. Базанова, К. Т. Ташенов, 1985).

Гуморальным раздражителем, вызывающим сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока, служит гормон холецистокинин. Он образуется в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки под влиянием хлористоводородной (соляной) и жирных кислот и некоторых других веществ.

Выделение желчи и секретия желудочного сока зависят от характера принимаемой пищи. Наибольшее количество желчи выделяется на молоко, так как оно содержит жир, наименьшее — на хлеб. Согласованное выделение желчи и поджелудочного сока обеспечивает одновременное воздействие этих пищеварительных

соков на питательные вещества корма.

Количество и качество желчи зависят от характера принимаемого корма. Общее количество выделяющейся желчи в сутки составляет: у лошадей — 6—7,2 л, у крупного рогатого скота — 7—9,5, у овец и коз — 1—1,5, у свиней — 2,4—3,8 л.

При содержании животных на пастбище или при включении в зимний рацион концентратов (овес, жмых) образование и выделение желчи усиливаются.

Пищеварение в тонком отделе кишечника. Тонкий кишечник состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок.

Слизистая оболочка тонких кишок собрана в многочисленные кишечные складки, которые располагаются в разных направлениях. На слизистой имеются мельчайшие выступы — ворсинки. Слизистая образована однослойным призматическим каемчатым эпителием. На протяжении всей слизистой тонкого кишечника, кроме верхнего отдела двенадцатиперстной кишки, расположены либеркюновы железы, выделяющие сок. В верхнем отделе двенадцатиперстной кишки имеются бруннеровы железы, которые по своему строению и составу секрета сходны с железами пилорической части желудка.

Тонкий отдел кишечника у травоядных животных очень длинный: у коров он достигает 40—49 м, у овец и коз — 24—26, у лошадей и свиней — до 20 м.

Для изучения секреции кишечного сока у собак Б. Тири предложил операцию изолированного участка кишки. При этой операции вырезают отрезок кишки с сохранением брыжейки. Один конец отрезка зашивают наглухо, другой вшивают в кожную рану. Концы перерезанного кишечника сшивают для восстановления целостности пищеварительного тракта. Методику операции Тири видоизменил Велла, предложив выводить в кожную рану оба конца

изолированного отрезка кишки. Эта операция получила название фистулы Тири — Велла. Однако чаще пользуются методом Тири — Павлова. При этом способе петлю кишечника изолируют в результате разобщения слизистой оболочки между основным кишечником и отделенным его участком. Этот метод позволяет сохранить серозно-мышечную связь, отражающую нервную и гуморальную регуляцию.

Состав кишечного сока. Кишечный сок — бесцветная жидкость щелочной реакции (рН 8,2—8,7), слегка мутноватая от примеси слизи, эпителиальных клеток, кристаллов холестерина. В кишечном соке содержатся хлористый натрий и углекислые соли.

Кишечный сок завершает химическую обработку питательных веществ корма, поэтому в нем преобладают ферменты, действующие на промежуточные продукты расщепления белков и углеводов (крахмала и гликогена). В нем содержатся протеолитические ферменты: аминокполипептидаза и дипептидаза (их называют обычно смесью пептидаз), расщепляющие полипептиды и дипептиды до аминокислот. На дисахариды действуют ферменты мальтаза, инвертаза и лактаза, превращая дисахариды в моносахариды.

В кишечном соке имеются также слабоактивные ферменты: нуклеазы, липаза α -амилаза. Кроме того, в кишечном соке присутствует фермент энтерокиназа, действующая на трипсиноген и переводящая его в трипсину, а также щелочная фосфатаза, обеспечивающая процесс фосфорилирования углеводов, аминокислот и их переход через клеточные мембраны (всасывание).

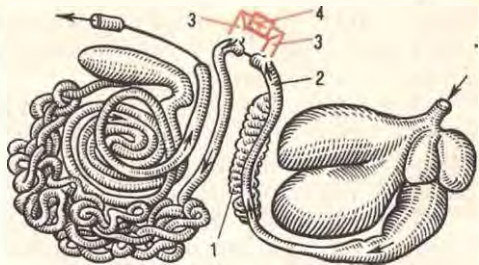
Механизм секреции кишечного сока. Секреция кишечного сока у собак происходит непрерывно. При раздражении блуждающего нерва выделяется больше кишечного сока и увеличивается содержание в нем ферментов. Механи-

ческие и некоторые другие раздражители также вызывают усиление секреции. Так, введение в отрезок кишки, изолированный по Тири — Веллу, стеклянного шарика или резинового дренажа усиливает секрецию кишечного сока. К числу химических раздражителей относят желудочный сок, продукты переваривания белков и углеводов, мыла и др. Эти раздражители действуют на секреторный аппарат кишечника и после перерезки блуждающих и симпатических нервов, иннервирующих кишечник, то есть независимо от центральной нервной системы. Считают, что механические и химические раздражители вызывают секрецию кишечного сока, действуя на нервные образования (Мейсснера и ауэрбахово сплетения), расположенные в стенке кишечника.

Кишечное полостное пищеварение. Процесс пищеварения в тонком кишечнике состоит из трех последовательных этапов (периодов): полостное пищеварение — пристеночное пищеварение — всасывание.

А. Д. Синешкоков предложил изучать кишечное пищеварение при помощи методики внешних анастомозов. Хирургическим путем разобщают в том или ином участке кишечника и создают здесь обходной путь (внешний анастомоз) для перехода содержимого из вышележащего отдела в нижележащий (рис. 31).

Для одновременного изучения процессов пищеварения в двенадцатиперстной или других кишках и секреции поджелудочного сока применяют методику «тройника». Принцип этой методики заключается в наложении хронической фистулы на поджелудочную железу и внешнего анастомоза на двенадцатиперстную кишку и другие участки тонкого кишечника. Методика внешних анастомозов дает возможность расчленять кишечник на отдельные части и изучать процесс пищеварения в каждом отделе.



31 Схема наложения внешнего анастомоза у жвачных:

1 — поджелудочная железа; 2 — двенадцатиперстная кишка; 3 — фистульные трубки, вставленные в кишку, соединенные между собой резиновой трубкой 4

Секреция сока у животных происходит непрерывно, механизм образования и состав сока такие же, как и у собак.

В результате переваривания питательных веществ корма и смешивания его с пищеварительными соками содержимое тонкого кишечника приобретает вид однородной жидкой массы, которую называют *химусом*. Общее количество химуса очень велико: у овец оно составляет 15—20 л, у свиней — 50, у лошадей — 190, у верблюда — 124—146 л. В химусе тонкого кишечника около $\frac{3}{4}$ приходится на долю пищеварительных соков. Например, у верблюда — представителя пустынных животных — химус тонкого отдела кишечника намного жиже, чем у других видов животных, хотя он и потребляет меньше воды.

Выделение в кишечник с пищеварительными соками большого количества воды, органических и минеральных веществ способствует созданию устойчивого состава химуса. Это имеет важное значение для процессов пищеварения и обмена веществ. При значительной потере химуса изменяется состав крови — в ней увеличивается содержание гемоглобина и эритроцитов. В результате выведения с химусом большого количества воды происходят снижение содержания минеральных веществ и

сдвиг кислотно-щелочного равновесия в организме, что может привести к гибели животного.

Движение тонкого кишечника осуществляется в результате сокращения продольных и круговых (поперечных) гладких мышц.

Для изучения движения кишок используют различные методики: 1) наблюдение за животным со вскрытой брюшной полостью (исследуют движение кишок, погруженных в теплую ванну с физиологическим раствором); 2) наблюдение за движением кишечника через целлулоидное окошечко, вживленное в брюшную стенку животного; 3) графическая регистрация движения кишечника с помощью резинового баллончика, введенного через фистулу в кишку; 4) наблюдение или фотографирование кишечника при помощи рентгеновых лучей после наполнения кишки контрастной массой (например, сернокислым барием); 5) запись движения изолированного отрезка кишки, помещенного в раствор Рингера.

Различают следующие виды движений кишечника: маятникообразные, ритмические (сегментированные) и перистальтические.

Маятникообразные движения — на концах короткого участка кишечника образуются узкие перехваты вследствие сокращения кольцевой мускулатуры. В участке, ограниченном этими перехватами, сокращаются продольные мышцы — кишка укорачивается и расширяется, при расслаблении этих мышц она удлиняется и суживается. В результате таких движений химус передвигается то краниально, то каудально и перемешивается с пищеварительными соками.

Ритмические, или сегментированные, движения — в результате сокращения круговых мышц на кишечнике образуются перетяжки, разделяющие кишку на множество сегментов. В следующие несколько секунд в расширенной части каждого

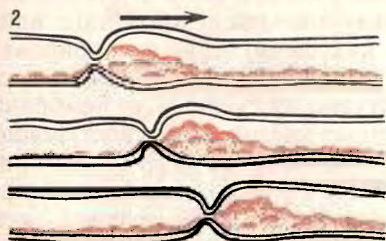
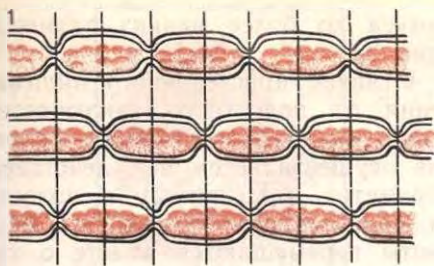
сегмента также образуется перетяжка, и она разделяется пополам, а половины двух соседних сегментов преобразуются затем в один новый сегмент (рис. 32). Такие сокращения повторяются многократно. Они не вызывают продвижения химуса вдоль кишечника, но способствуют, как и маятникообразные движения, перемешиванию содержимого и тесному соприкосновению его со стеной кишки.

Перистальтические движения вызывают поступательное продвижение химуса по кишечнику. Сокращаются круговые мышцы, образуя кольцевой перехват, впереди него полость кишки расширяется. Благодаря таким сокращениям содержимое кишки выжимается из суженного участка и передвигается в расширенный. Затем сокращение круговых мышц распространяется на следующий участок.

Когда по длине кишки проходит несколько таких волнообразных сокращений, то движения кишки принимают сходство с движением дождевого червя. Поэтому такие движения и получили название червеобразных, или перистальтических.

Перистальтические сокращения следуют одно за другим с определенным ритмом и скоростью, при этом химус продвигается только в одном направлении.

Характерная особенность двигательной функции кишечника — автоматия — способность кишечника ритмически сокращаться при нарушении нервных связей с центральной нервной системой или же после полного изолирования его от организма. Так, изолированный отрезок тонкой кишки, помещенный в раствор Рингера, сокращается длительное время. Автоматия обусловлена ганглиозными клетками ауэрбахова сплетения, она присуща и мышечным элементам кишечника. Роль ганглиозных нервных клеток заключается в координации сокращений продольных и круговых мышц кишечника.



32 Схема движения кишки:

1 — ритмическое сегментирование; 2 — перистальтика (стрелкой указано направление распространения волн сокращения)

На сокращения кишечной мускулатуры влияют центральная нервная система, механические и химические раздражения, а также состояние других отделов пищеварительного тракта и всего организма в целом. Импульсы из центральной нервной системы по блуждающим и симпатическим нервам идут к мышцам кишечника. Действие этих нервов изучено в опытах с раздражением их индукционным электрическим током. Раздражение блуждающего нерва усиливает мышечные сокращения и повышает их тонус, а симпатического — снижает тонус. В зависимости от силы раздражения и тонуса кишечной мускулатуры эффект от раздражения нервов может быть противоположным. Так, раздражение блуждающего нерва в момент возбужденного состояния кишечника (повышенный тонус) обуславливает ослабление его сокращений. При сильном раздражении симпатического нерва сокращения наблюдают в том случае, когда тонус кишки ослаблен и она находится в покое.

На движения кишечника влияют и различные эмоциональные состояния, например, гнев, страх, боль приводят обычно к угнетению кишечных сокращений. При некоторых сильных эмоциях (страх и др.) иногда возникает бурная перистальтика, вызывающая так называемый нервный понос.

Движения кишечника изменяются и под влиянием механического раздражения рецепторов слизистой оболочки. При растяжении стенки кишки химусом, поступающим из желудка, начинаются перистальтические и маятникообразные движения. Сильным раздражителем кишечных движений служит грубый корм, содержащий трудноперевариваемое вещество — клетчатку.

К химическим раздражителям, возбуждающим движения кишечника, относят холин, энтерокринин, серотонин. Эти вещества образуются в слизистой кишок во время пищеварения, всасываются и поступают в кровь, действуя гуморально. Энтерокринин и серотонин рассматривают как специфические гормоны — возбудители движений кишок.

На движения кишечника влияют и химические передатчики нервного импульса — медиаторы. Они образуются в окончаниях вегетативных нервов, иннервирующих кишечник. При раздражении блуждающего нерва выделяется ацетилхолин, симпатического — норадреналин (симпатин). Они действуют местно, так как быстро разрушаются ферментами: ацетилхолин — холинэстеразой, а норадреналин — аминоксидазой, присутствующими в крови и в клетках тела. Если в опыте на собаках с перекрестным кровообращением воспрепятствовать разрушению ацетилхолина холинэстеразой и раздражать у одной из собак блуждающий нерв, то можно наблюдать усиление сокращения кишок у обеих собак. Это можно объяснить тем, что ацетилхолин, образующийся в окончаниях блуждающего нерва, поступает

в кровь и возбуждает мышцы кишки другой собаки.

Движения кишечника усиливают желчь, экстрактивные вещества, кислоты, щелочи, растворы солей и продукты переваривания белка — полипептиды. Механизм влияния этих химических, а также механических раздражителей, действующих на слизистую кишечника, весьма сложен. Они могут или влиять рефлекторно, возбуждая хеморецепторы слизистой, или стимулировать образование химических веществ, которые, всасываясь в кровь, гуморально действуют на движения кишечника. В движении кишечника сельскохозяйственных животных и его регуляции отмечают те же закономерности, что у собак и других животных.

Мембранное пищеварение. Для ферментативного расщепления пищи важное значение имеет соприкосновение (контакт) ее со слизистой оболочкой кишечника. Переваривание питательных веществ на поверхности слизистой тонкого кишечника получило название *пристеночного* (мембранного) или *контактного пищеварения*.

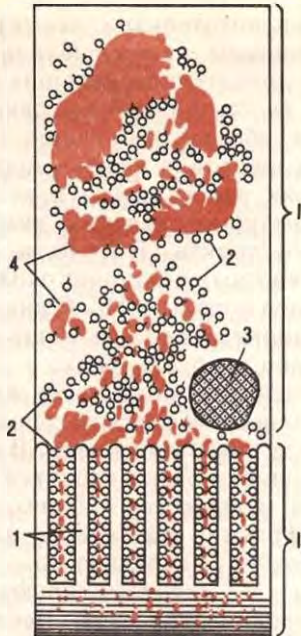
Пристеночному пищеварению способствует структура слизистой тонкого кишечника. На поверхности ворсинок имеется так называемая щеточная кайма, образованная громадным количеством микроворсинок (до 3000 на одной клетке). Между микроворсинками на клеточной мембране имеются ферменты, структурно связанные с мембраной.

В результате движений кишечника происходит непрерывное перемешивание химуса и его соприкосновение со щеточной каймой. Пищевые частицы, размеры которых меньше расстояния между микроворсинками, поступают в щеточную кайму и здесь подвергаются пристеночному перевариванию. Более крупные частицы не могут проникнуть в зону пристеночного пищеварения и, оставаясь в полости кишечника, подвергаются расщеплению ферментами

химуса до более мелких размеров (рис. 33).

Отличие пристеночного пищеварения от полостного заключается в следующем. Полостное пищеварение осуществляется под действием ферментов, выделяемых в полость пищеварительного тракта. Эти ферменты перемещаются вместе с химусом и участвуют в первоначальных стадиях пищеварения. Пристеночное пищеварение происходит под влиянием как ферментов, адсорбированных из химуса, так и ферментов, структурно связанных с мембраной кишечных клеток. При пристеночном пищеварении конечные стадии расщепления питательных веществ проходят на клеточной мембране, через которую осуществляются и процессы всасывания. Поэтому благодаря пристеночному пищеварению значительно возрастает скорость ферментативного расщепления питательных веществ и их всасывания.

Пристеночное пищеварение свойственно не только кишечнику сельскохозяйственных животных; слизистые желудка лошади, свиньи, сычуга и преджелудков жвачных тоже обладают гидролитической активностью. Опыты с инкубированием субстрата в присутствии кусочков рубца, сетки, книжки, сычуга и тонкого кишечника показали, что гидролиз крахмала до сахарозы и дипептида глициллейцина протекает значительно интенсивнее, чем без них. Пристеночный гидролиз крахмала наиболее активно протекает с участием слизистой книжки, а гидролиз сахарозы — слизистой сетки. Кроме того, в слизистой оболочке присутствуют щелочная и кислая фосфатазы, сукцинатдегидрогеназа. Наличие данных ферментов и определяет высокую резорбирующую и гидролизующую способность преджелудков, особенно рубца; поэтому 70—80 % углеводов (легкопереваримых) гидролизуются и всасываются в преджелудках. Указанное подтверждается и гистохимическими



33 Схема взаимоотношения полостного (I) и пристеночного (II) пищеварения в полости кишки:

1 — микроворсинки; 2 — ферменты (на поверхности микроворсинок они строго ориентированы); 3 — микроб (по своим размерам он не может проникнуть в поры щеточной каймы); 4 — пищевые вещества на разных стадиях расщепления

исследованиями. Так, щелочную, кислую фосфатазу и сукцинатдегидрогеназу гистохимически обнаруживают даже в роговом слое.

Электронно-микроскопическими исследованиями слизистой преджелудков установлено наличие в ней множества межклеточных щелей, а также своеобразное несплошное расположение ее рогового слоя. В межклеточных пространствах происходит адсорбция ферментов, участвующих в гидролизе.

На свободной поверхности слизистой сычуга овец находятся цитоплазматические выпячивания (микроворсинки), которые имеют меньшие размеры и расположены реже по сравнению с таковыми тонкого кишечника. На поверхности одной клетки слизистой пилорической части

насчитывается до 290—360 микроворсинок, в области дна желудка — 200—220, а в кардиальной части число их уменьшается почти в 2 раза. Количество микроворсинок варьирует в зависимости от функционального состояния железистых клеток*.

Пищеварение в толстом кишечнике. Невсосавшаяся часть химуса из тонких кишок переходит в начальный участок толстого кишечника через илеоцекальный сфинктер. Он пропускает содержимое только в одном направлении. Сфинктер открывается периодически каждые 30—60 с, и химус небольшими порциями поступает в слепую кишку. Раскрытие сфинктера — это рефлекторный процесс, происходящий в результате раздражения рецепторов в выстилающих отделах пищеварительного тракта. При наполнении слепой кишки и ее растяжении сфинктер плотно закрывается и не допускает выхода содержимого из тонких кишок.

Железы толстых кишок выделяют небольшое количество сока. В нем содержатся такие же ферменты, что и в соке тонких кишок, но их мало и переваривающая сила у них небольшая. В слизистой оболочке толстых кишок много бокаловидных клеток, выделяющих слизь. Реакция содержимого в передней и средней части толстого кишечника щелочная, а в задней части, ближе к прямой кишке, становится кислой. Секретция сока в толстых кишках обусловлена в основном механическим раздражением стенок кишечника. Пищеварение в толстом кишечнике осуществляется главным образом за счет ферментов, принесенных с химусом из тонких кишок. У плотоядных переваривание питательных веществ корма в толстом кишечнике имеет небольшое значение, так как он почти полностью переваривается и всасывается в тонком кишечнике.

* Подсчитано, что благодаря наличию микроворсинок всасывающая поверхность увеличивается в 14—39 раз.

В толстом кишечнике находится огромное количество бактерий (до 15 млрд в 1 г содержимого), которые вызывают сбраживание углеводов и гниение белков. Под влиянием бактерий из остатков питательных веществ химуса образуются кислоты и различные газообразные вещества: сероводород, двуокись углерода, метан, водород. При гнилостном разрушении белка и невсосавшихся его продуктов образуются ядовитые для организма соединения: крезол, фенол, скатол, индол и другие, которые всасываются в кровь и обезвреживаются в печени. В толстом кишечнике происходит изменение некоторых веществ. Так, за счет сероводорода образуются сульфиды, билирубин превращается в стеркобилин, холестерин — в копростерин.

Толстые кишки являются и органами выделения: через их стенки выделяются минеральные и некоторые другие вещества. В задних отделах толстого кишечника содержится вследствие всасывания воды. Здесь образуется кал.

Для процессов пищеварения в толстом кишечнике важное значение имеют бактерии, расщепляющие клетчатку. Если у жвачных клетчатка расщепляется в основном в преджелудках, то у животных с однокамерным желудком, особенно у лошади, это происходит в слепой кишке. Слепая кишка у лошади — это как бы «второй желудок»; объем ее 32—36 л, здесь переваривается до 40—50 % клетчатки и до 39 % белка. В слепой кишке имеются бактерии, которые вызывают сбраживание клетчатки с образованием летучих жирных кислот. Щелочная среда, необходимая для жизнедеятельности бактерий, создается слизью. Пищеварительные процессы продолжаются и в большой ободочной кишке, но в малой ободочной кишке их почти нет, реакция среды здесь кислая.

У свиней в толстом кишечнике химус находится от 16 до 20 ч. Несмотря на длительное пребывание

остатков питательных веществ корма, процессы переваривания здесь идут в значительно меньших размерах. В толстый кишечник свиней поступает обычно небольшое количество углеводов и белков корма, не успевших перевариться и всосаться в предыдущих отделах пищеварительного тракта. В толстые кишки этих животных поступает около 14 % углеводов и около 12 % белка корма, а переваривается здесь лишь до 9 % углеводов и до 3 % белка.

В толстом кишечнике жвачны сбраживается и всасывается в кровь 15—20 % клетчатки корма. В химус слепой кишки овец находится значительное количество общего азота и его фракций (белкового азота — 81,8—82,6 %, небелкового — 16,7—18,1 %) и идентифицируются до 17 аминокислот (Т. Н. Несипбаев 1985).

Движения толстого кишечника изучают теми же методами, что тонкого. Движения толстых кишок носят такой же характер, как и тонких, но они более слабые и очень медленные. В слепой и ободочных кишках наряду с перистальтическим происходят и антиперистальтические движения, что обеспечивает лучшее перемешивание содержимого. В слепой кишке содержимое сильным перистальтическими сокращениями перебрасывается в большую ободочную кишку.

Толстые кишки обладают автономией, которая выражена слабее, чем в тонких. Слепая кишка и часть большой ободочной кишки иннервируются блуждающими нервами, идущими от крестцовой части спинного мозга. Симпатическую иннервацию толстой кишки получают от верхнего и в основном от нижнего брыжеечного узлов. Влияние нервной системы на движения толстых кишок изучено мало. Движения толстой кишки возбуждаются преимущественно в результате механических раздражений слизистой оболочки.

У сельскохозяйственных жив

ных существуют те же закономерности двигательных явлений в толстых кишках, что и у собаки. У лошади и мелких жвачных при сокращении мышц в заднем отделе толстого кишечника образуются перехваты, замыкающие весь просвет кишки. Они наиболее выражены в том отделе, где происходит формирование и уплотнение кала.

Всасывание. Всасыванием называют процесс поступления различных веществ в кровь и лимфу через сложные биологические мембраны (кожу, подкожную клетчатку, слизистую и серозную оболочки брюшной полости и т. д.). Наибольшее биологическое значение имеет всасывание в пищеварительном тракте, так как этим путем организм получает все необходимые ему вещества для энергетических и пластических процессов.

Всасывание в пищеварительном тракте изучают методом прямых и косвенных исследований. С помощью прямых методов проводят исследования на фистульных животных. Например, животному с фистулами желудка и двенадцатиперстной кишки вводят в желудок исследуемые растворы и собирают через фистулу двенадцатиперстной кишки. Животным с фистулами кишечника или внешними анастомозами растворы вводят в один участок кишечника, а извлекают из другого. Всасывание исследуют также на животных с изолированным павловским желудочком или с изолированной петлей кишечника. Кроме того, проводят острые опыты на животных с перевязкой желудка или участка кишечника с двух концов. В изолированные участки вводят растворы и по изменению их состава определяют степень всасывания.

С помощью косвенных методов изучают химический состав крови и лимфы, оттекающих от различных отделов пищеварительного тракта. Для этой цели применяют методику ангиостомии — наложение канюли на кровеносные сосуды. Операцию

осуществляют следующим образом: на наружной стенке кровеносного сосуда с помощью швов укрепляют тонкую металлическую трубку. Другой конец ее выводят на поверхность кожи. Для взятия крови в кровеносный сосуд через трубку вводят иглу шприца. Эта методика позволяет брать кровь в любое время из разных кровеносных сосудов. Широко используют также метод меченых атомов, который дает возможность проследить скорость всасывания отдельных веществ в разных отделах пищеварительного тракта, их судьбу в организме. Применяют и гистологический метод, исследуют появление различных веществ в слизистой пищеварительного тракта.

Слизистые оболочки различных отделов пищеварительного тракта обладают разной степенью всасывания. В ротовой полости всасывания почти не происходит, так как корм здесь находится непродолжительное время. В желудке всасываются вода, глюкоза, аминокислоты, минеральные вещества, но в небольшом количестве. Это обусловлено тем, что в желудке происходит выделение сока из протоков желез в его полость, и поэтому всасывание против тока жидкости затрудняется.

В преджелудках жвачных идет интенсивное всасывание. Слизистая преджелудков выстлана многослойным эпителием, имеющим очень тонкий ороговевший слой, снабженный большим количеством кровеносных сосудов. Всасывательная поверхность слизистой преджелудков велика, поскольку она покрыта обильным количеством ворсинчатых образований. В книжке всасывательная поверхность значительно увеличена за счет листочков. В преджелудках жвачных всасываются вода, летучие жирные кислоты, глюкоза, аминокислоты, растворы минеральных солей и другие вещества. Всасывание в преджелудках зависит от интенсивности процессов переваривания корма.

В двенадцатиперстной кишке размеры всасывания невелики, кишка короткая, и в ней мала всасывающая поверхность.

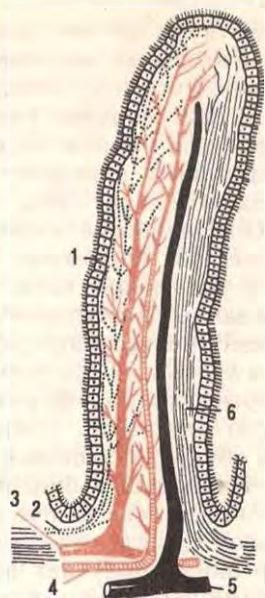
Самое интенсивное всасывание у всех животных происходит в тонком кишечнике, где очень большая всасывающая поверхность. Слизистая тонких кишок образует очень много складок. На ней имеется огромное количество ворсинок (до 2500 на 1 см^2), что в 20—25 раз увеличивает поверхность слизистой кишечника. У коровы общая поверхность ворсинок достигает 17 м^2 , у лошади — 12, у собаки — $0,52 \text{ м}^2$. Очень много ворсинок в начальном отделе кишечника, по направлению к толстой кишке количество их уменьшается. Ворсинки покрыты однослойным каемчатым цилиндрическим (призматическим) эпителием. На каждой эпителиальной клетке расположены мельчайшие микроворсинки (до 3000), что в 30 раз повышает всасывающую поверхность ворсинок. Таким образом, микроворсинки значительно увеличивают общую всасывающую поверхность слизистой оболочки кишечника; например, у собак она достигает 500 м^2 .

К каждой ворсинке подходят мелкие артерии, которые в ней разветвляются на капилляры. Вне периода всасывания большинство капилляров не функционирует. Кровь оттекает от ворсинок по венам. В центре ворсинки находится лимфатическая полость, которая служит началом лимфатического сосуда. Внутри ворсинки присутствуют гладкие мышечные волокна, а также нервные волокна с нервными сплетениями, расположенными в подслизистом слое (рис. 34).

Всасывание питательных веществ происходит и в толстых кишках, но здесь оно невелико, так как большая часть из них всасывается раньше.

В толстых кишках всасываются летучие жирные кислоты и особенно вода.

Механизм всасывания.



34 Схема строения ворсинки:

1 — микроворсинки; 2 — нервные волокна; 3 — артериальный; 4 — вензельный и 5 — лимфатический сосуды; 6 — гладкие мышцы

В процессах всасывания осуществляются фильтрация, диффузия и осмос. На уровень фильтрации влияет гидростатическое давление в кишечнике. Увеличение его до 8—10 мм рт. ст. ускоряет всасывание, но при достижении давления до 80—100 мм рт. ст. кровеносные сосуды ворсинок сдавливаются и всасывание прекращается. Однако в кишечнике гидростатическое давление обычно не превышает 3—5 мм рт. ст., поэтому фильтрация незначительно ускоряет всасывание.

Более существенное значение, чем фильтрация, имеют диффузия и осмос. Например, законами осмоса объясняют всасывание воды из гипотонических растворов. Если ввести в кишку раствор глюкозы с меньшей концентрацией по сравнению с концентрацией ее в крови, то вначале всасывается вода, а потом глюкоза. При введении в кишку раствора глюкозы в концентрации, превышающей ее содержание в крови, вначале вса-

сывается глюкоза, а потом уже вода.

При введении в участок кишки, изолированный путем перевязки с двух концов, изотонического раствора хлористого натрия или сыворотки крови они быстро всасываются, несмотря на одинаковое осмотическое давление в крови и полости кишечника. Всасывание в этих случаях нельзя объяснить диффузией и осмосом. Однако если отравить эпителий кишечника фтористым натрием, то кишечная стенка будет вести себя как обычная полупроницаемая мембрана и всасывания не произойдет, поскольку переход веществ через нее осуществляется по законам осмоса.

Вода из кишки всасывается в 100 раз быстрее, чем если бы она всасывалась в точном соответствии с процессами диффузии и осмоса. Все это указывает на то, что всасывание происходит в результате активной деятельности клеток эпителия слизистой оболочки кишечника. Оно связано с процессами обмена веществ в эпителиальных клетках, в которых при всасывании увеличивается потребление кислорода и образуется тепловая энергия. Понижение температуры или применение ядов, угнетающих обмен веществ, подавляет всасывание.

Движение ворсинок ускоряет всасывание: сокращаясь, они выжимают из себя кровь и лимфу, а при расслаблении создается разреженность в лимфатических полостях и сосудах, и в результате этого всасываются вещества, растворенные в химусе.

Движение ворсинок вызывают различные раздражители, среди них значительную роль играют вещества, образующиеся при пищеварении в кишечнике. К ним относят продукты переваривания белка — пептиды и аминокислоты, глюкозу, желчные кислоты, экстрактивные вещества. В слизистой оболочке кишки вырабатывается особый гормон — вилликин, который возбуждает движение ворсинок. Наличие гуморальной стимуляции движения ворсинок

подтверждается тем, что введение крови сытой собаки в кровь голодной вызывает у последней движение ворсинок. Сокращение ворсинок регулируется сплетением Мейсснера, заложенным в подслизистом слое у основания ворсинок. Механические раздражения их плотными частицами химуса во время движения кишок усиливают движения ворсинок.

Всасывание белков. Белки всасываются в кишечнике в основном в виде аминокислот и частично в виде низкомолекулярных полипептидов. Степень всасывания последних точно не установлена. Полипептиды могут образовываться из аминокислот в стенке кишечника и поступать в кровь. Некоторые белки при избыточном поступлении их с кормами частично всасываются без расщепления. Подобные явления отмечают у новорожденных животных. У них глобулины молозива всасываются без изменений, и в результате этого организм получает готовые иммунные тела. У травоядных животных, главным образом у жвачных, расщепление белка под влиянием микроорганизмов начинается в желудке, где и происходит их частичное всасывание.

Всасывание углеводов. Углеводы всасываются в основном в кишечнике, главным образом в виде моносахаридов — глюкозы, галактозы, фруктозы и маннозы. При избытке в корме дисахаридов часть их может всасываться без предварительного расщепления до моносахаридов. Различные моносахариды всасываются с неодинаковой скоростью. Быстрее всасываются глюкоза и галактоза; скорость всасывания фруктозы меньше в 2 раза, а маннозы — в 6 раз по сравнению с глюкозой. Следовательно, эпителиальная клетка кишечника обладает высокой избирательностью в резорбции углеводов. Это, видимо, определяется наличием на мембране микроворсинок специфичных транспортных систем для переноса различных сахаров. По данным Уголева, на мем-

дов невелико, так как большая часть углеводов сбраживается у них летучих жирных кислот в преджелтках и в таком виде здесь и всасывается. По скорости всасывания их можно расположить в следующем порядке: уксусная, масляная, пропионовая. Смеси кислот всасываются быстрее, чем каждая кислота в отдельности. Всасывание этих кислот обусловлено активными процессами итилия рубца.

Всасывание жиров. Расщепление жиров в пищеварительном акте невелико. Расщепляется только примерно 30—45 % всего количества жира, поступающего с кормом. Поэтому всасывание жира происходит как в виде продуктов его расщепления — глицерина и жирных кислот, так и в виде нерасщепленного эмульгированного жира. Всасывание жиров без предварительного расщепления возможно только тогда, когда они хорошо эмульгированы и образуют тонкодисперсную систему, состоящую из мельчайших капелек жира, диаметр которых меньше 0,5 мкм. Жиры с высокой точкой плавления эмульгируются и всасываются труднее, чем с низкой. Без предварительного расщепления может всосаться 97—98 % растительного масла, а тристеаринов — 10—15 %.

Глицерин хорошо растворяется в воде и поэтому быстро всасывается. Жирные кислоты нерастворимы в воде, для их всасывания необходимо присутствие желчных кислот в полости кишечника. Желчные кислоты поступают в связь с жирными кислотами и образуют сложные комплексные соединения, хорошо растворимые в воде и легко проникающие в эпителиальные клетки ворсинок кишечника. Здесь они распадаются на свои

вязать желчный проток и соединить желчный пузырь с тонкой кишкой ниже обычного места впадения желчного протока, то наблюдают следующее. Лимфатические сосуды будут заполнены жиром только ниже нового места поступления желчи, а в участке, куда она обычно поступала, лимфатические сосуды не содержат жира.

В слизистой кишечника жирные кислоты быстро вступают во взаимодействие с глицерином, в результате чего образуются частицы нейтрального жира. Их можно обнаружить, рассматривая под микроскопом препараты из слизистой кишечника, обработанные осмиевой кислотой, которая окрашивает жир в черный цвет. Всосавшиеся жиры в основном поступают в лимфатическую систему и лишь в небольшой части — в капилляры кровеносной системы. В толстых кишках жир всасывается в основном в виде эмульсии.

Механизм всасывания жиров еще не совсем выяснен. До последнего времени считали, что продукты их гидролиза всасываются в кровь из кишечника путем пиноцитоза. Однако исследование, проведенные с применением электронного микроскопа, показали, что роль пиноцитоза во всасывании жиров незначительна. Всасывание их проходит более сложно при тесном взаимодействии между структурой энтероцитов и транспортируемыми жировыми частицами. Р. О. Файтельберг делит процесс всасывания жиров на несколько этапов: 1) транспорт продуктов полостного и пристеночного липолиза через апикальную мембрану; 2) транспорт хиломикронов через мембраны эндотелия лимфатических и кровеносных сосудов; 3) транспорт жировых

глюплазматической сети и вакуоли пластинчатого комплекса. Жиры всасываются с различной скоростью в зависимости от количества, качества и химического строения их молекул.

Всасывание воды и минеральных веществ. Вода всасывается во всех отделах пищеварительного тракта. В желудке ее всасывается немного, так как здесь она задерживается мало. Основное всасывание воды происходит в кишечнике.

У различных видов сельскохозяйственных животных в силу особенностей процессов пищеварения всасывание воды в желудочно-кишечном тракте происходит неодинаково. У жвачных резорбция воды начинается в преджелудках. Интенсивное всасывание воды происходит в рубце и сетке овец. Активно всасывается вода в изолированном рубце крупного рогатого скота и овец. По данным А. Д. Синещекова, в многокамерном желудке жвачных всасывается до 60—70 % выпитой воды. Однако, несмотря на то что желудок резорбирует большую часть выпитой воды, высокой способностью всасывать ее обладает и кишечник. Так, в изолированной петле тонкой кишки овец за 30 мин всасывается от 47 до 53 % введенной воды.

В пищеварительном тракте циркулирует большое количество воды, что обусловлено преимущественно секрецией пищеварительных соков. Так, у коров в течение суток вместе с пищеварительными соками выделяется 150—180 л воды, которая почти полностью всасывается в кишечнике (с калом выделяется около 10 % воды). Скорость всасывания воды изменяется, если она смешана с солями, сахаром или химусом. Переход воды из кишечника в кровь зависит от осмотического давления раствора. Из гипертонических растворов вода не всасывается, наоборот, она переходит из крови в полость кишечника и снижает концентрацию раствора.

При всасывании изотонических растворов как вода, так и растворенные в ней соли проходят через слизистую кишечника независимо друг от друга.

Минеральные вещества всасываются в основном в тонком кишечнике. Всасывание хлористых солей натрия и калия идет лучше из гипотонических растворов. Соли кальция всасываются в кишечнике в результате образования комплексных соединений с жирными и желчными кислотами. На интенсивность всасывания кальция влияет количество солей натрия и калия. Избыток калия по сравнению с натрием ухудшает всасывание кальция.

Фосфор всасывается из органических и неорганических соединений. Быстрота его всасывания зависит от скорости расщепления этих соединений.

Железо усваивается в виде окисных и закисных солей, причем всасывание закисных солей происходит быстрее. Микроэлементы медь, цинк, йод, бром, кобальт и другие всасываются в виде органических и неорганических соединений.

Регуляция процессов всасывания. Роль нервной регуляции процессов всасывания изучена недостаточно. Считают, что ее участие проявляется в пределах тех же закономерностей, которые наблюдают в отношении регулирования секреторной и моторной деятельности пищеварительного тракта. Степень активности моторных и секреторных процессов определяет размеры всасывания кишечным эпителием. На процессы всасывания влияет кора больших полушарий, что доказывается выработкой условных рефлексов, тормозящих или ускоряющих процесс всасывания различных веществ.

Регулирующее влияние на всасывание оказывают гормоны коры надпочечников, а также витамины группы В и аскорбиновая кислота, влияющие на всасывание углеводов, железа, кальциферол — кальция и фосфора.

Дефекация. В нижнем отделе толстой кишки в результате всасывания воды содержимое сгущается в 15—20 раз и начинается формирование кала. В состав его входят кишечная слизь, остатки отмершего эпителия слизистой оболочки кишечника, холестерин, ферменты, желчь, придающая калу характерный цвет, минеральные вещества и микроорганизмы. Последние составляют около 20—30 % от объема кала. Кроме того, в кале содержатся части корма, оставшиеся непереваренными, в том числе клетчатка.

Общее количество кала у животных зависит от характера и количества корма. При растительном корме кала больше, чем при животном. Корова ежедневно выделяет около 40 кг, овца — около 3, лошадь при кормлении луговым сеном — 16—17, а при даче овса и сена — 9—10 кг кала.

Каловые массы накапливаются в заднем отделе толстой кишки перед выходом в прямую. Дефекация — это освобождение толстых кишок от каловых масс. Она наступает в результате раздражения слизистой прямой кишки накапливающимся в ней калом. Постоянного выбрасывания кала не происходит, так как у выхода из прямой кишки имеются два сфинктера. Внутренний сфинктер состоит из гладкой мускулатуры, наружный — из поперечнополосатой. Эти сфинктеры находятся в состоянии постоянного тонического сокращения.

Раздражение рецепторов прямой кишки вызывает рефлекторное сокращение мышц толстой и прямой кишок и раскрытие внутреннего и наружного сфинктеров. Одновременно с этим сокращаются мышцы, поднимающие заднепроходный сфинктер, и создается опора для продольной мускулатуры прямой кишки, что препятствует выпадению последней. Акту дефекации способствуют сокращения диафрагмы и мышц брюшного пресса, повышающие внутрибрюш-

ное давление и выжимающие каловые массы из толстой кишки в прямую, а из прямой — наружу.

ПИЩЕВАРЕНИЕ У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПТИЦ

У птиц пищеварительная система по своей структуре и функции приспособлена к приему и перевариванию корма растительного и животного происхождения.

Ротовое пищеварение. У зерноядных птиц клюв твердый, с острыми краями, приспособленный для склевывания и дробления твердого корма. На клюве у водоплавающих птиц имеется ороговевший выступ, служащий для обрывания травы, а по краям клюва — многочисленные поперечные ротовые пластинки, с помощью которых птица при захватывании корма в воде отцеживает ее и раздавливает корм. Язык покрыт роговыми сосочками и способствует захватыванию и проглатыванию корма.

В ротовой полости корм не задерживается и быстро проглатывается. У птиц небольшие слюнные железы находятся сбоку в средней и задней частях языка и на дорсальной поверхности основания языка, а имеются также железы угла рта, передние и задние подчелюстные железы. Слюны выделяется очень мало, но она содержит слизь, которая облегчает проглатывание корма. В слюне птиц содержится птиалин.

Пищеварение в полости зоба. Из рта корм поступает в зоб, который хорошо развит у кур и других зерноядных птиц. У гусей и уток вместо зоба имеется веретенообразное расширение пищевода. В зобу твердые корма увлажняются и размягчаются.

Слизистая оболочка зоба не содержит желез, секретирующих ферменты, но в нем происходит переваривание углеводов, белков и жира ферментами растительных кормов.

а также микрофлорой. Продукты переваривания в зобу не всасываются.

Продолжительность пребывания корма в зобу зависит от его вида, количества и консистенции. Мягкий и влажный корм быстро переходит в желудок, твердые зерновые корма — медленнее. На эвакуацию содержимого зоба влияет степень наполнения желудка. Импульсы, идущие из пустого желудка, вызывают сокращение зоба. Наполнение желудка кормовой массой тормозит сокращение зоба, и передвижение корма из него временно прекращается. Блуждающие нервы возбуждают моторику зоба, после перевязки этих нервов зоб не сокращается.

Пищеварение в желудке. Желудок птиц состоит из двух отделов: железистого и мышечного. Из зоба корм поступает в железистый отдел желудка, в его слизистой расположено 30—40 пар крупных трубчатых желез, выделяющих желудочный сок, который содержит хлористоводородную (соляную) кислоту и протеолитические ферменты.

Для изучения процессов пищеварения в желудке пользуются павловской фистульной методикой.

У птиц секреция желудочного сока постоянная, но прием корма ее усиливает. При мнимом кормлении или поддразнивании птицы кормом отчетливо проявляется рефлексорная фаза секреции желудочного сока. Выделяющийся в эту фазу сок птиц, как и млекопитающих, обладает повышенной кислотностью и переваривающей силой.

Железистый отдел желудка очень мал, и в нем практически не происходит накопления и переваривания корма. Постоянно выделяющийся сок стекает в мышечный отдел желудка, где и происходит переваривание корма.

Мышечный отдел желудка имеет хорошо развитые гладкие мышцы. В нем происходит механическое перетирание корма. Здесь обычно нахо-

дят мелкие камешки, кусочки стекла и другие твердые предметы, заглатываемые птицей; они способствуют перетиранию корма. Слизистая мышечного отдела желудка имеет железы, выделяющие коллоидный секрет. Данный секрет накапливается на поверхности, застывает и превращается в роговую пленку (кутикулу), которая постоянно стирается и возобновляется. Роговая оболочка предохраняет мышечную стенку от повреждений твердыми предметами. Мышечный отдел желудка хорошо развит у зерноядных птиц. У кур между отделами желудка находится сфинктер, препятствующий обратному переходу содержимого — из мышечного отдела в железистый. У уток и гусей такого сфинктера нет и содержимое попеременно забрасывается из одного отдела желудка в другой.

В мышечном отделе желудка птиц интенсивно переваривается корм. В нем расщепляются белки, углеводы, в меньшей степени жиры. Белки в желудке расщепляются до аминокислот. В мышечный отдел желудка постоянно забрасывается содержимое двенадцатиперстной кишки, вследствие этого процессы пищеварения в нем усилены; ферменты кишечного и желудочного соков расщепляют здесь питательные вещества, поскольку концентрация хлористоводородной (соляной) кислоты в желудке незначительна (0,1 %). Кроме того, в такой слабокислой среде сохраняется активность ферментов корма и развиваются бактерии, переваривающие все питательные вещества, особенно крахмал; не могут развиваться только целлюлозолитические бактерии.

Оба отдела желудка сокращаются каждые 20—30 с. При сокращении стенок мышечного отдела желудка давление в его полости повышается; у кур оно достигает 140, у уток — 180, у гусей — 265 мм рт. ст.

Двигательная и секреторная функции желудка регулируются

блуждающими нервами. При перерезке этих нервов моторика и секреторная деятельность желудка затормаживаются.

Кишечное пищеварение. Содержимое желудка отдельными мелкими порциями (у уток) или сплошной массой (у гусей) переходит в двенадцатиперстную кишку. Длина кишечника у птиц относительно небольшая. В связи с этим корм проходит через желудочно-кишечный тракт быстро (у кур в среднем за 24 ч). Тем не менее в тонком кишечнике птиц осуществляется основное переваривание белков, жиров и углеводов.

В двенадцатиперстную кишку поступает поджелудочный сок щелочной реакции, имеющий те же ферменты, что и у млекопитающих. У птиц относительная масса поджелудочной железы значительно больше, чем у млекопитающих, что, по-видимому, связано с ее интенсивной секреторной деятельностью.

Печень у птиц большая, и соответственно этому образуется и выводится больше желчи по отношению к их массе, чем у млекопитающих. Так, у кур на 1 кг массы тела в сутки отделяется в среднем 37 мл желчи, у собаки — 10, у лошади — 10—12, у коровы — 5—15 мл. Отделение желчи у птиц происходит постоянно. При приеме корма желчеотделение усиливается. Желчь выводится двумя путями: через желчный пузырь и непосредственно в кишечник. Желчные протоки правой и левой долей печени сливаются у ворот печени, образуя расширение — синус, через который желчь может выводиться из синуса в кишку, минуя желчный пузырь. В период интенсивного пищеварения пузырьная и печеночная желчь выводится одновременно.

Железы слизистой оболочки тонких кишок вырабатывают сок слабощелочной реакции. В нем содержатся те же ферменты, что и в соке млекопитающих.

Толстая кишка у птиц очень короткая, в самом начале ее имеются два отростка — слепые кишки, у большинства домашних птиц, особенно травоядных, они хорошо развиты. В слепые кишки поступает только часть химуса, в основном жидкая, с примесью мелких частиц корма. В слепых кишках под действием микроорганизмов расщепляются белки, жиры и углеводы, включая клетчатку.

Движения кишечника у птиц такие же, как и у млекопитающих, но у птиц наряду с перистальтическими происходят и антиперистальтические сокращения. В результате этого содержимое передвигается по кишечнику взад и вперед и забрасывается в желудок.

Толстая кишка заканчивается расширенным отделом — клоакой. В ее полость открываются два мочеточника и выводные отверстия половых органов — спермиопроводы или яйцеводы. В клоаке происходит формирование кала. У птиц он полужидкий (74 % воды), выделяется вместе с мочой. На поверхности кала образуется белая пленка из кристаллов мочевины. Опорожнение кишечника происходит так же, как и у млекопитающих.

Процессы всасывания в кишечнике птицы происходят интенсивно. Слизистая имеет множество ворсинок и зигзагообразных продольных складок, что способствует быстрому всасыванию.

Контрольные вопросы

1. Роль микрофлоры и микрофауны в пищеварительных процессах.
2. Регуляция секреции желудочного сока.
3. Механизм секреции поджелудочного сока.
4. Роль желчи в процессах пищеварения.
5. Механизм процессов всасывания.
6. Физиология жвачного процесса.
7. Особенности пищеварения у жвачных животных.
8. Особенности пищеварения у птиц.
9. Работы И. П. Павлова по методике изучения процессов пищеварения.
10. Полостное и мембранное пищеварение.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Основой жизнедеятельности живого организма служит обмен веществ (метаболизм).

Жизнь и белок — понятия неразрывные. Это объясняется тем, что белок является материальной основой жизни, то есть основу всего живого составляют белки. Следовательно, без белков жизнь на Земле невозможна.

В организме происходят непрерывно и автоматически протекающие превращения химических веществ, и взаиморегуляции этих процессов. И. П. Павлов рассматривал обмен веществ как основу физиологических функций организма.

Обмен веществ животных складывается из двух тесно связанных друг с другом процессов — ассимиляции и диссимиляции.

Ассимиляция, или анаболизм, — процесс усвоения организмом питательным веществ, поступающих из внешней среды. Питательные вещества ассимилируются и становятся белками, жирами и углеводами, присущими данному организму, его строительными материалами и энергетическими ресурсами. Эти сложные биохимические преобразования и превращения совершаются при участии многочисленных ферментов.

Диссимиляция, или катаболизм, — процесс распада сложных органических веществ, сопровождающийся освобождением большого количества энергии. Процессы ассимиляции и диссимиляции, тесно переплетаясь друг с другом, способствуют постоянному обновлению состава организма, что, конечно, требует и энергетического обеспечения.

Обмен веществ и энергии лежит в основе очень важных свойств живого организма — изменчивости и наследственности. Таким образом, основное свойство живой материи — обмен веществ, представляющий достаточно подвижную и гибкую, но строго упорядоченную систему биохимических реакций.

Различные стороны обмена веществ и энергии имеют свои особенности и закономерности. Каждому виду сельскохозяйственных животных присущ свой тип обмена веществ, который зависит от многочисленных факторов: климата, кормления, условий содержания, возраста, породы, пола, наследственных особенностей и т. д.

Регуляцию обмена веществ и энергии осуществляет центральная нервная система, в первую очередь кора головного мозга и некоторые его подкорковые образования. Особое значение имеет гипоталамус. В нервных клетках этого отдела мозга сосредоточены пульты управления тончайшими процессами обмена веществ и энергии. Через вегетативную нервную систему и железы внутренней секреции гипоталамус регулирует и координирует многообразные проявления жизнедеятельности клеток, органов и тканей.

Обмен веществ у животных состоит из трех этапов. Его начальный этап представлен пищеварением. В пищеварительном тракте в результате механической, биологической и химической обработки происходит переваривание корма.

Второй этап начинается с момента всасывания питательных веществ в кровь и лимфу. Идет процесс синтеза и распада органических веществ. При этом образуется большое количество промежуточных и конечных продуктов обмена. Этот этап называют промежуточным обменом, его разделяют на белковый, углеводный, липидный, минеральный и водный. Заключительный этап состоит в выведении конечных продуктов обмена веществ из организма.

Методы изучения обмена веществ. Для изучения обмена веществ в организме или в отдельных органах существуют самые разнообразные методы. Наиболее старый из них — *метод балансовых опытов*, заключающийся в подсчете количества поступающего в организм вещества и количества образующихся конечных продуктов его превращения, выделяющихся из организма. Например, определив количество азота, поступающего в организм животного с белками, выделяющегося с мочой, калом и потом, можно установить баланс азота. При помощи этого метода получены многочисленные ценные данные о промежуточном обмене сельскохозяйственных животных. Однако изучение балансов не дает возможности вскрыть то многообразие, которое лежит в основе обмена веществ всех сложных химических явлений, выявить степень участия различных органов в превращении тех или

иных веществ. Данный метод дает только количественное представление об обмене веществ.

Для изучения обмена веществ в отдельных органах иногда применяют *метод изолированных органов*. Такие органы в течение некоторого времени способны сохранять свою жизненную активность и использовать для своей деятельности питательные вещества, пропускаемые через кровеносные сосуды.

При изучении процессов обмена веществ, в частности белков, и синтеза их в различных органах существенную помощь оказал *метод ангиостомии*, разработанный русским ученым Е. С. Лондоном. Наряду с ангиостомией в настоящее время широко применяют *метод катетеризации кровеносных сосудов*.

Перспективен *метод меченых атомов*, или изотопный метод, благодаря которому установлен ряд закономерностей промежуточного обмена. Те или иные аминокислоты «метят» путем замещения отдельных атомов тяжелым азотом (N^{15}), тяжелым углеродом (C^{14}) или тяжелым водородом (H^2), затем с помощью соответствующих методов прослеживают пути превращения меченых аминокислот.

ОБМЕН БЕЛКОВ

Организм животного — чрезвычайно сложная биохимическая лаборатория. Здесь постоянно с огромной скоростью происходят многочисленные химические реакции, разрушаются и вновь создается множество простых и сложных химических соединений.

Среди веществ, которые входят в состав всех тканей и органов животного, особое значение имеют белки. Они играют исключительную роль в жизнедеятельности организма, служат главными носителями жизни. Не случайно второе их название — *протеины* — происходит от греческого слова «протос», что значит — первый или главный. Белки специфичны; это зависит от различий в форме молекул — конформации, которая обусловлена определенным порядком чередования аминокислот в полипептидной цепи молекулы белка.

Функция белка определяется тем, что он составляет основу живой протоплазмы. Кроме того, белки принимают участие в регуляции метаболизма, в сократительных процессах и в реакциях, обеспечивающих выс-

шим организмам защиту от болезнетворных агентов. Белки являются также компонентами и системы дыхания. Так, белок гемоглобин служит переносчиком кислорода и двуокси углерода в организме.

Аминокислоты — это структурные единицы белка. Сейчас известно большое число различных аминокислот, но наиболее важны из них 20. Все аминокислоты, встречающиеся в белках, содержат аминокгруппу и карбоксильную группу: различаются они по радикалам. Благодаря наличию аминокгруппы аминокислота может выступать в роли основания и реагировать с кислотами, а кислотная группа позволяет ей реагировать с основаниями. Поэтому белки способны выполнять роль буферов.

Биологическая ценность различных белков неодинакова. Она зависит от аминокислотного состава. В настоящее время установлено, что из 20 аминокислот восемь являются незаменимыми, восемь — заменимыми, четыре — частично заменимыми.

К *заменимым аминокислотам* относят те кислоты, которые могут синтезироваться в организме в достаточном количестве из других аминокислот или органических соединений. К ним относят: аланин, аспарагин, глутамин, глицин, пролин, серин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты.

Незаменимыми аминокислотами называют такие, которые не синтезируются в организме, но необходимы для его нормального роста и развития, для поддержания азотистого равновесия. При хроническом недостатке или отсутствии незаменимых аминокислот организм теряет в массе и в конце концов погибает. Поэтому они должны быть обязательно введены в организм вместе с кормом. К таким аминокислотам относят: валин, изолейцин, лейцин, метионин, треонин, лизин, триптофан, фенилаланин.

Частично заменимыми являются

аргинин, гистидин, цистеин и тирозин.

Значение незаменимых аминокислот состоит в том, что, кроме участия в образовании белка, они играют важную роль в обмене веществ, а также выполняют специальные функции в организме. Например, метионин принимает участие в процессе метилирования при образовании холина и креатина и вместе с тирозином участвует в синтезе адреналина и норадреналина. Фенилаланин и тирозин необходимы для образования адреналина, норадреналина и тироксина. При отсутствии валина возникает перерождение тканей головного мозга и наступает мышечная слабость. Триптофан служит источником синтеза антипеллагрического витамина. Аргинин принимает участие в образовании мочевины и является источником гуанидиновой группы при синтезе креатина. Гистидин имеет имидазольное кольцо, которое не может быть синтезировано организмом.

Потребность в поступлении незаменимых аминокислот с кормом значительно меньше у жвачных. Это объясняется тем, что бактериальная флора рубца синтезирует отдельные незаменимые и в достаточном количестве заменимые аминокислоты.

Животные белки (молоко, мясо, яйца) содержат все заменимые аминокислоты, их называют *полноценными белками*. В большинстве растительных белков (рожь, пшеница, овес, кукуруза, горох) некоторые незаменимые аминокислоты отсутствуют или находятся в очень малых количествах. Поэтому такие белки не обеспечивают всех потребностей животного организма, и они называются *неполноценными*. Следовательно, при составлении рациона для сельскохозяйственных животных и птиц необходимо учитывать, с одной стороны, потребность организма в аминокислотах, с другой — содержание незаменимых аминокислот в кормах. Это обеспечит нормальный

рост и развитие животного, повысит продуктивность и другие его хозяйственно полезные признаки.

Биологическая ценность белка определяется также степенью усвоения (ассимиляции) его организмом. Чем больше ассимилируется данного белка, тем меньше его нужно для покрытия потребностей организма в белках и тем, следовательно, больше его биологическая ценность. Биологическая ценность белка тем выше, чем ближе его аминокислотный состав к составу белков данного организма.

Азотистый баланс. Использование белка тканями происходит непрерывно. Для выяснения количественной стороны белкового обмена необходимо знать количество принятого с кормом белка и уровень его усвоения организмом. Ввиду того что белок в отличие от углеводов и жиров содержит в своей молекуле азот (14—19 %), о количестве поступивших в организм и использованных белков можно судить по величине азотистого баланса. Для расчета принимается, что 100 г белка в среднем содержат 16 % азота. Определяя содержание азота в кормах и выделенное его количество вместе с калом, мочой и потом, можно установить азотистый баланс. По его величине устанавливают приход и расход белка, для чего найденную величину азота умножают на 6,25 ($100:16=6,25$).

У взрослого здорового животного, находящегося в нормальных условиях кормления и содержания, отмечают *азотистое равновесие*, то есть количество азота, потребленного с белком, и количество азота, выделенного из организма, равны.

При окислении белков образуется аммиак, который поступает в кровь, печень и почки, где из него синтезируется мочевина. Частично мочевина крови выводится с мочой, а также экскретируется в преджелудки, выделяется слюнными железами и снова поступает в рубец. Такой круго-

оборот азота служит важнейшей приспособительной реакцией организма, повышающей азотистый баланс корма (рис. 35).

Положительным азотистым балансом называют состояние, когда часть азота корма задерживается в организме. Данный баланс может быть при усиленном синтезе белка в период роста и развития организма, во время беременности, восстановительного периода после голодания или болезни.

Отрицательный азотистый баланс характеризуется тем, что из организма выделяется больше азота, чем его поступает с кормом. Это происходит при кормлении неполноценными белками, белковом голодании, а также при различных заболеваниях, связанных с усиленным распадом белков тканей.

Использование белков тканями организма осуществляется непрерывно, независимо от их поступления с кормом. Животный организм в зависимости от количества белков в кормах может иметь различную высоту уровня азотистого равновесия. Белок в теле взрослого организма в обычных условиях не откладывается про запас, а разрушение его в процессе обмена веществ идет постоянно. Поэтому для каждого вида животного существует максимальная и минимальная граница азотистого равновесия. Причем данная граница колеблется в зависимости от породы, возраста, пола, физиологического состояния и внешних климатических условий. Следовательно, азотистый баланс характеризует состояние белкового обмена в организме. Хронический отрицательный азотистый баланс неизбежно приводит к смерти животного. Отсюда возникает вопрос о научно обоснованных нормах белкового кормления сельскохозяйственных животных. Даже при безбелковом кормлении из организма с мочой выделяются азотистые вещества, то есть идет разрушение белка в процессе метаболизма. Для

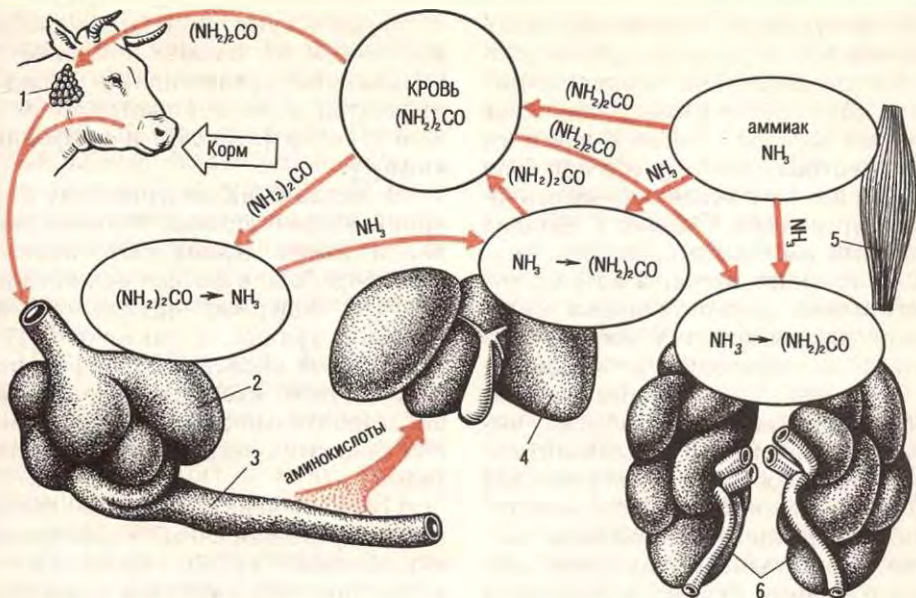
того чтобы постоянно поддерживать азотистое равновесие в организме, необходимо обязательное поступление определенного количества белка. Это минимальное количество белка, способствующее поддержанию азотистого равновесия в организме, получило название *белкового минимума*.

Для сельскохозяйственных животных белковый минимум (в граммах на 1 кг живой массы) примерно следующий: для овцы и свиньи — 1; для лошади в покое — 0,7—0,8, в работе — 1,2—1,42; для нелактирующей коровы — 0,6—0,7, для лактирующей — 1. Эти нормы намного превышают количество белка, выводимого из организма в покое при безбелковом питании, названное *коэффициентом белкового изнашивания*. Указанный белковый минимум не только удерживает азотистое равновесие, но и полностью покрывает энергетические потребности организма.

Однако для определения суточного количества белка в кормах существенное значение имеют не только количественные, но и качественные показатели. Для поддержания нормального роста и развития организма требуется разное количество белка, в зависимости от его аминокислотного состава.

Потребность организма в белках корма зависит и от таких питательных веществ, как жиры и углеводы. Эндогенный белковый катаболизм уменьшается, если все энергетические затраты организма восполняются полностью за счет углеводов и жиров. Тем самым они заметно предупреждают распад белков организма.

Обмен аминокислот. После всасывания в кровь и частично в лимфу аминокислоты в организме животного претерпевают ряд превращений. Во-первых, происходит синтез белков, направленный на восполнение физиологических затрат белка в результате жизнедеятельности орга-



35 Механизм азотистого равновесия у жвачных:

- 1 — слюнные железы; 2 — преджелудки;
3 — кишечник; 4 — печень; 5 — мышцы;
6 — почки

низма. Белок органов и тканей имеет присущий для данного вида животного, даже индивидуума, аминокислотный состав. Поэтому для синтеза различных тканевых белков необходим вполне определенный набор незаменимых аминокислот. При отсутствии хотя бы одной незаменимой аминокислоты биосинтез белка не осуществляется. Часть свободных аминокислот затрачивается на синтез биологически важных веществ — гормонов, ферментов и других активных соединений. Другая часть, подвергаясь необратимому окислительному процессу, используется в качестве энергетического материала с образованием конечных продуктов — аммиака, углекислого газа и воды. При этом процесс обновления аминокислот в молекулах тканевых белков происходит с разной скоростью. Так, белки печени обновляются наполовину за 18—12 сут, белки плазмы крови — за 18—45 сут.

В обмене аминокислот наибольшее значение имеют реакции деза-

минирования, трансаминирования и декарбоксилирования.

Имеется несколько путей *дезаминирования*: восстановительный, окислительный и гидролитический. Продуктами дезаминирования аминокислот могут быть различные кетокислоты (пировиноградная, щавелевоуксусная, α -кетоглутаровая), оксикислоты (молочная кислота и др.) с выделением аммиака. У животных окислительный путь является преобладающим типом дезаминирования.

Почти все аминокислоты в процессе обмена веществ подвергаются *трансаминированию* (переаминированию). В процессе дезаминирования и трансаминирования аминокислот образуются кетокислоты, которые являются звеньями как промежуточного обмена аминокислот, так и обмена углеводов и жиров. Через эти соединения осуществляется связь белкового обмена с жировым и углеводным.

Декарбоксилирование аминокислот состоит в отщеплении карбоксильной группы в виде двуокиси углерода. Декарбоксилированию подвергаются и кетокислоты, появившиеся при дезаминировании.

В результате дезаминирования аминокислот и распада других азотистых соединений в тканях непрерывно образуются аммиак, двуокись углерода и вода. Аммиак токсичен для животных, поэтому его накопление привело бы к неизбежному отравлению организма. Однако у высших животных аммиак в органах и тканях не накапливается, а за счет существующих ферментативных механизмов он связывается (обезвреживается) и переходит в мочевину.

Мочевина — это главный конечный продукт азотистого обмена, выделяющийся с мочой у млекопитающих животных. У птиц и рептилий основной конечный продукт азотистого обмена представлен мочевой кислотой. Конечными продуктами азотистого обмена, кроме мочевины и мочевой кислоты, являются креатин и гиппуровая кислота.

Образование мочевины происходит в печени в результате орнитинового цикла, открытого Г. Кребсом (1933) и позже дополненного новыми данными. Начальный этап синтеза мочевины — соединение аммиака с угольной и аденозинтрифосфорной (АТФ) кислотами, что дает карбамилфосфат. Последний присоединяется к орнитину, образуя цитрулин, переходящий в аргинин. Под действием аргиназы аргинин распадается на мочевину и орнитин. Возможны и другие пути нейтрализации аммиака в организме. Глутаминовая и аспарагиновая кислоты связывают аммиак, превращаясь в глутамин и аспарагин.

Обмен сложных белков. Среди белков этой группы существенное биологическое значение имеют нуклеопротеиды, в качестве простетической группы имеющие нуклеиновые кислоты. Во всех живых существах содержится два вида нуклеиновых кислот: дезоксирибонуклеиновая (ДНК) и рибонуклеиновая (РНК). Они имеют большое физиологическое значение в жизни клеток — в их развитии, размножении и делении.

Нуклеиновые кислоты состоят всего лишь из четырех компонентов, называемых нуклеотидами. Каждый нуклеотид включает азотистое основание, сахар (пентозу) и фосфорную кислоту.

В состав ДНК из азотистых оснований входят аденин, гуанин, цитозин и тимин. Кроме того, имеются дезоксирибоза и фосфорная кислота.

РНК содержит аденин, гуанин, цитозин, урацил, а также рибозу и фосфорную кислоту. Специфичность нуклеиновой кислоты определяется последовательностью расположения в ее цепи этих четырех типов нуклеотидов.

Пути обмена сложных белков весьма разнообразны. Расщепление нуклеиновых кислот происходит в кишечнике под влиянием ферментов поджелудочной железы — рибонуклеаз и дезоксирибонуклеаз. Полинуклеотиды в кишечнике расщепляются на отдельные мононуклеотиды, а последние при отщеплении фосфорной кислоты превращаются в нуклеозиды, которые всасываются в кровь и поступают в органы и ткани. В тканях нуклеозиды под действием ферментов нуклеозидаз расщепляются на азотистые основания и сахар. При этом образуются пуриновые (аденин, гуанин), пиримидиновые (цитозин, урацил, тимин) основания и пептозы. Азотистые основания пуринового ряда затем подвергаются гидролитическому дезаминированию и дальнейшему окислению до мочевой кислоты. В свою очередь, мочевая кислота под действием фермента уриказы превращается в аллантоин и выделяется с мочой. Что касается сахаристого компонента нуклеиновых кислот, то он окисляется до CO_2 и H_2O .

В физиологии животного организма существенное значение имеют обменные процессы других сложных белков — хромопротеидов — гемоглобина и миоглобина.

Регуляция белкового обмена. Белковый обмен находится под регу-

лирующим влиянием центральной нервной системы. В гипоталамической области промежуточного мозга находятся специальные центры, регулирующие белковый обмен. На белковый обмен оказывает влияние и кора больших полушарий. В свою очередь, центральная нервная система регулирующую роль осуществляет через железы внутренней секреции: щитовидные железы, надпочечники и гипофиз.

При гиперфункции щитовидной железы повышается обмен белков, мышцы теряют очень важное для них азотистое вещество — коеатин, который переходит в мочу. Может также наступать отрицательный азотистый баланс. Гипофункция щитовидной железы сопровождается явлениями обратного порядка, то есть замедляется обмен веществ, останавливается рост тела, что вызывает карликовость и кретинизм.

Под влиянием гормонов корковой части надпочечников (минералокортикоиды — дезоксикортикостерон, альдостерон) в печени и почках усиливается дезаминирование, в связи с этим больше выделяется азота с мочой. При этом увеличивается и общий обмен белков. Более активное влияние на обмен белков оказывает другая группа гормонов — глюкокортикоиды (кортизол, кортизон, кортикостерон). Эти гормоны ускоряют распад белков и аминокислот, в результате чего усиливается выделение азота из организма. Недостаток кортикоидных гормонов вызывает явления обратного порядка.

Гипофиз посредством своих гормонов регулирует деятельность желез внутренней секреции, а его передняя доля (аденогипофиз) регулирует также обмен белков и рост организма. Механизм влияния гормона роста на обмен белков заключается в том, что он стимулирует их синтез в первую очередь в мышцах, в меньшей степени в печени. Вследствие этого с мочой выделяется меньше азота, снижается и уровень аминокислот

в плазме крови. Следовательно, гормон роста как бы способствует экономному расходованию белков за счет повышения распада жиров.

Большую роль в белковом обмене играют печень и почки. От их физиологического состояния во многом зависит азотистый обмен.

В печени происходит не только синтез белков, но и их перестройка (трансаминирование, дезаминирование). В ней осуществляются процессы обезвреживания аммиака, он превращается в мочевины или используется на образование амидов кислот. Здесь же происходит реакция обезвреживания продуктов гниения белков (индол, скатол, фенолы).

В почках совершается дезаминирование аминокислот, освобождающийся при этом аммиак связывается кислотами, а соли выводятся с мочой. Через почки выделяются и остальные продукты азотистого обмена: мочевина, креатинин, мочевая кислота, аммиак и гиппуровая кислота. При заболевании почек может происходить задержка конечных продуктов белкового обмена, что вызывает отравление организма и может привести к гибели животного.

ОБМЕН УГЛЕВОДОВ

К важнейшим группам органических соединений, синтезируемых и используемых клетками организма, относятся углеводы. Различают простые и сложные углеводы. Сложные углеводы, или полисахариды, состоят из остатков большого количества молекул простых углеводов — моносахаридов.

Углеводы служат основным источником энергии в организме. Примерно 60—75 % потребности организма в энергии обеспечивается углеводами. Они выполняют многообразные функции. Некоторые углеводы, соединяясь с белками и липидами, образуют структурные компоненты клеток и их оболочек. Рибоза и дезоксирибоза играют очень важную

роль в качестве составных частей ДНК и РНК.

Основной источник углеводов для сельскохозяйственных животных — это клетчатка (полисахарид). В рубце у жвачных и в толстом кишечнике у животных с однокамерным желудком (лошадь, свинья) при расщеплении клетчатки образуется глюкоза. Одна ее часть всасывается в кровь, другая служит пищей для микробов и подвергается дальнейшему распаду с образованием летучих жирных кислот: уксусной, масляной, пропионовой и др.

Основная часть всосавшихся из пищеварительного тракта углеводов через воротную вену поступает в печень, где из них образуется гликоген; здесь он депонируется и служит основным резервным источником образования глюкозы. Часть глюкозы из печени поступает в большой круг кровообращения и транспортируется кровью в органы и ткани, где окисляется и используется для покрытия энергетических затрат организма. Неиспользованная часть глюкозы в жировых депо превращается в триглицериды.

Печени принадлежит главная роль в регуляции постоянства концентрации сахара в крови. При избыточном поступлении углеводов в организм в печени происходит синтез гликогена, а при недостаточном поступлении, наоборот, гликоген в ней распадается до глюкозы. Таким способом поддерживается нормальное количество сахара в крови.

Гликоген синтезируется из глюкозы не только в печени, но и в других органах и тканях. Значительное количество гликогена содержится в мышцах. Они являются также местом усиленного потребления углеводов, особенно во время работы, а во время отдыха синтезируют гликоген за счет глюкозы крови.

В организме животных использование гликогена и глюкозы клетками и тканями, вплоть до образования конечных продуктов обмена с

выделением энергии, происходит двумя путями. Распад углеводов, происходящий без участия кислорода, называется *анаэробным*, а с участием кислорода — *аэробным*.

При анаэробном расщеплении углеводов вначале как промежуточное вещество образуется пировиноградная кислота, которая затем восстанавливается в конечный продукт распада — молочную кислоту. Анаэробное расщепление углеводов до молочной кислоты — многоступенчатый процесс. Данный путь окисления углеводов энергетически менее выгоден, чем аэробное их окисление. Однако с физиологической точки зрения продукты расщепления углеводов, образующиеся при анаэробном процессе, имеют исключительно важное значение для жизнедеятельности организма. Эта стадия обеспечивает выполнение организмом ряда физиологических функций в условиях недостаточного снабжения тканей и органов кислородом. Кроме того, потенциальная энергия, заключенная в молочной кислоте, не теряется. Образующаяся молочная кислота либо далее окисляется в аэробных условиях до CO_2 и H_2O по циклу Кребса, либо снова превращается в гликоген. Анаэробный распад, обеспечивающий энергетические потребности мышечных волокон, недостаточен для головного мозга.

Важнейший процесс окисления углеводов в тканях животных — их аэробный распад, конечные продукты которого — двуокись углерода и вода. При этом полностью освобождается заключенная в углеводах энергия, которая в основном накапливается в высокоэнергетических связях АТФ.

Регуляция обмена углеводов. Углеводный обмен, постоянство содержания глюкозы в крови, гликогена в печени регулируются центральной нервной системой.

Еще в середине XIX в. (Клод Бернар, 1849) было доказано, что укол дна четвертого желудочка продолго-

затого мозга у кроликов вызывает усиленный распад гликогена в печени, повышение сахара в крови и глюкозурию. Расположенные на дне четвертого желудочка нервные ядра при раздражении передают возбуждение по нервным волокнам к печени и вызывают усиленное превращение гликогена в глюкозу в печеночных клетках.

Центром, регулирующим углеводный обмен, служит скопление ганглиозных клеток в промежуточном мозге. Существуют многочисленные проводящие пути между группами ядер промежуточного мозга и эндокринными элементами гипофиза. Между ними имеется тесная взаимосвязь.

В регуляции углеводного обмена участвуют кора головного мозга, гипоталамус и вегетативная нервная система. Причем волокна симпатической нервной системы регулируют распад гликогена до глюкозы, а волокна парасимпатической — наоборот, его образование из глюкозы.

Большое влияние на углеводный обмен оказывают железы внутренней секреции — поджелудочная, щитовидная, надпочечники, гипофиз и другие, которые под контролем центральной нервной системы регулируют ассимиляцию и диссимиляцию углеводов.

При гиперфункции щитовидной железы происходит уменьшение содержания гликогена в печени, так как гормон тироксин усиливает потребление сахара тканями.

Очень важную роль в регуляции углеводного обмена играет поджелудочная железа, вырабатывающая гормон инсулин. Последний стимулирует синтез фермента гексокиназы, который катализирует образование глюкозо-6-фосфата. Далее глюкозо-6-фосфат используется на синтез гликогена в печени и мышцах и на окисление в тканях животного с выделением энергии. Кроме того, инсулин ускоряет транспорт глюкозы в клетки, повышает синтез жирных

кислот и замедляет их окисление, способствует исчезновению ацетоновых тел и т. д. Все это, вместе взятое, влияет на снижение уровня сахара в крови. Гипогликемия, вызванная инсулином, опасна в первую очередь для головного мозга. В этом случае поджелудочная железа вырабатывает другой гормон — глюкагон, который повышает уровень сахара в крови за счет ускорения фосфоролитического расщепления гликогена в печени.

Не менее важную функцию в регуляции обмена углеводов выполняет гормон мозгового слоя надпочечников — адреналин. Поступая в кровь, он повышает обмен веществ, усиливает мышечную работоспособность и расщепление гликогена в печени, в мышцах, вследствие чего увеличивается содержание сахара в крови. Адреналин активизирует в печени и мышцах фермент фосфорилазу, который ускоряет распад гликогена. Следовательно, инсулин — это сахаропонижающий гормон, а адреналин — сахароповышающий. На уровень углеводного обмена влияют и некоторые гормоны коркового слоя надпочечников — минералокортикоиды и глюкокортикоиды.

В регуляции углеводного обмена особое место занимает передняя доля гипофиза — аденогипофиз. Он является универсальным органом, действующим на обмен углеводов, жиров, белков, рост организма и на функции многих желез внутренней секреции. Например, гормон роста снижает использование глюкозы и повышает ее уровень в крови.

Таким образом, распад и синтез гликогена в печени, поддержание сахара в крови на определенном уровне и дальнейшее превращение углеводов в организме находятся под контролем довольно сложной регулирующей системы. Ведущая роль в регуляции углеводного обмена, как и вообще обмена других веществ, принадлежит центральной нервной системе.

ОБМЕН ЛИПИДОВ

Липиды (от греч. липос — жир) — это общее название для жиров и жироподобных веществ — липоидов.

Молекула жира состоит из одной молекулы глицерина и трех молекул жирной кислоты, поэтому их называют *триглицеридами* или *нейтральными жирами*.

Жироподобные вещества, или *липоиды*, — соединения, растворимые в органических растворителях; к ним относятся фосфатиды, стерины, стериды, воски и гликолипиды.

Жирные кислоты с одной или несколькими двойными связями называют *ненасыщенными*. В состав любого жира входят насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты. Их соотношение различно. Например, жиры, содержащие большое количество ненасыщенных жирных кислот, более тугоплавкие и твердые, и наоборот, при большем содержании ненасыщенных жирных кислот они, как правило, жидкие. Ненасыщенные жирные кислоты находятся главным образом в растительных жирах. Жиры, имеющие температуру плавления, близкую к температуре тела животных, хорошо эмульгируются и лучше перевариваются.

Большое биологическое значение имеют высоконасыщенные жирные кислоты — арахидоновая, линолевая и линоленовая. Линолевая кислота (витамин F) незаменима для животного организма, и она должна поступать с кормом. Линоленовая и арахидоновая кислоты могут образоваться из линолевой при наличии достаточного количества витаминов группы В.

Липиды (жиры, фосфолипиды, стерины) играют большую физиологическую роль в организме. Они входят в состав клеточных структур, особенно клеточных мембран. Подобно белкам липиды служат компонентами плазматической мембраны, окружающей каждую клетку, а также

ядерной оболочки и ряда органелл клетки (митохондрии, микросомы).

Много фосфолипидов содержится в мозге, нервной ткани, а также в надпочечниках. Однако основная масса липидов в виде нейтральных жиров откладывается в качестве запасного материала, образуя жировую ткань. Места жирового депо — подкожная клетчатка, сальник и жировая ткань, обволакивающая органы брюшной и грудной полостей.

Жиры играют важную роль в регуляции теплового баланса. Плохо проводя тепло, жировой слой ограничивает теплоотдачу. Эластичная жировая ткань в качестве своеобразной подкладки для ряда внутренних органов (почки) способствует фиксации их в полостях тела и служит для защиты от механических воздействий. Кроме того, жир, выделяемый сальными железами, представляет собой смазку, предохраняющую кожу от высыхания и растрескивания.

Жир — основной резерв энергии в организме. Он содержит небольшое количество потенциальной энергии по сравнению с другими веществами. При полном сгорании 1 г жира выделяется 38,9 кДж (9,3 ккал).

Различают белую и бурую жировую ткань. Бурая жировая ткань имеется в основном у эмбрионов и животных в ранний постнатальный период. В клетках бурой жировой ткани в отличие от белой обнаружено большое количество митохондрий. Цвет этой ткани зависит от железосодержащих пигментов — цитохромов, которые составляют важную часть окислительной ферментативной системы митохондрий. Митохондрии служат энергетическим центром клетки, поэтому бурый жир выполняет важную функцию в поддержании температурного гомеостаза у новорожденных.

При окислении в организме жиры выделяют не только энергию, но и дают значительное количество воды.

Поэтому жиры служат также источником образования воды в организме. Если при окислении 1 г белка образуется 0,41 мл воды, при окислении 1 г углеводов — 0,55 мл, то при окислении 1 г жира выделяется 1,07 мл воды. Образование воды — важная часть обмена жиров. Это особенно нужно для животных, обитающих в засушливых районах. Так, у верблюдов и овец курдючной породы запасенный жир (горб, курдюк) может окисляться интенсивно и организм успешно справляется с водной недостаточностью в течение продолжительного времени (8—13 дн.) за счет значительного образования эндогенной воды. Наконец, жиры являются растворителями ряда витаминов — групп А, D, E, K.

Жиры в организме сельскохозяйственных животных составляют 10—20 % живой массы, а при откорме иногда достигают 30 % и более. Однако содержание жира в жировых депо организма значительно отличается у разных видов сельскохозяйственных животных в течение их индивидуальной жизни в зависимости от условий содержания, кормления и возраста. Поэтому жировые отложения нельзя считать долговременными запасами питательных веществ, используемыми только в случае голодания, — они непрерывно расходуются и восстанавливаются. Исследования с мечеными кислотами показали, что у мышей в течение одной недели обновляется половина резервных жиров.

Комплекс липидов с белками получил название *липопротеидов*. Циркулирующие в крови липопротеиды — это второй, мобильный резерв жира, так как под влиянием особого фермента — липопротеиновой липазы — из жира, входящего в состав липопротеидов, могут освобождаться жирные кислоты.

Фосфолипиды — важные компоненты растительных и животных клеток вообще и нервных клеток в особенности. Обмен фосфолипидов свя-

зан с обменом жиров. Фосфолипиды способствуют всасыванию жиров, участвуют в их транспортировке кровью, в синтезе жира молока и предотвращают ожирение печени. Они играют важную роль в органах размножения и при развитии зародыша.

Стероиды представляют собой сложные соединения. К стероидам, имеющим важное физиологическое значение, относятся гормоны коркового слоя надпочечников, мужские и женские половые гормоны, соли желчных кислот, холестерин и кальциферол (витамин D).

Холестерин — важный структурный компонент нервной и других тканей. Он содержится во всех клетках животного. Причем его общее количество в организме остается примерно на одном уровне даже после длительного голодания животных. Холестерин имеет двойное происхождение. Незначительная его часть поступает с кормом, но большая часть образуется в организме. Наилучшим исходным материалом для синтеза холестерина в организме, видимо, служат жиры, затем белки и, наконец, углеводы.

Холестерин способен связывать ядовитые вещества, поступающие в организм или образующиеся в нем, и даже обезвреживать их. Он участвует в образовании желчных кислот, кальциферола, гормонов коры надпочечников и половых гормонов.

Холестерин, являясь жизненно важным компонентом организма, при нарушении его обмена способствует возникновению очень серьезного заболевания — атеросклероза, а также желчекаменной болезни, некоторых поражений кожи, а по мнению отдельных ученых, даже злокачественных опухолей.

Поскольку основную часть рациона сельскохозяйственных животных составляют целлюлоза и белки, то источником жира в животных организмах, помимо липидов, служат углеводы и белки. Например, из 100 г

крахмала может образоваться 41 г жира, из такого же количества белка — 51 г жира. Для такого синтеза жиров из углеводов и белков необходимо наличие общих для жирового, белкового и углеводного обмена промежуточных соединений, какими служат пировиноградная, уксусная и другие кислоты. Однако жиры корма нельзя заменить целиком углеводами и белками, так как такие ненасыщенные жирные кислоты, как линолевая, линоленовая и арахидоновая, в организме не синтезируются. Эти кислоты являются специфическими жирными кислотами, поэтому они обязательно должны поступать с кормом. Жиры могут частично возмещать недостаток углеводов, но такая взаимозаменяемость возможна только в определенных пределах и зависит от калорийной ценности данных веществ (*правило изодинамии*). Однако, учитывая пластическое значение белков и жиров, нельзя руководствоваться этим правилом, которое определяет только энергетические нужды организма. Поэтому при составлении рациона необходимо учитывать, что животные должны получать достаточное количество белков, жиров, углеводов, а также минеральных веществ и витаминов. Следовательно, правило изодинамии в практике кормления сельскохозяйственных животных имеет ограниченное значение.

Переваривание, всасывание и промежуточный обмен липидов. В желудочно-кишечном тракте липиды подвергаются сложной химической обработке. Переваривание жиров осуществляется ферментами — липазами, содержащимися в желудочном, поджелудочном и кишечном соках. В желудке гидролизуются только эмульгированные жиры, то есть жир молока. Основное переваривание жиров происходит в тонком отделе кишечника при активном участии желчи.

Под влиянием парных соединений желчных кислот (таурохолевая, гли-

кохолевая и др.) жир превращается в тончайшую эмульсию и становится доступным действию фермента липазы, которая расщепляет его на глицерин и жирные кислоты. Последние, образуя комплексные соединения с желчными кислотами, проникают через ворсинки кишечника в его стенку. Жирные кислоты, поступающие в стенку кишечника, вновь образуют с глицерином жир — триглицерид, свойственный только для данного вида животного. Данный жир, как и непосредственно всосавшийся, соединяясь с небольшим количеством белка, образует так называемые *хиломикроны* — разновидность липопротеидов. Из стенки кишечника хиломикроны попадают в лимфатическое русло и кровь, а затем в легкие. Таким образом, первый орган, через который проходит жир в виде хиломикронов, — легкие. Эти жиры отличаются от углеводов и аминокислот, которые всасываются непосредственно в кровь и поступают в печень.

Легкие играют важную роль в обмене всосавшегося жира. В них присутствуют особые клетки — гистиоциты, которые обладают способностью захватывать жир. При избыточном всасывании жира он временно задерживается гистиоцитами. Следовательно, легкие являются как бы губкой, предохраняющей артериальную кровь от избыточного поступления жира. Это имеет большое физиологическое значение для организма, так как значительное увеличение концентрации жира в артериальной крови может привести к повышению ее свертываемости, закупорке мелких сосудов, а также к усилению его отложения в жировом депо. Однако в легких жир не только задерживается, но и расщепляется. Здесь происходит частичное окисление освободившихся жирных кислот, а образовавшееся при этом тепло согревает поступивший в легкие холодный воздух.

Поступающие из легких в кровь

Хиломикроны частично проходят через стенку капилляров в жировую ткань, частично в печень, где, соединяясь с белками, образуют липопротеиды. Часть хиломикронов, которые циркулируют в крови, расщепляются липопротеиновой липазой. Освобождаясь при этом жирные кислоты утилизируются как источник энергии. Жирные кислоты, которые не были использованы в энергетическом обмене, поступают с кровью в печень, где соединяются с глицерином и вновь образуют триглицериды. Последние, комплексируясь с белками, становятся растворимыми и выделяются из печени опять в кровь для участия в обмене веществ.

Хиломикроны, попавшие в подкожную жировую клетчатку, сальники и брыжейку, откладываются в виде запасного жира. Причем синтезируемый жир всегда специфичен для каждого вида животного.

В жировое депо поступают и те жиры, которые клетки организма синтезируют из продуктов распада углеводов и некоторых аминокислот. Кровь по мере необходимости доставляет жиры из депо к местам их использования, главным образом в клетки печени.

Превращения жира в тканях животного начинаются с его расщепления под действием фермента липазы на глицерин и жирные кислоты, которые затем, окисляясь, различными путями превращаются в ацетилкофермент А. Последний из печени с кровью доставляется к клеткам различных тканей, органов и окисляется по циклу Кребса до двуокиси углерода и воды.

При окислении липидов в организме наряду с конечными продуктами (CO_2 и H_2O) образуются и другие побочные соединения. Особое значение имеют продукты неполного окисления жирных кислот, объединяемые под наименованием *кетонных или ацетоновых тел*. Группу ацетоновых тел составляют ацетоуксусная кислота, β -оксимасляная кислота

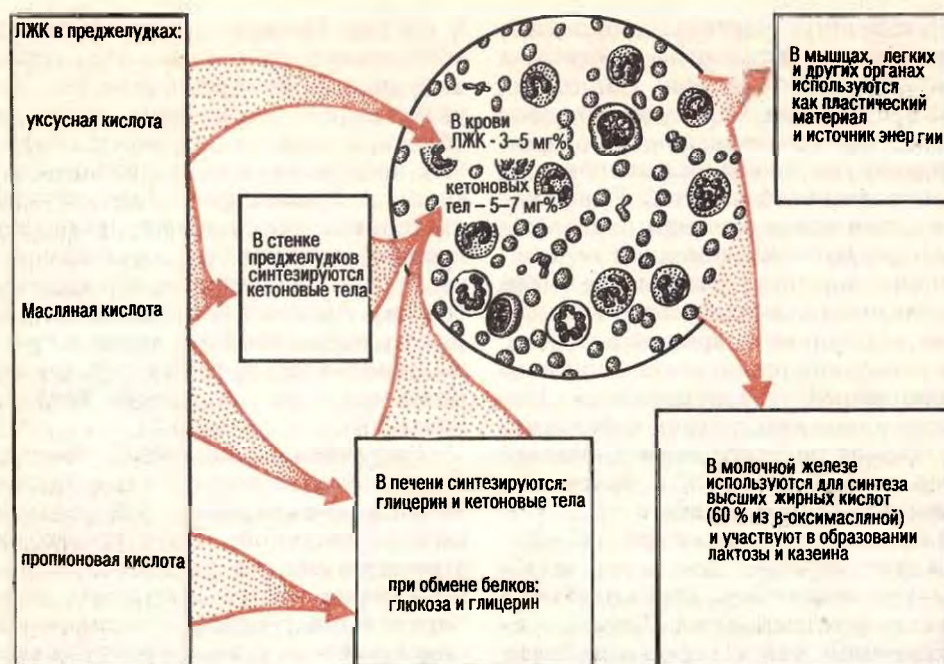
и ацетон. Печень — основное место образования ацетоновых тел. Большое количество ацетоновых тел образуется при нарушении жирового обмена, а также в результате обменных превращений некоторых аминокислот. Увеличение концентрации ацетоновых тел в крови оказывает вредное влияние на организм, в особенности на центральную нервную систему. Ацетонемия часто регистрируется у высокоудойных коров и суягных овцематок, а также и у других животных при сахарном диабете (рис. 36).

Регуляция липидного обмена. Обмен липидов так же, как и других веществ, регулируется центральной нервной системой. Центр регуляции липидного обмена находится в промежуточном мозге. Регуляция осуществляется, с одной стороны, через симпатическую и парасимпатическую систему, с другой — через железы внутренней секреции.

Большое значение в обмене жиров имеют процесс отложения запасного жира в жировой ткани и его мобилизация. Симпатическая нервная система способствует мобилизации жира. При ее возбуждении, обусловленном мышечным напряжением, отрицательными эмоциями, возможна убыль жира в жировой ткани. Наоборот, слабая возбудимость симпатической нервной системы способствует понижению расщепления жира и приводит к ожирению.

К железам внутренней секреции, через которые нервная система влияет на жировой обмен, относят гипофиз, щитовидную, поджелудочную, половые железы и др.

Переход углеводов в жиры осуществляется непосредственно в жировой ткани. Этот сложный процесс регулируется гормоном поджелудочной железы — *инсулином*. Превращению углеводов в жиры способствует гормон передней доли гипофиза — *пролактин*. Тиамин (B_1) также активизирует процесс образования жира из углеводов.



36 Синтез и использование кетоновых тел в организме жвачных (по А. А. Сысоеву)

Мобилизация жира и его энергетическое использование стимулируются гормоном щитовидной железы — *тироксином*. Он активизирует окислительные процессы, в результате чего усиленно расщепляется сахар, печень теряет гликоген и получает из жировых депо жир.

Соматотропный гормон гипофиза ускоряет как выход жирных кислот из жировой ткани, так и их сгорание. Выделяемая при этом энергия обеспечивает синтез белка, что ведет к усиленному росту организма. Следовательно, гормон роста способствует экономному расходу белков и интенсивному использованию вместо них жиров. Гипофункция гипофиза приводит к значительному отложению жира (гипофизарное ожирение), а гиперфункция — к истощению (гипофизарная кахексия).

Удаление половых желез приводит к избыточному отложению жира в организме. Поэтому в зоотехнической

практике при массовом откорме животных широко применяют кастрацию. Изменение липидного обмена возможно и при расстройстве функции желудочно-кишечного тракта. Вместе с жирами в организм поступают и необходимые жирорастворимые витамины (групп А, D, E, K). Поэтому при недостаточном содержании жиров в корме у животных возникают авитаминозы. При недостатке в кормах фосфатидов и аминокислоты метионина может наступить жировое перерождение печени.

На белковый, углеводный и жировой обмен наряду с центральной нервной системой влияют почти все железы внутренней секреции. Резко разграничивать регуляторную деятельность каждой железы на тот или иной обмен веществ очень трудно, поэтому их рассматривают всегда в комплексе. Обмен веществ имеет ряд общих реакций, связывающих между собой обмен белков, углеводов и жиров в единый биологический процесс.

В действительности в организме все обменные процессы тесно связа-

ны друг с другом. Взаимные связи постоянно возникают как на основе общности веществ, образующихся при окислении белков, жиров и углеводов, так и на основе энергетической зависимости. Энергия, образующаяся при расщеплении одних соединений, утилизируется в живой клетке для синтеза других.

Так, например, углеводный обмен нельзя рассматривать изолированно от обмена белков и жиров. В ходе обменных процессов в организме существует взаимосвязь и переплетение различных видов обмена. Белки и даже жиры могут быть источниками образования гликогена, а за счет углеводов может осуществляться образование жиров, что происходит при откорме животных. Кроме того, за счет углеводов путем трансминирования могут быть также синтезированы многие заменимые аминокислоты. Причем возможен и обратный процесс, то есть большинство аминокислот может служить источником для образования пировиноградной кислоты — главного посредника в обмене белков и углеводов.

Взаимосвязь промежуточного обмена углеводов и жиров ярко выражена при сахарном диабете. При этом уменьшение использования углеводов и нарушение их промежуточного обмена способствуют нарушению обмена жиров, что приводит к накоплению ацетоновых тел.

И наконец, роль белков в обмене липидов определяется тем, что они выполняют каталитические функции в реакциях их расщепления и синтеза.

ВОДНО-СОЛЕВОЙ ОБМЕН

Для нормальной жизнедеятельности организма, кроме органических веществ — белков, жиров и углеводов, большое значение имеют неорганические вещества — вода и минеральные соли. Хотя они не служат энергетическим материалом, но имеют большое физиологическое значение. Вода и соли принимают

активное участие во всех биохимических процессах, происходящих в организме животного.

Сохранение оптимального соотношения между содержанием воды и отдельных солей в организме — необходимое условие его нормальной жизнедеятельности. При нарушениях водно-солевого обмена возникают отеки, судороги, слабость, тяжелые формы анемий, а также несакхарное мочеизнурение.

Водный обмен. Вода входит в состав каждой клетки живого организма. Она является растворителем всех веществ, поступающих в организм, и необходима для нормального течения всех процессов жизнедеятельности: дыхания, кровообращения, пищеварения и многих других. С обменом воды связано не только поступление питательных веществ в организм, их всасывание и распределение, но и выделение конечных продуктов обмена веществ. Кроме того, от поступления и выделения воды зависят распределение и отдача тепла в организме.

Химически чистой воды в организме нет, в ней растворены многие вещества: белки, сахара, витамины и больше всего минеральные соли. Поэтому обмен воды тесно связан с обменом солей. Вода в организм поступает вместе с питьевой водой и кормом. Некоторое количество ее образуется и в организме.

В теле взрослых животных содержится до 65 % воды, у молодых животных ее больше. Так, в организме новорожденного теленка содержание воды достигает 75 %, к полуторагодовалому возрасту ее количество снижается до 62, а у взрослого быка — до 52—55 %. Распределение воды между тканями также неодинаково, больше ее содержится в тканях головного мозга — 70—80 %, меньше в костях — 22 %.

Вода в организме распределяется примерно следующим образом: 71 % всего количества ее находится внутри клеток, 19 % сосредоточено в тканях

в виде внеклеточной воды и 10 % входит в состав плазмы, лимфы и других жидкостей, циркулирующих в организме. Основное депо воды в теле животного — мышцы (50 %), кожа, подкожная клетчатка, печень, почки и другие органы.

Потребность в воде у разных животных неодинакова, она зависит также и от характера кормления. При потреблении сухого корма организму нужно больше воды, чем при даче влажного корма. На каждый килограмм сухого вещества корма в условиях умеренных температур коровы потребляют 4—6 л воды, лошади и овцы — 2—3, свиньи — 7—8 л.

Вода, поступившая с кормом в организм, всасывается в желудочно-кишечном канале и через воротную вену попадает в печень, а затем в общий круг кровообращения. Из капилляров она переходит в ткани, а ткани выделяют воду обратно в кровеносную систему. Кроме этого кругооборота, вода из клеток тканей поступает частично в межклеточные пространства, в лимфатические сосуды и через лимфатический грудной проток вновь возвращается в кровеносную систему.

На обмен воды между тканями и кровью оказывают влияние: кровяное давление в капиллярах, общая концентрация хлористого натрия и коллоидных веществ, то есть осмотическое и онкотическое давление. Этот механизм и обеспечивает перемещение воды и питательных веществ плазмы из кровеносного русла в ткани и поступление в кровь продуктов тканевого обмена.

Значение воды для организма очень велико, после исключения ее из рациона животные погибают через несколько суток. Причем полное голодание при неограниченном поступлении воды животное переносит легче, чем безводное голодание. Так, при полном голодании без воды голуби погибают на шестой день, при приеме воды — на 12-й день, кролики

соответственно через два и пять дней, лошадь, лишенная воды, погибает через 17—18 дн. При обезвоживании организма происходит отравление продуктами обмена веществ, особенно азотистого.

Выделение воды из организма осуществляется несколькими путями: в основном через почки с мочой, через легкие в парообразном состоянии, через кишечник с экскрементами, через кожу с потом.

Абсолютное количество воды, выделяющейся из организма, и ее распределение по отдельным путям выведения изменяются под действием различных внешних условий и физиологического состояния животных. На состояние организма существенно влияет соотношение между количеством принимаемой и выделяемой воды.

Задержка воды в тканях зависит от содержания солей в крови. Поэтому с водно-солевым обменом тесно связано чувство жажды, которое одни ученые рассматривают как местное, а другие — как общее чувство.

Регуляция водного обмена. Количество потребляемой и выделяемой воды регулируется центральной нервной системой. Неизменность осмотической концентрации крови в организме поддерживается специальной системой, начальным звеном которой служат осморецепторы. Способностью осмочувствителей обладают и нервные клетки гипоталамической области мозга — нейроны. В регуляции водного обмена участвуют различные отделы центральной нервной системы, но окончательные сигналы по эфферентным нервным волокнам поступают к нейронам супраоптического ядра гипоталамуса. Обезвоживание организма активизирует деятельность этих нейронов. В них образуется гормон, который поступает в гипофиз, а затем выделяется в кровь и переносится к почкам. При этом увеличивается всасывание воды в почечных канальцах и уменьшает-

ся диурез, поэтому этот гормон называют *антидиуретическим* (АДГ).

На водный обмен оказывают влияние железы внутренней секреции: щитовидные, половые железы, надпочечники, поджелудочная железа. Особое значение имеет влияние гипофиза. Гормон передней его доли усиливает мочеотделение (диурез), а задней (АДГ) — уменьшает объем выделяющейся мочи. В свою очередь, функция желез внутренней секреции находится под контролем центральной нервной системы.

Минеральный обмен. Минеральные вещества входят в состав всех органов и тканей организма и играют важную роль в процессах обмена. Для нормального роста и развития организм должен получать с кормом достаточное количество минеральных веществ.

В организме животных имеются все известные химические элементы и их изотопы. Они находятся в тканях животных в различных состояниях: в костях в виде минеральных солей — кристаллов, в мягких тканях в виде истинных или коллоидных растворов в соединении с белками.

Минеральные вещества участвуют в основных физиологических процессах: в обеспечении нормального водного баланса и распределении воды в организме; в поддержании осмотического давления крови и клеточных жидкостей; в регуляции кислотно-щелочного равновесия; во многих химических реакциях как катализаторы; в создании оптимальной среды для действия ферментов и гормонов; оказывают влияние на функцию центральной нервной системы, сердца, кровеносных сосудов и т. д.

Минеральные вещества должны постоянно поступать в организм с кормом, так как они постоянно выделяются из организма через почки, желудочно-кишечный тракт и кожу. Поэтому не только отсутствие в рационе некоторых солей, но и их недостаток приводят к определенным расстройствам функций организма.

При недостатке минеральных веществ нарушается нормальное течение физиологических процессов, что ведет к задержке роста и развития молодняка, снижению продуктивности, возникновению различного рода заболеваний (рахит, остеомаляция, остеопороз, сухотка и др.), нередко заканчивающихся гибелью животных.

Макроэлементы. Минеральные вещества, присутствующие в организме в больших количествах, называют макроэлементами. Наибольшее значение имеют соли натрия, калия, кальция, фосфора, магния, серы, хлора, железа.

Натрий и калий в организме животных находятся преимущественно в виде растворенных в воде и ионизированных хлористых, фосфорнокислых, углекислых и сернокислых солей. Незначительная часть этих элементов соединена с белками и продуктами обмена — метаболитами. Калий содержится преимущественно внутри клеток, натрий — в межклеточных жидкостях.

В физиологии животного организма особенное значение имеет хлорид натрия, который обуславливает постоянство осмотического давления крови и межтканевой жидкости. С постоянством концентрации хлорида натрия связан переход воды из тканей в окружающую их среду и обратно. Следовательно, хлорид натрия играет существенную роль в регуляции водного обмена. Ионы натрия находятся в составе буферных систем крови и оказывают влияние на активность ферментов: активизируют амилазу, фруктокиназу и угнетают действие некоторых аминотрансфераз и фосфорилаз. Ионы натрия необходимы для транспорта аминокислот через ядерную мембрану к месту синтеза нуклеопротеидов. Натрий резко повышает использование азота организмом.

Ионы калия участвуют в процессе передачи возбуждения и в образовании медиатора — ацетилхолина.

Незначительная радиоактивность калия влияет на работу сердца — поддерживает его автоматизм, понижает тонус мышц и замедляет ритмы сердечных сокращений. При обильном скармливании калия повышается обмен кальция и фосфора в организме. Однако даже небольшое изменение концентрации калия в плазме крови чревато тяжелыми последствиями. Часто его действие антагонистично действию натрия.

Поваренная соль — постоянная необходимая подкормка для всех сельскохозяйственных животных. Однако потребность в солях натрия и калия у различных животных неодинакова. К избытку натрия более чувствительны свиньи и домашняя птица.

При нормальном состоянии более чем 35 % выделяемого натрия и около 90 % калия выводится из организма с мочой, остальная часть — с потом и калом.

Кальций в основном используется как пластический материал: 97—99 % кальция, содержащегося в организме животных, входит в состав костной ткани. Кальций также обеспечивает возбудимость нервной и мышечной тканей, понижает проницаемость кровеносных сосудов, повышает защитные функции организма, активизируя пропердиновую систему и повышая фагоцитарную функцию лейкоцитов.

Ионы кальция повышают тонус парасимпатической нервной системы, что ведет к усилению тонуса сердца, гладких мышечных волокон, кровеносных сосудов, к изменению проводимости клеточных оболочек. Кроме того, ионы кальция участвуют в многочисленных ферментативных процессах (свертывание крови и др.), способствуют росту и развитию молодого организма, благоприятно влияют на молочность коров, жирность молока и другие продуктивные качества сельскохозяйственных животных.

В плазме крови концентрация

кальция поддерживается на одном уровне. Снижение концентрации этого элемента в крови вызывает судороги. При длительной его недостаточности у молодняка развивается рахит.

Потребность сельскохозяйственных животных в солях кальция приблизительно следующая (на 100 кг массы тела): для коров — около 5 г, для новорожденных телят — до 32, для овец — от 3 до 10, для лошадей — от 35 до 100 г в сутки.

Из организма кальций выводится почками, печенью, эпителием толстого кишечника. У коров и подсосных свиноматок кальций выделяется в основном с молоком.

Фосфор в организме в основном находится в костной ткани в виде фосфорно-кальциевых соединений. Соли фосфорной кислоты входят в состав всех клеток и межклеточных жидкостей, различных белков, липидов, углеводов, коферментов и других продуктов метаболизма. Процесс фосфорилирования имеет большое значение для всасывания и межклеточного обмена ряда веществ. Фосфорная кислота участвует в обмене белков, жиров, углеводов и витаминов. Кроме того, соли фосфорной кислоты выполняют роль буферных систем при поддержании кислотно-щелочного равновесия в тканях.

Суточная потребность сельскохозяйственных животных в фосфоре приблизительно следующая (на 100 кг массы тела): для коров — до 3 г, для телят в первые месяцы жизни — до 20—25, для овец — от 2 до 5, для лошадей — до 60 г в сутки.

При нарушении обмена фосфора и кальция могут возникнуть различные заболевания: рахит, остеопороз, остеомалация.

Неорганический фосфор выводится из организма с мочой и калом. В период лактации животных много фосфора выделяется с молоком.

Магний преимущественно входит в состав костной ткани в виде фос-

форнокислого магния. Магний способствует соединению актина с миозином, образуя активный магний-белковый комплекс, участвующий в процессах сокращения мышц. Ионы магния, находясь в митохондриях, принимают активное участие в окислительном фосфорилировании. Магний входит в комплекс миозина и АТФ, выполняя функцию своеобразного мостика между этими веществами, и активизирует распад макроэргических связей АТФ, освобождая энергию для мышечного сокращения. Магний включается в пропердиновую систему, обеспечивающую естественную резистентность организма к различным возбудителям болезней. Кроме того, он активизирует процессы биосинтеза протеинов и выработки антител.

В норме 50—80 % всосавшегося магния выделяется кишечником, а остальная часть — почками.

Сера входит в состав белков (кератин, муцин, мукоиды и др.), аминокислот (метионин, цистин, цистеин), физиологически активных веществ (глутатион, инсулин, питуитрин, кофермент А и ряд белковых гормонов), таурина и его производных и других органических соединений. Сера имеется в составе витаминов — тиамина (В₁) и биотина. Особенно много ее в рогах, шерсти. В формировании шерстного покрова главная роль принадлежит протеину и сере. Овечья шерсть содержит 15—21 % азота и 2,4—5 % серы.

Основное количество серы поступает в организм вместе с белками корма. Она используется для обезвреживания ряда ядовитых веществ — фенолов, индоксидов и других продуктов обмена. Наряду с другими веществами корма сера участвует в синтезе бактериального белка в рубце жвачных.

Из организма сера выделяется в основном с мочой, в виде солей серной кислоты, частично с калом и жиропотом (у овец).

Хлор находится во всех жид-

костях организма в виде хлористых соединений с натрием и марганцем. Как важнейший анион совместно с вышеуказанными микроэлементами он принимает участие во всех физиологических и биохимических процессах. Хлор входит в состав желудочного сока в виде хлористоводородной (соляной) кислоты. Ионы хлора содействуют поддержанию осмотического давления в жидкостях организма и активированию некоторых ферментов, способствуют нормализации функции нервной системы и повышению продуктивности животного.

Железо поступает в организм вместе с кормами в виде неорганических соединений. Оно присутствует в составе гемоглобина, миоглобина, пероксидазы, оксидаз, каталазы и цитохромных ферментов, участвующих в биологическом окислении. Железо играет особую роль в процессах кроветворения.

После всасывания железо откладывается в печени, селезенке и слизистой оболочке кишечника в виде ферритина, представляющего собой соединения гидрата окиси железа с белком.

При недостатке железа нарушается образование эритроцитов, что приводит к возникновению анемии. Наиболее часто анемию регистрируют у молодняка в подсосный период, так как железа, поступающего с молоком, недостаточно для нужд организма. Поэтому данный макроэлемент необходимо давать молодняку в виде подкормки.

Для обеспечения потребности организма в железе назначают сернокислое железо в следующих дозах: для молодняка крупного рогатого скота — 50, для свиней — 8—10 мг.

Микроэлементы. Минеральные вещества, содержащиеся в тканях в незначительных количествах, называют микроэлементами. Они принимают участие в росте и развитии животных, повышении их продуктивности, плодовитости и устойчи-

12. Потребность различных животных в отдельных микроэлементах, мг/кг сухого вещества корма

Вид животного	Микроэлементы								
	Mn	Ca	Zn	I	Co	Se	Mo	Cr	F
Коровы	60	8—10	10—20	0,4—0,8	1	0,10	2,5	0,3—0,5	1—5
Телята	20	10—12	40	0,4—0,6	1	0,06	2,0	0,3—0,5	3—10
Овцы	20	6—10	3—5	0,3—0,6	1	0,08	2,5—5	0,3—0,5	2—5
Свины	40	10—20	40—50	0,2—0,4	1—1,5	0,08	2,0	0,3—0,5	1—5
Куры	45—60	5	40—60	0,2—0,5	—	0,08	2,5	0,3—0,5	8—15
Индейки	70	6	70	0,4—0,8	—	0,08	5,0	0,3—0,5	12—17

походка становится неуверенной. Избыточное потребление марганца тоже неблагоприятно влияет на организм. Оно ведет к задержке роста, изменениям в костях, напоминающим рахит (марганцевый рахит), нарушениям в развитии эмали зубов (гипоплазия эмали).

Цинк является активной группой одного из ферментов — карбоангидразы, играющей важную роль в процессе дыхания. Он усиливает действие гормонов гипофиза и гормона поджелудочной железы — инсулина. При отсутствии или недостатке цинка в кормах ухудшаются процессы пищеварения и всасывания в кишечнике, задерживается рост животных, снижается их воспроизводительная способность, нарушается формирование шерстного покрова. В свою очередь, избыток цинка в кормах может привести к тяжелым отравлениям.

Йод — незаменимый компонент гормона щитовидной железы — тироксина, роль которого в организме исключительно велика.

Недостаток йода в организме ведет к снижению продуктивности, рождению слабого, нежизнеспособного молодняка, развитию эндемического зоба. Признаки йодной недостаточности особенно резко проявляются в горных районах.

Фтор встречается во всех органах животных. Наиболее богаты этим элементом кости, зубы, а также сперма. При недостатке фтора в рационе у животных развивается кариес зубов. Избыток его ведет к нарушению обмена веществ. При этом развивает-

ся эндемический флюороз, для которого характерны крапчатость зубной эмали, снижение аппетита, замедление роста, деформация костей и суставов.

Стронций содержится во всех органах и тканях животных. Особенно его много в костях и зубах. Отложение стронция в тканях протекает параллельно отложению кальция. При отсутствии стронция в кормах у животных развивается кариес зубов, а при избытке — стронциевый рахит.

Потребности различных видов животных в отдельных микроэлементах приведены в таблице 12. Уровень обеспеченности сельскохозяйственных животных микроэлементами зависит от многих факторов.

Регуляция минерального обмена. Солевой обмен теснейшим образом связан с водным обменом. Минеральный состав органов и тканей животных весьма постоянен, что связано с деятельностью органов, депонирующих те или иные минералы. К таким органам относятся кожа, печень, селезенка, костная ткань и др. Регуляция минерального обмена осуществляется гипоталамусом, находящимся в промежуточном мозге. Здесь имеются специальные осморорецепторные нервные клетки, чувствительные к изменению концентрации электролитов. Соответствующее возбуждение этих клеток вызывает рефлекторные реакции, в результате чего восстанавливается постоянство осмотического давления крови.

Кроме нервной системы, в регуля-

ности против различных заболеваний. К таким микроэлементам относятся кобальт, медь, марганец, цинк, йод, фтор, стронций и некоторые другие (табл. 11).

Кобальт выполняет биологическую роль в обмене веществ. Он активизирует ферменты фосфатазу, карбоксилазу, аргиназу, каталазу, а также гликолитическую функцию крови, усиливает ассимиляцию азота и основной обмен. Кобальт ускоряет рост и развитие, повышает молочную и шерстную продуктивность сельскохозяйственных животных, увеличивает выработку эритроцитов и гемоглобина крови, улучшает качество спермы. Кобальт играет большую роль для организма жвачных — обеспечивает синтез цианкобаламина (витамина В₁₂) в рубце, усиливает активность микрофлоры, которая имеет важное значение в процессе пищеварения.

Недостаточное поступление кобальта с кормом приводит к нарушению обменных реакций в организме, и вследствие этого развиваются эндемические заболевания — сухотка, лизуха и др. У овец при анокальтозе ухудшается качество шерсти: она становится матовой и ломкой.

Для полноценного кормления сельскохозяйственных животных и получения высококачественной продукции необходимо, чтобы в 1 кг сухого вещества рациона содержалось не менее 1 мг кобальта.

Медь входит в состав белковых соединений и ферментов. Она содержится в крови и во всех тканях животных, откладывается в значитель-

ных количествах в печени и селезенке. Медь принимает участие в кроветворении, синтезе гемоглобина, а также является катализатором, ускоряющим окисление аскорбиновой кислоты. Она способствует осуществлению таких физиологических процессов, как пигментация и кератизация шерсти и пера, остеогенез, формирование миелина, коллагена, эластина, воздействует на воспроизводительную функцию животных и т. д.

При недостатке меди в кормах у крупного рогатого скота нарушается процесс роста, функции нервной, мышечной и кровеносной систем, ухудшается аппетит, снижаются прирост, молочная продуктивность и воспроизводительная способность, развиваются анемия и энзоотическая атаксия. Потребность различных половозрастных групп свиней в меди составляет от 5 до 10 мг на 1 кг корма.

Основное место всасывания меди — тонкий кишечник. Из организма медь выделяется с желчью через кишечник (65—98 %) и частично почками.

Марганец содержится во всех органах и тканях животных. Особенно много его в костях, печени и почках. Он входит в состав некоторых ферментов и усиливает их активность. Марганец играет важную роль в обмене белков, углеводов и жиров.

Если животных лишить марганца, то задерживается формирование костей, замедляется рост, теряется способность к размножению, причем у самцов атрофируются тестикулы. У животных нарушается равновесие,

11. Средние показатели содержания основных макро- и микроэлементов в сыворотке крови сельскохозяйственных животных

Вид животных	Макроэлементы, ммоль/л					Микроэлементы, мкмоль/л				
	Na	K	Ca	P	Mg	Co	Cu	Mn	Zn	I
Лошадь	139,1	4,6	3,0	4,0	1,0	0,3	—	0,7	—	—
Корова	143,5	4,9	2,8	3,5	1,5	0,4	13,3	0,9	23,1	0,2
Овца	141,3	4,9	2,9	3,7	1,0	0,4	9,4	0,8	13,8	0,2
Свинья	145,6	5,1	3,0	3,2	1,3	0,6	34,4	0,9	—	0,15
Курица	163,0	5,6	5,0	10,6	0,9	0,4	9,4	—	—	—

ции минерального обмена большое значение имеют железы внутренней секреции.

ВИТАМИНЫ

Витаминами называют низкомолекулярные органические соединения, в очень малых дозах обеспечивающие нормальное течение биохимических и физиологических процессов в организме. В настоящее время известно более 30 витаминов, установлена их химическая структура. Организовано промышленное производство многих витаминов для обеспечения потребностей сельскохозяйственных животных.

Специфические нарушения обмена веществ, вызываемые полным отсутствием в кормах того или иного витамина, называют *авитаминозами*, а недостаточным поступлением их в организм — *гиповитаминозами*.

По физико-химическим свойствам витамины делят на две группы: жирорастворимые и водорастворимые.

Жирорастворимые витамины. К их числу относят витамины групп А, D, Е и К.

Витамины группы А. Витамины А₁, А₂, А₃ — антиксерофталмические. Наиболее распространенная и биологически активная форма витамина А — ретинол (витамин А₁). Он содержится только в продуктах животного происхождения: в молоке, масле, печени рыб и яйцах птиц. Предшественником ретинола служит каротин, который, поступая с кормом в организм животных, превращается в ретинол в стенке тонких кишок, в печени и крови.

Витамины группы А имеют большое физиологическое значение, принимают участие в важнейших химических процессах обмена веществ. При их недостатке у молодняка замедляется или прекращается рост, плохо заживают раны, что связано с торможением процессов регенерации тканей. При А-гиповитаминозе у всех животных наступают патологические

изменения эпителиальной ткани слизистых оболочек дыхательных и пищеварительных органов, половой системы; отмечают выделения из глаз и носа, ксерофтальмию, помутнение роговицы, куриную слепоту (гемералопию).

Витамины группы D. Витамины D₂, D₃, D₄, D₅, D₆ — кальциферолы, антирахитические витамины. Для крупного рогатого скота, овец, свиней и лошадей имеют значение эргокальциферол (D₂) и холекальциферол (D₃). Биосинтез холекальциферола происходит в коже животных под влиянием ультрафиолетовых лучей солнца или кварцевой лампы.

Кальциферолами наиболее богат жир, получаемый из печени морских рыб (треска, палтус). Они содержатся также в сливочном масле, молоке, яичном желтке, печени животных (дельфина, тюленя, белого медведя).

Кальциферолы принимают участие в регуляции минерального и энергетического обменов, оказывают влияние на использование азота, углеводов, кальция, фосфора и особенно трудноусвояемого фитинового фосфора зерновых кормов.

При недостатке кальциферолов у молодняка развивается рахит, а у взрослых животных — остеомаляция. У маток и производителей нарушается воспроизводительная способность, снижается продуктивность.

Новорожденным телятам необходимо скармливать молозиво первых двух удоев, которое содержит наибольшее количество витаминов групп А, D, Е. Хорошим источником холекальциферола для птицы и поросят служит рыбий жир.

Витамины группы Е. К этой группе относятся α-, β-, и γ-токоферолы — факторы размножения. Витамины этой группы обладают антиокислительными свойствами, способствуют усвоению и сохранению витаминов группы А и каротина в организме, участвуют в обмене жиров, белков и углеводов. Наибольшей би-

ологической активностью обладает α -токоферол.

Витамины группы Е присутствуют в продуктах как растительного, так и животного происхождения: в растительных маслах (особенно в масле облепихи и ростков пшеницы), зеленых овощах, зернах злаков, коровьем масле, мясе, молоке, яйцах.

При недостатке витаминов группы Е нарушается сперматогенез, тормозится развитие зародыша, в дальнейшем плод может погибнуть. Ранний признак недостаточности витаминов группы Е — снижение устойчивости эритроцитов к гемолизу. При хроническом Е-гиповитаминозе развивается мышечная дистрофия, мышцы становятся дряблыми, белыми, нарушается деятельность мышцы сердца. Телята и ягнята становятся малоподвижными, при ходьбе задыхаются. У свиней возникают дистрофия мышц, некроз печени.

При сбалансированных рационах потребность крупного рогатого скота и овец в витаминах группы Е невелика.

Витамины группы К. K_1 — филлохинон, K_2 — фарнахинон, K_3 — викасол — антигеморрагические факторы. Они играют важную роль в процессе свертывания крови. При их отсутствии кровь теряет способность быстро свертываться. В организме снижается уровень белка протромбина и других факторов, участвующих в процессе свертывания крови. Введение витаминов группы К стимулирует синтез данных белков в печени. Кроме того, при К-гиповитаминозе появляются подкожные и внутримышечные кровоизлияния, развивается анемия.

В организме взрослых животных фарнахинон синтезируется микроорганизмами, заселяющими желудочно-кишечный тракт. Поэтому взрослые животные, как правило, не страдают от его недостатка. Что касается новорожденных, то их потребность в витамине обеспечивается за счет молока матери.

При внутримышечном и внутривенном введении викасола (синтетического витамина) кровотечение быстро останавливается. Кроме того, викасол обладает противовоспалительным действием и повышает сопротивляемость организма по отношению к радиоактивному излучению.

Водорастворимые витамины. Большею частью они термолабильны, разрушаются от действия щелочей, устойчивы к кислой среде и, как правило, не могут длительно сохраняться в тканях организма. Представители этой группы — аскорбиновая кислота, цитрин, витамины группы В.

А с к о р б и н о в а я к и с л о т а. Витамин С — антицинготный витамин, содержится в растительных продуктах: в цитрусовых, плодах шиповника, ягодах черной смородины, капусте, шпинате, салате, картофеле и др.

Источниками этого витамина для животных служат зеленая трава, правильно заготовленный силос, сенаж, травяная мука, пророщенное зерно, хвойные ветви и хвойная мука, молозиво и молоко. В молоке кобыл и свиноматок аскорбиновой кислоты в 5—10 раз больше, чем в молоке коров. Она может образовываться и в организме сельскохозяйственных животных.

Физиологическое значение аскорбиновой кислоты для организма животных огромно. Она участвует в образовании опорных белков — коллагена и хондроитина, способствует синтезу и отложению гликогена в печени, стимулирует секрецию желез желудка, участвует в окислении тирозина и в превращениях нуклеиновых кислот, необходима для синтеза ряда гормонов, ускоряет заживление ран. Кроме того, она повышает сопротивляемость организма к различным инфекциям и неблагоприятным воздействиям внешней среды, стимулирует образование антител, обеспечивает нормальную проницаемость капилляров, влияет на кровообразование, активирует фермент аконитазу

и участвует в цикле Кребса, помогает организму справляться с отравлениями.

Для сельскохозяйственных животных величина потребности в аскорбиновой кислоте еще не установлена. Долгое время считали, что все домашние животные вполне удовлетворяют потребность в витамине С за счет биосинтеза. Однако лошади, свиньи и птица нуждаются в дополнительном поступлении его с кормами.

Цитрин. Витамин Р — витамин проницаемости — постоянный спутник аскорбиновой кислоты. Цитрин и аскорбиновая кислота являются синергистами — веществами, действующими в одном направлении. Они вместе участвуют в различных процессах обмена веществ.

Цитрин укрепляет стенки капилляров и регулирует их проницаемость, способствует нормализации давления крови в сосудах. При недостатке этого витамина появляются точечные кровоизлияния на коже, особенно в местах, подвергаемых давлению.

Витамины группы В. К этой большой группе водорастворимых витаминов, сравнительно хорошо изученных в биологическом отношении, относятся следующие витамины: тиамин (B_1), рибофлавин (B_2), пантотеновая кислота (B_3), холин (B_4), никотиновая кислота (B_5), пиридоксин (B_6), фолиевая кислота (B_9), биотин (Н), цианкобаламин (B_{12}), парааминобензойная кислота (ПАБК), инозит, пангамовая кислота (B_{15}) и др.

Тиамин (витамин B_1) — антиневритический фактор, или аневрин, содержит атом серы. Его много в зародышах и оболочках семян, бобах, горохе, отрубях, жмыхах, картофеле и зеленых листьях. У жвачных и лошадей он синтезируется в желудочно-кишечном тракте.

Тиамин играет важную роль в различных обменных процессах. В виде тиаминпирофосфата служит ко-

ферментом ферментов, катализирующих декарбоксилирование кетокислот в тканях. При нарушении процесса декарбоксилирования кетокислоты накапливаются в нервных клетках, вызывая их воспаление. Тиамин активно влияет на обмен ацетилхолина — проводника нервного импульса. Поэтому тиамин широко применяют для лечения различных заболеваний нервной системы.

Недостаток тиамина в кормах чаще проявляется у птицы, реже — у свиней, телят и ягнят. Симптомы недостаточности тиамина у большинства видов животных характеризуются потерей аппетита, истощением, мышечной слабостью и прогрессирующим нарушением функций нервной системы, приводящим к судорогам и параличам.

Минимальная суточная потребность в тиамине для взрослых лошадей составляет 3—5 мг, для свиней — 2—4 мг на 100 кг массы, для кур-несушек — 60—80 мг на 100 г кормовой смеси.

Рибофлавин (витамин B_2) относится к веществам флавиновой природы, последние входят в состав ферментов, имеющих желтую окраску. Рибофлавин широко встречается в растительных и животных организмах, а также у микроорганизмов. Источники витамина B_2 — зеленые корма, шпинат, капуста, дрожжи, печень, яйца, почки и молоко.

Недостаток рибофлавина в организме приводит к нарушению углеводного обмена, снижению образования гликогена в печени, задержке процесса окисления молочной и пировиноградной кислот. Витамин B_2 необходим для нормального обмена белка. При его недостатке белок и аминокислоты используются плохо, причем некоторые аминокислоты выделяются с мочой неизмененными.

Рибофлавин нужен для нормального зрения, функционирования половых желез и нервной системы, для развития плода, синтеза гемоглобина.

Заболевания, связанные с недостатком рибофлавина, встречаются у птицы, свиней, реже — у лошадей и телят. При его недостатке в рационе у цыплят замедляется рост, появляется понос, развивается паралич и наступает смерть, а у взрослой птицы снижается яйценоскость. У свиней дефицит рибофлавина характеризуется медленным ростом, помутнением роговицы и хрусталика, общей слабостью; наступает смерть. Крупный рогатый скот не нуждается в поступлении рибофлавина с кормом.

Пантотеновая кислота (витамин В₃) очень широко распространена в природе. По этому признаку ей и дали настоящее название (pantothen по-гречески — повсюду). Зеленые растения и в особенности зерна злаков являются хорошими источниками данного витамина. Больше всего его содержится в печени, затем в надпочечниках, сердце, яичном желтке и почках. Он синтезируется дрожжами, микрофлорой желудочно-кишечного тракта.

Пантотеновая кислота — составная часть кофермента А (КоА). Как известно, КоА принимает участие в активировании уксусной кислоты, окислительном распаде и ресинтезе жирных кислот, образовании триглицеридов, фосфолипидов, ацетилхолина, окислении пировиноградной кислоты, усвоении глюкозы, обмене белка. Следовательно, физиологическое значение пантотеновой кислоты очень велико и ее биологическая роль в обмене веществ многообразна.

Дефицит пантотеновой кислоты у цыплят проявляется замедлением роста, неравномерным развитием оперения, дерматитами, поражением нервной системы. У поросят при ее недостатке возникают желудочно-кишечные заболевания, дерматиты, нарушение координации движений, истечение темного экссудата из глаз и т.д.

Нормы пантотеновой кислоты: для всех групп птиц — 10 мг на 1 кг сухого корма, для поросят — 10 мг,

для молодняка на откорме — 9, для маток супоросных и подсосных — 12 мг на 1 корм. ед.

Холин (витамин В₄) входит в состав лецитинов. В большом количестве он содержится в зеленых листьях, дрожжах, хлебных злаках, жмыхах, шротах, печени, рыбной и мясной муке.

Холин обладает способностью предупреждать жировую инфильтрацию печени и ускорять всасывание жира. Он принимает участие в образовании одного из сильных медиаторов — ацетилхолина и является возбуждателем моторной функции кишечника.

Потребность животных в холине зависит от уровня метионина в рационе, а также от обеспеченности фолиевой кислотой и цианкобаламином. На поросят-отъемышей положительно влияет добавление холин-хлорида в дозе 1,5 г на 1 кг корма.

Никотиновая кислота (витамин РР, витамин В₅) и ее амид (никотинамид) встречаются в природных продуктах в свободном состоянии и в виде нуклеопротеидов входят в состав сложных ферментов. Основными источниками этого витамина служат дрожжи, печень, мясная и рыбная мука, подсолнечниковый шрот, в меньшем количестве он содержится в зернах хлебных злаков.

Никотиновая кислота занимает очень важное место в обмене веществ, входя в состав кофермента дегидрогеназ. Ферменты, содержащие этот кофермент, катализируют окислительно-восстановительные реакции, протекающие во всех органах и тканях животного организма. Никотиновая кислота способствует образованию пищеварительных соков желудка и поджелудочной железы, влияет на ускорение ритма сердечных сокращений, расширяет периферические сосуды, стимулирует образование эритроцитов и регулирует функцию печени.

Гиповитаминоз никотиновой кислоты чаще возникает у свиней и птиц,

а также у животных, в рационе которых содержится много кукурузного зерна и мало белка или триптофана. Отсутствие данного витамина приводит к тяжелому заболеванию — пеллагре. Характерными признаками этого заболевания служат дерматит (поражение кожных покровов), диарея (понос), изменение поведения животных вследствие нарушения функции коры больших полушарий головного мозга. Потребность свиней и птицы в никотиновой кислоте зависит от уровня триптофана в рационе.

Пиридоксин (витамин В₆, адермин) в достаточных количествах присутствует в дрожжах, печени, молоке, бобовых, зерне хлебных злаков, жмыхах, шротах и картофеле.

Пиридоксин принимает активное участие в белковом обмене — процессах трансаминирования и декарбоксилирования аминокислот, во всех этапах синтеза и обмена глутаминовой и аспарагиновой кислот.

При недостатке витамина у свиней и птиц задерживается рост, снижается использование корма, появляются дерматиты, судороги, параличи и анемия. У взрослых птиц снижаются яйценоскость и выводимость. У поросят развивается жировая инфильтрация печени, нарушается координация движений и ухудшается зрение. Аналогичные симптомы отмечают и у телят.

Потребность в пиридоксине для утят, цыплят, кур, индюшат, индеек и гусей составляет от 2,6 до 6,7 мг, для поросят — от 1,5 до 2,5 мг на 1 кг корма.

Фолиевая кислота (витамин В₉, фолацин) содержится в кормах. Особенно много ее в зеленых листьях растений, цветной капусте, дрожжах, печени, грибах, хлебных злаках и сое. Кроме того, она синтезируется в желудочно-кишечном тракте животных.

При участии фолиевой кислоты происходит образование эритроцитов и поддерживается нормальный состав крови. Она усиливает и углубляет действие цианкобаламина. Фолие-

вая кислота — липотропный фактор, предупреждает жировую инфильтрацию печени, участвует в синтезе нуклеиновых кислот, пуринов, в распаде гистидина, стимулирует функцию половых желез. Таким образом, она является антианемическим фактором и фактором роста.

При недостатке фолиевой кислоты у цыплят и индюшат развиваются анемия и лейкопения, наблюдается задержка в росте. У свиней также отмечают анемию, слабость и выпадение щетины.

Биотин (витамин Н, антисеборейный фактор) широко распространен в природе. Он синтезируется дрожжами и бактериями пищеварительного тракта и рубца животных, а также растениями. Им богаты печень, дрожжи, молоко, хлебные злаки и овощи.

Витамин Н обладает огромной биологической активностью. При участии биотина и АТФ происходят реакции карбоксилирования — присоединения СО₂ к органическим кислотам. Биотин обладает способностью соединяться с одним из компонентов яичного белка — авидином, образуя биологически неактивный комплекс, что может вызвать симптомы недостаточности этого витамина.

Отличительный признак гиповитаминоза биотина — развитие дерматита, сопровождающееся выпадением шерсти и обильным выделением сала кожными железами (себорея). Это дало основание назвать биотин витамином Н (от немецкого слова «haut» — кожа) и антисеборейным фактором.

Потребность в биотине удовлетворяется преимущественно за счет его бактериального синтеза не только в организме жвачных, но и свиней и птиц.

Цианкобаламин (витамин В₁₂) по своему составу, происхождению и физиологическому действию занимает особое место среди других витаминов группы В. Это единственный ви-

тамин, в состав которого входит металл — кобальт (4,5%).

Цианкобаламин синтезируется исключительно простейшими микроорганизмами, населяющими рубец жвачных, кишечник, почву, навоз и прудовую стоячую воду.

Главные источники витамина B_{12} — корма животного происхождения — рыбная и мясо-костная мука, молоко, обрат, сыворотка.

Цианкобаламин принимает активное участие в синтезе нуклеиновых кислот, метионина и холина, в восстановлении глутатиона в крови и тканях животных. Он стимулирует синтез белков. Как стимулятор роста витамин B_{12} имеет важное значение для животноводства. Цианкобаламин — незаменимый фактор кроветворения, стимулирует эритропоэз и синтез гемоглобина, поэтому его называют еще противоанемическим фактором. Этот витамин применяют как лечебное средство при расстройствах кроветворения, нарушениях функций печени и нервной системы.

Гиповитаминоз B_{12} возникает в основном у свиней, собак и птиц. При этом у животных изменяется белковый обмен, повышается содержание остаточного азота и мочевины в крови. Нарушается эритропоэз, тканевое окисление, снижается содержание гемоглобина и развиваются нервные расстройства.

Потребность жвачных в данном витамине вполне удовлетворяется за счет синтеза микрофлорой рубца, если в составе рациона имеется достаточно кобальта. Потребность для свиней составляет 20 мкг, для птиц — 12—20, для телят и ягнят — 20—40 мкг на 1 кг корма.

Парааминобензойная кислота (ПАБК) широко распространена в продуктах растительного и животного происхождения. В больших количествах она содержится в дрожжах и печени. При отсутствии данного витамина задерживается рост и наступает поседение волос. Главное значение ПАБК состоит в том, что

она входит в состав очень важного витамина — фолиевой кислоты.

Инозит (мезоинозит) сосредоточен главным образом в листьях, фруктах, зернах злаков, дрожжах, почках, мозге и щитовидной железе.

Инозит, являясь ростовым фактором для некоторых микроорганизмов кишечной флоры, стимулирует микробиологический синтез недостающих витаминов, например биотина. Липотропное действие инозита заключается в отщеплении метионина от белков.

При недостатке инозита у мышей развивается ряд нарушений, и прежде всего задерживается рост, выпадает шерсть, позднее появляются изменения функций нервной системы и зрения. Минимальная потребность в инозите установлена только для мышей и крыс, а для других животных пока еще не изучена.

Пангамовая кислота (витамин B_{15}) усиливает кислородный обмен в клетках тканей, обладает липотропным действием, то есть способна предупреждать жировое перерождение печеночных клеток. Витамин B_{15} снижает токсическое действие алкоголя и некоторых других химических веществ.

Некоторые ученые высказывают предположение, что пангамовая кислота усиливает окислительно-восстановительные процессы. Ее применяют для лечения болезней печени, сердечно-сосудистых заболеваний склеротического характера, эмфиземы легких, пневмосклероза и т. д.

Антивитамины. К ним относят соединения, которые химически похожи на тот или иной витамин, но по своему действию обладают противоположными, антагонистическими свойствами. Антивитамины известны не для всех витаминов. Отдельные антивитамины используют с лечебной целью. Например, лекарственные препараты, в состав которых входит антивитамин К, с успехом применяют при лечении тромбозов, инфаркта миокарда и др.

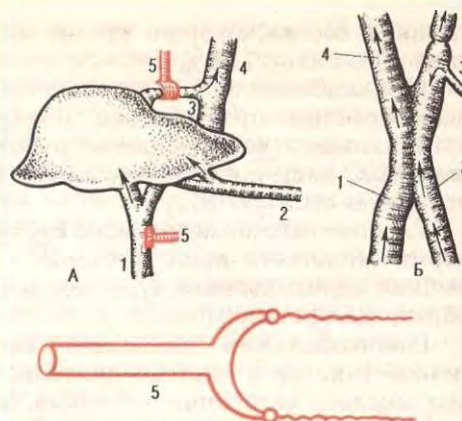
Антивитамином биотина служит яичный белок — овидин, который снижает действие этого витамина, антивитаминами В₁ — окситиамин и пириитамин, В₃ — пантоилтаурин, пантоилпропаноламин, пантоилэтанол-амин, В₄ — хлористый триэтилхолин, В₆ — дезоксипиридоксин и метокси-пиридоксин, фолиевой кислоты — метилфолиевая кислота, птероаспарагиновая кислота и др.

Механизм действия антивитаминов заключается в конкурентных отношениях с витамином за специфический белок, с которым витамин образует фермент. При высокой концентрации антивитамина он соединяется со специфическим белком, вытесняя витамин. Образовавшийся комплекс с белком не обладает ферментативными свойствами. В этом и состоит основной механизм развития авитаминоза при совместном поступлении в организм витамина и его антивитамина. Поэтому действие антивитамина можно снять только введением в организм соответствующего количества витаминов.

РОЛЬ ПЕЧЕНИ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ

Печень играет большую роль в процессах пищеварения и обмена веществ. Она имеет сложную систему кровообращения. Кровь поступает в нее по печеночной артерии и воротной вене. Причем 80% крови, идущей от органов брюшной полости, поступает по воротной вене и только 20% — по печеночной артерии. Кровь оттекает от печени по печеночной вене. Таким образом, все вещества, всасывающиеся в кровь, обязательно поступают в печень и подвергаются различным метаболическим превращениям.

Для изучения функции печени применяют ангиостомический метод, фистулу Экка — Павлова, при помощи которых исследуют биохимический состав притекающей и оттекающей крови (рис. 37). Кроме того, при-



37 Методы изучения функции печени:

А — схема ангиостомического исследования печени: 1 — воротная вена; 2 — печеночная артерия; 3 — печеночная вена; 4 — задняя полая вена; 5 — канюли (стрелками указан путь крови); Б — схема свища по Экку — Павлову: 1 — брюшной ствол от тазовой части; 2 — ствол воротной вены от кишечника; 3 — лигатура на сосуде к печени; 4 — ствол к правому сердцу (стрелками указан путь крови)

меняют метод катетеризации сосудов воротной системы, разработанный А. А. Алиевым.

В печени синтезируются различные органические вещества: белки, гликоген, жиры, фосфатиды и другие соединения. Печени принадлежит существенная роль в обмене белков. Из аминокислот, поступающих с кровью, в печени образуется белок. В ней формируются фибриноген, протромбин, выполняющие важные функции в свертывании крови. Здесь же происходят процессы перестройки аминокислот: дезаминирование, трансаминирование, декарбоксилирование.

Печень — центральное место обезвреживания ядовитых продуктов азотистого обмена, в первую очередь аммиака, который превращается в мочевины или идет на образование амидов кислот. В печени происходит распад нуклеиновых кислот, окисление пуриновых оснований и образование конечного продукта их обмена — мочевой кислоты. Кроме того, здесь нейтрализуются ядовитые

вещества (индол, скатол, крезол, фенол), поступающие из толстого отдела кишечника и образующиеся в результате гниения белков. Эти вещества, соединяясь с серной и глюконовой кислотами, превращаются в эфирно-серные кислоты.

Удаление печени из организма животных приводит к их гибели. Она наступает, по-видимому, из-за накопления в крови аммиака и других ядовитых промежуточных продуктов азотистого обмена.

Большую роль печень играет в обмене углеводов. Глюкоза, приносимая из кишечника по воротной вене, в печени превращается в гликоген. Благодаря высоким запасам гликогена печень служит основным углеводным депо организма. Гликогенная функция печени обеспечивается действием ряда ферментов и регулируется центральной нервной системой и гормонами — адреналином, инсулином, глюкагоном. В случае повышенной потребности организма в сахаре, например во время усиленной мышечной работы или при голодании, гликоген под действием фермента фосфорилазы превращается в глюкозу и поступает в кровь. Таким образом, печень регулирует постоянство глюкозы в крови и нормальное обеспечение ею органов и тканей.

В печени происходят важнейшие превращения жирных кислот, из которых синтезируются жиры, свойственные для данного вида животного. Под действием фермента липазы жиры расщепляются на жирные кислоты и глицерин. Дальнейшая судьба глицерина похожа на судьбу глюкозы. Его превращения начинаются с участием АТФ и кончаются распадом до молочной кислоты с последующим окислением до CO_2 и H_2O . Иногда при необходимости печень может синтезировать гликоген из молочной кислоты. Это еще раз подтверждает связь между обменом жиров и углеводов.

Распад жирных кислот в печени идет следующим образом. Под дейст-

вием различных ферментов в присутствии АТФ и КоА в печени образуются ацилкоферменты А, которые вместе с кровью доставляются тканям и органам, где происходит их расщепление с выделением энергии и образованием конечных продуктов — двуокиси углерода и воды.

Следовательно, печень выполняет функцию снабжения органов и тканей источниками энергии.

В печени осуществляется также синтез жиров и фосфатидов, которые, поступая в кровь, транспортируются по всему организму. Значительную роль она играет и в синтезе холестерина и его эфиров. При окислении холестерина в печени образуются желчные кислоты, которые выделяются с желчью и участвуют в процессах пищеварения.

Печень принимает участие в обмене жирорастворимых витаминов, является главным депо ретинола и его провитамина — каротина. Она способна синтезировать цианкобаламин.

Печень может задерживать в себе излишнюю воду и тем самым не допускать разжижения крови; она содержит запасы минеральных солей и витаминов, участвует в пигментном обмене.

Печень выполняет некоторую барьерную функцию. Если в нее с кровью заносится какой-либо яд или болезнетворные микробы, то они подвергаются обезвреживанию. Эту функцию выполняют звездчатые клетки, расположенные в стенках кровеносных капилляров, пронизывающих печеночные дольки. Захватывая ядовитые соединения, звездчатые клетки в союзе с печеночными клетками обезвреживают их. Причем по мере необходимости звездчатые клетки выходят из стенок капилляров и, свободно передвигаясь, выполняют свою функцию. Кроме того, печень способна переводить свинец, ртуть, мышьяк и другие вещества в неядовитые соединения.

ОБМЕН ЭНЕРГИИ

Изучение энергетического обмена в организме животных стало возможным после открытия основных законов сохранения материи и энергии (М. В. Ломоносов, 1748). С обменом веществ тесно связан обмен энергии, так как они составляют единый биологический процесс. Животный организм из окружающей среды с кормом получает белки, углеводы, жиры, витамины, минеральные соли, воду, кислород, а выделяет в нее конечные продукты обмена веществ. В результате биохимических реакций, происходящих в организме, образуется большое количество химической энергии, которая используется для поддержания функций жизненно важных органов и может превращаться в другие виды энергии.

Обмен веществ и энергии в организме служит интегральным показателем всех физиологических процессов. Все разнообразные формы жизнедеятельности организма животных тесно связаны с использованием энергии. Закономерности, лежащие в основе этих процессов, в совокупности называют *биоэнергетикой*. Основные положения термодинамики приемлемы и к биоэнергетическим процессам.

Живой организм представляет собой систему, в которую непрерывно поступает энергия из окружающей среды и из которой выделяется такое же ее количество. Благодаря этому в организме, как в саморегулирующейся системе, устанавливается динамическое равновесие. Различные стороны проявления жизни требуют затрат энергии, которая должна поступать извне.

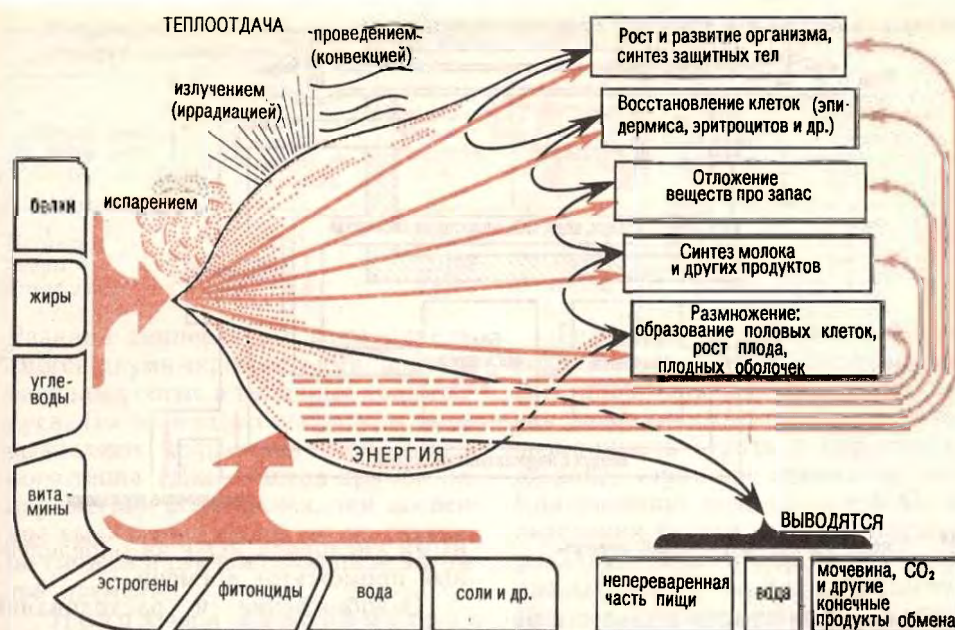
Химическая, или потенциальная, энергия питательных веществ заключена в различных ковалентных связях между атомами в молекуле. Например, в глюкозе количество этой энергии, заключенной между атомами С, Н и О, составляет около 2871,2 кДж (686 ккал) на моль

(то есть на 180 г глюкозы). Эта энергия освобождается при окислении: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \longrightarrow 6H_2O + CO_2 + 2871,2 \text{ кДж}$.

В живой клетке это огромное количество энергии освобождается не одновременно, а в ходе ступенчатого процесса, управляемого рядом окислительных ферментов, которые в конце концов превращают питательные вещества в CO_2 и H_2O .

В обмене энергии важную роль играют *макроэргические соединения*, в химических связях которых сосредоточено большое количество энергии. К таким соединениям относятся АТФ, АДФ, креатинфосфат и другие, при гидролизе которых освобождается значительное количество свободной энергии. В них аккумулируется потенциальная химическая энергия, заключенная в углеводах, жирах и белках при их распаде в клетках живого организма. При окислении одной грамм-молекулы глюкозы в анаэробных условиях образуются две моли АТФ, а в аэробных условиях — 38 (в 19 раз больше).

Необходимая энергия черпается из макроэргических связей АТФ, и поэтому именно АТФ принимает участие в большинстве синтетических процессов, происходящих в организме, начиная от построения белков и до синтеза конечного продукта азотистого обмена — мочевины. Таким образом, АТФ занимает ведущее положение в энергетике организма. Запасенная в ней энергия с помощью ферментов фосфотрансфераз переключается с одного процесса обмена веществ на другой, а под действием фермента аденозинтрифосфатазы молекула АТФ расщепляется. Освобождающаяся при этом энергия может преобразовываться в другие виды энергии: механическую, тепловую, электрическую и т. д. В результате различных превращений все виды энергии, кроме первичного тепла, превращаются в тепловую (вторичное тепло) и выделяются из организма (рис. 38).



38 Схема использования питательных веществ животными

В связи с тем что АТФ постоянно расходуется, обязательным условием жизни является возобновление ее запасов в организме. Такое возобновление идет в виде ресинтеза АТФ, происходящего в реакциях различного типа, важнейшая из которых — реакция окислительного фосфорилирования.

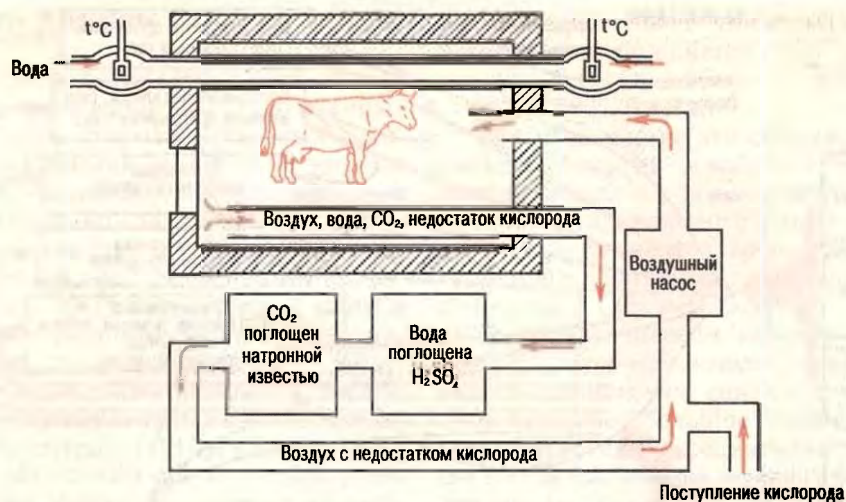
Совокупность всех протекающих в клетках процессов распада питательных веществ, синтеза новых соединений и превращения энергии получила название *метаболической мельницы*.

Методы исследования обмена энергии. Величину потенциальной энергии в организме можно узнать по количеству питательных веществ, поступивших вместе с кормом. При сгорании пищевых веществ в организме до CO_2 и H_2O освобождается такое же количество энергии, что и при сжигании их вне организма. При определении теплоты сгорания основных пищевых веществ в калориметре получают следующие величины

(кДж/г): белки — 24,3; углеводы — 17,2; жиры — 38,9. В организме энергия жиров и углеводов используется полностью, а белков — частично. Физиологическая калорийная ценность белков равна 17,2 кДж/г. Следовательно, зная количество принятых с кормом белков, жиров и углеводов, можно подсчитать приход энергии.

Общий расход энергии в организме наиболее точно можно определить по количеству освобожденного тепла, выраженного также в кДж. Количество тепла, выделенного организмом, служит точной мерой всего энергетического расхода организма.

Энергию, заключенную в корме, называют *валовой*, а энергию корма за вычетом энергии в кале — энергией переваримых питательных веществ или *переваримой энергией*. Энергию, определяемую по разности между валовой энергией корма и потерями ее с калом, мочой, кишечными газами и др., называют физиологически полезной или обменной энергией. Последняя служит научно обоснованным критерием энергетической оценки питательности кормов.



39 Схема калориметрической камеры

В процессе обмена веществ в организме постоянно происходит обмен газов. Жизненные проявления организма обуславливаются постоянным и значительным обменом вдыхаемых и выдыхаемых газов. Поэтому изучение газового обмена у животных имеет большое практическое значение для определения уровня и направления обмена веществ и энергии.

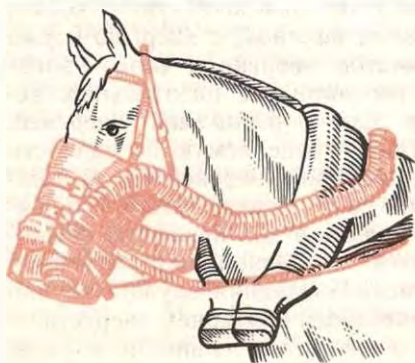
Основная задача при изучении газового обмена заключается в как можно более точном определении количества выделяемой двуокиси углерода (CO_2) и потребляемого живот-

ными кислорода (O_2) за определенный промежуток времени.

Освобождение и расходование энергии в организме животного, исчисляемые в килоджоулях (килокалориях), могут быть измерены непосредственно калориметрически или косвенно — методом газового обмена. Поэтому для определения количества тепла, образующегося в организме, существуют два метода — прямая и непрямая калориметрия.

Прямая калориметрия. Это непосредственное измерение тепла, выделяемого организмом. Для этого используют специальные калориметрические камеры с теплоизолируемыми стенками. Тепло, выделяемое животным, поглощается водой, которая протекает по трубке, проходящей по камере (рис. 39).

40 Дыхательные маски для лошади и крупного рогатого скота



13. Калорическая ценность кислорода и двуокиси углерода при окислении питательных веществ в организме животных (по А. А. Кудрявцеву)

Питательные вещества	Количество джоулей, выделенных в организме на 1 г вещества	Поглощено O_2 на 1 г вещества, л	Выделено CO_2 на 1 г вещества, л	Дыхательный коэффициент	Калорический коэффициент, Дж	
					O_2	CO_2
Протеины	18,5	0,9661	0,7817	0,809	19,2	23,8
Жиры	40,0	2,0192	1,4273	0,708	19,6	27,7
Углеводы	17,5	0,8288	0,8288	1,000	21,1	21,1

Разница температуры воды определяется двумя термометрами, показывающими сотые и тысячные доли градуса. По разнице температуры воды вычисляют количество освобожденного тепла (Дж). Метод прямой калориметрии более точен, чем косвенное вычисление тепла, но по технике он сложен и связан с большой затратой времени.

Непрямая калориметрия. Наиболее широко применяется на практике. Это метод измерения обмена энергии по выделению двуокиси углерода и потреблению кислорода. Используют специальные герметические респираторные камеры. Однако они по своей конструкции очень сложны, поэтому газообмен изучают *масочным методом* (рис. 40). Потребление одного литра кислорода или выделение одного литра двуокиси углерода соответствует образованию определенного количества тепла, что называют *калорическим коэффициентом* O_2 или CO_2 (табл. 13).

Уровень обмена веществ можно определить по дыхательному коэффициенту. *Дыхательным коэффициентом* называют объемное соотношение выделенного CO_2 к поглощенному O_2 за тот же промежуток времени: $RQ = CO_2/O_2$. Причем величина дыхательного коэффициента при окислении белков, жиров и углеводов различна в зависимости от того, какие вещества в организме окисляются во время измерения. Так, при окислении глюкозы дыхательный коэффициент равен 1; жиров — 0,7; белков — 0,8. Величина его зависит от многих факторов.

Газообмен служит интегральным показателем уровня окислительно-восстановительных процессов, так как дыхательный коэффициент дает возможность судить о качественной стороне, характере обмена веществ. Калорические коэффициенты O_2 при окислении белков, жиров, углеводов различны, они неодинаковы и при разных дыхательных коэффициентах. Поэтому определенному коэффициенту будет соответствовать определенное количество тепловой энергии. Следовательно, по калорической ценности кислорода можно рассчитать общую теплопродукцию в организме животного (табл. 14).

Основной обмен. Важным показателем энергетических превращений в организме является основной обмен, характеризующий интенсивность окислительных процессов при стандартных условиях покоя.

Под *основным обменом* понимают выработку энергии в организме в голодном состоянии (натошак) и при полном мышечном покое, то есть то минимальное количество энергии, которое расходуется на функциониро-

14. Количество тепла, образующегося при поглощении 1 л кислорода, при разных дыхательных коэффициентах

Дыхательный коэффициент	0,70	0,75	0,80	0,85	0,90	0,95	1,00
Дж	19,6	19,8	20,1	20,3	20,6	20,9	21,1

вание жизненно важных систем (кровообращение, дыхание, пищеварение, деятельность мышц и желез внутренней и внешней секреции, центральной нервной системы и т. д.).

Энергию, затрачиваемую организмом животного для образования различных видов продукции, называют *продуктивным обменом*. Таким образом, общая энергетическая потребность организма складывается из энергии, затрачиваемой на поддержание жизнедеятельности, и энергии, необходимой для продуктивности и выполнения работы.

Основной обмен изучают методами прямой и непрямой калориметрии при определенных условиях (постоянная окружающая температура, натощак, полный мышечный покой) спустя 48 ч голодной диеты.

На уровень основного обмена влияют: порода, вид, возраст, пол, живая масса, продуктивность, физическое состояние животного, время года и ряд других внешних и внутренних факторов. Уровень энергетического обмена у разных видов животных приведен в таблице 15.

Из таблицы видно, что чем крупнее животное, тем меньше расходуются энергии на единицу массы тела. Такой способ расчета затрат энергии дает только приблизительное представление об истинном уровне энергетических потребностей. При этом энергетические затраты на 1 м² поверхности мало зависят от размеров животного.

15. Энергетический обмен у животных разных видов (по А. Д. Слониму)

Вид животных	Масса тела, кг	Теплопродукция, кДж в сутки	
		на 1 кг массы тела	на 1 м ² поверхности тела
Лошадь	441	47,3	3967,8
Свинья	128	79,9	4512,0
Собака	15,2	215,6	4348,7
Кролик	2,3	314,3	3247,9
Гусь	3,5	279,2	4055,7
Курица	2,0	297,2	3946,9

Энергетические потребности у разных пород животных неодинаковы и зависят также от пола и возраста. Обычно у самцов основной обмен выше, чем у самок. У растущих животных потребность в энергии больше, чем у взрослых.

Основной обмен меняется в зависимости от сезона года и в течение суток: летом и весной он выше, чем осенью и зимой, днем выше, чем ночью.

Интенсивность обмена веществ и энергии зависит от разного уровня парциального давления кислорода (табл. 16). Горный климат оказывает многообразное влияние на организм овец.

У животных наблюдают определенные колебания основного обмена при различных физиологических состояниях: лактации, беременности, мышечной деятельности и т. д. Основной обмен у лактирующих коров на 30 % выше, чем у сухостойных.

16. Показатели газоэнергетического обмена у разных пород овец при различном парциальном давлении кислорода (по З. К. Кожебекову, А. Г. Галиевой)

Порода овец	Теплопродукция, кДж/ч/кг							
	Парциальное давление кислорода, Па (метров над уровнем моря)							
	19 065 (680)		16 932 (1800)		15 332 (2800)		19 465 (700)	
	М	±	М	±	М	±	М	±
Мясо-шерстная полутонкорунная казахская	9,71	0,590	9,37	0,593	11,63	0,914	8,24	0,522
Казахская тонкорунная	8,03	0,625	7,20	0,431	9,25	0,625	7,49	0,392
Прекоз	7,78	0,416	7,78	0,416	11,46	0,460	7,36	0,338
Казахская курдючная	9,29	0,541	8,24	0,467	11,42	0,983	6,99	0,390

На энергетический обмен в большой степени влияет прием корма. Этот процесс вызывает повышение обмена веществ в организме животного в среднем на 30 %. Такое усиливающее влияние приема корма получило название *динамического действия корма*. Причем сильнее действует прием белкового корма, тогда как влияние углеводов и жиров менее значительно.

Регуляция обмена энергии. С обменом веществ тесно связан обмен энергии в организме. Эта взаимосвязь обуславливается регулирующей деятельностью центральной нервной системы. Ведущая роль в регуляции обмена энергии принадлежит коре больших полушарий. Кроме того, в этом принимают участие центры вегетативной нервной системы, расположенные в промежуточном мозге. Большое значение в регуляции уровня энергетического обмена имеют рефлексы, возникающие при раздражении различных интеро- и экстерорецепторов. На интенсивность энергетического обмена оказывает влияние гипоталамус.

Важную функцию в регуляции биоэнергетики выполняют гормоны. Из желез внутренней секреции, оказывающих влияние на обмен энергии, наиболее изучены гипофиз, щитовидная, поджелудочная железы и надпочечники.

ТЕПЛООБМЕН И РЕГУЛЯЦИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ТЕЛА

Постоянство температуры тела животного — необходимое условие для обмена веществ и ведущий фактор, обеспечивающий нормальный уровень тканевых процессов в целом организме. В то же время уровень обмена веществ и энергии определяет постоянство температуры животного. Тепловой баланс находится в прямой зависимости от равновесия между продукцией энергии, образующейся в результате жизнедеятельности организма, и отдачей ее

в окружающую среду. Поддержание термического гомеостаза в организме высших животных осуществляется благодаря деятельности сложного физиологического механизма, регулирующего теплопродукцию и теплоотдачу. Теплопродукция — процесс химический, а теплоотдача — физический.

По температуре тела животных делят на две большие группы. К одной принадлежат так называемые *пойкилотермные* (холоднокровные) животные. Температура их тела пассивно изменяется вслед за колебаниями температуры внешней среды. К ним относятся рептилии, земноводные, насекомые и некоторые другие.

Другую группу составляют *гомойотермные* (теплокровные) животные — птицы и млекопитающие. Они способны поддерживать стабильную температуру внутренних частей тела на определенном уровне. Такое постоянство температуры тела называют *изотермией*.

Для каждого вида гомойотермного животного характерна определенная температурная граница (табл. 17).

Низкая температура тела вызывает в организме ряд очень важных физиологических изменений. Самое существенное из них — это уменьшение потребности в кислороде. Данным обстоятельством пользуются хирурги при труднейших операциях на сердце, мозге и других важных органах в условиях, приближающихся к искусственной зимней спячке (гибернация).

17. Температура тела у различных животных

Вид животных	Температура	Вид животных	Температура
Лошадь	37,5—38,5	Свинья	38,0—40,0
Корова	37,5—39,0	Курица	40,5—42,0
Буйвол	37,0—38,5	Индейка	40,0—41,5
Олень	38,0—38,5	Утка	41,0—43,0
Верблюд	37,5—38,5	Гусь	40,0—41,0
Овца	38,5—40,0	Кролик	38,5—39,5
Коза	38,5—40,0	Собака	37,5—39,5

Если температура тела у разных видов животных относительно постоянна, то температура поверхности тела (кожи) подвержена значительным колебаниям. Это зависит как от величины нагревания кожи притекающей кровью, так и от охлаждения ее окружающей средой. Поэтому организм теплокровных животных делят на две части: внутреннюю, или сердцевину (внутренние органы, скелетная мускулатура), и поверхностную оболочку тела (кожа, конечности).

Примерно 50—60 % химической энергии корма, освобождаемой в организме, переходит в химические связи особых органических соединений — макроэргов. Остальная энергия в процессе этих превращений выделяется в виде тепла, которое рассеивается в тканях и нагревает их. Температурный гомеостаз в основном поддерживается за счет сердцевины тела. Постоянство температуры тела животного, с одной стороны, осуществляется химической, с другой — физической терморегуляцией.

Химическая терморегуляция. Под химической терморегуляцией понимают совокупность физиологических процессов, обеспечивающих обмен веществ и образование тепла в организме животных при воздействии различных температур и других факторов внешней среды. Она является сложным рефлекторным актом, имеющим довольно постоянный видовой признак, характеризующий отношение разных животных к условиям внешней среды.

Как известно, тепло образуется при окислительных процессах в митохондриях клеток. Мышцы и железы, составляя большую часть живых тканей, служат основными участками теплопродукции. Более 80 % тепла организма образуется в скелетных мышцах во время работы. Второе место по выработке тепла занимает печень. Поэтому ведущая роль в осуществлении химической терморегуля-

ции принадлежит скелетным мышцам и печени.

На обмен веществ и энергии влияет температура окружающей среды. При понижении внешней температуры обмен веществ повышается, и наоборот, при повышении — понижается, чтобы не допустить перегрева организма. Температура среды, при которой теплоудерживающие механизмы не могут больше поддерживать постоянную температуру тела и теплопродукция должна возрастать, называют *критической*. При чем для разных видов животных эта температура различна.

Среди сельскохозяйственных животных крупный рогатый скот и овцы имеют самую низкую критическую температуру и поэтому могут лучше противостоять холоду. У упитанного скота она ниже, чем у неупитанного, поэтому первые лучше переносят низкие внешние температуры.

Физическая терморегуляция. Под физической терморегуляцией понимают совокупность физиологических процессов, регулирующих отдачу тепла из организма и тем самым обеспечивающих постоянство температуры тела животного.

Организм выводит тепловую энергию следующими способами: 1) радиацией и конвекцией; 2) с испаряющейся водой через кожу и дыхательные пути; 3) с калом и мочой.

Первые два способа более важны для выделения тепла по сравнению с третьим. Эффективность данных способов во многом зависит от достаточного запаса воды в организме. Количество тепла, потерянного телом при испарении 1 г воды, составляет примерно 2,4 кДж.

Кожа играет важную роль в терморегуляции, так как около 60 % общей потери тепла при испарении происходит через нее. Этому способствуют потовые железы. Хорошо развиты потовые железы у лошадей, крупного рогатого скота и овец. В зависимости от уровня химической тер-

морегуляции, выполнения мышечной работы и температуры окружающей среды выделяется различное количество пота. У собак из-за слабого развития потовых желез вода испаряется в основном через дыхательные пути.

Благодаря совместному действию механизмов, регулирующих интенсивность обмена веществ и энергии (химическая терморегуляция), и механизмов, регулирующих кровоснабжение кожи и потоотделение, то есть теплоотдачу (физическая терморегуляция), температура тела животного всегда находится на постоянном уровне, но имеет суточную ритмику. Утром она обычно ниже, чем вечером (циркадианный ритм).

Регуляция температуры тела. Основной центр, регулирующий температуру тела животного, — это гипоталамус. В его передней части расположен центр теплоотдачи, а в задней — центр теплообразования. Благодаря наличию в коже тепловых и холодовых рецепторов сигналы об изменениях температуры поступают в центр терморегуляции, который передает соответствующие импульсы сосудистым, дыхательным, двигательным и другим центрам, участвующим в терморегуляции. Центральный механизм терморегуляции приводится в действие двумя путями. Первый определяется температурой циркулирующей крови, омывающей гипоталамус. В зависимости от ее температуры возбуждается соответствующий центр, влияющий на теплопродукцию или теплоотдачу. Вто-

рой путь — рефлекторный и условно-рефлекторный.

В осуществлении условнорефлекторных механизмов, поддерживающих постоянство температуры тела, огромное значение имеет кора больших полушарий, координирующая функцию гипоталамуса, гипофиза и других желез внутренней секреции: надпочечников, щитовидной железы. Таким образом, регуляция температуры тела животных осуществляется подкорковыми центрами под общим регулирующим влиянием коры больших полушарий головного мозга.

Процессы терморегуляции у разных животных имеют свою специфику. Поэтому у них и различная степень приспособленности к условиям внешней среды.

Контрольные вопросы

1. Методы изучения обмена веществ.
2. Физиологическое значение белка и отдельных аминокислот для организма животных.
3. Энергетическое и структурное значение жиров.
4. Значение углеводов для организма животных.
5. Роль печени в промежуточном обмене белков, жиров и углеводов.
6. Взаимосвязь обмена белков, жиров и углеводов.
7. Роль водо- и жирорастворимых витаминов в обмене веществ и энергии.
8. Физиологическое значение макро- и микроэлементов для организма животных.
9. Основной и продуктивный обмен и методы их определения.
10. Газообмен как показатель энергетического обмена.
11. Температура тела у сельскохозяйственных животных и ее суточные колебания.
12. Химическая и физическая терморегуляция.

Глава 6

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ

Последним этапом обмена веществ является выведение из организма продуктов диссимилиации. Живые клетки постоянно выделяют продукты своей жизнедеятельности. Выведение их из организма — обязательное условие жизни, в противном случае наступает самоотравление и гибель животного.

У многоклеточных животных различают выделительную деятельность отдельных клеток и организма в целом. Клетки выделяют продукты конечного и межклеточного обмена в межклеточную жидкость. Специализированные же выделительные системы животных, удаляя конечные продукты обмена из организма, удерживают продукты межклеточного обмена.

Выделения, или экскреты, — это разнообразные химические вещества газообразного характера в растворах или в плотном виде; выделяются также, помимо конечных продуктов обмена, и соединения, образующиеся при разрушении отмирающих клеток, случайные или постоянные примеси к пище, не имеющие физиологического значения.

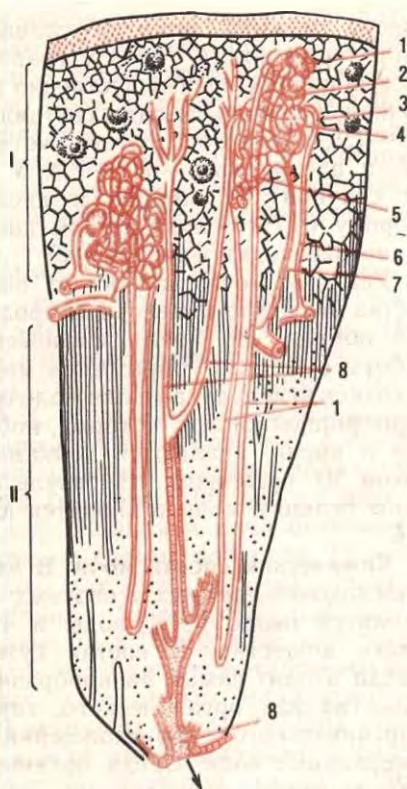
Выделительные органы млекопитающих — почки, потовые железы, легкие, кишечник. Выделительные функции выполняют также секреторные органы, например слюнные железы, печень и др.

Почки — это основные выделительные органы. Образую и выделяя мочу, они удаляют из организма воду и растворенные в ней продукты обмена веществ, особенно белкового, — мочевины, мочевую кислоту, аммиак, креатинин и др. Вместе с мочой из организма уходят излишки минеральных солей, а также инородные вещества, поступившие извне (лекарственные вещества, краски и др.). Выводя воду, минеральные вещества и кислые продукты, почки тем самым регулируют водно-солевой обмен, поддерживают относительное постоянство осмотического давления крови. Посредством почек кровь очищается от всевозможных продуктов обмена. Многие из этих веществ (вода, двуокись углерода, мочевины, соли) стойко удерживаются кровью в определенных концентрациях и выделяются лишь те их избытки, которые начинают превышать эти нормальные физиологические концентрации. Дру-

гие же вещества (алкалоиды, сульфаты) покидают организм целиком. Для определения степени очищения крови принята единица клиренс. Под *клиренсом*, или *коэффициентом очищения*, понимают объем плазмы (в миллилитрах), полностью очищаемой от какого-либо вещества в течение одной минуты. Функциональными единицами почек служат многочисленные нефроны, в них происходят основные процессы мочеобразования. Каждый нефрон состоит из двусторонней капсулы (капсула Шумлянского — Боумена), внутри которой расположен клубочек, состоящий из кровеносных сосудов — мальпигиев клубочек. От капсулы начинается длинный извитой каналец первого порядка, переходящий в петлю Генле, нисходящая часть которой сильно сужена. Затем каналец, достигший мозгового вещества, изгибается на 180°, образует петлю и поворачивается в сторону коры почки (восходящая часть петли), переходя далее в извитой каналец второго порядка (табл. X).

Внутренняя поверхность капсулы выстлана плоскими эпителиальными клетками, а на поверхности нисходящего канальца имеются щеточная каемка и микроворсинки, количество которых зависит от функционального уровня почек. Эпителиальные клетки восходящего отдела петли нефрона и извитого канальца не имеют щеточной каймы. Конечный отдел нефрона представлен коротким канальцем, впадающим в собирательную трубку.

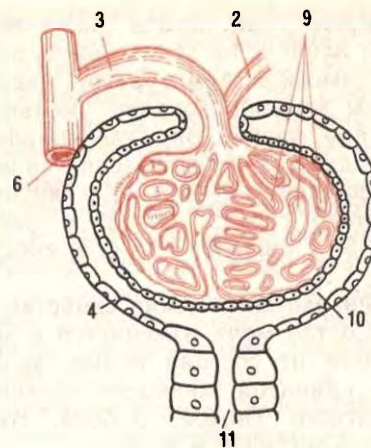
Кровь поступает в почки по почечной артерии, отходящей от аорты вблизи ее устья. Кровь в почке проходит через две капиллярные сети: капилляры мальпигиева клубочка и капилляры стенок извитых канальцев и петля Генле (рис. 41). Кровоснабжение канальцев осуществляется также капиллярами, отходящими от небольшого числа артериол, они не участвуют в образовании мальпигиева клубочка. Кровь, прошедшая через капилляры канальцев, поступает в мелкие вены, затем в дуговую вену, образованную в результате слияния мелких вен. Из этой вены (*vena arcuatae*) кровь попадает в почечную вену и дальше в нижнюю полую вену. Кроме описанных нефронов, в почке имеются еще так называемые юкстагломерулярные неф-



41 Микроскопическое строение почек (схема):

слева — корковый (I) и мозговой (II) слои; *справа* — отдельный клубочек с капсулой и началом мочевого канальца при большом увеличении; 1 — мочевой каналец; 2 — сосуд, выносящий кровь из клубочка; 3 — сосуд, приносящий кровь к клубочку; 4 — капсула с клубочками сосудов; 5 — капилляры, оплетающие канальцы; 6 — артерия; 7 — вена; 8 — трубки, по которым из канальцев моча проходит в почечную лоханку; 9 — капилляры клубочка; 10 — полость капсулы; 11 — извитой каналец

роны, расположенные в основном в мозговом слое. Начальная часть их в клубочке расположена между корковым и мозговым слоями, а их петля доходит до почечной лоханки. Нефроны мозгового слоя отличаются своим кровоснабжением: просвет приносящего и уносящего их сосудов одинаков, поэтому высокого давления, как в мальпигиевых клубочках, не создается. Выносящие сосуды, не разветвляясь в капилляры, входят в мозговой слой и только там распадаются в виде прямых параллельных сосудов. У места вхождения в клубочек приносящие артериолы имеют утолщения, которые образуют так называемый юкстагломерулярный (околоклубочковый) комплекс. Клетки указанных утолщений выраба-



тывают ренин, участвующий в регуляции уровня артериального давления и тем самым поддерживающий нормальный приток крови к почкам. Ренин образуется при уменьшении почечного кровотока.

ОБРАЗОВАНИЕ МОЧИ

Моча образуется в результате сложной работы почек. На интенсивность мочеобразования (диурез) влияют различные факторы. Так, количество выделяющейся мочи зависит от времени суток: днем ее образуется больше, чем ночью, что связано с уменьшением интенсивности обмена в организме во время сна. Ночью несколько уменьшается общее кровяное давление, понижается оно и в почках, что ведет к уменьшению мочеобразования. После приема больших количеств жидкости или сочных кормов мочеобразование возрастает. Богатый белками корм также повышает диурез, поскольку продукты его распада (мочевина, мочева кислота и др.) стимулируют деятельность почек. Длительная мышечная работа уменьшает количество образующейся мочи, так как в работающей мышце кровообращение увеличивается, а в органах брюшной полости, в частности в почках, — уменьшается. Кроме того, мышечная работа сопровождается обильным потоотделением, то есть потовые железы выполняют часть работы почек.

Время года, погода также оказывают влияние на деятельность почек: при высокой температуре внешней среды мочеобразование уменьшается, при низкой оно увеличивается. В среднем за сутки выделяется мочи: у лошадей — 2—2,5 л, у крупного рогатого скота — 6—12, у овец — 1—1,5, у свиней — 2—4, у собак — 0,5—1 л.

Физико-химические свойства мочи. Состав мочи изменяется в зависимости от состава корма, количества принятой жидкости, состояния животного (покой, работа, голод, сытое состояние и т. д.).

Моча большинства животных прозрачная, жидкая, желтого цвета за счет пигментов — урохрома, уробилина и пигментов растительных кормов. Цвет мочи зависит также от ее количества и концентрации. При усиленном образовании мочи она приобретает светло-желтый цвет, при усиленном потении моча интенсивно-желтая (концентрированная). У целонокопытных моча мутная, слизистая, темно-зеленого цвета вследствие присутствия в ней мелких кристаллов углекислого кальция во взвешенном состоянии. Муциноподобные вещества мочи придают ей слизистый характер.

Плотность мочи колеблется от 1,018 до 1,040 в зависимости от количества поступившей в организм животного жидкости: увеличение ее приводит к снижению плотности мочи и наоборот.

Осмотическое давление мочи достигает 23—30 мм рт. ст. и подвержено сильным колебаниям, так как организм выводит избытки осмотически активных веществ главным образом через почки.

Реакция мочи. При поедании животными корма, богатого белками, реакция мочи становится кислой, растительные же корма содержат много оснований, что вызывает смещение pH мочи в щелочную сторону, и реакция ее становится нейтральной или даже щелочной. Таким об-

разом, реакция мочи обусловлена характером корма. Моча у травоядных животных преимущественно щелочная, pH мочи лошади составляет 8,7—7,1, крупного рогатого скота — 8,7, а плотоядных — 5,7—7,0. У телят-сосунов pH смещен в кислую сторону (5,7), а с возрастом постепенно переходит в щелочную.

Реакция мочи зависит от количества кислых или щелочных продуктов обмена. Во время физической работы в мышцах образуется много двуокси углерода, а также молочной и фосфорной кислот, которые, поступая в кровь, удаляются почками с мочой из организма. В результате этого реакция мочи становится кислой.

Химический состав мочи. В моче сельскохозяйственных животных содержится около 96 % воды и 4 % сухого вещества. В состав сухого осадка входят самые разнообразные вещества как органического, так и неорганического происхождения — минеральные соли. Среди органических веществ мочи главное место занимают азотистые соединения (мочевина, мочева кислота), пуриновые основания (аденин, гуанин, ксантин, гипоксантин), креатин, гиппуровая кислота, обезвреженные в печени продукты гниения белков (индол, фенол, скатол, крезол), пигменты (урохром, уробилин). У млекопитающих основной продукт белкового распада составляет мочевина (90 % всего азота мочи), а у птиц — мочева кислота.

Неорганические соли мочи очень разнообразны: хлористый натрий, соли калия, сернокислые и фосфорнокислые соли. В моче могут быть пигменты растительной пищи, лекарственные вещества и др.

В моче здоровых животных нет белков, так как они не проходят через стенки капилляров. Однако сильное физическое напряжение может сопровождаться появлением белка в моче. Наличие белка в моче может быть вследствие или воспалитель-

ного процесса в почках, или патологического изменения проницаемости стенок капилляров. Присутствие белка в моче называют *альбуминурией*, содержание в моче крови — *гематурией*. При некоторых инфекционных и глистных заболеваниях в моче обнаруживают гемоглобин — *гемоглобинурия*.

Моча состоит из тех же элементов, что и плазма, однако между ними имеются различия (табл. 18). Так, в плазме содержатся белки (6—8 %) и сахар (глюкоза — 0,1—0,16 %, а у птиц доходит до 0,22 %), а в моче их нет. Мочевину в плазме крови находят в сотых долях процента (не выше 0,05 %), а в моче — до 4 %. Плазма и моча отличаются также по своим свойствам. Осмотическое давление плазмы крови — величина относительно постоянная и равна 7—8 Па. В моче происходят резкие колебания осмотического давления, и оно может достигать большой величины (до 23—30 Па). Плазма всегда имеет постоянную слабощелочную реакцию, ее рН 7,36—7,40; реакция мочи очень изменчива, рН мочи может снижаться до 5—4,7 и повышаться до 8.

Механизм мочеобразования. В настоящее время процесс мочеобразования рассматривают с точки зрения фильтрационно-реабсорбционной те-

рии, созданной на основании работ ряда ученых (Собьеранский, Ричардс, Кешни и др.). Мочеобразование протекает в две фазы. Первая фаза — фильтрационная. Различия в строении отдельных частей нефрона дают право предполагать, что каждая из них выполняет свою функцию. В капсуле Шумлянского — Боумена разветвляется большое количество петель капилляров мальпигиева клубочка. Кровь в них протекает под очень высоким давлением (70—90 мм рт. ст.) и притом с некоторым замедлением. Эндотелий капилляров и прикрывающая их капсула служат полупроницаемой перепонкой, функционирующей как фильтр, пропускающий из крови одни вещества и задерживающий другие. В результате плазма, лишаясь кровяных клеток и белков, проходит со всеми остальными растворенными в ней веществами в капсулу Шумлянского — Боумена, образуя *первичную (провизорную) мочу*. Жидкость, заполняющая капсулу, по составу является истинным фильтратом крови. Концентрация всех веществ жидкости соответствует их концентрации в плазме крови. В фильтрате нет лишь белков.

Обратное действие на фильтрацию в определенной степени оказывает онкотическое давление, служащее силой, притягивающей воду из капсулы Шумлянского — Боумена в кровь. Величина онкотического давления плазмы здоровых животных невелика, составляет всего лишь 30 мм рт. ст., поэтому фильтрация первичной мочи осуществляется беспрепятственно. Если же артериальное давление падает до 40—50 мм, давление в капиллярах клубочков резко снижается, достигая величины онкотического давления плазмы, что влечет за собой прекращение образования первичной мочи. Следовательно, все, что повышает в организме кровяное давление, сопровождается усилением фильтрации, тогда как увеличение онкотического дав-

18. Состав мочи

Компоненты	Плазма, %	Моча, %	Во сколько раз данного вещества больше в моче, чем в крови
Вода	90—93	93—95	Одинаково
Белки	7—9	—	—
Сахар	0,1	—	—
Мочевина	0,03	2,0	70
Мочевая кислота	0,002	0,05	25
Na	0,32	0,35	Одинаково
K	0,02	0,15	7
Mg	0,001	0,04	40
Ca	0,0025	0,006	2,4
Cl	0,37	0,6	1,6
PO ₄	0,009	0,27	30
SO ₄	0,002	0,18	90

ления замедляет ее. Фильтрация в клубочках зависит также от ширины просвета приводящего и отводящего сосудов. При сужении отводящих сосудов почек клубочковая фильтрация увеличивается, поскольку ток крови в капиллярах клубочка и в приносящем сосуде замедляется, что, в свою очередь, ведет к повышению кровяного давления, стимулирующего ультрафильтрацию плазмы в капсулу клубочка.

Вторая фаза — реабсорбционная фаза обратного всасывания. Ультрафильтрат капсулы после прохождения системы почечных канальцев, эпителий которых обладает более сложной структурой, резко изменяется. Эта жидкость получила название *конечной (дефинитивной) мочи*. Реакция ее у плотоядных — кислая, у травоядных — щелочная. В конечной моче отсутствуют сахар, аминокислоты; продуктов азотистого обмена содержится в десятки раз больше, чем в провизорной моче. Например, мочевины больше в 70 раз, сульфатов — в 90 раз и т. д. По разности концентраций некоторых веществ в первичной и конечной моче можно определить, какое количество воды всосалось обратно в кровь. Расчет удобно производить по сульфатам, поскольку они не всасываются обратно. В конечной моче в 90 раз сульфатов больше ($0,18 : 0,002 = 90$), чем в первичной. Для образования одного литра мочи с концентрацией сульфатов 0,18 % необходимо, чтобы через канальцы почек прошло 90 л первичной мочи. У некоторых животных (овца, собака) суточное количество мочи в среднем составляет 1,5 л. Для ее образования за сутки через клубочки должно профильтроваться 100 л жидкости и всосаться обратно 98,5 л.

В канальцах всасывается большое количество воды и солей, но, несмотря на это, моча в извитых канальцах остается изотоничной крови. Такая изотоничность сохраняется до петли Генле, где имеется особый

механизм — поворотно-противоточная система. Оба колена петли Генле — нисходящее и восходящее — обладают различной пропускной способностью по отношению к воде и солям. Эпителий нисходящего отдела пропускает воду, но не пропускает ионы натрия. Эпителий же восходящего отдела реабсорбирует ионы натрия и не пропускает воду из просвета канальцев в тканевую жидкость.

Эпителий извитых канальцев активно участвует в процессе обратного всасывания, избирательно выводя полностью или частично одни вещества и удерживая другие. Так, глюкоза полностью поступает в кровь уже в проксимальном звене почечных канальцев, если ее количество в плазме не превышает 170—200 мг%. Почти полностью всасываются натрий, калий, хлориды. Например, натрия в 83 л первичной мочи содержится 270 г, обратно всасывается 266,5 г и в 1 л готовой мочи содержится только 3,5 г. Хлоридов в первичной моче 333 г, обратно всасывается 327 г и в моче присутствует 6 г. Глюкоза, хлориды, бикарбонаты — это пороговые вещества, так как они хорошо всасываются. Вещества, не всасывающиеся из почечных канальцев, называют беспороговыми. К ним относятся креатинин, инсулин, сульфаты. Конечные продукты обмена белков — мочевина, мочева кислота, аммиак — реабсорбируются в незначительных количествах. Невсасывающиеся и плохо всасывающиеся вещества служат мочегонными, так как удерживают воду, уменьшая тем самым ее всасывание в канальцах.

Обратное всасывание есть результат напряженной работы эпителия почечных канальцев, направленной против осмотического давления, сопровождающейся большими энергетическими затратами. Это подтверждается тем, что почки — это наибольший потребитель кислорода в организме высокоорганизованных животных. При введении мочегонных

средств, когда работа почек резко возрастает, потребление ими кислорода повышается в 3—5 раз.

Одновременно с фильтрацией в клубочках и обратным всасыванием в канальцах клеткам извитых канальцев свойствен и синтез. Для почечного эпителия характерно, например, образование им гиппуровой кислоты из бензойной кислоты и гликокола, приносимых кровью. Особенно много гиппуровой кислоты в моче травоядных животных, так как растительные корма богаты бензойной кислотой. В паренхиме почек происходит синтез аммиака, который образуется в процессе дезаминирования аминокислот и главным образом NH_2 -группы, отщепляющейся от глутамина. Почки способны отделять аммиак от мочевины. В почках образуется также креатинин и отщепляются фосфаты от органических соединений, содержащих фосфор.

Роль почек в регуляции постоянства внутренней среды. Благодаря деятельности почек организм освобождается от избытка воды и солей. При потреблении больших количеств воды и особенно при интравенозном ее введении (гидремии) она переходит в кожу и мышцы вплоть до образования отеков, затем вода начинает удаляться почками из организма. Усиление мочеобразования, приводящее к возрастанию выведения из организма избытка воды и солей, называют *диурезом разведения*. Диурез может изменяться в зависимости от различных факторов: повышения артериального давления вследствие возбуждения прессорецепторов сосудистых рефлексогенных зон и изменения уровня образования антидиуретического гормона гипофиза.

Избыточное количество воды и солей, вызывая раздражение осморорецепторов, находящихся в промежуточном мозге (супраоптическое ядро гипоталамуса) и в сонной артерии, а также в сосудах почек, печени, селезенки, поджелудочной железы,

изменяет осмотическое давление крови. Освобождение организма от избытка солей происходит при усиленном образовании антидиуретического гормона гипофиза. Этот гормон способствует обратному всасыванию воды из мочи в собирательных трубочках в кровь, в результате чего выделяется концентрированная моча.

Если содержание антидиуретического гормона в крови понижается, то обратное всасывание воды в кровь уменьшается, в результате чего выделяется большое количество мочи (*полиурия*). Таким образом организм освобождается от излишних количеств воды и солей, что способствует поддержанию относительного постоянства осмотического давления.

Вместе с мочой из организма удаляются кислые продукты обмена. Реакция мочи менее постоянна, чем крови. Постоянство реакции мочи сохраняется благодаря активной деятельности почечных канальцев, где происходит всасывание из первичной мочи в кровь большого количества двууглекислого натрия и выделяемая моча содержит больше кислых фосфатов.

При снижении резервной щелочности крови (*ацидозе*) почки выделяют кислую мочу, содержащую NaH_2PO_4 , а при *алкалозе*, то есть повышении резервной щелочности, выделяют более щелочную мочу, содержащую Na_2HPO_4 или Na_2HCO_3 . Реакция крови поддерживается также благодаря синтезу аммиака в почке. Аммиак связывает кислые продукты, выделяемые с мочой, образуя аммонийные соли, замещая натрий и калий. Благодаря специфической деятельности эпителия извитых канальцев почек происходит избирательная реабсорбция натрия, калия, кальция, фосфора, хлора, за счет чего регулируется их количественное соотношение в организме.

Кроме того, почки участвуют в обмене белков, углеводов и липидов. В почечных клубочках фильтруются

низкомолекулярные белки, пептиды, которые, расщепляясь до аминокислот, через базальную плазматическую мембрану переходят во внеклеточную жидкость и кровь. В почках происходит образование глюкозы — глюконеогенез. Свободные жирные кислоты включаются в состав триацилглицерина и фосфолипидов и в виде этих соединений поступают в кровь.

РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИИ ПОЧЕК

Почки иннервируются как симпатическими, так и парасимпатическими нервами; первые проходят в стволе чревного нерва, вторые начинаются от блуждающего нерва. Нервные волокна обнаружены не только в стенках сосудов почки, но и в эпителиальных клетках, выстилающих извитые канальцы.

При возбуждении волокон блуждающего нерва усиливается отделение воды и уменьшается количество азотистых продуктов. Раздражение ветвей малого чревного нерва (симпатических волокон) вызывает уменьшение количества выделенной мочи и повышение содержания хлористого натрия.

Вегетативная нервная система может изменить работу почек в результате сужения или расширения их сосудов, что приводит к изменению кровяного давления, а также вследствие влияния на деятельность почечного эпителия.

Деятельность почек регулируется разными отделами центральной нервной системы.

Опыты с уколами в дно четвертого желудочка продолговатого мозга и особенно в области бугра промежуточного мозга сопровождаются резким усилением мочеобразования. При нанесении животным сильных болевых раздражений отделение мочи резко уменьшается (болевая анурия). Это связано с тем, что при болевых раздражениях происходит возбуждение гипоталамуса, импуль-

сы от которого поступают к задней доле гипофиза и стимулируют секрецию антидиуретического гормона, который уменьшает диурез. Данный гормон способен повышать проницаемость стенок собирательных трубок почки, вследствие чего вода переходит из мочи в тканевую жидкость мозгового слоя почки и в кровь. Существует мнение, что антидиуретический гормон влияет на проницаемость с помощью фермента гиалуронидазы, образующейся в эпителии собирательных трубочек. Гепарин, аскорбиновая кислота — это ингибиторы гиалуронидазы, они подавляют действие антидиуретического гормона, резко увеличивая выделение воды с мочой.

На деятельность почек оказывает влияние адреналин (гормон мозгового слоя надпочечников). Он суживает просвет отводящих артериальных сосудов и тем самым увеличивает фильтрационное давление в клубочках. В больших дозах адреналин прекращает диурез. Достоверность участия высшего отдела центральной нервной системы в регуляции почечных функций была доказана К. М. Быковым на собаках с фистулой мочеточников. Опыт проводили следующим образом. Собаке с фистулой мочеточника вводили воду в желудок или в прямую кишку, что вызывало усиление диуреза. В дальнейшем за 1—3 мин до введения животному воды включали какой-либо посторонний, не имеющий к мочеобразованию отношения раздражитель (стук метронома, звучание колокольчика). После ряда сочетаний — стук метронома и введение воды — почка начинала усиленно вырабатывать мочу только на один индифферентный (условный) раздражитель.

Методом условных рефлексов можно выработать и торможение мочеотделения. Например, сочетая болевое раздражение с зажиганием синей лампочки, можно добиться такого положения, когда мочеобразо-

вание будет моментально приостанавливаться только при индифферентном раздражителе.

Опыты с полной денервацией почки показали, что нарушение мочеобразования в ней не является длительным. Через 1—2 дн. разницы в работе денервированной и нормальной почек не наблюдают, если животное находится в обычных условиях. Исходя из этих наблюдений, можно предположить, что почка может в какой-то степени функционировать и без участия нервной системы. Такие же выводы можно сделать, наблюдая работу почки, трансплантированной под кожу в области шеи. Чтобы осуществить эту операцию, у животного вырезают почку и сосуды и соединяют их с соответствующими сосудами шеи: почечную артерию сшивают с сонной, почечную вену — с яремной, конец мочеточника выводят и прижимают на коже. Как только восстанавливается кровообращение, почка начинает функционировать и через мочеточник наружу стекает моча. Когда почка приживается, повторной операцией удаляют у животного вторую почку. Собаки с пересаженной почкой при соответствующем хорошем уходе живут месяцы и даже годы. Однако хотя у собаки денервированная или пересаженная почка и работает, но если резко нарушаются условия жизни такого животного, то почка не может к ним приспособиться. Например, охлаждение животного, у которого одна почка денервирована, сопровождается длительной полиурией этой почки, тогда как неденервированная экскретирует нормально, иногда даже мочи выделяется несколько меньше обычного.

В регуляции функции почек принимает участие и гуморальная система. Так, мочевины, пуриновые вещества, хлористый натрий, другие соли и азотсодержащие вещества, находящиеся в крови, служат специфическими раздражителями почечного эпителия. При искусственном

введении этих веществ в кровь количество выделяемой мочи увеличивается. Канальцевый эпителий очень чувствителен к изменению концентрации некоторых электролитов крови: избыток кальция в крови ведет к потере способности канальцами реабсорбировать сахар, и тогда он появляется в моче.

Деятельность почек изменяется и под влиянием гормонов. Особенно сильное угнетающее действие оказывает антидиуретический гормон задней доли гипофиза. Аналогично влияет на почку и гормон щитовидной железы тироксин; введение адреналина, суживающего сосуды почки, также сопровождается снижением интенсивности мочеобразования.

ВЫВЕДЕНИЕ МОЧИ

Почки работают непрерывно, моча же из организма выводится периодически. Моча из канальцев собирается в чашечках лоханок. При наполнении их стенки сокращаются и моча поступает в мочеточники. В результате перисталтических сокращений мочеточников (1—5 в 1 мин) моча со скоростью 2—3 см/с прогоняется по ним и поступает в мочевой пузырь. В месте выхода мочеиспускательного канала из мочевого пузыря расположен внутренний сфинктер, а несколько ниже его — второй сфинктер. Во время наполнения пузыря мочой сфинктеры сжаты, при мочеиспускании они расслабляются, мышцы стенок мочевого пузыря сильно сокращаются, что обеспечивает его опорожнение. Мочеиспускание — акт рефлекторный.

Мочевой пузырь, сфинктер мочеиспускательного канала иннервируются симпатическими и парасимпатическими нервами. Симпатические волокна выходят из заднего брыжеечного узла. При возбуждении симпатических нервов стенки мочевого пузыря расслабляются, а оба сфинктера в этот момент остаются сокращенными, и моча не может быть

выведена. Таким образом, возбуждение симпатического нерва обеспечивает наполнение мочевого пузыря мочой.

Тазовый нерв — парасимпатический; сфинктер мочеиспускательного канала иннервируется двигательным нервом — ветвью срамного нерва. При возбуждении парасимпатических нервов мышцы стенки мочевого пузыря сокращаются, а сфинктер расслабляется, и моча выводится из пузыря.

Повышение внутриполостного давления в мочевом пузыре сопровождается растяжением его стенок. Это вызывает раздражение рецепторного аппарата нервных окончаний в стенке пузыря, особенно в месте перехода мочевого пузыря в мочеиспускательный канал. В результате этого раздражение по центrostремительным нервам передается в центр мочеиспускания, находящийся в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга. Из центра по эфферентным парасимпатическим нервам поступает ответная реакция, происходит возбуждение мышц мочевого пузыря, их сокращение, и совершается акт мочеиспускания.

У птиц моча попадает в клоаку, куда выделяется и кал, мочевой пузырь у них отсутствует. Поэтому чи-

стую мочу можно получить только путем перевязки мочеточников перед их впадением в клоаку и выведением их наружу. До поступления в клоаку моча бывает жидкой, затем она смешивается с калом и превращается в полужидкую хлопьевидную массу. У гусей можно собрать до 2 л, а у кур до 1 л мочи.

Реакция мочи у птиц разная и зависит от количества и качества принимаемого корма: при голодании она имеет щелочную реакцию, после кормления — кислую. В отличие от мочи млекопитающих в моче птиц много мочевой кислоты; до 70 % общего азота выделяется в виде мочевой кислоты. Из азотистых веществ в моче птиц имеются мочевины, аммиак, гуанин, креатин, аминокислоты, причем количество мочевины незначительно. Из неорганических веществ в моче птиц содержатся соли кальция, магния (следы), калия, натрия, фосфора, хлора. Сера содержится в основном в виде сульфатов и небольшое количество в виде парных серных кислот.

Контрольные вопросы

1. Теория образования мочи.
2. Состав и свойства мочи.
3. Регуляция деятельности почек.
4. Выделительная функция почек.

Глава 7

ФИЗИОЛОГИЯ КОЖИ

Кожа выполняет ряд важных функций. Являясь внешним покровом всего тела животного, она предохраняет глубже лежащие ткани от внешних неблагоприятных воздействий. Через здоровую, неповрежденную кожу не могут проникнуть микроорганизмы. Она служит одним из главных регуляторов внутренней температуры тела. Кроме того, кожа играет важную роль как выделительный орган, и, наконец, через нее в результате дыхания происходит выделение угольной кислоты, водяных паров.

За счет большого числа кровеносных сосудов в коже обеспечивается не только ее нормальное питание, но и депонирование крови. При расширении капилляров она вмещает свыше 10 % крови. Кожа — это «депо» воды и солей. В ней очень много различных экстерорецепторов, что позволяет отнести ее к важнейшим органам чувств.

Кожа плотна и эластична. Плотность ее определяется наличием в ней соединительнотканых пучков, расположенных в определенном порядке, а эластичность создается благодаря эластичным волокнам. Толщина кожи и ее масса зависят от вида, породы, возраста, продуктивности, а также от кормления и содержания животного. Так, у овец с высокой шерстной продуктивностью (тонкорунных) кожа более тонкая, чем у мясо-шерстных и мясных пород. Мас-

са кожи у крупного рогатого скота составляет 7 % от массы тела, у овец — 5—7,3 %.

Секреторная функция кожи. Она включает образование и отделение пота, кожного сала.

Отделение пота. Пот — это продукт секреции потовых желез, расположенных в подкожной соединительнотканной клетчатке. Потовые железы относят к трубчатым железам, они имеют форму клубочков. Их длинные выводные протоки открываются на поверхности кожи в так называемых потовых порах или в волосяных сумках. Потовые железы у лошадей и овец распределены по всему телу, у коров и свиней сосредоточены главным образом в области головы, и у них они не обладают такой секреторной активностью, как у лошади. Количество потовых желез у лошади большое (около 1500 на 1 см² поверхности), потеет она почти всей поверхностью тела, не потеет только круп. У крупного рогатого скота потовых желез гораздо больше (2500 и выше на 1 см²). В тех участках тела, где происходит трение, сосредоточено больше потовых желез. У хищных животных потовые железы отсутствуют, очень мало их у грызунов, а у плотоядных они находятся только на подушечках пальцев. Потовые железы участвуют в удалении из организма продуктов диссимиляции, способствуют регуляции выделения тепла.

Весьма велико значение кожи в процессах теплоотдачи. С поверхности кожи постоянно испаряется вода. Потеря ее через кожу происходит незаметно, при незначительном потоотделении, так как выделяющийся пот моментально испаряется и кожа остается сухой. Такую форму потери воды с кожи называют *неощутимой кожной перспирацией*. При значительных размерах потоотделения, то есть при наличии капель пота на поверхности кожи, происходит *ощутимая перспирация*.

Механизм кожной перспирации весьма сложен, и обусловлен он не только процессами секреции пота, но и сложностью гистоструктуры, а также состоянием гидратации и кровоснабжения эпидермиса. Межклеточные щели эпидермиса заполнены постоянно движущейся тканевой жидкостью, поступающей из капилляров кожи. По мере приближения к поверхности кожи содержание воды в эпидермисе понижается, что связано с уменьшением межклеточных щелей. В целом в результате оощутимой и неощутимой перспираций воды испаряется в сутки вдвое больше, чем путем респираторной перспирации (легкими).

Относительно постоянная температура тела поддерживается вследствие того, что кожа способна сохранять тепло в организме и отдавать его в окружающую среду. Соединительнотканый слой кожи благодаря своей гидрофильности регулирует теплопотери организма; при этом теплопроводность данного слоя тем выше, чем больше он содержит воды, так как вода имеет большую теплопроводность, чем соединительная ткань. В результате этого чем суше слой, тем ниже и его теплопроводность. Сохранению тепла способствует наличие подкожного жирового слоя, который плохо проводит тепло.

У животных с ограниченным количеством потовых желез (свиньи, кошки, собаки) теплоотдача происходит главным образом через дыха-

тельные пути, у лошади и жвачных — в большей степени испарением влаги кожей.

Пот — водянистый секрет с плотностью 1,005—1,021; реакция чистого пота слабощелочная (рН 6,7—6,8), но на поверхности кожи, смешиваясь с секретом сальных желез, становится кислой. Пот солоноватый из-за наличия в нем поваренной соли (0,3—0,5 %), в незначительных количествах имеются фосфаты, сульфаты и другие хлориды. В состав органических веществ пота входят белки, мочевины, мочевиная кислота, креатинин, аммиак, ЛЖК, пигменты, витамины.

Пот лошади имеет следующий состав: плотность — 1,021; вязкость — 1,2; рефракция — 1,350; сухой остаток — 9 %; общий азот — 281 мг %; белки — 0,71 %; альбумины — 0,15; глобулины — 0,55; мочевины — 0,14 %. Пот лошади красновато-желтого цвета, содержит много альбуминов и глобулинов, а также мочевины.

Количество отделяемого пота непостоянно и зависит от различных факторов: температуры окружающего воздуха, интенсивности физической работы и т. д.

Регуляция потоотделения. Секреторными нервами потовых желез являются симпатические и парасимпатические нервы. Раздражителем при потоотделительном рефлексе служит температура окружающей среды. При ее повышении возбуждаются терморецепторы кожи, затем через задние корешки спинного мозга возбуждение поступает в спинной мозг, доходит до боковых рогов, где находятся центры симпатической нервной системы. Отсюда импульсы поступают в симпатические узлы, от клеток которых отходят секреторные нервные волокна, направляющиеся к потовым железам. Наличие парасимпатической иннервации потовых желез доказано опытами И. А. Троицкого с перерезкой блуждающего нерва на одной стороне у лошади, привед-

шей к одностороннему потению головы. Парасимпатическая иннервация потовых желез установлена в опытах с применением ваготропных и симпатикотропных веществ. Так, пилокарпин как ваготропное вещество, введенное в организм, вызывает усиленное потоотделение. В продолговатом мозге расположен центр потоотделения, связанный с такими спинного мозга. Ваготропное влияние оказывают ионы калия. Пот отделяется только тогда, когда спинной мозг раздражают на уровне IV—X грудных позвонков. Потоотделительные центры спинного мозга связаны с высшим вегетативным центром обмена веществ, находящимся в промежуточном мозге. На потоотделение влияет и кора головного мозга, связанная с высшим вегетативным центром обмена веществ. Потоотделительные центры возбуждаются рефлекторно, а также гуморально — кровью, имеющей повышенную температуру.

Секретция кожного сала. Сальные железы альвеолярного типа находятся выше потовых, обычно вблизи волос, их протоки открываются в волосяной мешок. Клетки сальных желез подвергаются жировому перерождению, отторгаются молодыми клетками и вытесняются в выводной проток, а затем наружу уже в виде жирной или воскообразной массы (кожное сало). Кожное сало состоит из ненасыщенных глицеридов и эфиров холестерина. В момент выделения кожное сало представляет собой жидкость, но она очень быстро густеет. Под влиянием кислот пота кожное сало разлагается с образованием летучих жирных кислот со специфическим запахом. Иннервация сальных желез осуществляется симпатическими нервами.

У птиц, особенно водоплавающих, над хвостовыми позвонками расположена копчиковая железа, секрет которой выводится наружу через крупные протоки. Водоплавающие птицы с помощью клюва выдавли-

вают из нее сало и смазывают им свои перья, что предохраняет последние от пропитывания водой. Значение кожного сала многообразно. Так, уже у плода слой кожного сала препятствует проникновению жидкости из амниона в ткани его тела, предохраняет от мацерации. Кожное сало, смазывая кожу, защищает роговой слой эпидермиса от высыхания и образования трещин, благодаря чему кожа становится почти непроницаемой для воды, а волосы — мягкими и блестящими.

Смесь пота и кожного сала называют *жиропотом*, который имеет большое значение для сохранения качества шерсти у овец. Смазывая шерстинки, жиропот предохраняет их от смачивания водой и другими жидкостями, а также делает их более гибкими, прочными и сохраняет витки. Кроме того, он способствует склеиванию шерстинок в пучки, формируя тем самым хорошее руно. При достаточном жиропоте грязь может проникнуть внутрь руна лишь на небольшую глубину (5—10 мм), что предохраняет шерсть от загрязнения пылью и другими примесями, вызывающими повреждение волокон шерсти и потерю ценных технических свойств. Количество жиропота зависит от породы, климата, условий кормления. Его больше у тонкорунных овец, чем у грубошерстных. У меринсовых овец количество жиропота составляет от 7 до 30 % к общей массе шерсти.

Избыток жиропота у овец нежелателен, так как при этом снижается выход чистой шерсти, происходит «утяжеление», а это, в свою очередь, отражается и на мясной продуктивности животных. При разведении той или иной породы овец селекционеры учитывают этот важный биологический фактор. Количество и качество жиропота можно регулировать правильным кормлением животных и надлежащим уходом за ними.

Жиропот состоит из разнообразных химических соединений, которые

делят на две группы: соединения, растворимые в воде, содержащие калий, и жирорастворимые соединения, нерастворимые в воде. В состав жиропота входят пальмитиновая, цератиновая, капроновая, олеиновая и другие кислоты, а также эфиры холестерина. Очищенный жиропот — ланолин (восковое вещество, состоящее из холестерина и изо холестерина) — используют для изготовления мазей в парфюмерной и фармацевтической промышленности.

Рецепторы кожи. Как внешний покров всего тела кожа подвергается различным воздействиям окружающей среды. Нервные образования ее под влиянием различных факторов приходят в состояние возбуждения. Импульсы возбуждения по центробежным нервам передаются в головной мозг, благодаря чему возникает чувство ощущения. В коже есть рецепторы температуры, осязания, давления, боли, которые расположены в ее эпидермисе. Рецепторы, воспринимающие тепловое раздражение, — тельца Руффини, холодовые раздражения воспринимаются колбами Краузе, причем холодовых рецепторов (точек) гораздо больше тепловых. Осязательными рецепторами кожи служат клетки Меркеля и тельца Мейснера. Тельца Фатера — Пачини реагируют на давление, благодаря им организм ощущает самую незначительную разницу массы предмета, положенного на кожу. Болевые раздражения воспринимаются множеством свободных нервных окончаний, находящихся в верхнем слое эпидермиса.

Проницаемость кожи. Кожа обладает свойством односторонней и двусторонней проницаемости. Пептоны, полипептиды и аминокислоты легко проникают только внутрь, а сахара — наружу. Краски проникают и в том, и в другом направлении: метиленовая синь проходит изнутри наружу, а эозин — снаружи внутрь. Такая избирательная проницаемость кожи по отношению к различным

веществам составляет свойство живой тканевой мембраны.

Растворенные вещества, проникая через межклеточные щели, не нарушают целостности клетки. Проницаемость кожи неодинакова как у различных видов животных, так и у отдельных индивидуумов. Степень проникновения веществ зависит от толщины эпидермиса, количества волосных мешочков, сальных желез и др. Вещества проникают в кожу разными путями: через эпидермис, потовые и сальные железы, а также через волосные фолликулы.

У млекопитающих кожная проницаемость низкая. Через кожу трудно проходят некоторые электролиты, а вода почти не проникает. Легче проникают в кожу вещества, растворяющие жиры и липоиды: спирт, эфир, хлороформ, ацетон, а также растворенные в воде газы, такие как кислород, сероводород.

Ультрафиолетовые лучи и ионы калия повышают проницаемость кожи, а рентгеновы лучи и ионы кальция понижают. О проникновении веществ через кожу судят по появлению его в моче животного. Кожная поверхность несет электрический заряд, связанный с электрическими свойствами эпидермиса. Этим фактором объясняют различия в проницаемости ионов химических веществ.

Обмен веществ в коже. Он протекает очень интенсивно. В коже постоянно происходят процессы синтеза и распада белков, углеводов и других органических и неорганических веществ. Так, в коже всегда имеются различные фракции белков, продуктов их обмена (мочевина, аминокислоты, креатинин, мочевая кислота и пигменты). Синтезируются в коже мукоид, эластин, коллаген и каротин, а также биологически активные вещества, такие как глутамин. Обмен углеводов тоже протекает интенсивно. При физической работе из кожи в кровь поступает значительное количество молочной кислоты. В коже содержится зна-

чительно больше сахара, чем в крови, в ней постоянно происходит синтез гликогена. Обмен углеводов в коже связан с содержанием в ее составе диастазы и гликолитического фермента. В коже найдены также протеолитические, липолитические, аутолитические ферменты, фенолаза, сульфатаза, карбоксилаза, каталаза, нуклеотидаза и оксидаза. В ней синтезируются витамины группы D, образуются лизоцим и иммунные тела.

При изменении интенсивности обменных процессов в коже изменяется и ее температура. Она обычно ниже температуры тела, например, температура кожи овец равна 30,5—33,5 °С, а температура их тела 38,5—39,5 °С. Измеряют ее специальным кожным ртутным термометром или при помощи электротермометра.

Пигменты кожи. Цвет кожи и волос зависит от наличия двух видов пигментов: пигментов, образующихся из гемоглобина крови, главная составная часть которых представлена гемосидерином (красный пигмент), и пигмента меланина (меланос — черный). Меланин формируется из аминокислоты тирозина с участием фермента тирозиназы. Этот пигмент не содержит железа, в виде палочковидных и круглых гранул он находится в коже на границе мальпигиева слоя и дермы. В стержне волос, которые не черного цвета, предполагают наличие красного пигмента. От концентрации и распределения этих пигментов зависит окраска меха (волос).

На процесс пигментации кожи влияют возраст, функциональное состояние нервной и эндокринной систем. У молодых животных пигментация кожи менее интенсивна, чем у взрослых. Удаление надпочечников вызывает усиленную пигментацию кожи; при недостаточной деятельности коры этой железы развивается так называемая бронзовая болезнь. При нарушении обмена веществ в организме, истощении и воспалитель-

ных процессах, расстройствах нервной системы кожа темнеет.

Животные с непигментированной кожей более чувствительны к действию солнечного света и различных токсических веществ. Пигмент кожи поглощает лучи солнечного спектра, предохраняя тем самым животное от их вредного действия. Пигментов нет у альбиносов, то есть у животных, рожденных совершенно белыми.

Волосной покров животных. Волосы, как производное кожи, располагаются на всей поверхности тела животного, кроме твердых кожных образований. Зачатки волоса появляются задолго до рождения животного. Так, зачатки шерстяных волокон начинают закладываться из эпидермальных клеток кожи уже у 50—70-дневных зародышей овец. В постэмбриональный период происходят рост и формирование волос.

Густота и длина волос зависят от породы животного, его индивидуальных особенностей, условий содержания. Густота определяется толщиной волос, их количеством, месторасположением, породой животного, временем года и целым рядом других факторов. У лошадей на 1 см² кожи находится в среднем 700 волос; у кроликов породы шиншилла — от 6000 до 12 000, у романовских овец — до 5000, у мериносовых — до 8000.

На рост и густоту волос влияют климат, питание; особую стимулирующую роль играет наличие в корме белков и аминокислот, особенно цистина. В местностях с суровым климатом как у диких, так и у домашних животных волосной покров более густой, длинный. Например, якутская лошадь имеет очень густые и длинные волосы не только на гриве и хвосте, но и на всем корпусе. При перевозке животных из районов с теплым климатом в более северные, суровые места у них отрастает более густая шерсть, чем была раньше. Волосы у молодых животных растут интенсивнее, чем у старых; рост их зависит от сезона года — он интен-

сивнее летом и осенью, чем зимой.

Железы внутренней секреции также влияют на рост волос. Так, после удаления щитовидной железы или гипофиза замедляется рост волос и ухудшается их качество.

Волосы у животных и перья у птиц стареют. Постепенно происходит отделение волоса от эпителия волосяного мешочка, что приводит к нарушению питания волоса, прекращению его роста и выпадению (линьке). Для всех наземных животных характерна периодическая смена кожных покровов. У амфибий и рептилий одновременно сбрасывается вся кожа.

У теплокровных животных различают линьку постоянную, сезонную и возрастную, но ни одна из них не приводит к полному оголению кожи. При постоянной линьке незначительное выпадение волос отмечают на протяжении всего года. Например, у лошади отдельные длинные волосы хвоста и гривы выпадают

ежедневно, что заметно при их чистке. При сезонной линьке старые волосы полностью заменяются новыми за относительно короткий срок. У лошадей линька бывает два раза в год — весной и осенью, при этом осенняя линька очень растянута. У молодняка в 5—7-месячном возрасте, например у телят и жеребят, происходит возрастная смена волос, не зависящая от сезона года.

Механизм линьки изучен недостаточно. Линька в большей степени зависит от светового фактора, чем от температурного. Так, в опытах с искусственным укорочением светового дня в помещении у норок удалось вызвать линьку летом вместо осени и зимой мех их достиг полного развития на 45—60 дн. раньше, чем в естественных условиях.

Контрольные вопросы

1. Основные функции кожи.
2. Роль потовых желез в поддержании гомеостаза.
3. Механизм потоотделения.

Глава 8

ФИЗИОЛОГИЯ ЖЕЛЕЗ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Железами внутренней секреции или эндокринными (от греческих слов «эндон» — внутри, «крино» — выделяю) называют такие железистые органы, которые выделяют образующие ими биологически активные вещества непосредственно в кровь или лимфу; эти железы в отличие от желез внешней, или экзокринной, секреции не имеют выводных протоков. Эндокринные железы делят на две группы: только эндокринные (щитовидная, околощитовидные, гипофиз, мозговой и корковый слои надпочечников, плацента, возможно, эпифиз и тимус); смешанной секреции (поджелудочная железа, семенники, яичники).

Железы внутренней секреции, как правило, небольшой величины и имеют обильное кровоснабжение. Артерии, подходящие к ним, распадаются на густую сеть капилляров. Железы обильно снабжены нервами, как вазомоторными, так и воздействующими на секреторную ткань. Нервные волокна представлены вегетативными безмякотными волокнами. От эндокринных желез берут начало афферентные нервные волокна.

Методы изучения функций желез внутренней секреции. Один из наиболее старых методов — метод экстирпации — оперативного удаления той или иной эндокринной железы с последующим изучением изменений, которые произойдут в организме в результате такой операции. Для мелких животных успешно применяют выжигание, или электрокоагуляцию, эндокринных желез.

Вместо хирургического удаления можно выключить функцию эндокринных желез химическими веществами — ингибиторами. Например, аллоксан избирательно выключает β -клетки островков Лангерганса поджелудочной железы, которые вырабатывают инсулин. Выделение в кровь гормонов щитовидной железы — тироксина и трийодтиронина — блокируется метилтиоурацилом, тиомочевой и некоторыми другими соединениями.

Метод трансплантации. Он заключается в пересадке эндокринных желез. Если после полного удаления эндокринной железы в организме развиваются характерные изменения и расстройства, то обычно после

обратной ее трансплантации, даже в другую часть тела, эти расстройства исчезают. Пересадку органа, взятого у того же самого животного, называют *аутооттрансплантацией*. Если пересаживают железу другого животного того же вида, это будет *гомотрансплантация*. Пересадка железы, взятой у животного другого вида, носит название *гетеротрансплантации*. Лучшие результаты получают при аутооттрансплантации. Гомотрансплантация не всегда ведет к приживлению органов, и часто через некоторое время они рассасываются. При гетеротрансплантации эндокринные железы, как правило, отторгаются.

Парабиоз. Создание общего кровообращения также используют при изучении функций желез внутренней секреции. Для этого хирургическим путем соединяют кровеносные сосуды двух или большего числа животных одного и того же вида. Интересные наблюдения проведены на сросшихся близнецах, имеющих раздельную нервную систему, но общее кровообращение.

В результате клинических наблюдений за больными с нарушением функций желез внутренней секреции, патологоанатомического вскрытия животных накоплен огромный материал относительно роли различных эндокринных желез в организме.

Введение экстрактов эндокринных желез и препаратов гормонов. Для получения экстрактов ткань железы измельчают, растирают и экстрагируют различными растворителями. Но экстракты содержат и другие физиологически активные вещества, поэтому более четкие результаты получают лишь при введении в организм подопытных животных препаратов гормонов. Большинство гормонов млекопитающих животных и человека получено в очищенном виде, многие из них синтезируют на предприятиях фармацевтической промышленности.

Химические и биологические методы. Определяют содержание гормонов в крови, притекающей к эндокринной железе и оттекающей от нее. Но так как количество гормонов, циркулирующих в крови, незначительно, то применение химических методов

затруднительно. Активность гормона обычно выражают в биологических единицах действия, условно принимая за биологическую единицу такую дозу гормона, которая вызывает определенный физиологический эффект. В зависимости от того, на животных какого вида проводят определение, различают мышинные, крысинные, кроличьи и другие единицы.

Химический синтез гормонов. Этот метод очень важен для исследования функций эндокринных желез. Если какой-нибудь гормон получен в чистом виде и в достаточно больших количествах, то его изучение сразу же ускоряется. В этом случае гормон можно вводить животным разных видов в кровь, желудочки мозга, втирать в кожу и т. д. Им можно обрабатывать суспензии клеток и субклеточные частицы — ядра, митохондрии, рибосомы. По результатам опытов можно проследить, как действует данный гормон.

Метод радиоактивных изотопов. С помощью данного метода изучают процесс биологического синтеза гормонов в железах внутренней секреции, их распределение в разных органах и тканях, химические превращения и пути выделения из организма. Особенно широко применяют метод радиоактивных изотопов при изучении функций щитовидной железы. Путем введения радиоактивного йода (^{131}I или ^{125}I), большая часть которого задерживается щитовидной железой, можно количественно изучить все ступени синтеза и секреции ее гормонов и выяснить, в течение какого времени они происходят. Животному дают выпить воду или молоко с радиоактивным йодом в форме йодистого натрия и через различные интервалы времени определяют количество радиоактивного йода в щитовидной железе, плазме крови и моче.

Метод радиоавтографии. Животным вводят гормоны, молекулы которых содержат радиоактивные атомы. Через определенный промежуток времени у животного берут кусочки ткани и готовят срезы. Эти срезы помещают в фотографическую эмульсию, чувствительную к радиоактивному излучению. При проявлении участки пленки, подвергшиеся облучению, чернеют, что позволяет судить о локализации гормона.

Иммуногистохимический метод. Используют специфические сыворотки, содержащие антитела против определенных гормонов. Для получения такой сыворотки животному вводят гормон белковой природы, являющийся антигеном. Организм вырабатывает специфические белки — антитела именно к данному гормону. После специальных процедур получают антисыворотку к гормону. Когда такую антисыворотку капают на срез ткани, то она реагирует с теми клетками, в которых содержится данный гормон. Небелковые гормоны (тиреоидные, стероидные, пептидные) соединяются с белком, и образуется антигенно активный комплекс гормон —

белок, способный вызвать образование специфических антител у иммунизированных животных.

На основе этого метода разработаны новые чувствительные способы обнаружения гормонов в крови и клетках, например метод флюоресцирующих антител и радиоиммунологический метод.

Метод флюоресцирующих антител. Получают антитела, специфичные в отношении какого-либо гормона белковой природы, соединяют их с флюоресцирующим веществом и такими флюоресцирующими антителами обрабатывают срезы эндокринных органов, содержащих гормон (антиген). Поскольку происходит образование флюоресцирующего комплекса антиген — антитело, под флюоресцентным микроскопом можно видеть распределение гормона в ткани.

Этим методом удалось установить, что инсулин образуется в β -клетках островковой ткани поджелудочной железы, так как лишь в них находят флюоресцирующие антитела.

Радиоиммунологический метод. Антисыворотку к гормону в процессе ее приготовления дополнительно метят радиоактивным изотопом, чаще всего ^{125}I . При смешивании антисыворотки с исследуемой кровью животного антитела взаимодействуют с содержащимся в крови гормоном. По уровню радиоактивности, излучаемой изотопом, соединившимся с определенным гормоном, определяют количество этого гормона. Чувствительность радиоиммунологического метода очень высока: можно зарегистрировать количества гормона, измеряемые в десятых долях нанограмма. Этот метод позволяет следить за изменением уровня и скорости синтеза, секреции и метаболизма гормонов.

Метод моноклональных антител. Моноклональные антитела получают с помощью гибридной техники. От мышей, иммунизированных определенным антигеном, получают лимфоциты, а от мышей, у которых была вызвана миелома (плазмцитомы), выделяют опухолевые миеломные клетки. Лимфоциты и миеломные клетки смешивают, на питательных средах выращивают гибридные клетки (гибридомы). Из них отбирают гибридную клетку, синтезирующую определенное антитело.

Эту клетку размножают (клонировать) и получают от нее потомство в любом нужном количестве.

Гибридная клетка образует единственный вариант антител, то есть моноклональные антитела. Гормон метят моноклональным антителом, которое является строго специфическим маркером.

Получив эту метку, гормон обнаруживает себя повсюду, находясь даже в самых минимальных количествах. С помощью данного метода были установлены ранее неизвестные закономерности гормональной регуляции.

ГОРМОНЫ

Характеристика гормонов. Гормоны, или инкреты, характеризуются следующими основными свойствами.

Дистантный характер действия. Гормоны действуют на функции органов, расположенных на значительном расстоянии от той железы, в которой они образовались. Так, гормоны передней доли гипофиза, находящегося у основания мозга, воздействуют на щитовидную железу, половые железы, надпочечники. Задняя доля гипофиза выделяет гормон окситоцин, действующий на миоэпителий молочных желез и мускулатуру матки.

Специфичность действия гормонов. Определенные гормоны оказывают регулирующее влияние на определенные процессы. Так, антидиуретический гормон, выделяемый задней долей гипофиза, усиливает обратное всасывание воды в канальцах почек. Инсулин понижает концентрацию глюкозы в крови и т. д. Обычно на деятельность каждого органа, на каждую функцию влияют несколько гормонов. Действие этих гормонов или синергическое (в одном направлении), или антагонистическое (в противоположных направлениях). Так, гормоны коры надпочечников повышают чувствительность тканей к адреналину, а последний, в свою очередь, усиливает эффект действия этих гормонов. Влияние эстрогенов и прогестерона на сократительную деятельность матки противоположно: эстрогены усиливают сокращение ее мускулатуры, а прогестерон тормозит их.

Высокая биологическая активность гормонов. Гормоны образуются эндокринными железами и проявляют свое действие в очень малых количествах. Так, адреналин — гормон мозгового слоя надпочечников — вызывает учащение и усиление сокращений сердца лягушки в концентрации $1:10^{-7}$. Достаточно 1 г инсулина, чтобы эф-

фективно понизить содержание сахара у 125 000 кроликов.

Небольшой размер молекул гормонов. Это обстоятельство позволяет им легко проникать через эндотелий капилляров и мембраны клеток.

Сравнительно быстрое разрушение гормонов тканями. Гормоны быстро разрушаются тканями, поэтому железы внутренней секреции должны вырабатывать их постоянно.

Отсутствие у большинства гормонов видовой специфичности. Можно использовать препараты, полученные из эндокринных желез разных видов животных. Однако гормоны белковой или полипептидной структуры у разных видов животных отличаются по составу и порядку соединения аминокислот.

Механизмы действия гормонов. Гормоны, секретируемые железами внутренней секреции, связываются с транспортными белками плазмы или в некоторых случаях адсорбируются на клетках крови и доставляются к органам и тканям, влияя на их функцию и обмен веществ. Некоторые органы и ткани обладают очень высокой чувствительностью к гормонам, их называют *органами* или *тканями-мишенями* для данного гормона. Гормоны влияют буквально на все стороны обмена веществ, функции и структуры в организме. Непосредственное действие гормонов на физиологические функции осуществляется через ферменты.

Согласно современным представлениям, действие гормонов основано на стимуляции или угнетении каталитической функции определенных ферментов. Этот эффект достигается, во-первых, посредством активации или ингибирования уже имеющихся ферментов в клетках, во-вторых, посредством увеличения концентрации ферментов в клетках за счет ускорения синтеза ферментов путем активации генов. Гормоны могут увели-

чивать или уменьшать проницаемость клеточных и субклеточных мембран для ферментов и других биологически активных веществ, благодаря чему облегчается или тормозится действие фермента на субстрат.

Различают следующие типы механизма действия гормонов: мембранный, мембранно-внутриклеточный и внутриклеточный (цитозольный).

Мембранный механизм. Гормон связывается с клеточной мембраной и в месте связывания изменяет ее проницаемость для глюкозы, аминокислот и некоторых ионов. В этом случае гормон выступает как эффектор транспортных систем мембраны. Такое действие оказывает инсулин, изменяя транспорт глюкозы. Но этот тип транспорта гормонов редко встречается в изолированном виде. Инсулин, например, обладает как мембранным, так и мембранно-внутриклеточным механизмом действия.

Мембранно-внутриклеточный механизм. По мембранно-внутриклеточному типу действуют гормоны, которые не проникают в клетку и поэтому влияют на обмен веществ через внутриклеточного химического посредника. К ним относятся белково-пептидные гормоны (гормоны гипоталамуса, гипофиза, поджелудочной и парашитовидной желез, тиреокальцитонин щитовидной железы); производные аминокислот (гормоны мозгового слоя надпочечников — адреналин и норадреналин, щитовидной железы — тироксин, трийодтиронин).

Функции внутриклеточных химических посредников гормонов выполняют циклические нуклеотиды — циклический 3',5'-аденозинмонофосфат (цАМФ) и циклический 3',5'-гуанозинмонофосфат (цГМФ), ионы кальция.

Гормоны влияют на образование циклических нуклеотидов: цАМФ — через аденилатциклазу, цГМФ — через гуанилатциклазу.

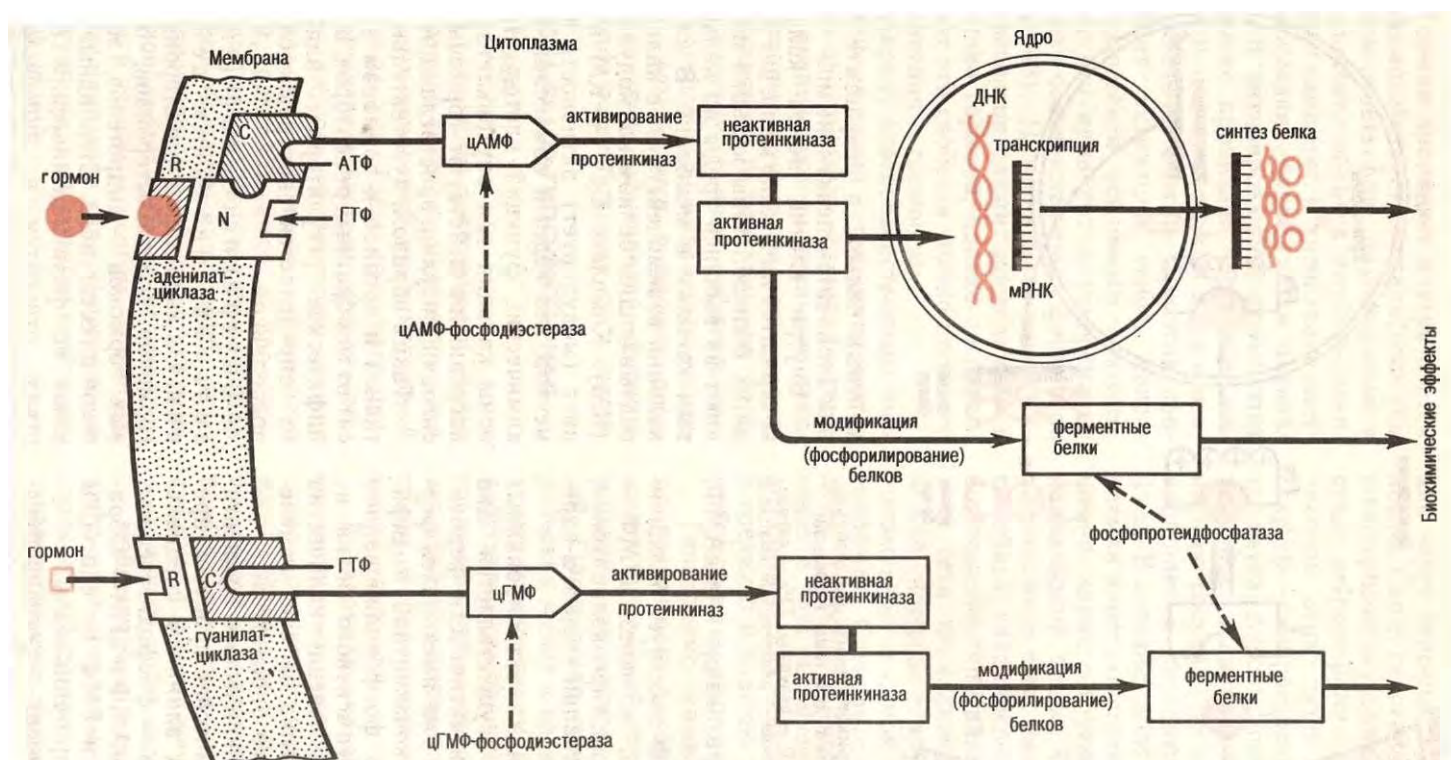
Аденилатциклаза встроена в мембрану клетки и состоит из трех взаимосвязанных частей (рис. 42): рецепторной (*R*), представленной набором мембранных рецепторов, находящихся снаружи мембраны; сопрягающей (*N*), представленной особым *N*-белком, расположенным в липидном слое мембраны, и каталитической (*C*), являющейся ферментным белком, то есть собственно аденилатциклазой, которая превращает АТФ (аденозинтрифосфат) в цАМФ.

Аденилатциклаза работает по следующей схеме. Как только гормон связывается с рецептором (*R*) и образуется комплекс гормон — рецептор, происходит образование комплекса *N*-белок — ГТФ (гуанозинтрифосфат), который активирует каталитическую (*C*) часть аденилатциклазы. Активация аденилатциклазы приводит к образованию цАМФ внутри клетки у внутренней поверхности мембраны из АТФ.

Даже одна молекула гормона, связавшегося с рецептором, заставляет работать аденилатциклазу. При этом на одну молекулу связавшегося гормона образуется 10—100 молекул цАМФ внутри клетки. В активном состоянии аденилатциклаза находится до тех пор, пока существует комплекс гормон — рецептор.

Аналогичным образом работает и гуанилатциклаза. Комплекс гормон — рецептор активирует гуанилатциклазу, ее активация приводит к образованию цГМФ внутри клетки из ГТФ.

В цитоплазме клетки находятся неактивные протеинкиназы. Циклические нуклеотиды — цАМФ и цГМФ — активируют протеинкиназы. Существуют цАМФ-зависимые и цГМФ-зависимые протеинкиназы, которые активируются своим циклическим нуклеотидом. В зависимости от мембранного рецептора, связывающего определенный гормон, включается или аденилатциклаза, или гуанилатциклаза и соответственно

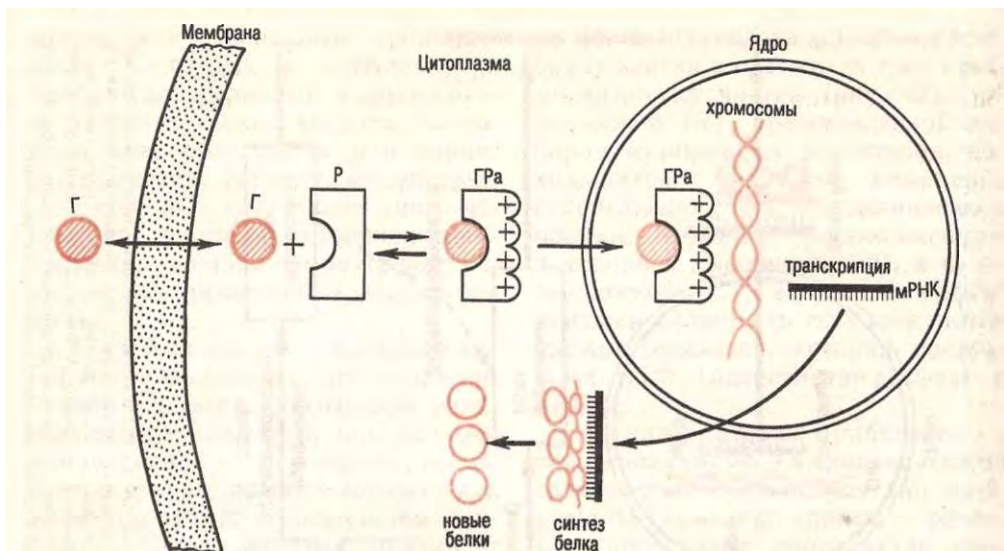


42 Схема мембранно-внутриклеточного механизма действия гормонов:

R — рецептор (рецепторная часть аденилатциклазы или гуанилатциклазы); *N* — сопрягающая часть аденилатциклазы, представленная особым белком, называемым

N-белком; *C* — каталитическая часть, являющаяся ферментативным белком, то есть собственно аденилатциклазой; АТФ — аденозинтрифосфат; цАМФ — циклический 3',5'-аденозинмонофосфат; ГТФ — гуанозинтрифосфат; цГМФ — циклический 3',5'-

гуанозинмонофосфат; пунктирные стрелки показывают, как фосфодиэстеразы разрушают цАМФ и цГМФ, превращая их в просто АМФ и ГМФ; фосфопротеидфосфатазы отщепляют от белков фосфорную кислоту, инактивируя ферменты



43 Схема внутриклеточного (цитозольного) механизма действия гормонов:

Г — гормон; Р — рецептор; ГР — активированный гормон — рецепторный комплекс

происходит образование или цАМФ, или цГМФ.

Через цАМФ действует большинство гормонов, а через цГМФ — только окситоцин, тиреокальцитонин, инсулин и адреналин (через α -адренорецепторы).

При помощи активированных протеинкиназ осуществляется два вида регуляции активности ферментов: активация уже имеющихся ферментов путем ковалентной модификации, то есть фосфорилированием (количество ферментного белка не изменяется); изменение количества ферментного белка за счет изменения скорости его биосинтеза.

Влияние циклических нуклеотидов на биохимические процессы прекращается под влиянием специального фермента — фосфодиэстеразы, разрушающей цАМФ и цГМФ. Образующие АМФ и ГМФ не способны активировать протеинкиназы.

Другой фермент — фосфопротеидфосфатаза — разрушает результат действия протеинкиназы, то есть отщепляет фосфорную кислоту от фер-

ментных белков, в результате чего они становятся неактивными.

Внутри клетки ионов кальция содержится ничтожно мало, вне клетки их больше. Ионы кальция поступают из внешней среды по кальцевым каналам в мембране. В клетке кальций взаимодействует с кальций-связывающим белком калмодулином (КМ). Комплекс Ca^{2+} — КМ изменяет (модулирует) активность ферментов, что ведет к изменению биохимических функций клеток. Через ионы кальция как внутриклеточных посредников действуют гормоны окситоцин, инсулин, простагландин $\text{F}_{2\alpha}$.

Таким образом, чувствительность тканей и органов к гормонам зависит от мембранных рецепторов, а специфическое регуляторное влияние их определяется внутриклеточным посредником.

Внутриклеточный (цитозольный) механизм действия. Он характерен для стероидных гормонов (кортикостероидов, половых гормонов — андрогенов, эстрогенов и гестагенов). Стероидные гормоны по физико-химическим свойствам относятся к липофильным веществам и способны проникать через липидный слой плазматической мембраны.

Гормон проникает внутрь клетки и взаимодействует со специфическим белком-рецептором, находящимся в цитоплазме, образуя гормон-рецепторный комплекс. В цитоплазме клетки последний подвергается активации. В активированной форме этот комплекс проникает через ядерную мембрану к хромосомам ядра и взаимодействует с ними. При этом происходит активация генов, сопровождающаяся усиленным синтезом РНК, что приводит к ускоренному синтезу соответствующих ферментов (рис. 43). Цитоплазматический белок-рецептор служит посредником в действии гормона, однако он приобретает эти свойства только после его соединения с гормоном.

Наряду с непосредственным действием на ткани гормоны влияют и через центральную нервную систему. Они возбуждают специальные хеморецепторы, от которых возбуждение направляется в центральную нервную систему, причем рефлекторные дуги рефлексов, вызванных гормонами, замыкаются в разных отделах центральной нервной системы, включая кору больших полушарий.

ГИПОТАЛАМО-ГИПОФИЗАРНАЯ СИСТЕМА

В регуляции деятельности желез внутренней секреции участвуют кора больших полушарий, промежуточный мозг и другие отделы головного мозга. Непосредственным регулятором желез внутренней секреции служит гипоталамус — область головного мозга, расположенная в промежуточном мозге. Гипоталамус связан с корой больших полушарий, ретикулярной формацией, подкорковыми образованиями, таламусом, стволом мозга и спинным мозгом. В гипоталамусе находятся ядра, участвующие в регуляции важнейших вегетативных функций.

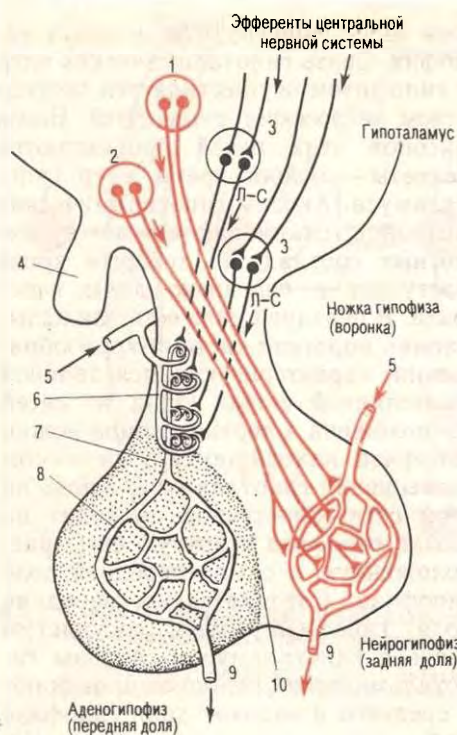
Гипоталамус. Он осуществляет регуляцию деятельности периферических желез внутренней секреции

как через гипофиз, так и минуя гипофиз. Связь гипоталамических ядер с гипофизом осуществляется посредством нейросекреторных путей. Вдоль аксонов этих путей продвигаются секреты — нейросекреты ядер гипоталамуса. Аксоны гипоталамических нейронов оканчиваются на кровеносных сосудах, по которым кровь поступает в переднюю долю гипофиза. В передней доле есть так называемая воротная система кровообращения, характеризующаяся двойной капиллярной сетью. Одна из сетей расположена в верхнем конце ножки гипофиза, находящемся в срединном возвышении гипоталамуса. Кровь по этой сети капилляров проходит по ножке гипофиза в другую сеть, расположенную в самой передней доле гипофиза. Следовательно, передняя доля гипофиза имеет сосудистую связь с гипоталамусом. Аксоны гипоталамических нейронов проникают в среднюю и заднюю доли гипофиза и образуют там разветвления (рис. 44).

Гипоталамо-гипофизарная система испытывает влияние со стороны желез внутренней секреции (желез мишеней) по системе обратных связей. Присутствие гормонов периферических желез в крови по принципу «плюс-минус взаимодействие» способствует нормальному содержанию гормонов, что, в свою очередь, поддерживает постоянство внутренней среды и различных функций организма (рис. 45).

В гипоталамусе образуются высокоактивные гормональные вещества — пептидные гормоны. По аксонам нейросекреторных клеток они поступают в воротную систему кровообращения гипоталамуса и гипофиза и с током крови приносятся в переднюю долю гипофиза.

Нейросекреты гипоталамуса, или пептидные гормоны, — *либерины* и *статины*. Либерины — ускоряющие, стимулирующие, активирующие; статины — ингибирующие, угнетающие, замедляющие. На каждый гормон гипофиза в гипоталамусе выраба-



44 Схема связей гипоталамуса с гипофизом:

1 — паравентрикулярные и 2 — супраоптические ядра гипоталамуса; 3 — ядра гипоталамуса, синтезирующие пептидные гормоны (либерины и статины); 4 — перекресток зрительных нервов; 5 — гипофизарные артерии; 6 — капиллярная сеть; 7 — воротная вена; 8 — вторичная капиллярная сеть в передней доле гипофиза (аденогипофизе); 9 — выносящие вены; 10 — средняя доля гипофиза; 11 — задняя доля гипофиза (нейрогипофиз); Л и С — либерины и статины

тывается соответствующий либерин, однако статины обнаружены не для всех гормонов (табл. 19).

Как только гипоталамус вырабатывает какой-либо либерин, в гипофизе сразу же увеличивается выработка соответствующего ему гормона. Начинается продукция статина — гипофиз отвечает понижением продукции определенного гормона.

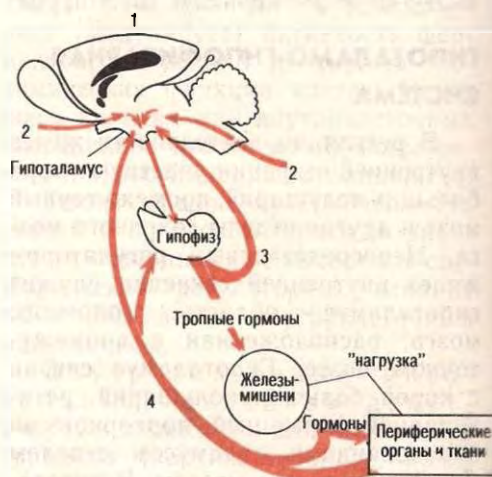
Таким образом, орган центральной нервной системы — гипоталамус выполняет эндокринные функции и является образованием, где нервные

импульсы трансформируются, преобразуются в гормональные стимулы.

Гипофиз. Нижний мозговой придаток, или гипофиз, расположен в турецком седле задней клиновидной кости черепа. С помощью ножки он соединен с подбугровой областью — гипоталамусом. Выделяют три доли гипофиза: переднюю (аденогипофиз), среднюю и заднюю (нейрогипофиз).

Аденогипофиз. Он состоит из скоплений эпителиальных железистых клеток, между которыми расположены соединительнотканые прослойки и кровеносные сосуды. Среди железистых клеток передней доли гипофиза различают три группы: базофилы, ацидофилы и хромофобные, или главные, клетки.

Передняя доля гипофиза продуцирует ряд гормонов. В чистом виде выделены шесть гормонов: гормон роста, или соматотропин (СТГ); кортикотропин (АКТГ); тиротропин (ТТГ); фоллитропин (ФСГ); лютропин (ЛГ); пролактин (ЛТГ). Окончание «тропин», включенное в наиме-



45 Схема регуляции функций желез внутренней секреции:

1 — большие полушария; 2 — внешние и внутренние раздражители; 3 и 4 — обратная связь гипоталамуса с гипофизом и периферическими железами внутренней секреции

19. Гипоталамические гормоны и соответствующие им гормоны гипофиза

Гипоталамические гормоны		Гормоны гипофиза, регулируемые гипоталамическими гормонами	Принятое сокращение
Либерины	Статины		
Соматолиберин	Соматостатин	Соматотропин	СТГ
Кортиколиберин	Не обнаружен	Кортикотропин	АКТГ
Тиролиберин	То же	Тиротропин	ТТГ
Фоллиберин	"	Фоллитропин	ФСГ
Люлиберин	"	Лютропин	ЛГ
Пролактолиберин	Пролактостатин	Пролактин	ЛТГ
Меланолиберин	Меланостатин	Меланотропин	МГ

нование гормона, указывает на направленность и специфичность действия, оказываемого гормоном на определенный эффектор.

Перечисленные гормоны по химической природе делят на две группы: гликопротеиды (фоллитропин, лютропин и тиротропин) и простые протеины — полипептиды (кортикотропин, соматотропин и пролактин).

Соматотропин регулирует развитие и рост животных. Стимуляция роста происходит за счет усиления деления клеток и увеличения синтеза белка. Данный гормон особенно сильно действует на костную и хрящевую ткани, стимулирует рост внутренних органов. Он влияет на углеводный обмен, усиливая секрецию гормона глюкагона поджелудочной железы, что ведет к повышению уровня сахара в крови. Соматотропин регулирует жировой обмен, стимулируя окисление жира в печени. В результате действия соматотропина пропорционально увеличиваются размеры органов и тканей. Повышенная секреция гормона у молодых животных ведет к гигантизму (усиленному росту с пропорциональным развитием костей), а у взрослых особей к акромегалии (неравномерному разрастанию костей).

Соматотропин оказывает как прямое, так и опосредованное влияние на периферические ткани. Прямое действие его связано с активированием аденилатциклазы и образованием цАМФ. Опосредованное влияние соматотропина заключается в том, что он вызывает образование соматомединов. Выделено три типа

соматомединов (А, В и С), относящихся к полипептидам. Соматомедины образуются в печени и, возможно, в других тканях. Скорость их секреции печенью стимулируется соматотропином. *Соматомедины* усиливают синтез ДНК, РНК, белка, деление хрящевых клеток; повышают проницаемость мембран мышечной и нервной тканей для глюкозы; увеличивают содержание гликогена в печени и тормозят липолиз в жировой ткани.

Кортикотропин вызывает рост пучковой и сетчатой зон коры надпочечников, стимулирует синтез и секрецию глюкокортикоидов. Он оказывает некоторое влияние на обмен веществ, помимо коры надпочечников, повышая уровень потребления кислорода и усиливая распад жира в организме. Введенный в организм, он в течение 3—5 мин захватывается тканями надпочечников и почек и разрушается ферментами.

Тиротропин стимулирует функцию щитовидной железы; способствует накоплению йода в клетках железы, увеличивает число и активность этих клеток, усиливает синтез гормонов. ТТГ также повышает распад тиреоглобулина и переход активных гормонов в кровь.

Пролактин является стимулятором разнообразных процессов, связанных с воспроизведением и воспитанием потомства. Он стимулирует образование молока, действуя непосредственно на ферментные системы железистых клеток альвеол молочных желез. На внутренней стенке зоба самцов и самок голубей он

стимулирует рост и развитие особых желез. Эти железы в период вскармливания птенцов вырабатывают кашицу, похожую на творог, которую голуби отрыгивают в рот птенцам. У млекопитающих пролактин стимулирует также секрецию прогестерона желтыми телами яичников.

Фоллитропин и лютропин действуют непосредственно на мужские и женские половые железы и потому называются гонадотропными гормонами гипофиза. Фоллитропин у самок стимулирует рост и созревание фолликулов в яичниках, причем воздействию подвергаются лишь определенные фолликулы — везикулярные.

Лютропин при совместном действии с фоллитропином обеспечивает овуляцию и образование желтого тела, а также выделение стероидных гормонов как в фолликулах, так и в клетках желтого тела. У самцов фоллитропин вызывает развитие семенных канальцев и контролирует начальные стадии сперматогенеза. Лютропин стимулирует развитие интерстициальной ткани в семенниках и выработку мужского полового гормона — тестостерона, необходимого для нормального завершения сперматогенеза.

Недавно обнаружен новый гормон гипофиза — *липотропин*. Имеются две формы этого гормона: α - и β -липотропины, обладающие специфическим жиромобилизующим действием, механизм которого такой же, как и у всех гормонов, стимулирующих образование цАМФ. Из липотропинов в гипофизе и гипоталамусе образуются энкефалины и эндорфины, действующие подобно морфину.

Хотя гормоны аденогипофиза отличаются выраженной специфичностью, их действие в ряде случаев может дублироваться. Например, гонадотропные гормоны (фоллитропин и лютропин), действующие на половые железы, дублируются действием плацентарных гормонов, хотя последние и отличаются от гонадо-

тропинов по химической природе. При тиреотоксикозе в крови обнаруживают тиреоактиватор, который химически не имеет ничего общего с тиротропином, но замещает его действие на щитовидную железу. Влияние тиротропина на поглощение йода щитовидной железой дублируется нервными симпатическими импульсами. Таким же действием активации коры надпочечников, как кортикотропин, обладают вазопрессин и меланотропин.

В ряде случаев получаемый эффект обуславливается сочетанием или последовательным влиянием нескольких гормонов. Например, в дополнение к действию фоллитропина на развитие фолликула в яичниках и сперматогенез в семенниках необходимо еще влияние лютропина. Пролактин по своим свойствам и по источникам продукции весьма близок к соматотропину и в известной степени дублирует действие последнего. Так, введение пролактина гипофизэктомизированному голубю восстанавливает у него рост тела.

Средняя (промежуточная) доля гипофиза. У большинства млекопитающих средняя доля гипофиза представлена узкой пластинкой многослойного эпителия. Она отделяется от передней доли гипофизарной щелью, а от задней — тонкой прослойкой соединительнотканых волокон. Кровоснабжение ее осуществляется веточками сосудов задней доли гипофиза.

Эпителий средней доли образует коллоидный секрет глюкопротеидного характера, который размещается между клетками, раздвигая их, и выделяется в просвет гипофизарной щели.

Функциональное значение средней доли выяснено недостаточно. Здесь вырабатывается гормон *меланотропин*. Имеются две формы гормона: α - и β -меланотропины (полипептиды). Меланотропины функционально связаны с гормоном гипофиза кортикотропином. Они вызывают

потемнение пигментных клеток — меланоцитов или меланофоров. Наиболее выражен этот эффект у рыб, земноводных и пресмыкающихся. У млекопитающих меланотропин участвует в сезонных изменениях пигментации кожи и меха, влияет на образование меланина в радужке и пигментных клетках сетчатки глаза.

Задняя доля гипофиза. Это вырост третьего мозгового желудочка, образованный разрастанием нейроглии. Паренхима ее состоит из сплетения тонких нейроглий и эпидимных волокон. Среди последних есть небольшие клетки — питуициты. В задней доле гипофиза заканчиваются нервные волокна — аксоны гипоталамо-гипофизарного пучка, берущие начало в нервных клетках супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса. По этим аксонам нейросекреты смещаются в заднюю долю гипофиза, где накапливаются и аккумулируются. Окончания нейросекреторных аксонов образуют расширения булавовидной или грушевидной формы, вступающие в контакт с кровеносными капиллярами, куда и выводятся нейросекреты. Задняя доля гипофиза — это не простой резервуар нейросекретов, а промежуточный орган, обеспечивающий мобилизацию и, возможно, некоторую активацию этих продуктов. Данные нейросекреты названы гормонами задней доли гипофиза — окситоцином и вазопрессином. Вазопрессин образуется в супраоптических, а окситоцин — в паравентрикулярных ядрах гипоталамуса. Данные гормоны обозначают как *нейрогормоны*, а нейросекреторные клетки характеризуют как «нейроны, обладающие железистой активностью». Супраоптические и паравентрикулярные ядра воспринимают афферентные сигналы, поступающие к ним из других отделов нервной системы, и посылают эфферентные импульсы в виде гормонов или гормоноподобных веществ гуморально, и таким образом

трансформируют нервный импульс в гормональную активность.

Вазопрессин, антидиуретин (АДГ), обладает антидиуретическим действием. Он стимулирует реабсорбцию воды из первичной мочи в почечных канальцах и собирательных трубках. Гормон способствует выделению клетками эпителия канальцев фермента гиалуронидазы, которая деполимеризует гиалуроновую кислоту межклеточного вещества и делает стенки канальцев проницаемыми для воды, в результате чего увеличивается ее реабсорбция. Поэтому вазопрессин называют антидиуретином. Он влияет и на минеральный обмен: тормозит реабсорбцию калия, натрия и хлоридов из первичной мочи. Кроме того, АДГ повышает артериальное давление, вызывая сужение артериол и капилляров при непосредственном действии на их сократительные элементы. Для повышения кровяного давления требуются очень большие дозы вазопрессина. Поступление антидиуретического гормона в кровь происходит при раздражении осморецепторов гипоталамуса и кровеносных сосудов при повышении осмотического давления плазмы крови.

Окситоцин вызывает сокращения гладкой мускулатуры матки и миоэпителия молочных желез. Чувствительность мускулатуры матки к окситоцину различна в разные фазы полового цикла. Наибольшую чувствительность к нему отмечают во время течки. Женские половые гормоны (эстрогены) повышают чувствительность матки. Выделение окситоцина в кровь во время спаривания увеличивает амплитуду и частоту сокращений матки, что способствует перемещению эякулированной спермы в матку и яйцеводы. Гормон желтого тела прогестерон понижает чувствительность матки.

Во время родов окситоцин играет большую роль в проявлении родовых схваток и изгнании плода. Вызывая сокращения миоэпителия в молочной

железе, он повышает давление в протоках, что стимулирует молокоотдачу.

У самцов окситоцин действует на какие-то другие эффекторы. Полагают, что у них окситоцин во время спаривания способствует сокращению гладкой мускулатуры спермоводящих путей, вызывая эякуляцию. В умеренных дозах он действует антагонистически по отношению к вазопрессину.

Гипоталамус и гипофиз участвуют в регуляции функций центральной нервной системы. Из гипоталамуса и гипофиза выделены пептиды, действующие подобно морфину. Они были названы *энкефалинами* и *эндорфинами* (эндорфины — эндогенные морфины). Последние представляют собой фрагменты липотропина, гормональное действие которого еще точно не установлено. Эндорфины влияют на функцию нейронов центральной нервной системы, участвуют в регуляции поведения и вегетативных интегральных процессов.

ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Щитовидная железа — это самая крупная из эндокринных желез млекопитающих, расположена на шее по обеим сторонам трахеи в виде двух долей — правой и левой, соединенных между собой перешейком.

Гормоны щитовидной железы. Ткань щитовидной железы состоит из множества замкнутых железистых пузырьков, называемых фолликулами. Стенка каждого фолликула образована одним слоем эпителиальных клеток, в которых образуются гормоны трийодтиронин и тетраiodтиронин или тироксин. Они вступают в соединение с белком, образуя *тиреоглобулин*, который может сохраняться в фолликулах в течение нескольких месяцев. Полость фолликулов заполнена однородной вязкой массой желтоватого цвета — коллоидом, в котором и содержится тиреоглобулин. Под влиянием протеаз,

присутствующих в эпителиальных клетках, тиреоглобулин распадается, освобождая активные гормоны. Они захватываются эпителиальными клетками и выделяются в окружающие фолликулы кровеносные сосуды. В плазме крови гормоны соединяются с альбуминами и глобулинами, а в тканях эти комплексы распадаются, освобождая *тироксин* и *трийодтиронин*. Для образования этих гормонов необходимы аминокислота тирозин и йод. Между фолликулами расположена рыхлая соединительная ткань, образующая строму железы. В строме имеются небольшие скопления эпителиальных клеток, называемых парафолликулярными островками.

Тироксин и трийодтиронин стимулируют окислительные процессы в тканях. Они усиливают поглощение клетками кислорода и выделение двуокси углерода, и вследствие этого повышаются основной обмен и образование тепла. Усиливается расщепление белков, жиров, углеводов и выведение из организма воды и солей. Температура окружающей среды существенно влияет на секреторную активность щитовидной железы.

Гормоны щитовидной железы регулируют рост, развитие и дифференцировку тканей. После удаления щитовидной железы у животных в раннем возрасте приостанавливается их физическое, половое и психическое развитие.

Гормоны щитовидной железы стимулируют окостенение эпифизов трубчатых костей, созревание хряща и таким образом ускоряют развитие костей. В этих процессах важное значение имеет комбинированное действие тиреоидных гормонов и гормона роста гипофиза. Однако последний регулирует только рост, а гормоны щитовидной железы — как рост, так и дифференцировку. Различия в скорости роста животных разных пород обусловлены разной интенсивностью секреции йодсодер-

жащих гормонов щитовидной железы. Быстрорастущие (скоропелые) породы имеют более высокий уровень секреции тироксина, чем медленно-растущие.

Гормоны щитовидной железы влияют на рост и развитие кожи и ее производных (волос и перьев). При гипофункции щитовидной железы волосы становятся тусклыми, ломкими и выпадают. Кожа делается шершавой.

Небольшими дозами препаратов щитовидной железы можно ускорить процессы восстановления и заживления ран. Быстро уменьшается площадь повреждения, рано появляется грануляционная ткань, заполняющая дно раны, более интенсивно происходит эпителизация, быстрее заживают переломы. Гормоны щитовидной железы ускоряют сокращения сердца.

При пониженной функции щитовидной железы приостанавливается развитие половых желез. У взрослых животных может происходить оплодотворение, но эмбрионы обычно погибают в ранние сроки беременности, так как тироксин необходим для обеспечения имплантации оплодотворенной яйцеклетки в слизистую оболочку матки.

Повышенная функция щитовидной железы неблагоприятно сказывается на деятельности половых желез: понижает их чувствительность к гонадотропным гормонам, что ведет к нарушению половых циклов и прерыванию беременности.

Гормоны щитовидной железы принимают активное участие в регуляции рубцовых процессов. Под влиянием гормонов усиливается брожение кормовой массы, возрастает количество ЛЖК (главным образом уксусной), ускоряется всасывание их, а также высокомолекулярных жирных кислот и глюкозы в кровь, становятся более мощными и частыми сокращения преджелудков.

Тиреоидные гормоны повышают продукцию молока и содержание

жира в нем. У крупного рогатого скота молочных пород щитовидные железы функционируют более активно, чем у мясных, у жирномолочных пород — интенсивнее, чем у коров с низким содержанием жира в молоке. Инъекция тироксина увеличивает содержание молочного сахара — лактозы — в молоке.

Гормоны щитовидной железы оказывают большое влияние на развитие нервной ткани. При врожденной недостаточности щитовидной железы недоразвита и центральная нервная система. После удаления щитовидной железы у собак пищевые условные рефлексы вырабатываются с большим трудом. Созданный условный рефлекс утрачивается уже на следующий день, и его нужно вырабатывать вновь. При повышении функции щитовидной железы в центральной нервной системе возбуждательный процесс преобладает над тормозным.

Как правило, щитовидная железа у животных наиболее активна зимой и наименее — летом.

Физиологическую гиперфункцию щитовидной железы отмечают при беременности и лактации, особенно у высокопродуктивных коров. Патологическая гиперфункция у животных почти не встречается.

Физиологическую гипофункцию щитовидной железы наблюдают у зимнеящих животных в период спячки (медведи, ежи, сурки, летучие мыши и др.). Пробуждение этих животных связано с повышением функции щитовидной железы. Введением тироксина можно вызвать преждевременное пробуждение ежей, находившихся в зимней спячке.

В высокогорных областях, предгорьях, болотистых, торфяных и песчаных местностях, где в почве имеется недостаточное количество йода, возможно возникновение болезни, получившей название эндемический зоб. При этом заболевании щитовидная железа обычно увеличивается или в результате разрастания соеди-

нительной ткани (простой зоб), или вследствие увеличения железистой ткани (коллоидный зоб). Но как в том, так и в другом случае количество образующихся в ней гормонов понижается по сравнению с нормой и развиваются симптомы гипофункции щитовидной железы.

Гипофункция щитовидной железы может возникнуть при поедании больших количеств капусты и турнепса, так как они содержат анти-тиреоидные вещества, блокирующие синтез йодсодержащих гормонов.

Гормон *тиреокальцитонин* образуется в парафолликулярных клетках щитовидной железы. Гормон не попадает в просвет фолликулов, его нет и в коллоиде. Он представляет собой полипептид, состоящий из 32 аминокислотных остатков, последовательность которых различна у разных видов животных.

Тиреокальцитонин называют гормоном, сберегающим в организме кальций. Он понижает уровень ионов кальция и фосфора в плазме крови. Действие этого гормона проявляется быстро и длится 2—3 ч. Понижение количества ионов кальция в плазме крови происходит за счет ослабления мобилизации его из костей, а снижение содержания фосфора — за счет усиления выделения фосфора с мочой. Тиреокальцитонин угнетает функцию остеокластов, разрушающих костную ткань, и активизирует функцию остеобластов, формирующих ее. Он усиленно выделяется в кровь при повышении уровня кальция в крови и поддерживает гомеостаз кальция в организме.

Тиреокальцитонин действует на содержание кальция в плазме крови противоположно гормону околощитовидных желез — паратгормону. Он влияет на уровень кальция в плазме крови и после удаления околощитовидных желез.

Регуляция функций щитовидной железы. Деятельность щитовидной железы регулируется центральной нервной системой двумя путями: по

эфферентным нервам и через гипофиз.

Щитовидная железа снабжена разветвленной сетью нервных волокон, идущих к ней из шейного симпатического узла, блуждающего, языкоглоточного и подъязычного нервов, а также поступающих из нервных сплетений, расположенных вблизи общей сонной и подключичной артерий.

Большую роль в регуляции функций щитовидной железы играют ретикулярная формация и гипоталамус, который стимулирует ее деятельность, посылая импульсы по симпатическим нервам, усиливающие функцию железы. Кроме того, он оказывает влияние через гипофиз, так как в его нейронах вырабатывается нейросекрет, способствующий выделению гипофизом тиреотропного гормона.

Деятельность щитовидной железы находится под контролем коры больших полушарий. Щитовидная железа играет важную роль в приспособительных реакциях организма, возникающих под влиянием различных факторов внешней и внутренней среды. Об этом свидетельствуют морфологические и функциональные изменения щитовидной железы в связи с изменением температуры окружающей среды, сезонностью, зимней спячкой, характером кормления, состоянием организма в различные фазы полового цикла, при беременности, лактации и т. д. Во всех указанных случаях кора больших полушарий и подкорковые образования, получая соответствующие импульсы от экстеро- и интерорецепторов, через гипоталамо-гипофизарную систему и вегетативные нервы воздействуют на щитовидную железу, регулируя ее функции. В свою очередь, изменение функций щитовидной железы служит важным звеном в сложных цепных нейро-гуморальных приспособительных реакциях организма к изменениям, происходящим во внешней и внутренней среде.

ОКОЛОЩИТОВИДНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Околощитовидные, или паращитовидные, железы имеются у всех классов позвоночных животных, за исключением рыб. У млекопитающих одна или две пары околощитовидных желез, расположенных на поверхности щитовидной железы или несколько впереди ее. Паренхима состоит из двух видов клеток: главных и оксифильных. Секретирующими являются главные клетки.

После удаления околощитовидных желез (паратиреоидэктомии) повышается возбудимость нервной системы, животные становятся беспокойными, появляются фибриллярные подергивания отдельных мышц головы и туловища. В последующем подергивания становятся все сильнее и переходят в приступы общих тетанических судорог. Особенно бурно судорожные припадки протекают у собак. Растительноядные животные (за исключением кроликов) легче переносят удаление околощитовидных желез. Это объясняется наличием у них добавочных околощитовидных желез, сохраняющихся после операций, и большим содержанием кальция в корме. Полное удаление ткани околощитовидных желез смертельно для всех видов животных. Судороги, возникающие после удаления околощитовидных желез, имеют центральное происхождение и связаны с возбуждением двигательных центров среднего и продолговатого мозга вследствие понижения концентрации ионов кальция в плазме крови. При этом одновременно возрастает содержание фосфора. Таким образом, основная функция околощитовидных желез — поддержание гомеостаза кальция и фосфора.

В 1926 г. из околощитовидных желез быка был получен экстракт, который способствовал повышению уровня кальция и снижению концентраций фосфора в крови и поддер-

живал жизнь животных с удаленными околощитовидными железами. Впоследствии был получен гормон околощитовидных желез — *паратгормон*, представляющий собой белок с молекулярной массой около 8500. Паратгормон усиливает активность остеокластов — клеток, разрушающих кости. При этом ионы кальция высвобождаются из костных депо и поступают в кровь. Одновременно с кальцием в кровь выводится и фосфор. Но под влиянием паратгормона резко усиливается выведение фосфатов с мочой. Поэтому концентрация фосфата в плазме крови снижается. Паратгормон также усиливает всасывание кальция из кишечника и реабсорбцию этого иона в почечных канальцах, что способствует повышению его концентрации в плазме крови.

Регуляция функций околощитовидных желез. Образование и выделение паратгормона в крови определяется концентрацией ионов кальция в плазме крови. Клетки околощитовидных желез очень чувствительны к изменениям концентрации этого иона. Снижение его на 1 мг% уже вызывает секрецию паратгормона. Уменьшение уровня кальция в крови самок млекопитающих во время беременности и лактации ведет к гипертрофии околощитовидных желез и активации их секреторной деятельности.

НАДПОЧЕЧНИКИ

Надпочечники — парные образования, расположенные над почками. Они окружены плотной соединительной капсулой и состоят из двух слоев: коркового и мозгового. Каждый из этих слоев отделен друг от друга соединительнотканной капсулой, имеет сложное строение и выполняет разные физиологические функции.

Корковый слой. Этот слой состоит из трех зон: клубочковой, пучковой и сетчатой. Это не только морфологические обособленные структуры,

но и физиологически они выполняют разные функции.

Гормоны коры надпочечников по химическому строению относят к стероидам, они являются производными циклопентанопергидрофенантрена, их называют кортикостероидами. Из коры надпочечников выделено около 50 биологических соединений, но только некоторые из них можно считать истинными гормонами. Остальные соединения — это или предшественники, или продукты обмена кортикостероидов.

По основному физиологическому действию на организм гормоны коры надпочечников делят на три группы: глюкокортикоиды — влияющие преимущественно на обмен углеводов; минералокортикоиды — действующие главным образом на минеральный и водный обмен; половые гормоны — андрогены, эстрогены и прогестерон.

Минералокортикоиды. Они регулируют преимущественно минеральный и водный обмен. Истинный гормон этой группы — *альдостерон*. Он образуется клетками клубочковой зоны, поступая в кровь, транспортируется с кровью к тканям, абсорбируясь на альбумине плазмы.

Альдостерон участвует в регуляции водно-солевого обмена у животных, он усиливает активную реабсорбцию натрия из первичной мочи. Одновременно с этим он способствует выделению калия, а также ионов водорода и аммония в мочу. Таким образом, альдостерон участвует и в поддержании кислотно-щелочного равновесия.

Регуляция секреции альдостерона осуществляется различными путями. Прежде всего на его выделение влияет количество калия и натрия в плазме крови и межклеточной жидкости. Увеличение количества калия или уменьшение натрия стимулируют секрецию гормона. Калий действует на клубочковую зону коры надпочечников непосредственно, а натрий — опосредованно.

Уменьшение концентрации натрия через осморорецепторы вызывает снижение секреции антидиуретического гормона, что ведет к потере воды и уменьшению общего объема внеклеточной жидкости и крови. Это воспринимается рецепторами объема — волюморекцепторами, через которые регулируется секреция альдостерона.

В юктагломерулярном аппарате, расположенном в приносящей артерии почек, при пониженном давлении крови в артерии и уменьшении растяжения ее стенок вырабатывается *ренин*. Он действует на гликопротеид плазмы крови — *ангиотензиноген* и превращает его в *ангиотензин*, который стимулирует секрецию альдостерона. Предполагают, что импульсы от рецепторов доходят до эпифиза, где вырабатывается особое вещество — *адреногломерулотропин*, который стимулирует функцию клубочковой зоны надпочечников.

Глюкокортикоиды. К глюкокортикоидам относят *кортизол* (гидрокортизон), *кортизон* и *кортикостерон*. Кортизол и кортикостерон образуются в пучковой зоне коры надпочечников, а кортизон — из кортизола вне надпочечников.

Существует определенное соотношение между кортизолом и кортикостероном у животных разных видов. В надпочечниках обезьян, овец, коз и морских свинок образуется главным образом кортизол; у крыс, мышей, кроликов и птиц — кортикостерон, а у крупного рогатого скота, свиней, собак и кошек образование этих гормонов примерно одинаково.

После поступления в кровь некоторое количество глюкокортикоидов (около 10 %) остается свободным. Большая же часть их связывается с белком плазмы крови — транскортином. Этот комплекс не обладает гормональной активностью, но необходим для транспортировки глюкокортикоидов к тканям. При повышенной потребности организма

в глюкокортикоидах связанные с транскортином гормоны переходят в свободное состояние.

Секрецию глюкокортикоидов регулирует гормон передней доли гипофиза АКТГ, образование которого находится под контролем кортиколиберина гипоталамуса.

Глюкокортикоиды участвуют в регуляции обмена углеводов, белков и жиров; водно-электролитного обмена; воспалительных реакций; реакции организма на действие стресс-факторов. Они регулируют процесс глюконеогенеза, в результате которого из аминокислот и жирных кислот образуется глюкоза. Обмен белков они регулируют путем дезаминирования аминокислот, активизируя ферменты, обеспечивающие эти процессы, и поставления сырья для синтеза глюкозы. Глюкокортикоиды усиливают распад белков и ограничивают интенсивность включения аминокислот во вновь синтезируемые белки. Образующиеся аминокислоты попадают в печень, где дезаминируются и используются в качестве сырья для глюконеогенеза.

На жировой обмен глюкокортикоиды влияют опосредованно через углеводный обмен. При недостатке глюкозы в организме энергетические процессы (прежде всего в мышцах) покрываются за счет окисления жирных кислот. В этих случаях глюкокортикоиды увеличивают мобилизацию жира из жировых депо.

Глюкокортикоиды, особенно кортикостерон, стимулируют также минерально-водный обмен, но их действие значительно слабее альдостерона.

Противовоспалительное действие глюкокортикоидов заключается в том, что они уменьшают проницаемость капилляров, подавляя активность гиалуронидазы; уменьшают выделение гистамина и кининов; подавляют размножение и активность фибробластов и образование коллагена. Глюкокортикоиды угнетают лимфоидную ткань, в результате

чего уменьшается количество лимфоцитов и эозинофилов в крови.

В сетчатой зоне коры надпочечников вырабатываются мужские и женские половые гормоны. К мужским половым гормонам — *андрогенам* — относят *андростендин*, *андростерон* и др. Активность их значительно меньше, чем тестостерона — гормона мужских половых желез. Андрогены вырабатываются у животных обоего пола, но в небольших количествах. Женские половые гормоны — *эстрогены*: *эстрон* и *эстрадиол*, а также *прогестерон*. Их вырабатывается меньше, чем мужских половых гормонов.

Кора надпочечников в течение суток функционирует неравномерно. Эта периодичность обусловлена суточным колебанием секреции кортикотропина гипофизом. Ритмические изменения в деятельности гипофиза связаны с влиянием света на гипоталамо-гипофизарную систему и отражают биологические видовые особенности животных. У животных, ведущих дневной образ жизни, усиление функции коры надпочечников происходит в дневные часы, у ведущих ночной образ жизни — ночью.

Мозговой слой. Он состоит из хромаффинных клеток, родственных клеткам симпатической нервной системы. Эти клетки расположены также на аорте, в месте разветвления общих сонных артерий, и в симпатических узлах. Все они составляют адреналовую систему.

В мозговом слое надпочечников вырабатываются гормоны *адреналин* и *норадреналин*, относящиеся к катехоламинам. В группу катехоламинов входит также предшественник норадреналина — *дофамин*. При удалении мозгового слоя надпочечников животное не погибает, так как отсутствие этого слоя компенсируется функцией других участков адреналовой системы.

Адреналин и норадреналин образуются разными хромаффинными клетками мозгового слоя надпочеч-

ников. Содержание данных гормонов в мозговом слое надпочечников неодинаково у разных видов животных. Так, в надпочечниках кроликов и морских свинок адреналин составляет 95 %, у коров — 80, у кошек — 50 %. У домашних птиц преобладает норадреналин, достигая 80 % всех катехоламинов. Величина соотношения адреналина и норадреналина в хромаффинных клетках имеет существенное физиологическое значение, так как их биологическая роль различна. Адреналин и норадреналин связываются в крови с белками, и значительная часть их циркулирует в связанном виде. Эти гормоны обладают кратковременным физиологическим действием, поскольку они быстро разрушаются ферментами моноаминоксидазой и катехоортометилтрансферазой.

Физиологическое действие адреналина и норадреналина на многие органы и ткани подобно действию постганглионарных волокон симпатических нервов. Оно характеризуется повышением энергетического обмена и функции сердечно-сосудистой системы, усилением кровообращения скелетной мускулатуры, торможением деятельности желудочно-кишечного тракта и т. д. Адреналин и норадреналин действуют на органы и ткани через находящиеся в них α - и β -адренорецепторы.

Адреналин повышает возбудимость центральной нервной системы, стимулирует поглощение глюкозы тканью мозга и усиливает дыхание нервной ткани. Через ретикулярную формацию он поддерживает активное состояние коры больших полушарий головного мозга. Гормон оказывает возбуждающее действие на некоторые центры гипоталамуса.

Действие адреналина и норадреналина на сердечно-сосудистую систему в основном аналогично эффектам раздражения симпатической нервной системы. Адреналин повышает возбудимость и силу сокращения сердечной мышцы, непосред-

ственно влияя на миокард и проводящую систему. Он вызывает повышение кровяного давления, увеличение минутного объема и частоты сердечных сокращений. Норадреналин в отличие от адреналина слегка снижает минутный объем, замедляет сокращения сердца. Оба гормона вызывают расширение сосудов коронарных и скелетных мышц и сужают сосуды кожи, слизистых оболочек и органов брюшной полости. Под влиянием адреналина расслабляется мускулатура бронхов, в результате чего улучшается легочная вентиляция. Адреналин и норадреналин вызывают расслабление мускулатуры кишечника, сокращение сфинктеров, пиломоторных мышц, расширение зрачка.

Адреналин в печени и мышцах активизирует фермент фосфорилазу, расщепляющий гликоген до глюкозо-6-фосфата, который в печени превращается в глюкозу. Распад гликогена в печени приводит к значительному повышению содержания глюкозы в крови. В мышцах гликоген расщепляется не до глюкозы, а до молочной кислоты, при этом образуется АТФ. Часть молочной кислоты поступает в кровь и переносится в печень, где из нее формируется гликоген. Остальная молочная кислота окисляется в мышцах до двуокиси углерода и воды. Действие норадреналина на углеводный обмен значительно слабее и составляет $1/4$ — $1/8$ активности адреналина.

Адреналин и норадреналин, активируя липазу жировой ткани, вызывают мобилизацию жирных кислот и их окисление. При этом резко увеличивается потребление кислорода тканями, так как значительно усиливается окисление жирных кислот и возрастает теплообразование. При физической нагрузке повышается выделение адреналина, ускоряется липолиз и работающие мышцы обеспечиваются энергетическим материалом — жирными кислотами. Адреналин усиливает поглощение кислоро-

да, что приводит к повышению основного обмена и температуры тела.

Секреция адреналина и норадреналина регулируется гипоталамусом, в котором находятся высшие вегетативные центры. Импульсы от него передаются по симпатическим нервам, иннервирующим мозговой слой надпочечников. Клетки, секретирующие каждый из этих гормонов, иннервируются особыми нервными волокнами, что обеспечивает их выделение, независимое друг от друга.

Гормоны надпочечников и стресс. Канадский ученый Г. Селье в опытах на животных установил, что при действии на организм различных повреждающих или необычных по силе и длительности воздействий (интоксикация, инфекция, чрезмерное физическое напряжение, переохлаждение и т. д.) возникает неспецифическая защитная, приспособительная реакция, или общий адаптационный синдром. Состояние организма, при котором возникает общий адаптационный синдром, Селье назвал реакцией стресса (напряжения).

При стрессе рефлекторно начинают действовать сложнейшие нервные и гуморальные механизмы. Кора больших полушарий головного мозга посылает импульсы в ретикулярную формацию и гипоталамус. При этом возбуждается симпатическая нервная система и из мозгового слоя надпочечников в кровь поступают адреналин и норадреналин. Под их влиянием в гипоталамусе увеличивается образование кортиколиберина, что способствует повышенной секреции в передней доле гипофиза АКТГ и гормонов надпочечников — глюкокортикоидов. Они повышают резистентность всего организма по отношению к любому стресс-фактору.

В развитии общего адаптационного синдрома Г. Селье выделяет три стадии: реакция тревоги, стадия резистентности и стадия истощения).

ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа — железа двойной секреции: внешней и внутренней. Как железа внешней секреции она относится к системе пищеварительных желез. Поджелудочная железа секретирует гормоны инсулин, глюкагон и соматостатин. Эндокринную функцию поджелудочной железы выполняют островки Лангерганса, названные по имени автора, описавшего их в 1869 г. Островки состоят из α - и β -клеток; α -клетки крупнее β -клеток и расположены преимущественно по периферии островков. Основную массу островков составляют β -клетки (75 %). Открыты также клетки типа Д.

Гормоны поджелудочной железы. Гормон *инсулин* секретируется β -клетками и состоит из двух пептидных цепей. Одна цепь А включает 21 аминокислоту, вторая цепь В — 30 аминокислот. Обе цепи соединены между собой двумя дисульфидными мостиками. Причем в цепи А имеется третий дисульфидный мостик, охватывающий 5 аминокислот. Инсулин разных животных отличается неодинаковым положением отдельных аминокислот в цепях.

В β -клетках инсулин находится в гранулах, где он связан с цинком. Это обеспечивает его депонирование. Поступивший из β -клеток инсулин содержится в крови в двух формах: свободной и связанной с белками. Связанный инсулин служит определенным резервом, который может быть быстро использован при поступлении в кровь большого количества глюкозы. Инсулин, не использованный в процессе обмена веществ, разрушается ферментом инсулиназой.

Инсулин регулирует обмен веществ, и прежде всего углеводный. Он является единственным гормоном, при помощи которого происходит использование глюкозы в организме. Инсулин участвует также в обмене жиров и белков.

Этот гормон участвует в транс-

порте глюкозы через клеточные мембраны. Но не все ткани нуждаются в инсулине для транспорта глюкозы в их клетки. Например, в нервную систему, печень, хрусталик, эритроциты, стенки аорты глюкоза поступает без участия инсулина.

Под влиянием инсулина происходит активация транспорта аминокислот, ионов натрия и калия через клеточные мембраны.

На первом этапе обмена глюкозы инсулин активирует фермент глюкокиназу (гексокиназу), который производит фосфорилирование глюкозы. Фосфорилированная глюкоза подвергается анаэробному и аэробному окислению.

Избыток глюкозы в мышцах превращается в гликоген, а в жировой ткани — в гликоген и жир.

Инсулин — основной гормон, снижающий содержание сахара в крови. Под его влиянием усиливается использование глюкозы клетками, образование гликогена и замедляется его распад.

Основное действие инсулина в жировом обмене заключается в стимуляции образования жира в жировой ткани, подавлении его расщепления и отложения жира в жировых депо.

При недостатке инсулина возрастает продукция кетоновых тел и холестерина. Это происходит из-за неполного окисления свободных жирных кислот, поступление которых в печень и распад превышают окислительные возможности цикла Кребса.

Инсулин принимает участие в регуляции обмена белков. Он стимулирует транспорт аминокислот через клеточные мембраны, включение их в пептидные цепи в рибосомном аппарате клеток и биосинтез белка. Ряд гормонов — андрогены, СТГ, тироксин — усиливают влияние инсулина на биосинтез белка. Инсулин тормозит распад белка в тканях.

Глюкагон образуется α -клетками островков Лангерганса и представляет собой полипептид с молекуляр-

ной массой 3485, состоящий из 29 аминокислотных остатков. Химическое строение глюкагона разных животных одинаково.

Глюкагон участвует в регуляции углеводного обмена. Он активирует фермент фосфоорилазу, который расщепляет гликоген печени до глюкозы. В результате этого процесса содержание гликогена в печени уменьшается и увеличивается количество глюкозы в крови. На гликоген мышц глюкагон не действует.

По влиянию на концентрацию глюкозы в крови глюкагон выступает как антагонист инсулина. Но их можно рассматривать и как гормоны-синергисты. Глюкагон увеличивает содержание глюкозы в крови, а инсулин обеспечивает переход глюкозы в клетки и ее использование.

Глюкагон влияет на жировой обмен. Под его воздействием усиливается расщепление жира в жировой ткани с освобождением свободных жирных кислот. Одновременно с этим он подавляет процессы превращения глюкозы, фруктозы и уксусной кислоты в жирные кислоты и холестерин.

Соматостатин образуется в клетках типа Д (кроме поджелудочной железы, он образуется нейросекреторными клетками гипоталамуса). Этот гормон угнетает выделение соматотропина гипофизом, тормозит секрецию глюкагона и инсулина поджелудочной железой.

Регуляция функции поджелудочной железы. Секреция инсулина регулируется нервной системой посредством блуждающего и симпатического нервов. Блуждающие нервы стимулируют секреторный процесс, а симпатические — тормозят. Во время пищеварения рефлекторно увеличивается выделение инсулина в результате поступления импульсов к железе по блуждающим нервам.

На образование и выделение инсулина регулирующее влияние оказывает уровень глюкозы в крови. Высокое содержание ее в крови, протекающей к поджелудочной железе,

стимулирует деятельность β -клеток и усиливает образование инсулина, а уменьшение глюкозы в крови тормозит его секрецию.

На секрецию инсулина по принципу обратной связи влияет и сам инсулин. Снижение его количества в крови увеличивает образование инсулина.

Секрецию инсулина активируют также гормоны СТГ, АКТГ, ТТГ, глюкокортикоиды, тироксин и глюкагон, а также ионы кальция. Адреналин и норадреналин тормозят секрецию инсулина.

Регуляция выделения глюкагона осуществляется главным образом гуморальным путем. На выработку глюкагона влияет уровень глюкозы в крови. Низкий уровень глюкозы возбуждает α -клетки, стимулируя секрецию глюкагона, высокий уровень глюкозы — тормозит. Симпатические нервы стимулируют функцию α -клеток.

ПОЛОВЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Мужские и женские половые железы синтезируют половые гормоны, определяющие поведение самцов и самок и все процессы, связанные с воспроизведением животных. Источником образования половых гормонов, как мужских, так и женских, служит холестерин, но в тканях семенника и яичника синтез половых гормонов осуществляется в разных направлениях, так как они отличаются по составу ферментов, влияющих на определенные этапы биосинтеза гормонов.

Эндокринные функции семенников. Мужские половые гормоны носят название андрогенов (andros — мужчина). Различают несколько гормонов, относящихся к андрогенам, из которых наиболее важен *тестостерон*. Он стимулирует рост и развитие органов размножения и вторичных половых признаков, а также определяет влечение к самкам — половую потенцию.

Тестостерон участвует в стадиях завершения спермиогенеза. При его отсутствии подвижных зрелых спермиев не образуется. Андрогены регулируют секрецию придаточных половых желез, стимулируя образование отдельных компонентов этих секретов. Половые гормоны заметно влияют на обмен веществ в организме, увеличивая образование белка и в то же время уменьшая количество жира. У молодых животных они стимулируют рост тела. Эти гормоны действуют на функции почек, надпочечников, печени, щитовидной и поджелудочной железы, на пигментацию кожи и на кроветворение.

Андрогены образуются в организме самцов еще до половой зрелости, но не в семенниках, а в коре надпочечников. В период полового созревания аденогипофиз выделяет гонадотропины, которые стимулируют развитие спермиогенного эпителия, придаточных половых желез и спермиогенез.

Мужские половые гормоны влияют на функциональное состояние центральной нервной системы. После кастрации — удаления половых желез — у самцов резко нарушается деятельность нервной системы, ослабевает способность вырабатывать условные рефлексы, понижается сила и подвижность нервных процессов. Кастрацию обычно применяют в целях лучшего хозяйственного использования животных. Жеребцы и быки после кастрации становятся спокойными, у них исчезает драчливость, уменьшается злобность. Свины-кастраты быстрее откармливаются, мясо их вкуснее и нежнее, чем у некастрированных. Вторичные половые железы подвергаются обратному развитию. При кастрации в раннем возрасте трубчатые кости усиленно растут в длину, меняются пропорции тела.

Эндокринные функции яичников. Яичники синтезируют ряд стероидных гормонов: эстрогены, или жен-

ские половые гормоны, гестагены — гормоны желтого тела яичников и андрогены.

Термин «эстроген» происходит от слова «эструс» — течка, так как эстрогенные гормоны вызывают течку у самок млекопитающих. С наступлением половой зрелости в яичниках начинается развитие фолликулов. При наличии фолликулов везикулярной стадии развития (имеющих полость) фолликулостимулирующий гормон аденогипофиза (фоллитропин) стимулирует в них продукцию эстрогенных гормонов, причем чем крупнее становится фолликул, тем интенсивнее идет в нем синтез гормонов.

Быстрый рост фолликулов обусловлен увеличением в крови самки концентрации обоих гонадотропных гормонов — фоллитропина и лютропина, а процесс овуляции стимулируется лютропином, к этому моменту находящимся в крови в большой концентрации.

Эстрогены продуцируются в фолликуле как клетками теки, так и гранулезными. Они продуцируются не только в яичниках, но и в коре надпочечников и плаценте, а также в семенниках у самцов. В яичниках синтезируются три эстрогенных гормона: *эстрадиол*, *эстрон* и *эстриол*. Все три гормона сходно влияют на организм самки, но наиболее активен эстрадиол. Они находятся в крови либо в свободном состоянии, либо в комплексных соединениях с белком, инактивируются и разрушаются в печени. Эстрогены взрослых самок вырабатываются яичниками постоянно, в любой период полового цикла или беременности и циркулируют в крови в той или иной концентрации.

У молодых, еще неполовозрелых самок эстрогены стимулируют рост яйцеводов, матки, влагалища, молочных желез, развитие сосков. У половозрелых самок они вызывают гиперемию и пролиферативные процессы в слизистой матки, влагалища и яйцеводах. Этим они способствуют цик-

лическим изменениям эндометрия, подготавливая его к восприятию спермы и яйцеклетки; активируется функция желез, продуцирующих влагалищные секреты, активно отторгаются устаревшие клетки эпителия. По принципу обратной связи эстрогены переключают гипоталамус и аденогипофиз на усиление выработки лютропина. Под действием последнего вскрывается зрелый фолликул и образуется желтое тело. В молочных железах эстрогены стимулируют рост железистых клеток, повышают возбудимость к окситоцину.

Одновременно с воздействием на органы воспроизведения эстрогены возбуждают центральную нервную систему, вызывая состояние половой охоты. Они влияют на белковый, жировой и водно-солевой обмен, поддерживая характер обмена, присущий организму самок.

Гестагены участвуют в регуляции процессов оплодотворения и плодношения. Из гестагенов наиболее известен прогестерон, часто называемый гормоном желтого тела, так как он синтезируется лютеиновыми клетками этого тела. Однако синтез его лютеинизирующимися клетками гранулезы и внутренней теки фолликула происходит, хотя и в меньших количествах, еще и до образования желтого тела и овуляции. В это время прогестерон в синергизме с гонадотропными гормонами стимулирует созревание ооцита в фолликуле, вызывает овуляцию и активирует митоз эпителия матки и влагалища, а также секрецию маточных желез.

После овуляции, во время наибольшего развития желтого тела и активной его секреции концентрация прогестерона в крови значительно увеличивается. Во время беременности прогестерон у некоторых видов млекопитающих вырабатывается также и плацентой.

Основное физиологическое действие прогестерона связано с обеспечением процессов оплодотворения, беременности, родов и лактации. Он

уменьшает сократительную способность гладкой мускулатуры матки, делает ее нечувствительной к раздражениям, в частности к окситоцину. Прогестерон тормозит проявление охоты, стимулирует развитие железистой ткани молочной железы и секрецию молока. Под его действием в матке пролиферирующий эпителий эндометрия превращается в секреторный.

В яичнике, кроме эстрогенов и прогестерона, образуются также мужские половые гормоны. Они продуцируются интерстициальными и железистыми клетками внутренней теки яичника и участвуют в процессах образования полости в фолликулах. Тестостерон принимает участие в стимуляции процесса овуляции.

Релаксин образуется желтыми телами, а также эндометрием и тканью плаценты. С увеличением срока беременности содержание этого гормона в крови увеличивается, достигая максимума перед родами. Он играет важную роль в подготовке организма самки к родам: способствует размягчению лонного сращения (симфиза), а во время родов размягчению и раскрытию шейки матки.

Гормоны плаценты. Во время беременности образовавшаяся плацента наряду с другими функциями вырабатывает гормоны, необходимые для нормального течения беременности и развития плода, — *гормоны плаценты*. Плацента продуцирует эстрогены, прогестерон, релаксин и плацентарный гонадотропин, называемый также хорионическим гонадотропином. Продукция плацентарного прогестерона особенно необходима тем животным, у которых желтое тело вырабатывает этот гормон только в первый период беременности. У этих видов животных плацента вырабатывает прогестерон в количестве, обеспечивающем нормальное течение беременности до родов.

Плацентарный гонадотропин по-

является в крови самок со времени прикрепления оболочек плода к слизистой матки. По своему действию он сходен с гонадотропными гормонами гипофиза. Образование хорионического гонадотропина предохраняет от абортов, так как он способствует синтезу прогестерона.

У лошадей начиная с 40 дн. жеребости в крови появляется гонадотропный гормон, отличающийся по своим свойствам от хорионического гонадотропина и гонадотропных гормонов гипофиза. Этот гормон способен длительно циркулировать в крови, не разрушаясь. Он вырабатывается не хорионом эмбриона, а эндометрием матки (см. главу о размножении) и называется гонадотропином сыворотки крови жеребых кобыл — СЖК.

ТИМУС

Тимус, или вилочковая железа (назван так из-за своей формы наподобие двурогой вилки), лежит за грудиной. В тимусе различают два слоя: корковый и мозговой. В обоих слоях имеется два типа клеток: лимфоциты и ретикулярные клетки. Последние в корковом веществе образуют рыхлую сеть, в которой сосредоточено огромное количество лимфоцитов. В мозговом слое ретикулярные клетки крупнее, их больше и лежат они плотнее, лимфоцитов здесь значительно меньше. Тимус хорошо развит у новорожденных животных. У большинства взрослых животных к двум-трем годам (у крупного рогатого скота к шести годам) он подвергается инволюции.

Тимус — основной орган иммунитета — системы защиты организма от всего генетически чужеродного: микробов, вирусов, чужих клеток или генетически измененных собственных клеток. Без тимуса невозможно развитие иммунной системы. В зависимости от механизма действия различают клеточный и гуморальный иммунитет.

Главные клетки, осуществляющие иммунологический контроль в организме,— лимфоциты, а также плазматические клетки и макрофаги.

Различают две разновидности лимфоцитов: В-лимфоциты и Т-лимфоциты. В-лимфоциты ответственны за гуморальный иммунитет, а Т-лимфоциты — за клеточный иммунитет, а также регуляцию активности В-лимфоцитов.

Тимус контролирует развитие Т-лимфоцитов. Развитие В-лимфоцитов у птиц находится под контролем фабрициевой сумки. У млекопитающих аналог этой сумки еще не открыт.

Удаление тимуса у новорожденных животных ввиду отсутствия источника образования тимусных гормонов приводит к ослаблению защитных сил и к смерти. У таких животных из лимфатических узлов и селезенки исчезают лимфоциты, замедляется рост, появляются кишечные расстройства. Возникают тяжелейшие иммунологические нарушения, вплоть до полной потери иммунитета — организм не способен сопротивляться инфекции и разрушать свои генетически измененные клетки и чужеродные клетки.

Из тимуса выделено пять биологически активных полипептидов. Все они обладают функциями гормонов. Из них наиболее изучены три гормона: *тимозин*, *тимин* и *Т-активин*, влияющие на скорость развития и созревания лимфоцитов.

Таким образом, тимус имеет отношение к формированию и деятельности иммунной системы организма. Функция тимуса тесно связана с другими, нетимусными гормонами, действующими на секрецию гормонов в тимусе и образование лимфоцитов. Так, гормоны соматотропин, тироксин, эстрогены стимулируют образование тимусных гормонов, а глюкокортикоиды, андрогены, прогестерон оказывают противоположный эффект и угнетают иммунитет.

ЭПИФИЗ

В эпифизе синтезируется гормон *мелатонин* из серотонина, источником образования которого является аминокислота триптофан. Синтез мелатонина периодически изменяется в течение суток, то есть четко выражен циркадианный ритм, и зависит от освещенности. В темноте увеличивается образование мелатонина, а на свету уменьшается. На свету нервные сигналы, поступающие из зрительного анализатора по симпатическим нервным волокнам в эпифиз, тормозят синтез мелатонина.

Мелатонин замедляет синтез фоллиберина и люлиберина в гипоталамусе и гонадотропных гормонов (фоллитропина и лютропина) в гипофизе, тем самым угнетая половое созревание. При увеличении светового дня синтез мелатонина ослабляется, активно синтезируются гонадотропные и половые гормоны, что повышает половую активность.

Эти данные имеют большое значение для понимания сущности годового ритма плодовитости многих видов млекопитающих. У ряда животных, в частности у птиц, половая активность имеет сезонный характер, повышаясь весной и летом, когда в результате более продолжительного светового дня уменьшено образование мелатонина.

Удаление эпифиза у птиц и млекопитающих приводит к преждевременному половому созреванию, увеличению массы семенников и усиленному развитию вторичных половых признаков. У самок удлиняется срок существования желтых тел, увеличивается масса матки. При удалении эпифиза происходит преждевременное развитие костной ткани и увеличение массы тела.

Мелатонин — это универсальный регулятор биологических циклов и ритмов. Поскольку цикл биологических процессов в эпифизе отражает смену периодов дня и ночи, то счи-

тают, что эта циклическая активность представляет собой своеобразные биологические часы организма.

Мелатонин контролирует процессы деления и дифференцировки клеток. Он участвует в формировании зрительного восприятия образов и цветоощущения и имеет непосредственное отношение к регуляции сна и бодрствования (ночью количество этого гормона в организме резко возрастает).

Мелатонин, кроме эпифиза, синтезируется в клетках желудочно-кишечного тракта, печени, почках.

Роль эпифиза в организме до конца не изучена. Имеются данные, что деятельность гипоталамуса — центрального органа управления эндокринной системы организма — находится под контролем эпифиза.

ТКАНЕВЫЕ ГОРМОНЫ

Первоначально этот термин использовали для обозначения ряда биологически активных веществ, которые вызывают специфические реакции органов-мишеней, однако для нескольких из них не был найден эндокринный орган, их вырабатывающий, то есть их образование происходит где-то в тканях. Некоторые из этих веществ синтезируются так близко к своим органам-мишеням или клеткам-мишеням, что могут достигать их в результате диффузии, не попадая в кровоток. Этим они отличаются от эндокринных клеток, которые вырабатывают гормоны, переносимые кровью.

Однако большинство этих биологически активных веществ в настоящее время называют гормонами. Они вырабатываются специальными клетками, расположенными в различных органах. Целая группа гормонов полипептидной структуры образуется в пищеварительном тракте (гастрин, секретин, холецистокинин-панкреозимин, вилликинин и др.). Их действие описано в главе «Пищеварение».

Почки наряду с выделительной функцией и регуляцией водно-солевого обмена обладают эндокринной функцией. Они секретируют ренин и эритропоэтин.

В ряде органов и тканей из ненасыщенных жирных кислот полиенового ряда образуются простагландины. Они находятся в тканях в минимальных количествах, обладая определенным физиологическим действием.

ПРОСТАГЛАНДИНЫ

Простагландины — биологически активные вещества, которые были выделены из предстательной железы и спермы человека и животных. В дальнейшем установлено, что простагландины образуются во всех тканях животного, оказывая местное действие на клетки. Они являются производными ненасыщенной жирной кислоты (простаеновой), содержащей 20 атомов углерода. На основании химической структуры их делят на четыре группы: ПГА, ПГБ, ПГЕ, ПГФ. Группы А и Б содержат по два простагландина, отличающихся между собой только числом двойных связей в молекуле: ПГА₁ и ПГА₂ и соответственно ПГБ₁ и ПГБ₂. Группы ПГЕ и ПГФ представлены тремя простагландинами каждая: ПГЕ₁, ПГЕ₂, ПГЕ₃ и соответственно ПГФ₁, ПГФ₂, ПГФ₃. Первый искусственный простагландин был синтезирован в 1966 г.

Простагландины локализируются в липидном наружном слое митохондрияльной и клеточной оболочки клетки. Механизм действия их заключается в изменении уровня образования циклического аденозинмонофосфата (цАМФ) и поступления натрия внутрь клетки.

Простагландины оказывают весьма разностороннее и иногда противоречивое действие на организм животных. Так, ПГА и ПГЕ вызывают сильно выраженный сосудорасширяющий и гипотензивный эффект

вследствие расширения артериол. Находясь в мозговой ткани почек, эти группы простагландинов выполняют, по-видимому, роль антигипертензивных факторов регулирования артериального давления наряду с сосудосуживающей и гипертонической системой ренин — ангиотензин. Количество ПГА и ПГЕ в мозговом слое почек увеличивается при движении животных. Противоположное действие оказывают простагландины группы ПГФ: они действуют сосудосуживающе.

Большинство простагландинов стимулирует работу гладкой мускулатуры. Они участвуют в обеспечении нормальной подвижности пищеварительного тракта. Чрезвычайно чувствительна к действию ПГЕ и ПГФ мускулатура матки. Введением их можно вызвать одновременное изгнание плода и плаценты без опасных последствий для матери.

К концу полового цикла количество простагландинов в половой системе самки увеличивается, что ведет к рассасыванию желтого тела и возобновлению цикла. Введение синтетических препаратов ПГФ₂ также вызывает регрессию желтого тела с последующей активацией половой системы. Это имеет большое значение для регуляции полового цикла и синхронизации течки и охоты у сельскохозяйственных животных.

В наиболее концентрированной форме простагландины содержатся в семенной жидкости самцов, что способствует сохранению жизнеспособности и подвижности спермиев.

Они также оказывают расширяющее действие на сосуды, поставляющие кровь в область мужского полового члена, и способствуют сокращению гладкой мускулатуры половых путей при извержении семенной жидкости. Простагландины, освобождаемые сальными кожными железами, действуют бактерицидно.

Предполагают, что простагландины участвуют в координации нейро-гуморальной передачи в центральных и периферических синапсах либо при помощи регуляции процесса освобождения медиаторов, либо влияния на них в нервной или мышечной постсинаптической мембране.

Контрольные вопросы

1. Значение желез внутренней секреции в регуляции функций.
2. Методы изучения функций желез внутренней секреции и гормонов.
3. Механизм действия гормонов.
4. Гипоталамо-гипофизарная система и ее роль в регуляции функций желез внутренней секреции.
5. Гормоны (нейросекреты) гипоталамуса и их роль в регуляции функций гипофиза.
6. Гормоны гипофиза и их роль в организме.
7. Гормоны щитовидной железы и их роль в организме.
8. Гормоны околощитовидных желез и их роль в организме.
9. Гормоны надпочечников и их роль в организме.
10. Гормоны надпочечников и стресс.
11. Гормоны поджелудочной железы и их роль в организме.
12. Гормоны половых желез и их роль в организме.
13. Регуляция эндокринных функций половых желез.
14. Гормоны эпифиза и их роль в организме.
15. Гормоны тимуса и их роль в организме.
16. Простагландины и их роль в организме.

Глава 9

РАЗМНОЖЕНИЕ

Размножение, или репродукция, — важный биологический процесс, обеспечивающий продолжение вида. У млекопитающих этот процесс очень сложен и происходит при помощи специальных органов размножения, развившихся в процессе эволюции и имеющих свои особенности у каждого вида животных.

Функционировать органы размножения начинают у крупного и мелкого рогатого скота с 6—10-го мес, у свиней — с 5—8-го, а у лошадей — с 16—18-го мес. В этом возрасте в яичниках самок начинают периодически развиваться фолликулы, созревают яйцеклетки и самки приходят в половую охоту, а у самцов в семенниках начинается образование спермиев. Этот период называют наступлением *половой зрелости*. При благоприятных условиях содержания и хорошем кормлении половая зрелость наступает быстрее, а в суровых условиях содержания и при недостаточном кормлении она задерживается.

Половая зрелость наступает значительно раньше, чем заканчивается физиологическое созревание всего организма, и раннее спаривание с последующей беременностью обычно задерживает общее созревание, а приплод получается слаборазвитый и малопродуктивный. Спаривание недоразвитых животных может привести к нарушению у них половой функции и в последующие годы. Физиологическая зрелость у телок наступает в возрасте 16—18 мес, у овец и коз — 12—15, у свиней — 9—11 мес, а у кобыл — 3 лет, и только по достижении такого возраста можно их спаривать. Самцов-производителей указанных видов животных начинают использовать примерно в том же возрасте. Животных позднеспелых пород спаривают в более поздние сроки, по достижении ими полного развития.

Длительность использования животных для воспроизводства различна и зависит как от племенной ценности, так и от их старения. Большинство лошадей сохраняют хорошую плодовитость до 18—20, а некоторые — до 25—30 лет. Коров с хорошим удоем обычно держат до 12—14, а овец — до 7—8 лет. Свиньи теряют способность к оплодотворению в возрасте 7—10 лет.

ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ИХ ФУНКЦИИ У САМЦОВ

К органам размножения самцов относят: семенники с придатками, спермиопроводы, придаточные половые железы и совокупительный орган.

Семенники — это парные половые железы, в которых образуются половые клетки — *спермии* (*сперматозоиды*). Семенники имеют яйцевидную форму, но несколько уплощены с боков. Во время эмбрионального развития они образуются в поясничной части брюшной полости плода, а перед рождением или в первые месяцы после рождения опускаются через паховые кольца в мошонку. В случае задержания семенников в брюшной полости самцы теряют плодовитость (при двусторонней задержке) или же она несколько снижается (при односторонней задержке). Это явление называют *крипторхизмом*, а животных соответственно двусторонними или односторонними *крипторхами* или *нутрецами*.

Семенники покрыты собственной серозной оболочкой, а внутри разделены радиальными перегородками на камеры, в которых находится паренхима семенника, состоящая из семенных канальцев и соединительной ткани с интерстициальными клетками. Извитые семенные канальцы семенника представляют собой трубочки микроскопически малого размера, покрытые соединительноткан-

ной оболочкой. Под ней находятся питающие клетки — сертолиев синцитий и несколько рядов сперматогенного эпителия, из клеток которого образуются спермии. Зародышевые клетки и формирующиеся спермии расположены внутри извитого канальца в студнеобразном веществе сертолиева синцития, которое обеспечивает питание зародышевых клеток и формирующихся спермиев и не дает им распадаться. Сформировавшиеся спермии выделяют фермент гиалуронидазу, которая разжижает студенистое вещество, и спермии в просвете канальца под влиянием слабощелочной реакции среды приобретают подвижность. Затем они поступают в прямые канальцы, сеть семенника и наконец попадают в придаток семенника. У половозрелого самца образование спермиев (сперматогенез) происходит непрерывно, но неравномерно.

Сперматогенез начинается с того, что сперматогонии — первичные половые клетки, выстилающие стенки семенных канальцев, — превращаются в более крупные клетки, называемые сперматоцитами первого порядка. Последние, мейотически делясь, дают начало двум одинаковым по величине клеткам — сперматоцитам второго порядка. Происходит второе мейотическое деление, в результате которого образуются одинаковые сперматиды. Сперматиды — круглая клетка, содержащая значительное количество цитоплазмы, имеет гаплоидное число хромосом. Для того чтобы превратиться в функционирующий сперматозоид, она должна приобрести обтекаемую форму. Это связано со сложными процессами роста и видоизменения, не сопровождающимися клеточным делением.

Придаток семенника условно делят на три части: головку — начало придатка, тело, расположенное вдоль семенника, и хвост — конечная часть придатка. Канал придатка представляет собой сильно извитую трубочку. Длина его у самцов разных видов

животных колеблется от 50 м (бараны) до 85 м (жеребцы). В начале (в головке) просвет канала очень узкий (0,1—0,2 мм), затем он постепенно расширяется и в хвосте имеет диаметр 1—2 мм. Внутри канал выстлан высоким цилиндрическим эпителием, выделяющим секрет слабокислой реакции.

Продвижение спермиев через канал придатка происходит главным образом за счет сокращения мускулатуры его стенок. Проходя по каналу, спермии приобретают электрический заряд и стойкость к некоторым воздействиям среды, образующейся в сперме после эякуляции и в органах размножения самки. В придатке семенника при созревании спермиев митохондрии, разбросанные в их цитоплазме, концентрируются вокруг осевой нити. Это способствует лучшему обеспечению энергией спермия при движении. Аминокислотный состав в созревающем спермии значительно изменяется.

Процесс сперматогенеза протекает длительное время. На завершение сперматогенеза и продвижение спермиев через придаток у быков и баранов при умеренном использовании их в случке требуется около 50 дн.; 6—8 дн. приходится на прохождение спермиев через придаток семенника и созревание их в нем, следовательно, остальное время тратится на собственно сперматогенез.

В хвосте придатка спермии могут сохранять оплодотворяющую способность длительное время — до 1—2 мес. Выживаемости спермиев благоприятствует строение придатка, оплетенного кровеносными сосудами и нервными разветвлениями. В этих условиях к спермиям поступает достаточное количество питательных веществ и своевременно удаляются продукты обмена.

Образование спермиев в семенниках, их созревание и длительное хранение в придатках семенников у млекопитающих происходят при температуре на 3—4 °C ниже температу-

ры тела. Это связано с тем, что семенники находятся вне брюшной полости, а функции регуляции температуры выполняются кожей и мускулатурой мошонки. В жаркую погоду мускулатура мошонки и семенного канатика расслабляется и семенники опускаются, а кожа через многочисленные потовые железы испаряет много жидкости, за счет чего температура в семенниках понижается. В холодную погоду мускулатура семенника и мошонки сокращается, поверхность кожи сморщивается, семенники подтягиваются к брюшной стенке, кровеносные сосуды кожи мошонки сужаются и теплоотдача уменьшается. Нарушение терморегулирующей функции мошонки может привести к нарушениям плодovitости и даже к бесплодию производителя.

Пониженная температура и слабокислая реакция тормозят подвижность спермиев, снижают обмен веществ у них и этим сохраняют их энергию. При исключении хотя бы одного из этих условий спермии быстро погибают. Повышение температуры в семенниках до 38—40 °C ведет не только к гибели сформированных спермиев, но и к прекращению образования полноценных спермиев в семенных канальцах. У двусторонних крипторхов вследствие высокой температуры в семенниках нормального образования спермиев не происходит, и они не способны оплодотворять самок.

Спермии из хвоста придатка семенника выделяются через спермиопровод и мочеполовой канал.

Спермиопроводы, левый и правый, являются продолжением канала придатка семенников; находясь в семенных канатиках, они проникают через паховые кольца в брюшную полость, проходят над мочевым пузырем, сближаются и впадают в тазовую часть мочеполового канала. Над мочевым пузырем, перед впадением в мочеполовой канал, спермиопроводы значительно утолщены. Эти утолще-

ния называют ампулами спермиопроводов. В их стенках имеются железы, выделения которых смешиваются со спермиями во время спаривания. У быка и барана ампулы служат еще и местом накопления спермиев во время полового возбуждения перед садкой.

В тазовую часть мочеполового канала, кроме спермиопроводов, открываются протоки придаточных половых желез: пузырьковидных, предстательной, куперовых и многочисленных уретральных. У жеребца пузырьковидные железы выделяют тягучий секрет, у быка, барана и хряка — жидкий. Предстательная железа вырабатывает жидкий секрет и хорошо выражена у жеребцов и хряков. У быков и баранов она развита слабо. Куперовы, или луковичные, железы наибольшей величины достигают у хряка; они выделяют клейкий секрет.

Половая функция у самцов. Функция размножения у самцов представляет собой сложный комплекс рефлексов. Половое влечение возникает в результате восприятия анализаторами самца (слуховым, зрительным, обонятельным, тактильным) раздражений, исходящих от самки, при одновременном влиянии на его организм внутренних факторов, основным из которых служит половой гормон — тестостерон, обуславливающий половое влечение к самкам.

В проявлении половой функции участвуют различные отделы центральной и вегетативной нервной системы. Кора головного мозга, суммировав раздражения, полученные от анализаторов и внутренней среды, осуществляет свои импульсы через подкорковые половые центры — промежуточный мозг (гипоталамус). Эти центры, в свою очередь, передают импульсы в центры эрекции (подготовки полового члена к спариванию) и эякуляции (выделения спермы). Центры эрекции и эякуляции расположены в спинном мозге на

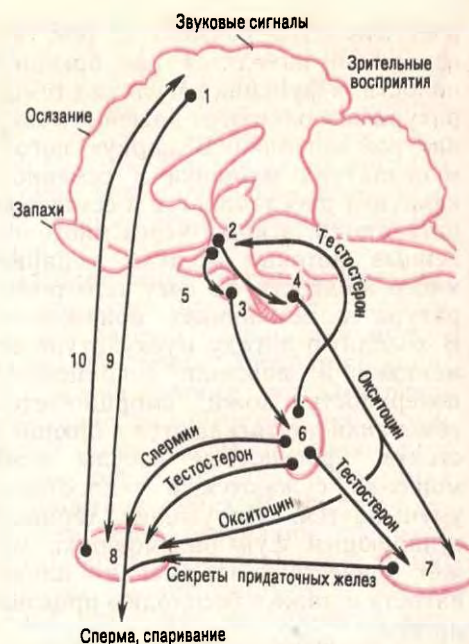
уровне нижних крестцовых и поясничных позвонков. Они связаны как с гипоталамусом и корой головного мозга, так и с рецепторами, находящимися в органах размножения. Кортиковые, подкорковые и спинальные половые центры находятся между собой во взаимодействии. Следовательно, половой центр представляет собой динамически функциональную систему, работающую как единый нервный механизм. Возбуждение передается не только от коркового и гипоталамического центров, но и в обратном направлении — от рецепторов органов размножения в эти высшие центры (рис. 46).

Осуществление половых рефлексов происходит при наличии условных рефлексов, образующихся на основе безусловных в течение индивидуальной жизни животного. Условные половые рефлексы вырабатываются очень быстро. Случка или получение спермы в искусственную вагину ведут к закреплению условных рефлексов с первого сочетания. Условными половыми раздражителями могут быть: вид случного манежа, подготовленной к случке самки и др. При изменении обстановки условные половые рефлексы перестраиваются.

Половой рефлекс у самцов — это сложный цепной рефлекс, состоящий из ряда взаимосвязанных реакций, причем завершение одной из них служит сигналом для возникновения следующей.

В цепном половом рефлексе различают следующие основные стадии.

Эрекция совокупительного органа (полового члена) заключается в том, что вследствие усиленного притока артериальной крови и наполнения ею пещеристых тел половой член увеличивается в размерах, делается упругим, что способствует введению его в органы размножения самки. При эрекции седалищно-пещеристая и луковично-пещеристая мышцы сокращаются и прижимают корень полового члена к седалищным костям,



46 Схема нейро-гуморальной регуляции процессов воспроизведения у самцов:

1 — головной мозг; 2 — гипоталамус; 3 — передняя и 4 — задняя доли гипофиза; 5 — фоллиберины и люлиберины гипоталамуса; 6 — семенники; 7 — придаточные половые железы; 8 — совокупительные органы; 9 — импульсы по нервным путям к совокупительным органам; 10 — импульсы с совокупительных органов

чем задерживается отток крови из него.

Совокупление — введение во влагалище самки полового члена и ряд движений, подготавливающих выбрасывание спермы. Процесс совокупления у быков и баранов происходит очень быстро, у лошадей и свиней он более длительный.

Эякуляция — выделение продуктов половых желез — спермы и секретов через мочеполовой канал. Возбуждение рецепторов полового члена передается по нервным волокнам в центр эякуляции. В ответ на раздражения под влиянием гормона окситоцина сокращаются мышцы придатков семенников, спермиопроводов, придаточных половых желез и мочеполового канала. В результате сперма и выделения придаточных поло-

вых желез поступают в мочеполовой канал, из которого выбрасываются ритмическими волнообразными сокращениями мускулатуры. Сперму, выделенную при одном спаривании, называют *эякулятом*. У жеребцов и хряков по сравнению с баранами и быками придаточные половые железы значительно более развиты и их секрция во много раз больше. Характер эякулята у самцов разных видов животных различен.

Во время эякуляции жеребцы и хряки выделяют секреты в определенной последовательности, в три фазы. В первую фазу выделяется жидкий секрет мочепокового канала и луковичных желез, во вторую — масса спермиев, в последнюю фазу секреты придаточных желез, способствующие продвижению спермиев через матку, что особенно важно для свиней, рога матки которых имеют большую длину. У быков и баранов сперма выбрасывается одним толчкообразным сокращением ампул, придаточных половых желез и мочеиспускательного канала.

В ампулах спермиопроводов быков и баранов постоянно находятся спермии в количестве, достаточном для нескольких эякуляций. У неиспользуемых производителей значительная часть спермиев из ампул выделяется с мочой.

Секреты придаточных половых желез выполняют ряд функций: промывание и подготовка мочепокового канала к прохождению спермы; увеличение объема эякулята; проталкивание спермиев к вершине рогов матки (у свиней); активация движения спермиев, так как они в придатке семенника слабоподвижны или неподвижны.

Концентрация спермиев в хвосте придатка семенников составляет около 5 млрд в 1 мл, с колебаниями от 3 до 6 млрд. В сперме хряка и жеребца спермии разбавлены секретами придаточных желез в 30—50 раз, быка — в 3—4, в сперме барана — в 2 раза (табл. 20).

20. Средние количественные показатели спермы, выделяемой различными видами животных

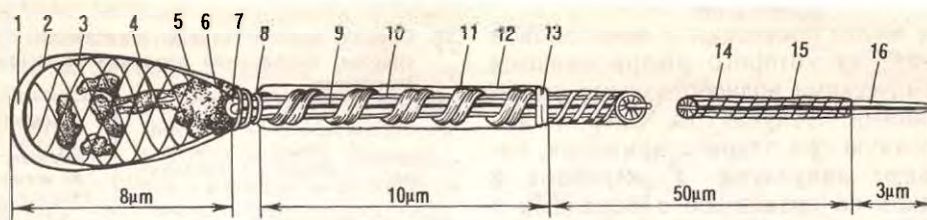
Животные	Объем эякулята, мл	Концентрация спермиев в 1 мл, млрд	Общее число спермиев во всем эякуляте, млрд
Бараны	1—2	2,0—4,0	2—10
Быки	4—5	1,0—1,5	4—10
Жеребцы	50—120	0,1—0,25	6—15
Хряки	150—300	0,1—0,2	20—80

Физико-химические свойства спермы. Сперма состоит из двух частей: спермиев и жидкости — плазмы, представляющей собой смесь секретов придаточных половых желез. Сперма быков и баранов содержит много белков: у быка — 5,8, у баранов — 10%. В сперме хряка белков 3,8, а у жеребца лишь 1,0—2,5%. В сперме быка и барана присутствуют липиды и фруктоза, а у хряков и жеребцов находят лишь их следы. Из минеральных веществ имеются калий, натрий, хлор, фосфор и ряд микроэлементов.

Спермии — основная часть спермы, так как без них невозможно оплодотворение. Плазма спермы содержит питательные вещества для спермиев, соли и другие вещества, влияющие на их жизнедеятельность. В ней есть также выделенные предстательной железой простагландин и вазогландин — активные вещества, вызывающие сокращение мускулатуры матки и кишечника, а также антиагглютинин, препятствующий склеиванию — агглютинации спермиев.

Спермий состоит из головки, шейки (соединительной части), тела и хвоста (жгутика). Длина спермиев сельскохозяйственных животных около 0,06—0,07 мм, или 60—70 мкм. Головка спермия составляет примерно $\frac{1}{9}$ его длины. В ней сосредоточена наследственная информация, а шейка, тело и хвост служат двигательным аппаратом спермия.

Головка спермия представляет собой овальную пластинку, несколько вогнутую с одной стороны и



47 Строение спермия:

1 — чехол головки; 2 — акросома; 3 — пересекающиеся фибриллы; 4 — хромосомы; 5 — бокаловидная оболочка; 6 — кольцевидный слой основы головки; 7 — клеточный центр (центросом); 8 — спираль шейки; 9 — осевые фибриллы; 10 — дорсальный и вентральный боковые канатики, каждый состоит из четырех фибрилл; 11 — двойная спираль соединяющей части; 12 — эктоплазма; 13 — последнее (замыкающее) кольцо по Иенсену; 14 — три спиральных фибриллы хвоста; 15 — оболочка хвоста; 16 — концевая часть

выпуклую с другой. В головке находится ядро. Передняя часть головки покрыта чехликом, под которым расположена акросома. Считают, что акросома спермия вырабатывает фермент гиалуронидазу. Короткой и тонкой шейкой головка прикреплена к телу, вдвое большему по длине, чем головка. Шейка очень хрупкая, при оплодотворении, когда спермий проникает в яйцо, она ломается и в яйце остается лишь головка. Внутри тела и хвоста спермия заключена осевая нить, состоящая из нескольких фибрилл, на всем протяжении (кроме кончика хвоста) обвитых тройной спиральной нитью. Кончик хвоста состоит из нескольких фибрилл, не покрытых спиральными нитями, и лишен оболочки (мембраны), покрывающей все остальные части спермия. При большом увеличении он выглядит похожим на кисточку (рис. 47).

Спермий содержат около 25% сухого вещества и 75% воды. Из сухого вещества 85% составляют белки, 13,2% — липиды и 1,8% — минеральные вещества. В спермиях имеется также значительное количество фосфора (около 2,7%), причем в головках содержание его доходит до 4%. В головках спермиев присутствует большое количество белков, связан-

ных с ДНК. В акросоме установлено некоторое наличие мукополисахаридов.

Остальные части спермиев (шейка, тело и хвост) состоят из белков, свободных липидов и солей. Спермий содержит ряд ферментов, принимающих активное участие в окислительных процессах, происходящих внутри их.

Нормальные спермий в жидкой среде способны поступательно и прямолинейно двигаться. Центр движения — тело и шейка. Головка не может самостоятельно двигаться, но спермий без головки могут сохранить способность к движению.

При движении спермия хвост его изгибается в одну сторону, а затем выпрямляется. Односторонние движения хвоста происходят одно за другим, волнообразно и очень быстро. Головка, имеющая ложкообразную форму, при односторонних ударах хвоста вращается вокруг своей оси, а вместе с ней вращаются и остальные части спермия. В результате удары хвоста приходятся на все стороны и спермий движется поступательно и прямолинейно.

Все спермий несут одноименный отрицательный электрический заряд, поэтому одноименно заряженные спермий отталкиваются друг от друга и в густой сперме не происходит столкновения и слипания их. Но иногда в сперме можно наблюдать агглютинацию спермиев — склеивание их головками. Это происходит в тех случаях, когда электрический заряд у них недостаточно высок и при встрече они не в состоянии оттолкнуться, а прилипают друг к другу головками и даже остальными своими частями.

Жизнеспособность спермиев вне организма зависит от температуры и состава жидкости, в которой они находятся. Наиболее подвижны спермии при температуре, близкой к температуре тела животных (37—39 °С). Более высокая температура убивает их. При понижении температуры движение спермиев замедляется, а при температуре, близкой к 0 °С, они переходят в состояние анабиоза.

При нарушении осмотического давления в окружающей среде спермии гибнут. В гипотонических растворах гибель спермиев наступает вследствие набухания их от проникающей внутрь воды, а в гипертонических растворах, наоборот, в результате обезвоживания цитоплазмы. Свежеполученная сперма быка и барана имеет нейтральную (рН 7,0) или слабокислую реакцию (рН 6,7—6,9), сперма хряка и жеребца — щелочную (рН 7,2—7,6). Небольшое увеличение кислотности в сперме ведет к замедлению движения спермиев, но они остаются живыми. Избыточная кислотность прекращает движение спермиев и убивает их. Чрезмерная щелочность, достигаемая, например, добавлением соды, сначала вызывает усиленное движение спермиев, но затем убивает их.

ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ИХ ФУНКЦИИ У САМОК

К органам размножения самок относят: яичники — основные половые железы; яйцепроводы — проводящие пути; матку — место развития плода; влагалище с клитором и половыми губами — совокупительные органы.

Яичники — парные органы овальной формы, в которых образуются и проходят все стадии роста половые клетки самки — яйца. Размеры яичников меняются в зависимости от функционального состояния и вида животных. У коров и свиней размеры яичников по длине от 2 до 5 см, у

овец — от 0,8 до 2, а у кобыл — от 3 до 12 см.

Яйцепроводы — тонкие, сильно извитые трубочки; по ним вышедшие из яичников яйца поступают в матку. Длина яйцепроводов в вытянутом состоянии у коров достигает 25—30 см, у овец — 10—15, у кобыл и свиней — 20—30 см. В самом начале яйцепровод воронкообразно расширен, с бахромчатым краем. Около бахромки имеется небольшое углубление — сумка, способствующая попаданию яйцевых клеток в воронку яйцепровода, а не в брюшную полость. Далее яйцепровод постепенно суживается и заканчивается очень узким просветом, называемым истмусом. У коров, овец и свиней яйцепровод переходит в рог матки без резких границ. У кобыл этот переход более заметен.

Матка состоит из рогов, тела и шейки. У свиней рога матки имеют вид кишечных петель, очень длинные, достигают 150—200 см каждый, тело матки развито слабо, шейка матки не имеет резких границ, и ее отверстие незаметно переходит в просвет влагалища.

Овогенез. Процесс образования и созревания женских половых клеток — яиц (яйцеклеток) — называют овогенезом (ovum — яйцо). Яйца образуются из клеток генеративного (зачаткового) эпителия, которые группами отщепляются и образуют фолликулярную зону яичника. Одна из клеток каждой отщепившейся группы развивается в первичное яйцо, а остальные — в фолликулярные (гранулезные) клетки. Первичные яйца называют *ооцитами первого порядка*.

Первичных зародышевых яиц в яичнике очень много; у коров, например, количество их достигает 100 тыс., но лишь немногие из них проходят весь процесс развития и роста.

В начале развития фолликулярные клетки, окружающие яйцо, размножаются и постепенно образуют вокруг него несколько слоев (первич-

ный фолликул). Затем в одном месте слои клеток расходятся и между ними образуется полость с прозрачной жидкостью. В зрелом фолликуле полость с жидкостью составляет его большую часть. В одном месте слой фолликулярных клеток слегка выпячивается в полость в виде небольшого бугорка. В нем находится яйцо. Поэтому выступающую часть эпителия называли яйценосным бугорком.

В яичнике половозрелого животного обычно имеется несколько фолликулов, но только часть из них достигает полной зрелости, а остальные, достигнув той или иной стадии развития, подвергаются атрезии — уменьшению в размере — и постепенно рассасываются.

У разных видов животных размеры и число фолликулов неодинаковы. У кобыл и коров созревает и овулирует одновременно, как правило, только один, редко два фолликула, которые чаще находятся в разных яичниках. У овец в зависимости от породы созревает одновременно 1—2 фолликула или несколько. У многоплодных пород, в частности у овец романовской породы, одновременно может созреть и овулировать 3—4 и даже до восьми фолликулов. Созревшие фолликулы достигают величины 1 см. У свиней одновременно созревает в обоих яичниках 15—20 и даже 40 фолликулов размером до 0,8—1 см в диаметре.

У коров, овец и свиней зрелые фолликулы выступают на поверхности яичника в виде бугорка. Развившийся фолликул у коров достигает 1—1,5, редко 2 см в диаметре. В развитии фолликула различают три стадии: первая — фолликул величиной 0,5—0,75 см, имеет жесткую, толстую оболочку; вторая — фолликул достигает максимального развития, в среднем 1—1,5 см, хорошо прощупывается на поверхности яичника в форме пузырька с сильно напряженными тонкими стенками, флюктуация (зыбление) жидкости в фолликуле хорошо выражена; третья — проис-

ходит еще большее истончение стенок фолликула и размягчение окружающей стромы яичника. Такое состояние фолликула бывает перед *овуляцией* — разрывом стенки созревшего фолликула и выходом из него яйца. Овуляцию определяют по уменьшению размеров, спадению стенок фолликула и наличию на нем углубления.

У кобыл различают четыре стадии созревания фолликула. В связи со значительно большими размерами развивающегося фолликула у кобыл определять эти стадии еще легче.

Перед овуляцией фолликулы у кобыл достигают в диаметре 5—10 см и более, отчего яичник значительно увеличивается в объеме. Количество жидкости в фолликуле лошади достигает иногда 80—100 мл и более. Фолликулярная жидкость, продуцируемая оболочкой фолликула, прозрачная, янтарно-желтого или лимонного цвета, содержит эстрогенные гормоны. Ее консистенция и некоторые другие физико-химические свойства изменяются в зависимости от зрелости фолликула. По мере созревания фолликула жидкость делается более щелочной и рН ее доходит до 8,0. Фолликулярная жидкость обладает бактериостатичностью (задерживает рост бактерий) и некоторой бактерицидностью (убивает их).

Овуляция. Это сложная реакция на внутренние и внешние раздражители. Один из внутренних раздражителей — давление накапливающейся фолликулярной жидкости. Разрыв фолликула объясняют многими факторами, в том числе и действием протеолитических ферментов в фолликулярной жидкости. Ткани в наиболее истонченном месте в стенке зрелого фолликула раздвигаются, происходит разрыв мельчайших капилляров, и через образовавшееся отверстие — «кратер» — в воронку яйцепровода выходит яйцо вместе с окружающими его клетками яйценосного бугорка.

У коров, овец и свиней разрыв фолликулов может происходить в

любом месте поверхности яичника. Яичник лошади покрыт плотной оболочкой, и фолликулы разрываются только в направлении овуляционной ямки.

В период овуляции усиливается приток крови к яйцепроводам, их мышечные волокна напрягаются. В результате воронка с сумкой яйцевода расширяется, охватывая яичник, что способствует попаданию яйца и фолликулярной жидкости в яйцепровод. Благодаря попеременным сокращениям мышечных волокон яйцевода происходит всасывание в него жидкости фолликула вместе с яйцом и окружающими его клетками яйценосного бугорка. Яйцо постепенно передвигается в сторону матки.

У коров, овец, свиней и лошадей овуляция осуществляется независимо от того, было или нет спаривание самки с самцом. У некоторых млекопитающих животных, например у кроликов, овуляция происходит только после дополнительного нервного возбуждения, вызванного, например, естественным спариванием. У самок крупного и мелкого рогатого скота, свиней и лошадей спаривание с самцом и процедура искусственного осеменения, служащие дополнительными раздражителями нервной системы, могут в некоторых случаях ускорить наступление овуляции.

Во время роста и созревания фолликулов, в период овуляции и в дни, последующие за ней, существенно перестраиваются функции организма самок, и особенно органов размножения. В яичнике постоянно находятся фолликулы в везикулярной стадии, которые синтезируют половые гормоны — эстрогены, причем при росте и развитии фолликулов синтез гормонов значительно интенсивнее. Эстрогены с током крови разносятся по всему организму и при значительном их количестве вызывают у самки течку и половую охоту.

Течка. Эструс — комплекс сложных морфологических и функциональных изменений, происходящих в ор-

ганах размножения самки, направленных на обеспечение продвижения, сохранения и оплодотворения гамет и последующего развития зародыша. От действия гормонов расширяются кровеносные сосуды слизистых оболочек половых путей, которые приобретают красную окраску и становятся отечными. Клетки мускулатуры матки удлиняются, что ведет к временному увеличению ее объема; по окончании течки они укорачиваются. Во время течки наблюдают также попеременное сокращение и расслабление мышечных слоев рогов, тела и шейки матки. Напряжение мускулатуры шейки матки ослабевает, канал ее делается проходимым.

Эстрогены стимулируют клетки слизистой матки, влагалища и особенно шейки матки к секреции прозрачной жидкой слизи. Вытекание обильного количества прозрачной слизи особенно ярко выражено у коров и телок. Во вторую половину охоты у коров слизь мутнеет и несколько густеет.

У лошадей явления течки выражены значительно слабее, чем у коров. Наличие во влагалище жидкой прозрачной слизи, вытекающей из шейки матки, у кобыл отмечают лишь незадолго до овуляции и во время ее. На протяжении остального периода охоты выявляют только расслабление мускулатуры шейки матки, покраснение влагалища и увлажнение слизистых половых путей. Течка у животных обычно наступает раньше появления признаков охоты. У коров она начинается за 24—36 ч до начала охоты и продолжается во время ее, а всего длится 2—3 сут. У свиней ярко выраженные признаки течки (сильное покраснение, припухание и отечность вульвы) регистрируют за сутки до начала яркого проявления охоты.

Половая охота. Под влиянием эстрогенных гормонов повышается возбудимость нервной системы, организм мобилизуется на выполнение функции размножения.

Коровы во время охоты беспоко-

ятся, мычат, плохо едят корм, сбавляют удой, иногда убегают из стада, собираются вместе и прыгают друг на друга. У овец подобные признаки охоты выражены слабо. У свиней начало охоты выражается беспокойным поведением, беспрестанным обнюхиванием, прыганием на других маток. В разгар охоты характерным признаком служит «рефлекс неподвижности», состоящий в том, что свинья сразу успокаивается и делается неподвижной, если ей на поясницу положить руку; если к свинье в этот период охоты подведут хрюка, то ее трудно отогнать от него. У кобыл тоже меняется поведение, понижается аппетит. Они сильнее реагируют на различные внешние раздражители (случайные шумы, звуки, появление посторонних лиц, животных).

Наиболее ярко половые рефлекс у самок всех видов животных проявляются в присутствии самца. Для выявления охоты часто используют самцов-пробников.

У кобыл охота продолжается в среднем 5—7 дн., с колебаниями от 3—4 до 10—12 дн. Считают, что большая продолжительность охоты у кобыл по сравнению с коровами, у которых она длится 10—20 ч, зависит от значительно большего времени, требуемого на созревание и разрыв фолликула. Это связано со структурой яичника кобылы, овуляция в котором может произойти только в овуляционной ямке.

Степень проявления признаков половой охоты у самок тесно связана с температурным фактором и временем дня. Половые рефлекс ярче выражены утром и вечером и в прохладные весенние и летние дни, тогда как в жаркое время дня признаки охоты слабее и иногда затухают совсем.

Время овуляции. У коров при полноценном кормлении и хорошей упитанности овуляция обычно происходит через 7—15 ч после окончания охоты. В случае ослабленного тонуса нервной системы, что бывает при истощении, недостаточном и неполно-

ценном кормлении, продолжительность развития фолликулов значительно увеличивается, овуляция задерживается, а в некоторых случаях совсем не наступает. Высокая молочная продуктивность при неправильном питании (с большим преобладанием зерновых) подавляет функции яичников.

У овец большинство фолликулов овулируют через 31—32 ч от начала охоты; у свиней овуляция происходит через 25—40 ч от начала охоты.

У многоплодных животных, в яичниках которых одновременно созревает несколько фолликулов, их овуляция наступает в сравнительно короткое время. Интервал между разрывом первого и последнего фолликулов у овец и коз обычно не более 4 ч. Этот срок лимитируется тем, что желтые тела, образующиеся после разрыва первых фолликулов, начинают продуцировать гормон прогестерон, препятствующий развитию и созреванию остальных фолликулов, находящихся в яичнике.

Овуляция у кобыл обычно происходит за 24—48 ч до окончания половой охоты, но, поскольку длительность охоты, быстрота роста и созревания фолликула подвержены значительным колебаниям, установить время, оптимальное для спаривания, труднее, чем у коров, овец и свиней.

После овуляции признаки охоты и течки, вызванные эстрогенными гормонами, исчезают, секреция слизистой шейки матки и влагалища прекращается. В шейке матки восстанавливается тонус мускулатуры. В слизистой влагалища частично отторгаются эпителиальные клетки.

Желтое тело. После овуляции на месте опорожнившегося фолликула образуется желтое тело, которое развивается в основном из фолликулярных клеток, выстилающих складчатые сжавшиеся стенки фолликула. Отростки из соединительнотканной оболочки образуют остов желтого тела, а разрастающиеся кровеносные сосуды пронизывают его.

функции размножения выполняет центральная нервная система, регулирующая секрецию гормонов и опосредующая их обратное действие. Центры этой регуляции расположены в гипоталамусе. Внешние раздражители поступают через анализаторы (зрительный, обонятельный, слуховой, вкусовой, осязательный), внутренние раздражители — гормоны — сигнализируют о внутренней готовности животного к размножению. Головной мозг суммирует получаемые раздражения. Нервные импульсы преобразуются в гипоталамусе в гуморальные факторы, способствующие выделению гормонов гипофиза. Такое преобразование обеспечивается нейросекреторным свойством гипоталамических клеток. Специфические нейросекреторные факторы, вырабатываемые в гипоталамусе и поступающие по воротной кровеносной системе в переднюю долю гипофиза, стимулируют ее к выделению гонадотропных гормонов. Фолликулостимулирующий гормон вызывает рост и развитие фолликулов. Лютеинизирующий гормон стимулирует разрыв фолликулов — овуляцию и способствует превращению их в желтые тела; в результате воздействия этого гормона желтые тела усиливают продукцию прогестерона.

Перед наступлением течки и охоты в кровь выделяется больше фолликулостимулирующего гормона; затем, когда фолликул созрел, поступающие в кровь из яичника эстрогенные гормоны действуют через гипоталамус на гипофиз и из него усиленно выделяется лютеинизирующий гормон. Продуцируемые яичником эстрогены и прогестерон влияют не только на аппарат размножения, но и на центральную нервную систему организма. Наступает состояние течки и охоты.

Процесс спаривания или искусственного осеменения рефлекторно ведет к выделению из задней доли гипофиза окситоцина, который вызывает сокращение мышц матки и яйце-

проводов у самок, что способствует быстрому проникновению спермиев в яйцепровод, где и происходит оплодотворение яйца.

Во время течки и охоты под влиянием повышенного количества эстрогенов у самок резко повышается возбудимость гипоталамического полового центра. Большое значение имеют звуковые раздражители и запаховые вещества (феромоны), выделяемые как самками, так и самцами.

Возбужденный гипоталамус посредством ретикулярной формации индуцирует (настраивает) кору головного мозга, вызывая в ней сексуальную настроенность в поведении самки или самца, то есть *половую доминанту* — временный господствующий очаг возбуждения в центральной нервной системе. При этом многие функции организма мобилизуются на осуществление воспроизведения (рис. 48).



48 Схема нейро-гуморальной регуляции процессов воспроизведения у самок при половой доминанте:

1 — головной мозг; 2 — гипоталамус; 3 — передняя и 4 — задняя доли гипофиза; 5 — фоллиберины и люлиберины гипоталамуса; 6 — яичник; 7 — фолликул; 8 — половые органы; 9 — импульсы, идущие по нервным путям к половым органам; 10 — импульсы с рецепторов половых органов

Во время половой доминанты, называемой также фолликулярной фазой, у самок быстро образуются условные рефлексы на обстановку, пробу на охоту самцом и пр. У многих кобыл устанавливается рефлекс на появление конюха, который выводит животных на пробу и случку.

Образовавшиеся условные половые рефлексы очень стойки и у многих животных прочно сохраняются в период беременности.

На практике широко применяется рефлексологический способ, основанный на учете реакции самки на самца или реакции самки на самку. Феномен половой охоты проявляется у бесплодных коров во время стадии возбуждения, поэтому выявление охоты с помощью пробника считают истинным признаком бесплодия, и наоборот, отсутствие охоты в сроки, когда она должна была появиться, принимают за вероятный признак беременности. Этот метод позволяет диагностировать начальные стадии беременности у животных с точностью до 95—100% (В. С. Шипилов).

После овуляции при образовании в яичнике желтого тела и усилении продукции гормона прогестерона наступает *материнская доминанта*, называемая также лютеальной фазой полового цикла (рис. 49). Прогестерон активизирует нервные центры, связанные с материнством. В результате поведение самки меняется: течка и охота прекращаются, самка не подпускает самца для спаривания, в матке начинается подготовка к ношению и развитию плода.

Вышедшие из фолликула яйца не всегда оплодотворяются. Но образовавшееся желтое тело, выделяя прогестерон, все же вызывает материнскую доминанту, которая временно подавляет половую доминанту. Такое состояние, называемое *ложной беременностью*, снова сменяется половой доминантой.

На ритмическое проявление половой периодичности, особенно на своевременное проявление и длитель-



49 Схема нейро-гуморальной регуляции процессов воспроизведения у самок при материнской доминанте:

1 — головной мозг; 2 — гипоталамус; 3 — передняя и 4 — задняя доли гипофиза; 5 — яичники; 6 — желтое тело; 7 — молочная железа; 8 — матка

ность охоты, течки и процесса овуляции, в значительной мере влияют условия внешней среды: температура, кормление, содержание. В зимнее холодное время фолликулы у многих кобыл и коров развиваются медленно и охота бывает более продолжительной, чем в теплое время при хорошем пастбищном кормлении. Разнообразное кормление самок ведет к ускорению созревания фолликулов. Ослабление организма какими-либо заболеваниями, недостаточным кормлением, чрезмерной работой и т. д. сопровождается замедлением развития фолликулов, а иногда и их атрезией.

Продвижение и выживаемость спермиев в органах размножения самок. При спаривании у коров, овец и коз сперма попадает во влагалище, а у кобыл и свиней в матку. У быков, баранов и козлов эякуляция происходит очень быстро, одним импульсом. Сперма рассеивается по стенкам влагалищной части шейки матки. Перемещение спермиев через шейку, тело



Табл. I. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА:

1 и 2 — базофилы; 3 — эозинофил; 4 — юный нейтрофил; 5 — палочкоядерный и 6 — сегментоядерный нейтрофилы; 7 — малый, 8 — средний и 9 — большой лимфоциты; 10 и 11 — моноциты; 12 — клетка Тюрка (по Н. П. Рухлядеву)



Табл. II. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ ОВЦЫ:

1 — базофил; 2 — эозинофил; 3 — юный, 4 — палочкоядерный и 5, 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



Табл. III. 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

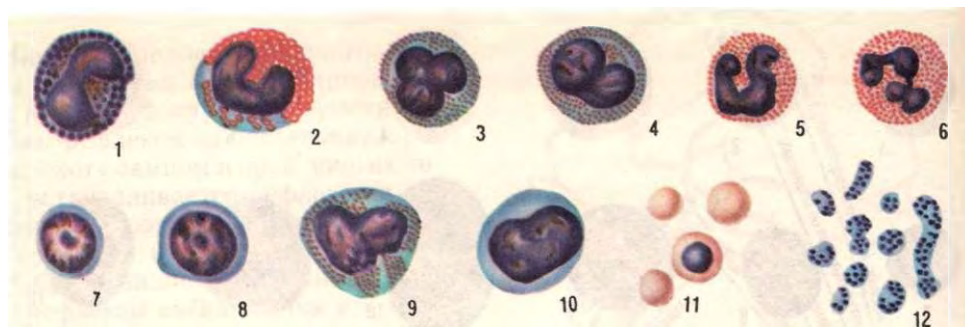


Табл. IV. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ СВИНЬИ:

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

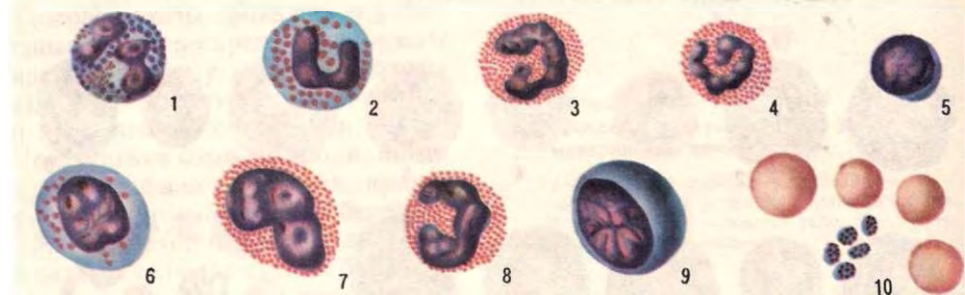


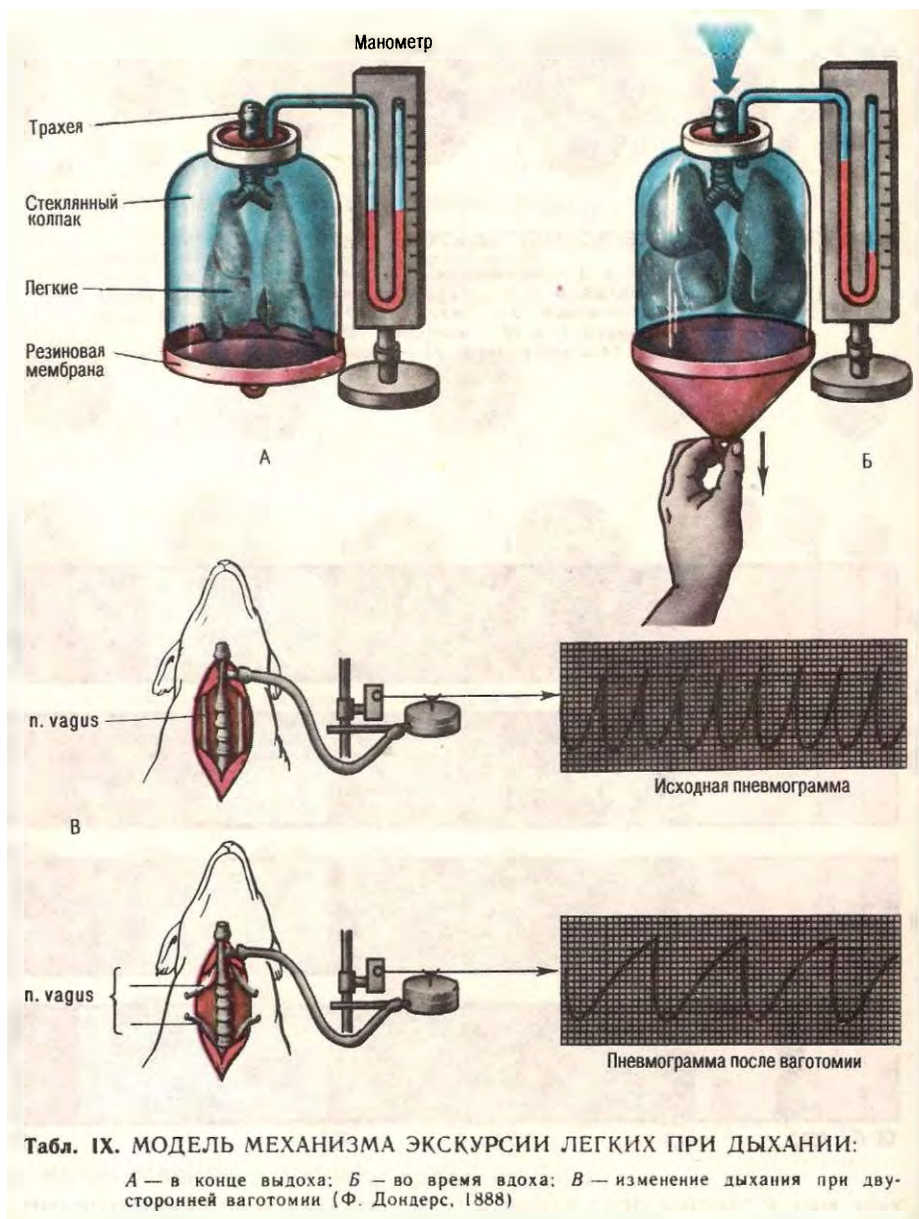
Табл. V. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ СОБАКИ:

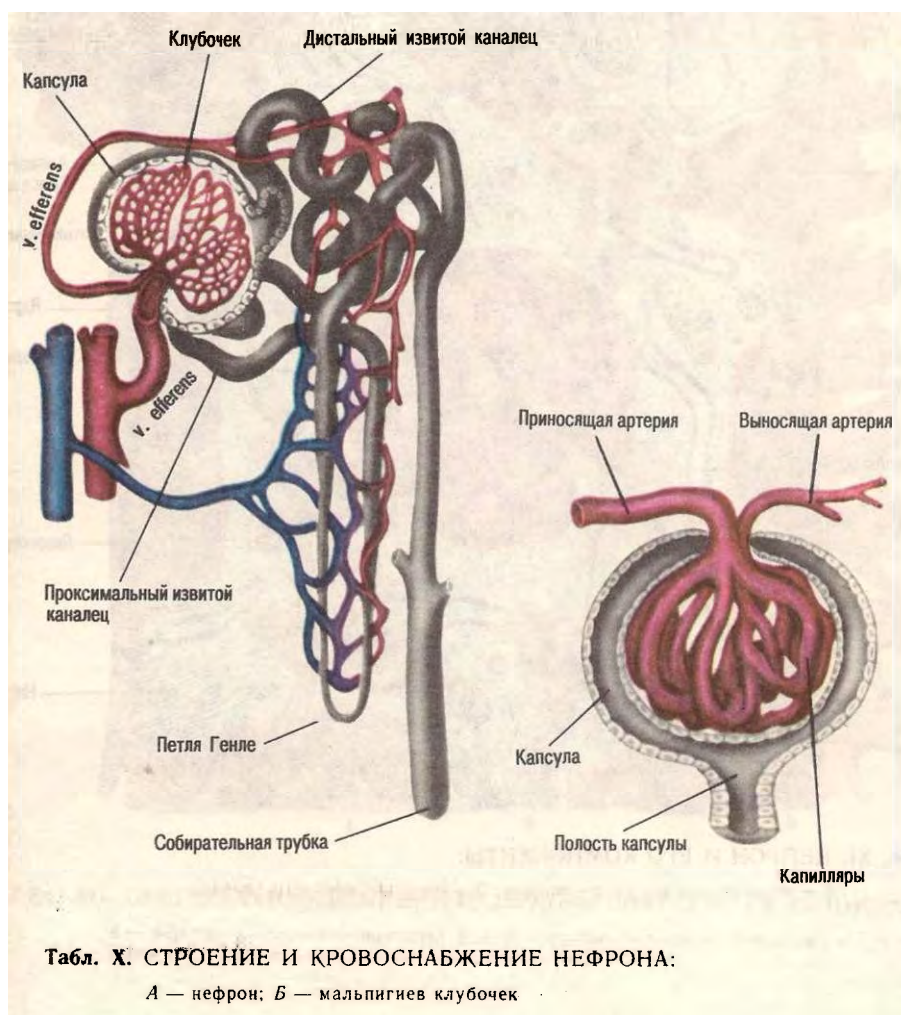
1 — базофил; 2 — эозинофил; 3 — палочкоядерный и 4 — сегментоядерный нейтрофилы; 5 — малый и 6 — большой лимфоциты; 7 и 8 — моноциты; 9 — клетка Тюрка; 10 — эритроциты и тромбоциты

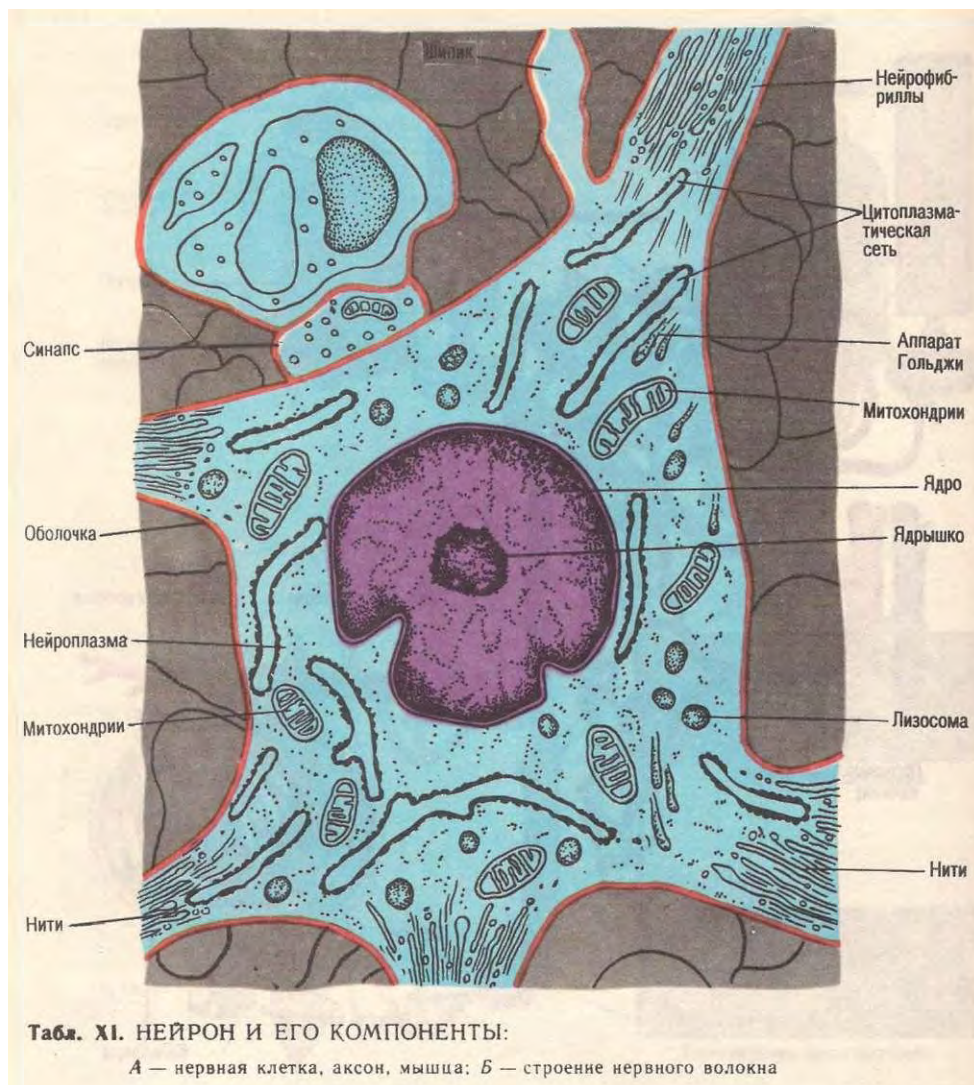


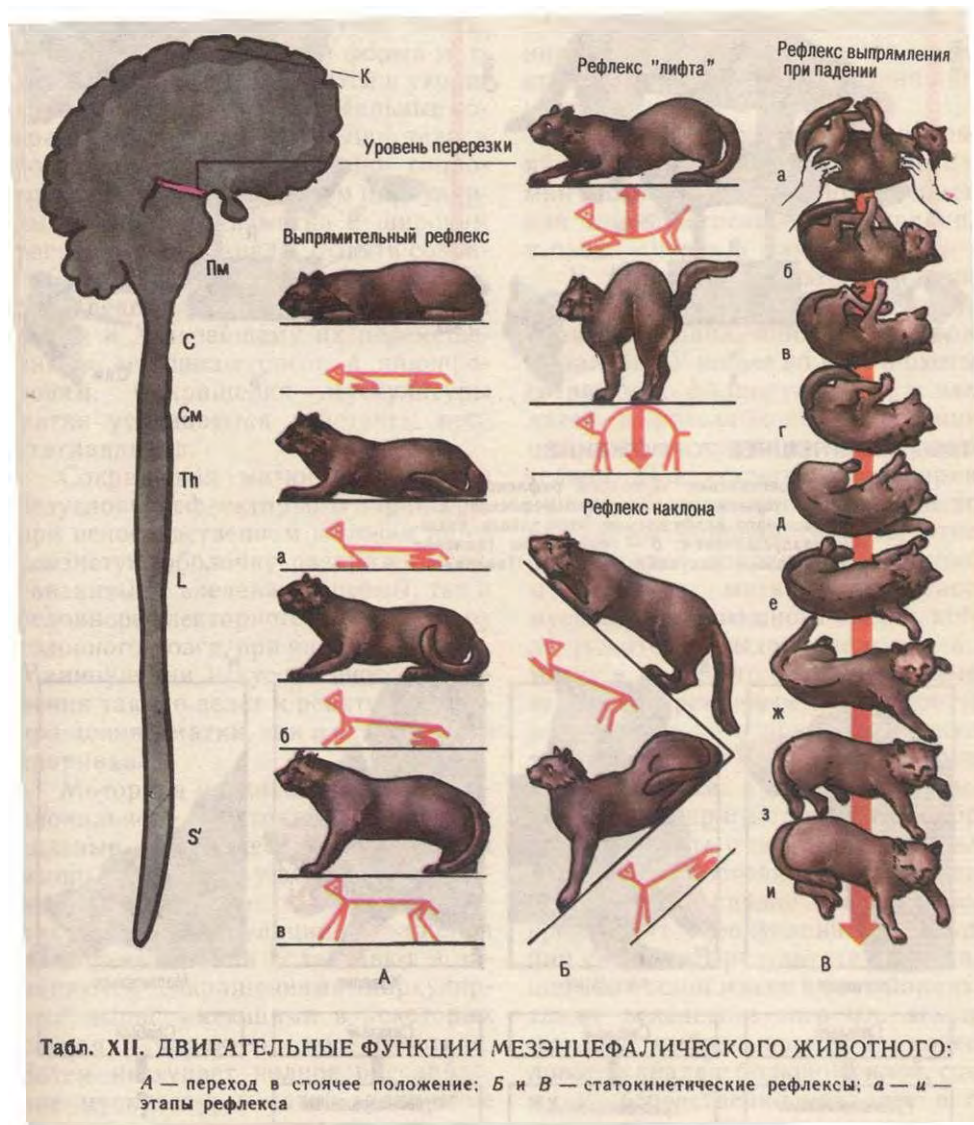
Табл. VI. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ КУРИЦЫ:

1 — базофил; 2 и 3 — эозинофилы; 4 — псевдо-эозинофил с круглыми гранулами; 5 — псевдо-эозинофил с гранулами в виде заостренных палочек; 6 — малый и 7, 8 — более крупные лимфоциты; 9 и 10 — моноциты; 11 — клетки Тюрка; 12 — эритроциты; 13 — ретикулоциты; 14 — тромбоциты









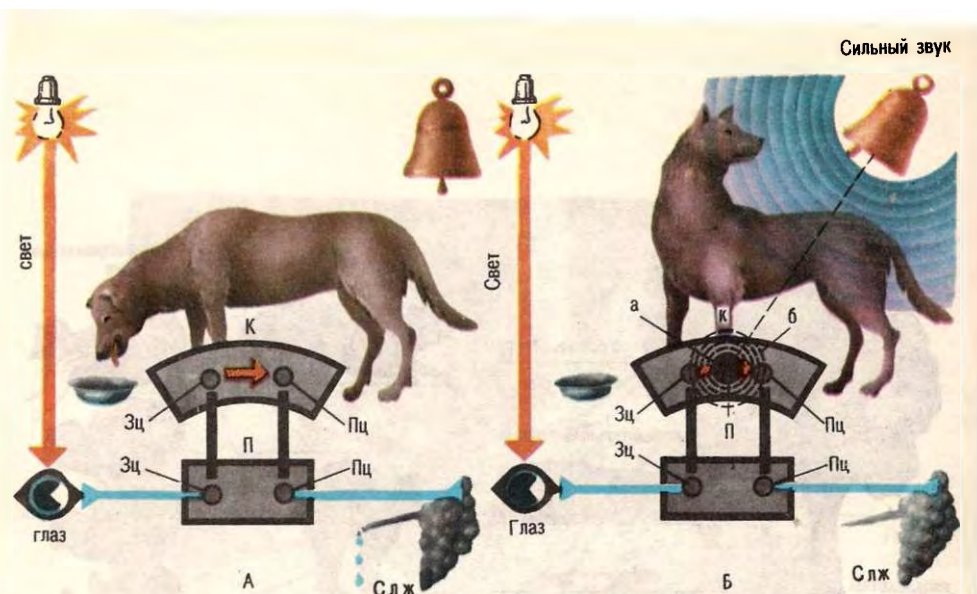


Табл. XIII. ВНЕШНЕЕ ТОРМОЖЕНИЕ:

А — осуществление условного рефлекса; Б — внешнее торможение условного рефлекса; а — очаг сильного возбуждения, вызванного внешним раздражителем; б — торможение (явление отрицательной индукции по И. П. Павлову)

I	II	III	IV
Сильный	Сильный	Сильный	Слабый
Уравновешенный	Уравновешенный	Неуравновешенный	?
Подвижный	Инертный	?	

Табл. XIV. ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ У ЖИВОТНЫХ ПО И. П. ПАВЛОВУ (I, II, III, IV). ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ГИППОКРАТА:

сангвиник, флегматик, холерик, меланхолик

и рога матки происходит в результате сокращений мускулатуры этих органов. Состояние охоты у самок сопровождается резким увеличением возбудимости мускулатуры матки: повышается ее тонус и усиливаются ритмические сокращения мышц. Вследствие этого изменяется и форма матки, значительно утолщаются и укорачиваются ее тело и рога. Сильные сокращения продольных мышц тела и рогов матки одновременно сопровождаются расслаблением циркулярных мышц шейки матки и широким раскрытием ее канала. Все эти сократительные движения мускулатуры ведут к всасыванию спермиев из шейки матки и дальнейшему их перемещению к вершинам рогов и яйцепроводам. Сокращения мускулатуры матки усиливаются действием простагландинов.

Сокращения матки бывают как безусловнорефлекторного характера, при непосредственном влиянии на ее слизистую оболочку раздражителей, связанных с введением спермы, так и условнорефлекторного, через кору головного мозга, при виде самца и пр. Манипуляция искусственного осеменения так же ведет к реактивным сокращениям матки, как и естественное спаривание.

Моторика матки зависит от функционального состояния яичников: сильные сокращения продольных мышц наблюдали у всех овец, в яичниках которых имелись зрелые фолликулы. После овуляции сокращения продольных мышц ослабевают и заменяются сокращениями циркулярных мышц, имеющими в некоторых случаях характер перестальтики. Затем наступает полное расслабление мускулатуры матки, удлинение ее рогов, перемещение всего органа в полость большого таза и полное закрытие канала шейки, делающее его непроходимым для спермы.

Сокращения матки при искусственном осеменении и естественном спаривании стимулируются выделением из задней доли гипофиза гормо-

на окситоцина, который, действуя на гладкую мускулатуру, вызывает ее сокращения. При испуге животного, грубом и неумелом обращении с ним из надпочечников выделяется гормон адреналин, который подавляет действие окситоцина, уменьшает сокращения матки и вследствие этого снижает вероятность оплодотворения яйцеклетки.

Спермии могут достичь воронки яйцепровода коровы в течение 2—4 мин после искусственного осеменения или естественного спаривания, а у овец — через 6 мин.

У животных с маточным типом осеменения участие мускулатуры матки в продвижении спермиев более выражено. У кобыл во время охоты и созревания фолликула матка находится в расслабленном состоянии, шейка ее раскрыта и очень чувствительна. При естественном спаривании у кобыл при виде жеребца возбуждается нервная система, отчего рефлекторно сокращается круговая мускулатура матки. Напрягается мускулатура брюшного пресса, кобыла тужится и выдавливает слизь из матки и мочу. Это сокращение бывает кратковременным, не более минуты, после чего круговая мускулатура и мускулатура брюшного пресса расслабляются, а продольные мышцы матки напрягаются, и в ней образуется полость с пониженным давлением. Такое состояние продолжается 3—5 мин; в начале этого периода происходят совокупление и эякуляция спермы. В результате всасывающего действия матки в этот момент, а также вследствие того что эякулят жеребца выбрасывается из мочевого канала с большой силой, сперма непосредственно попадает в полость матки и достигает вершины рогов ее в первые же секунды. Через несколько минут продольная мускулатура матки расслабляется и начинает сокращаться круговая мускулатура, что ведет к еще лучшему проникновению спермы во все складки слизистой матки, в вершины рогов; часть спер-

мы струйкой выбрасывается через канал шейки матки во влагалище.

У свиньи канал шейки матки очень длинный и сужается в передней части. На внутренней поверхности его имеются выступы, за которые при совокуплении может удерживаться штопорообразный конец полового члена хряка. При эякуляции сперма быстро заполняет рога матки и в результате сокращений ее мускулатуры спермии уже через 10—15 мин достигают яйцепроводов.

Механизм передвижения спермиев из матки в яйцепроводы сельскохозяйственных животных менее изучен, чем перемещение их из влагалища в матку. Яйцепровод в вершине рога матки начинается очень узким отверстием. У лошади оно настолько мало, что в него с трудом проходит булавка. В связи с этим можно предполагать, что сперма перемещается в результате ее всасывания.

У овец поступление спермиев в яйцепроводы регулируется особым сфинктером, расположенным на месте впадения яйцепровода в рог матки. Расслабление этого сфинктера происходит за 10—15 ч до наступления овуляции.

В яйцепроводы попадает очень небольшое число спермиев, всего лишь десятые доли процента от общего количества, введенного при искусственном осеменении или естественном спаривании. В яйцепроводах спермии не накапливаются. Они могут присутствовать в большом числе только в шейке или рогах матки, где в течение некоторого времени сохраняются в жизнеспособном состоянии, и оттуда в период, близкий к овуляции, небольшими порциями поступают в яйцепроводы. Спермии перемещаются через яйцепроводы не сплошным потоком, а довольно разрозненно и, если не встретят яйцеклетку, попадают в брюшную полость, где и рассасываются.

Скорость продвижения спермиев зависит от состояния органов размножения самок. Чем ближе к момен-

ту овуляции, тем выше тонус половых путей и их мышечная сократительная способность, тем быстрее спермии перемещаются через матку и яйцепроводы. Собственное, активное, направленное движение спермиев проявляют только вблизи яйца.

В половых путях самок есть участки, в которых спермии могут некоторое время сохранять свою оплодотворяющую способность. У животных с маточным типом осеменения (свиньи и кобылы) — это тело и вершины рогов матки, а у животных с влагалищным типом естественного осеменения (коровы и овцы) таким участком служит шейка матки. Слизь, продуцируемая клетками эпителия матки, подавляет активность спермиев; фолликулярная жидкость способна активизировать их. Во время овуляции эта жидкость попадает в ампулу яйцепровода, а оттуда в матку и побуждает спермиев к активному движению.

В половых органах коров и овец продолжительность жизни спермиев в среднем равняется 36—48, свиней и кобыл — 24—48 ч.

Среда влагалища самок неблагоприятна для выживаемости спермиев, и они быстро гибнут, если не проникают далее, в глубь половых путей.

Для выживаемости спермиев большое значение имеет общее состояние организма самок. Например, у кобыл плохой упитанности, изнуренных работой, уже через 12—24 ч после осеменения в матке находили лишь неподвижных, погибших спермиев. Такие кобылы оставались холостыми, несмотря на повторные покрытия. У кобыл нормальной упитанности при хорошем содержании и кормлении в слизи матки выявляли подвижные спермии даже через 48 ч после осеменения.

Для длительности сохранения оплодотворяющей способности спермиев существенное значение имеет качество спермы производителей, о котором можно судить по выживаемости спермиев вне организма: чем

дольше выживаемость, тем выше их оплодотворяющая способность.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Оплодотворением называют проникновение спермиев в цитоплазму яйца, слияние ядер спермия и яйца и образование зиготы — оплодотворенного яйца, способного расти и развиваться и дающего начало новому организму.

Яйца самок млекопитающих животных по сравнению с яйцами птиц очень малых размеров. Яйца птиц и других животных, эмбрионы которых развиваются вне организма, сохраняют запасы питательных веществ, необходимых для питания эмбриона.

Яйцо млекопитающих имеет довольно правильную шарообразную форму и называется ооцитом первого порядка; диаметр его всего 0,1—0,2 мм. Ооцит состоит из цитоплазмы с включением желточных зерен и шаровидного ядра. Он покрыт тонкой бесструктурной желточной оболочкой, над которой находится прозрачная оболочка в виде ободка. Между этими оболочками имеется околожелточное, или перивителлиновое, пространство. Прозрачную оболочку облегает лучистый венец, состоящий из нескольких слоев удлинённых мелких фолликулярных клеток. Лучистый венец обычно окружен скоплениями округлых фолликулярных клеток, оторвавшихся вместе с ооцитом от яйценосного бугорка фолликула. Фолликулярные клетки склеены между собой вязким студенистым веществом, относящимся к мукополисахаридам и содержащим гиалуроновую кислоту.

Ооциты первого порядка остаются на стадии профазы первого мейотического деления до наступления половой зрелости. При созревании того или иного фолликула прерванный процесс первого мейотического деления возобновляется, завершаясь примерно ко времени овуляции. В ядре происходит конъюгация хромосом, образование тетрад и расхождение гомологичных хромосом, а цитоплазма делится на две неравные части: образуется одна крупная клетка — ооцит второго порядка, — содер-

жащая желток и почти всю цитоплазму, и маленькая клеточка — первый полюстит, или полярное тельце, состоящее почти исключительно из ядерного материала. При втором мейотическом делении (когда яйцо уже в яйцепроводе) ооцит снова делится на две неравные части, образуя крупную оотиду и маленький вторичный полюстит, причем обе эти клетки содержат гаплоидное число хромосом. Каждая особь получает ровно половину хромосом и генов от матери, а другую половину — от отца.

У самок сельскохозяйственных животных ооциты живут очень недолго. Если контакт со спермиями не произойдет в течение 6—10 ч после выхода их из фолликула, структура ооцитов меняется, цитоплазма сморщивается и они гибнут.

Эффективность спаривания сельскохозяйственных животных в значительной мере зависит от своевременности их покрытия. Поскольку яйцо по выходе из яичника способно к оплодотворению всего лишь несколько часов, то спаривание животных следует проводить перед овуляцией, как можно ближе к ее началу.

Яйца млекопитающих не имеют аппарата движения и самостоятельно не перемещаются. Вышедший из фолликула ооцит вместе с окружающими его фолликулярными клетками попадает в яйцепровод. Продвижение его происходит благодаря сокращению мускулатуры стенок яйцепровода. Яйцо перемещается очень медленно, так как перистальтические сокращения мускулатуры стенок яйцепровода чередуются антиперистальтическими.

Проникшие в яйцепровод спермии окружают яйцо и внедряются в лучистый венец. Они выделяют ряд ферментов, один из которых — гиалуронидаза — вызывает распад межклеточного вещества лучистого венца, и клетки его отпадают. Спермии проникают в прозрачную оболочку и околожелточное пространство, после чего происходит второе мейотическое деление. После выделения второго полярного тела один из спермиев, внедрившихся в околожелточное пространство, проникает сквозь желток-

ную оболочку в цитоплазму яйца. Хвост у него отпадает, а головка быстро набухает, достигая размеров ядра. Затем головка спермия и ядро яйца сливаются и дают начало новому организму — *зиготе*. Последняя дробится на два бластомера (дочерние клетки), каждый из которых одновременно или последовательно снова делится на два бластомера.

Оплодотворение происходит в ближайшей к яйцнику трети яйцепровода. Образовавшаяся после оплодотворения зигота постепенно продвигается по направлению к матке. Она выходит в матку у свиней на 3—4-е сут, у коров и овец на 4—5-е, а у лошадей — на 5—7-е сут после овуляции. Зигота достигает рога матки, находясь в стадии морулы, и представляет собой скопление бластомеров без обособленной полости. По внешнему виду она похожа на ягоду малины, а по объему почти не превышает зиготы в ее первоначальном виде, так как дробящиеся бластомеры уменьшаются в размерах.

В результате спаривания или искусственного осеменения в одном половом цикле не все самки становятся беременными. Часто беременность достигается путем многократных повторных покрытий в последующие половые циклы. Несоответствие между количеством осеменений самок и числом рожденного молодняка может быть как вследствие отсутствия оплодотворения, так и гибели зародышей. Развитие эмбриона может быть нарушено на разных этапах и в зависимости от ряда причин. Чаще всего его гибель (*эмбриональная смертность*) происходит в первые недели беременности, когда эмбрионы и их оболочка очень малы и могут рассосаться в матке, так что аборта (выкидыша) не возникает.

В результате у одноплодных животных отмечают лишь запаздывание повторной течки: самка приходит в охоту не через 3 нед, а спустя 30—40 дн. и более. У многоплодных животных (свиней, овец) может погибнуть

лишь часть эмбрионов, а остальные нормально развиваются. В таких случаях плодовитость этих животных уменьшается. Эмбриональная смертность может быть вызвана не только специфическими заболеваниями, она встречается и у здоровых самок вследствие ряда причин. К ним относят несвоевременное покрытие (спаривание после овуляции) в период течки, которое может привести к развитию нежизнеспособного приплода; спаривание в чрезмерно ранние сроки после родов. Последнее относится к коровам, у которых во время первой течки отмечают незавершенность послеотельных процессов. Первая течка может наступить через 2—3 нед после отела, но у отдельных коров слизистая матки к этому времени еще не приходит в нормальное состояние. При осеменении таких коров восстановительные процессы затрудняются, а в некоторых случаях возникают заболевания органов размножения и бесплодие. Оплодотворение яйцеклетки может наступить при раннем послеотельном осеменении, так, как это происходит в яйцепроводе, но *имплантации* (прикрепления) зародыша в матке не наступает, что ведет к его гибели.

В ответ на введение спермы в матку с незаконченным процессом обновления эндометрия организм вырабатывает антитела против спермиев: спермиоагглютинины, спермиотоксины и др. Они вызывают гибель зародыша не только при первом осеменении, но, сохраняясь в крови длительное время, препятствуют оплодотворению яйцеклетки и нормальному развитию эмбриона при последующих покрытиях. Обновление структур эндометрия у большинства коров заканчивается к 40—50-му дн. после отела.

Частые осеменения неоплодотворяющихся коров повышают титр антител в их крови против спермиев. В процессе воспроизведения в системах самка — спермий и самка — эмбрион образуются иммунные свя-

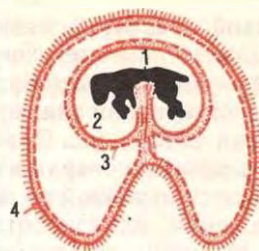
зи, которые в благоприятных условиях заканчиваются нормальным оплодотворением и эмбриогенезом, а при нарастании иммунных противоречий — пренатальной гибелью эмбриона.

На эмбриогенез отрицательно влияют слишком низкий и слишком высокий энергетические уровни питания. При голодании в крови резко снижается уровень глюкозы, что нарушает гонадотропную функцию гипофиза, вследствие этого ухудшается процесс имплантации и зародыш гибнет. У ожиревших животных оплодотворение может не произойти из-за биологической неполноценности яйцеклеток или гибели зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза. Отрицательно влияет и белковый дефицит, а избыток концентрированных кормов в рационе при недостатке грубых и сочных резко снижает оплодотворяемость самок и жизнеспособность новорожденных. Для физиологически полноценной беременности большое значение имеет достаточное содержание микроэлементов и витаминов (особенно витамина А) в кормах.

БЕРЕМЕННОСТЬ

Беременность — это период от оплодотворения до рождения плода. У кобыл это состояние называют жеребостью, у коров — стельностью, у овец — суягностью, у свиней — супоросностью.

В зиготе млекопитающих, находящихся в стадии морулы, различают два слоя клеток: светлые и темные. Более светлые клетки образуют наружный слой, под ними располагаются массы темных клеток. Светлые клетки играют большую роль в питании зародыша, поэтому этот слой называют *трофобластом* (питательным слоем). Сам зародыш развивается из темных центральных клеток (эмбриобластов). Образующуюся полость в моруле именуют *бластоцистой* — *зародышевым пузырьком*.



50 Схема околоплодных оболочек у лошади:

1 — плод; 2 — амнион; 3 — аллантоис; 4 — хорион

У сельскохозяйственных животных бластоциста в первые четыре дня пребывания в матке сохраняет прозрачную оболочку; питательная функция клеток трофобласта, прилежащего изнутри к прозрачной оболочке, проявляется уже и в это время. Постепенно бластоциста увеличивается в размере, прозрачная оболочка истончается и разрывается. После этого начинает быстро расти и плодное яйцо, в котором образуется желточный пузырь, наполненный прозрачной белковой жидкостью, ассимилированной трофобластом из секрета слизистой матки.

Одновременно с образованием желточного пузыря формируются зародыш и зародышевые (околоплодные) оболочки: водная — амнион, мочева — аллантоис и сосудистая — хорион (рис. 50). Образование этих оболочек у лошадей и коров в основном заканчивается через 2 мес после оплодотворения яйца, а у овец и свиней — через месяц. Амнион образует околоплодный пузырь; аллантоис — пузырь, облегающий амнион; к наружной поверхности аллантоиса прилегает третья оболочка — хорион, вместе с аллантоисом формируя аллантохорион. В последнем возникает кровеносная сеть — разветвления пупочных сосудов, по которым питательные вещества поступают к органам плода и удаляются продукты обмена.

Наружная оболочка — хорион у большинства млекопитающих вместе

со слизистой оболочкой матки образует *плаценту*, или детское место. Плацента — это сложный орган, состоящий из измененной слизистой оболочки матки и хориона. При формировании плаценты поверхность хориона становится неровной на всем своем протяжении или на отдельных участках. На хорионе образуются выступы — *ворсинки*, которые входят в соответствующие углубления слизистой матки — *крипты*. У лошадей и свиней ворсинки в этих углублениях только прикасаются к эпителию слизистой матки, который выделяет питательную жидкость — *эмбриотроф*, или маточное молоко. Эмбриотроф состоит из секрета эпителия, смешанного с лимфой, трансудирующей из отечной слизистой оболочки матки. В его состав входят также остатки лейкоцитов, эритроцитов и продукты распада клеточных элементов.

Плаценту, ворсинки которой лишь прикасаются к эпителию слизистой матки, называют *эмбриотрофной* или *эпителиохориальной*. В связи с таким строением плаценты у кобыл и свиней при родах и абортах ворсинки хориона вытягиваются из углублений слизистой матки, не разрушая ее.

У жвачных плацента более сложная. Наружная поверхность хориона в большей части гладкая, и лишь в определенных местах расположены участки детской плаценты — *котиледоны*, где сгруппированы сильноветвящиеся ворсинки. У плода крупного рогатого скота бывает 80—100 котиледонов. На слизистой матки жвачных соответственно котиледонам развиваются материнские части плаценты — *карункулы*, имеющие вид грибовидных, сидящих на ножках образований с множеством углублений. В них слизистая матки утрачивает свой эпителий, ворсинки хориона проникают прямо в соединительную ткань и, следовательно, более приближены к кровеносным сосудам матери. Такую плаценту называют *десмохориальной*. У хищников и грызунов, кроме эпителия, исчезают со-

единительнотканые клетки и мускульная оболочка сосудов, так что эпителий хориона непосредственно прилегает к эндотелию кровеносных сосудов матки (*эндотелиохориальная плацента*).

В эмбриональном развитии животного выделяют три периода: *зародышевый*, когда формируется бластоциста, образуется трофобласт, начинается закладка зародышевых листков, плодных оболочек; *предплодный* — переходный период от зародышевого к плодному, заканчивающийся в конце первой трети беременности, в данный период происходит закладка всех органов; *плодный* — от конца предплодного до рождения животного, в это время продолжают расти и развиваться все органы и плод формируется в особь, сходную с родительскими организмами.

Продолжительность беременности у животных разных видов указаны в таблице 22.

На продолжительность беременности влияют в некоторой степени климатические факторы и условия питания. При плохом кормлении срок вынашивания плода удлиняется. Плоды мужского пола развиваются несколько длительнее, чем женского. Например, жеребчики вынашиваются в среднем на 1—2 дн. дольше, чем кобылицы, а бычки — на 3—5 дн. дольше, чем телочки.

Питание плода. Пока оплодотворенное яйцо продвигается по яйце-

22. Продолжительность беременности, дн.

Животные	В среднем	Колебания
Лошади	340	307—412
Ослы	380	360—390
Коровы	285	240—310
Верблюды	365	335—395
Северные олени	225	195—243
Свиньи	114	110—140
Овцы и козы	150	140—160
Собаки	62	59—65
Лисицы	51	51—54
Кошки	58	55—60
Норки	42	37—80
Соболя	—	250—300
Кролики	30	28—33

проводу, в матке не происходит изменений. Но как только оно попадает в матку, ее слизистая оболочка начинает изменяться: кровеносные сосуды расширяются, лимфатические узлы увеличиваются, с поверхности эпителия исчезают реснички.

У лошади и свиньи эпителий хориона не вплотную соприкасается с эпителием слизистой матки, между ними остается пространство, заполненное эмбриотрофом, который всасывается и перерабатывается хорионом. Плод в течение всей беременности питается эмбриотрофом, поэтому достаточное отделение последнего имеет большое значение для нормального развития плода.

У животных с более сложной плацентой питание зародыша вначале, до ее образования, эмбриотрофное, но по мере развития плаценты и тесного соединения хориона с тканями матки (имплантация) питательные вещества начинают поступать из крови матери.

Через ворсинки хориона эмбрион получает питательные вещества, кислород и освобождается от двуокиси углерода и ненужных продуктов обмена. Процесс питания плода через хорион состоит из ряда сложнейших биохимических реакций и ферментативных процессов. Переход различных веществ из крови матери в кровь плода осуществляется строго избирательно. Уровень различных веществ в крови плода, в частности минеральных веществ, таких, как Са, К, Na и Fe, отличается от их содержания в крови матери.

Высокомолекулярные белки крови матери при помощи ферментов расщепляются в хорионе до альбумоз, а затем вновь синтезируются в теле плода. Жиры и сложные углеводы также сначала распадаются в плаценте, а затем снова синтезируются.

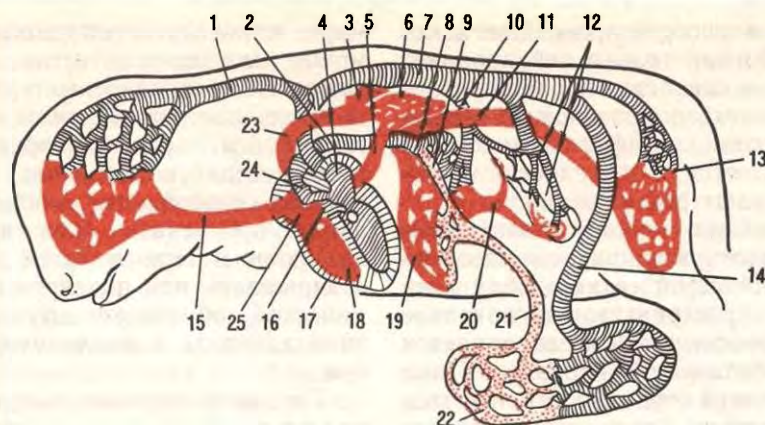
Плацента способна не только усваивать и перерабатывать вещества, поступающие из крови матери, но и накапливать их, например витамины.

Через плаценту легко проходят гормоны, некоторые антитела, вырабатываемые организмом матери, но она не пропускает многие виды микроорганизмов и паразитов, предохраняя развивающийся эмбрион. Избирательная способность эпителия хориона пропускать одни вещества из крови матери в кровь плода и задерживать или подвергать биохимической обработке другие получила название *плацентарного барьера*.

Передача нервных импульсов от матери плоду происходит через плаценту посредством особых веществ — *медиаторов*. Однако не только материнский организм оказывает влияние на плод, но имеются и обратные отношения.

Кровообращение плода. В эмбриональный период легкие не функционируют, поэтому кровообращение у эмбриона существенно отличается от кровообращения у взрослых животных; оно связано с плацентой и называется плацентарным.

От подвздошной артерии ответвляются две пупочные артерии, которые выходят из плода через пупочное отверстие, затем разветвляются в аллантохорионе и образуют густую сеть кровеносных сосудов и капилляров, входящих в ворсинки хориона (рис. 51). Мелкие кровеносные сосуды соединяются в пупочные вены, которые через пупочное отверстие входят в тело плода. По этим венам кровь, идущая от хориона, направляется к печени, оттуда в воротную вену и далее в правое предсердие. В перегородке между правым и левым предсердиями расположено овальное отверстие с клапаном. Легочная артерия, идущая от правого желудочка, соединена с аортой временно образующимся сосудом — боталловым протоком. Из правого предсердия часть крови попадает в левое, где смешивается с венозной кровью из легочной вены, остальная поступает в правый желудочек и из него через боталлов проток примешивается к крови аорты. Систе-



51 Схема плацентарного кровообращения:

1 — плечеголовной ствол; 2 — каудальная полая вена; 3 — артериальный проток; 4 — левое предсердие; 5 — легочная вена; 6 — капилляры в легких; 7 — аорта; 8 — печеночная вена; 9 — венозный проток; 10 — чревная артерия; 11 — брыжеечная артерия; 12 — капиллярная сеть желудка; 13 — капилляры тела; 14 — пупочная артерия; 15 — крапильная полая вена; 16 — овальное отверстие; 17 — правый желудочек; 18 — левый желудочек; 19 — капиллярная сеть в печени; 20 — воротная вена; 21 — пупочная вена; 22 — капиллярная сеть в плаценте; 23 — легочная артерия; 24 — межвенозный бугорок; 25 — правое предсердие

ма кровоснабжения плода замкнутая, и кровь матери нигде не попадает в кровеносные сосуды плода и наоборот. Все органы и ткани тела эмбриона снабжаются смешанной кровью с небольшим содержанием кислорода и с повышенным содержанием двуокси углерода.

Гемоглобин эритроцитов плода называют утробным гемоглобином. В отличие от гемоглобина крови взрослых животных утробный гемоглобин легче соединяется с кислородом, более резистентен к кислотам и щелочам. К концу утробного периода эти свойства теряются.

С момента рождения у животного начинают функционировать легкие. Боталлов проток закрывается, и кровь из правого желудочка поступает в легочную артерию. Отверстие между правым и левым предсердиями зарастает, и кровь в левое предсердие по-

ступает только из легочных вен. Пупочные вены и артерии закрываются, и из них образуются связки.

Обмен веществ у плода. Процессы ассимиляции у плода значительно преобладают над процессами диссимиляции, что обеспечивает его быстрый рост. Плоду не нужно тратить много энергии, так как внутренние органы его, за исключением сердца, почти не работают, потери тепла нет, а двигательные реакции его органов не требуют больших затрат энергии.

Кишечник у плода начинает слабо функционировать лишь во второй половине эмбрионального развития. В нем выделяются ферменты и скапливается первородный кал (меконий), состоящий из желчи, эпидермиса и пр. Желчь вырабатывается печенью, которая начинает функционировать на довольно ранних стадиях развития. Чешуйки эпидермиса заглатываются плодом. Первородный кал отделяется в околоплодную жидкость еще до рождения и может снова заглатываться. Почки плода выделяют зародышевую мочу.

Сокращения мускулатуры плода, движение его членов можно проследить начиная с середины беременности. Движение плода усиливается как от действия механических факторов (давления), так и при повышении температуры в его тканях и чрезмерного накопления двуокси углерода. Плод обладает кожной чувствитель-

ностью, и у него функционирует центр, регулирующий деятельность сердца. Усиление движения плода отмечают и при изменении состава крови матери. Таким образом, основная реакция плода в утробе матери на меняющиеся условия состоит в сокращении мускулатуры (в основном мускулатуры конечностей). Следовательно, безусловная рефлекторная деятельность у плода довольно выражена. Однако головной мозг эмбриона находится в состоянии покоя, как бы в глубоком сне, поэтому условно-рефлекторной деятельности у него нет. У плода функционируют внутрисекреторные железы, то есть вырабатываются некоторые гормоны: инсулин, гормон роста и др.

Влияние беременности на организм самки. С наступлением беременности у самок изменяются функции многих органов, и в частности внутренней секреции. Механизм взаимоотношений эндокринных желез в этот период очень сложен и не вполне ясен.

Эстрогенный гормон, вырабатываемый в яичниках во время роста фолликулов, обуславливает рост (гиперплазию) мускулатуры матки и разрастание (пролиферацию) ее слизистой. Прогестерон, вырабатываемый желтым телом, способствует скреплению (нидации) плода с маткой и понижает чувствительность матки к окситоцину. В яичниках самок, как правило, прекращаются рост фолликулов и овуляция. Однако у кобыл в первые месяцы жеребости в яичниках может происходить созревание фолликулов и даже отмечается овуляция. В период беременности у всех животных плацента вырабатывает большое количество эстрогенов и прогестерона. У однокопытных имеются видовые особенности нейрогуморальной регуляции функции воспроизведения. У кобыл в первый месяц жеребости отмечают высокую гонадотропную активность гипофиза и недостаточную активность желтого тела. В яичниках жеребых кобыл

в данный период созревают новые фолликулы, в крови увеличивается содержание производимых ими эстрогенов, и в то же время матка подвергается специфическому влиянию находящейся в ней бластоцисты. В таких сложных условиях в слизистой матке образуются специфические структуры — эндометральные чаши, выполняющие функции временных эндокринных желез: клетки их синтезируют и выделяют в кровь гонадотропины, вызывающие рост и развитие дополнительных крупных фолликулов. После овуляции на их месте формируются желтые тела, которые выделяют значительное количество прогестерона, что способствует прикреплению зародыша. Под действием прогестерона начинается дегенерация эндометральных чашевидных структур, прекращается выработка маточных гонадотропинов. К 3—3¹/₂ мес жеребости регулирование соотношения прогестеронов и эстрогенов осуществляется в плаценте, где эти гормоны начинают синтезироваться.

В первый период беременности самки лучше усваивают корм, становятся более упитанными, но к концу беременности некоторые из них худеют.

Во время беременности в печени накапливается гликоген, в крови повышается количество нейтральных жиров, липидов и холестерина. Увеличивается общий объем крови, но морфологический состав ее мало меняется. Количество гемоглобина остается в норме, повышается свертываемость, скорость оседания эритроцитов (СОЭ) увеличивается. Количество кальция и фосфора в крови во вторую половину беременности уменьшается, что, по-видимому, связано с большой тратой этих веществ на формирование плода. Количество кальция повышается.

Нарушение минерального обмена у беременных животных ведет к неравномерному росту рога и быстрому стиранию зубов. Увеличивающаяся

потребность в крови в связи с ее большим притоком к матке ведет к некоторой гипертрофии сердечной мышцы. Учащается дыхание, которое становится грудным в результате повышения внутрибрюшного давления в связи с ростом плода. Усиливается деятельность почек, выделяется больше мочи, мочеиспускание и выделение кала становятся более частыми.

Латентная стадия беременности. У некоторых видов животных (соболь, норки, горностаи, косули и др.) зародыш длительное время находится в матке, не прикрепляясь к ее стенке. Такое состояние характерно для соболей, у которых спаривание происходит в июле, а щенение — в апреле — начале мая. Но еще в феврале у них в матке присутствуют свободные, неприкрепившиеся blastocysts. Этот период, когда неприкрепившийся зародыш задерживается в своем развитии, называют латентным периодом беременности. Его появление связывают с гормональной неактивностью желтых тел в этот период. Биологический смысл латентного периода беременности — рождение приплода в наиболее благоприятное для воспитания и кормления время — весной.

РОДЫ

Рождение живого плода — сложный физиологический процесс. Нормальные роды, являющиеся результатом законченного эмбрионального развития плода, не бывают внезапными. Организм самки готовится к этому акту, а также к дальнейшему постэмбриональному воспитанию новорожденного. Ткани, окружающие шейку матки, вагину и вульву, набухают. За 3—4 нед у коров и кобыл образуется отек вымени, который затем все более увеличивается. Непосредственно перед родами в вымени начинается секреция молозива. Связочный аппарат родовых путей в последние дни

расслабляется, по обе стороны хвоста формируются глубокие впадины, что особенно заметно у коров. Расслабление связок наступает под влиянием гормона релаксина, продуцируемого желтым телом в конце беременности.

Желтое тело, а затем и плацента вырабатывают гормон прогестерон, который понижает возбудимость мускулатуры матки, делает ее способной растягиваться под влиянием давления увеличивающегося плодного пузыря до очень больших размеров. Но к концу беременности продукция этого гормона значительно уменьшается, а возможно, и прекращается.

Взамен прекращающейся эндокринной деятельности плаценты начинает активно действовать яичник, продуцируя эстрогенные гормоны и тем самым способствуя повышению чувствительности мускулатуры матки к ацетилхолину, образующемуся в окончаниях парасимпатических нервных волокон и служащему раздражителем гладкой мускулатуры. Возрастает чувствительность и к окситоцину, который вызывает сокращения мускулатуры матки.

Таким образом, благодаря снятию блокирующего действия прогестерона и наличию возбуждающих веществ — ацетилхолина и окситоцина — матка подготавливается к родам. Для раздражения ее интерорецепторов необходимы импульсы. Они исходят от созревшего плода, который начинает усиленно двигаться. В ответ на это мускулатура матки ритмически сокращается — возникают родовые схватки.

Процесс родов делят на три фазы: раскрытия родовых путей; выведения плода; послеродовая фаза.

В первой фазе начинаются родовые схватки, или потуги, длящиеся несколько часов и приводящие к раскрытию шейки матки. Наполненные водами плодные оболочки оттесняются к заду и способствуют расширению вагины и вульвы. Плодные пузыри разрываются, плодные воды вы-

текают, отчего поверхность родовых путей становится гладкой и скользкой.

Первая фаза родов переходит во вторую фазу — выведения плода. Эта фаза у коров продолжается от 20 мин до 1—2 ч, у кобыл — 5—20 мин, у овец — до 2 ч, у свиней — 4—5 ч и более.

Во время третьей фазы выходят плодные оболочки — послед. У крупного рогатого скота отделение последа происходит через 8—10 ч, у овец и коз — несколько ранее, а у кобыл — через полчаса-час после рождения плода. У свиней послед отделяется обычно после рождения каждого плода.

Роды у животных происходят чаще ночью, то есть в период наиболее тихой и спокойной обстановки. Вероятно, в ночное время понижается тормозящее влияние коры больших полушарий на подкорковые центры, что благоприятствует процессу родов. Внезапный шум, яркое освещение могут затормозить или даже прервать процесс родов.

Трансплантация зигот. В последние годы в ряде стран ведутся интенсивные исследования по трансплантации зигот у самок крупного рогатого скота. Вначале пересаживали неоплодотворенную яйцеклетку, извлекаемую из фолликулов перед овуляцией. В настоящее время проводят в основном трансплантацию оплодотворенных яиц. Этот метод позволяет ускорить размножение животных ценных линий. При обработке доноров гормонами можно получить от них одновременно несколько зрелых яиц и пересаживать их реципиентам, менее ценным в племенном отношении. Известно два основных метода трансплантации зигот: хирургический и нехирургический. При использовании хирургического метода делают лапаротомию в подвздошной области и специальной пипеткой (можно глазной или пастеровской) зиготу в небольшом количестве физиологического раст-

вора вводят в яйцевод или рог матки. Зародыши на стадии двух—четырех бластомеров переносят в яйцевод, а на более поздних стадиях развития — в рог матки. Нехирургический метод состоит в том, что зиготу вводят глубоко в матку при помощи прибора, напоминающего шприц для искусственного осеменения. Методика трансплантации зигот открывает большие перспективы как для молочного, так и для мясного скотоводства.

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ

Взрослые самки птиц в норме имеют только левые развитые и функционирующие яичник и яйцевод. Правые яичник и яйцевод тоже закладываются в эмбриональном периоде, но остаются недоразвитыми.

Продуктивность домашней птицы, особенно курицы-несушки, в основном связана с деятельностью органов размножения. В период яйцекладки органы размножения у кур сильно увеличиваются: яйцевод достигает 65—70 см длины при массе 75—80 г, а яичники весят почти 40 г.

В период паузы в яйцекладке, во время линьки яйцевод сокращается до 17—20 см при массе 4 г, а яичник весит всего лишь около 3 г.

Яичник представляет собой гроздь фолликулов разной величины и зрелости. Всего в яичнике курицы-несушки насчитывают от 500 до 3500 яйцеклеток, находящихся на разных стадиях развития. В самых ранних стадиях яйцеклетки очень малы — около 40 мкм. Более зрелые яйцеклетки окружены фолликулярным эпителием, от которого отделены нежной желточной оболочкой. Развиваясь и накапливая желток, яйцеклетки превращаются в большие шары — яичные желтки, достигающие 35—40 мм в диаметре.

На ранних стадиях развития яйцеклетка серо-белого цвета, более зрелая — желтоватого, а созревшая —

желтого, что зависит от содержания каротиноидов. В точке, где образуется латекра (колбообразный тяж), сначала формируется светлый желток, затем концентрическими слоями в течение нескольких дней откладываются слои белого и желтого желтка. Желтый слой образуется в течение дня до полуночи, а светлый — в продолжение остальной части ночи.

На поверхности желтка расположен зародышевый диск (собственно яйцеклетка) — белое пятнышко величиной 1—2 мм в диаметре.

Процесс овуляции, формирование яйца и яйцекладка. К признакам скорой овуляции относят увеличение полостной жидкости в области яичника и яйцевода и активную перистальтику воронки яйцевода. Овуляция происходит быстро, в течение 1—2 мин; разрыв фолликула начинается с одного конца стигмы и продолжается по всей ее длине, яйцеклетка выходит из фолликула и попадает в брюшную полость или в воронку яйцевода. Воронка яйцевода своими широкими краями охватывает и поглощает овулированную яйцеклетку, вращая ее до тех пор, пока верхние стенки воронки не сомкнутся. Процесс поглощения яйца воронкой продолжается 5—7 мин, а прохождение его по верхней части яйцевода до белковой — около 15—18 мин. Белковая часть яйцевода представляет собой трубку длиной 30—40 см; в ней формируемое яйцо в течение 3—3,5 ч обволакивается белком и затем переходит в перешеек — узкий участок длиной 8—10 см, способный расширяться. Здесь яйцо находится 1—1,5 ч. Продолжением перешейка является матка — расширенная мускулистая, богатая железами часть яйцевода (рис. 52). В матке яйцо находится довольно долго — около 20 ч, и здесь заканчивается его формирование. В белковой части яйцевода образуется лишь 40—50 % белка. Остальной белок откладывается на яйцо в перешейке и матке, пока яйцо не покроется подскорлупными оболочками. Формирование



52 Органы размножения курицы:

1 — яичник; 2 — воронка яйцевода; 3 — белковая часть яйцевода; 4 — перешеек; 5 — матка; 6 — прямая кишка; 7 — клоака

подскорлупных оболочек начинается в перешейке, но, когда яйцо попадает в матку, оно еще очень очень пористое, и здесь в первые 8 ч вода и соли проникают через поры в яйцо. В матке образуется известковая оболочка яйца — скорлупа.

Откладывание яиц происходит через влагалище. Влагалище — это мускулистое широкое образование, длина его соответствует длине яйца. При снесении яйца матка опускается, влагалище и клоака выворачиваются, и яйцо выскальзывает через верхний край влагалища наружу, почти не соприкасаясь с влагалищем и клоакой.

В скорлупе имеется много пор, через которые при развитии эмбриона осуществляются газообмен и испарение воды. Если яйца хранятся долго, часть влаги из них испаряется и увеличивается пуга — воздушная камера на тупом конце яйца.

Закономерности овуляции у кур.

Яйцекладка у кур проходит циклично. Цикл снесения — это число дней, когда яйцекладка идет ежедневно, без перерыва. Длительность цикла зависит от продолжительности формирования яйца в яйцеводе (23—30 ч). У большинства кур-несушек овуляция происходит через 10—30 мин после снесения предыдущего яйца. Куры несутся обычно при дневном свете, и, если яйцо не снесено до темноты, оно задерживается до следующего дня. Поэтому интервалы между циклами определяются задержкой снесения яйца и последующей овуляцией в связи с наступлением темноты.

Нейро-гуморальная регуляция яйцекладки. Передняя доля гипофиза птиц выделяет в кровь гонадотропный гормон, стимулирующий созревание фолликулов в яичнике. Гипофиз синтезирует также лютеинизирующий гормон, под влиянием которого происходит овуляция. В яичнике образуются фолликулярный гормон и гормон желтого тела. Фолликулярный гормон, или эстрин, по-видимому, синтезируется клетками стенок фолликулов. Под влиянием этого гормона яйцевод сильно увеличивается и железы его начинают выделять секреты. Кроме того, эстрин способствует повышению обмена веществ и направляет его так, чтобы обеспечить запас веществ, необходимых для образования яйца. Гормон желтого тела, или прогестерон, вероятно, образуется в овулировавшем фолликуле яичника. Предполагают, что этот гормон влияет на время откладывания яйца.

Яйценоскость зависит от условий окружающей среды. Свет — наиболее важный фактор. Изменяя продолжительность светового дня, можно влиять на яйцекладку, усиливая функции гипоталамо-гипофизарной системы. Если кур освещать дополнительно искусственным светом, то можно добиться яйцекладки в любое время суток. Вероятно, тут действуют не только гормональные факторы, но

и то, что при более длинном световом дне птица поедает больше корма, в ее организм поступает больше питательных веществ.

На яйцекладку влияет и воздействие на нервную систему. Так, если спугнуть несущуюся курицу с гнезда, то она снесет яйцо значительно позднее. Испуг несушек не только снижает количество яиц, но и ухудшает их качество, так как появляется много яиц с кровяными точками.

У кур овуляция и оплодотворение происходят с незначительным перерывом, не превышающим 20 мин. Если в течение этого времени оплодотворение не произошло, то яйцо остается неоплодотворенным, несмотря на присутствие спермиев в яйцеводе.

Продолжительность эмбрионального развития птиц при искусственной инкубации следующая: куры — 20—21 сут, утки и индейки — 27—28, гуси — 29—30 сут. Процесс дробления оплодотворенной яйцеклетки начинается в перешейке, через 4—5 ч после овуляции; при попадании зиготы в матку количество blastomeres достигает 4—8, а через 24 ч после начала оплодотворения уже 256. В таком виде яйцо откладывается. При отсутствии необходимых внешних условий развитие зародыша приостанавливается, жизнеспособность его постепенно снижается и через 25—30 дн. после откладки яйца зародыш погибает. Чем раньше после снесения яйцо поступает в инкубатор, тем лучше протекает развитие эмбриона.

Органы размножения самцов.

У самцов кур слабо развиты придатки, половой член редуцирован; у селезня и гусака он образован из складок вентральной стенки клоаки, у петуха его нет. Семенники бобовидной формы лежат у дорсальной стенки полости тела; левый крупнее правого. Весной семенники сильно увеличиваются. Спермии образуются в извитых канальцах семенников, оттуда продвигаются в спермиевыносящий канал и спермиопровод, кото-

рый открывается на небольшом сосочке, расположенном на латеральной стенке клоаки. Придаточных половых желез у птиц нет. Объем эякулята петуха 0,5—0,8 мл, концентрация спермиев (количество их в 1 мл) достигает 7 млрд. Спермии длительное время могут сохранять оплодотворяющую способность в яйцевомоде самок. После отсадки самцов куры несут оплодотворенные яйца до 20 дн., а индейки и гуси значительно больший срок.

При подсадке петухов к курам, которые ранее не спаривались с петухами, первые оплодотворенные яйца появляются лишь на третий день. Спермии не сразу после спаривания или искусственного осеменения достигают воронки яйцевода, где происходит оплодотворение. После введения спермы спермии вначале находятся во влагалище и лишь через 5 ч появляются в значительном количестве и в матке. Через сутки спермии обнаруживают в перешейке и приле-

гающем к нему конце белковой части, а затем и в воронке яйцевода. У кур, постоянно находящихся с петухами, все отделы яйцевода наполнены спермиями. После отсадки петухов количество спермиев в яйцеводах кур постепенно уменьшается и одновременно снижается и оплодотворенность яиц. Однако отдельные спермии находили во всех частях яйцевода даже через 75 дн. после прекращения спаривания, причем они не были деформированы, хотя и не обладали оплодотворяющей способностью.

Контрольные вопросы

1. Строение и функции половой системы самцов.
2. Физико-химические свойства спермы и условия ее хранения.
3. Строение и функции половой системы самок.
4. Нейро-гуморальная регуляция половых функций.
5. Оплодотворение и беременность.
6. Роды.
7. Особенности размножения птиц.

Глава 10

ФИЗИОЛОГИЯ ЛАКТАЦИИ

Лактацией называют процесс образования, накопления и выведения молока из молочных желез. Функция молочных желез заключается в синтезе молока из продуктов питания и крови, поэтому наряду с понятием «лактация» выделяют понятие «лактопоз», то есть происхождение и синтез составных частей молока. Молочные железы синтезируют специфический белок — казеин, лактозу, жиры, фосфатиды, стерины, аминокислоты, витамины и другие вещества, необходимые для роста и развития детенышей.

РОСТ И РАЗВИТИЕ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ

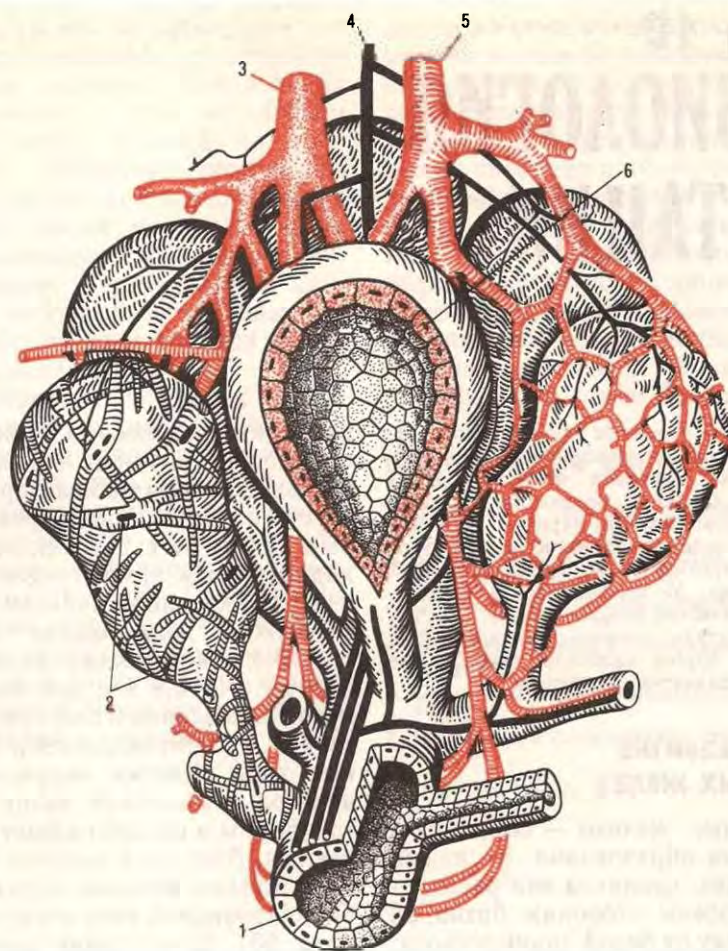
Молочные железы — симметричные кожные образования. У свиней, собак, кошек, кроликов они расположены по обеим сторонам брюшной стенки, сбоку от белой линии живота; у коров, овец, кобылиц, буйволиц — в задней части вентральной поверхности живота и паха. Молочные железы состоят из альвеол, ходов и цистерн. Каждая железа имеет сосок, по которому молоко через сосковый канал выводится из организма. Молочные железы у однопроходных — ехидны и утконоса — не имеют сосков.

Строение вымени. Правая и левая половины вымени отделены друг от друга эластичной перегородкой, выполняющей функцию связки, поддерживающей вымя. Под кожей имеется соединительнотканная капсула, от которой в толщину вымени отходят эластические пластинки, разделяющие вымя на доли и четверти. В этих соединительнотканых пластинках

проходят кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервы. Лимфатические сосуды вымени представлены густой сетью капилляров, по которым лимфа оттекает к подколенным, надвыменным лимфатическим узлам и к узлу коленной складки.

Каждая доля вымени состоит из огромного количества альвеол диаметром 0,1—0,8 мм, выстланных изнутри однослойным секреторным эпителием, простирающимся и на молочные ходы. Клетки наружного слоя альвеол и молочных ходов звездчатой формы и способны быстро сокращаться. Этот слой получил название миоэпителия, который образует подобие шаровидной сети вокруг альвеол (рис. 53). Сокращение миоэпителия происходит под влиянием гормона окситоцина, поступающего к нему по кровеносным капиллярам. Каждая альвеола, сжатая снаружи миоэпителиальным слоем, выделяет молоко в соответствующий проток. От каждой альвеолы отходит один проток, имеющий сфинктер, регулирующийся вегетативной нервной системой. Альвеолы расположены радиально вокруг молочных протоков. Сливаясь, они образуют средние и крупные молочные ходы, открывающиеся в молочную цистерну.

Каждая четверть вымени имеет отдельный сосок, сообщающийся с цистерной посредством канала. У некоторых коров есть добавочные четверти и соответствующие им соски. В сосках кобыл два-три сосковых ка-



53 Строение молочной дольки:

1 — выводной проток; 2 — миоэпителиальные клетки на альвеоле; 3 — вены; 4 — нервы; 5 — артерии; 6 — вскрытые альвеолы

нала и две молочные цистерны. У свиней в основании каждого соска расположены две-три железы, а сосок заканчивается двумя-тремя каналами; у кошек каналов в соске может быть 4—6, у сук — 6—12, у крольчих — 10—15.

У коров вымя образуется в результате слияния трех пар желез, но развиты обычно только две передние, третья пара остается недоразвитой. Емкость задних долей больше, чем передних. Большое количество моло-

ка в вымени удерживается мощными запирательными сфинктерами, расположенными у основания соска, а также вследствие особого строения молочных протоков, имеющих сужения и расширения, особенно в тех местах, где они проходят через соединительнотканые перегородки между долями и дольками.

Вымя обильно снабжается кровью через наружные срамные артерии, причем между молочной продуктивностью и развитием артерий существует тесная связь. У старых коров значительно уменьшается количество мелких артерий и удои заметно снижаются. Отток венозной крови осуществляется по подкожным брюшным и наружным срам-

ным венам. У высокоудойных коров вены сильно развиты.

Железистая ткань вымени иннервируется наружным семенным и подвздошно-паховым нервами, причем основная центостремительная импульсация поступает в чувствительные ганглии по наружному семенному нерву. Симпатическая иннервация отходит от поясничных и крестцовых узлов пограничного ствола. Постганглионарные волокна подходят к вымени в составе наружного семенного и подвздошно-пахового нервов. У основания сосков находятся мощные сплетения чувствительных нервов, а также несколько биологически активных точек (БАТ).

Биологически активные точки вымени (БАТ) располагаются в области основания сосков. В структуру БАТ, до конца не изученных, входят кровеносные сосуды и окончания нервов, особенно в местах вхождения в кожу. БАТ обладают повышенной болевой чувствительностью, усиленным поглощением кислорода, низким кожным сопротивлением и повышенной электропроводностью. В зоне БАТ обнаружены скопления тучных клеток, которые имеют большое значение в регуляции гомеостаза, поскольку способны секретировать гепарин, гистамин, гиалуроновую кислоту, сульфаты, серотонин, влияющие на обмен веществ и синаптическую передачу, выполнять роль биологического регулятора. Эти физиологические свойства БАТ используют при лечении многих заболеваний, в том числе при маститах у коров (М. Г. Якубов).

В эмбриональном развитии у зародыша обозначаются две полосы утолщенного эпидермиса, которые, постепенно увеличиваясь, образуют млечные бугорки. Эти бугорки дают начало железистой ткани и соскам, число которых можно определить уже в процессе эмбрионального развития. Сначала млечные бугорки имеют форму линзы, а затем, постепенно разрастаясь вглубь, приобретают колбообразную форму. Одновременно происходит погружение и всего зачатка в глубь кожи и на ее поверхности появляется углубление,

окруженное кожным валиком. Это так называемый млечный, или сосковый, кармашек. Основание колбообразного зачатка постепенно дает определенное для каждого вида животного количество выростов в виде тяжей, развивающихся затем в железистый отдел и выводные протоки вымени.

По мере развития эмбриона первичные зачатки молочных желез перемещаются из бокового положения ближе к линии начала амниотических складок. Сразу после рождения детеныша зачаток его молочной железы образует два вала, соответствующих железистому полю. Этот участок кожи в отличие от других областей тела лишен волосяного покрова.

У телочек до 6-месячного возраста вымя представляет небольшую полость, или молочную пазуху, от которой отходит система протоков. В этот период вымя растет за счет жировой и соединительной ткани, а железистая ткань развита еще слабо. С наступлением половой зрелости начинают быстро расти как протоки, так и альвеолярный аппарат. Наиболее сильный рост и окончательное развитие вымени происходят во время первой беременности. В этот период увеличивается количество нервных волокон и кровеносных сосудов, и уже со второй половины беременности начинает функционировать секреторный эпителий, но образующийся секрет еще нельзя назвать молозивом.

Лактация. Интенсивное функционирование молочных желез — лактация — начинается сразу после отела. Наибольшего развития достигают альвеолы и протоки, но и в течение последующих лет отмечают рост и развитие вымени. Считают, что рост молочной железы в основном происходит во второй половине сухостойного периода, когда животное не доят и оно готовится к новой лактации.

После десяти месяцев лактации удои постепенно уменьшаются и коров прекращают доить до нового отела. В снижении уровня лактации важную роль играет гормональная перестройка организма вследствие новой беременности. Уже со 2—4-го мес беременности секреторная функция молочной железы понижается. Окончание лактации свидетельствует о переходе в состояние функционального покоя и наступлении обратного развития (инволюции) молочной железы. В этот период

альвеолы вымени уменьшаются в размерах, часть мелких протоков атрофируется, а железистая ткань местами заменяется жировой. Однако это временное состояние прекращается в связи с новыми половыми циклами. При новой беременности и родах цикл развития молочной железы повторяется.

Особенно интенсивно развиваются молочные железы в период первой беременности, что объясняется влиянием половых, плацентарных и других гормонов. Наибольшей функциональной деятельности железы достигают на 5—8-й нед после отела. В период интенсивной работы масса молочной железы может достигать 3 % массы тела животного. Сердечная деятельность у лактирующих коров испытывает значительную нагрузку, так как для образования 1 л молока через сосудистую систему вымени должно пройти до 500 л крови. Введение коровам на 3—6-м мес лактации соматотропина, пролактина, тироксина, инсулина стимулирует молочную продуктивность (И. О. Кисиль, 1986).

В процессе развития молочных желез (маммогенезе) важную роль играют гормоны яичников. Они ускоряют рост протоков железы, развитие альвеол и молочных долек. Гормон желтого тела — прогестерон — усиливает рост протоков желез и тормозит продукцию пролактина, без участия которого молоко не продуцируется. Резкое снижение содержания эстрогенов и прогестерона в крови после родов, вызванное удалением из организма плаценты, вырабатывающей гормоны, ведет к тому, что их тормозящее влияние на гипофиз прекращается и последний начинает продуцировать значительное количество пролактина, вырабатываемого передней долей гипофиза. Секретция молока возникает прежде всего под влиянием этого гормона (см. ниже). Пролактин — не единственный гормон, обеспечивающий маммогенез.

Например, соматотропин (СТГ) может вызывать лактацию без участия пролактина и в то же время усиливать влияние гормонов яичников и пролактина.

Как и любой орган, молочные железы могут нормально функционировать только при постоянном влиянии центральной, периферической и вегетативной нервной системы. Молочная железа имеет обильную иннервацию, что указывает на чрезвычайно высокий уровень жизнедеятельности всех ее структурных образований; при искусственном выключении нервов, например при их перерезке (денервации), молочная железа отстает в росте, в ней задерживается формирование долек и альвеол, многие альвеолы лишены просветов. Форма протоков становится неправильной, они расширены и вместе с жидким секретом содержат много слущенных клеток. Трофическое влияние нервной системы поддерживает нормальную структуру и функцию молочных желез (М. Г. Закс).

МОЛОКО И МОЛОЗИВО

Молоко имеет сложный химический состав, а по биологической ценности оно превосходит все другие продукты питания. В молоке содержится более 100 различных веществ, в том числе более 30 жирных кислот, 20 аминокислот, до 40 различных минеральных веществ, 16 витаминов, много ферментов и другие вещества. Некоторые компоненты — казеин и лактозу — ни в каких других природных продуктах не обнаруживают.

Молоко — естественная пища новорожденных животных. Его следует рассматривать как биологическую жидкость, состоящую из плазмы (дисперсная среда) и различных веществ (дисперсная фаза).

Коровье молоко содержит 83—88 % воды, 11—18 % сухого вещества, в которое входят 3,8—6 %

жира, 2—5 % азотистых веществ, 4—5 % молочного сахара (лактоза), 0,6—0,8 % минеральных веществ, 0,1—0,2 % лимонной кислоты. Из азотистых веществ встречаются казеин — 2—4 %, молочный глобулин — менее 0,1, молочный альбумин — 0,2—0,6, других небелковых азотистых веществ — 0,05—0,2 %. Зола состоит из окиси кальция, фосфорной кислоты, других неорганических солей.

Белки молока. Раньше считали, что в состав молочного белка входят три компонента: альбумин, глобулин и казеин, однако дальнейшие исследования показали, что существует четыре вида казеина, каждый из которых может быть представлен несколькими генетическими вариантами. Альбумин и глобулин представляют сложную многообразную группу белков, называемых сывороточными белками.

Белок молока включает все необходимые для жизни животных аминокислоты (табл. 23). Он входит в группу фосфопротеидов и состоит из аминокислот, содержащих свободные амины NH_2 и кислотные группы (COOH). Около 80 % всех белков молока приходится на долю *казеина*. Он соединен с солями кальция, образуя с ними казеино-кальцевый комплекс. Казеин синтезируется в молочной железе из транспортируемых кровью аминокислот и фосфатов, а также сывороточных альбуминов, которые вначале гидролизуются до аминокислот, а последние вовлекаются в синтез белка. В присутствии сычужного фермента казеин молока свертывается. Казеин содержит фосфор, необходимый для роста костного скелета и центральной нервной системы.

α -Лактоальбумин — серосодержащий белок, в отличие от казеина не осаждается сычужным ферментом. Выделяют три фракции этого белка. В молоке лактоальбумина мало — до 0,62 %, но много в молозиве — 10—12 %. Он имеет важное

значение для питания новорожденных в молозивном периоде.

β -Лактоглобулин выполняет защитные функции в организме: его разделяют на две фракции: эуглобулин и псевдоглобулин. Он содержится в молоке в небольших количествах — 0,1—0,2 %, в молозиве его 8—15 %.

В молозиве и молоке имеется *лактоферрин*, обладающий свойствами гликопротеидов. Концентрация лактоферрина в секрете молочной железы коров черно-пестрой породы в молозивный период достоверно выше, чем в последующие дни. Он задерживает рост многих бактерий и служит фактором неспецифического иммунитета (Б. Е. Караваев, 1983).

Из небелковых азотсодержащих соединений молоко содержит продукты белкового обмена — мочевину, мочевую кислоту, пуриновые основания, креатин и креатиновый аммиак.

Ферменты молока способны осуществлять включение жирных кислот в глицериды и фосфолипиды и превращать стеариновую кислоту в олеиновую. Кроме того, они могут синтезировать лактозу из добавленной к нему глюкозы. Из ферментов молока наиболее важное значение имеют пероксидаза, липаза, фосфатаза, лактаза.

Липиды молока. Молочный жир составляет от 2,5 до 6 %. В молоке различных пород крупного рогатого скота содержание жира неодинаково. Так, в молоке сибирского скота его до 4,5 %, ярославского — 4,0—4,2, джерсейского — до 6 % и выше. У буйволиц, крольчих, северных оленей в молоке более 10 % жира.

Липиды молока представляют собой смесь сложных эфиров глицерина и жирных кислот (преимущественно триглицериды). Преобладают низкомолекулярные жирные кислоты: масляная, капроновая, каприловая, каприновая, лауриновая, пальмитиновая. Жир в молоке нахо-

бождению организма новорожденных от первородного кала (мекония). В последующие дни магний благоприятно действует на перистальтику. Лецитин способствует росту и развитию центральной нервной системы.

В молозиве высокая концентрация иммуноглобулинов, что необходимо для выживания потомства, так как плацента непроницаема для антител матери и новорожденные не имеют защиты от микроорганизмов.

В молозиве содержится ингибитор трипсина, который рассматривают как фактор, предохраняющий антитела молозива от переваривания протеолитическими факторами в пищеварительном тракте новорожденных телят. Наибольшее содержание ингибитора трипсина в молозиве выявляют в первый день после отела, затем происходит снижение, и на 4—5-й день его уже не обнаруживают.

Со временем состав молозива постепенно меняется, уменьшается количество белка и минеральных солей, исчезают лейкоциты, возрастает содержание сахара. К 7—12-му дню устанавливаются химический состав и физико-химические свойства молока, присущие данному виду животных.

Физиологическое значение клеток молока. Клетки молока — полиморфно-ядерные лейкоциты (нейтрофилы) — выполняют основную функцию — фагоцитоз. Он заключается в заглатывании, нейтрализации и разрушении инородных частиц, особенно микробов. В гранулах нейтрофилов содержатся кислая и щелочная фосфатаза, рибонуклеаза, протеаза, антибактериальные вещества (фагоцитин, лизоцим, антибактериальный протеин). Нейтрофилы живут всего 6,6 ч. Наличие большого количества нейтрофилов в молозиве способствует повышению иммунологической защиты новорожденных животных. Отмирающие клетки не фагоцитируются нейтрофилами, эту функцию выполняют макрофаги. Эозинофилы, в отличие от нейтрофилов не содер-

жат лизоцим и фагоцитин, но включают вещества, нейтрализующие гистамин и кинины. Базофилы способны к фагоцитозу, а в их гранулах присутствуют гепарин и гистамин, обладающие сосудорасширяющим действием.

Подвижные и оседлые макрофаги (гистиоциты) имеют большое значение в сухостойный период, когда в процессе замены эпителиальных клеток новыми происходит их слущивание.

ПРОЦЕСС МОЛОКООБРАЗОВАНИЯ

Процесс секреции молока нужно рассматривать как целостную реакцию всего организма и молочной железы, протекающую циклично при участии нервной, кровеносной, эндокринной и пищеварительной систем.

Молоко образуется в эпителиальных клетках альвеол и эпителий протоков из составных частей крови при участии ферментов и гормонов. По мере образования молоко из железистого эпителия выделяется в полость альвеол, накапливается в них и затем в процессе доения поступает в протоки и молочную цистерну. Каждая эпителиальная клетка образует молоко со всеми присущими ему свойствами. В эпителиальных клетках синтезируются: молочный жир, лактоза, белки (А и В, казеины, β -глобулин). Витамины, минеральные вещества и некоторые белковые соединения (иммунные глобулины, сычужный глобулин) переходят из крови в молоко без изменений.

В процессе секреции молока железистые клетки накапливают в себе одни составные части крови и преграждают путь в молоко другим. По сравнению с плазмой крови в молоке коров содержится в 90—95 раз больше сахара, в 26 — жира, в 14 — кальция, в 9 раз калия и т. д. Однако ряд веществ в молоке присутствуют в меньшей концентрации, чем в плазме крови: так, белков в 2 раза, натрия

25. Состав молока и плазмы крови у коров, %
(по Майнارد)

Вещества	Молоко	Плазма крови
Вода	87,0	91,0
Глюкоза	—	0,05
Лактоза	4,90	—
Сывороточный альбумин	—	3,20
Сывороточный глобулин	—	4,40
Молочный альбумин	0,52	—
Молочный глобулин	0,05	—
Аминокислоты	*	0,003
Казеин	2,90	—
Нейтральный жир	3,70	0,09
Фосфолипиды	0,04	0,20
Эфир холестерина	Следы	0,17
Кальций	0,12	0,009
Фосфор	0,10	0,011
Натрий	0,05	0,34
Калий	0,15	0,03
Хлор	0,11	0,35
Лимонная кислота	0,20	Следы

* Содержание аминокислот в общем белке коровьего молока, %

Валин	8,4	Фенилаланин	5,7
Лейцин	10,6	Тирозин	6,4
Изолейцин	8,5	Триптофан	1,4
Треонин	4,5	Лизин	6,6
Тиреонин	3,7	Гистидин	2,6
Цистин	0,7	Аргинин	3,8

в 7 раз меньше и т. д. (табл. 25).

Сущность процесса молокообразования заключается в поглощении из крови клетками железистого эпителия предшественников молока (аминокислот, липидов и др.), а затем в их синтезе и выделении (экструзия) из клетки в полость альвеолы в виде готового секрета.

При переходе молока из клеток в альвеолы оно еще не окончательно синтезировано. Под влиянием ферментов и гормонов молоко созревает в полости альвеол, причем часть основных элементов молока подвергается ферментативному расщеплению и всасывается обратно в кровь (реабсорбция), что, в свою очередь, стимулирует дальнейшую его продукцию. В молочной железе непрерывно идет реабсорбция некоторых составных частей молока в кровь. Во время действия окситоцина и при доении реабсорбция усиливается. Реабсорбция и секреция взаимно обуславливают друг друга; нарушение реаб-

сорбционных процессов влечет за собой и нарушение секреторных процессов образования молока. Аппарат реабсорбции включает микроворсинки апикальной части клеток, особенно многочисленные на 2—3-й день лактации, ворсинки в складках слизистой оболочки цистерны и выводных протоков также выполняющих функцию аппарата реабсорбции.

Чтобы попасть в эпителиальную клетку альвеолы, в которой синтезируется молоко, вещества должны проникнуть через сосудистую стенку капилляра: его эндотелий, межклеточные пространства и, наконец, мембрану.

В секреторном процессе наряду с диффузией веществ через мембрану происходит обволакивание их поверхностью мембраны. Это явление получило название *пиноцитоза*. Молекулы аминокислот, глюкозы, ацетата и ряда других веществ легко диффундируют указанным путем, но, по-видимому, существует еще специальная система для альбуминов и иммуноглобулинов, которые поступают из крови в молоко в неизменном виде.

В синтезе молока большую роль играют эндоплазматический ретикулум и сетчатый комплекс Гольджи, где первично синтезируются крупные вакуоли и мембраны. Образовавшиеся промежуточные продукты перемещаются в околядерную мембрану. Функция митохондрий состоит в обеспечении энергетических процессов за счет расщепления АТФ ферментом аденозинтрифосфатазой. Последняя участвует в процессе экструзии секрета молока.

Синтез белков. Эпителиальные клетки альвеол поглощают из крови предшественников белков — свободные аминокислоты, а также белки плазмы крови. В крови, оттекающей от вымени, постоянно обнаруживают на 0,9—1,2 % меньше свободных аминокислот, чем в артериальной крови, следовательно, часть аминокислот синтезируется в эпителиаль-

ных клетках в молочный белок. В молозивный период идет интенсивное образование α - и β -казеинов, α - и β -лактоглобулинов. В молозиве первых дней содержание иммуноглобулинов бывает максимальным и достигает 70 %, а к концу первой недели уменьшается до 19,5 %.

Согласно современным представлениям, белки молока выделяются из железистых клеток по механизму обратного пиноцитоза — разновидности мерокринового типа секреции, оставляя в цитоплазме вакуоли. Присутствие эпителиальных клеток с вакуолями в течение всей лактации и сухостоя доказывает, что мерокриновая секреция осуществляется в молозивный период, разгар лактации и во время запуска (Г. Е. Аленичкина, 1985).

Синтез молочного жира. Молочный жир образуется из глицерина и жирных кислот. Важный источник жира молока — уксусная кислота в форме ацетата. Она образуется в рубце жвачных в результате уксуснокислого брожения, поэтому чем выше содержание уксусной кислоты в артериальной крови, тем интенсивнее идет синтез жира в молоке. В среднем в рубце образуется от 550 до 2500 г уксусной кислоты.

Синтез молочного жира можно рассматривать как процесс, протекающий в две стадии: 1) формирование фонда жирных кислот и глицерина; 2) включение их в триглицериды молока. Насыщенные жирные кислоты от C_4 до C_{18} с четным числом углеродных атомов вместе с олеиновой кислотой составляют около 9 % жирных кислот молочного жира. Поэтому наиболее важно знать происхождение именно этих кислот. Есть данные, что жирные кислоты жира молока происходят из липидов крови, с одной стороны, и в результате непосредственного синтеза в клетках молочной железы — с другой. Главным источником высокомолекулярных жирных кислот служит метаболически подвижная фракция триглицеридов, находящаяся в составе β -липопротеидов плазмы.

Избыток в рационе концентратов и измельченного корма (сенная мука) приводит к уменьшению образования уксусной кислоты, а следовательно, снижению жирности молока. При помощи сбалансированных рационов и гормонов щитовидной железы можно регулировать жирность молока. Чем выше активность щитовидной железы, тем больше процент уксусной кислоты в содержимом рубца и выше жирномолочность. Скармливание коровам больших количеств капусты и турнепса, содержащих антитиреоидные вещества, уменьшает жирность молока.

В глицеридах молока имеется около 150 различных жирных кислот, но только 10 из них обнаруживают постоянно, причем их химические формулы имеют короткие боковые цепи и они обладают резким запахом. Приблизительно половина липидов синтезируется из двууглеродных фрагментов, а олеиновая, пальмитиновая и стеариновая кислоты поступают в вымя с кровью.

При формировании капелек жира внутри клеток эпителия вначале вокруг ядра образуются суданофильные гранулы. Они постепенно накапливаются в апикальной части клетки, перешнуровываются, проходя мембрану и оттесняя ядро, выделяются в полость альвеол.

Синтез молочного сахара. Лактоза формируется из углеводов крови, находящихся в ней в свободном состоянии, при участии ферментов лактозосинтетазы, галактозинтрансферазы, гексокиназы и др. Синтез лактозы осуществляется в эпителиальных клетках. Глюкоза соединяется с фосфорилированной галактозой и образует в эпителиальных клетках лактозу.

Типы секретий молока. Особенности образования молока в секреторных клетках эпителия весьма сложны и не вполне изучены. Основной тип секреции молока — мерокри-

новый. Эпителиальная клетка, получая кровь из сосудистого капилляра, выбирает из нее вещества, которые используются для образования молока. Образующиеся капельки жира продвигаются в верхушечную часть клетки (апикальную) и отсюда постепенно (по частям) просачиваются через мембрану, оставляя на своем месте быстро исчезающую вакуоль. Клетка остается неповрежденной. Мерокриновый тип отмечают в разгаре лактации.

В молозивный период, по-видимому, секреция молока происходит по *апокриноному типу*, то есть происходит превращение дистального участка клетки в секрет. Апикальная часть клетки «выбрасывает» в просвет альвеолы вместе с секретом фрагменты цитоплазмы.

В стадии инволюции наблюдают *голокриновый тип* секреции, при котором происходит преобразование всей клетки в секрет молока.

В процессе секреции молока часть его основных элементов подвергается ферментативному расщеплению и всасывается обратно в кровь (реабсорбция), что, в свою очередь, стимулирует секрецию.

При *леммокриновом типе* секреции капли секрета уносят на себе частицы плазматической мембраны. Этот тип сходен с апокриновым.

Выделение секрета белковой природы относят к типичному мерокриновому типу, а выделение жира — к леммокриновому. Поскольку основной секреторный процесс в железистых клетках молочной железы происходит в интервале между двумя доениями, выход секрета без повреждения клетки (мерокриновый или леммокриновый) можно считать основным (И. И. Грачев, 1971).

Емкостная система вымени. Непрерывно образующееся молоко вначале заполняет альвеолы и мелкие протоки, затем средние, широкие и только после этого продвигается в цистерны. Заполнение емкостной системы молоком вызывает постепенное

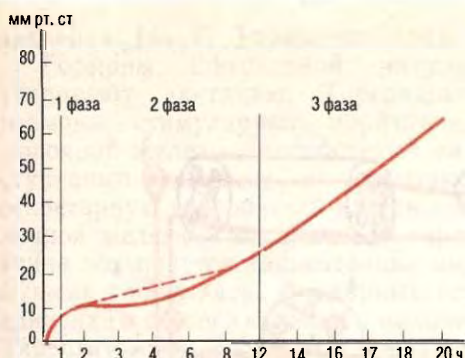
повышение внутривыменного давления. По мере заполнения емкостной системы вымени молоком снижается тонус гладкой мускулатуры, а внутривыменное давление поднимается до 50—75 мм рт. ст.

Емкость молочной железы и ее четвертей зависит от внутривыменного давления. Последнее прямо связано с количеством образовавшегося молока и тонусом гладкой мускулатуры вымени. Во время сосания или доения внутривыменное давление под влиянием рефлекторного сокращения всех альвеол и их молочных протоков возрастает с 15—20 до 60—70 мм рт. ст. По окончании доения (при полном выдаивании) давление падает до нуля, а по мере заполнения емкостной системы вымени оно вновь повышается. У кобыл внутривыменное давление при доении поднимается до 40—60 мм рт. ст., дальнейшее увеличение его сопровождается самопроизвольным выделением молока из сосков, вначале каплями, а затем струйкой (Х. Д. Дюсембин, 1978).

Чрезмерное увеличение внутривыменного давления отрицательно сказывается на секреторной функции молочной железы, что следует учитывать при определении интервала между доениями.

Изменение внутривыменного давления при заполнении емкостной системы вымени протекает стадийно. В течение 1—2 ч незначительно повышается давление до 10—15 мм рт. ст. (1-я фаза); с 4 до 8 ч давление повышается до 25—30 мм рт. ст., но уровень его не носит постоянного характера и может быть различным (2-я фаза); с 10—12 ч кривая круто поднимается и достигает наивысшего значения через 18—20 ч (3-я фаза) (рис. 54). Под действием окситоцина внутривыменное давление повышается на 15—25 мм рт. ст., одновременно расслабляется сфинктер соска.

Существует прямая зависимость между молочной продуктивностью и емкостью вымени. У кобыл оптималь-



54 Изменение внутривыменного давления по мере заполнения емкостей вымени молоком

ная величина емкости 1—1,5 л, максимальная — 2—2,5, у коров максимальная — 18—25 л. Коровы-рекордистки имеют весьма значительную емкость вымени, достигающую до 40—50 л.

Емкость вымени зависит от объема вымени и цистерн, степени развития альвеолярного аппарата, молочных ходов и протоков. Задние четверти вымени, как правило, развиты сильнее передних. Заполнение происходит ритмически, что обусловлено сложными тоническими рефлексам, вызывающими периодическое сжатие альвеол и расширение сфинктеров; это способствует переходу молока в цистерны. В данном процессе существенную роль играет раздражение рецепторов вымени, особенно во время массажа и обмывания теплой водой. У животных постепенно вырабатываются условные рефлексы на переход молока в цистерны: на приближение доярки, подготовительные процедуры перед дойкой, обстановку во время доения и кормления.

Емкостная система вымени тренируется от лактации к лактации. Опорожнение альвеолярного отдела вымени стимулирует молокообразование, этому способствует только полное выведение молока. Неполное выдаивание тормозит процесс молокообразования и ведет к постепенному запуску.

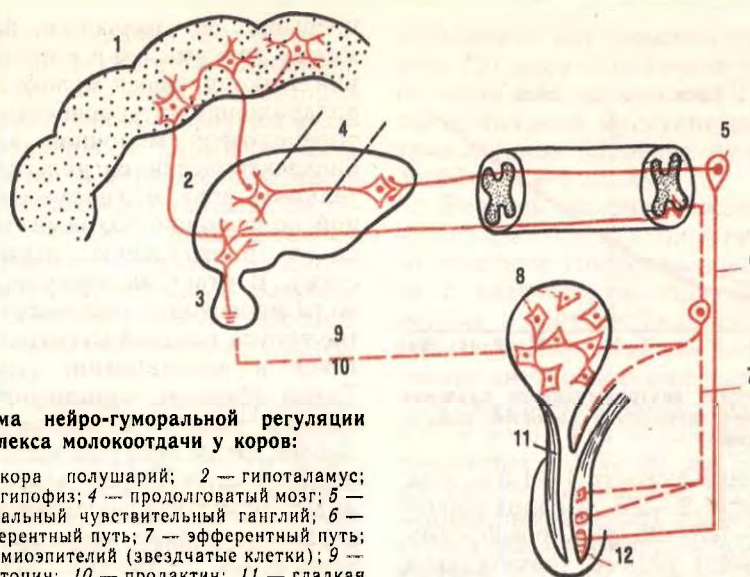
Молоко образуется в вымени не-

прерывно не только в перерывах между дойками, но и в процессе доения. Накопившееся молоко вызывает раздражение интерорецепторов и барорецепторов молочной железы, и биоэлектрические сигналы чувствительным нервам (наружный семенной, подвздошно-паховый) передаются в центральную нервную систему. В ответ на поступившие сигналы происходит рефлекторное сжатие тонуса гладкой мускулатуры протоков и расслабление сфинктеров. Таким образом, заполнение вымени служит типичным тоническим рефлексом. Этим предупреждается чрезмерное увеличение давления, которое может тормозить секрецию молока, и создаются оптимальные условия для заполнения емкостной системы вымени.

РЕГУЛЯЦИЯ МОЛОКООБРАЗОВАНИЯ

Сложную функцию молокообразования молочная железа выполняет благодаря совершенству рефлекторной регуляции. Процесс молокообразования осуществляется при участии коры полушарий мозга и ряда отделов центральной нервной системы, строго согласованных в своей деятельности и образующих единую морфофункциональную структуру, которую можно назвать центром, регулирующим секрецию и выведение молока, или *лактационным центром* (И. И. Грачев, 1970). Этот центр обуславливает подготовку молочной железы к лактации, пуск в ход секреторного процесса, выведение молока. Он находится во взаимодействии с пищевым, дыхательным, сосудодвигательным, половым и другими центрами.

Каждый из отделов центра лактации выполняет свою функцию. В спинном мозге происходит грубая регуляция двигательной функции молочной железы, в продолговатом мозге регулируется кровоснабжение различных ее частей. Наи-



55 Схема нейро-гуморальной регуляции рефлекса молокоотдачи у коров:

1 — кора полушарий; 2 — гипоталамус; 3 — гипофиз; 4 — продолговатый мозг; 5 — спинной чувствительный ганглий; 6 — афферентный путь; 7 — эфферентный путь; 8 — миоэпителий (звездчатые клетки); 9 — окситоцин; 10 — пролактин; 11 — гладкая мускулатура выводных протоков; 12 — чувствительные рецепторы соска (по Заксу)

более совершенная нейро-гуморальная регуляция осуществляется промежуточным мозгом: супраоптическими и паравентрикулярными ядрами гипоталамуса, которые при возбуждении выделяют нейросекреты, поступающие в заднюю долю гипофиза. Регулирующая роль гипоталамо-гипофизарной системы заключается в выделении гормонов окситоцина и пролактина, стимулирующих лактогенез и выделение ингибиторов пролактина, тормозящих секреторный процесс (рис. 55). Согласно приведенной схеме, раздражение чувствительных рецепторов сосков передается по афферентным нервам в спинной мозг и гипоталамус; здесь образуется окситоцин, который гуморальным путем действует на клетки звездчатого миоэпителия вымени. Тормозящее действие на гипоталамус, а следовательно, на синтез и выделение пролактина из гипофиза оказывают также эстрогены. Считают, что стимулом для выделения гормонов гипофиза является снижение их уровня в циркулирующей крови в результате расхода данных гормонов на синтез и

выведение молока. В этом заключается принцип обратной связи между центром лактации и молочной железой. В гипоталамусе осуществляется координация деятельности молочной железы с другими системами организма.

Важнейший гормон лактации — пролактин, или маммотропный гормон передней доли гипофиза, который не только усиливает секрецию молока, но и способствует росту молочной железы. Если поступление пролактина в кровь, например при поражении гипофиза или перерезке его ножки, прекращается, то лактация резко тормозится вплоть до полной остановки.

Пролактин постоянно присутствует в крови лактирующих животных, но уровень содержания гормона непостоянен. Во время доения его содержание резко увеличивается, особенно в начальный период, затем происходит постепенное уменьшение. Концентрация пролактина в крови повышается уже в момент преддоильной подготовки (условнорефлекторная фаза), в конце доения его уровень снижается почти до нулевых

значений (А. Г. Тараненко, 1986).

Гормоны щитовидной железы усиливают лактацию. Тиреоидные гормоны стимулируют морфогенез молочной железы, способствуют наступлению лактации и повышают секреторную способность клеток молочной железы. Под влиянием тироксина повышается концентрация иммунных глобулинов, фосфорных соединений и общего кальция в молоке. Тиреозектомия, напротив, приводит к снижению лактации и содержания липидов в молоке.

В механизме действия тиреоидных гормонов важное значение имеют тиреотропные гормоны гипофиза, стимулирующие образование и выделение тироксина и трийодтиронина. Считают, что тироксин усиливает активность ферментных систем переноса электронов и фосфорилирование в митохондриях, увеличивая синтез белка в них. Введение коровам синтетического тироксина в дозе 10—30 мг увеличивает суточные удои на 1,9—3,8 л, жирность — на 0,8—1,7 %, белка — на 0,14—0,18 %.

Надпочечные железы также принимают участие в регуляции секреции молока. Удаление надпочечников вызывает глубокие нарушения функции молочных желез. Гормон надпочечников адреналин может непосредственно действовать на молочную железу. Он сокращает мышечные образования стенок цистерн и протоков, изменяет процесс образования жира и белка в молоке.

Прогестерон — гормон желтого тела — оказывает тормозящее влияние на лактацию. В процессе беременности плацента вырабатывает большое количество эстрогенов, которые повышают уровень белкового обмена, синтез белка в тканях молочной железы и уровень молочного жира. К концу беременности молочная железа подготовлена для образования молока, но лактогенез задерживается под влиянием эстрогенов и прогестерона, тормозящих образование пролактина, без которого мо-

локо не продуцируется. В молоке содержится небольшое количество прогестерона, изменяющееся в зависимости от времени полового цикла и беременности. У нестельных коров его менее 2 нг/мл, у стельных — от 2 до 11 нг/мл.

После родов и удаления из родовых путей плаценты содержание эстрогенов и прогестерона в крови резко падает, а их тормозящее влияние на гипофиз прекращается, поэтому последний начинает продуцировать значительное количество пролактина. Секреция молока (вначале молозива) начинается после родов и продолжается на протяжении всего периода лактации.

На регуляторные механизмы лактации влияет характер системы содержания дойных коров. При равных интервалах между дойками и трехкратном кормлении животных наибольшая интенсивность молокообразования приходится на первую половину светового дня, а наименьшая — на ночное время. Это связано с дневной активностью животных, с солнечной радиацией, реакцией животных на внешние раздражители среды, вызывающие повышение обмена веществ.

Лактация поддерживается и стимулируется не только систематическим опорожнением вымени, но и определенной настроенностью центральной нервной системы, или так называемой *доминантой лактации*, на ее возникновение действуют различные внешние факторы. При положительном воздействии внешних факторов и их определенном сочетании образуется положительная обратная связь и формируется доминанта; это ведет к увеличению молочной продуктивности.

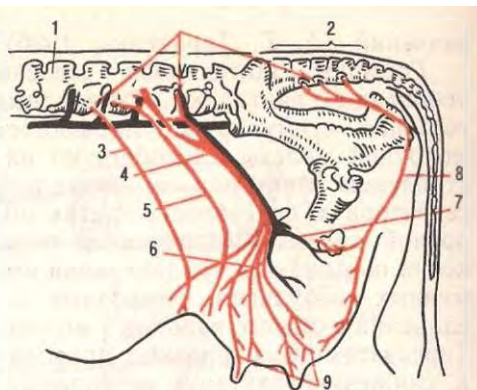
Доминантное состояние нервных центров коры и подкорковых образований выражается полноценной реализацией рефлекса молокоотдачи и появлением α -волн в коре полушарий мозга частотой 9—12 Гц. В случае нарушения доминанты лактации,

например при сильных шумах (более 120 дБ), высоком уровне вакуума в доильных стаканах (более 380 мм рт. ст.) и других отрицательных факторах, в коре полушарий возникают ориентировочно-оборонительная реакция, десинхронизация α -ритма и возникновение высокочастотного β -ритма (А. Н. Голиков, Е. И. Любимов, 1969). У животного образуется отрицательная обратная связь, в результате тормозится молокообразование и ухудшается выведение молока.

Рефлекс молокоотдачи. Этот рефлекс осуществляется в результате взаимодействия нервной, эндокринной и сосудистой систем. От вымени по центростремительным нервам афферентные импульсы передаются в афферентные нейроны спинномозговых узлов и дорсальные столбы серого вещества спинного мозга, отсюда через вставочные нейроны серого вещества сигнал поступает на эфферентные нейроны вентральных столбов серого вещества и по двигательным аксонам передается в молочную железу (рис. 56). Это короткая рефлекторная дуга, построенная по аналогии с двигательными рефлексами, обеспечивает снижение тонуса гладкой мускулатуры вымени и раскрытие сфинктеров протоков и сосков. В результате наступает припуск и легко удаляется цистернальная порция молока, составляющая 15—17 % удоя *.

Центральная часть дуги рефлекса находится в коре полушарий мозга в супраоптических и паравентрикулярных ядрах гипоталамуса. Эфферентные пути от гипоталамуса идут к задней доле гипофиза в специальном пучке, насчитывающем до 1000 аксонов, который называют супраоптико-гипофизарным трактом. Сюда поступают рефлексы из вымени. Под их влиянием синтезируется оксито-

* Этот показатель может варьировать, так как цистернальная порция может содержать часть рефлекторной порции молока.



56 Нервы вымени коровы:

1 — первый поясничный позвонок; 2 — крестцовые позвонки; 3 — подвздошно-подчревный нерв; 4 — наружный семенной нерв; 5 — подпаховый нерв; 6 — нижняя и 7 — верхняя ветви наружного семенного нерва; 8 — промежуточный нерв; 9 — окончания чувствительных нервов, образующих сплетения у основания сосков; стрелками указаны участки переключения импульсов с афферентного пути на эфферентный через вставочные центры спинного мозга

цин в нейронах гипоталамуса и накапливается в задней доле гипофиза. Отсюда гормон поступает в воротную систему гипофиза и в кровь и по кровеносной системе в молочную железу. Альвеолярное молоко выводится из вымени только при участии гормонов гипоталамо-гипофизарной системы. Она возбуждается поступающими к ней импульсами от рецепторов молочной железы. Выделение гормона окситоцина и поступление его с кровью в молочную железу происходит не сразу, а через определенный скрытый период длительностью 30—40 с и более, который может варьировать у разных животных. Окситоцин оказывает стимулирующее влияние на миоэпителий альвеол, который начинает быстро сокращаться и сжимать снаружи альвеолы, в результате секрет выводится в протоки альвеол.

В рефлексе молокоотдачи различают две фазы. Первая фаза — чисто нервная, характеризуется выделением молока из крупных протоков и цистерн вследствие раздражения рецепторов молочной железы

и передачи импульсов в центры и обратно по короткой рефлекторной дуге. Вторая фаза — нейро-гуморальная, характеризуется поступлением окситоцина в кровь, а затем в молочную железу и выведением молока из альвеол и мелких протоков вследствие сокращения миоэпителия под воздействием нейро-гуморального механизма. Основное звено в этом механизме — влияние окситоцина на миоэпителий альвеолярного аппарата (на звездчатые клетки).

Фазовый характер рефлекса молокоотдачи имеет важное биологическое значение. Как только детеныш захватывает сосок, ему через 1—2 с поступает в ротовую полость цистернальное молоко (первая фаза). Через 25—60 с наступает вторая фаза, и молоко начинает выделяться из альвеолярного отдела молочной железы.

У лактирующих животных гипоталамус возбуждается рефлекторно вследствие раздражения рецепторов молочной железы, например при массаже, обмывании теплой водой (40 °C), при доении, сосании.

Введением гормональных препаратов (питуитрина и др.) внутривенно или подкожно можно получить остаточные порции молока, отличающиеся высоким содержанием жира. Величина остаточного молока у коров бывает от 0,5 до 4,2 кг жирностью от 7 до 24 %. Периодическое наличие остаточного молока тормозит его общий уровень секреции.

Доение положительно влияет на кровообращение в вымени. Машинное доение, которому предшествует 10-секундная гигиеническая обработка сосков, вызывает значительное увеличение кровотока через вымя. Максимальный кровоток составляет в среднем 154,4 % от объемной скорости кровотока. Стимулирующее влияние машинного доения на кровообращение в вымени объясняют сосудорасширяющим действием окситоцина, освобождающегося из нейрогипофиза в результате реализации рефлекса молокоотдачи.

В механизме молокоотдачи большое значение имеет не только окситоцин, но и вазопрессин, а также медиатор — ацетилхолин, способные также вызывать сокращение миоэпителия. Супраоптическое ядро секретирует преимущественно вазопрессин, а паравентрикулярное — вазопрессин и окситоцин с преобладанием последнего. Важная роль в секреции молока принадлежит пролактину и соматотропину, а также тиреотропину и кортикотропину.

Кора полушарий мозга участвует в регуляции молокоотдачи и лактации, а также в поддержании ритмичности физиологических процессов синтеза молока и его накопления в вымени.

Существует связь между особенностями проявления рефлекса молокоотдачи и подвижностью и уравновешенностью корковых нервных процессов. У коров с сильным уравновешенным типом высшей нервной деятельности быстро вырабатывается рефлекс на место доения, полнее отдается молоко и сохраняется постоянный уровень лактации, в то время как коровы со слабым типом нервной деятельности менее устойчивы к изменению условий доения, а удои у них подвержены значительным колебаниям.

Лошади, несмотря на относительно небольшой объем вымени, отличаются высокой молочной продуктивностью. Образующееся молоко вначале накапливается в альвеолярном отделе железы, а затем переходит в цистерны. Скорость молокоотдачи и молокообразования зависит от внутривыменного давления. Емкостная система вымени лошади способна накапливать до 2,5—2,8 л молока, а за сутки до 30 л.

Между фазами выведения молока (нервной и нейрорефлекторной) есть пауза, составляющая в среднем 23—25 с. У некоторых кобыл фазность рефлекса может быть не выражена и выведение молока происходит, как у коров. У большинства жеребых кобыл лактация продолжается 6—8 мес, иногда дольше. Наиболее молочными считают степных казахских и башкирских лошадей.

У свиней в отличие от других млекопитающих рефлекс молокоотдачи имеет существенные особенности. Если после родов рефлекс осуществляется лишь от прикосновения

к одному из сосков, то позднее выведение молока происходит только после латентного периода рефлекса, а в сосках, которые не раздражались поросенком, он не наступает. За первое сосание поросенок получает 25—50 г молока. Общее количество молока, выделяемого свиноматкой за период одного сосания, колеблется от 150 до 600 г в сутки. Молоко свиней по химическому составу отличается от молока других млекопитающих. Оно содержит 16—20 % сухого вещества, 3,8—16,2 % жира, 5—7,6 % белка.

Стимуляция и торможение лактации. Стимуляция лактогенеза и выведения молока отчетливо проявляется при предварительном массаже вымени, обмывании теплой водой, при соблюдении стереотипа доения. Обстановка во время дойки при постоянном подкреплении приобретает сигнальное значение: у коров вырабатывается условный рефлекс на место доения и приема корма, создается стойкий стереотип. В результате происходят стимуляция и ускорение рефлекторных реакций, быстрое выделение необходимых гормонов, увеличение надоя молока. Определенная обстановка быстро превращается в условный раздражитель, поэтому любой индифферентный раздражитель можно превратить в условный сигнал молоковыделительной реакции. Окраска в розовый цвет стойла для доения, включение слабого света в начале надевания доильных стаканов вызывают стимуляцию рефлекса молокоотдачи. Условный рефлекс молокоотдачи у кобыл легко вырабатывается и длительно сохраняется на звук, доярку, очередность и время доения. Отмечены случаи произвольного вытекания молока из сосков на действие звука. Методом условных рефлексов можно приучить кобыл к доению без жеребят, что повышает молочную продуктивность. Эффективным средством для стимуляции молочной продуктивности служит соматотропный гормон. Применение его повышает удои коров. Важное значение в стимуляции процесса лактации играет процесс доения. Применение в процессе машинного доения коров модулированного поля

УВЧ (15—30 Вт) служит раздражителем, способствующим полноценному рефлексу молокоотдачи, и фактором, предупреждающим стресс-реакцию, особенно у первотелок.

При наличии адекватных доильных раздражений в рецепторах вымени возникает состояние оптимума, при котором в кору мозга по чувствительным нервам поступает определенная программа информации, закодированная ритмом биотоков. В ответ на это в коре головного мозга возбуждаются центры молокоотдачи, реализуется гормональное звено и формируется доминанта лактации. В случае неадекватных раздражений образуется состояние пессимума и происходит торможение молокоотдачи. Чтобы избежать этого, необходимо подбирать соответствующий режим доения, устранять сильные внешние раздражители и стресс-факторы. В специальных опытах в лаборатории И. П. Павлова было установлено, что при болевых раздражениях чувствительных нервов вымени происходит резко выраженное торможение молокоотдачи и угнетение секреции молока. Электрические раздражения задней поверхности вымени, спины или конечностей вызывают торможение молоковыведения. На денервированном вымени это торможение ослаблялось, но полностью снималось только после денервации надпочечников. Отсюда можно сделать вывод, что торможение молокоотдачи осуществляется через эфферентные нервы молочной железы и надпочечники вследствие рефлекторного выделения адреналина. Считают, что торможение молокоотдачи является следствием задержки выведения окситоцина в кровь из задней доли гипофиза. Торможение условных рефлексов при доении может возникнуть вследствие изменения условий стереотипа доения; у животных слабого типа это ведет к значительному ухудшению секреции молока.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СВЯЗЬ МОЛОЧНЫХ ЖЕЛЕЗ С ДРУГИМИ ОРГАНАМИ

Функция молочной железы тесно связана с органами пищеварения, кровообращения, лимфообразования и с поступлением тиреотропных гормонов гипофиза, а также щитовидной железы — тироксина и трийодтиронина. Гормоны щитовидной железы влияют на жирномолочность коров. В свою очередь, щитовидная железа нормально функционирует только при определенном уровне йода в кормах, который она поглощает из крови. Процесс пищеварения оказывает влияние на синтез молока. Нормальное его осуществление в первую очередь обусловлено образованием большого количества уксусной кислоты, а также зависит от наличия в рационе достаточного количества клетчатки; при избытке в рационе концентратов образование и накопление низкомолекулярных жирных кислот тормозятся.

Стенка рубца участвует в обмене летучих жирных кислот или их солей, при этом часть уксусной и масляной кислот или их солей превращается в кетоновые тела. Синтез кетоновых тел возможен также и в молочной железе, почках, но наибольшее количество их образуется в печени.

Кетоновые тела (ацетоновые тела) — это группа органических соединений, включающая ацетон, ацетоуксусную кислоту и β -оксимасляную кислоту. Они являются нормальными метаболитами, которые хорошо используются всеми внепеченочными тканями организма как источник энергии; β -оксимасляная кислота — один из предшественников образования жира молока.

В крови здоровых животных в обычных условиях кормления содержится 2—9 мг% кетоновых тел, в молоке — 3—8, а в моче — 9—18 мг%. Основное количество кетоновых тел в крови представлено β -оксимасляной кислотой, которая может составлять

до 60—85 % общего количества кетоновых тел. В молоке и моче ацетона и ацетоуксусной кислоты может быть больше и отношение их к β -оксимасляной кислоте составляет 1:2 или 1:1.

Небольшое увеличение содержания кетоновых тел в крови можно рассматривать как нормальный процесс физиологической адаптации, компенсирующий снижение уровня сахара в крови. Однако когда такое состояние сохраняется длительное время, то появляются расстройства всего метаболического пути. При избыточном накоплении ацетил-коА и недостаточной его утилизации может происходить накопление кетоновых тел в организме, что ведет к нарушению обменных процессов. Это сопровождается увеличением уровня свободных жирных кислот в крови и явлениями ацидоза. Особая склонность организма жвачных к развитию ацидоза и кетоза связана с тем, что их организм в процессах обмена использует большое количество низкомолекулярных жирных кислот, из которых уксусная и масляная кислоты служат предшественниками ацетил-коА и могут быстро превращаться в кетоновые тела.

У лактирующих коров увеличивается масса печени, так как во время лактации кровообращение и обмен веществ в ней усиливаются и вследствие этого в печени создается основная масса предшественников молока (аминокислоты крови, β -оксимасляная кислота и др.).

Интенсивный обмен веществ необходим для поддержания высокой молочной продуктивности. Лактирующие животные должны обеспечиваться полноценным, хорошо сбалансированным рационом. Достаточный уровень по белковому питанию в период интенсивной лактации равен 90—100 г переваримого протеина на одну кормовую единицу суточного рациона, а в конце лактации — 70—80 г. Белковый перекорм отрицательно сказывается на обмене веществ и приводит к патологическому состоя-

нию организма. Потребность лактирующих коров и коз в белке нужно определять с учетом функционального состояния молочной железы, которое зависит от периода лактации, условий питания, доения, моциона и общего состояния животного.

У различных видов животных молоко по своему составу относительно одинаково, но концентрация его составных частей различна. О питательной ценности молока можно судить по величине прироста новорожденных за определенный промежуток времени в зависимости от жирности молока и других его составных частей. Например, крольчата удваивают свой вес за 6 сут, а телята — только за 47, свиньи — за 18 сут и т. д. В таблице 26 показана зависимость роста новорожденных от концентрации белков, минеральных веществ и жира в материнском молоке.

В питании лактирующих коров большое значение имеют витамины, минеральные вещества, легкопереваримые углеводы. Витамины необходимы не только для поддержания жизненно важных процессов в организме на оптимальном уровне, но и для получения богатого витаминами молока.

На жирность молока влияют внешние условия. При высокой температуре окружающей среды жирность молока снижается, а при низких температурах повышается. Зим-

нее молоко у коров обычно более жирное, чем летнее. Самые низкие жирность молока и его калорийность отмечены у животных тропического пояса (зебры, носороги, бегемоты, орангутанги и др.).

ФИЗИОЛОГИЯ ДОЕНИЯ

Приемы, связанные с доением коров, — подход к животному, массаж вымени, его обтирание, надевание доильных стаканов на соски — нужно проводить в определенной последовательности, что способствует закреплению условнорефлекторных реакций у коров и обеспечивает полноценный рефлекс молокоотдачи.

К доению приступают тогда, когда вымя и соски станут упругими, напряженными (припуск молока). Доение проводят быстро, пока хорошо выражены эти признаки.

В процессе машинного доения следует учитывать величину и форму вымени, сосков, состояние их сфинктеров, продолжительность выделения окситоцина, скорость молокоотдачи. Поэтому необходимо проводить отбор коров, пригодных для машинного доения. У большинства высокопродуктивных коров в процессе доения повышается кровяное давление, усиливаются движения матки, тормозится мочеотделение.

При ручном доении одновременно выдаивают две четверти, а доильной машиной — все четыре четверти вымени. Машинное доение наиболее целесообразно, так как раздражение одного или двух сосков вызывает рефлекторную молокоотдачу во всех четвертях вымени. Если доить корову поочередно, одну четверть за другой, то из четверти, выдоенной последней, получают меньше молока и с пониженной жирномолочностью, так как остающееся в ней молоко переходит обратно в молочные ходы и альвеолы. Следовательно, доить нужно быстро и энергично. Рефлекс молокоотдачи у коров длится в среднем 5—7 мин, выделение и действие окситоцина —

26. Зависимость между ростом новорожденных и содержанием в молоке белков, жиров, минеральных веществ

Животные	Время удваивания массы новорожденных, дн.	Белки	Жиры	Минеральные вещества
Кролики	6	12,0	15,5	2,7
Собаки	8	9,7	9,3	1,3
Овцы	10	6,5	4,2	1,0
Свиньи	18	6,1	6,4	1,1
Козы	19	3,7	4,0	0,9
Коровы	47	3,4	3,6	0,7
Лошади	60	2,0	1,1	0,4

нанты молокоотдачи в коре возникает ориентировочно-оборонительная реакция, образуется обратная отрицательная связь, тормозящая молокообразование. Животные с таким нервным фоном имеют низкий уровень продуктивности, и сам фактор доения не вызывает у них положительных эмоций, что проявляется отсутствием α -ритма в коре полушарий мозга. При раздое таких животных доильный аппарат имеет второстепенное значение, поскольку в этом случае торможение вызывается факторами, не связанными с доением. Если же у животных в результате положительного воздействия внешней среды образуется стойкая доминанта молокоотдачи, то в этом случае доильный аппарат и способ доения имеют ведущее значение.

При реализации рефлекса молокоотдачи у высокопродуктивных животных возникают два основных состояния. В первом случае, если доильный аппарат вызывает адекватное раздражение, происходит стимуляция α -ритма и формируется положительная нейро-гуморальная связь, что приводит к раздое и увеличению продуктивности. Во втором случае неадекватное доение вызывает десинхронизацию и активацию процессов в коре головного мозга, возникает

отрицательная обратная связь и животное снижает продуктивность.

Для эффективного машинного доения, особенно в условиях промышленных комплексов, не менее важным фактором, чем роль доильного аппарата, служат условия, способствующие формированию доминанты лактации. Поэтому при высокомеханизированном ведении молочного животноводства коров нужно постепенно, начиная с рождения, адаптировать к новым условиям содержания на промышленной основе.

Новые технологические линии машинного доения не должны вызывать у таких животных стойкие условно-оборонительные реакции и стрессовые состояния. Производственные шумы на ферме, неадекватные раздражители должны быть сведены до минимума.

Контрольные вопросы

1. Как осуществляется синтез молока, его составных частей?
2. В чем заключаются различия между молозивом и молоком?
3. Породные и видовые различия состава молока.
4. Регуляция молокообразования и рефлекс молокоотдачи.
5. Почему происходит торможение лактации и как можно стимулировать лактогенез?
6. Особенности машинного доения коров, кобыл и других животных. Факторы, способствующие полноте выдаивания и раздоеу первотелок.

Глава 11

ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ И НЕРВОВ

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

Согласно современным представлениям, нервная и мышечная ткани могут находиться в трех основных состояниях: в физиологическом покое, возбуждении и торможении, — представляющих разные стороны их общей жизнедеятельности. Переход из одного состояния в другое происходит быстро, скачкообразно в результате постепенных количественных изменений.

Физиологический покой — это такое состояние, когда ткань или орган не проявляют признаков присущей им деятельности. Например, если мышца не сокращается, то считают, что она находится в состоянии покоя. Но такое состояние условно, потому что в мышце, как и в других тканях, непрерывно совершаются сложные химические процессы обмена веществ. Под влиянием постоянных слабых воздействий со стороны нервной системы эти процессы все время изменяются.

В мышцах и нервах деятельное состояние может протекать в двух основных формах: возбуждении и торможении. *Возбуждением* называют деятельное состояние живой ткани, в которое она приходит под влиянием раздражения. Возбуждение — это сложная биологическая реакция, состоящая в совокупности физико-химических, физических и функциональных изменений. Для возбужде-

ния характерны определенные неспецифические и специфические признаки. Наиболее выражены неспецифические признаки. К ним относят: усиление обмена веществ и энергии, количественные и качественные изменения физико-химического и химического состава ткани.

В мышцах и нервах при возбуждении возникает электрический ток, распространяющийся вдоль клеточной мембраны. Поэтому обязательный признак возбуждения — это изменение электрического заряда поверхностной клеточной мембраны.

Специфический признак возбуждения составляет деятельность, присущая только данной ткани; например, возбужденная мышечная ткань сокращается.

Возбуждение — это волнообразно распространяющийся процесс. Возникнув в одной клетке или в одном ее участке, оно переходит на соседние клетки или на другие участки этой же клетки. Проведение возбуждения в мышцах и нервах осуществляется электрическим путем — при помощи потенциала действия. Возникнув в одной клетке или в одном ее участке, потенциал действия становится раздражителем для соседних клеток или ее участков. Наличие потенциалов действия служит наиболее точным показателем возбуждения, протекающего в клетках, тканях и органах.

Торможение — биологически важная форма состояния живого обра-

зования. Торможение всегда является активной формой реакции на действие раздражителя, которая наряду с возбуждением обеспечивает приспособление живых образований к среде существования.

Раздражители. Для возникновения возбуждения необходимо раздражение возбудимой ткани. *Раздражением* называют процесс воздействия на живую ткань раздражителя. *Раздражитель* — это агент внешней или внутренней среды организма, который, действуя на клетки, ткани, органы и организм в целом, вызывает возбуждение живого образования.

По энергетической природе раздражители делят на физические (механические, температурные, электрические, световые, звуковые, радиоактивные излучения: α -, β - и γ -лучи и рентгеновы лучи), химические (гормоны, кислоты, щелочи, соли, яды и т. д.) и др.

По биологическому значению для ткани или организма все раздражители бывают адекватными (от лат. *adaequatus* — соответствующий, специальный) и неадекватными. К *адекватным* относят раздражители, действующие на данную ткань в обычных условиях ее существования. К ним ткань или орган приспособились в процессе эволюции. Например, адекватным раздражителем для мышцы будет нервный импульс, для сетчатки глаза — свет и т. д. *Неадекватными* называют такие раздражители, действию которых ткань в естественных условиях обычно не подвергается. Так, сокращение мышцы можно вызвать механическим раздражением (удар, укол), электрическим током, кислотой и другими химическими веществами.

Из всех неадекватных раздражителей, используемых при изучении физиологических процессов, обычно наиболее широко применяют электрический ток. Последний как раздражитель можно точно дозировать по силе, длительности и характеру воздействия на живую ткань. Величина тока, взятого в эксперименте, не травмирует ткань и не вызывает в ней необратимых изменений. Кроме того,

электрический ток по своей природе близок тому току, который возникает при возбуждении ткани и способствует распространению импульса возбуждения. В физиологических опытах и при проведении некоторых клинических исследований применяют электрический ток, стимулы которого имеют различную форму: прямоугольную, синусоидальную, линейно и экспоненциально нарастающую, индукционные удары, конденсаторные разряды и т. п. Раздражающее действие тока при всех видах стимулов одинаково, но в более отчетливой форме оно проявляется при использовании постоянного тока.

Мышцы и нервы — электролиты и проводят электрический ток. При наложении на мышцу или нерв двух электродов, соединенных с источником постоянного тока, происходит перемещение ионов. К аноду устремляются анионы, к катоду — катионы.

При действии на нерв или мышцу постоянным током Е. Пфлюгер установил следующие закономерности. Постоянный ток раздражает ткань только в момент замыкания или размыкания электрической цепи. Раздражение ткани происходит не на всем участке, а лишь под электродами. При замыкании тока средней силы возбуждение возникает на катоде, при размыкании — на аноде. Эти закономерности получили название «полярный закон раздражения».

Все раздражители по своей силе делят на пороговые, подпороговые и сверхпороговые. *Пороговыми* называют минимальные раздражители, которые могут вызывать возбуждение. *Подпороговые* — это раздражители, сила которых меньше пороговой, *сверхпороговые* — раздражители более сильные, чем пороговые.

Для перехода возбудимой ткани из состояния физиологического покоя в возбуждение необходимо наличие определенной силы раздражителя, времени его действия и скорости нарастания силы действующего раздражителя.

Для возникновения возбуждения наряду с силой и временем действия раздражителя имеет значение быстрота нарастания силы раздражителя. Если очень медленно увеличивать силу тока, действующего на нерв или мышцу, от нуля до пороговой величины, то возбуждение не наступит. Например, быстрый удар по нерву вызывает его возбуждение, а при медленном надавливании на нерв

возбуждения не наступает. Быстроту нарастания силы раздражителя называют *градиентом раздражения* или *законом градиента*. Этот закон применим к действию любого раздражителя.

Возникновение возбуждения и возбудимость ткани зависят от градиента раздражения. При действии на мышцы и нервы раздражения, нарастающего до своей пороговой величины мгновенно или очень быстро во времени (высокий градиент раздражения), происходит даже кратковременное снижение порога возбудимости, то есть возбудимость будет повышена.

Когда градиент возбуждения понижается, то порог возбудимости увеличивается. Чем ниже градиент возбуждения, тем соответственно значительно увеличивается порог возбуждения и снижается возбудимость раздражаемой ткани.

При медленном возрастании силы раздражителя возбуждения вообще не наступает, до какой бы силы ни увеличивался раздражитель. Это явление объясняется тем, что за время нарастания силы раздражителя в ткани успевают развиться изменения, которые значительно повышают порог возбудимости и препятствуют возникновению возбуждения. Приспособление ткани к медленно нарастающей силе раздражения называют *аккомодацией*. Чем скорее в ткани развивается аккомодация, тем более быстро должна возрастать сила раздражителя, чтобы не утратить своего раздражающего действия.

Скорость аккомодации неодинакова у различных тканей. Например, у двигательных нервов она выше, чем у чувствительных; очень мала скорость аккомодации у сердечной и гладких мышц желудка, кишечника и мочеточников.

БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ЯВЛЕНИЯ

Возникновение и распространение возбуждения связано с изменением

электрического заряда на поверхности клеточной мембраны и внутри клетки. Электрические изменения идут всегда параллельно функциональным изменениям при возбуждении и служат наиболее ранними и точными показателями процесса возбуждения.

После открытия физиками электричества было установлено, что в специальных органах некоторых рыб (электрический сом, электрический угорь, электрический скат) образуются электрические заряды. В свое время это было единственным доказательством существования «животного электричества».

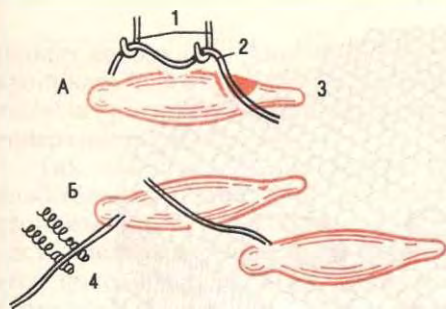
Итальянский ученый Л. Гальвани (1794), убежденный в том, что у всех животных ткани служат источником электричества, провел следующий опыт. Он приготовил из лапки лягушки нервно-мышечный препарат (седалищный нерв с икроножной мышцей). Мышцу в средней части надрезал и стеклянными крючками набрасывал нерв таким образом, чтобы часть его касалась поврежденного участка мышцы, а часть — неповрежденного (рис. 58, А). В момент набрасывания нерва мышца сокращалась. В этом опыте Гальвани, как позднее показал Э. Дюбуа-Реймон, мышца сокращалась в результате раздражения нерва электрическим током, источником которого была разность потенциалов между поврежденным и неповрежденным участками испытуемой мышцы (поврежденный участок заряжен отрицательно, а целый — положительно).

Наличие электрического потенциала при возбуждении было показано в опыте вторичного сокращения, поставленном учеником Гальвани К. Матеуччи (1838). В этом опыте брали два нервно-мышечных препарата, нерв первого препарата помещали на электроды источника электрического тока, а нерв второго — на мышцу первого (рис. 58, Б). Раздражение нерва первого препарата вызывало сокращение обеих мышц. Сокращение мышцы объясняют раздражением ее нерва электрическим током, формирующимся в мышце первого препарата при ее сокращении.

Опыты Гальвани и Матеуччи послужили началом электрофизиологии. Исследования в электрофизиологии с 1841 г. проводил Дюбуа-Реймон. Он ввел термины «ток покоя» и «ток действия», которые в настоящее время называют *потенциалом покоя* и *потенциалом действия*.

К концу XIX и в начале XX в. стало известно, что электрические потенциалы образуются во всех живых тканях.

Одной из первых теорий происхождения биоэлектрических потенциалов была альтерационная, или диффузионная, теория русского физиолога В. Ю. Чаговца (1896), основанная на теории электролитической диссоциации Аррениуса. В. Ю. Чаговец установил,



58 Обнаружение биотоков:

А — опытом Гальвани без металла; Б — вторичным сокращением; 1 — стеклянные крючки; 2 — седалищный нерв; 3 — икроножная мышца; 4 — электроды индукционной катушки

что в поврежденном или раздражаемом участке повышается обмен веществ и усиленно образуется H_2CO_3 , которая быстро диссоциирует на положительно заряженные ионы H^+ и отрицательно заряженные анионы HCO_3^- . Из этого участка ионы H^+ диффундируют по всей ткани быстро, а HCO_3^- медленно, в результате чего возникает разность потенциалов между нормальными участками ткани и поврежденными или раздражаемыми.

Ю. Бернштейн (1902) предложил мембранную теорию возникновения электрических потенциалов живых тканей. Она была основана только на разнице зарядов внутри и снаружи клетки. Однако последующие исследования показали, что эта теория не полностью отражает происхождение биоэлектрических потенциалов.

Благодаря проведению электронно-микроскопического исследования, рентгеноструктурного анализа и ряду других методов установлено, что все клетки покрыты мембраной. Мембрана — это сложное структурное образование толщиной 6—10 нм, состоящее в основном из белков и липидов.

В настоящее время общепринята жидкостно-мозаичная модель строения мембраны. Согласно данной модели мембрана образована двумя слоями фосфолипидных молекул. В фосфолипидные слои погружены молекулы белков. Часть белков глубоко входит в фосфолипидный бислой или даже проникает насквозь, а часть белков лишь частично соприкасается с фосфолипидами (рис. 59). В трехмерном изображении белки выглядят

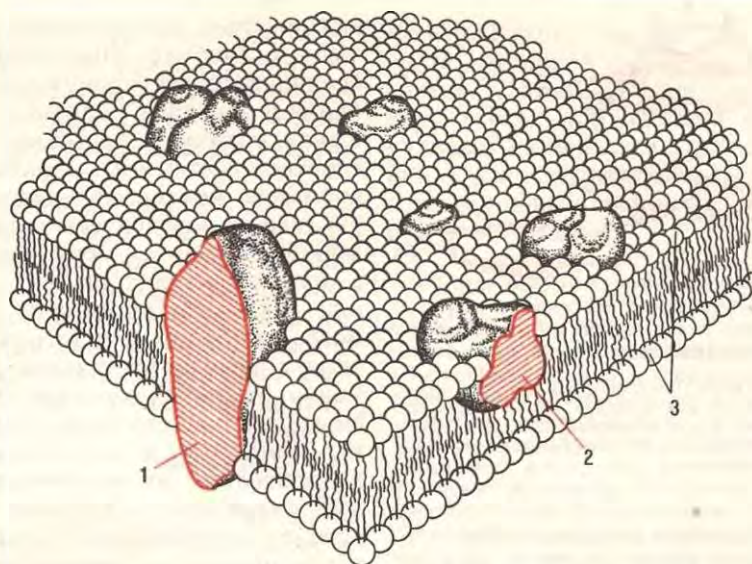
как крупные, беспорядочно расположенные глобулы. Выделены особые белки, которые пронизывают мембрану и образуют поры, или каналы. Канал состоит из собственно транспортной системы и так называемого воротного механизма — «ворот», управляемых электрическим полем мембраны. «Ворота» могут находиться в двух положениях: они или закрыты, или открыты. Суммарная проводимость мембраны для того или иного иона определяется числом одновременно открытых каналов, пронизываемых для данного иона. Ионные каналы нервных и мышечных клеток подразделяют на натриевые, калиевые, кальциевые и хлорные. Это выяснено воздействием на мембрану различными химическими веществами, которые блокируют те или другие каналы. Натриевые каналы блокирует тетродотоксин, который образуется в тканях некоторых рыб и саламандр. Калиевые каналы могут быть блокированы некоторыми органическими соединениями (верампил, нифедипин). Диаметры калиевых каналов около 0,3 нм, натриевых — 0,5 нм.

В состоянии покоя проницаемость клеточной мембраны для разных ионов неодинакова. Она хорошо проницаема для ионов калия. Проницаемость ионов натрия меньше в 25 раз, а ионов хлора в 2 раза, чем проницаемость ионов калия.

В результате использования радиоактивных изотопов Na^{24} и K^{42} установлено, что эти ионы движутся через мембрану в обе стороны.

Теория возникновения биоэлектрических потенциалов. В конце 50-х годов А. Ходжкин, А. Хаксли и Б. Катц предложили новую теорию возникновения биоэлектрических потенциалов, получившую название современной мембранной теории, или теории натрий-калиевого насоса.

Потенциал покоя. Между внутренней и наружной поверхностями клеточной мембраны всегда существует разность электрических



59 Мозаичная модель клеточной мембраны:

1 — интегральный белок; 2 — периферический белок; 3 — липидный бислой

потенциалов: наружная поверхность мембраны заряжена положительно, а внутренняя — отрицательно. Разность зарядов между наружной и внутренней поверхностями клеточной мембраны в состоянии физиологического покоя клетки называется потенциалом покоя. В соответствии с современными представлениями потенциалы покоя и действия по своей природе являются мембранными потенциалами.

Потенциал покоя можно измерить, если с помощью микроманипулятора внутрь нервной или мышечной клетки ввести тончайший микроэлектрод из кварцевого стекла, заполненный электролитом, а второй электрод поместить на поверхности клетки. Потенциал покоя у разных клеток имеет величину от 50 до 90 мВ. Разность потенциалов можно обнаружить и в том случае, если один электрод поместить на поверхность мышцы или нерва, а другой — на срез этого же препарата. «Внутриклеточным» электродом будет тот, который помещен на срез мышцы или нерва.

Электроизмерительный прибор покажет, что неповрежденный участок заряжен положительно, а поврежденный — отрицательно.

Согласно современной мембранной теории потенциал покоя возникает за счет пассивного и активного движения ионов через мембрану. *Пассивное движение ионов* осуществляется по градиенту * концентрации и не требует затраты энергии. Клеточная мембрана в состоянии покоя более проницаема для ионов калия. Цитоплазма мышечных и нервных клеток содержит в 30—50 раз больше ионов калия, чем внеклеточная жидкость, то есть концентрация этих ионов в цитоплазме повышена. Ионы калия в цитоплазме находятся в свободном состоянии и по градиенту концентрации диффундируют через клеточную мембрану во внеклеточную жидкость, в ней они не рассеиваются, а удерживаются на внешней поверхности мембраны внутриклеточными анионами.

Внутри клетки содержатся в основном анионы органических кислот: аспарагиновой, уксусной, пировиноградной и др. Содержание неорганических анионов в клетке сравни-

* Градиент — мера возрастания или убывания на единицу измерения (концентрации, массы и др.).

тельно небольшое. Анионы не могут проникать через мембрану и остаются в клетке, располагаясь на внутренней поверхности мембраны.

Так как ионы калия имеют положительный заряд, а анионы — отрицательный, то внешняя поверхность мембраны при этом заряжается положительно, а внутренняя — отрицательно.

Ионов натрия в 8—10 раз больше во внеклеточной жидкости, чем в клетке, проницаемость их через мембрану незначительна. Проникновение ионов натрия из внеклеточной жидкости внутрь клетки приводит к некоторому уменьшению потенциала покоя. Диффузия в клетку ионов хлора, содержание которых во внеклеточной жидкости в 15—30 раз выше, вызывает некоторое увеличение потенциала покоя.

В результате пассивного движения ионов натрия и калия по концентрационному градиенту должен был бы наступить момент, когда их концентрации в клетке и внеклеточной жидкости выравнялись и разность потенциалов исчезла. Однако этого не происходит, так как в мембране существует специальный молекулярный механизм, который обеспечивает активный перенос ионов натрия и калия в сторону их повышенной концентрации и поддерживает ионную асимметрию.

Активный перенос ионов осуществляется в результате деятельности ионного натрий-калиевого насоса. Имеется гипотеза, согласно которой натрий-калиевый насос производит перемещение ионов натрия и калия с помощью специальных молекул-переносчиков белковой или белково-липидной природы. Переносчик на внутренней поверхности мембраны захватывает из цитоплазмы ионы натрия и переносит их на наружную поверхность мембраны, то есть выводит из клетки. Здесь ионы натрия отщепляются, а к переносчику присоединяются ионы калия, с которыми он движется обратно к внутренней

поверхности мембраны. В результате этих процессов клетка сохраняет высокую концентрацию ионов калия, а внеклеточная жидкость — ионов натрия.

В результате действия натрий-калиевого насоса на каждые три иона натрия, выводимые из клетки, в клетку поступают только два иона калия. Таким образом, натрий-калиевый насос выполняет двоякую функцию: во-первых, он создает и поддерживает трансмембранный градиент концентраций натрия и калия, и, во-вторых, генерирует разность потенциалов, суммирующуюся с потенциалом покоя, создаваемым пассивным движением ионов через мембрану.

Работа натрий-калиевого насоса по перемещению ионов натрия и калия в сторону их повышенной концентрации требует затраты энергии. Непосредственным источником ее служит энергия макроэргических связей аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ).

Расщепление АТФ происходит под влиянием фермента аденозинтрифосфатазы. Активность этого фермента тормозят гликозиды, оубаин и строфантин. Отравление нервных волокон моноиодацетатом, цианидами, динитрофенолом и другими веществами, выключающими процессы гликолиза и синтеза АТФ, приводит к снижению содержания АТФ в цитоплазме и прекращению работы натрий-калиевого насоса. В результате этого концентрации ионов по обе стороны мембраны выравниваются, потенциал покоя уменьшается или даже полностью исчезает.

Потенциал действия. Все клетки возбудимых тканей при действии различных раздражителей достаточной силы способны переходить в состояние возбуждения. Обязательный признак возбуждения — изменение электрического состояния клеточной мембраны. Под влиянием раздражения заряд мембраны начинает быстро уменьшаться от нуля

и затем вновь появляется, но только с обратным знаком. Происходит перезарядка, или реверсия, заряда мембраны: внутренняя ее сторона заряжается положительно, а наружная — отрицательно. Затем вновь восстанавливаются первоначальные заряды мембраны. Пикообразное колебание потенциала, возникающее в результате кратковременной перезарядки мембраны и последующего восстановления ее исходного заряда, называется потенциалом действия. Такое колебание потенциала продолжается 1—5 мс. Величина потенциала действия нерва и скелетной мышцы составляет 115—120 мВ.

В потенциале действия различают пик длительностью 0,5—0,8 мс и следовые потенциалы (рис. 60). Пик потенциала действия связан с процессом возбуждения, он имеет восходящую и нисходящую фазы. Во время восходящей фазы вначале исчезает исходная поляризация мембраны, поэтому ее называют фазой *деполяризации*, затем изменяется знак потенциала — *реверсия*. Во время нисходящей фазы заряд мембраны возвращается к уровню покоя, и ее называют *реполяризацией*. При реполяризации отмечают следовые потенциалы: следовую деполяризацию и следовую гиперполяризацию. Следовые потенциалы связаны с восстановительными процессами после окончания возбуждения.

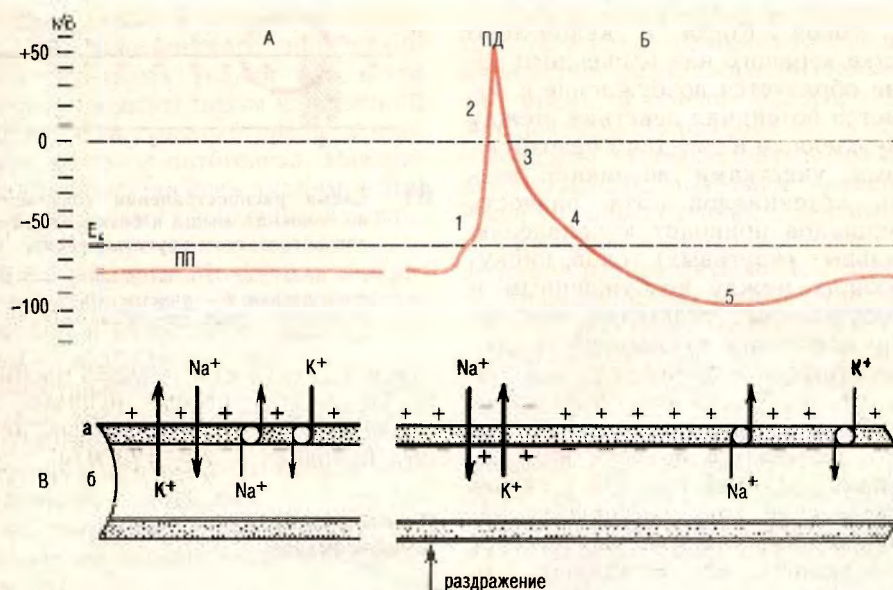
Современная мембранная теория объясняет механизм возникновения потенциала действия следующим образом. При действии раздражителей пороговой или сверхпороговой силы наступает деполяризация клеточной мембраны. Когда деполяризация достигает некоторой критической величины, одновременно за доли миллисекунды открывается максимальное количество натриевых каналов, проницаемость мембраны для ионов натрия возрастает в 500 раз по сравнению с покоем. В результате этого ионы натрия из внеклеточной жидкости, где их концентрация повыше-

на, лавинообразно устремляются внутрь клетки и уносят с наружной поверхности мембраны положительные заряды, значительно увеличивая их концентрацию в клетке; внутренняя поверхность мембраны приобретает положительный заряд. Вследствие уменьшения положительных зарядов наружная поверхность мембраны за счет внеклеточных анионов заряжается отрицательно.

Но увеличение натриевой проницаемости очень кратковременно и длится примерно 0,5—1,5 мс, после чего проницаемость мембраны для ионов натрия вновь понижается до исходного уровня в результате уменьшения количества открытых натриевых каналов.

Предполагают, что в натриевых каналах имеются два типа «ворот»: быстрые активационные и медленные инактивационные. Резкое повышение проницаемости мембраны для ионов натрия связано с открытием активационных «ворот». Последующее уменьшение проницаемости мембраны для натрия обусловлено закрытием медленных инактивационных «ворот». Данный процесс называют *инактивацией механизма натриевой проницаемости*. В результате инактивации поступление ионов натрия в клетку резко уменьшается. Вслед за этим проницаемость мембраны для ионов калия повышается в 10—15 раз. Они начинают усиленно выходить из клетки и, унося из нее положительные заряды, восстанавливают исходную разность потенциалов, то есть мембрана опять приобретает снаружи положительный заряд, а изнутри — отрицательный.

В калиевых каналах предполагают наличие только одних активационных «ворот». В состоянии покоя и наличия потенциала покоя открыта только часть «ворот». При образовании восходящей части пика потенциала действия и перезарядки мембраны количество открытых «ворот» увеличивается, в результате чего проницаемость мембраны для ионов



60 Схема потенциалов покоя (А) и действия (Б) и механизмы их возникновения (В):

мВ — милливольты; Ек — уровень критической диполяризации (порог возбудимости); ПП — потенциал покоя; ПД — потенциал действия: 1 — деполяризация; 2 — реверсия (перезарядка мембраны); 3 — реполяризация; 4 — следовая деполяризация; 5 — следовая гиперполяризация; а — мембрана; б — цитоплазма. Прямые стрелки указывают направление пассивного движения ионов К⁺ и Na⁺ по градиенту концентрации; стрелки с кружками — активное движение этих ионов против градиента концентрации (ионный натрий — калиевый насос)

калия повышается. После восстановления потенциала покоя часть «ворот» в калиевых каналах опять закрывается и восстанавливается исходная первоначальная проницаемость мембраны для ионов калия.

Следовательно, потенциал действия возникает в результате прохождения ионных потоков через мембрану: движение ионов натрия внутрь клетки приводит к перезарядке мембраны, а выход из клетки ионов калия восстанавливает исходный потенциал покоя. Потоки приблизительно равны по величине, но сдвинуты во времени.

В образовании потенциала действия в волокнах гладких мышц на-

ряду с ионами натрия и калия участвуют ионы кальция, обуславливая реверсию потенциала покоя.

При действии слабых, то есть допороговых, раздражителей проницаемость мембраны для ионов натрия увеличивается незначительно и деполяризация не достигает критического уровня. Такая деполяризация получила название *местного потенциала*, который не распространяется, а затухает вблизи места своего возникновения. При повторных допороговых раздражениях они могут суммироваться, достигая критического уровня деполяризации и вызывать появление потенциала действия.

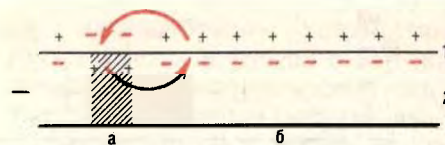
Проведение возбуждения. Потенциал действия, возникнув в одном участке нервной клетки, нервного или мышечного волокна, быстро распространяется по всей их поверхности. По своей силе потенциал действия в 5—10 раз превышает порог возбудимости — силу раздражения, которая необходима для возбуждения соседнего участка, находящегося в состоянии покоя.

Потенциал действия распространяется вследствие формирования так называемых локальных, или круго-

вых, токов. Когда в каком-либо участке нервного или мышечного волокна образуется возбуждение и появляется потенциал действия, между возбужденным и соседним невозбужденным участками возникает разность потенциалов. Эта разность потенциалов приводит к появлению локальных (круговых) токов, циркулирующих между возбужденным и невозбужденным участками мембраны по внешней и внутренней ее сторонам. Внутри волокна круговой ток идет от возбужденного участка к невозбужденному, по внешней стороне — от участка покоя к возбужденному. Круговой ток, как и любой электрический ток, раздражает невозбужденный участок, увеличивает проницаемость его мембраны для ионов натрия и вызывает образование потенциала действия в этом участке, а в участке, который ранее был возбужден, восстанавливается потенциал покоя. Данный процесс многократно повторяется и обуславливает распространение импульсов возбуждения по всей длине мембраны в обе стороны.

В мышечных и безмякотных нервных волокнах возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны, от одного возбужденного участка к другому, расположенному рядом в непосредственной близости (рис. 61). Это объясняется тем, что мембрана мышечного и безмякотного нервного волокна обладает низким омическим сопротивлением и круговые токи могут выходить из волокна на разных расстояниях, рассеиваться и затухать. Возбудить волокно могут только те токи, которые идут из волокна в непосредственной близости от участка возбуждения, так как лишь они являются сверхпороговыми. По мере удаления от возбужденного участка раздражающее действие круговых токов снижается, и они не способны вызывать возбуждение.

Скорость проведения возбуждения в волокнах скелетных мышц до-



61 Схема распространения возбуждения по волокнам мышц и безмякотных нервов посредством круговых токов:

1 — мембрана; 2 — волокно; а — участок возбуждения; б — участок покоя; стрелками показано направление движения круговых токов

стигает 12—15 м/с, гладких мышц — 2—15, в безмякотных нервных волокнах — 0,5—3, в мякотных нервных волокнах — 70—120 м/с.

ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ЖИВОЙ ТКАНИ

Любая живая клетка обладает свойствами раздражимости, возбудимости и лабильности (функциональной подвижности).

Раздражимость. На разнообразные воздействия внешней или внутренней среды — раздражения — протоплазма живой клетки отвечает специфической реакцией, при которой происходит усиление или ослабление обмена веществ, количественное и качественное его изменение. Эта реакция на раздражение получила название раздражимости или реактивности.

Следовательно, раздражимость — это общее свойство любой живой клетки и ткани реагировать на раздражение изменением обмена веществ и энергии. Это изменение носит местный характер, то есть ограничивается только тем участком ткани, который подвергается раздражению.

Раздражимостью обладают как животные, так и растения, низшие и высшие их формы. Во всех проявлениях жизнедеятельности животных и растительных организмов раздражимость играет исключительную роль. Со свойствами раздражимости связаны все проявления роста и размножения клеток и тка-

ней. Оно лежит в основе постепенного морфологического приспособления отдельных тканей или всего организма к длительным изменениям внешней и внутренней среды в процессах филогенеза и онтогенеза. Раздражимость присуща всем тканям, в том числе и таким высокоорганизованным, как мышечная и нервная.

Возбудимость. Мышечная и нервная ткани наряду с раздражимостью обладают и качественно новым свойством — возбудимостью.

Возбудимость — это свойство нервной или мышечной клетки отвечать на действие раздражителей специфическими изменениями ионной проницаемости мембраны и генерировать потенциал действия, то есть отвечать на раздражение возбуждением.

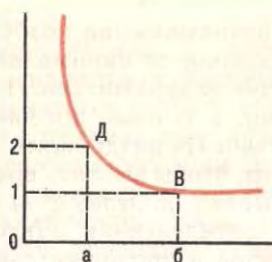
Величина, или степень возбудимости ткани, может быть определена по силе раздражителя, вызывающего возбуждение, и времени действия этого раздражителя. Для перехода мышц и нервов из состояния покоя в состояние возбуждения необходимо, чтобы сила действующего раздражителя достигла критической, то есть пороговой, величины.

Наименьшая сила раздражителя, способная вызвать возбуждение, называется *пороговой силой* или *порогом возбудимости*. Поскольку этот порог характеризует возбудимость ткани, то он является вместе с тем и порогом возбудимости. Чем возбудимее ткань, тем меньше у нее порог возбудимости и, следовательно, более слабый раздражитель может вызывать возбуждение.

Порог возбудимости ткани, например мышцы, определяют следующим образом. Готовят нервно-мышечный препарат, мышцу раздражают индукционным электрическим током. Раздражение начинают с наиболее слабой силы тока и постепенно ее увеличивают до тех пор, пока не находят ту наименьшую силу, действие которой вызывает сокращение мышцы. Эта наименьшая, то есть пороговая, сила и будет служить мерилем возбудимости мышцы. Величина порога возбудимости у одной и той же ткани непостоянна и зависит от ее физиологического состояния.

Для возникновения возбуждения требуется какое-то минимальное время действия раздражителя. Наименьшее время, в течение которого должен действовать раздражитель пороговой силы, чтобы вызвать возбуждение, называют *полезным временем*. Имеется определенная зависимость между силой и продолжительностью действия раздражителя. Чем сильнее раздражитель, тем короче будет время его действия, необходимое для возникновения возбуждения. Если по оси абсцисс отложить время действия постоянного тока, а по оси ординат — его силу (или напряжение), то соотношение силы и длительности раздражения выразится в форме кривой, получившей название *кривая силы-длительности* (рис. 62). Точка В, обозначающая полезное время, лежит на участке кривой, идущей параллельно оси абсцисс. Поэтому даже при очень чувствительных приборах трудно точно определить полезное время, так как незначительным изменениям силы (по оси ординат) будут соответствовать большие изменения во времени (по оси абсцисс). Для характеристики возбудимости по времени действия раздражителя нужно взять время действия удвоенной пороговой силы этого раздражителя. Тогда точка Д, соответствующая времени действия удвоенной пороговой силы, будет находиться в месте крутого изгиба кривой; в этом случае продолжительность раздражения устанавливается точно. Пороговую силу раздражителя — электрического тока — называли *реобазой*, а наименьшее время действия удвоенной реобазы — *хронаксией*. Хронаксию измеряют в тысячных долях секунды (в миллисекундах), или сигмах. Чем меньше хронаксия, тем выше возбудимость ткани.

Хронаксию тканей измеряют специальным прибором — хронаксиметром. Сначала определяют реобазу, затем ее удваивают и вычисляют минимальное время действия реобазы, необходимое для возникновения возбуждения. Хронаксию определяют не только в экспе-



62 Кривая силы длительности:

0 — а — хронаксия; 0 — б — полезное время; 0 — 1 — реобаза; 0 — 2 — двойная реобаза

риментальной физиологии, но и в клинике для объективной оценки физиологического состояния ткани или органа.

Хронаксия — величина переменная и зависит от структуры ткани, ее состояния, органа и всего организма в целом. У двигательных нервов величина хронаксии меньше, чем у скелетных мышц. Например, у лошади и жвачных хронаксия двигательных нервов колеблется от 0,09 до 0,2 мс, а скелетных мышц — от 0,2 до 0,4 мс; хронаксия сгибателей в 1,5—2 раза меньше, чем разгибателей. Нервы вегетативной нервной системы имеют очень высокую хронаксию (около 5 мс). Самая большая хронаксия, измеряемая не миллисекундами, а сотыми и десятими долями секунды, у гладких мышц желудка, кишечника и матки.

Изменения возбудимости ткани при возбуждении. Возникновение и развитие импульсов возбуждения сопровождаются последовательными фазовыми изменениями возбудимости ткани. В период развития деполяризации (местный деполяризационный пороговый потенциал) и появления местного нераспространяющегося возбуждения происходит небольшое, очень короткое по времени повышение возбудимости. При переходе местного возбуждения в распространяющееся возникает пик потенциала действия и возбудимость ткани резко падает. Состояние ткани, когда она после раздражения временно не реагирует на повторное

раздражение любой силы, называется *абсолютной рефракторностью* (от лат. refracta — невосприимчивость). В эту фазу повторное раздражение не способно вызвать новый потенциал действия. Абсолютная рефракторность совпадает с восходящей частью пика потенциала действия и длится в мягкотных нервных волокнах теплокровных животных примерно 0,5—1 мс, в скелетных мышцах — 2,5—3, а в сердечной мышце — 300—400 мс.

После абсолютной рефракторности возбудимость ткани постепенно восстанавливается до исходного уровня. Период пониженной возбудимости получил название *относительной рефракторности*. Эта фаза совпадает с реполяризацией, то есть с нисходящей частью пика потенциала и переходом его в следовую деполяризацию. Длительность относительной рефракторности в нервных волокнах составляет от 1 до 10, а в мышцах — до 30 мс.

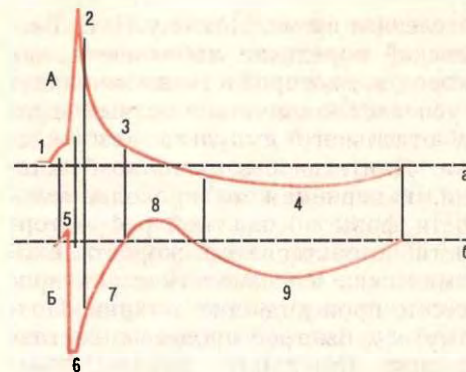
Затем наступает период повышенной возбудимости, названный фазой *экзальтации* (от лат. exsultatio — очень возбужденный). Длительность этой фазы в нерве — 20, в мышце — 50 мс. Она совпадает по времени с периодом окончания следовой деполяризации.

За фазой экзальтации идет длительная фаза *субнормальности*, когда возбудимость ткани незначительно снижена по сравнению с величиной возбудимости в состоянии физиологического покоя. Эта фаза совпадает со следовой гиперполяризацией. Таким образом, изменениям потенциала действия соответствуют фазы изменения возбудимости (рис. 63).

Абсолютная рефракторность обусловлена тем, что вслед за повышенной проницаемостью мембраны для ионов натрия, приводящей к возникновению потенциала действия, начинается процесс инактивации механизма натриевой проницаемости и в то же время возрастает про-

ницаемость мембраны для ионов калия. В результате этих процессов мембрана временно утрачивает способность возбуждаться и генерировать потенциал действия на новые раздражения. В фазу относительной рефракторности постепенно устраняется инактивация натриевой проницаемости и уменьшается повышенная проницаемость для калия. Поэтому постепенно восстанавливается способность мышечной и нервной тканей возбуждаться и генерировать потенциал действия. Но для возникновения возбуждения требуется раздражитель значительной силы, так как возбудимость клетки еще остается пониженной по сравнению с исходным уровнем. В период относительной рефракторности в возбужденной ткани развиваются процессы, направленные на восстановление исходных свойств, характерных для состояния покоя. При условиях, неблагоприятных для обмена веществ, восстановительные процессы замедляются и удлиняется фаза относительной рефракторности.

В фазу экзальтации восстановительные процессы в клетке заканчиваются. Во время следовой деполяризации потенциал приближается к уровню критической деполяризации и возбудимость клетки повышается. Когда новый раздражитель застает клетку в этом состоянии, то возрастает его эффект, хотя сила раздражителя не изменилась. Поэтому даже допороговый раздражитель будет действовать как сверхпороговый. Во время фазы экзальтации ткань подготовлена для повторного возбуждения. Наличие данной фазы указывает, что раздражитель не только вызывает непосредственную реакцию ткани, но и служит также средством создания наиболее благоприятных условий для новых повторных импульсов возбуждения. Фаза экзальтации играет важную физиологическую роль в осуществлении ритмической деятельности нервной и мышечной тканей. Когда раздражение на-



63 Схема потенциала действия нервного волокна (A) и изменения его возбудимости (B):

1 — местный деполяризационный пороговый потенциал; 2 — пик потенциала; 3 — следовая деполяризация; 4 — следовая гиперполяризация; 5 — местное повышение возбудимости; 6 — абсолютная и 7 — относительная рефрактерности; 8 — фазы экзальтации и 9 — субнормальности; а — потенциал покоя; б — исходный уровень возбудимости (по Л. Моргану)

носится в ритме, совпадающем по времени с фазой экзальтации, тогда обеспечивается наиболее эффективная деятельность ткани.

Фаза субнормальности возникает в тот период, когда имеется следовая гиперполяризация. При этом потенциал покоя увеличен и, чтобы вызвать деполяризацию до необходимого критического уровня, требуется нанести раздражитель большей силы.

Функциональная подвижность — лабильность. Физиологическое состояние мышечной и нервной тканей, кроме возбудимости, характеризуется также свойством функциональной подвижности, или лабильности. Свойство лабильности открыл Н. Е. Введенский (1892), изучая действие ритмических раздражений различной частоты на нервно-мышечный препарат.

Частота импульсов возбуждения может изменяться в широких пределах. Она зависит от силы и частоты приложенного раздражения, свойств и состояния ткани.

В каждой ткани одиночный импульс возбуждения продолжается оп-

ределенное время. Поэтому Н. Е. Введенский определял лабильность как скорость, с которой в ткани возникает и успевает закончиться полный период отдельного импульса возбуждения. Длительность этого возбуждения, измеряемая по продолжительности фазы абсолютной рефракторности, характеризует скорость биохимических и физиологических процессов, происходящих в ткани. Поэтому чем быстрее процессы, составляющие отдельный импульс возбуждения, тем выше лабильность и, следовательно, больше отдельных импульсов возбуждения может образоваться в ткани за определенный отрезок времени. Для измерения лабильности был предложен показатель — мера лабильности.

Мера лабильности — это максимальное число импульсов возбуждения, которые возникают за 1 с в ответ на такое же максимальное число раздражений. Высокой лабильностью обладают мякотные соматические нервы, меньшей — безмякотные вегетативные нервы. Максимальный ритм возбуждений для мякотного нерва составляет 500, для вегетативного — 200 импульсов в 1 с. Лабильность скелетных мышц выше, чем гладких. Так, максимальный ритм возбуждения для скелетных мышц — 200 импульсов в 1 с, а для гладких — в десятки раз меньше. В процессе роста и развития организма лабильность увеличивается, при старении уменьшается.

При ритмическом раздражении определенной частоты ткань не сразу отвечает соответствующим количеством импульсов возбуждения. Это связано с тем, что лабильность до начала раздражения отличается от лабильности во время раздражения — она меняется в связи с деятельностью ткани. Действие раздражителя и возникающие импульсы возбуждения меняют скорость процессов обмена веществ в ткани, которая начинает воспроизводить более частый, ранее недоступный ей ритм.

Изменение лабильности в сторону повышения или понижения по сравнению с исходным уровнем в связи с деятельностью ткани называют *усвоением ритма*. Лучше усваивается частый ритм при невысокой исходной лабильности. Поэтому мышечная ткань, имеющая невысокую лабильность, обладает большей способностью к усвоению ритма, чем нервная.

Оптимум и пессимум ритма и силы раздражения. Н. Е. Введенский установил, что наивысшее сокращение мышцы происходит при нанесении на нерв нервно-мышечного препарата раздражений в более редком ритме. Такой наиболее выгодный в рабочем отношении ритм раздражений был назван *оптимальным* (от латинского слова *optimus* — наилучший). При этом ритме раздражений каждый новый импульс возбуждения возникает во время фазы экзальтации, созданной предшествующим импульсом, в результате чего максимально сокращается мышца. Оптимальный ритм возбуждений меньше максимального в несколько раз. Например, максимальный ритм для двигательного нерва лягушки составляет 500, а оптимальный — 100—150 импульсов, для икроножной мышцы соответственно 120—100 и 30—50 импульсов в 1 с.

При очень частых раздражениях, превышающих оптимальный ритм, сокращения мышцы уменьшаются и даже совсем прекращаются — отмечают *пессимум ритма раздражения* (от латинского слова *pesimus* — наихудший). Пессимум возникает в том случае, когда частота раздражений превышает меру лабильности. Под влиянием первого раздражения ткань возбуждается, затем, когда импульс возбуждения еще не закончился, наносится повторное раздражение; оно действует во время фазы абсолютной рефракторности. Хотя это раздражение не в состоянии вызвать возбуждение, оно все же не остается без последствий: углубля-

ется фаза абсолютной рефракторности и затрудняется действие следующих за ним раздражений. Поэтому каждое новое раздражение, посылаемое в очень частом ритме, снижает лабильность ткани и вызывает не возбуждение, а качественно новое состояние — *торможение*.

По правилу оптимума и пессимума ритма раздражений мышца сокращается и при действии раздражителя различной силы. Если увеличивать силу тока, сохраняя неизменной частоту раздражений, то происходит постепенное возрастание тетануса до максимальной высоты — оптимум силы, после чего он начинает снижаться и даже совсем исчезает — пессимум силы, когда сила тока будет чрезмерной. Это объясняется тем, что с увеличением силы раздражения импульсы возбуждения учащаются по сравнению с исходным ритмом вначале до оптимального, а затем до пессимального.

Эти положения, разработанные Н. Е. Введенским, получили дальнейшее развитие и уточнение в результате раскрытия механизма синаптической передачи. В нервно-мышечном препарате наименьшая возбудимость и лабильность выявлены у синапса. Поэтому синапс и лимитирует частоту раздражений, передаваемых с нерва на мышцу.

Методом отведения потенциалов от мышцы в области нервно-мышечного синапса установлено следующее. Редкие или оптимальные по частоте импульсы проводятся синапсом без изменений. При этом каждый импульс попадает в фазу убывания постсинаптического потенциала, вызванного предыдущим импульсом. При частом раздражении постсинаптические потенциалы суммируются, что приводит к стойкой деполяризации постсинаптической мембраны и развитию блока проведения — возникновению пессимума. Это явление часто называют *пессимальным торможением* или *торможением Введенского*.

Если инактивировать определенным химическим веществом (синаптическим ядом) холинэстеразу, разрушающую медиатор ацетилхолин, то в области синапса будет накапливаться ацетилхолин, выделяемый нервным окончанием при каждом импульсе, и возникнет пессимум. При частых импульсах проведение их может быть заблокировано еще на пути к синапсу в тонких пресинаптических окончаниях, обладающих более низкой лабильностью, чем нервное волокно.

Явления оптимума и пессимума — общебиологические свойства живой ткани, образующиеся в ответ на любые физические или химические воздействия. Умеренные раздражения оказывают оптимальное (возбуждающее) действие, а раздражения большей силы, частоты и длительности вызывают пессимальное (тормозящее) действие на реакции различных органов как при непосредственном, так и при рефлекторном воздействии на них. Явления оптимума и пессимума отмечают не только в двигательных реакциях, но и в реакциях секреторных органов и сердечно-сосудистой системы, а также в условнорефлекторных реакциях различной сложности.

Парабиоз. Н. Е. Введенский, изучая влияние различных длительных химических и физических раздражений на нерв нервно-мышечного препарата, установил закономерные изменения функционального состояния нерва в раздражаемом участке. Результаты своих исследований Н. Е. Введенский опубликовал в классическом труде «Возбуждение, торможение и наркоз» (1901), в котором изложил теорию о парабиозе (от греческих слов: *para* — около, *bios* — жизнь, т. е. состояние на грани жизни). Эта теория объясняет, каким образом возбуждение переходит в торможение. Последнее состояние может закончиться прекращением жизнедеятельности ткани, то есть ее смертью.

Физиологическая сущность парабиоза была в основном раскрыта Н. Е. Введенским; окончательное разъяснение она получила в работах его учеников и последователей, применивших новейшие методы физиологических исследований.

Н. Е. Введенский воздействовал на среднюю часть нерва нервно-мышечного препарата лягушки эфиром, хлороформом, хлористым калием, теплом, холодом, сильным электрическим током. Под влиянием этих раздражителей данный участок изменялся, то есть альтерировался. На альтерируемый участок, а также выше и ниже его накладывали электроды индукционной катушки. Электрическую активность альтерированного нерва изучали с помощью гальванометра. Один из неполяризующих его электродов накладывали на альтерируемый, а другой — на нормальный участок, расположенный ближе к мышце. До действия альтерирующего вещества высота тетанического сокращения мышцы зависела от силы или частоты раздражения: чем больше сила или частота, тем выше сокращение мышцы.

При воздействии на нерв альтерирующим веществом через некоторое время на разные по силе и частоте раздражения мышца начинает отвечать одинаковыми сокращениями. Эту стадию функциональных сдвигов Н. Е. Введенский назвал *уравнительной*, или *трансформирующей*. Затем наступает вторая стадия, во время которой при слабых или редких раздражениях мышца сокращается сильно, а при сильных и частых она или совсем не сокращается, или реагирует очень слабо. Из-за такой ненормальной реакции нерва эта стадия была названа *парадоксальной* (рис. 64). Следующий этап — это стадия *торможения*, когда при воздействии на нерв раздражителем любой силы и частоты мышца не сокращается. Стадия торможения заканчивается состоянием, при котором отсутствуют видимые проявления жизни — возбудимость и проводимость. Это состояние Н. Е. Введенский назвал *парабиозом*, а последовательные изменения — *стадиями парабиотического процесса*. Время наступления отдельных ста-

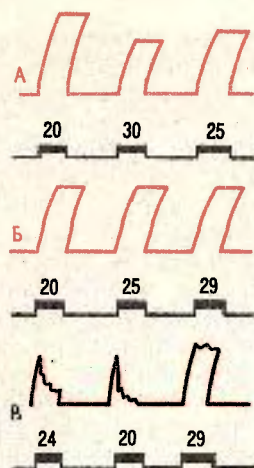
дий, их относительная продолжительность различаются в зависимости от природы альтерирующего вещества и от интенсивности его действия.

После удаления альтерирующего вещества парабиоз прекращается и функциональные свойства альтерируемого участка нерва возвращаются к нормальному исходному состоянию, проходя те же стадии в обратном порядке. Если же альтерирующее вещество не удалить, то через какое-то время нерв отмирает.

При изучении потенциалов действия в альтерируемом нерве в ответ на раздражения различной частоты и силы выявили строго последовательное наступление функциональных сдвигов независимо от природы альтерирующего агента. Нормальный, неальтерируемый нерв проводит к мышце ритмы возбуждения в соответствии с его лабильностью без трансформации.

При развитии уравнительной стадии лабильность альтерируемого участка нерва постепенно снижается. Он начинает отвечать на приходящие к нему из нормальных, вышерасположенных частей нерва частые импульсы не синхронно, а в трансформированном, более редком ритме в соответствии с изменившимся уровнем лабильности. В то же время редкие импульсы возбуждения, поступающие сюда из нормального участка, проходят к мышце без изменения, так как они соответствуют оптимальному ритму возбуждения. Трансформированные ритмы возбуждения, возникающие на разные по частоте и силе раздражения, близки друг к другу, и высоты сокращений мышцы приблизительно одинаковы, то есть уравниваются.

Во время парадоксальной стадии состояние альтерации углубляется, лабильность еще более снижается по сравнению с нормой. Частые возбуждения, поступающие в альтерируемый участок, не только не проходят, так как попадают в абсолютную



64 Запись сокращения мышцы при пароксизме:

А — норма; Б — уравнивающая и В — парадоксальная стадии; цифры — отметка величины индукционного тока (расстояние между катушками выражено в сантиметрах)

рефракторность, но и сами начинают вызывать альтерацию, способствуя развитию пессимума, и, суммируясь с влиянием альтерирующего вещества, создают условия для дальнейшего снижения лабильности. Чем больше частота и сила раздражения, тем сильнее будет снижаться лабильность. Альтерированный участок может проводить только те импульсы возбуждения, которые вызваны слабыми или редкими раздражениями. Поэтому мышца сокращается лишь в ответ на слабые или редкие раздражения, которые по времени совпадают с концом относительной рефракторности или началом экзальтации.

В стадии торможения лабильность альтерированного участка значительно снижена, фаза абсолютной рефракторности настолько продолжительна, что импульсы возбуждения любой частоты попадают в эту фазу и не проводятся. Хотя импульсы возбуждения не проходят через альтерированный участок, он еще обладает возбудимостью. Так, непосредственное раздражение альтерирован-

ного участка индукционным током приводит к сокращению мышцы. Если нерв раздражать одновременно в вышележащем нормальном участке и в альтерированном, то мышца перестает сокращаться. Таким образом, импульсы возбуждения, приходя в сильно альтерированный участок, не только сами затухают, но и гасят те возбуждения, которые в нем возникают. При углублении тормозной стадии исчезает возбудимость альтерированного участка.

Таким образом, возбуждение и торможение — это различные реакции ткани на раздражение, исход которого зависит от уровня лабильности. При высокой лабильности импульсы возбуждения проводятся без изменений, снижение лабильности задерживает проведение импульсов и возникает торможение.

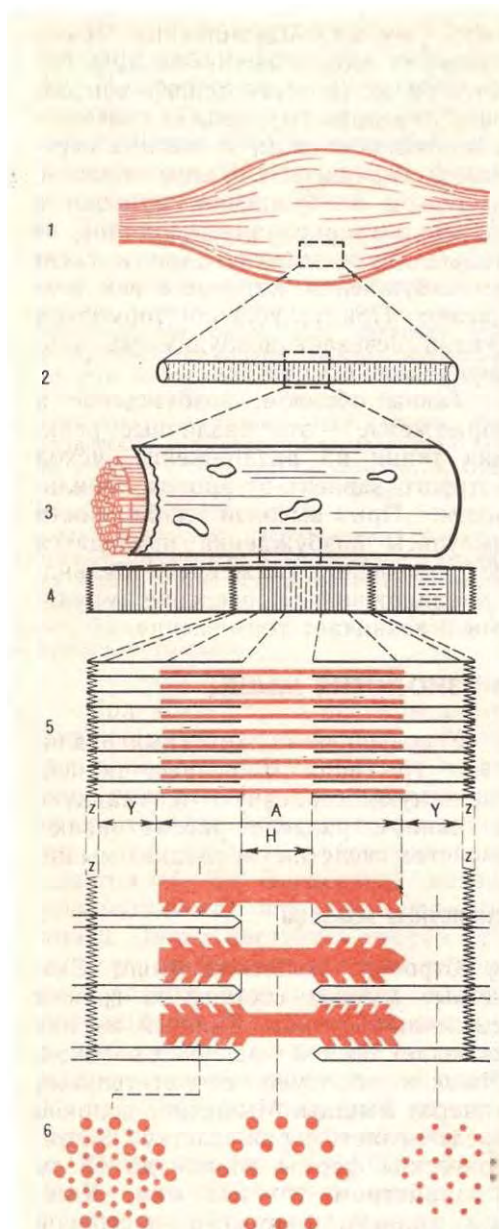
ФИЗИОЛОГИЯ МЫШЦ

У позвоночных животных различают три вида мышечных тканей: скелетную, сердечную и гладкую. В данном разделе рассматривают свойства скелетных и гладких мышц.

СКЕЛЕТНЫЕ МЫШЦЫ

Строение скелетных мышц. Скелетные мышцы состоят из группы мышечных пучков. Каждый из них включает тысячи мышечных волокон. Волокна образуют сократительный аппарат мышцы. Мышечное волокно представляет собой клетку цилиндрической формы длиной до 12 см и диаметром 10—100 мкм. Каждое волокно окружено клеточной оболочкой — сарколеммой и содержит тонкие нити — миофибриллы (рис. 65).

Миофибриллы — это способные к сокращению пучки нитей диаметром около 1 мкм. Перегородки, называемые Z-мембранами, разделяют каждую миофибриллу приблизительно на 20 тыс. участков — саркомеров, длина которых достигает около 2,5 мкм.



65 Схематическое изображение мышцы:

Y — изотропный и A — анизотропный диски; H — участок с меньшей анизотропностью; 1 — мышца; 2 — мышечные волокна; 3 — миофибрилла волокна; 4 — миофибрилла, составленная из толстых и тонких протофибрилл; 5 — саркомер, ограниченный с двух сторон мембранами (Z-линии); 6 — поперечный срез миофибриллы, заметно гексагональное распределение толстых и тонких протофибрилл (миофиламентов)

В середине каждого саркомера расположено около 2500 толстых нитей белка миозина диаметром около 10 нм. На обоих концах саркомера к Z-мембране прикреплены около 2500 тонких, диаметром около 5 нм, нитей белка актина. Нити актина своими концами частично входят между миозиновыми нитями.

Поперечная исчерченность миофибрилл обусловлена чередованием светлых, изотропных участков (Y-дисков), образованных актиновыми нитями и темных, анизотропных участков (A-дисков), образованных миозиновыми нитями. В центральной части анизотропного участка актиновые и миозиновые нити не перекрывают друг друга (H-зона).

Белок миозин состоит из полипептидов, вытянутых в нить, две нити образуют двойную спираль. Нити миозина оканчиваются двумя глобулярными, сидящими на шейках головками, которые называют поперечными мостиками, длина их около 20 нм. Молекулы миозина упакованы в толстых нитях, состоящих примерно из 150 молекул, расположенных в виде спирали. Из нее выступают головки — поперечные мостики, обладающие АТФ-азной активностью.

Актин представляет собой глобулярный белок, вытянутый в нить диаметром 5 нм, две нити актина закручиваются в виде двойной спирали. Структура актина напоминает две закрученные нитки бус, по 14 бусинок в витке. На актиновых нитях через равные промежутки (40 нм) имеются сферические молекулы белка тропонина.

В желобках между нитями актина лежат нити белка тропомиозина. В расслабленной мышце они находятся ближе к поверхности, неглубоко в желобках.

Миофибриллы группируются в колонки, по 4—20 в каждой. Колонки окружены саркоплазматическим ретикулом — системой продольных трубочек, расположенных параллель-

но миофибриллам, и поперечных трубочек, пересекающих мышечное волокно. Вблизи Z-мембраны продольные трубочки образуют цистерну. Поперечная трубочка с прилегающими к ней с двух сторон цистернами формируют триаду. Последние располагаются так, что их центр находится вблизи границы А- и У-дисков. Саркоплазматический ретикулум участвует в передаче возбуждения от поверхностной мембраны волокна вглубь к миофибриллам и в акте сокращения. Внутри мышечного волокна находится саркоплазма — жидкость, в которую погружены сократительные элементы мышечного волокна — миофибриллы.

В мышце наряду с активным сократительным компонентом, представленным миофибриллами, есть пассивный упругий компонент. Он включает сухожилие, соединительную ткань, покрывающую мышечные волокна, их пучки и мышцу в целом, а также упругие образования боковых поперечных мостиков миофибрилл.

При сокращении мышца укорачивается и развивает силу, которая вызывает растяжение упругого компонента. Последний играет роль буфера при передаче усилий, возникающих в сократительном компоненте, к подвижным звеньям, вследствие этого движения звеньев тела становятся плавными.

Волокна скелетных мышц отличаются цветом. Красные волокна богаты саркоплазмой и содержат мало миофибрилл, в белых волокнах много миофибрилл и относительно мало саркоплазмы.

В скелетных мышцах оканчиваются соматические и вегетативные нервы. Двигательный нерв, разветвляясь, заканчивается у каждого мышечного волокна. В волокно входит только окончание осевого цилиндра, которое не проникает через сарколемму, а вдавливают ее, образуя специальную структуру — моторную бляшку, нервно-мышечный синапс,

или концевую двигательную пластинку. Чувствительные нервные окончания в скелетных мышцах представлены мышечным веретеном, в расширенную часть которого входит чувствительное волокно.

Двигательные единицы. Мышца как функциональное целое состоит из более элементарных функциональных единиц — *двигательных* или *моторных единиц*, которые могут возбуждаться независимо друг от друга. Двигательной единицей называют образование, включающее в себя мотонейрон и иннервируемые им мышечные волокна.

Двигательное нервное волокно, идущее от мотонейрона спинного мозга, разветвляется в мышце на терминали, каждая из которых заканчивается синапсом на мышечном волокне. Двигательное волокно в результате ветвления иннервирует не одно, а целую группу мышечных волокон. Количество мышечных волокон, входящих в состав двигательной единицы в разных мышцах, неодинаково. Наименьшее число волокон содержится в тех мышцах, которые обеспечивают быстрые движения. Например, в мышцах глазных яблок двигательные единицы состоят из 3—5 мышечных волокон. В мышцах туловища и конечностей двигательные единицы состоят из сотен и тысяч мышечных волокон.

Активность двигательной единицы в целой мышце регистрируют осциллографом с помощью тонких электродов, которые вводят в мышцу.

В скелетных мышцах теплокровных животных имеются быстрые и медленные двигательные единицы. Быстрые двигательные единицы в белых мышцах образованы быстрыми мышечными волокнами, медленные двигательные единицы в красных мышцах — медленными волокнами. Скелетные мышцы в большинстве случаев смешанные: они состоят из быстрых и медленных двигательных единиц.

В каждой моторной единице мы-

шечные волокна сокращаются одновременно, то есть синхронно. Моторные же единицы работают асинхронно, так как они иннервируются различными двигательными нейронами, которые посылают импульсы с разной частотой и неодновременно. Несмотря на асинхронную деятельность моторных единиц, суммарное сокращение мышцы в целом носит слитный характер в условиях ее нормальной деятельности. Сила мышечного сокращения зависит от числа одновременно функционирующих двигательных единиц и от частоты возбуждения каждой из них.

Свойства скелетных мышц. Возбудимость скелетной мышцы меньше возбудимости нервов. *Возбудимость* определяют по силе мышечного возбуждения, вызываемого через электроды, наложенные непосредственно на мышцу. Однако в данном случае раздражаются и мышечные, и нервные волокна, поэтому измеренная величина возбудимости не будет соответствовать фактической возбудимости мышцы. Для определения непосредственной возбудимости мышцы ее отравляют ядом кураре. Яд не влияет на нервные и мышечные волокна, он блокирует функцию нервно-мышечного синапса и нарушает проведение возбуждения с нерва на мышцу. Возбудимость мышцы обусловлена функцией мембраны мышечного волокна.

Возбуждение в мышцах проводится изолированно, то есть не переходит с одного мышечного волокна на другое. Нервно-мышечные синапсы в основном расположены в середине мышечного волокна, поэтому возбуждение распространяется в обе стороны и, быстро охватывая всю мышцу, вызывает одновременное сокращение всех ее частей. Однако скорость распространения возбуждения в белых и красных волокнах скелетных мышц различна: так, в белых волокнах она равна 12—15, в красных — 3—4 м/с.

Скелетная мышца — упругое те-

ло. Упругостью обладают активные сократительные и пассивные упругие компоненты. Они обеспечивают растяжимость, эластичность и пластичность мышц.

Если к мышце подвесить груз, то она растягивается. Свойство мышцы удлиняться под влиянием нагрузки называется *растяжимостью*. Степень растяжения мышцы зависит от величины груза. Растяжимость разных мышечных волокон неодинакова: красные растягиваются больше белых, мышцы с параллельными волокнами удлиняются больше перистых. При растяжении покоящейся мышцы в ней проявляются упругие свойства и развивается напряжение. У изолированной мышцы упругое напряжение равно нулю. При растяжении покоящейся мышцы упругое напряжение прогрессивно увеличивается по мере растяжения. В теле животных даже в условиях покоя скелетные мышцы имеют слабое напряжение, так как они несколько растянуты.

Эластичность — свойство деформированного тела возвращаться к первоначальному своему состоянию после удаления силы, вызвавшей деформацию. Эластичность мышцы изучают, растягивая ее грузом. Белые волокна скелетных мышц характеризуются большей эластичностью, чем красные. После удаления груза мышца стремится возвратиться к первоначальной величине. Однако не всегда она достигает первоначальной длины. После длительного растяжения или действия большой нагрузки мышца остается более или менее удлиненной, так как она не обладает совершенной эластичностью.

Пластичность — свойство тела сохранять приданную ему длину или вообще форму после прекращения действия внешней деформирующей силы. Чем больше внешняя деформирующая сила и продолжительнее ее действие, тем сильнее пластические изменения. Пластичность мышцы состоит не только в остаточном удлинении после растяжения, но и в

остаточном укорочении после длительного тетанического сокращения, или контрактуры. Различные волокна скелетных мышц обладают разной пластичностью. Так, у красных волокон, которые удерживают тело в определенном положении, пластичность выражена больше, чем у белых.

Эластические и пластические свойства обусловлены разными элементами мышечного волокна. Сарколемма и миофибриллы имеют одинаковые эластические и пластические свойства, а саркоплазма — только пластичность.

Сокращение мышц. Специфическая деятельность мышечной ткани — ее сокращение при возбуждении. Различают одиночное и тетаническое сокращение мышц.

Одиночное сокращение мышцы. На однократное кратковременное раздражение, например электрическим током, мышца отвечает одиночным сокращением. При записи этого сокращения на кимографе отмечают три периода: латентный — от раздражения до начала сокращения, период сокращения и период расслабления.

Общая продолжительность одиночного сокращения икроножной мышцы лягушки составляет 0,1 с. Из этого времени 0,01 с приходится на латентный период, 0,04 — на сокращение и 0,05 с — на расслабление. У млекопитающих одиночное сокращение скелетных мышц длится 0,04—0,1 с.

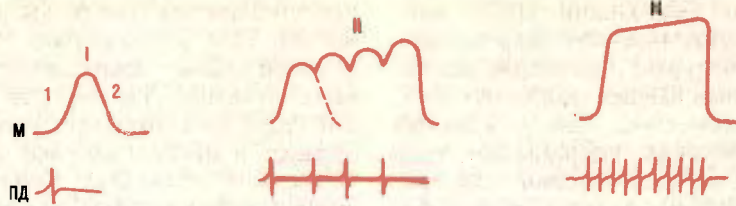
Во время латентного периода в мышце происходят процессы, при которых освобождается энергия для мышечного сокращения. Пик потенциала действия по времени совпадает с латентным периодом и началом сокращения.

Время одиночного сокращения одинаково в различных мышцах у одного и того же животного. Так, в красных волокнах мышц оно значительно больше, чем в белых. Сила мышечного сокращения в определен-

ной степени зависит от силы раздражения. При раздражении током пороговой силы сокращение мышцы едва заметно. Дальнейшее увеличение силы тока вызывает усиление сокращения мышцы до некоторой максимальной величины. Сила мышечного сокращения зависит от количества возбужденных мышечных волокон, которые обладают различной возбудимостью. Слабое раздражение действует на наиболее возбудимые волокна, по мере усиления раздражения начинают реагировать и другие волокна, наконец наступает момент, когда возбуждаются все мышечные волокна — наступает максимальное сокращение мышцы.

Тетаническое сокращение мышцы. Если к мышцам поступают несколько возбуждающих импульсов, ее одиночные сокращения суммируются, в результате этого происходит сильное и длительное сокращение мышцы. Длительное сокращение мышцы при ее ритмическом раздражении называется *тетаническим сокращением* или *тетанусом*. Механизм тетанического сокращения мышцы был выяснен Гельмгольцем в опытах на нервно-мышечном препарате. При нанесении на мышцу одиночных раздражений, следующих друг за другом с различными интервалами времени, наблюдают сокращения разной формы. В том случае, когда раздражения отделены друг от друга интервалом времени, превышающим продолжительность одиночного сокращения, возникают одиночные сокращения. При более частых раздражениях, если каждый импульс возбуждения действует на мышцу в тот момент, когда она уже начинает расслабляться, отмечают неполный, или *зубчатый, тетанус*.

Если же раздражения настолько частые, что они воздействуют на мышцу до начала ее расслабления, то получится длительное непрерывное сокращение мышцы — *гладкий тетанус* (рис. 66). При очень большой



66 Сокращение скелетной мышцы при различной частоте раздражения:

I — одиночное сокращение; II — зубчатый (неполный) тетанус; III — гладкий (полный) тетанус; М — механограмма; ПД — потенциал действия; 1 — фаза сокращения; 2 — фаза расслабления

частоте раздражений каждое очередное раздражение будет попадать на фазу абсолютной рефракторности и мышца вообще не сократится.

Высота сокращения мышцы при тетанусе больше, чем при одиночном сокращении. Объясняя этот эффект, Гельмгольц рассматривал тетанус как простое геометрическое наложение (суперпозицию) одиночных сокращений. При тетанусе каждое последующее сокращение мышцы в ряду складывающихся одиночных сокращений начинается от той точки, где мышцу застает новое раздражение, и ее сокращение идет от этой точки, как от точки покоя. Дальнейшие исследования показали, что явление суперпозиции при тетанусе нельзя сводить к простому складыванию, то есть суммированию механических эффектов. Эффект от двух следующих друг за другом раздражений не совпадает с арифметической суммой одиночных сокращений, он может быть больше или меньше данной суммы. Следовательно, способность к новому сокращению после каждого предшествующего импульса возбуждения неодинакова.

Высота мышечного сокращения при тетанусе зависит от ритма раздражения, а также от возбудимости и лабильности, которые изменяются в процессе деятельности мышцы. Тетанус наиболее высокий при оптимальном ритме, когда каждый после-

дующий импульс действует на мышцу в фазу экзальтации, вызванной предыдущим импульсом. В этом случае создаются наилучшие (оптимальные) условия для работы мышцы.

Изотоническое и изометрическое сокращения. Существуют два вида сокращения мышц: изотоническое и изометрическое. Когда мышца при раздражении сокращается, не поднимая никакого груза, напряжение ее мышечных волокон не изменяется и равно нулю; такое сокращение называют *изотоническим* (isos — равный, tonus — напряжение). Если концы мышцы закреплены, то при раздражении она не укорачивается, а лишь сильно напрягается.

Сокращение мышцы, при котором ее длина остается постоянной, называется *изометрическим* (isos — равный, metron — мера, размер). В этом случае сократительный компонент укорачивается за счет растяжения пассивного упругого компонента. Если у изометрически сокращающейся мышцы освободить сухожилие, то мышца станет сокращаться изотонически, а предварительно растянутый упругий компонент очень быстро укорачивается. Упругий компонент при изометрическом сокращении может увеличивать свою длину на 2—6 % от длины покоя.

Изометрическое сокращение мышцы записывают, прикрепив к ней тугую пружину, которая не позволяет ей укоротиться. С помощью специальных усилителей фиксируют ничтожное укорочение в несколько микрометров, отображающее развитие напряжения при сокращении. Отдельно изотоническое или изометрическое сокращение можно получить искусственно в условиях опыта. В организме во

время сокращения изменяются и длина мышцы, и ее напряжение.

Теория мышечного сокращения. В. А. Энгельгардт и М. Н. Любимова еще в 1939 г. установили, что структурный белок миофибрилл — миозин — обладает свойствами фермента аденозинтрифосфатазы, расщепляющей АТФ. Под влиянием АТФ нити миозина сокращаются. Вскоре после этого открытия венгерский биохимик А. Сцент-Дьорди показал, что в мышце имеется также белок актин. При взаимодействии с миозином он образует комплекс — актомиозин, ферментативная активность которого почти в 10 раз выше активности миозина.

Теория мышечного сокращения получила дальнейшее развитие под названием *теории скользящих нитей*. В сократительной единице мышцы — миофибрилле — длина саркомера изменяется в результате скольжения актиновых нитей вдоль миозиновых, но сами нити при этом не укорачиваются. В расслабленной, а тем более растянутой мышце актиновые нити располагаются дальше от центра саркомера, и длина саркомера больше.

При изотоническом сокращении мышцы актиновые нити скользят по направлению к центру саркомера вдоль миозиновых нитей. Нити актина прикреплены к Z-мембране, тянут ее за собой, и саркомер укорачивается. Суммарное укорачивание всех саркомеров вызывает укорочение миофибрилл, и мышца сокращается.

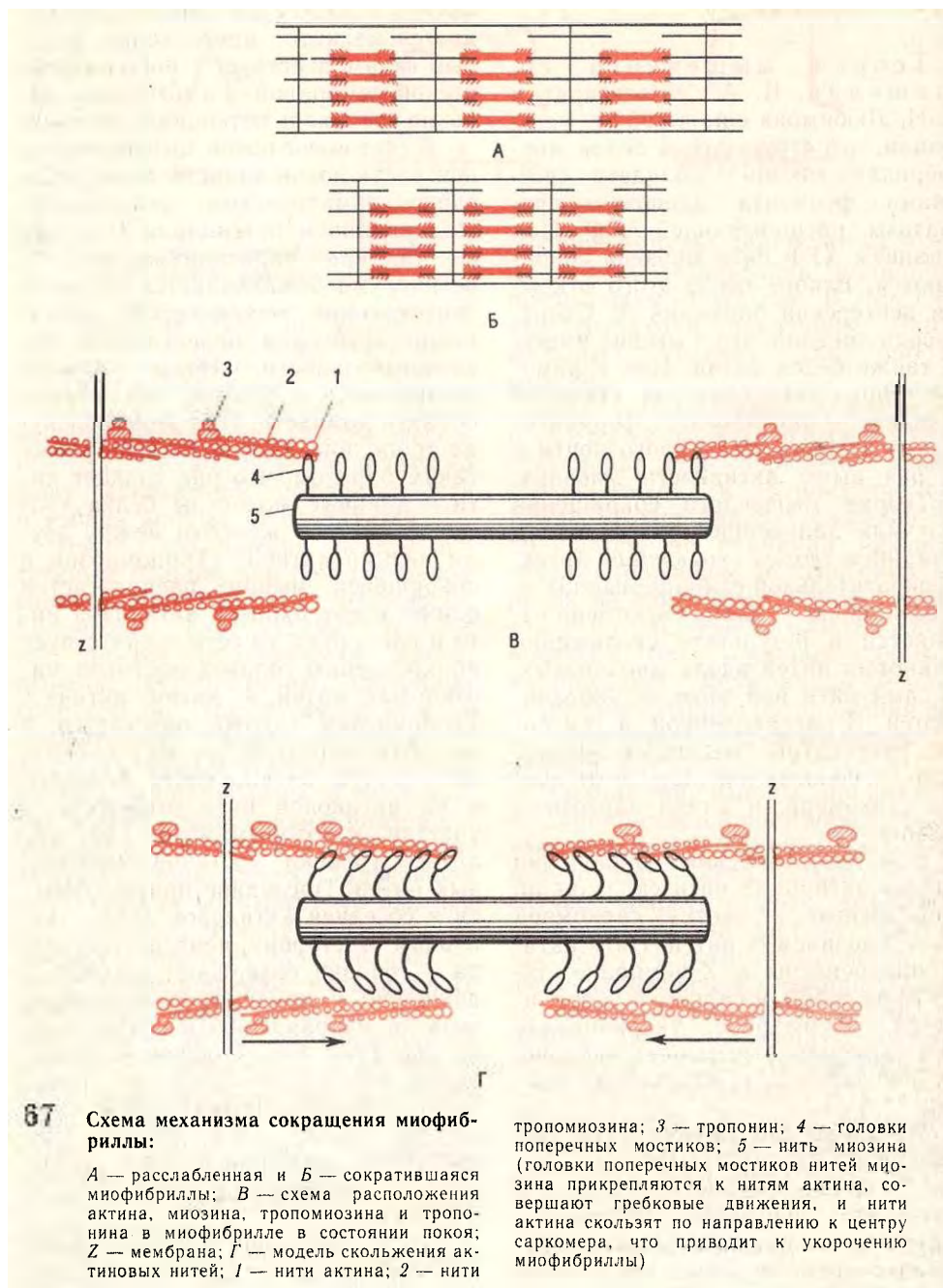
Механизм скольжения нитей актина окончательно не выяснен. Считают, что скольжение происходит в результате движений поперечных мостиков миозиновых нитей. В настоящее время принята следующая модель скольжения нитей актина.

Механическому сокращению мышцы предшествует ее возбуждение, вызываемое импульсами двигательных нейронов в области нервно-

мышечного синапса — двигательной концевой пластинки. Здесь освобождается медиатор ацетилхолин, который взаимодействует с постсинаптической мембраной, и в мышечном волокне возникает потенциал действия.

В состоянии покоя мышцы основная часть ионов кальция хранится в саркоплазматическом ретикулуме. Под влиянием потенциала действия из цистерн саркоплазматического ретикулума освобождается кальций, запускающий механическое сокращение мышцы в определенной последовательности. Ионы кальция связываются с белком тропонином, образуя комплекс. При этом молекула тропонина изменяет свою форму таким образом, что она толкает нити — длинные молекулы белка тропомиозина — в желобки между двумя нитями актина. (Тропомиозин в покоящейся мышце располагается ближе к поверхности актиновой нити и блокирует, то есть препятствует прикреплению головок мостиков миозиновых нитей к нитям актина.) Тропомиозин глубже опускается в желобки, в результате чего прекращается его блокирующее действие и на актиновой нити открываются участки, к которым могут прикрепляться головки мостиков миозиновых нитей. Последние прикрепляются к соседней актиновой нити с наклоном в сторону центра саркомера — головки совершают гребковые движения и продвигают актиновую нить по направлению к центру саркомера (рис. 67). Головок у миозиновых нитей множество, они тянут актиновую нить с объединенной, суммарной силой. При однократном гребковом движении головок саркомер укорачивается примерно на 1 % его длины.

После окончания пика потенциала действия активируется кальциевый насос (Са-зависимая АТФ-аза) мембраны саркоплазматического ретикулума. За счет энергии, выделяющейся при расщеплении АТФ, кальциевый насос перекачивает ионы



кальция обратно в цистерны саркоплазматического ретикулума. Концентрация ионов кальция в цитоплазме мышечного волокна уменьшается, комплекс тропонин — кальций распадается и восстанавливается первоначальная форма тропонина, характерная для покоящейся мышцы. Тропомиозин выходит из желобков между актиновыми нитями и опять блокирует процесс прикрепления головок мостиков миозиновой нити к нити актина. Головки мостиков миозиновой нити отсоединяются и отпускают актиновую нить. Под влиянием нового потенциала действия снова выделяются ионы кальция и процесс прикрепления головок мостиков миозиновой нити повторяется. Такие ритмические прикрепления головок уже к другим участкам актиновой нити, гребковые движения головок и отсоединения продвигают актиновую нить к центру саркомера. Эта ритмическая активность головок возможна до тех пор, пока происходит активация АТФ-азы и расщепление АТФ.

В результате суммации минимальных укорочений последовательно расположенных саркомеров в миофибриллах наступает изотоническое сокращение мышцы. При этом мышца может укоротиться до 50 % своей длины. Мышечное сокращение происходит тем быстрее, чем больше гребковых движений делают головки в единицу времени.

Головки поперечных мостиков миозиновой нити содержат каталитические активные центры фермента аденозинтрифосфатазы — АТФ-азы. При прикреплении головки к актиновой нити АТФ-аза активируется в присутствии ионов магния и АТФ расщепляется. В каждом цикле прикрепления — отсоединения головок одна молекула АТФ расщепляется до АДФ и за счет выделившейся энергии головка совершает гребковое движение. Когда головка отсоединяется, с ней связывается новая молекула АТФ. Циклическая активность

поперечных мостиков миозиновой нити, то есть ритмическое прикрепление и отсоединение головок, их гребковые движения, обеспечивающие мышечное сокращение, возможны только до тех пор, пока происходит активация АТФ-азы и расщепление АТФ. Если расщепление АТФ блокировано, поперечные мостики миозиновой нити перестают работать и мышца расслабляется.

В случае изометрического сокращения головка поперечных мостиков миозиновой нити прикрепляется к актиновой нити под прямым углом, а затем она поворачивается на шейке примерно под углом 45° . Шейка головки приходит в состояние напряжения и развивает упругую силу. При этом поперечные мостики тянут соседние актиновые нити с объединенной силой, создавая суммарную упругую силу. Но поперечные мостики не находятся в состоянии постоянного напряжения. Отдельные головки мостиков уже через сотые или десятые доли секунды отпускают актиновую нить. Однако фаза отсоединения так же коротка, как и фаза прикрепления, за ней следует новое прикрепление головок к актиновой нити. Несмотря на ритмическую смену прикрепления и отсоединения головок поперечных мостиков с частотой 5—50 Гц, сила, развиваемая мышцей в физиологических условиях, не изменяется, так как большое количество головок поперечных мостиков находится в прикрепленном состоянии, обуславливающим напряжение мышцы.

Химизм мышечного сокращения. Для мышечного сокращения необходима АТФ, энергия которой используется в мышце для различных процессов: работы натрий-калиевого насоса, поддерживающего постоянство градиента концентрации ионов натрия и калия по обе стороны клеточной мембраны; скольжения актиновых нитей между нитями миозина, ведущего к укорочению мышц; работы кальциевого

насоса, откачивающего ионы кальция в цистерны саркоплазматического ретикулума.

Содержание АТФ в мышце невелико и составляет около 5 ммоль/л. В процессе мышечного сокращения АТФ быстро расходуется, расщепляясь до АДФ, поэтому длительная мышечная работа невозможна без ресинтеза АТФ, который происходит в результате расщепления креатинфосфата на креатин и фосфорную кислоту. Остаток фосфорной кислоты ферментативным путем переносится на АДФ, которая превращается в АТФ (креатинфосфат + АДФ → АТФ + креатин). Креатинфосфата в мышце содержится значительно больше (около 30 ммоль/л), чем АТФ. При интенсивной или длительной работе запасы креатинфосфата быстро истощаются, и в этих условиях ресинтез АТФ может осуществляться только за счет реакций гликолиза и тканевого дыхания.

К основным источникам энергии для ресинтеза АТФ в мышцах относятся глюкоза и гликоген. Вовлекаясь в реакцию гликолиза, глюкоза и гликоген отдают содержащуюся в их химических связях энергию, а сами превращаются в молочную кислоту.

В работающих мышцах значительно снижается содержание гликогена и увеличивается содержание молочной кислоты. В аэробных условиях часть молочной кислоты окисляется в цикле Кребса до двуокиси углерода и воды при одновременном образовании АТФ. Большая же часть молочной кислоты в процессе глико-неогенеза снова превращается в гликоген. При интенсивной мышечной работе для ресинтеза АТФ используется также энергия, выделяемая при окислении жирных кислот.

Накапливающаяся в мышцах АДФ в результате расщепления АТФ вступает в реакцию, при которой идет перефосфорилирование двух молекул АДФ друг с другом с образованием АТФ ($\text{АДФ} + \text{АДФ} \rightarrow \text{АТФ} + \text{АМФ}$).

В период покоя в мышцах идет накопление креатинфосфата в результате реакции перефосфорилирования между АТФ и креатином ($\text{АТФ} + \text{креатин} \rightarrow \text{креатинфосфат} + \text{АДФ}$).

Таким образом, непосредственным источником энергии для сокращения мышцы служит АТФ. При благоприятных условиях ресинтеза АТФ ее количество в мышцах не меняется, а уменьшается только содержание гликогена.

При интенсивной мышечной работе усиливается гликолиз и увеличивается концентрация молочной кислоты. Для ее окисления необходим дополнительный кислород, потребное количество которого обозначается как кислородный запрос. Накопление молочной кислоты сопровождается учащением дыхания и сокращений сердца. Однако органы дыхания и кровообращения не могут полностью обеспечить мышцы необходимым количеством кислорода, и возникает кислородная задолженность.

Теплообразование при мышечной работе. При сокращении мышцы в ней образуется теплота. Этот процесс можно зарегистрировать и измерить с помощью высокочувствительных приборов в покое и при возбуждении и сокращении мышцы. Из всей энергии, которая образуется в возбужденной мышце, около 30 % ее преобразуется в механическую, а остальная выделяется в форме теплоты.

В процессе образования теплоты в мышце выделяют две фазы. Первая названа *фазой начального теплообразования*. Она начинается с момента возбуждения мышцы, продолжается в течение всего сокращения, включая и фазу расслабления. Теплота образуется в результате химических процессов расщепления АТФ, обеспечивающих возбуждение, сокращение и расслабление мышцы.

Вторая фаза теплообразования длится несколько минут после рас-

слабления мышцы и называется *фазой запаздывающего или восстановительного теплообразования*. Она обусловлена процессами, обеспечивающими ресинтез АТФ. Главную роль в ресинтезе АТФ и восстановительном теплообразовании играют процессы гликолиза и окислительного фосфорилирования.

В первую фазу выделяется около 40 %, а во вторую — около 60 % всей образовавшейся теплоты в мышце.

Сила мышц. Степень укорочения мышцы при сокращении зависит от силы раздражения, морфологических свойств и физиологического состояния. Длинные мышцы сокращаются на большую величину, чем короткие. Незначительное растяжение мышцы, когда напрягаются упругие компоненты, увеличивает ее сокращение, а при сильном растяжении сила сокращения уменьшается. Это зависит от условий взаимодействия актиновых и миозиновых нитей в процессе сокращения. Напряжение, которое могут развивать миофибриллы, определяется числом поперечных мостиков миозиновых нитей, взаимодействующих с нитями актина, так как мостики служат местом взаимодействия и развития усилия между двумя типами миофиламентов (нитей). В состоянии покоя довольно значительная часть поперечных мостиков взаимодействует с актиновыми нитями. При сильном растяжении мышцы актиновые и миозиновые нити почти перестают перекрываться и между ними образуются незначительные поперечные связи. Величина сокращения снижается также при утомлении мышцы.

Силу мышцы определяют по максимальному напряжению, которое она может развить в условиях изометрического сокращения или поднимая максимальный груз. Изометрически сокращающаяся мышца развивает максимально возможное для нее напряжение в результате активации всех мышечных волокон. Та-

кое напряжение мышцы называют *максимальной силой*.

Максимальная сила мышцы зависит от числа мышечных волокон, составляющих мышцу, и их толщины. Они формируют анатомический поперечник мышцы, который определяется как площадь поперечного разреза мышцы, проведенного перпендикулярно ее длине. Отношение максимальной силы мышцы к ее анатомическому поперечнику названо *относительной силой мышцы*, измеряемой в $\text{кг}/\text{см}^2$.

Существует также понятие *физиологического поперечника мышцы* — это поперечный разрез мышцы, перпендикулярный ходу ее волокон. В мышцах с параллельным ходом волокон физиологический поперечник совпадает с анатомическим. У мышц с косыми волокнами он будет больше анатомического. По этой причине сила мышцы с косыми волокнами значительно больше силы мышцы той же толщины с продольными волокнами. Большинство мышц животных с косыми волокнами перистого строения. Такие мышцы имеют большой физиологический поперечник, поэтому и обладают большой силой. Отношение максимальной силы мышцы к ее физиологическому поперечнику называют *абсолютной силой мышцы*. В процессе мышечной работы поперечник мышцы увеличивается и, следовательно, возрастает сила данной мышцы.

Работа мышц. При сокращении мышца укорачивается, совершая работу. Работу мышцы, при которой происходит перемещение груза и движение костей в суставах, называют *динамической*. Мышца производит работу и в том случае, когда она сокращается изометрически, развивая напряжение без укорочения мышцы, например при удержании груза. При этом внешней работы не производится, и такую работу называют *статической*.

Динамическая работа мышцы (w) измеряется произведением мас-

сы груза (p) на высоту его подъема (h) и выражается в килограммометрах: $w = ph$ (кгм). Внешняя механическая работа мышцы по мере возрастания груза вначале увеличивается, а затем уменьшается.

Зависимость работы от величины груза выражается *законом средних нагрузок*: работа мышцы будет наибольшей при средних нагрузках. Кроме нагрузок, имеет значение и ритм работы. Максимальная работа будет выполнена при среднем ритме сокращения (*закон средних скоростей*).

Утомление мышцы. Утомлением называется временное понижение или прекращение работы клетки, органа или целого организма в результате их деятельности. При утомлении понижаются функциональные свойства мышцы: возбудимость, лабильность и сократимость. Высота сокращения мышцы при развитии утомления постепенно убывает. Одноразовое сокращение мышцы становится пологим и затянутым во времени в основном за счет удлинения периода расслабления.

Скелетные мышцы утомляются раньше гладких. В скелетных мышцах сначала утомляются белые волокна, а потом красные.

Для объяснения утомления И. Шифф предложил теорию истощения. Согласно этой теории причиной утомления служит исчезновение в мышце энергетических веществ, в частности гликогена. Однако детальное изучение этого вопроса показало, что содержание гликогена в утомленных до предела мышцах еще довольно значительно.

Теория отравления Е. Пфлюгера объясняет утомление накоплением большого количества молочной и фосфорной кислот, а также других продуктов обмена, которые нарушают обмен веществ в работающем органе, и его деятельность прекращается. Так, фосфорная кислота связывает ионы кальция и тем самым снижает сокращение мышцы. Про-

дукты обмена угнетают способность мембраны мышечного волокна генерировать потенциалы действия.

Это положение было подтверждено опытом. Изолированную мышцу помещали в сосуд с небольшим объемом раствора Рингера и раздражениями доводили до полного утомления. После смены раствора сокращения мышцы восстанавливались.

Обе теории сформулированы на основании опытов, проводимых на изолированной скелетной мышце, и объясняют утомление односторонне и упрощенно. Отдельные реакции, сопутствующие развитию утомления, принимались за их причину.

Дальнейшим изучением утомления в условиях целого организма установлено, что в утомленной мышце появляются продукты обмена веществ, уменьшается содержание гликогена, АТФ, креатинфосфата. Изменения наступают и в сократительных белках мышцы. Происходит связывание или уменьшение сульфгидрильных групп актомиозина, в результате чего нарушается действие АТФ. Нарушения химического состава мышцы, находящейся в организме, выражены в меньшей степени, чем изолированной, благодаря транспортной функции крови.

В опытах на нервно-мышечном препарате Н. Е. Введенский установил, что если раздражать мышцу через нерв, то вскоре она перестанет сокращаться. При раздражении после этого непосредственно мышцы сокращения ее возобновятся. Учитывая открытую им практическую неутомляемость нерва, Н. Е. Введенский сделал вывод, что прежде всего утомляются синапсы в связи с их низкой лабильностью.

Быстрая утомляемость синапсов обусловлена следующими факторами. При длительном раздражении в нервных окончаниях уменьшается запас заготовленного медиатора, а синтез не поспевает за расходом. Поэтому выделяющиеся порции медиатора ацетилхолина на каж-

дый импульс постепенно уменьшаются и соответственно снижаются до подпороговых величин постсинаптические потенциалы. Одновременно с этим накапливающиеся продукты обмена в мышце понижают чувствительность постсинаптической мембраны к ацетилхолину, в результате чего уменьшается величина постсинаптического потенциала. Когда он понижается ниже некоторого критического уровня, в мышечном волокне не возникает потенциал действия.

В организме в различных звеньях рефлекторной дуги утомление в первую очередь наступает в нервных центрах, особенно в клетках коры больших полушарий. Аfferентные центры утомляются быстрее эfferентных.

Функциональное состояние мышц в организме находится под влиянием центральной нервной системы, и прежде всего коры больших полушарий. Это влияние осуществляется различными путями: через соматические нервы, вегетативную нервную систему и железы внутренней секреции. По двигательным нервам к мышце поступают нервные импульсы, вызывая сокращение, в процессе которого изменяются ее физико-химические свойства и функциональное состояние. Через нервы вегетативной нервной системы происходит трофическое влияние на мышцы. Трофические импульсы, поступающие в мышцы по симпатическим нервам, усиливают процессы обмена веществ и повышают работоспособность мышцы. Например, сокращения утомленной мышцы усиливаются, если раздражать идущий к ней симпатический нерв. Такое же действие оказывает и адреналин.

Состояние самой центральной нервной системы в значительной степени обусловлено влиянием процессов, происходящих в мышцах. От рецепторов мышечных волокон по аfferентным нервам в центры идут импульсы, влияющие на их функциональное состояние и рефлекторно на

деятельность мышц. В мышцах в состоянии покоя и при сокращении образуются различные продукты обмена веществ, которые играют определенную физиологическую роль. Эти продукты, циркулируя в крови, в зависимости от их концентраций могут влиять по-разному: при малой концентрации стимулируют, а при большой угнетают деятельность центральной нервной системы.

Несмотря на то что имеется очень много исследований о локализации утомления и тех изменениях в организме, которые сопутствуют ему, до сих пор нет единой теории о сущности процесса утомления.

Наступление утомления мышц можно задержать с помощью тренировки. Она развивает и совершенствует функциональные возможности всех систем организма: нервной, дыхания, кровообращения, выделения и т. д. При тренировке увеличивается объем мышц в результате роста и утолщения мышечных волокон, возрастает мышечная выносливость. В мышце повышается содержание гликогена, АТФ и креатинфосфата, ускоряется течение процессов распада и восстановления веществ, участвующих в обмене. В результате тренировки коэффициент использования кислорода при работе мышц повышается, усиливаются восстановительные процессы вследствие активизации всех ферментативных систем, уменьшается расход энергии. При тренировке совершенствуется регуляторная функция центральной нервной системы, и в первую очередь функция коры больших полушарий. Образуется динамический стереотип, и двигательные акты автоматизируются, устанавливается точная координация между движениями животного и деятельностью всех систем организма.

Тонус мышц. Скелетные мышцы способны длительно находиться на том или ином уровне напряжения под влиянием редких раздражений. Этот вид деятельности мускулатуры на-

зывается *тонусом*. Внешним проявлением его служит определенная степень упругости мышц. Осуществление тонуса скелетных мышц обусловлено функцией медленных двигательных единиц красных волокон мышц.

Характерная особенность красных волокон — малая скорость их сокращения и расслабления, в результате чего бывает достаточно редкого ритма возбуждений для поддержания этих волокон в сокращенном состоянии. Укорочение волокон сопровождается образованием более прочных межмолекулярных связей между нитями актина и миозина, а также перестройкой коллоидных структур мышечного волокна.

Тонус скелетных мышц связан с поступлением редких нервных импульсов к мышце, в результате чего мышечные волокна возбуждаются не одновременно, а попеременно, сменяя друг друга. Эти импульсы поступают от мотонейронов спинного мозга, активность которых поддерживается импульсами, идущими как из вышележащих центров, так и от мышечных веретен, возбуждающихся при растяжении.

У млекопитающих существуют специализированные рефлекторные дуги, одни из которых обеспечивают тетанические сокращения, а другие — мышечный тонус.

Тонус скелетных мышц играет важную роль в поддержании определенного положения тела в пространстве и деятельности двигательного аппарата. Тонические сокращения мышц протекают без значительного повышения анаэробного обмена, они экономичны и не сопровождаются большими энергетическими затратами, поэтому при тонусе мышцы мало утомляемы.

гладкие мышцы

Строение гладких мышц. В организме высших животных гладкие мышцы находятся во внутренних ор-

ганах, в стенке сосудов и коже. Гладкие мышцы в отличие от поперечно-полосатых не имеют выраженной поперечной исчерченности, сокращаются относительно медленно, отвечают сокращением на растяжение и могут продолжительное время находиться в сокращенном состоянии без утомления. Они состоят из удлинённых клеток веретеновидной формы.

Существуют различные типы гладких мышц. Одни сокращаются с определенной силой в ответ на возбуждение и не обладают спонтанной автоматической активностью (ресничная, пиломоторная, цилиарная, мышцы мигательной перепонки, мочевого пузыря, кровеносных сосудов); другие способны к спонтанной автоматической ритмической активности, которая изменяется под влиянием двигательных нервов (мышцы желудочно-кишечного тракта, мочеточников и матки).

Длина гладкомышечных клеток от 30 до 500 мкм, в желудочно-кишечном тракте — от 70—90 до 400 мкм, но чаще она равна 100—200 мкм. Диаметр клетки 2—10, чаще — 2—6 мкм. Каждая клетка имеет плазматическую мембрану неодинаковой толщины у разных органов. У клеток желудочно-кишечного тракта и сосудов она составляет около 10 нм. Строение этой мембраны такое же, как и у других клеток.

На поверхности клеток гладких мышц имеются вдавливания внутрь клетки в виде мелких сферических карманов и боковые отростки. Боковые отростки обеспечивают звеньевую связь гладкомышечных клеток. В участке звена (*nexus*) плазматические мембраны соседних клеток сливаются наружными слоями. При звеньевой связи может быть два вида соединений клеток: простое соединение отростка одной клетки с телом или отростком другой; луковичеобразный выступ одной клетки внедряется в выемку тела другой. Гладкомышечные клетки при помощи отростков группируются в длинные пу-

чки, разделенные соединительно-тканными перегородками. Диаметр пучков составляет около 100 мкм. Они ветвятся, формируя тяжи переходов от одного пучка к другому, что важно для деятельности мышцы как единой системы. Только в ресничной мышце глаза и радиальной мышце радужной оболочки волокна расположены раздельно.

Гладкие мышцы иннервируются симпатическими и парасимпатическими нервами. Одно нервное волокно может контактировать с несколькими клетками.

Сократительный аппарат клеток гладких мышц состоит из протофибрилл, сгруппированных в миофибриллы. Миофибриллы гладких мышц размещаются в клетке параллельно друг другу.

В миофибриллах находятся тонкие нити протофибрилл, или микрофиламентов, трех типов: актиновые, миозиновые и промежуточные. Актиновые и миозиновые нити распределены неравномерно, поэтому гладкомышечная клетка не имеет поперечной исчерченности. Нити миозина короткие, они образуют димеры, от которых отходят поперечные мостики с головками. Длинные актиновые и короткие миозиновые нити участвуют в укорочении гладкомышечной клетки при сокращении. Микрофиламенты промежуточного типа располагаются пучками, соединенными с особыми прикрепительными пластинками, или плотными тельцами, образуют внутриклеточную сеть гладкомышечной клетки. Плотные тельца связаны между собой не только промежуточными микрофиламентами, но и актиновыми нитями. Эти структуры имеют существенное значение для процесса сокращения.

Возбудимость гладких мышц. Гладкие мышцы менее возбудимы, чем скелетные: пороги возбудимости выше, а хронаксия больше. Мембранный потенциал покоя гладких мышц у различных животных составляет от 40 до 70 мВ. Наряду с ионами

натрия и калия важную роль в создании потенциала покоя играют также ионы кальция и хлора.

Электрическая активность клеток гладких мышц проявляется при возбуждении в виде медленных волн, локальных (генераторных) потенциалов и потенциалов действия.

Медленные волны свойственны мышцам, способным к автоматической, спонтанной активности. Каждая волна обычно начинается медленно развивающейся деполяризацией, которая, достигнув определенного уровня (5—20 мВ), некоторое время удерживается на этом уровне (плато медленной волны), а затем следует фаза реполяризации и мембранный потенциал восстанавливается до исходного значения.

На плато медленной волны при возбуждении мышцы возникает потенциал действия. Каждому потенциалу действия предшествует генераторный потенциал амплитудой 1—5 мВ. На плато медленной волны возникает от 1—3 до 5—6 пиковых потенциалов действия.

Медленные волны непосредственно не связаны с сокращением. Они повышают возбудимость многих клеток, что приводит к одновременному возникновению в них потенциалов действия и, следовательно, к одновременному их сокращению.

Проведение возбуждения по гладкой мышце. Проведение возбуждения по гладкомышечным волокнам осуществляется посредством локальных, круговых электрических токов, как и в скелетных мышцах. Однако возбуждение, возникшее в одной клетке, может распространяться на соседние. Это обусловлено тем, что в мембранах гладкомышечных клеток участки контактов с соседними клетками обладают относительно малым сопротивлением и в этих местах круговые токи, возникшие в одной клетке, легко проходят в соседние и возбуждают их.

Возбуждение в разных гладких

мышечных клетках распространяется со скоростью от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров в секунду. Например, скорость проведения возбуждения в кишечнике около 1 см/с, в матке — около 18 см/с.

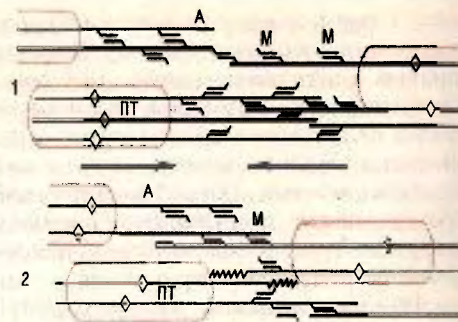
Сокращение гладких мышц. Сокращение гладких мышц возникает вслед за появлением потенциалов действия, которые имеют пусковое значение. Сокращение начинается приблизительно через 0,5 с после начала разрядов пиковых потенциалов действия в клетках гладкой мышцы. Потенциалы действия способствуют вхождению ионов кальция в клетку и запускают в действие сократительный механизм.

Увеличение ионов кальция в клетке, необходимое для сокращения, может обеспечиваться за счет: выхода кальция из саркоплазматического ретикулума; входящего кальция из внеклеточной жидкости в процессе развития потенциала действия; освобождения кальция, связанного с клеточной мембраной.

В гладких мышцах содержатся белки тропомиозин и тропонин. Они участвуют в сокращении мышцы. Тропонин соединен с тропомиозином и имеет большое сродство с ионами кальция. Присоединяя ионы кальция, он освобождает сократительную систему от своего тормозного влияния на взаимодействие актина с димерами миозина.

Головки димеров миозина взаимодействуют с актиновыми нитями и вызывают их скольжение (рис. 68). Для этого процесса используется энергия АТФ.

При нанесении одиночного раздражения большой силы возникает сокращение гладкой мышцы. Скрытый период одиночного сокращения этой мышцы значительно больше, чем скелетной мышцы, например, в кишечной мускулатуре кролика он достигает 0,25—1 с. Одиночное сокращение гладкой мышцы значительно продолжительнее, чем скелетной.



68 Схема сокращения гладких мышц:

А — актиновые нити; М — миозиновые димеры; ПТ — плотные тельца; 1 — до сокращения; 2 — во время сокращения

Так, гладкие мышцы желудка лягушки сокращаются в течение 60—80, кролика — 10—20 с. Особенно медленно происходит расслабление после сокращения. Благодаря продолжительному одиночному сокращению гладкая мышца может быть приведена в состояние длительного стойкого сокращения, напоминающего тетанус скелетных мышц относительно редкими раздражениями; в этом случае интервал между отдельными раздражениями составляет от нескольких до десятков секунд. Энергетические расходы при таком стойком сокращении гладкой мышцы очень малы, что отличает это сокращение от тетануса скелетных мышц. Поэтому гладкие мышцы потребляют относительно небольшое количество кислорода. Медленное сокращение гладких мышц сочетается с большой силой. Так, мускулатура желудка птиц способна поднимать массу, равную 1 кг на 1 см² своего поперечного сечения.

Одно из физиологически адекватных раздражителей гладких мышц — их растяжение. Оно вызывает сокращение мышцы. Свойство гладких мышц реагировать на растяжение сокращением имеет важное значение для осуществления физиологической функции многих гладкомышечных органов, например кишечника, мочеточников.

Тонус гладких мышц. Гладкие мышцы обладают способностью длительно находиться на том или ином уровне напряжения в покое под влиянием редких раздражений. Этот вид деятельности мускулатуры обозначают тонусом. Тонус гладких мышц, кроме длительности эффекта, характеризуется также очень низким уровнем энергетического обмена, который в сотни раз меньше, чем при тетанических сокращениях скелетных мышц. Длительные тонические сокращения гладких мышц особенно отчетливо выражены в сфинктерах полых органов, стенках кровеносных сосудов. Тонические сокращения гладких мышц, по-видимому, сопровождаются усилением межмолекулярных связей электростатической природы и уплотнением коллоидных комплексов саркоплазмы.

Автоматия гладких мышц. Некоторые гладкие мышцы в отличие от скелетных обладают автоматией, то есть могут периодически спонтанно сокращаться без внешних раздражений под влиянием импульсов, зарождающихся в них самих. Автоматия гладких мышц имеет миогенное происхождение — осуществляется мышечным волокном. Она регулируется нервными элементами, которые находятся в стенках органов, образованных из гладких мышц. Спонтанные, автоматические сокращения гладких мышц обусловлены спонтанными медленными понижениями мембранного потенциала покоя. Когда его снижение достигает критической величины, возникают медленные волны и потенциалы действия, в результате чего сокращается мышца.

Пластичность и эластичность гладких мышц. В гладких мышцах хорошо выражено свойство пластичности. Оно имеет большое значение для нормальной деятельности гладких мышц стенок полых органов: желудка, кишечника, мочевого пузыря. Например, вследствие пластичности гладкой мускулатуры стенок мочевого пузыря давле-

ние внутри его относительно мало изменяется при разной степени его наполнения. Эластичность в гладких мышцах слабее, чем в скелетных, но они могут очень сильно растягиваться.

ФИЗИОЛОГИЯ НЕРВОВ

Основная структурная и функциональная единица нервной системы — *нейрон*, который представляет собой нервную клетку с отростками. Один из отростков проводит возбуждение от тела нервной клетки и называется *аксоном*. Другие отростки (обычно их бывает несколько и они ветвятся) проводят возбуждение по направлению к клетке, их называют *дендритами*. Эти отростки нервных клеток и образуют нервные волокна (табл. XI).

Нервные волокна служат проводниками нервных импульсов. Различают *мякотные*, или *миелинизированные*, и *безмякотные* нервные волокна. Диаметр мякотных нервных волокон колеблется от 1 до 25 мкм, а безмякотных — от 0,5 до 2 мкм.

Каждое мякотное волокно содержит осевой цилиндр, вокруг которого, следуя друг за другом, цепочкой располагаются шванновские клетки, образуя миелиновую оболочку. Оболочка не сплошная, а прерывается при переходе от одной шванновской клетки к другой, в этом участке образуются перехваты Ранвье.

Длина межперехватных участков, покрытых миелиновой оболочкой, примерно пропорциональна диаметру волокна. Например, в нервном волокне диаметром 10—20 мкм длина промежутка между перехватами составляет 1—2 мм. В тонких волокнах диаметром 1—2 мкм эти участки имеют длину около 0,2 мм.

Осевой цилиндр содержит аксоплазму, пронизанную тончайшими, диаметром 10—40 нм, нейрофибриллами и микротрубочками. В аксоплазме находится большое коли-

чество митохондрий и микросом, а также транспортных филаментов (рис. 69). Последние образованы белком актином, нейрофибриллы и микротрубочки — белком миозином.

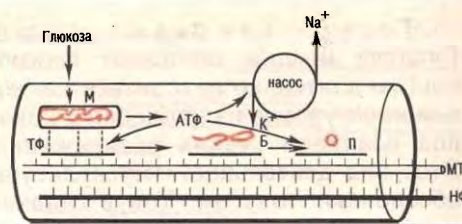
Мякотные и безмякотные нервные волокна идут пучками, несколько пучков составляют нервный ствол, или нерв. Одни из нервных волокон проводят возбуждение от периферии к нервным центрам — это афферентные, или центростремительные, волокна; другие проводят возбуждение от центров на периферию — это эфферентные, или центробежные, волокна. Большинство нервов смешанные, так как в их состав входят афферентные и эфферентные волокна.

Различные структурные элементы нервного волокна выполняют разную физиологическую роль. В процессах возникновения и проведения нервного импульса основную роль играет плазматическая мембрана осевого цилиндра. Миелиновая оболочка выполняет функцию электрического изолятора и трофическую. Благодаря миелиновой оболочке возбуждение возникает не на всем протяжении мембраны осевого цилиндра, а только в перехватах Ранвье. Полагают, что трофическая функция миелиновой оболочки заключается в образовании физиологически активных веществ, участвующих в процессе обмена веществ осевого цилиндра.

Нейрофибриллы, микротрубочки и транспортные филаменты участвуют в переносе различных веществ и некоторых клеточных органелл по нервным волокнам от тела нейрона к нервным окончаниям и в обратном направлении.

Транспортные филаменты, образованные актином, скользят вдоль микротрубочек. (Они выполняют ту же функцию, которую в мышечном волокне осуществляет миозин.) Они связывают и переносят различные вещества (например, белки или митохондрии) вдоль нервного волокна со скоростью около 410 мкм/сут.

После перерезки нервного во-



69 Гипотетический транспортный механизм нервного волокна:

МТ — микротрубочка и НФ — нейрофибрилла, образованные миозином; ТФ — транспортные филаменты, образованные актином; М — митохондрии; Б — молекулы белка; П — пузырьки с медиатором (при расщеплении АТФ транспортные филаменты скользят вдоль микротрубочек и переносят прикрепившиеся к ним митохондрии, молекулы белка и пузырьки с медиатором; энергия АТФ частично используется натрий-калиевым насосом поверхностной мембраны)

локна его периферический отрезок, отделенный от нервной клетки, дегенерирует. Это свидетельствует о том, что нервная клетка является трофическим центром для нервных волокон, которые не могут существовать вне связи с клеткой. Перерезанные концы центрального отрезка могут регенерировать, они образуют колбы роста — утолщения, которые растут в направлении периферического отрезка. Вращение нервных волокон из центрального отрезка в периферический начинается уже через 2—3 дня после перерезки. Регенерация нервных волокон происходит медленно (0,3—1 мм в сутки). В различных органах восстановление функции после перерезки нерва наступает спустя неодинаковые сроки. Например, в мышцах начальные признаки восстановления функций регенерирующего нерва обнаруживают примерно через 1,5 мес после перерезки. Полная регенерация нервов происходит в течение многих месяцев и даже лет.

СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ВОЛОКОН

Нервное волокно обладает возбудимостью, лабильностью, изолированным и двусторонним проведением

возбуждения и другими свойствами.

Возбудимость. У мякотных волокон она выше, чем у безмякотных. Так, у двигательных волокон млекопитающих хронаксия равна 0,05—0,2, у симпатических — до 5 мс.

Лабильность. У мякотных нервных волокон лабильность более высокая по сравнению со всеми другими нервными образованиями. Эти волокна могут воспроизводить до 500 импульсов в 1 с. Очень низкая лабильность у безмякотных волокон.

Изолированное проведение возбуждения. Нерв состоит из множества нервных волокон, но возбуждение по каждому волокну распространяется изолированно, не переходя на соседние. Изолированное проведение возбуждения обеспечивается наличием миелиновой оболочки. Чем быстрее проводятся импульсы, тем толще оболочка, так как с увеличением скорости проведения возрастает интенсивность потенциала действия. В безмякотных волокнах возбуждение распространяется медленно, потенциалы действия небольшие и, хотя оболочка волокна тонкая, импульсы передаются изолированно.

Возбуждение может проводиться только по целому, неповрежденному нервному волокну. При повреждении оболочки нарушается изолированное проведение. При перерезке нерва, его сдавливании, сильном растягивании или отравлении импульсы не распространяются.

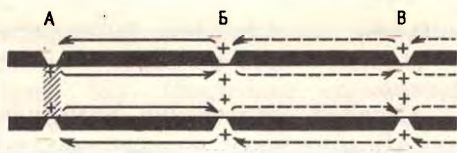
Двустороннее проведение возбуждения. Возбуждение по нервному волокну может распространяться в обе стороны. В пределах каждого нейрона импульсы возбуждения распространяются по нервному волокну в обе стороны с одинаковой скоростью от раздражаемого участка. Это доказано следующим опытом. На два участка нервного волокна, лежащих на некотором расстоянии, накладывали электроды двух осциллографов. Раздражение на нерв наносили между этими участками, и оба осцил-

лографа одновременно регистрировали прохождение нервного импульса.

Скорость проведения возбуждения. Возбуждение по нервному волокну проводится при помощи круговых токов. В безмякотных нервных волокнах возбуждение распространяется непрерывно вдоль всей мембраны, от одного возбужденного участка к другому, расположенному в непосредственной близости. В мякотных нервных волокнах возбуждение распространяется неравномерно (скачкообразно), как бы перепрыгивая от одного перехвата Ранвье к другому.

Потенциал покоя возникает только в перехватах Ранвье. Здесь же образуются и потенциалы действия при возбуждении. Они способствуют появлению круговых токов. Формируясь в мякотном нервном волокне, круговой ток выходит во внешнюю среду только в области перехвата Ранвье, так как миелиновая оболочка, обладая высоким омическим сопротивлением, выполняет функцию электрического изолятора. Вследствие этого межперехватные участки, покрытые миелиновой оболочкой, невозбудимы, возбуждение возникает в перехватах и распространяется от одного перехвата к другому без декремента, то есть затухания.

Схема распространения возбуждения изображена на рисунке 70. При возбуждении перехвата *А* поверхность его мембраны заряжается отрицательно, поверхность мембраны соседнего перехвата *Б* остается заряженной положительно, что приводит к появлению электрического кругового тока. Выходя через перехват *Б*, этот ток возбуждает его и вызывает перезарядку мембраны — образуется новый круговой ток уже между перехватами *Б* и *В*. Перехват *Б* не может возбудить перехват *А*, так как последний еще некоторое время остается в состоянии рефракторности. Таким образом, возбуждение в мякотных нервных волокнах распро-



70 Схема распространения возбуждения в мягкотном нервном волокне:

А, Б и В — перехваты Ранвье; стрелками показано движение круговых токов

страняется скачкообразно, «перепрыгивая» от одного перехвата Ранвье к другому через участки, покрытые изолирующей миелиновой оболочкой.

Длина межперехватных участков пропорциональна диаметру нервного волокна, поэтому чем толще осевой цилиндр, тем длиннее участки волокна между перехватами Ранвье.

В разных нервных волокнах скорость проведения возбуждения неодинакова. В мягкотных волокнах она больше, в безмякотных — меньше. Скорость проведения возбуждения зависит также от толщины нервного волокна: она прямо пропорциональна его диаметру. Мякотные волокна типа А проводят возбуждение со скоростью от 5 до 120 м/с, из них: волокна A_α — 70—120 м/с; волокна A_β — 40—70, волокна A_γ — 15—40, волокна A_δ — 5—15 м/с.

В мягкотных волокнах типа В скорость проведения возбуждения колеблется от 3 до 18 м/с, а в безмякотных волокнах типа С — от 0,5 до 3 м/с.

Обмен веществ в нерве. Интенсивность обмена веществ в нерве очень мала. О динамике этого обмена при возбуждении нерва и в покое можно судить по теплопродукции, потреблению кислорода и выделению двуокиси углерода. Во время возбуждения обмен веществ усиливается, возрастает потребление кислорода и выделение двуокиси углерода. Потребление кислорода увеличивается при повышении частоты его раздражения. В покое в нервах расщепляется в основном глюкоза и в незначи-

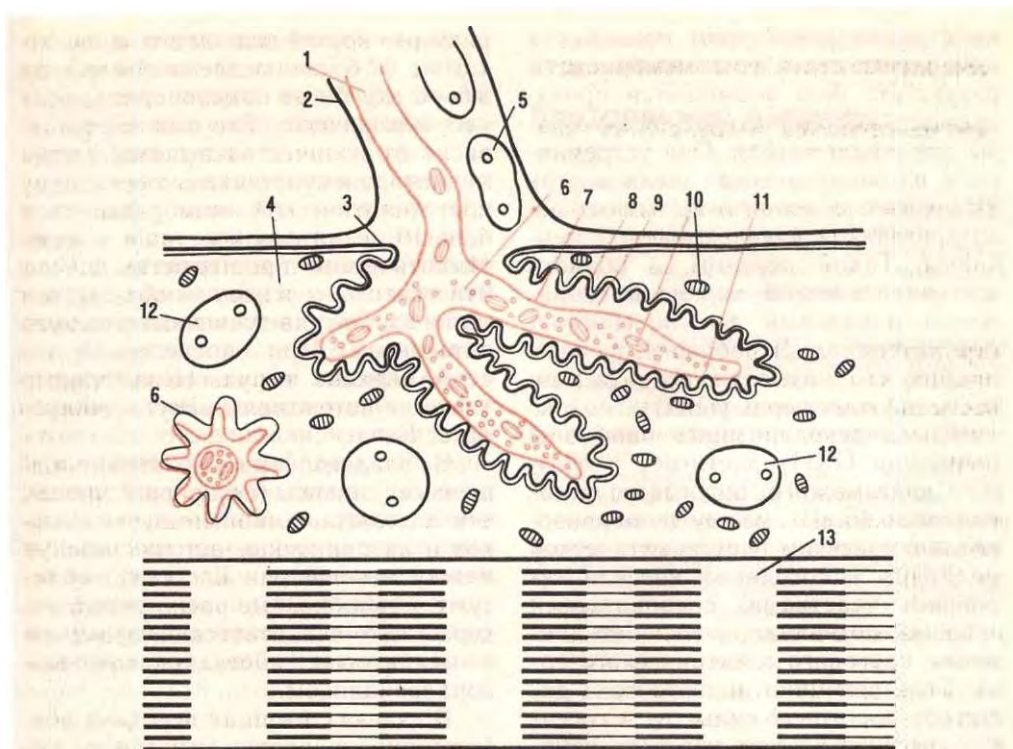
тельном количестве жиры и белки. При возбуждении нерва увеличиваются потребление кислорода и выделение двуокиси углерода, а также теплопродукция. Например, седалищный нерв лягушки в покое выделяет 0,008 мг двуокиси углерода и $4,14 \cdot 10^{-3}$ кал на 1 г нерва в минуту. При раздражении нерва выделение двуокиси углерода возрастает на 16% и увеличивается теплообразование.

Утомление нерва. Нерв практически не утомляется. Это доказал Н. Е. Введенский в опыте на нервно-мышечном препарате. Небольшой участок нерва между раздражающими электродами и мышцей он блокировал пропусканием постоянного тока. Нерв раздражали в течение нескольких часов, и, поскольку через блокированный участок возбуждение не проходило, мышца не сокращалась и не утомлялась. Когда постоянный ток выключали и восстанавливалась проводимость блокированного участка, мышца стала сокращаться. Неутомляемость нерва, обусловленная низким обменом веществ и высокой лабильностью, — важное свойство нервного волокна, способствующее созданию благоприятных условий для выполнения его основной функции — проведения нервных импульсов.

СИНАПТИЧЕСКАЯ ПЕРЕДАЧА ВОЗБУЖДЕНИЯ

Проведение возбуждения в нервных и мышечных волокнах осуществляется с помощью потенциалов действия и вызываемых ими локальных, круговых электрических токов, распространяющихся по поверхностной плазматической мембране.

Передача возбуждения с нервного волокна на мышечное происходит через специализированное структурное образование. Это структурное образование, обеспечивающее контакт аксона двигательного нейрона с мышечным волокном, называется



71 Схема нервно-мышечного синапса:

1 — осевой цилиндр; 2 — неврилема, переходящая в наружный слой сарколеммы; 3 — сарколемма; 4 — цитоплазма шванновской клетки; 5 — ядро; 6 — концевая веточка нервного волокна в продольном и поперечном разрезах; 7 — пресинаптическая и 8 — постсинаптическая мембраны; 9 — синаптическое пространство (щель); 10 — митохондрии; 11 — синаптические пузырьки; 12 — ядра мышечной клетки; 13 — миофибрилла, состоящая из протофибрилл

периферическим или нервно-мышечным синапсом. Он состоит из трех основных элементов: пресинаптической мембраны, постсинаптической мембраны и синаптического пространства (щели) (рис. 71).

Окончание аксона двигательного нейрона разветвляется на множество концевых нервных веточек, утративших миелиновую оболочку. Мембрана этих веточек и служит пресинаптической мембраной.

Ветвления нервного волокна вдавливают мембрану мышечного волокна, которая в этом участке обра-

зует сильноскладчатую постсинаптическую мембрану, или двигательную концевую пластинку. Между пресинаптической и постсинаптической мембраной расположено синаптическое пространство (щель) шириной около 50 нм.

Проведение возбуждения через синапс — это сложный процесс. Нервный импульс, приходя в нервные окончания, вызывает выделение медиатора *ацетилхолина* из синаптических пузырьков, который через пресинаптическую мембрану поступает в синаптическое пространство. Медиатор диффундирует к постсинаптической мембране. Последняя обладает высокой чувствительностью к медиатору и невозбудима по отношению к электрическому току. Высокая чувствительность мембраны к медиатору обусловлена тем, что в ней находится особый белок-рецептор, имеющий высокое сродство к медиатору *ацетилхолину*. Его называют *холинорецептором*. Соединение *ацетилхоли-*

на с холинорецептором приводит к изменению структуры мембраны, в результате чего повышается проницаемость постсинаптической мембраны для ионов натрия. Они устремляются из синаптической щели внутрь мышечного волокна и вызывают деполяризацию постсинаптической мембраны. Таким образом, в области постсинаптической мембраны образуется локальный деполяризационный потенциал. В нервно-мышечном синапсе его называют *потенциалом концевой пластинки* (ПКП).

Когда деполяризация мембраны (величина ПКП) достигает некоторого критического, порогового уровня (около 40 мВ), между деполяризованным участком постсинаптической мембраны и соседними внесинаптическими участками, сохранившими прежний потенциал, возникает движение кругового электрического тока. Если величина данного тока достигает пороговой силы, то в соседних внесинаптических участках мембраны, в непосредственной близости к синапсу, появляется распространяющийся потенциал действия.

В области постсинаптической мембраны синапса находится фермент *холинэстераза*, который быстро расщепляет выделившийся ацетилхолин и тем самым восстанавливает исходное состояние синапса.

Ацетилхолин выделяется не только под влиянием нервного импульса, но и в покое. В данном случае он выделяется спонтанно и беспорядочно, в очень небольшом количестве — отдельные малые порции, или кванты. В результате этого начинается незначительная деполяризация постсинаптической мембраны. Такая деполяризация получила название *миниатюрных постсинаптических потенциалов*, так как они по своей величине не превышают 0,5 мВ.

Постсинаптические потенциалы (ПКП) отличаются рядом специфических свойств от потенциала действия. Например, ПКП длится дольше потенциала действия, для него ха-

рактерен крутой подъем в течение 1—1,5 мс и более медленный спад за 3,5—6 мс. Он не подчиняется закону «все или ничего». Его амплитуда зависит от количества выделившегося медиатора и чувствительности к нему постсинаптической мембраны: чем больше медиатора поступает в межсинаптическое пространство и чем чувствительнее к нему мембраны, тем выше амплитуда постсинаптического потенциала. При определенной частоте нервных импульсов постсинаптические потенциалы могут суммироваться.

В гладких мышцах нервно-мышечные синапсы построены проще, чем в скелетных. Тонкие пучки аксонов и их одиночные веточки, следуя между мышечными клетками, образуют четкообразные расширения, содержащие синаптические пузырьки с медиатором ацетилхолином или норадреналином.

В гладких мышцах передача возбуждения в нервно-мышечном синапсе осуществляется разными медиаторами. Например, для мышц желудочно-кишечного тракта, бронхов медиатором служит ацетилхолин, а для мышц кровеносных сосудов — норадреналин. Гладкие мышцы кровеносных сосудов имеют на постсинаптической мембране два вида рецепторов: α -адренорецепторы и β -адренорецепторы.

В ответ на одиночный нервный импульс в нервном окончании выделяется порция медиатора, вызывающая деполяризацию постсинаптической мембраны и возникновение ПКП. Но величина ПКП недостаточна, чтобы вызвать потенциал действия в мышечном волокне. При поступлении к нервному окончанию нескольких следующих друг за другом импульсов появляющиеся при этом ПКП суммируются, и в момент, когда их сумма достигает пороговой величины, возникает потенциал действия и мышца сокращается.

По нервным волокнам к гладким

мышцам поступают редкие импульсы, примерно не чаще 7—15 имп/с. При более частых, например свыше 50 имп/с, наступает торможение пессимального типа.

Гладкие мышцы иннервируются возбуждающими и тормозными нервами. Из окончаний тормозных нервов выделяются тормозные медиаторы, взаимодействующие с рецепторами постсинаптической мембраны. В результате данного взаимодействия увеличивается выход ионов калия из мышечного волокна, что приводит к гиперполяризации постсинаптической мембраны. Раздражение тормозного нерва на фоне сокращения мышцы приводит к ослаблению или прекращению этого сокращения. В гладких мышцах, возбуждаемых ацетилхолином, тормозным медиатором служит норадреналин, а для возбуждаемых норад-

ренином тормозным медиатором будет ацетилхолин.

Контрольные вопросы

1. Понятие о физиологическом покое и возбуждении, их характеристика.
2. Потенциал покоя, его характеристика, современная теория возникновения.
3. Потенциал действия, его характеристика, теория возникновения. Роль потенциала действия в распространении возбуждения.
4. Что такое возбудимость, какими методами измеряют возбудимость нервной и мышечной тканей?
5. Явления оптимума и пессимума частоты и силы раздражения, условия их возникновения.
6. Что называют парабризом? Опишите его стадии и условия их возникновения.
7. Строение скелетной мышцы, понятие о двигательных (моторных) единицах.
8. Теория сокращения скелетной мышцы.
9. Энергетические процессы, обеспечивающие процесс сокращения мышцы.
10. Строение и функции нервно-мышечного синапса.

Глава 12

ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система выполняет в организме функции первостепенной важности. Во-первых, она обеспечивает точную регуляцию всех процессов внутри организма, их координацию и интеграцию, благодаря чему все органы и системы действуют согласованно, а организм представляет собой единое функциональное целое. Во-вторых, она обеспечивает связь организма с постоянно меняющейся внешней средой.

ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Центральная нервная система позвоночных построена из огромного количества нейронов, вступающих в тесную связь друг с другом. Однако каждый нейрон относительно самостоятелен. Это связано с тем, что протоплазма одной клетки и ее отростков не проникает внутрь другой клетки. Аксон одной нервной клетки, как правило, только соприкасается с дендритами или телом другой. Место контакта двух нейронов называют синапсом. В центральной нервной системе имеется бесчисленное множество синапсов.

Пространства между нейронами заполнены многочисленными глиальными клетками (от греч. глия — клей), их в 8—9 раз больше, чем нейронов. Они выполняют функции защиты и опоры нейронов, обеспечивающих процессы приема, передачи и переработки информации в центральной нервной системе.

В функциональном отношении нейроны делят на три основных класса: чувствительные, или афферентные; двигательные, или эфферентные; вставочные, или промежуточные.

Афферентные нейроны проводят возбуждение от рецепторов в центральную нервную систему, их называют также рецепторными. Тела этих нейронов расположены вне центральной нервной системы и находятся в спинномозговых или черепномозговых ганглиях. Данные нейроны отличаются от других наличием двух длинных отростков: собственно аксона, передающего возбуждение от тела клетки в центры спинного мозга или мозгового ствола, и аксоноподобного дендрита, уходящего на периферию в виде афферентного волокна и ветвящегося там на чувствительные нервные окончания — *рецепторы*. К рецепторным нейронам относятся также некоторые нейроны в центральной нервной системе, которые получают возбуждение не непосредственно от рецепторов, а через другие, истинно рецепторные нейроны. К ним относят, например, нейроны зрительных бугров.

Рецепторные нейроны называют также *чувствительными* или *сенсорными*, так как они доставляют в центральную нервную систему импульсы, вызывающие различные ощущения.

Эфферентные, или *эффекторные*, нейроны передают возбуждение из центральной нервной системы к рабочим органам — *эффекторам*. От тел этих нейронов возбуждение идет на периферию по длинным аксонам. Те эфферентные нейроны, которые посылают импульсы к скелетным мышцам, называются *двигательными нейронами* или *мотонейронами*. Их тела лежат в вентральных рогах спинного мозга, в продолговатом и среднем мозге.

Многие эфферентные нейроны передают импульсы не прямо на периферию, а через другие, нижерасположенные нейроны. Например, эфферентные нейроны коры больших полушарий или красного ядра среднего мозга посылают импульсы к мотонейронам спинного мозга. Эфферентные нейроны вегетативной нервной системы находятся вне центральной нервной системы — в периферических ганглиях.

Вставочные (промежуточные, контактные нейроны, интернейроны) образуют самую многочисленную группу нейронов в центральной нервной системе. Они осуществляют связь ме-

жду рецепторными и эффекторными нейронами. По характеру вызываемого ими эффекта контактные нейроны делят на возбуждающие и тормозящие.

ФУНКЦИИ СИНАПСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Строение и классификация межнейронных синапсов. Межнейронным, или центральным, синапсом называют место контакта окончания аксона с телом или отростками другой нервной клетки. Если аксон оканчивается на теле (соне) другой нервной клетки, синапс будет *аксосоматическим*, на дендритах — *аксодендритическим*, на аксонах — *аксоаксональным*.

По функциональному признаку различают возбуждающие и тормозящие, или тормозные, синапсы. Возбуждающие и тормозящие синапсы обладают некоторыми структурными отличиями. Так, возбуждающие синапсы большей частью являются аксодендритическими, характеризуются относительно широкой синаптической щелью (примерно 300 Å), толстой, плотной постсинаптической мембраной. В синаптической щели могут быть специальные включения в виде пластинок внеклеточного вещества. Пузырьки медиатора относительно крупные, округлой формы. Тормозные синапсы имеют более узкую синаптическую щель (в 1,5—2 раза уже, чем возбуждающие); постсинаптическая мембрана более тонкая; в синаптической щели нет включений внеклеточного вещества; синаптические пузырьки овальной формы, по размеру меньше, ряд пузырьков уплощен.

Природа медиаторов возбуждающего и тормозного синапсов также различна. Химическим посредником передачи возбуждения в возбуждающих синапсах служит ацетилхолин. После высвобождения из пресинаптических окончаний он быстро разрушается ферментом ацетилхолинэстеразой. Холинэргические синапсы

очень распространены в центральной нервной системе: они имеются в спинном мозге, ретикулярной формации среднего мозга, мозжечке, базальных ганглиях, коре больших полушарий.

Глутаминовая кислота (глутамат) — один из распространенных в центральной нервной системе медиаторов возбуждения. Сходный эффект оказывает и аспарагиновая кислота (аспартат). Эти нейтральные аминокислоты — глутамат и аспартат — исчезают из синаптической щели вследствие захвата их нервными и глиальными клетками.

К медиаторам, выделяющимся в тормозных синапсах, относятся кислые аминокислоты — γ-аминомасляная кислота (ГАМК) и глицин. ГАМК обнаружена в нейронах спинного и головного мозга. Ее тормозящее действие было доказано на клетках коры больших полушарий, нейронах ствола мозга, двигательных нейронах спинного мозга. ГАМК — медиатор как постсинаптического, так и пресинаптического торможения (см. ниже). Медиаторная функция глицина ограничивается спинным мозгом. В участках спинного мозга, где располагаются тормозные нейроны Реншоу, глицина значительно больше, чем в других соседних местах. ГАМК и глицин после высвобождения пресинаптическими окончаниями удаляются из синаптической щели так же, как глутамат и аспартат, путем захвата нервными и глиальными клетками.

К медиаторам, которые оказывают как возбуждающее, так и тормозящее действие на нейроны центральной нервной системы, относят катехоламины и серотонин. Катехоламины — три родственных в химическом отношении вещества: дофамин, норадреналин и адреналин, производные аминокислоты тирозина, — относятся к моноаминам. Серотонин — также моноамин, образуется из аминокислоты триптофана. У млекопитающих серотонинергические

он достигает критического уровня, образуется потенциал действия. Выделившийся ацетилхолин очень быстро распадается под действием фермента ацетилхолинэстеразы на холин и уксусную кислоту (рис. 72).

Кроме описанных синапсов с химическим механизмом передачи (*химические синапсы*), имеются и так называемые *электрические синапсы*, ширина синаптической щели в которых значительно меньше, чем в химических, и поэтому возникший в пресинаптической мембране потенциал действия пассивно (электротонически) распространяется на постсинаптическую мембрану. Электрические синапсы называют также *электротоническими*. Они служат только возбуждающими, тормозными быть не могут. Электрические синапсы чаще встречаются у низших животных, хотя они найдены и в центральной нервной системе млекопитающих, включая приматов. В процессе эмбрионального развития их число уменьшается. В мозге высших животных электрические синапсы немногочисленны, но они широко представлены в сердечной мышце, гладкой мускулатуре внутренних органов, железах.

В некоторых межнейронных синапсах параллельно действуют химический и электрический механизмы передачи возбуждения. Это связано с тем, что щель между пресинаптической и постсинаптической мембранами имеет разную ширину и в одном участке потенциал действия проходит щель электротонически, не встречая большого сопротивления, а в другом требуется посредник — медиатор. Такие синапсы называют *смешанными*.

УЧЕНИЕ О РЕФЛЕКСЕ

Основной формой деятельности центральной нервной системы является рефлекс. Рефлексом называют реакцию организма на раздражение рецепторов, осуществляемую при

участии центральной нервной системы.

Основоположником представлений о простейших рефлекторных актах является французский философ и естествоиспытатель Рене Декарт (1595—1650). Он описал такие автоматические действия, как отдергивание руки при прикосновении к огню, мигание при раздражении роговицы и т. д. В XVIII в. учение о рефлексе получило дальнейшее развитие в работах чешского анатома и физиолога Георга Прохаска, который и ввел в науку этот термин. Слово «рефлекс» в переводе с латинского значит «отражение», то есть подразумевалось, что всякое действие организма — это отражение какого-либо воздействия на него и для каждого действия имеется своя причина (материалистический принцип). Но концепция о рефлексе долгое время не выходила за рамки объяснения бессознательных, автоматических актов, связанных с функцией низших отделов центральной нервной системы.

Представление о рефлексе как о явлении, охватывающем и деятельность коры больших полушарий, впервые выдвинул русский ученый-материалист И. М. Сеченов в своей знаменитой книге «Рефлексы головного мозга» (1863), обосновавший положение о том, что «все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы». И. П. Павлов, развивая и продолжая идеи И. М. Сеченова, создал учение об условных рефлексах и применил метод условных рефлексов для исследования функций коры больших полушарий.

Рефлекторная дуга. Возбуждение проходит по определенному пути — рефлекторной дуге. Всякий рефлекс начинается с раздражения чувствительных нервных окончаний — рецепторов. Существует множество тонко специализированных рецепторов, преобразующих энергию различных раздражителей (температурных, механических, химических и т. д.) в энергию возбуждения. Возникшее при этом изменение электрических потенциалов (нервный импульс) передается от рецептора по центроостремительному нерву в клетку афферентного нейрона. Затем в центральной нервной системе через ряд вставочных нейронов нервный импульс доходит до центробежного нейрона и по его аксону (центробежному нерву) приносится к эффектору (мышце или железе). Возбужденная мышца сокращается, железа вы-

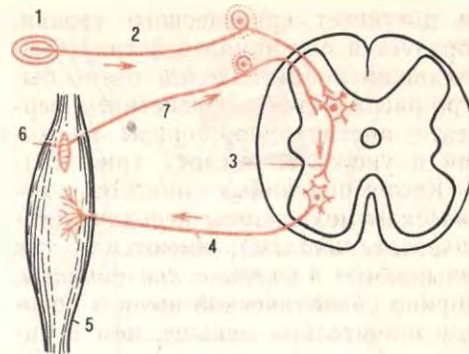
деляет секрет. Таким образом, дуга простого рефлекса состоит из следующих компонентов: 1) рецепторов; 2) чувствительного, или афферентного, нейрона (рецепторы являются окончаниями одного из его отростков); 3) промежуточного нейрона; 4) эфферентного нейрона; 5) эффектора. Для осуществления рефлекса необходима целостность всех компонентов рефлекторной дуги.

В зависимости от количества нейронов рефлекторные дуги могут быть простыми и сложными. Простейшая рефлекторная дуга состоит всего из двух нейронов — рецепторного и эфферентного, между которыми расположен один синапс. Такую рефлекторную дугу называют двухнейронной или моносинаптической. Моносинаптические рефлекторные дуги встречаются редко. Примером их может служить дуга рефлекса растяжения мышцы, или миостатического рефлекса.

Рефлекторные дуги большинства рефлексов состоят не из двух, а большего количества нейронов: афферентный, один или несколько вставочных и эфферентный. Такие рефлекторные дуги называют многонейронными или полисинаптическими. Наиболее простая из этих дуг образована тремя нейронами, в ней два синапса (рис. 73).

В других полисинаптических дугах эфферентный нейрон может быть соединен с несколькими вставочными, каждый из которых образует синапсы на разных или на одном и том же эфферентном нейроне. Бывают рефлекторные дуги, в которых имеется несколько афферентных нейронов, соединенных с одним или несколькими вставочными. Полисинаптические рефлекторные дуги могут быть очень сложными.

Рефлексы возникают, как правило, при раздражении не одного, а многих рецепторов, расположенных в определенном участке тела. Тот участок тела, раздражение которого вызывает определенный рефлекс, на-



73 Схема рефлекторной дуги с обратной связью:

1 — рецептор; 2 — афферентный нейрон; 3 — промежуточный нейрон; 4 — эфферентный нейрон; 5 — эффектор (мышца); 6 — проприорецептор (мышечное веретено); 7 — нейрон обратной связи; стрелки — направление прохождения импульса

зывают *рефлексогенной зоной* или *рецептивным полем* данного рефлекса. Поэтому схемы рефлекторных дуг состоят из ряда афферентных, вставочных и эфферентных нейронов. Простейшая рефлекторная дуга лишь условно может быть названа моносинаптической. Она включает не один синапс, а один ряд параллельно расположенных синапсов, которые соединяют группу афферентных нейронов с группой эфферентных, вызывающих одну и ту же реакцию.

Приведенные схемы рефлекторных дуг дают лишь условное представление о всей сложности путем распространения возбуждения в центральной нервной системе по многочисленным проводящим путям. Даже при наиболее простых сухожильно-мышечных проприорецептивных рефлексах, которые имеют моносинаптическую рефлекторную дугу, возбуждение широко распространяется по центральной нервной системе. Так, удар по коленному сухожилию приводит к изменению электрической активности коры больших полушарий головного мозга. Например, если раздражаются болевые рецепторы кожи, возникшее в них

возбуждение доходит не только до спинного мозга, но и до ядер ствола головного мозга и до коры больших полушарий. Именно поэтому не только осуществляется защитная реакция устранения от раздражителя, вызвавшего боль, но и возникает ощущение боли, сопровождающееся вегетативными реакциями (изменения частоты и глубины дыхания, частоты пульса, сосудистого тонуса и др.).

Степень распространения возбуждения по нейронам центральной нервной системы зависит от силы раздражителя, продолжительности его действия и физиологического состояния организма.

Обратная связь. Под понятием обратной связи, или обратной афферентации, подразумевают следующее. Как только совершилось действие какого-либо органа, от него в центральную нервную систему бегут импульсы, сообщающие о его состоянии. Затем в центральной нервной системе происходит сличение того, что должно было быть и что произошло, на основании этой проверки центр посылает исправляющие сигналы к органу. Вновь совершается действие и включается обратная афферентация.

Еще более точная регуляция физиологических процессов достигается тем, что из центральной нервной системы обычно идут сигналы к началу рефлекторной дуги — рецепторам. Эти сигналы могут увеличить или уменьшить количество функционирующих рецепторных элементов (функциональная мобильность), а в некоторых случаях повысить или понизить порог их чувствительности.

По принципу обратной связи осуществляются не только сложные поведенческие акты, но и поддерживается постоянство таких показателей, как температура тела, уровень сахара в крови, кровяное давление и т. д. Одним из примеров регуляторных механизмов с обратной связью может быть дуга зрачкового рефлекса.

Известно, что при ярком свете зрачки сужаются. Зрачковый рефлекс происходит потому, что от рецепторов сетчатки в соответствующий центр головного мозга поступают сигналы, сообщающие о степени освещенности сетчатки. Когда освещенность превышает ту величину, при которой сетчатка функционирует наилучшим образом, усиливается сокращение кольцевой мускулатуры, сужающей зрачок. Сужение зрачка продолжается до тех пор, пока величина сигнала от палочек и колбочек не достигнет оптимального значения. Когда становится темнее, зрачки расширяются, увеличивая тем самым силу раздражителя, действующего на палочки и колбочки.

Благодаря обратной связи центральная нервная система постоянно получает информацию о результатах производимых действий и в зависимости от этих сведений дает оценку любому рефлекторному акту и осуществляет новые действия. При этом достигается наибольшая эффективность. Принцип обратной связи обеспечивает такое совершенное управление процессами со стороны центральной нервной системы, которого не может быть при односторонней связи.

НЕРВНЫЕ ЦЕНТРЫ И ИХ СВОЙСТВА

Нервный центр — это совокупность нейронов в центральной нервной системе, участвующих в регуляции какой-либо функции организма. Существуют центры дыхания, кровообращения, слюноотделения, глотания, мигания и т. д. Сколько рефлекторных актов, столько и центров. Причем нервные образования, связанные с регуляцией той или иной функции, могут лежать в различных отделах центральной нервной системы. Например, дыхательный центр представляет собой совокупность нервных образований спинного, продолговатого, среднего, промежуточного мозга и коры больших полушарий.

рий. В нервных центрах существуют особенности проведения возбуждения.

Одностороннее проведение возбуждения через нервные центры. В центральной нервной системе импульсы проходят только в одном направлении: с афферентного нейрона на эфферентный. Причем это направление никогда не меняется на обратное. Указанная закономерность была впервые установлена в 1823 г. одновременно двумя исследователями — англичанином Ч. Беллом и французом Ф. Мажанди — и получила название закона Белла — Мажанди. Оказалось, что раздражение центрального отрезка любого заднего спинномозгового корешка, содержащего только афферентные волокна, вызывает сильнейшую болевую реакцию. Наоборот, раздражение центрального отрезка любого переднего корешка, включающего лишь эфферентные волокна, не сопровождается никаким эффектом; раздражение же его периферического отрезка всегда приводит к сокращению определенных групп мышц. Одностороннее проведение возбуждения в нервных центрах обусловлено свойством синапсов. Такое действие синапсов легко объяснить с точки зрения химической природы синаптической передачи: медиаторы выделяются только концевыми аппаратами аксонов. Причем пресинаптическая мембрана чувствительна только к электрическому импульсу, а постсинаптическая — к медиатору. Таким образом, возбуждение распространяется от окончаний аксона, выделивших медиатор, к постсинаптической мембране. В обратном направлении передача нервных импульсов невозможна.

Задержка проведения в синапсах и время рефлекса. Замедление проведения возбуждения по нервным центрам получило название центральной задержки. Она обусловлена более медленным проведением нервных импульсов через синапсы, так

как затрачивается время на следующие процессы: выделение медиатора окончаниями аксона в ответ на пришедший нервный импульс; диффузию медиатора через синаптическую щель к постсинаптической мембране; возникновение возбуждающего постсинаптического потенциала под действием медиатора. С момента поступления импульса к окончанию аксона до начала возникновения возбуждающего постсинаптического потенциала в мотонейроне спинного мозга у млекопитающих при температуре тела 38 °С проходит 0,3—0,5 мс. От момента появления возбуждающего постсинаптического потенциала до возникновения распространяющегося потенциала действия проходит еще примерно 1,2 мс. Следовательно, на проведение возбуждения через один синапс требуется примерно 1,5—2 мс.

Время рефлекса зависит от силы раздражителя и от физиологического состояния организма. При увеличении силы раздражителя время рефлекса становится короче. При утомлении оно удлиняется, а при повышении возбудимости и лабильности нейронов центральной нервной системы уменьшается.

Иррадиация возбуждения. Это свойство особенно характерно для нервных центров. Под иррадиацией возбуждения понимают способность возбуждения широкой волной разливаться по центральной нервной системе от центра к центру. Если на кожу лапки лягушки нанести сильное раздражение индукционным током или кислотой, то наблюдается общая двигательная реакция с вовлечением почти всей мускулатуры тела. При слабом раздражении кожи стопы происходит сгибание ее в голеностопном суставе. При усилении раздражения возбуждение иррадирует на все большее и большее количество нейронов, а следовательно, все большее количество эффекторов приходит в действие.

Это распространение возбужде-

ния во всех направлениях, по всем этажам центральной нервной системы обусловлено наличием огромного количества коллатералей. Каждый аксон дает коллатерали к целому ряду нейронов. От последних коллатерали идут к еще большему количеству нейронов, и получается, таким образом, что импульс, пришедший в центральную нервную систему, может иррадиировать по многим направлениям ко многим центрам.

В стволе головного мозга расположена ретикулярная формация, имеющая колоссальное количество связей: по ее восходящему отделу возбуждение почти диффузно распространяется к коре больших полушарий.

Конвергенция. Схождение, или сужение,— особенность проведения возбуждения по нервным центрам противоположной иррадиации. Она обусловлена тем, что в центральной нервной системе афферентных путей в 4—5 раз больше, чем эфферентных. Поэтому к эфферентному нейрону возбуждение подходит по многим путям.

Циркуляция нервных импульсов по замкнутым нейронным цепям. Кольцевой ритм — также одна из особенностей прохождения возбуждения по нервным центрам. Нервные импульсы от одного из нейронов, который пришел в возбужденное состояние, передаются как к другим нейронам, так и по коллатералиям их аксонов вновь возвращаются на первый нейрон, и таким образом возбуждение может очень длительно циркулировать в одном нервном центре, до тех пор, пока не наступит утомление одного из синапсов или же активность нейронов будет блокирована торможением.

Инертность. Кроме перечисленных особенностей проведения возбуждения, обусловленных свойствами синапсов и коллатеральными связями между отдельными нейронами, нервные центры обладают рядом свойств, зависящих от природы

самых нервных клеток и их мембран. К ним относится, например, инертность — способность нервных центров длительно сохранять в себе следы возбуждений. По мнению И. П. Павлова, инертность нервных клеток больше в высших отделах, чем в низших. «Если бы у нервных клеток не было инертности, у нас не было бы никакой памяти, никакой выучки, не существовало бы никаких привычек», — писал И. П. Павлов. Если приложить к определенному месту коры головного мозга электроды и наносить раздражение слабым током, то пациент может вспомнить давно забытое (опыты Пенфилда).

Временная и пространственная суммация. Суммация импульсов в нервных центрах была открыта И. М. Сеченовым в опыте в 1886 г. Он наносил на лапку лягушки одно очень слабое (допороговое) раздражение, которое не вызывало рефлекса сгибания. При быстром нанесении нескольких допороговых раздражений одного за другим лягушка отвечала соответствующей реакцией — сгибала лапку. Это явление получило название временной или последовательной суммации. Ее сущность состоит в следующем. Порция медиатора, выбрасываемая окончанием аксона при нанесении одного допорогового раздражения, слишком мала для того, чтобы вызвать возбуждающий постсинаптический потенциал, достаточный для критической деполяризации мембраны. Если же к одному и тому же синапсу идут быстро следующие один за другим допороговые импульсы, происходит суммирование порций медиатора, и наконец его количество становится достаточным для возникновения возбуждающего постсинаптического потенциала, а затем и потенциала действия.

Кроме суммации во времени, в нервных центрах возможна и суммация в пространстве. Пространственная суммация характеризуется тем, что если раздражать одно афферент-

ное волокно раздражителем допороговой силы, то ответной реакции не будет, а если раздражать несколько афферентных волокон раздражителем той же допороговой силы, то возникает рефлекс, так как импульсы, приходящие с нескольких афферентных волокон, могут суммироваться в нервном центре.

Последействие. Когда мышца приходит в состояние возбуждения в результате раздражения ее двигательного нерва, сокращение прекращается немедленно вслед за устранением раздражения. В том же случае, когда мышца возбуждается рефлексно путем раздражения афферентного нерва, сократительный акт длится еще некоторое время после того, как раздражение нерва прекращено. Это обусловлено тем, что нервные импульсы обычно достигают афферентных нейронов не все одновременно: идущие по более прямым путям — быстрее, по менее прямым — значительно медленнее. Эти запаздывающие импульсы поддерживают возбужденное состояние соответствующего центра. Большое значение имеет также циркуляция импульсов по замкнутым нейронным цепям.

Трансформация ритма и силы импульсов. Нервные центры характеризуются способностью трансформировать ритм приходящих к ним афферентных импульсов в иной «центральный ритм». В центрах или повышается, или понижается ритм импульсов, приходящих с периферии. Даже на одиночный импульс нервные центры способны отвечать целой серией импульсов. Например, когда раздражают чувствительный (афферентный) нерв одиночным импульсом, то мышца сокращается длительно, тетанически, потому что нервный центр превратил одиночный импульс в целый ряд импульсов. В нервных центрах может происходить и трансформация силы импульсов: слабые импульсы усиливаются, а сильные ослабевают.

Облегчение. После каждого, даже самого слабого, раздражения в нервном центре повышается возбудимость. Так, если в центральную нервную систему идут два потока импульсов, разделенных небольшим интервалом времени, то они вызывают значительно больший эффект, чем можно было ожидать в результате простого суммирования. Один поток импульсов как бы облегчает действие другого.

Окклюзия. При одновременном раздражении афферентных входов двух соседних взаимодействующих нервных центров количество возбужденных нейронов значительно меньше, чем арифметическая сумма возбужденных нейронов при раздельном раздражении каждого афферентного входа в отдельности. Таким образом, снижается сила суммарной ответной реакции. Это обусловлено перекрытием синаптических полей, образуемых афферентными частями взаимодействующих рефлексов. Поэтому при одновременном поступлении двух афферентных влияний возбуждающий постсинаптический потенциал вызывается каждым из них отчасти в одних и тех же нейронах.

Обмен веществ в нервных центрах. Нервные центры в противоположность нервному волокну характеризуются высоким уровнем обмена веществ. При деятельности нервных центров обмен веществ в них еще более возрастает. Так, при рефлекторном возбуждении спинного мозга потребление кислорода увеличивается в 3—4 раза по сравнению с состоянием покоя. Возрастает также потребление глюкозы и выделение двуокиси углерода.

Утомляемость нервных центров. Чрезвычайно интенсивный обмен в нервных клетках обуславливает сравнительно быстрое развитие утомления в них. Полагают, что утомление нервных центров вызывается прежде всего нарушением проведения возбуждения в межнейронных синапсах. Это нарушение связано с тем, что при

утомлении сильно уменьшаются запасы медиатора в окончаниях аксонов, падает чувствительность к медиатору постсинаптической мембраны, понижаются энергетические ресурсы нервной клетки. Однако некоторые рефлексы могут действовать длительное время без развития утомления. К ним относят проприоцептивные тонические рефлексы.

Тонус — состояние незначительного постоянного возбуждения, в котором обычно находятся все центры, имеющие рефлекторный характер. Так, тонус двигательных центров поддерживается непрерывным потоком импульсов от проприорецепторов — чувствительных нервных окончаний, заложенных в самих мышцах. Слабое возбуждение от центров по центробежным волокнам передается мышцам, которые всегда находятся в несколько сокращенном состоянии. Перерезка центrostремительных или центробежных волокон приводит к потере мышечного тонуса.

Пластичность нервных центров. Функции нервных центров при изменении условий могут меняться, то есть им свойственна пластичность. Изменение функции центров происходит в том случае, если рабочий орган, с которым данный центр связан, заменить другим. Исследователь Флуранс (1827) сшивал центральный конец срединного нерва петуха с периферическим концом лучевого. Раздражение срединного нерва вызывало сгибание мышц крыла, а лучевого — разгибание. Когда произошло срастание сшитых концов, срединный нерв стал приводить к разгибанию крыла, а лучевой — к сгибанию. П. К. Анохин (1935) сшивал центральный конец блуждающего нерва собаки с периферическим концом лучевого. Волокна блуждающего нерва «врастали» в конечность, и на первых порах после операции сгибание или почесывание лапы вызывало у собаки кашель и рвоту (функции, связанные с центром блужда-

ющего нерва). Затем произошла перестройка функции центра вследствие свойственной ему пластичности и лапа стала двигаться нормально. Большое значение в этих процессах имеет кора больших полушарий, так как при ее удалении пластичность не проявляется.

Доминанта. Временное, достаточно стойкое возбуждение центра, занимающего господствующее положение в центральной нервной системе, называют доминантой. Причем этот центр способен усиливать, накапливать в себе возбуждение даже за счет импульсов, адресованных другим центрам; он как бы перехватывает данные импульсы. Поэтому все сильнее становится возбуждение доминантного центра, а другие реакции выражены слабо или совсем не возникают.

Типичные черты доминанты обнаруживают в обнимательном рефлексе у самцов лягушек весной. Это пример естественной гормональной доминанты: доминантный очаг подготавливается внутрисекреторными влияниями. Любое раздражение, например опускание лапки лягушки в кислоту, приводит в таком состоянии к усилению обнимательного рефлекса, а лапка не отдергивается.

Основные черты доминанты следующие: повышенная возбудимость; способность к суммированию возбуждений, так как не сила возбуждения, а именно способность к длительному его увеличению под влиянием приходящих импульсов делает центр доминантным; инертность. Учение о доминанте разработал А. А. Ухтомский (1923).

Торможение. Если бы распространению возбуждения с нейрона на нейрон ничто не препятствовало, то иррадирующее возбуждение охватывало бы всю центральную нервную систему. Тогда бы не было рефлексов как определенных ограниченных актов, а происходила бы одновременная беспорядочная деятельность всех мышц, всех желез. Осуществление

рефлекса возможно только при ограничении распространения возбуждения по центральной нервной системе. Это достигается взаимодействием возбуждения с другим, противоположным по эффекту процессом торможения.

Торможение — процесс, характеризующийся ослаблением или прекращением какой-либо деятельности. Однако по своей природе это такой же активный процесс, как и возбуждение. И в филогенезе, и в онтогенезе торможение развивается постепенно и значительно позднее возбуждения. Это менее устойчивый процесс и легко нарушается при неблагоприятных воздействиях на организм. Внешне торможение похоже на утомление — то же ослабление или прекращение деятельности. Но по существу это совершенно различные процессы. *Утомление* — состояние длительное, углубляющееся постепенно и оставляющее глубокие следы. Торможение — не упадок трудоспособности, а активный нервный процесс, результатом которого служит ограничение, задержка возбуждения.

Почти до середины XIX в. физиологи знали только один нервный процесс — возбуждение. В сороковых годах прошлого века братья Вебер обнаружили, что при раздражении веточек блуждающего нерва, подходящих к сердцу, наступает не возбуждение, а ослабление и урежение сердечных сокращений вплоть до остановки.

Открытие торможения в центральной нервной системе принадлежит И. М. Сеченову. В 1862 г. он провел свой знаменитый опыт, получивший название центрального, или «сеченовского», торможения. У лягушки обнажали головной мозг, делали разрез впереди зрительных бугров и удаляли большие полушария. Одну из задних лапок лягушки погружали в раствор кислоты и определяли время рефлекса отдергивания лапки. Затем на область зрительных бугров на-

кладывали кристаллики поваренной соли. Через минуту или полторы после наложения соли латентный период рефлекса отдергивания лапки значительно удлинялся (рис. 74).

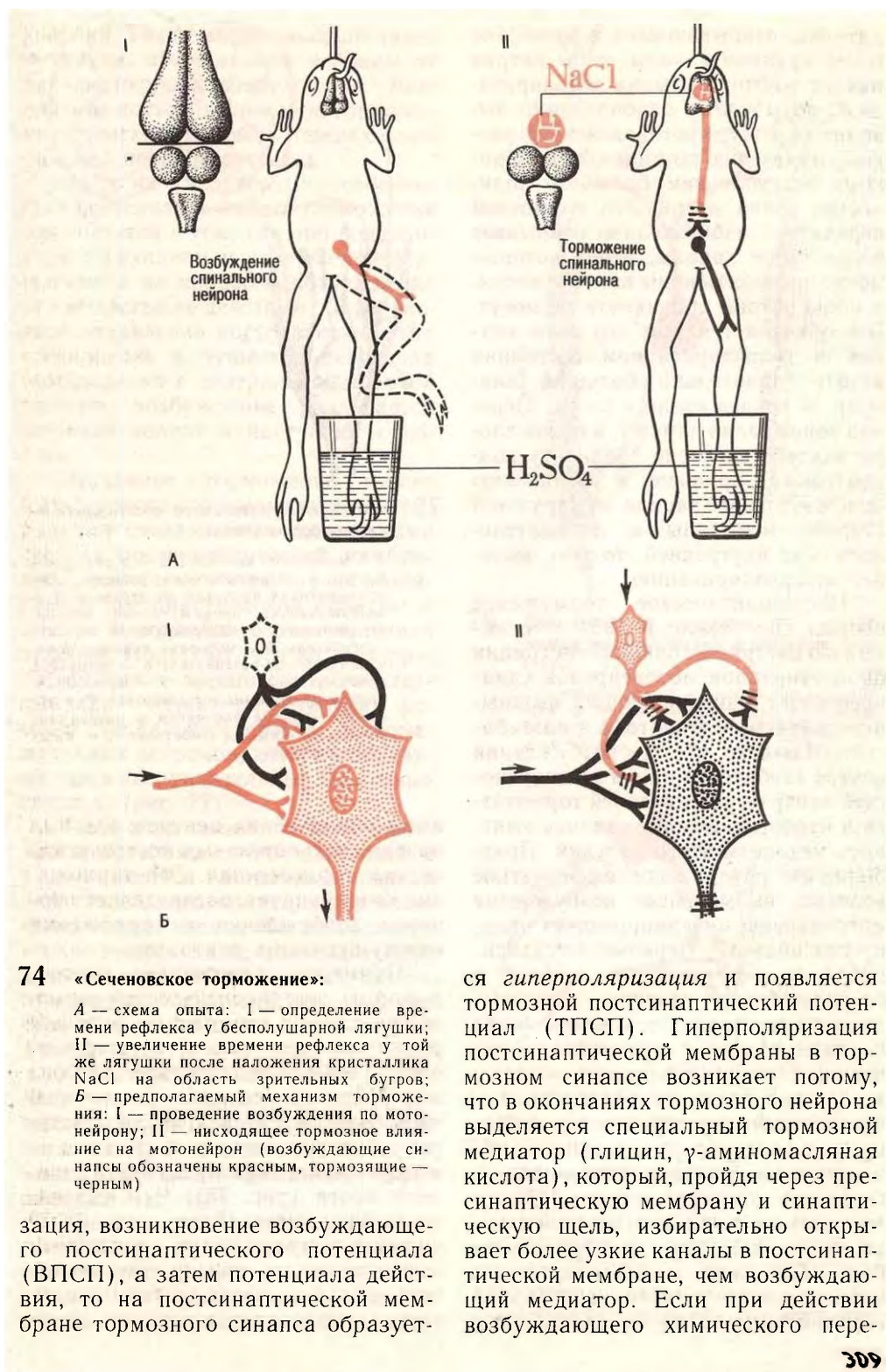
И. М. Сеченов предположил, что в центральной нервной системе имеются специальные тормозящие центры и один из них расположен в зрительных буграх. Сильное возбуждение этого центра солью приводит к торможению двигательных центров спинного мозга. В 1866 г. Сеченов обнаружил явление центрального торможения при раздражении промежуточного мозга тепловых.

В 1870 г. немецкий физиолог Ф. Гольц поставил опыт на спинальной лягушке, у которой был удален весь головной мозг; он наблюдал торможение рефлекса отдергивания задней лапки при раздражении ее кислотой, если вторую лапку одновременно сильно сжимать пинцетом.

Н. Е. Введенский в результате серии опытов по парабиозу вскрыл интимную связь возбуждения и торможения и доказал, что природа этих процессов одинакова.

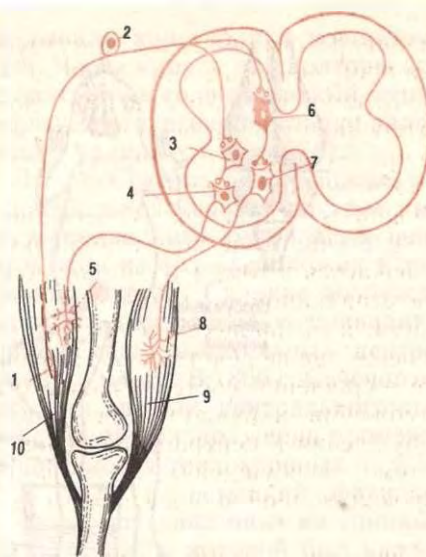
В настоящее время в центральной нервной системе выделяют два различных вида торможения: торможение, являющееся результатом активации специальных тормозных нейронов (первичное); торможение, осуществляющееся без участия специальных тормозных структур в тех же самых нейронах, что и возбуждение (вторичное). В свою очередь, первичное торможение делится на пресинаптическое и постсинаптическое, а постсинаптическое — на поступательное и возвратное. Вторичное торможение может быть пессимальным и парабиотическим, а также торможением вслед за возбуждением.

Первичное торможение. Торможение, возникающее на постсинаптической мембране тормозного синапса, называют *постсинаптическим торможением*. Если на постсинаптической мембране возбуждающего синапса происходят деполяри-



датчика, открывающего в мембране более крупные каналы, ионы натрия входят внутрь, вызывая деполяризацию, ионы калия одновременно выходят наружу, противодействуя резкому изменению потенциала, вызванному поступлением большого количества ионов натрия, то тормозной передатчик избирательно открывает более узкие каналы, через которые могут проходить ионы калия и хлора, а ионы натрия проникнуть не могут. Это объясняется тем, что ионы натрия в гидратированном состоянии имеют значительно больший диаметр, чем ионы калия и хлора. Переход ионов калия наружу, а ионов хлора внутрь (согласно градиенту концентрации) приводит к увеличению положительного заряда на наружной стороне мембраны и отрицательного — на внутренней, то есть вызывает гиперполяризацию.

Постсинаптическое торможение открыл Дж. Экклс в 1951 г. с помощью внутриклеточной регистрации биопотенциалов мотонейронов спинного мозга, иннервирующих мышцы-антагонисты — сгибатели и разгибатели. Известно, что при возбуждении центра сгибателей одной из конечностей центр ее разгибателей тормозится и наоборот. Экклсу удалось выяснить механизм этого явления. Предположим, раздражают афферентное волокно, вызывающее возбуждение мотонейрона, иннервирующего мышцу-разгибатель. Нервные импульсы, дойдя до афферентного нейрона в спинномозговом ганглии, направляются по его аксону в спинном мозге по двум путям: к мотонейрону, иннервирующему мышцу-разгибатель, возбуждая ее, и по коллатерали к промежуточному тормозному нейрону, аксон которого контактирует с мотонейроном, иннервирующим мышцу-сгибатель, вызывая таким образом торможение антагонистической мышцы (рис. 75). Этот вид торможения был обнаружен в промежуточных нейронах всех уровней центральной нервной системы при взаимодействии



75

Схема поступательного постсинаптического торможения:

1 — мышечное веретено; 2 — рецепторная клетка в спинномозговом ганглии, воспринимающая импульсы от веретена; 3 — возбуждающий промежуточный нейрон; 4 — мотонейрон, иннервирующий мышцу-разгибатель; 5 — моторные нервные окончания в мышце-разгибателе; 6 — тормозной промежуточный нейрон; 7 — мотонейрон, иннервирующий мышцу-сгибатель; 8 — моторные нервные окончания в мышце-сгибателе; 9 — мышца-сгибатель; 10 — мышца-разгибатель

антагонистических центров. Он был назван *поступательным постсинаптическим торможением*. Это торможение координирует, распределяет процессы возбуждения и торможения между нервными центрами.

Примером *возвратного (антидормного) постсинаптического торможения* служит торможение мотонейронов спинного мозга, осуществляемое через коллатерали аксона мотонейронов к специальным тормозным клеткам Реншоу, аксоны которых образуют тормозные синапсы на мотонейронах данного сегмента спинного мозга (рис. 76). Чем сильнее возбужден мотонейрон, чем более сильные импульсы идут к скелетным мышцам по его аксону, тем интенсивнее возбуждается клетка Реншоу, которая подавляет активность мото-

нейрона. Таким образом, существует механизм, оберегающий нейроны от их чрезмерного возбуждения. Возвратное постсинаптическое торможение происходит во всех отделах центральной нервной системы.

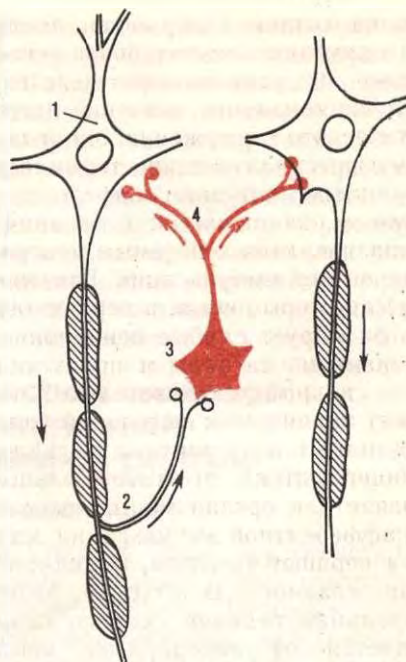
Одна из характерных особенностей постсинаптического торможения заключается в том, что оно подавляется стрихнином и столбнячным токсином, а на процессы возбуждения эти вещества не действуют. В результате подавления постсинаптического торможения нарушается регуляция возбуждения в центральной нервной системе, возбуждение разливается широкой волной и наступают судороги.

Первичное торможение может быть вызвано механизмами иной природы, не связанными с изменениями свойств постсинаптической мембраны. Торможение в этом случае возникает в пресинаптической области, а именно в тончайших разветвлениях аксонов. Полагают, что на этих разветвлениях — пресинаптических терминалях — лежат разветвления аксонов специальных тормозных промежуточных нейронов, которые образуют здесь аксоаксональные тормозные синапсы (рис. 77).

Такое торможение по времени течения довольно точно совпадает с развивающейся в данный период длительной деполяризацией на окончаниях этих аксонов. Таким образом, можно выделить еще одну форму первичного торможения, имеющую особую природу и особый нервный механизм, — *пресинаптическое торможение*.

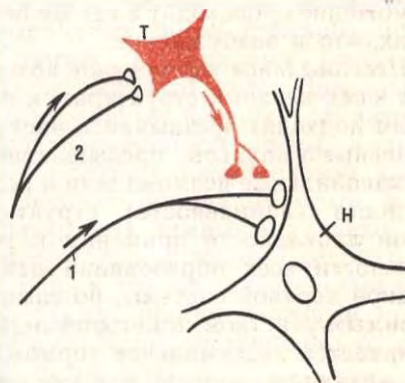
Характерная особенность пресинаптической деполяризации — замедленное развитие и большая длительность (несколько сотен миллисекунд), даже после одиночного афферентного импульса.

Пресинаптическое торможение существенно отличается от постсинаптического и в фармакологическом отношении. Стрихнин и столбнячный токсин не влияют на его течение. Од-



76 Схематическое изображение связей между мотонейронами и клетками Реншоу:

1 — мотонейрон; 2 — коллатераль, отходящая от аксона мотонейрона; 3 — клетка Реншоу и 4 — ее короткий разветвляющийся аксон



77 Расположение тормозных синапсов на пресинаптических разветвлениях аксонов:

H — нейрон, возбуждаемый афферентными импульсами, проходящими по волокну 1; T — нейрон, образующий тормозные синапсы на пресинаптических разветвлениях волокна 1; 2 — афферентные волокна, вызывающие активность тормозного нейрона T

нако наркотики (хлоралоза, нембутал) оказывают значительное усиливающее и удлиняющее действие.

Функциональное значение пресинаптического торможения, охватывающего пресинаптические терминалы, по которым поступают афферентные импульсы, заключается в ограничении поступления к нервным центрам афферентной импульсации. Пресинаптическое торможение в первую очередь блокирует слабые асинхронные афферентные сигналы и пропускает более сильные, следовательно, оно служит механизмом выделения более интенсивных афферентных сигналов из общего потока. Это имеет большое значение для организма, так как из всей афферентной импульсации, идущей к нервным центрам, выделяется самое главное. Благодаря этому центральная нервная система освобождается от переработки менее существенной информации.

Вторичное торможение. Представление о том, что торможение может осуществляться за счет тех же структур, в которых происходит возбуждение, получило подробное развитие в работах Н. Е. Введенского (1886, 1901 гг.). Вторичное торможение происходит в тех же нейронах, что и возбуждение.

Пессимальное торможение возникает в тех нервных структурах, к которым подходят чрезвычайно частые и сильные импульсы, превышающие функциональные возможности и подвижность (лабильность) структур. Закон лабильности применим к деятельности всех образований центральной нервной системы, но самым уязвимым участком, в котором легко развивается пессимальное торможение, являются синапсы, так как они имеют наименьшую лабильность. В центральной нервной системе колоссальное количество синапсов. Поэтому вероятность возникновения пессимального торможения очень велика. Примером этого вида торможения служит торможение центра вдоха, когда вдох достиг максимума.

В этот момент к нейронам вдоха от рецепторов растянутых легких по центростремительным волокнам блуждающего нерва бегут слишком частые и сильные импульсы, которые не укладываются в рамки лабильности этого центра, и возбуждение в нем сменяется торможением. Нейроны центра выдоха имеют более высокую лабильность, которая соответствует этому частому ритму возбуждений, поэтому на смену вдоху приходит выдох.

Парабиотическое торможение развивается при патологических состояниях, когда лабильность структур центральной нервной системы снижается или происходит очень массивное одновременное возбуждение большого количества афферентных путей, как, например, при травматическом шоке.

Торможение вслед за возбуждением развивается в нейронах после окончания возбуждения в результате сильной следовой гиперполяризации мембраны.

КООРДИНАЦИЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

Возбуждение в дуге одного рефлекса обычно вызывает торможение в дуге другого, что постоянно наблюдается в центральной нервной системе. Рефлекс сгибания лапки лягушки при раздражении кислотой тормозится, если в это время нанести сильное механическое или электрическое раздражение на рецепторы другой лапки. Более сильно возбужденный центр тормозит деятельность другого, менее возбужденного центра. Это же явление отмечается при наложении закрутки на губу лошади или щипцов на носовую перегородку быка: сильное болевое раздражение тормозит двигательные реакции животного.

Такие отношения между центрами, когда возбуждение одного тормозит деятельность другого, ярко выражены при так называемых антаго-

нистических рефлексах, например при сгибательных и разгибательных рефлексах конечностей. Во время ходьбы одна конечность отталкивается от земли, сгибается, другая одновременно разгибается, осуществляет опору. Антагонистические мышцы не борются друг с другом, а функционируют согласованно благодаря взаимному влиянию центров этих мышц (см. гл. «Движение»).

Эту закономерность впервые выявил Н. Е. Введенский, а подробно изучил и проанализировал английский физиолог Ч. Шеррингтон, который дал ему название *реципрокной*, или *взаимосвязанной, координации*. В основе механизма реципрокной координации лежит поступательное постсинаптическое торможение.

Типы индукции. В описанных случаях взаимосвязанной иннервации мышц-антагонистов отчетливо выступает явление так называемой *одновременной индукции*. Она характеризуется тем, что возбуждение, возникшее в одних центрах, вызывает торможение в других. Например, возбуждение центра сгибателей обуславливает торможение центра разгибателей, возбуждение центра глотания тормозит центр вдоха и т. д. Таким образом, в момент осуществления рефлекторного акта вся центральная нервная система представляет собой сложную мозаику, состоящую из множества возбужденных и заторможенных очагов.

Помимо одновременной индукции, в центральной нервной системе возможна и *последовательная индукция*, когда процесс торможения в определенной группе нейронов сменяется возбуждением и, наоборот, возбуждение сменяется торможением. Если торможение переходит в возбуждение, то *индукция положительная*, а когда возбуждение сменяется торможением, то *индукция отрицательная*. Так, при ходьбе конечность, которая была только что согнута, разгибается, а противоположная сгибается; такое попеременное сгибание и

разгибание ног обусловлено последовательной индукцией в центрах.

Таким образом, всякая координированная деятельность, любой рефлекторный акт осуществляются благодаря постоянному взаимодействию в центральной нервной системе процессов возбуждения и торможения. Эти координационные отношения создавались и закреплялись в процессе эволюции организмов в течение многих тысячелетий.

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

СПИННОЙ МОЗГ

Спинной мозг филогенетически самый древний отдел центральной нервной системы. Огромное количество афферентных чувствительных нервных волокон входит в дорсальные рога спинного мозга через дорсальные корешки. На пути импульсов, идущих от рецепторов по афферентным волокнам к спинному мозгу, лежат спинномозговые ганглии. Почти все эфферентные нервные волокна организма животных начинаются в спинном мозге. Они выходят из вентральных рогов спинного мозга в составе вентральных корешков. Вблизи спинного мозга дорсальные и вентральные корешки сливаются, образуя смешанные нервы. Количество чувствительных волокон, оканчивающихся в спинном мозге, в несколько раз превышает число его двигательных волокон. Следовательно, один и тот же двигательный нейрон служит общим конечным путем для импульсов, поступивших от разных рецепторов.

Методики изучения функций спинного мозга. При изучении функций спинного мозга его отделяют от головного. После этой операции некоторое время животное бывает в состоянии шока: оно нечувствительно к различным раздражениям и не может двигаться. Затем постепенно начинают восстанавливаться функции спинного мозга. Животное, у которого сохранен спинной мозг и удален головной, называется спинальным.

Кроме перерезки, возможно и удаление спинного мозга. Впервые удаление спинного мозга на собаках провел немецкий физиолог Ф. Гольц. Впоследствии эту операцию усовершенствовал Н. Ф. Попов (1932). Если Гольц удалял спинной мозг, разрушая все позвонки, то Попов разрушал позвонки только в двух местах и в образовавшиеся отверстия вытаскивал спинной мозг при помощи эластичного твердого стержня. Ему удавалось сохранять таких собак живыми в течение длительного срока. После удаления спинного мозга ниже шейных сегментов вся мускулатура тела, кроме мускулатуры головы, шеи и диафрагмы, парализовалась. Нарушалась терморегуляция. Рефлекторное опорожнение мочевого пузыря и кишечника отсутствовало. Однако функции кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения сохранялись. Самки после искусственного осеменения даже приносили потомство.

Спинной мозг выполняет две функции: рефлекторную и проводниковую. Рефлекторная функция заключается в выполнении ряда рефлексов, проводниковая — в проведении импульсов в двух противоположных направлениях: по восходящим путям импульсы идут от сегментов спинного мозга к вышележащим отделам центральной нервной системы, по нисходящим — от вышележащих отделов к сегментам спинного мозга.

Рефлекторная функция спинного мозга. В спинном мозге находятся центры многих рефлексов. На различных его уровнях (шейном, грудном, поясничном) расположены центры, участвующие в регуляции движения всех мышц головы, шеи, туловища и конечностей. Кроме того, на уровне 3—5-го шейных позвонков лежит центр сокращения диафрагмы, а в крестцовом отделе — центры дефекации и мочеиспускательных рефлексов. От спинного мозга отходят часть парасимпатических и все симпатические волокна, поэтому он принимает участие в процессах, происходящих во внутренних органах, в регуляции сосудистого тонуса, тканевого обмена, расширения зрачков, отделения пота.

В клинической практике используют ряд рефлексов спинного мозга: рефлекс холки у лошади (легкое дотрагивание до волос или укол

кожи в этой области приводит к сокращению подкожных мышц и вздрагиванию кожи); коленный рефлекс (обычно исследуют у собаки и лошади; удар по нижней связке коленной чашки приводит к быстрому разгибанию коленного сустава); копытный рефлекс (сдавливание копытными щипцами вызывает вздрагивающее поднятие копыта) и др.

Чистых рефлексов спинного мозга нет. Они в нормальных условиях всегда испытывают влияние высших отделов центральной нервной системы.

Проводниковая функция спинного мозга. Она осуществляется белым веществом, состоящим из нервных волокон. Проводящие пути спинного мозга делят на нисходящие и восходящие. Одни из них, совсем короткие, соединяют соседние сегменты спинного мозга, другие, подлиннее, связывают более удаленные участки спинного мозга, многие же идут на большое расстояние: в головной мозг и в обратном направлении.

Восходящие пути спинного мозга. Пучки Голля и Бурдаха, образующие дорсальные столбы, несут импульсы тактильной и проприоцептивной чувствительности. Они идут в спинном мозге, не прерываясь и не перекрещиваясь, и оканчиваются в продолговатом мозге у одноименных ядер (Голля и Бурдаха). Волокна последних направляются к соответствующим клеткам зрительных бугров противоположной стороны, отсюда берет начало третий нейрон, аксоны которого идут к коре больших полушарий.

Некоторые из волокон Голля и Бурдаха не доходят до продолговатого мозга и оканчиваются на различных уровнях в сером веществе спинного мозга.

Латеральный и вентральный спинно-таламические тракты проводят импульсы болевой и температурной чувствительности. Они прерываются и перекрещиваются в спинном мозге на уровне сегмента, в который они только что вступили. Отсюда идут волокна, оканчивающиеся в зрительных буграх и образующие там синатическую связь с нервными клетка-

ми. Аксоны последних несут импульсы в кору больших полушарий.

Дорсальный спино-мозжечковый тракт, или *пучок Флексига*, расположен в верхней наружной части боковых столбов. Волокна этого тракта служат аксонами клеток, лежащих в верхних рогах у их основания, преимущественно на той же стороне. Оканчивается этот пучок у клеток коры мозжечка и несет импульсы от рецепторов мышц и связок конечностей. Дорсальный спино-мозжечковый тракт особенно хорошо развит у копытных.

Вентральный спино-мозжечковый тракт, или *пучок Говерса*, находится в передней наружной части боковых столбов. Он образован аксонами клеток, лежащих в задних рогах спинного мозга той же и противоположной стороны. Эти волокна доходят до мозжечка и несут импульсы от мускулатуры туловища.

Нисходящие пути спинного мозга. От двигательной зоны коры больших полушарий берут начало *кортико-спинальные*, или *пирамидные*, тракты. Волокна перекрещенного пирамидного пути переходят на противоположную сторону в нижней части продолговатого мозга, а прямого — идут, не перекрещиваясь, до спинного мозга и только там переходят на противоположную сторону. Эти тракты оканчиваются у двигательных клеток передних рогов. Пирамидные пути развиты тем сильнее, чем выше организована кора мозга.

Рубро-спинальный тракт Монакова образован волокнами, которые являются отростками клеток красного ядра среднего мозга. Эти волокна еще в среднем мозге полностью переходят на противоположную сторону, а в спинном — идут в боковых столбах. Рубро-спинальный тракт проводит импульсы от мозжечка, ядра вестибулярного нерва, полосатого тела к мотонейронам спинного мозга. Филогенетически данный тракт старый: он не очень хорошо

развит у человека, но имеет большое значение для организма животных.

Вестибуло-спинальные тракты: из двух вестибуло-спинальных трактов один (перекрещенный) начинается в медиальном ядре вестибулярного нерва, а другой (неперекрещенный) — в латеральном ядре этого нерва. Первое ядро расположено в продолговатом мозге, второе — в области моста. Волокна этих трактов оканчиваются в вентральных рогах спинного мозга. По ним передаются импульсы от вестибулярного аппарата и мозжечка к мотонейронам, регулирующим тонус мускулатуры, согласованность движений и равновесие.

Ретикуло-спинальный тракт состоит из аксонов ретикулярных нейронов, расположенных на различных уровнях продолговатого мозга и варолиева моста. Волокна этого тракта идут, не перекрещиваясь, в спинной мозг, где имеются синаптические связи с дендритами мотонейронов.

ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Головной мозг — передний и наиболее важный отдел центральной нервной системы — включает задний мозг (продолговатый и варолиев мост), средний мозг (четверохолмие, красное ядро, черная субстанция), мозжечок, промежуточный мозг (таламус, гипоталамус) и большие полушария.

Продолговатый мозг и варолиев мост. Вместе они образуют задний мозг. Со средним и промежуточным составляют ствол мозга, включающий большое количество ядер и восходящих и нисходящих путей.

Продолговатый мозг связан со всеми частями тела через спинной мозг и через собственные, от его ядер отходящие нервы, главным образом через блуждающие нервы. Продолговатый мозг, так же как и спинной, выполняет две основные функции: рефлекторную и проводниковую.

Механизм рефлекторной деятель-

ности продолговатого мозга принципиально не отличается от подобной функции спинного, но биологическое значение ее несравненно выше. В продолговатом мозге находятся такие жизненно важные центры, как центры дыхания, сердечной деятельности, сосудодвигательный, рефлекс сосания, жевания, слюноотделения, глотания, отделения желудочного и поджелудочного соков, рвоты, кашля, чихания, углеводного обмена, ядро Дейтерса и др. Повреждение продолговатого мозга приводит к немедленной смерти. Проводящие пути продолговатого мозга и варолиева моста являются частью восходящих и нисходящих трактов. Некоторые из них перекрещиваются и прерываются в продолговатом мозге. Имеются и более короткие проводящие пути, которые идут в пределах продолговатого мозга.

Из области продолговатого мозга и варолиева моста выходят следующие черепномозговые нервы: тройничный, отводящий, лицевой, слуховой, языко-глоточный, блуждающий, добавочный и подъязычный.

Продолговатый мозг играет большую роль в регуляции мышечного тонуса. Скелетные мышцы находятся в несложном сокращенном состоянии — в тонусе. За счет этого тонуса преодолевается действие силы тяжести, тело сохраняет равновесие. Поэтому особенно ярко тонус проявляется в тех мышцах, которые противостоят действию силы тяжести. При стоячем положении животного он очень заметен в разгибателях конечностей, в мускулах, которые выпрямляют спину, поднимают голову и шею, в мышцах, с помощью которых закрывается челюсть, открываются глаза и поднимается хвост.

Тонус скелетных мышц имеет рефлекторную природу. Начало дуги этого рефлекса лежит в мышцах и сухожилиях. От заложенных здесь рецепторов (проприорецепторов) импульсы по афферентным нервам поступают в соответствующие центры, а

оттуда по эфферентным нервам к мышечным волокнам и вызывают их тоническое сокращение.

Один из важнейших центров регуляции мышечного тонуса — ядро Дейтерса продолговатого мозга. Если перерезать головной мозг между продолговатым и средним, отделив ядро Дейтерса от красного ядра среднего мозга, у животного развивается состояние, получившее название *децеребрационной ригидности*. Оно характеризуется резким усилением тонуса разгибателей. Конечности сильно выпрямлены, голова запрокинута назад, хвост вытянут вдоль тела. Животному можно придать стоячее положение, однако оно будет стоять ненормально. Если животное положить на бок или на спину, конечности его будут по-прежнему максимально вытянуты, как будто животное продолжает стоять. При попытке вывести конечность из принятого положения она вновь возвращается в исходное состояние.

Распределение тонуса после указанной перерезки различно в зависимости от вида животного. Так, у лазающих обезьян ярко выражен рефлекс цепляния: кисть находится в состоянии сильной флексии и животное может часами висеть на кистях четырех, двух и даже одной конечности. У обезьян-антропоидов задние конечности бывают разогнутыми, а передние — согнутыми: в них фиксирован рефлекс хватания.

Децеребрационная ригидность прекращается после разрушения ядра Дейтерса, а также после отделения его от спинного мозга. Из ядра Дейтерса к мотонейронам спинного мозга поступают импульсы, вызывающие непомерное усиление тонуса разгибателей. Поскольку это состояние не наступает, если не нарушена связь между ядром Дейтерса и красным ядром, следовательно, из последнего непрерывно идут импульсы, снижающие активность первого. Возбуждение же ядра Дейтерса поддерживается сигналами от рецепторов

разгибательных мышц и вестибулярного аппарата, расположенного во внутреннем ухе (лабиринте) (рис. 78).

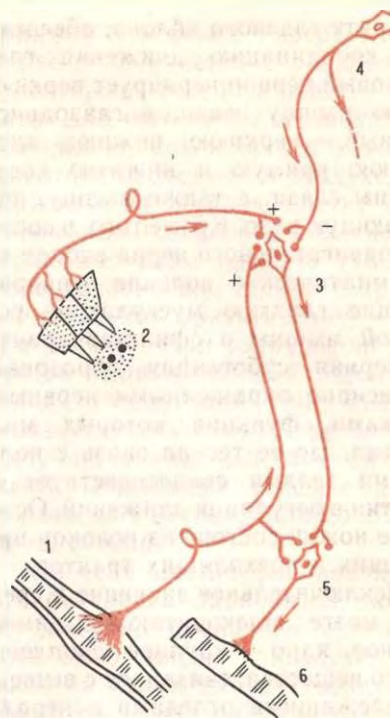
Инъекция раствора новокаина в эти мышцы или перерезка соответствующих дорсальных корешков снимает состояние децеребрационной ригидности. Точно так же действует и разрушение лабиринтов.

В уменьшении активности ядра Дейтерса, кроме красного ядра, принимают участие мозжечок, подкорковые ганглии и кора больших полушарий. Функциональная связь продолговатого мозга с вестибулярным аппаратом и мышечными рецепторами проявляется также в рефлексах позы (рефлексах положения), которые относятся к тоническим статическим рефлексам.

Благодаря участию продолговатого мозга в регуляции тонических рефлексов он имеет большое значение в двигательных функциях организма, в осуществлении таких актов, как стояние и ходьба, для которых необходима интегративная деятельность центральной нервной системы. Бульбарное животное, у которого сохранен лишь спинной и продолговатый мозг, способно к более сложным рефлекторным актам, чем спинальное. Все основные жизненные функции у него гораздо более объединены и скоординированы. Однако у бульбарного животного отмечают резкое усиление тонуса мышц — децеребрационную ригидность, что мешает ему производить нормальные двигательные акты.

Варлиев мост выполняет в основном проводниковую функцию, связывая вышележащие и нижележащие отделы центральной нервной системы между собой и с мозжечком. В нем также расположен центр пневмотаксиса, участвующий в регуляции дыхания.

Средний мозг. У млекопитающих он состоит из двух частей: дорсальной и базальной. Дорсальная часть представляет собой четверохолмие, в котором расположены центры зри-



78 Центры, контролирующие мышечный тонус:

1 — мышечный рецептор; 2 — отолитовый орган; 3 — ядро Дейтерса; 4 — красное ядро (при отделении 4 от 3 возникает децеребрационная ригидность); 5 — моторная клетка спинного мозга; 6 — мышца; *плюс* — возбуждение; *минус* — торможение

тельных и слуховых ориентировочных рефлексов. При их участии осуществляется поворот глаз и головы в сторону зрительных и поворот ушей и головы в сторону звуковых раздражений. Причем пара передних бугров связана с ориентировочными зрительными рефлексам, а пара задних — с акустическими.

Базальная часть среднего мозга — это его ножки. Каждая ножка состоит из трех частей: покрышки, черной субстанции и основания. Покрышку можно рассматривать как продолжение дорсальной части мозга, в ней находятся красное ядро и ядра блокового и глазодвигательного нервов. Эти нервы идут к мышечному

аппарату глазного яблока, обеспечивая координацию движения глаз. Блоковый нерв иннервирует верхнюю косую мышцу глаза, а глазодвигательный — верхнюю, нижнюю внутреннюю прямую и нижнюю косую мышцы глаза, а также мышцу, поднимающую веко. Кроме того, в состав глазодвигательного нерва входят парасимпатические волокна, иннервирующие гладкую мускулатуру ресничной мышцы и сфинктер зрачка.

Черная субстанция образована интенсивно окрашенными нервными клетками, функция которых мало изучена. Но ее тесная связь с полосатыми телами свидетельствует об участии в регуляции движений. Основание ножки состоит из волокон нисходящих и восходящих трактов.

Исключительное значение в среднем мозге млекопитающих имеет красное ядро — крупное скопление серого вещества, связанное с выше- и нижележащими отделами центральной нервной системы.

Красное ядро оказывает постоянное регулирующее тормозящее влияние на центры продолговатого мозга, ответственные за развитие децеребрационной ригидности. Воздействуя на нормальное распределение тонуса антагонистических мышц, оно играет большую роль в координации двигательных актов.

У мезэнцефального животного, у которого сохранены спинной, задний и средний мозг, в отличие от бульбарного животного мышечный тонус нормален, ригидности в конечностях нет. Конечности легко поддаются сгибанию и выпрямлению. Такое животное способно восстанавливать и сохранять нормальную позу. Мезэнцефальные животные могут ходить.

Тонические рефлексы ствола мозга. Тонические рефлексы — важная функция ствола мозга, и в частности продолговатого и среднего мозга. Разнообразные тонические рефлексы делят на две большие группы: статические и статокINETические.

Статические рефлексы проявляются при спокойном стоянии, лежании или сидении в различных положениях. Выделяют две группы данных рефлексов: рефлексы положения, или позы, или позотонические, и выпрямительные, или установочные. В этом случае рефлекторные реакции происходят при нарушении положения тела, не производящего движений.

Рефлексы позы. При изменении положения головы, когда раздражаются рецепторы мышц и связок шеи и рецепторы вестибулярного аппарата, перераспределяется тонус мышц конечностей. Эти рефлексы обеспечивают сохранение равновесия тела. Они осуществляются при помощи центров спинного и продолговатого мозга. Вышележащие отделы центральной нервной системы в той или иной степени тормозят их.

Р. Магнус изучал рефлексы позы на животных, у которых были удалены все отделы головного мозга выше продолговатого. При запрокидывании головы животного назад его передние конечности вытягиваются, а задние подгибаются; при опускании головы, напротив, сгибаются передние конечности, а задние выпрямляются. Самый слабый разгибательный тонус конечностей отмечают, когда голова животного находится в нормальном положении — теменем кверху. При этом минимально раздражаются рецепторы вестибулярного аппарата, представляющие собой клетки цилиндрического эпителия, снабженные чувствительными волосками. К этим волоскам приклеены комочки мелких кристаллов извести — отолиты. Когда голова повернута теменем книзу, отолит повисает на волосках и сильно раздражает рецепторы. Возникшее возбуждение передается по волокнам вестибулярного нерва в продолговатый мозг, извещая о положении головы. Изменение положения головы всегда сопровождается не только раздражением нервно-эпителиальных клеток вестибулярного аппарата, но и рецеп-

торов мышц и связок шеи. Поэтому рефлексы позы всегда являются комплексом лабиринтных и шейных рефлексов.

Рефлексы позы можно наблюдать и на интактных животных, не подвергшихся никакой операции. Так, у животного, которое срывает листочки с дерева, вытягиваются передние конечности и подгибаются задние, голова приподнимается. Если же животное наклоняет голову, то сгибаются его передние конечности, а задние выпрямляются. При повороте головы конечности той стороны, куда повернута голова, выпрямляются, а конечности противоположной стороны сгибаются. Все эти рефлексы способствуют сохранению равновесия и направлены на то, чтобы животное могло удержаться, не упасть под действием силы тяжести.

Выпрямительные рефлексы. Они способствуют восстановлению нормальной позы тела, если она оказалась нарушенной. Эти рефлексы наиболее выражены у грызунов. Какое бы положение ни придавали телу морской свинки, она всегда повернет голову теменем кверху. Морские свинки, мыши не могут лежать, свернувшись клубочком, как кошка. Однако и у кошки проявляются выпрямительные рефлексы. Если ее перевернуть на спину, она делает ряд последовательных движений и встанет на ноги (табл. XII). Выпрямительные рефлексы не осуществляются у животных, у которых продолговатый мозг отделен от вышележащих отделов. Если такое животное положить на спину, оно так и будет лежать на спине и никогда не сможет встать на ноги. Но если у животного удалены отделы, лежащие выше среднего мозга, то выпрямительные рефлексы у него сохраняются. Следовательно, центры данных рефлексов расположены в среднем мозге.

Если мезэнцефальное животное положить на бок, оно поднимает голову и держит ее в естественном по-

ложении — теменем кверху. Этот рефлекс начинается с раздражения рецепторов вестибулярного аппарата. Для того чтобы вестибулярные реакции не осложнялись кожными, животное исследуют в воздухе, подерживая за грудную клетку и таз, минимально касаясь его кожной поверхности. Если придать туловищу любое положение, голова сохраняет нормальную ориентировку — теменем кверху. При разрушении лабиринтов выпрямительный рефлекс на голову животного, подвешенного в воздухе, отсутствует, голова повисает, подчиняясь действию силы тяжести. Указанный рефлекс назван *рефлексом с вестибулярного аппарата на голову*.

Но если мезэнцефальное животное без обоих лабиринтов, которое не способно правильно ориентировать свою голову в воздухе, положить на какую-нибудь твердую поверхность — на пол, стол, то вследствие соприкосновения кожи туловища с твердой поверхностью возникает рефлекс, в результате которого голова выпрямляется. Этот рефлекс называют *рефлексом с рецепторов кожи туловища на голову*. В данном случае рефлекс вызывается несимметричным раздражением рецепторов кожи туловища. Это доказывается тем, что данный рефлекс легко устраняется, если на свободную верхнюю поверхность тела наложить пластинку, которая оказывает такое же давление, как и давление снизу, со стороны плоскости опоры. При симметричном раздражении кожных рецепторов туловища приподнятая голова падает и лежит на боку.

С помощью двух описанных рефлексов — рефлекса с вестибулярного аппарата на голову и рефлекса с рецепторов кожи туловища на голову — обеспечивается выпрямление головы. Но подъем головы — это только первая фаза выпрямительных рефлексов.

Вторая фаза заключается в рефлекторном выпрямлении туловища,

которое следует за головой. Этот рефлекс также начинается с раздражения двух рецепторных полей: проприорецепторов мышц и связок шеи и рецепторов кожи туловища.

Когда в результате первой фазы голова приходит в нормальное положение — теменем кверху, а туловище еще лежит на боку, осуществляется поворот шеи. При этом раздражаются проприорецепторы шейных мышц, что служит исходной точкой для третьего рефлекса, вследствие которого вслед за головой происходит выпрямление туловища. Данный рефлекс назван *шейным рефлексом выпрямления* или рефлексом с проприорецепторов шеи на выпрямление туловища. Имеется четвертый выпрямительный рефлекс с рецепторов кожи туловища на выпрямление туловища.

Указанные группы рефлексов выпрямления проявляются у мезэнцефальных животных, а также у нормальных кроликов, морских свинок, крыс и мышей.

У высших млекопитающих, например у кошки, собаки, обезьяны, с неповрежденной центральной нервной системой можно наблюдать еще одну группу выпрямительных рефлексов, которые начинаются с рецепторов зрительного аппарата. Эти рефлексы называют *оптическими выпрямительными рефлексами*. Для того чтобы изучать эти рефлексы, животных держат в воздухе, лишив их предварительно лабиринтов. Если, например, у собаки разрушить лабиринты и, удерживая ее за таз, придать голове вертикальное положение, то в первые дни после операции голова целиком подчиняется действию силы тяжести и свисает. Однако через несколько дней выпрямительный рефлекс на голову восстанавливается. Если же при этом исключить зрение (закрывать глаза), то голова вновь повисает теменем вниз. Оптические выпрямительные рефлексы требуют обязательного участия коры больших полушарий. Для осуществ-

ления остальных выпрямительных рефлексов достаточно наличия спинного, продолговатого и среднего мозга.

СтатокINETические рефлексы. Они возникают у животного в движении: при угловом ускорении (например, при вращении) или линейном ускорении, как нарастающем, так и убывающем, а также при перемещении отдельных членов тела.

СтатокINETические рефлексы, возникающие при вращении, перемещении тела в горизонтальной или вертикальной плоскости, начинаются с одного рецептивного поля — с рецепторов полукружных каналов внутреннего уха. Центром этих рефлексов служит красное ядро среднего мозга.

Пример статокINETических рефлексов — так называемый *рефлекс «лифта»*: при быстром подъеме конечности сгибаются, а при быстрым опускании — разгибаются (см. табл. VII). При вращении возникает так называемый *нистагм головы и глаз*: вначале голова и глаза медленно поворачиваются в сторону, противоположную направлению вращения, а затем быстро возвращаются в исходное положение.

Высокоорганизованные животные, имеющие развитую кору больших полушарий, способны подавлять лабиринтные и проприоцептивные рефлексы. Они могут принимать различные позы: лежат на боку, на спине теменем вниз. Это обусловлено тем, что вышележащие отделы центральной нервной системы — мозжечок, ретикулярная формация, таламус, подкорковые ядра и кора больших полушарий — оказывают тормозящее влияние на тонические рефлексы ствола мозга. Чем большее развитие получает высший отдел — кора больших полушарий, тем свободнее и разнообразнее становятся движения. Вместо жесткофиксированных тонических рефлексов на первый план выступают изменчивые

сложные приобретенные двигательные реакции.

Мозжечок. В регуляции мышечного тонуса и координации движений большое значение имеет мозжечок.

Для выявления функций мозжечка исследователи прибегали к его удалению. Особенно много таких экспериментов было проделано на голубях. В первое время после операции голубь не способен ходить и летать; при малейшей попытке к движению у него появляются судороги. Через некоторое время состояние несколько улучшается и птица может передвигаться, даже немного летать. Но все движения неловки, и полного восстановления не происходит. Впервые мозжечок у млекопитающих удалил Л. Луциани в 1890 г. (у собак и обезьян). С тех пор подобные исследования неоднократно повторялись. Всестороннее изучение функций мозжечка проводили Л. А. Орбели и его сотрудники.

При удалении мозжечка нарушается мышечный тонус. В первые часы после операции мышечный тонус резко ослаблен или даже совсем отсутствует (*атония*). Однако уже через несколько часов, а в некоторых случаях через 2—3 суток у животного наступает противоположное состояние — чрезвычайное повышение мышечного тонуса. В результате сильного сокращения шейных мышц запрокидывается голова, передние конечности находятся в состоянии экстензии (разогнуты). Такое гипертоническое состояние мышц длится не все время: мышечный тонус то повышается, то ослабляется. Обычно всякая попытка к движению сопровождается разгибательными тоническими судорогами. Через 10—12 сут после удаления мозжечка мышечный тонус начинает уменьшаться и становится почти нормальным.

Второй характерный симптом, обнаруживаемый после удаления мозжечка, — *атаксия*. Она выражается в том, что движения плохо координи-

рованы, нет соответствия между характером выполняемых движений и силой сокращения отдельных групп мышц. Конечности при ходьбе поднимаются очень высоко, с силой ударяются об пол, слишком широко расставляются, выбрасываются в стороны, а иногда очень близко ставятся одна к другой. Прежде чем попасть мордой в кормушку, собака несколько раз наклоняет и запрокидывает голову, как маятник. Любое движение животного после удаления мозжечка становится грубым, неуклюжим, неточным.

Третий характерный симптом — это *астазия*. Животное не может стоять неподвижно, а все время качается то справа налево, то спереди назад. Голова тоже не держится в постоянном положении: качается справа налево, часто опускается и поднимается.

У животных без мозжечка наблюдают также *астению* — при работе мускулатура очень быстро утомляется. В результате животное не может долго стоять и ходить, то и дело ложится. По-видимому, это обусловлено тем, что из-за атаксии и астазии ему приходится совершать много лишних движений при выполнении самых простых актов (еда, ходьба и т. д.).

Между мозжечком и корой больших полушарий существует тесная взаимосвязь, они оказывают определенное влияние друг на друга. Чем больше развита кора, тем больше развит мозжечок: у приматов он сформирован лучше, чем у низших млекопитающих. Его анатомические связи с корой сильнее выражены у высших животных. Чем значительнее роль коры в моторике животного, тем большее значение приобретает мозжечок и тем значительнее последствия нарушений его функции. Следовательно, мозжечок помогает коре при выполнении сложнокоординированных уточненных двигательных актов. Он подавляет поток возбуждений, идущих по экстрапирамидной

системе, и тем самым освобождает дорогу для быстрых и точных импульсов пирамидных путей.

Кроме регуляции двигательных функций организма, мозжечок влияет и на вегетативные функции. Раздражение мозжечка часто сопровождается симпатическими эффектами: расширением зрачков, повышением артериального давления, учащением пульса, восстановлением работоспособности утомленных мышц. После удаления мозжечка моторная функция кишечника ослабляется, секреция желудочного и кишечного сока тормозится, волосы на спине все время взъерошены, что соответствует возбуждению симпатической нервной системы. Даже в покое и натошак расход энергии у безмозжечкового животного гораздо больше, чем у нормального. Ассимиляция сахара мышцами уменьшена. Вследствие нарушения питания мышц в них развиваются процессы атрофии. Астению, возникающую после экстирпации мозжечка, можно объяснить не только чрезмерной двигательной активностью, совершением массы лишних движений, но и нарушением углеводного обмена в мышцах. Вся совокупность этих данных дает основание утверждать, что в мозжечке лежат центры симпатической и парасимпатической иннервации.

Промежуточный мозг. Состоит из таламуса, эпиталамуса и гипоталамуса.

Таламус. Зрительные бугры — самая большая часть промежуточного мозга, включающая большое количество ядер (около 40). С правой и левой стороны ядра таламуса образуют стенки третьего желудочка мозга. Таламус связан со всеми отделами головного и спинного мозга разнообразными нервными путями.

Зрительные бугры служат своеобразными воротами, через которые обязательно должны пройти афферентные сигналы, направляющиеся в кору больших полушарий. К ядрам таламуса стекается информация от

различных рецепторов: тактильных, проприоцептивных, температурных, болевых, вкусовых. В коленчатые тела, которые функционально входят в состав зрительных бугров, приходят импульсы от рецепторов органов зрения и слуха. Таким образом, все чувствительные импульсы, за исключением обонятельных, проходят в кору больших полушарий через область зрительных бугров. Разрушение или поражение таламуса приводит к резким нарушениям рецепции. Эти поражения сопровождаются иногда приступами очень сильных болей, иногда, наоборот, полной потерей чувствительности. Таламические боли могут быть глубокими или поверхностными, но всегда носят нечеткий, расплывчатый характер (диффузные боли). Болевые ощущения очень стойкие и почти не поддаются лечению. До недавнего времени таламус считали высшим центром болевой чувствительности. Однако большинство исследователей склоняются к мысли, что высший центр болевых ощущений расположен в коре больших полушарий, таламический же болевой центр, хоть и крайне важный, но промежуточный. Однако таламус — это не просто передаточная станция для афферентных сигналов. В нем осуществляются первоначальный анализ и синтез различных сенсорных импульсов. Дифференцировки на уровне таламуса примитивны, грубы. Так, воспринимается температурная разница только в 10—15 °С и больше. Тонкий анализ начинается лишь в коре больших полушарий. В таламусе чувствительные импульсы приобретают эмоциональную окраску (приятные и неприятные ощущения).

Зрительные бугры участвуют в регуляции мышечного тонуса. При перерезке мозга по передней границе таламуса происходит повышение мышечного тонуса. Этот тонус в отличие от контрактильного тонуса продолговатого мозга получил название пластического, так как мышцы стано-

вятся чрезвычайно пластичными и животное остается в приданной ему позе. При перерезке афферентных проприоцептивных волокон в соответствующих им мышцах пластический тонус пропадает. Следовательно, пластический тонус — это генерализованный проприоцептивный рефлекс, центр которого лежит в таламической области. Этот вид тонуса как бы наслаивается на контрактильный тонус продолговатого мозга (деребрационная ригидность). Пластический тонус имеет большое значение, так как он освобождает организм от необходимости непрерывно удерживать все мышцы в очень напряженном состоянии и сохранять всегда одну определенную позу. Благодаря пластическому тонусу животное может принимать различные позы.

После удаления больших полушарий, но при сохранении зрительных бугров животное может совершать координированные акты. Птицы даже способны к поискам корма. У собак возникают координированные реакции на болевые раздражения. Они могут ходить и бегать. Но таламические животные выполняют только определенную серию стереотипных рефлексов. Никаких новых движений у такого животного выработать не удастся.

Эпифиз. Здесь находится обонятельный центр и железа внутренней секреции — эпифиз.

Гипоталамус. Подбугорье — одно из древнейших образований в головном мозге. У всех хордовых он сформирован и морфологически, и функционально. Гипоталамус имеется у рыб, рептилий. Он отчетливо представлен у птиц и особенно хорошо развит у млекопитающих.

Гипоталамус, расположенный под зрительными буграми, занимает в мозге очень небольшое пространство, но, несмотря на это, он состоит из большого количества ядер (паравентрикулярное, супраоптическое, серый бугор, сосцевидное тело и

т. д.). У млекопитающих наиболее развит серый бугор. В области подбугорья насчитывают 32 пары ядер.

Гипоталамус связан со всеми отделами центральной нервной системы: эфферентные пути от него идут к зрительным буграм и гипофизу, спускаются к среднему, продолговатому и спинному мозгу, оканчиваясь на клетках, аксоны которых образуют преганглионарные волокна вегетативной нервной системы. Афферентные импульсы поступают в ядра гипоталамической области главным образом из зрительных бугров, через которые в подбугорье проходят также волокна от обонятельной, премоторной и двигательной зон коры мозга. Не исключена и прямая связь ядер гипоталамуса с корой, в частности с филогенетически наиболее старым отделом — обонятельными долями. Подбугорье служит промежуточным звеном между зрительными буграми и корой мозга, с одной стороны, и вегетативной системой — с другой. Поэтому гипоталамус принимает самое активное участие в регуляции вегетативных функций. Этот небольшой участок у основания мозга является средоточием регуляции вегетативных функций организма, отсюда непрерывно поступают импульсы к периферическим отделам вегетативной нервной системы. Именно в гипоталамусе осуществляется координация деятельности вегетативной нервной системы, согласование функций эндокринных желез и объединение нейро-гуморальных механизмов.

Гипоталамус участвует в терморегуляции. После разрушения серого бугра животное становится пойкилотермным, у него нарушаются процессы теплопродукции и теплоотдачи, и температура тела не держится на постоянном уровне. При введении иглы кролику через кости черепа в область серого бугра температура тела повышается и через несколько часов достигает максимума (тепловой укол). Аналогичные результаты получают при раздражении

этого участка мозга электрическим током. При раздражении ядер переднего гипоталамуса температура тела повышается, а заднего гипоталамуса — понижается.

В области вентромедиальных ядер гипоталамуса расположен центр насыщения. Если его разрушить, животное начинает усиленно потреблять пищу, что сопровождается ожирением. В области боковых ядер лежит центр голода. Его двустороннее разрушение приводит к полному отказу животного от пищи. При голодании в крови уменьшается количество глюкозы, аминокислот, жирных кислот и других веществ. Это приводит к активации соответствующих нейронов и формированию поведенческих реакций, направленных на утоление чувства голода (см. гл. «Пищеварение»).

Дорсолатерально от супраоптического ядра находится центр жажды. В результате его раздражения усиливается потребление воды (*полидипсия*). Наоборот, при разрушении этих нейронов регистрируют полный отказ от воды (*адипсия*).

В преоптической области гипоталамуса расположены нейроны, участвующие в регуляции осмотического давления внутренней среды организма, так называемые *осморецепторы*. Они действуют по принципу осмометра. В теле такого нейрона имеется вакуоль, заполненная внутриклеточной жидкостью, осмотическое давление которой служит эталоном: с ним сравнивают осмотическое давление внеклеточной среды, омывающей нейрон.

Если осмотическое давление тканевой жидкости и крови увеличивается, вода в силу законов осмоса выходит из вакуоли осморецептора, что приводит к уменьшению размеров вакуоли и тела осморецепторной клетки. Частота нервных импульсов, генерируемых осморецептором, увеличивается, что вызывает усиленную секрецию антидиуретического гормона (АДГ), выделяемого задней долей

гипофиза. АДГ стимулирует усиленную реабсорбцию воды из мочи в канальцах и собирательных трубках почек в кровь, а это снижает осмотическое давление крови.

При повышении содержания воды в тканевой жидкости и крови вода переходит в вакуоль осморецепторной клетки, увеличивая размеры вакуоли и клетки. При этом уменьшается частота импульсов, поступающих от осморецепторов, снижается секреция АДГ, почки выделяют большое количество разбавленной мочи и организм освобождается от излишней воды.

В подбугорье сосредоточены центры, участвующие в регуляции различных видов обмена веществ: белкового, жирового, углеводного, водно-солевого.

Гипоталамус находится в теснейшей морфологической и функциональной связи с гипофизом, который как бы «подвешен» к подбугорью на тонкой ножке. Между гипоталамусом и гипофизом имеются обширные нервные и сосудистые связи, поэтому их объединяют в единую гипоталамо-гипофизарную систему.

Гипоталамус имеет огромное значение для эмоциональных и поведенческих реакций. Доказано участие гипоталамуса в половых и агрессивно-оборонительных рефlekсах. Так, раздражение точки в вентромедиальном ядре подбугорья вызывает у кошки резко выраженную ярость.

Несмотря на то что роль ядер гипоталамуса в организме чрезвычайно велика, они отнюдь не являются самостоятельными в своих действиях. Гипоталамус находится под неослабным и постоянным контролем вышележащих центров головного мозга, с которыми он анатомически и функционально связан как прямыми нервными связями, так и при помощи ретикулярной формации.

Базальные, или подкорковые, ядра. Подкорковые ядра — это скопления клеток, расположенных в белом веществе между корой больших

полушарий и зрительными буграми. К ним относятся хвостатое ядро и скорлупа, объединяемые в одно анатомическое образование — полосатое тело. Вместе с бледным шаром (паллидум) они образуют стриопаллидарную систему подкорковых ядер. Эта система, совершенствуясь в процессе эволюции, достигает высокого развития у рептилий и птиц, являясь у них основным образованием переднего мозга. У млекопитающих в переднем мозге наиболее развита кора больших полушарий, однако стриопаллидарная система сохраняет свое важное значение.

Базальные ганглии участвуют в координации двигательной активности. При раздражении полосатого тела электрическим током наблюдают сложные координированные движения головы, глазных яблок, век на стороне, противоположной раздражению. Разрушение полосатого тела у животных вызывает неудержимый бег. При электрическом раздражении хвостатого ядра через вживленные электроды отмечают движения мускулатуры, характерные для сильных эмоций: оскалывание зубов, медленное открывание и закрывание пасти, выпускание когтей, вздыбливание шерсти на спине, выгибание спины.

Базальные ганглии участвуют в проявлении инстинктов. Последние служат врожденными формами поведения, обеспечивающими такие жизненно необходимые функции организма, как питание (пищевой инстинкт), устранение от повреждающих агентов (оборонительный инстинкт), продолжение рода (половой и родительский инстинкты) и т. д.

Физиологическую основу инстинктов составляют сложнейшие безусловные цепные рефлексy, центры которых лежат в базальных ганглиях (полосатое тело) и ядрах промежуточного мозга. В нормальных условиях инстинкты представляют собой взаимодействие корковых и подкорковых центров: на сложные безусловно-

рефлекторные реакции наслаивается целый комплекс индивидуально приобретенных корковых реакций — условных рефлексов.

Ретикулярная формация. В центральной нервной системе наряду с серым и белым веществом расположено так называемое сетчатое вещество. Оно представляет собой диффузные скопления клеток разнообразной формы, окруженные многочисленными волокнами, которые идут в самых различных направлениях и образуют подобие сети. Сетчатое вещество имеется во многих отделах центральной нервной системы. В спинном мозге оно находится в боковых стволах между передними и задними рогами. Особенно хорошо сетчатое вещество представлено в шейной части. В стволе мозга скопления данного вещества еще более значительны. Они занимают его медиальную часть, сердцевину, и доходят до зрительных бугров. Отдельные участки этого вещества присутствуют в зрительных буграх и гипоталамусе.

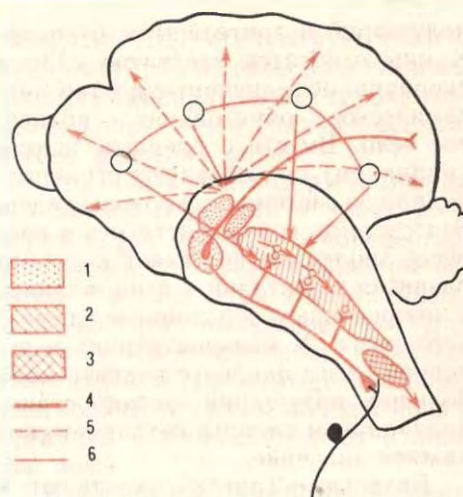
Сетчатая, или ретикулярная, формация была впервые описана Дейтерсом в конце прошлого века, который и дал ей такое название. В XX в. гистологи подробно изучили ее структуру. Клетки и ядра ретикулярной формации необычайно разнообразны по форме. Например, только на уровне нижней части продолговатого мозга насчитывается около 90 различных ядер. Такого разнообразия ядер нет ни в каком другом отделе центральной нервной системы, что свидетельствует о многообразии функций ретикулярной формации. Данное образование играет исключительно важную роль для организма.

Каждый нейрон этой системы может отвечать на раздражение самых различных рецепторов — зрительных, слуховых, тактильных, температурных и других, то есть реакции нейронов этой системы неспецифичны. Однако один нейрон может быть более чувствителен к зритель-

ным раздражениям, другой — к болевым, третий — к звуковым и т. д.

Ретикулярная формация состоит из двух частей: нисходящей и восходящей. По *нисходящим путям* ретикулярной формации, которые идут из среднего и продолговатого мозга к мотонейронам спинного мозга, передаются импульсы либо облегчающие, активирующие, либо тормозящие функцию скелетных мышц (рис. 79). Нисходящая система влияет не только на скелетную мускулатуру, но и на внутренние органы. Эти влияния передаются через нейроны вегетативной нервной системы. Сетчатая формация оказывает регулирующее влияние на деятельность сердца, сосудов, органов пищеварения, дыхания, выделения и т. д. Большое значение имеет воздействие ретикулярной формации на секрецию эндокринных желез, в первую очередь гипофиза. Так, раздражение сетчатых образований среднего и промежуточного мозга усиливает выделение гормонов передней доли гипофиза, в том числе и гонадотропных. Напротив, при разрушении этих образований у крольчих и кошек месяцами не наступает течки. Таким образом, все вегетативные процессы находятся под контролем ретикулярной формации.

По *восходящим путям* ретикулярной формации в кору больших полушарий передаются активирующие импульсы. Следовательно, наряду с давно известной классической афферентной системой, несущей импульсы в кору мозга, существует вторая афферентная система — восходящий отдел ретикулярной формации. Классическую систему называют специфической, ретикулярную — неспецифической. Специфическая система оказывает строго локальные влияния, так как ее окончания в коре приходятся на определенные проекционные зоны. Неспецифическая система действует на кору преимущественно диффузно: ее окончания широко разбросаны по всей коре. Однако при раздражении ретикулярных ядер та-



79 Схема взаимоотношений коры больших полушарий и ретикулярной формации ствола мозга:

1 — таламические ядра; 2 — облегчающие зоны и 3 — тормозная зона ретикулярной формации; 4 — афферентные пути; 5 — восходящие ретикулярные влияния; 6 — влияние коры на ретикулярную формацию (по Л. Г. Воронину)

ламуса активирующее влияние проявляется на ограниченных участках коры, и поэтому восходящая активирующая система разделена на стволовую, оказывающую генерализованное диффузное действие, и таламическую, действующую локально. Афферентные возбуждения по специфическим путям проводятся в кору больших полушарий быстро, через малое количество синапсов. Возбуждение по неспецифическим восходящим нейронам ретикулярной формации, получающим коллатерали от специфических проводящих путей, идет в кору через большое количество синапсов, значительно медленнее.

Полная перерезка ретикулярной формации у животных вызывает кому и затем смерть. При частичной перерезке развивается сонливость. Из этого состояния животное могут вывести лишь сильные раздражения экстеро- или интерорецепторов.

Если у нормального здорового животного во время сна электрическим током раздражать ретикуляр-

ную формацию, оно просыпается. У кошки наступает не только пробуждение, но и вспышка ярости. Раздражение только специфических путей не приводит к пробуждению.

Ретикулярная формация необычайно чувствительна к гуморальным влияниям. В ее переднем отделе найдены такие участки, клетки которых являются нейросекреторными и выделяют адреналин и норадреналин. После того как раздражение рецепторов вызовет возбуждение ретикулярной формации, это возбуждение поддерживается выделяющимся адреналином и норадреналином.

Сетчатые образования обладают исключительно высокой чувствительностью не только к гормонам, но и к фармакологическим веществам, таким как аминазин, резерпин, наркотики, снотворные. Указанные вещества блокируют ретикулярную систему, и в результате этого ослабляются или выключаются импульсы, бегущие по данной системе в кору мозга и активирующие ее. Специфические структуры менее восприимчивы к действию фармакологических веществ.

С сетчатой системой связано проявление различных эмоций (ярость, страх, удовольствие и т. д.). Так, разрушение очень небольшого участка этой системы в гипоталамусе превращало послушное, прирученное животное в дикое. Поведение такого животного становилось настолько агрессивным, что представляло опасность для экспериментаторов. Раздражением соответствующих участков ретикулярной формации в гипоталамической области можно вызывать эмоции страха, наказания или, напротив, удовольствия. Так, крысе вживляли электроды в вентромедиальное ядро подбугорья. Раздражение этого пункта было очень приятно крысе. Она сама могла вызывать раздражение, нажимая на рычаг прибора. И животное раздражало собственный мозг по несколько тысяч раз в час в течение 1—2-х суток, пока не

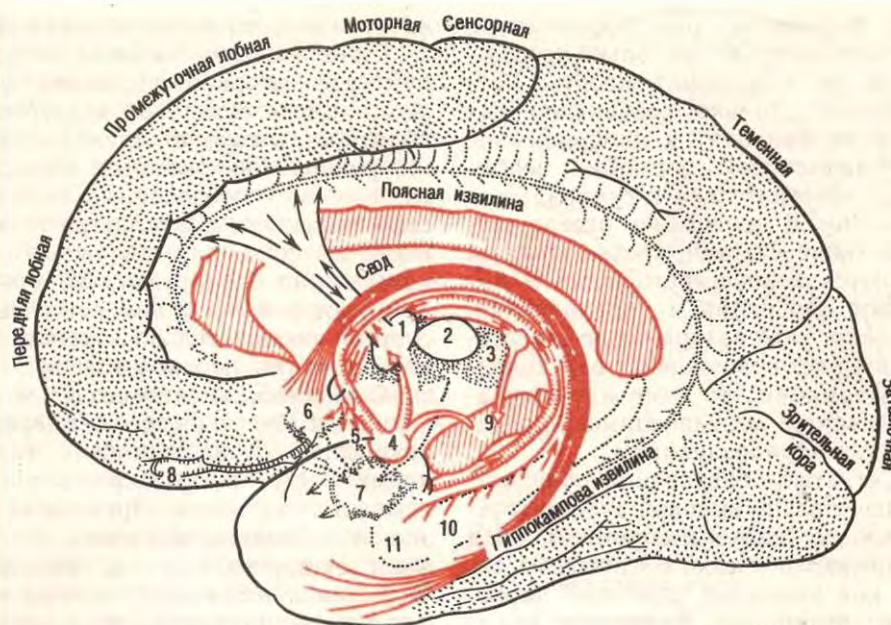
наступало физическое изнеможение.

Влияя на кору больших полушарий, ретикулярная формация сама испытывает постоянное воздействие коры. Так, в коре обнаружены пункты, раздражение которых вызывает торможение определенных участков сетчатой системы. Благодаря этому в кору не приходят ненужные импульсы, они блокируются на уровне ретикулярной формации, что способствует исключительно экономному расходованию нервной энергии.

Лимбическая система. Свое название лимбическая система берет от латинского слова «лимбус» (край, кайма). Она как бы окружает, опоясывает ствол мозга. Прежнее ее название «обонятельный мозг» не отражает сущности этого образования. В состав лимбической системы входят нервные структуры, расположенные на внутренней, медиальной стороне больших полушарий: поясная извилина, извилина гиппокампа, гиппокамп, крючковидная извилина, миндалевидный комплекс, зубчатая фасция, сосцевидное (мамиллярное) тело, свод, передние ядра зрительных бугров (рис. 80). Лимбическую систему часто называют кругом Папеца (Пейпеза) по фамилии ученого, который ее изучал.

Лимбическая система принимает участие в регуляции вегетативных процессов. К ней идут афферентные импульсы из всех внутренних органов. На основании этой информации через гипоталамус и периферические отделы вегетативной нервной системы она регулирует и координирует деятельность внутренних (висцеральных) органов, процессы обмена веществ, эндокринные функции, способствует поддержанию гомеостаза. Поэтому ее нередко называют висцеральным мозгом.

Активация структур лимбической системы электрическим раздражением через микроэлектроды или введение через микроканюли разнообразных химических веществ ведет к изменению деятельности сердца, кро-



80 Схема основных связей подкорки с лимбической системой (внутренняя поверхность полушария мозга):

1, 2, 3 — ядра таламуса; 4 — мамиллярное тело; 5 — гипоталамус; 6 — обонятельная область; 7 — миндалевидное ядро; 8 — обонятельная луковица; 9 — мозговой ствол; 10 — гиппокамп; 11 — крючковидная извилина

вяного давления, дыхания, секреции и моторики желудочно-кишечного тракта, сокращений матки и т. д.

В лимбической системе, гипоталамусе и ретикулярной формации расположены центры, управляющие эмоциями. Ярким доказательством участия гипоталамо-лимбической системы в формировании эмоций служат опыты с раздражением и разрушением указанных структур. Так, при электрическом раздражении миндалевидного комплекса у кошки проявляется агрессивность (фыркание, выгибание спины, расширение зрачков и т. д.). Удаление некоторых образований лимбической системы превращает ручных животных в диких зверей. Раздражение точечной области впереди гипоталамуса подавляет реакцию ярости. Разрушение этой зоны вызывает сильнейший приступ

ярости. Вирус бешенства локализуется именно в тех участках лимбической системы, разрушение которых сопровождается агрессивностью.

В лимбической системе были обнаружены центры не только отрицательных эмоций (ярость, гнев, страх, тоска и т. д.), но и положительных (успокоение, удовольствие, радость и т. д.). Причем эти противоположные центры лежат очень близко друг от друга. Перемещение раздражающего электрода только на 0,5 мм приводит к резкому изменению эффекта раздражения: очень сильная радость может смениться крайней степенью страха и т. д.

С лимбической системой связано пищевое и половое возбуждение животных. Так, повреждение миндалевидных ядер ведет к усилению аппетита и ожирению. У самок крыс после разрушения поясной извилины наступает гиперсексуальность и не проявляется материнский инстинкт. В лимбической системе обнаружены участки, разрушение которых сопровождается изменением поведения животного в стаде, в сообществе.

Поражение гиппокампа и других

структур лимбической системы вызывает нарушение памяти, а именно теряется способность запечатлевать следы текущего жизненного опыта, то есть страдает так называемая кратковременная память.

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Все центробежные волокна подразделяются на две большие группы. К первой группе относят двигательные волокна скелетных мышц. Их называют *соматическими* или *анимальными*, так как с ними связаны характерные для животных функции движения. Вторую группу составляет остальная масса нервных волокон, получивших название *вегетативных*. Под их влиянием находятся процессы пищеварения, кровообращения, выделения, размножения, обмена веществ, то есть процессы, которые в равной мере свойственны как животным, так и растительным организмам. Иногда вегетативную систему называют автономной, подчеркивая независимость вегетативных функций от центральных влияний. Но это фактически неверно, так как существует самая тесная взаимосвязь между соматической и вегетативной системой.

Вегетативная нервная система, которую делят на два отдела — симпатический и парасимпатический, обладает рядом структурных и функциональных особенностей.

1. Вегетативные волокна выходят из центральной нервной системы не на всем протяжении, а только в некоторых ее участках. Так, парасимпатические волокна начинаются в среднем мозге (глазодвигательный нерв), продолговатом (лицевой, языко-глоточный, блуждающий), а также отходят от 2—4-х крестцовых сегментов спинного мозга; волокна симпатического отдела спинного мозга (от 1-го грудного по 3—4-й поясничный сегмент).

В противоположность этому соматические нервные волокна равно-

мерно распределены на всем протяжении стволовой и спинномозговой частей центральной нервной системы, начиная с области четверохолмия и кончая крестцовым отделом спинного мозга. Они выходят из всех сегментов без пропуска и сегментарно распределяются на периферии.

2. Вегетативные волокна очень тонки (5—7 мкм в диаметре) и большей частью лишены миелиновой оболочки. Соматические же нервы состоят из толстых волокон (12—14 мкм в диаметре) с очень сильно развитой мякотной оболочкой.

3. Вегетативные волокна менее возбудимы, и возбуждение по ним распространяется с меньшей скоростью (1—30 м/с), чем по соматическим (60—120 м/с).

4. Волокна центробежного нейрона вегетативной нервной системы после выхода из центральной нервной системы не доходят до иннервируемого органа, как у соматической системы, а заканчиваются в вегетативных ганглиях. От ганглиев начинается второй нейрон, волокна которого уже доходят до органа. Волокна, идущие от центральной нервной системы до узла, называют преганглионарными, а волокна, идущие от ганглия к органу, — постганглионарными. Следовательно, центробежный путь вегетативной системы состоит из двух нейронов и прерывается в ганглии.

5. Потенциалы действия в вегетативных нервных волокнах более продолжительны, чем потенциалы действия в соматических нервных волокнах. В преганглионарных волокнах они сопровождаются длительным следовым положительным потенциалом, а в постганглионарных — следовым отрицательным потенциалом, переходящим в продолжительный (до 300 мс и более) следовой положительный потенциал.

Симпатическая и парасимпатическая нервная система. Отделы вегетативной нервной системы — симпатический и парасимпатический —

отличаются друг от друга по ряду признаков.

1. Их центры лежат в разных участках центральной нервной системы.

2. Ганглии симпатической нервной системы (пограничный симпатический ствол, солнечное сплетение, брыжеечные узлы) находятся вдали от иннервируемых органов, и постганглионарные волокна идут на значительном протяжении; ганглии парасимпатической системы расположены или в толще иннервируемого органа, или вблизи от него, поэтому постганглионарные волокна небольшой длины.

3. Симпатическая система универсальна, она иннервирует все органы и ткани без исключения; парасимпатическая система не универсальна, некоторые органы не имеют ее (сосуды кожи, потовые железы, мышцы волосных мешочков, надпочечники, мочеточники, селезенка, скелетные мышцы).

4. Для симпатической системы характерно явление мультипликации: количество постганглионарных волокон значительно больше, чем преганглионарных. Каждое преганглионарное волокно контактирует в ганглии с большим количеством нейронов (до 30) и охватывает, в свою очередь, большие участки иннервируемой ткани; вследствие такого ветвления возбуждение по симпатическим волокнам распространяется диффузно, занимая большие области. В парасимпатической системе нет такого обильного ветвления и поэтому характер возбуждения более локальный.

5. В окончаниях подавляющего большинства постганглионарных симпатических волокон выделяется норадреналин; медиатор парасимпатической нервной системы — ацетилхолин, он также выделяется в окончаниях всех преганглионарных симпатических волокон и в симпатических нервах потовых желез и сосудов скелетных мышц.

6. Периферические окончания парасимпатической нервной системы парализуются атропином, тогда как симпатическая система блокируется другим веществом — эрготоксином.

Основные эффекты раздражения симпатических и парасимпатических нервов. Эффекты симпатической и парасимпатической иннервации противоположны. В этом смысле говорят об их антагонизме. Однако противоположное влияние двух отделов вегетативной системы обеспечивает сложную координированную работу органов, тонкую регуляцию их деятельности. Для нормальной функции органа необходимо взаимодействие симпатической и парасимпатической систем. Так, после перерезки блуждающих нервов наступает почти полное прекращение деятельности пищеварительного тракта: отсутствует моторика, не выделяются пищеварительные соки. Наоборот, при перерезке симпатических нервов перистальтика такая бурная, что постоянные поносы истощают животное.

Гладкая мускулатура и мускулатура сердца способны к автоматической деятельности под влиянием тех раздражителей, которые возникают в окружающей среде или в самой мышечной ткани. Парасимпатическая и симпатическая системы только регулируют эту автоматическую деятельность либо в сторону повышения, либо в сторону понижения функций.

При раздражении симпатической нервной системы наблюдаются следующие основные эффекты: расширяются зрачки, выпячиваются глазные яблоки, взъерошиваются волосы, наступает обильное потоотделение, сужается просвет подавляющего большинства сосудов, учащается и усиливается сердцебиение, повышаются возбудимость и проводимость сердечной мышцы, резко возрастает кровяное давление, тормозятся моторика и секреция желудочно-кишечного тракта, образуется небольшое

количество богатой ферментами слюны, ограничивается выделение мочи, увеличивается секреция адреналина надпочечниками, гипофиз выделяет тиреотропный и адренокортикотропный гормоны, и вследствие этого усиливается секреция тироксина щитовидной железой и гормонов корой надпочечников.

Раздражение парасимпатической системы приводит к противоположным эффектам: зрачки сужаются, сокращения сердца ослабевают и замедляются, понижается возбудимость и проводимость сердечной мышцы, кровяное давление уменьшается, диурез увеличивается, усиливаются моторика и секреция желудочно-кишечного тракта и т. д.

Однако в некоторых случаях влияния симпатического и парасимпатического отделов оказываются разного характера, но не антагонистическими. Например, раздражение парасимпатического нерва — барабанной струны — вызывает обильное отделение жидкой слюны, а при раздражении симпатического нерва образуется небольшое количество густой слюны, причем иного химического состава, со значительным содержанием органических веществ. Здесь нет антагонизма, а есть согласованная реакция, необходимая для пищеварения.

Центры, регулирующие деятельность вегетативной нервной системы, находятся в различных отделах центральной нервной системы: в гипоталамусе, таламусе, ретикулярной формации, лимбической системе, мозжечке и коре больших полушарий.

Учение о трофической функции нервной системы. Понятие о трофическом воздействии нервной системы, влиянии ее на уровень и направление обменных процессов в органах и тканях сформировалось на основе клинических наблюдений. Практические врачи постоянно встречались с фактами нарушения питания тканей при тех или иных поражениях нервной системы, как центральной,

так и периферической. Расстройства питания, или трофические расстройства, проявлялись либо в виде атрофии отдельных мышц при периферических параличах, либо в неправильном росте ногтей, нарушении роста волос, возникновении язв на слизистых, кожи и т. д.

Постепенно понятие о трофическом действии нервной системы выросло в учение о трофической нервной системе как особом типе нервных волокон, регулирующих обмен в органах и тканях.

До середины прошлого века врачи-экспериментаторы — физиологи и патологи — считали, что существуют специальные трофические волокна.

В 1824 г. Ф. Мажанди установил, что перерезка тройничного нерва у кроликов вызывает кератит, изъязвление роговицы и иногда полный распад глазного яблока. Но все попытки найти специальные нервные пути, управляющие обменом веществ в органах и тканях, заканчивались неудачей. Особых трофических волокон обнаружить не удалось.

В 50-х годах прошлого века Клод Бернар открыл сосудодвигательные нервы. В тот же период были найдены патогенные микроорганизмы. И указанные расстройства, которые раньше связывали с трофическими нервными волокнами, стали объяснять изменением кровотока и бактериальной инфекцией. Вопрос о трофической нервной системе выпал из поля зрения исследователей на целые десятилетия.

Возрождение идеи трофической иннервации принадлежит И. П. Павлову. Анализируя влияние центробежных нервов на сердце, он пришел к выводу, что учащение и усиление его деятельности под влиянием симпатического нерва и ослабление и урежение под влиянием блуждающего нужно рассматривать как результат изменения основных функциональных свойств сердечной мышцы (возбудимости, проводимости и сократимости). Изменение функцио-

нальных свойств, в свою очередь, обусловлено изменением уровня обменных процессов в сердечной мышце под влиянием этих нервов.

Впоследствии И. П. Павлов изучал пищеварительные процессы, применяя метод наложения фистул на различные отделы пищеварительного тракта. Он вел наблюдения над огромным количеством оперированных животных в течение длительного времени изо дня в день. Бывали случаи, когда смещение или сильное натяжение в результате операции двенадцатиперстной кишки, желудка и других внутренних органов приводило к развитию язв на слизистой ротовой полости, коже конечностей, к возникновению атрофических изменений в мышцах и т. д.

На основании этих исследований И. П. Павлов пришел к выводу, что каждый орган находится под тройным контролем: нервно-функциональным, сосудистым и трофическим. Наряду с центробежными нервами, вызывающими функцию того или иного органа, наряду с сосудодвигательными нервами, регулирующими грубую доставку питательных веществ, существуют и трофические волокна, которые тончайшим образом регулируют процесс питания в тканях, определяя точный уровень утилизации материала каждым органом.

Эта идея И. П. Павлова получила дальнейшее развитие в исследованиях его учеников. Л. А. Орбели с большим количеством сотрудников представил доказательства трофического влияния симпатической нервной системы. Ему принадлежит открытие симпатических нервов скелетных мышц. До 20-х годов нашего столетия считали, что вегетативные нервы иннервируют железы и всю мускулатуру, за исключением скелетной. Л. А. Орбели представил данные о двойной иннервации скелетных мышц: к ним подходят не только моторные нервы, но и симпатические. Последние сами по себе никогда не заставляют сокращаться скелетные

мышцы, но резко меняют их функциональное состояние. Раздражение симпатических нервов приводит к увеличению силы сокращений скелетных мышц, повышению их работоспособности даже на фоне явно выраженного утомления. В основе функциональных изменений скелетных мышц под влиянием симпатических нервов лежат трофические процессы.

При раздражении симпатического нерва, подходящего к мышце, меняются ее упруговязкие свойства, растет потребление кислорода, увеличивается содержание аденозинтрифосфата, креатинфосфата и гликогена. Симпатические нервы могут изменять функциональные свойства центральной нервной системы. Например, при раздражении симпатических нервов повышается рефлекторная возбудимость спинного мозга. После удаления симпатического пограничного ствола не наступает сеченовское торможение. Экстирпация верхних шейных симпатических узлов у собак приводит к уменьшению величины условных рефлексов, некоторой хаотичности их протекания, преобладанию процесса торможения в коре полушарий. Под влиянием симпатических нервов изменяется активность различных ферментов, участвующих в обменных процессах мозга.

На основании всех этих фактов Л. А. Орбели создал учение об адаптационно-трофическом влиянии симпатической нервной системы. Оно распространяется на все органы и ткани и все отделы центральной нервной системы, включая и кору больших полушарий. Под адаптационным влиянием понимают изменение возбудимости того или иного органа в сторону ее повышения или понижения. В основе адаптационного влияния лежит трофическое воздействие, то есть влияние симпатической системы на обмен веществ. Благодаря адаптационно-трофическому влиянию создается благоприятный фон

для осуществления специфической функциональной иннервации.

Однако нельзя проводить резкой границы между трофической и функциональной иннервацией, поскольку известно, что трофическая функция в какой-то мере присуща и моторным нервам. Перерезка или поражение двигательного нерва сопровождается глубокими изменениями обмена веществ в мышце, нарушением ее структуры, уменьшением массы. И чувствительные волокна обладают трофической функцией. Многочисленные опыты А. Д. Сперанского (1935) показали, что перерезка или поражение заднекорешковых волокон приводит к образованию язв на коже и к трофическим расстройствам в области головы и конечностей. Сле-

довательно, трофическое влияние свойственно всем видам нервных волокон и нервных образований в организме.

Контрольные вопросы

1. Учение о рефлексе. Рефлекторная дуга, ее компоненты, обратная афферентная связь.
2. Нервные центры и их свойства.
3. Торможение в центральной нервной системе, его современная классификация.
4. Функции спинного мозга.
5. Функции заднего мозга.
6. Функции среднего мозга.
7. Тонические рефлексы ствола мозга.
8. Функции промежуточного мозга.
9. Трофическая функция нервной системы.
10. Ретикулярная формация и ее функции.
11. Лимбическая система и ее функции.
12. Вегетативная нервная система, функции симпатического и парасимпатического отделов вегетативной нервной системы.

Глава 13

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Физиология высшей нервной деятельности изучает нервные механизмы работы мозга, определяющие поведение животных. Кора больших полушарий головного мозга и ближайшие к ней подкорковые образования играют первостепенную роль в этих процессах. Большие полушария головного мозга в филогенетическом отношении — это наиболее молодой отдел центральной нервной системы. Они прогрессивно развивались от низших форм животных к высшим (рис. 81).

Филогенетически наиболее старую, лежащую в основании, обонятельную часть коры называют *древней корой (архикортекс)*. К *старой коре (палеокортекс)* относят поясную извилину, извилину гиппокампа и миндалину. Вся остальная кора составляет *новую кору (неокортекс)*. Древняя кора менее всего развита у приматов и более — у низших форм, например у сумчатых. У низкоорганизованных животных кора гладкая. У большинства млекопитающих, включая копытных, плотоядных и приматов, в коре имеются извилины и борозды, которые во много раз увеличивают ее поверхность и усложняют строение.

Методы исследования функций коры. Наиболее простой и доступный метод изучения высшей нервной деятельности животных в различных состояниях — *метод наблюдения за поведением*. Однако в силу субъективности его можно использовать только вместе с другими методами.

Метод раздражения коры заключается в том, что под наркозом обнажают участок коры больших полушарий и на определенные точки ее наносят раздражение электрическим током или химическими веществами. С помощью этой методики Г. Фритч и Э. Гитциг в 1870 г. установили локализацию так называемой моторной зоны в коре собаки. Впоследствии методом раздражения было установлено местоположение моторной зоны в коре других животных.

Чтобы избежать влияния наркоза, метод раздражения коры применяют в хронических опытах. Через отверстия, просверленные в определенных участках черепа, вводят электроды, соединенные с источником тока. Раздражение наносят после заживления ран.

Метод удаления коры или отдельных ее участков дает возможность выяснить функции различных зон и коры в целом. В результате удаления определенного участка коры выпадают или нарушаются связанные с ним функции. Так, у собаки после удаления затылочной доли коры изменяются зрительные функции; она перестает узнавать хозяина, равнодушно смотрит на бегущую кошку. Если удаляют височную долю, у собаки нарушается слуховая функция и т. д.

Полное удаление коры головного мозга у разных видов животных показало, что чем выше эволюционное развитие животного, тем тяжелее отражается эта операция на его поведении. Например, голуби с удаленной корой сохраняют координацию движений. Они могут летать, клевать зерно. Но выбирать зерно среди негодных для еды предметов такие птицы не в состоянии. Собаки после удаления коры могут ходить, различать свет от тьмы, реагировать на звуки, но все реакции, приобретенные в течение индивидуальной жизни, утрачиваются.

Метод записи биотоков коры больших полушарий получил широкое распространение. Регистрацию биотоков мозга называют электроэнцефалографией, а кривую записи биотоков — электроэнцефалограммой. Запись биотоков осуществляют с помощью очень

чувствительных приборов — электроэнцефалографов. Методика укрепления электродов у разных видов животных имеет особенности, обусловленные строением их черепа. Так, у коров очень толстая кожа, мощная подкожная клетчатка и лобно-раковинные пазухи создают большое сопротивление при регистрации биотоков мозга от накладных электродов. А. Н. Голиков и Е. И. Любимов (1969) разработали методику вживления электродов у коров в твердую мозговую оболочку, что дало возможность получать энцефалограммы от разных зон коры мозга при различном физиологическом состоянии животных.

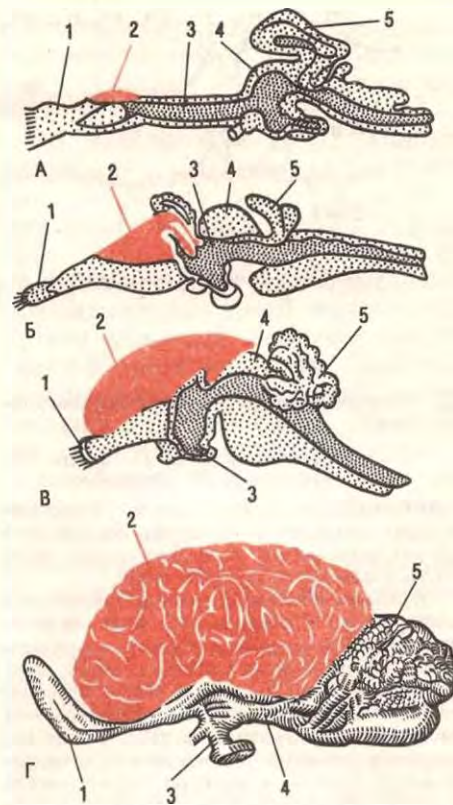
Электроэнцефалограммы, полученные с различных участков коры, резко отличаются. Частота и амплитуда электрических потенциалов коры зависят также от состояния активности животного и человека. Кривая, записанная при открытых глазах и полном внимании к окружающему, состоит из быстрых отклонений малой амплитуды (β -ритм). Более редкие колебания несколько большей амплитуды регистрируют в удобной позе при закрытых глазах (α -ритм). Совсем медленные, большие волны записывают во время сна (δ -волны) (рис. 82). Освоена методика записи биотоков отдельных нервных клеток и их волокон, причем одновременно можно отводить биотоки большого числа нейронов.

Метод условных рефлексов, разработанный И. П. Павловым, открыл пути к изучению головного мозга как сложной целостной функциональной системы. Он является основным при изучении процессов в коре больших полушарий. С его помощью можно строго научно, объективно анализировать сложную деятельность коры, не прибегая к психологической субъективной терминологии. Изложение сущности метода условных рефлексов дано ниже.

Кибернетические методы, используемые при анализе работы автоматов и машин, применимы и к анализу деятельности живого организма. Они открывают новые перспективы в изучении функций головного мозга и других отделов центральной нервной системы. Важное значение приобретает теоретическое абстрактное рассмотрение проблемы высшей нервной деятельности на основе аппарата математической логики. Это направление, использующее точные математические методы, получило название *теоретической неврологии*.

Широко применяется также метод моделирования. Создание модели, в достаточной степени отражающей деятельность головного мозга, очень важно для понимания принципов его функционирования. В этом отношении достигнуты большие успехи: разработаны и построены модели «обучающихся» автоматов. Однако метод моделирования не может решить проблем физиологии головного мозга.

Роль И. М. Сеченова и И. П. Павлова в изучении физиологии больших полушарий. Изучение функций коры долгое время было одной из труднейших и неразрешимых проблем. Только в начале нашего столетия изучение



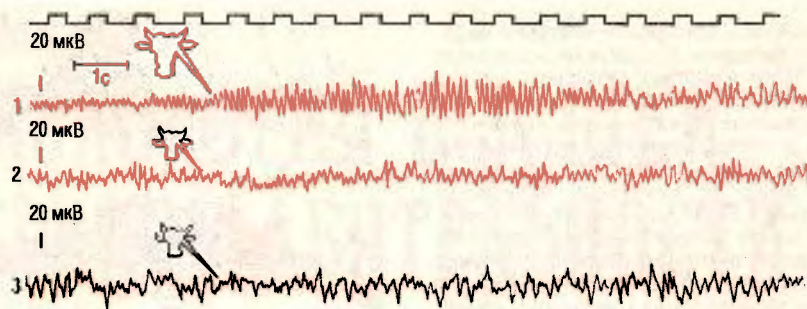
81 Развитие головного мозга позвоночных:

А — головной мозг рыбы; Б — ящерицы; В — кролика; Г — лошади; 1 — обонятельная доля; 2 — большие полушария; 3 — промежуточный и 4 — средний мозг; 5 — мозжечок

функций высшего отдела головного мозга было поставлено на научную основу благодаря трудам И. П. Павлова и его учеников. Павлов вместе со своими сотрудниками создал учение об условных рефлексах — новый плодотворный метод исследования высшей нервной деятельности, в котором так нуждалась физиология. На Павлова глубокое впечатление произвели идеи И. М. Сеченова о том, что функции высших отделов головного мозга нужно изучать на основе учения о рефлексах.

И. П. Павлову удалось дать блестящее экспериментальное обоснование предположению Сеченова, что головной мозг функционирует по типу рефлекса. С помощью открытого им метода условных рефлексов Павлов создал физиологию больших полушарий — учение о высшей нервной деятельности. В основу этого учения положены три материалистических принципа.

Принцип детерминизма состоит в том, что



82 Основные ритмы электроэнцефалограммы:

1 — α -ритм; 2 — β -ритм; 3 — θ -ритм (по А. Н. Голикову, Е. И. Любимову)

психическая деятельность, как и все явления природы, причинно обусловлена. Любой нервный акт возникает не спонтанно, а при действии того или иного раздражителя.

Принцип анализа и синтеза заключается в следующем. В обычных условиях на организм действует огромное количество раздражителей. Центральная нервная система, главным образом кора головного мозга, способна расчленять, анализировать раздражения, действующие на рецепторы, выделять из них отдельные элементы. Анализ проявляется способностью различать форму разных предметов, их цвета, запахи, разницу температур и т. д. Но за анализом всегда следует синтез, соединение отдельных элементов в определенные комплексы. Ощущения от различных свойств предмета сливаются в целостный образ этого предмета. Например, запах пищи, ее форма, цвет, вкус синтезируются корой и возникает целостное восприятие определенной пищи. Развитие аналитической и синтезирующей способностей коры связано с приспособлением организма к меняющимся условиям внешней среды.

Принцип структурности связан с тем, что всякий нервный процесс происходит в определенных морфологических образованиях. Функция и структура взаимно связаны, взаимно определяют друг друга. Воспринимающие области коры, где оканчиваются афферентные пути от различных рецепторов, имеют не только различную локализацию, но и строение. Слуховая, зрительная, тактильная и другие зоны коры отличаются по форме, густоте расположения и распределению нервных клеток и волокон.

Аналитические и синтетические процессы осуществляются с помощью различных структур. Большое значение в возникновении световых, звуковых, механических и других ощущений имеют звездчатые нейроны с короткими аксонами, сильно ветвящимися вокруг своих же клеток. Эти нейроны называют сенсорными. Они являются материальным субстратом дея-

тельности коры. Но существует другая группа звездчатых нейронов, аксоны которых не образуют сети вокруг клетки, а распространяются по горизонтали и вертикали корковых слоев, оканчиваясь на вставочных и ассоциативных пирамидных нейронах. Основная функция звездчатых нейронов второй группы заключается в передаче афферентных импульсов на большое количество вставочных и ассоциативных нейронов, объединяющих различные зоны коры. Благодаря этому различные ощущения синтезируются в единый образ.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ И СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

В коре больших полушарий выражена специализация нервных центров. Так, в каждом полушарии имеется моторная зона. В ней сосредоточены исполнительные двигательные центры, посылающие сигналы к отдельным скелетным мышцам противоположной половины тела. В этой же зоне находится конечная станция чувствительных импульсов, образующихся при движениях; сюда приходят и анализируются импульсы от рецепторов, заложенных в толще мышц, в сухожилиях и суставах. Размеры двигательной зоны коры неодинаковы у разных видов животных. Как правило, эта область больше у тех животных, которые способны совершать много сложных движений. Наибольших размеров она достигает у приматов, средних — у плотоядных и наименьших — у копытных, которым в основном свойственны только

простые движения конечностей. Двустороннее удаление ее у овцы не отражается на двигательных функциях даже сразу после операции; у плотоядных вскоре после операции наступают двигательные нарушения; у обезьян наблюдают паралич, который затем может пройти, но полного восстановления двигательной функции никогда не происходит. Локализация моторной зоны у разных видов животных различна. У плотоядных она лежит вокруг и в глубине крестовидной борозды, у овец и коз занимает преимущественно область верхней лобной извилины. У свиней моторная зона расположена между венечной бороздой и передней ветвью сильвиевой борозды. У лошадей она находится сбоку от латеральной крестовидной борозды, а также в области средней ветви верхней сильвиевой борозды.

В коре имеются и так называемые сенсорные зоны: зрительные, слуховые, тактильные и т. п. Зрительная зона расположена в затылочных долях больших полушарий, слуховая — в височных, обонятельная — в аммоновом роге древней коры. В области задней центральной извилины лежит тактильная зона, куда поступают импульсы от рецепторов кожи, реагирующих на прикосновение и давление. В премоторной области имеется интерорецептивная зона, получающая афферентные импульсы от внутренних органов. Раздражение или удаление этой зоны приводит к изменению дыхания, работы сердца, просвета сосудов, к нарушению секреторной и моторной деятельности желудочно-кишечного тракта и т. д.

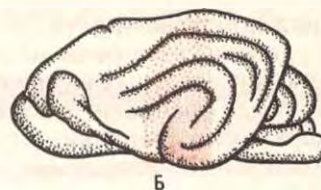
В процессе филогенетического развития специализация нервных центров нарастала. Например, в слабо развитой коре больших полушарий птиц нет строгой локализации функций. У копытных и хищников она проявляется определеннее. У взрослых животных она выражена лучше, чем у детенышей. После повреждения у животных, не имеющих в коре стро-

гой локализации, даже значительных участков мозговой ткани нарушенные функции могут восстанавливаться.

В лаборатории И. П. Павлова проводили удаление, раздражение различных участков коры и применяли метод условных рефлексов.

Оказалось, что у собаки, лишенной затылочных долей, можно выработать условный рефлекс, сочетая свет с подачей кормушки. Спустя некоторое время при действии света у собаки выделяется слюна. Но на более сложный зрительный сигнал — определенную форму предмета или перемещение его в пространстве — условный рефлекс у таких собак не вырабатывается даже после большого количества сочетаний. Подобные результаты были получены и после удаления височных долей, где лежит слуховая зона. На основании этих исследований И. П. Павлов разработал *учение о динамической локализации функций в коре больших полушарий*. Согласно этому учению, корковый конец каждого анализатора состоит из двух основных частей: ядра и периферических элементов. Клетки ядра, сконцентрированные в определенной зоне, высокоспециализированны, способны к очень тонкому различению соответствующих раздражителей (звуковых, зрительных и т. д.).

Наряду с ядром анализатора в коре рассеяны его отдельные элементы, значительно менее специализированные, неспособные к высшему анализу и синтезу (рис. 83). После повреждения ядра эти периферические элементы могут в какой-то мере выполнять его функции, но они никогда не заменяют ядро полностью. Таким образом, в коре больших полушарий высших животных и человека сочетается принцип высокой специализации нервных центров с их гибкостью и пластичностью, способностью к динамической перестройке своих функций.



83 Топография зрительной (А) и слуховой (Б) областей коры больших полушарий у собаки (обозначена точками); чем гуще точки, тем к более тонкому анализу способен данный участок коры

УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ

Исследование функций коры больших полушарий И. П. Павлов начал с изучения слюноотделения, наступающего при виде, запахе корма, при действии звуковых раздражителей, связанных с приемом корма, и др. Эти явления ранее обозначали термином «психическая секреция». Павлов пришел к заключению, что психической секреции присущи все основные черты рефлекса, то есть это ответ организма на раздражение рецепторов, осуществляемый при участии центральной нервной системы. Выясняя характер условных рефлексов, ученый пришел к выводу, что они являются типичной формой деятельности коры больших полушарий.

Отличие условных рефлексов от безусловных. Все безусловные рефлексы врожденные и передаются по наследству. Только что вылупившийся из яйца цыпленок сразу же начинает клевать, новорожденный теленок — сосать и т. д. Это безусловный пищевой рефлекс.

Условные рефлексы вырабатываются в процессе всей жизни животного. Так, если щенят до определенного возраста кормить только одним молоком, то у них вырабатывается прочный условный рефлекс на молоко: при виде и запахе молока у них выделяется слюна и обнаруживается двигательная пищевая реакция. Хлеб и мясо никакой реакции не вызывают. Но стоит 1—2 раза покормить щенят

мясом, как на вид и запах мяса будет выделяться слюна.

Безусловные рефлексы — это видовые рефлексы. Все кошки при виде опасности, которой они не могут избежать, выгибают спину и фыркают. Собаки при нападении на них рычат и лают. Ежи свертываются в клубок. Это оборонительные безусловные рефлексы. У разных видов животных они проявляются по-разному, но у животных одного вида безусловные рефлексы одинаковы.

Условные рефлексы индивидуальны. Например, одно животное откликается на одну кличку, другое — на другую. Для каждой особи существует свой комплекс условных рефлексов, свой жизненный опыт.

Безусловные рефлексы могут осуществляться и при отсутствии высших отделов центральной нервной системы. Если у кошки или собаки удалить кору больших полушарий, а затем вливать в рот кислоту, то и в этом случае у них будет выделяться слюна. Все безусловные рефлексы после удаления коры сохраняются. Следовательно, они представляют собой результат деятельности низших отделов центральной нервной системы.

После удаления коры условные рефлексы пропадают. Собаки без коры больших полушарий не реагируют на кличку, не узнают хозяина, не проявляют двигательные и слюноотделительные реакции на вид и запах пищи и т. д. Условные рефлексы являются функцией высших отделов центральной нервной системы. У высших животных условные рефлексы служат формой деятельности коры больших полушарий. Это корковые рефлексы.

Безусловные рефлексы возникают при раздражении определенных рецепторных полей. Для каждого безусловного рефлекса имеется определенная рефлекторная дуга.

Условные рефлексы не имеют постоянных рефлекторных дуг. Животное не облизывается и не подбегает к кормушке при звуке колокольчика или зажигании лампочки, оно не проявит при этом и оборонительную реакцию. Но стоит начать безразличные раздражители сопровождать дачей корма или болевым раздражением лапы, как эти сигналы станут вызывать соответствующие реакции. Один и тот же условный рефлекс, например слюноотделительный, можно выработать при раздражении различных рецепторов: на свет лампочки, на звук колокольчика, на прикосновение к коже и т. д.

Методики выработки условных рефлексов у животных. И. П. Павлов изучал деятельность коры больших полушарий по условнорефлекторным реакциям слюнной железы, проток которой выводил наружу. Эта методика получила название *классической павловской слюноотделительной методики*. В качестве условных раздражителей можно использовать самые различные звуковые и световые сигналы, запахи, прикосновения к коже и т. д. Так как вид предметов в лаборатории, вид самого экспериментатора делаются условными раздражителями, то наблюдать за условнорефлекторной деятельностью животных нужно в изолированных звуконепроницаемых камерах.

Важное преимущество этой методики — возможность судить по количеству выделяющейся слюны о степени процессов возбуждения и торможения в соответствующих областях коры больших полушарий. Много выделяется слюны — значит, сильный процесс возбуждения; уменьшается количество слюны — слабее становится возбудительный процесс. Однако широкому применению этой методики препятствуют необходимость предварительной тонкой операции, тщательный послеоперационный уход за животными. Кроме того, собаки во время опытов должны находиться в неподвижном положении в специальном станке в звуконепроницаемой камере, отчего сравнительно быстро засыпают. Слюноотделительная методика применяется преимущественно на собаках в условиях эксперимента.

Двигательно-оборонительная методика, впервые разработанная для исследования на собаках В. М. Бехтеревым и В. П. Прото-

повым, в дальнейшем была использована для изучения высшей нервной деятельности сельскохозяйственных животных. Слюноотделение у них имеет ряд особенностей, которые затрудняют применение слюнной методики. Поэтому для выработки условных рефлексов у лошади и жвачных используют двигательнo-оборонительную методику. Безусловным рефлексом в этом случае является оборонительный рефлекс сгибания конечности на раздражение ее индукционным током. Для нанесения раздражения током в области путового сустава передней конечности выстригают шерсть. Это место увлажняют изотоническим раствором хлористого натрия и на нем укрепляют электроды от вторичной индукционной катушки. Каждое болевое раздражение сопровождается оборонительной реакцией в форме сгибания конечности. Движение конечности записывают на ленте кимографа при помощи пневматической передачи. В качестве условных раздражителей можно использовать различные звуковые, зрительные, обонятельные, кожные раздражители.

Двигательно-пищевую методику используют для изучения высшей нервной деятельности у самых различных животных, начиная с самых мелких (мышей, крыс) и кончая крупными. Эта методика наиболее соответствует естественным условиям жизни животных и легко применима как в экспериментальной обстановке, так и на производстве. Животное находится в помещении, где оно может свободно двигаться. Безусловным раздражителем служит порция корма, которую кладут в кормушку. Многократное сочетание того или иного условного раздражителя (зажигание лампочки, стук метронома и т. д.) с безусловным приводит к тому, что только на стук метронома или зажигание лампочки животное идет к кормушке. Экспериментатор следит за его реакцией.

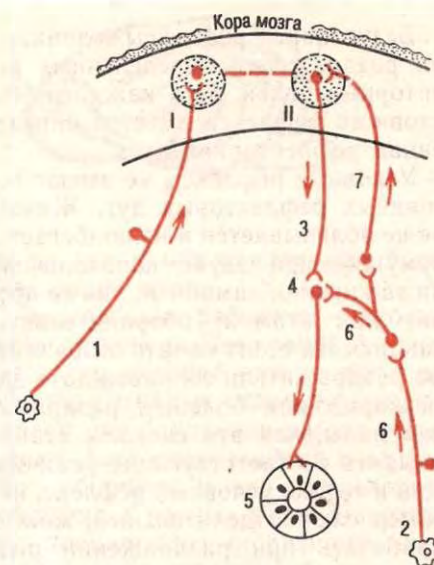
Процесс образования условного рефлекса. При выработке условного рефлекса нужно подействовать сначала условным раздражителем, например, зажечь лампочку, а затем дать корм — безусловный раздражитель. Такое сочетание условного и безусловного раздражителей приходится повторять много раз, прежде чем выработается прочный условный рефлекс и на зажигание лампочки будет выделяться слюна. В самом начале совместного применения условного и безусловного раздражителей у животного проявляется ориентировочная реакция, или, по образному выражению И. П. Павлова, рефлекс «что такое?». Он проявляется в торможении общей дви-

гательной активности, в повороте головы и глаз в сторону нового раздражителя, в настораживании ушей, обонятельных движениях, а также в изменении дыхания и сердечной деятельности. По мере упрочения условного рефлекса эта реакция ослабевает, а затем исчезает. На первой же стадии выработки условного рефлекса ориентировочная реакция играет большую роль, так как способствует повышению активности клеток центральной нервной системы.

После ряда сочетаний условного и безусловного раздражителей возникают первые реакции на условный раздражитель. Но условный рефлекс в это время непрочен. Он появляется не на каждое применение условного раздражителя и носит обобщенный, генерализованный характер, то есть реакцию вызывает не только условный раздражитель, но и похожие на него раздражители, например, не только зажигание, но и мигание лампочки. В дальнейшем по мере повторного применения условного и безусловного раздражителей условный рефлекс становится прочным и специализированным: ответная реакция формируется при каждом применении условного сигнала, а все другие раздражители, даже очень похожие на него, перестают оказывать действие.

Механизм образования условного рефлекса заключается в замыкании временной связи между двумя пунктами коры больших полушарий. При образовании условного рефлекса в коре больших полушарий замыкается нервная связь между двумя возбужденными очагами: центром условного и центром безусловного раздражителей.

При выработке условного рефлекса, например слюноотделительного, на свет лампочки поступают следующим образом: зажигают лампочку, а затем через 10—15 с дают животному корм. Условный раздражитель (свет) вызывает возбуждение в рецепторах сетчатки. По аф-



84 Схема образования условного рефлекса:

I — зрительный центр; *II* — пищевой центр; *1* — афферентные пути; *2* — чувствительные нервные окончания ротовой полости; *3* — нисходящие пути; *4* — центр слюноотделения; *5* — слюнные железы; *6* — центроостремительные нервы; *7* — восходящие нейроны

ферентным путям (рис. 84, *1*) через подкорковые центры оно доходит до зрительного центра коры *I*. Почти одновременно с возбуждением зрительного центра возбуждается и пищевой центр коры *II* под действием пищевого безусловного раздражителя. Возбуждение, возникшее в чувствительных нервных окончаниях ротовой полости *2*, по центроостремительным нервам *6* передается в продолговатый мозг, в центр слюноотделения *4*, а оттуда по центробежным нервам — к слюнным железам *5*. Возбужденные слюнные железы выделяют слюну. Осуществляется безусловный слюноотделительный рефлекс. Возбуждение при этом не только достигает центра слюноотделения в продолговатом мозге, но и поднимается по восходящим нейронам *7* до пищевого центра коры больших полушарий. Раздражение любого рецепторного образования обязательно приводит к возбуждению

определенного пункта коры. Итак, в коре одновременно образуются два возбужденных пункта: зрительный и пищевой. Причем под влиянием безусловного раздражителя (корма) возникает более сильный очаг возбуждения, чем от действия света. Более мощный очаг возбуждения притягивает к себе возбуждение из менее сильного очага.

Если несколько раз повторять почти одновременное действие условного и безусловного раздражителей, то возбуждение из зрительного центра в пищевой будет проходить все лучше и лучше. Известно, что возбуждение, прошедшее несколько раз в определенном направлении, оставляет после себя след в виде повышенной возбудимости. И наконец наступает такой момент, когда действует только условный раздражитель (свет), а у животного выделяется слюна. Выработался условный рефлекс на зажигание лампочки. Теперь возбуждение от рецепторов сетчатки, дойдя до зрительного центра, по проторенным путям бежит к пищевому центру коры, затем по нисходящим путям 3 спускается в центр слюноотделения продолговатого мозга и по центробежным нервам подходит к слюнным железам, которые начинают выделять секрет.

Дуги безусловного и условного рефлексов имеют разное начало: безусловный и условный раздражители действуют на разные рецепторы, центrostремительные пути от которых также различны. Центробежный же путь как условного, так и безусловного рефлексов один и тот же — из центра слюноотделения к слюнным железам. Эта общность центробежного пути обоих рефлексов и служит доказательством, что условный рефлекс может образовываться только на базе безусловного. Характер условного рефлекса зависит от того, на базе какого безусловного рефлекса он выработан. Если звук свистка подкреплять дачей корма, то свисток будет вызывать пищевой

условный рефлекс — слюноотделение. Если же свисток подкреплять болевым раздражением лапы собаки, то будет формироваться оборонительный рефлекс — отдергивание лапы.

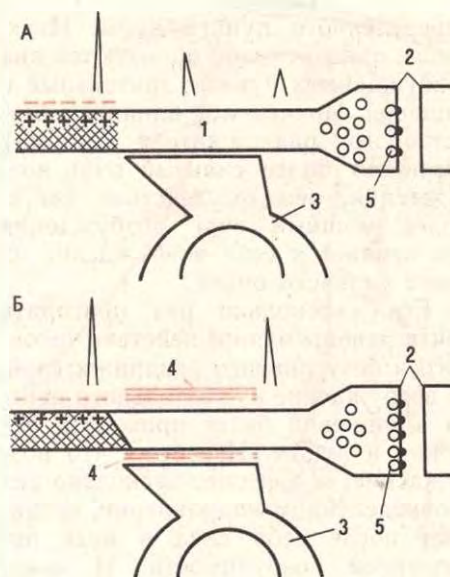
В образовании условных рефлексов большую роль играют также и подкорковые структуры, и в частности ретикулярная формация мозга. В процессе образования условного рефлекса повышение электрической активности в ретикулярной формации среднего и промежуточного мозга наступает раньше и отличается большей интенсивностью, чем в коре. Двустороннее разрушение неспецифических ретикулярных структур на уровне как среднего, так и промежуточного мозга препятствует выработке условных связей. Объяснить эти факты можно следующим образом. Так как ретикулярная формация получает коллатерали всех чувствительных путей, идущих к коре головного мозга, она возбуждается при раздражении любых рецепторов. При возбуждении ретикулярная формация оказывает активизирующее влияние на всю кору больших полушарий. Поддерживая возбужденное состояние клеток коры мозга, сетчатая формация обеспечивает оптимальные условия для замыкания временной связи.

Условная связь между разными участками коры может устанавливаться не только через внутрикортикальные нервные структуры, но и через подкорковые образования. В каждой корковой зоне наряду с афферентными в большом количестве имеются эфферентные пути, по которым осуществляется связь с подкорковыми исполнительными аппаратами. Было высказано предположение, что временная связь может замыкаться в коре между афферентными и эфферентными элементами одной и той же зоны. Таким образом, когда импульсы, вызванные условным раздражителем, поступают по афферентным путям через таламус

и ретикулярную формацию в соответствующую чувствительную зону коры больших полушарий, после переработки они выйдут по временной связи на эфферентные пути, спустятся по ним в подкорковые образования, а оттуда вновь возвратятся в кору уже в корковое представительство безусловного рефлекса. Следовательно, образование условного рефлекса идет по так называемым вертикальным связям: кора — подкорка — кора. При этом не исключаются и горизонтальные непосредственные связи между двумя пунктами коры — центрами условного и безусловного раздражителей.

В основе физиологического механизма процесса замыкания временной связи лежат явления доминанты, проторения и суммации. При выработке условного рефлекса очаг возбуждения в корковом представительстве безусловного рефлекса становится доминантным. Он притягивает нервные импульсы из более слабого очага возбуждения, вызванного условным раздражителем. В корковом центре происходит суммация поступающих импульсов безусловного рефлекса, а это приводит к повышению возбудимости и лабильности в данном пункте коры. При повторении сочетаний условного и безусловного раздражителей повышение возбудимости и лабильности достигает определенного максимального уровня, при котором замыкается связь между обоими очагами возбуждения. Поэтому возбуждение из центра условного рефлекса может беспрепятственно переходить на корковое представительство безусловного рефлекса и вызывать этот рефлекс.

При сочетании условного и безусловного раздражителей происходит длительная деполяризация мембран пресинаптических окончаний и нейроглиальных клеток, окружающих нейроны. Одна из функций глиальных клеток — процесс миелинизации, который стимулируется



85 Схема процесса образования временной связи:

А — «потенциальный синапс»; Б — образование временной связи (превращение «потенциального» синапса в «актуальный»); 1 — пресинаптический участок нервного окончания; 2 — синаптическая щель; 3 — олигодендроцит; 4 — миелиновая оболочка; 5 — медиатор (по А. И. Ройтбаку)

длительной деполяризацией. При этом пресинаптический участок окончания замыкается в отростке глиальной клетки и окружается миелином. В результате создаются благоприятные условия для распространения возбуждения. До синапсов будет доходить более интенсивное возбуждение, оно вызовет выделение большого количества медиатора, достаточного для достижения критического уровня деполяризации постсинаптической мембраны. Это обеспечит передачу возбуждения через синапс. Так, синапс из непроходимого (потенциального) превращается в проходимый (актуальный). По мере увеличения количества слоев в образовавшейся миелиновой оболочке эти связи становятся все более прочными (рис. 85).

Другое объяснение механизма образования временной связи дал П. К. Анохин. Он полагал, что при

сочетании условного и безусловного раздражителей наступают определенные изменения в расположении оснований молекул рибонуклеиновой кислоты и вследствие изменения кода РНК в аксоплазме образуются новые своеобразные белковые молекулы, особо чувствительные к определенным нервным импульсам. Эти молекулы служат «хранителями» образовавшейся связи между двумя возбуждениями.

В создании стойкого состояния постоянной проводимости в образовавшихся временных связях большое значение имеет циркуляция импульсов по кольцевым системам коры. Например, пирамидные клетки пятого слоя от своего нисходящего аксона отдают боковые веточки, которые поднимаются в верхние слои коры и оканчиваются у вставочных нейронов второго и третьего слоев. По этим путям импульсы от пирамидной клетки могут частично возвращаться к вставочным нейронам и через них повторно возбуждать пирамидную клетку. По-видимому, выход импульсов в эти боковые замкнутые круги происходит при достаточной интенсивности возбуждения или при повышенной возбудимости нервных элементов данного пути. Это происходит при сочетании условного раздражителя с безусловным, когда сливаются два потока импульсов.

Установившаяся непрерывная циркуляция возбуждения по такой замкнутой кольцевой системе будет, в свою очередь, поддерживать состояние повышенной возбудимости и тех нейронов, в синапсах которых замыкается временная связь.

Концепция П. К. Анохина (1964) о формировании поведенческих реакций. Согласно этой концепции любая поведенческая реакция начинается с формирования афферентного синтеза (рис. 86). Для его формирования необходимы: 1) условный раздражитель, имеющий сигнальное значение, оптимальной средней силы;

2) обстановочная афферентация — поступление импульсов в кору больших полушарий мозга от соответствующих рецепторов, воспринимающих обстановку, в которой действует условный раздражитель; если обстановка представляет опасность для животного, раздражитель не будет иметь сигнального значения; 3) исходная биологическая мотивация — при выработке, например, пищевых условных рефлексов необходимо возбужденное состояние пищевого центра; 4) кратковременная память на условный раздражитель.

Афферентный синтез осуществляется во всех центрах коры мозга, куда приходят афферентные импульсы. На базе афферентного синтеза принимается решение. У животного это бессознательный акт. При этом ограничивается свобода действий. От структур афферентного синтеза поток нервных импульсов идет, например, при выработке двигательных условных рефлексов к определенным моторным центрам, и в них происходит перераспределение мышечного тонуса, подготовка к двигательному акту.

Затем подготавливается программа действий. Формирование ее идет в двух видах: эфферентной программы системы команд на эффекторы — рабочие органы и акцептора результатов действия — воображаемого результата будущего действия, эффекта, который нужно получить, то есть модели ожидаемого результата.

Реализация эфферентной программы приводит к определенному действию. После совершения действия получают результаты. Они имеют параметры, по которым их можно оценить. Обратная афферентация информирует организм об этих параметрах, то есть о полученном эффекте.

Важнейшее значение имеет последующее сравнение информации, полученной посредством обратной афферентации, с акцептором резуль-



86 Схема целенаправленного поведенческого акта (по П. Анохину, 1968)

татов действия. Оно позволяет организму оценить, достигнут ли ожидаемый эффект. Если он не достигнут, если имеется несогласованность между обратной афферентацией и акцептором результатов действия, то строится новая эфферентная программа. Так продолжается до тех пор, пока цель, поставленная афферентным синтезом, не будет достигнута.

Вместо разомкнутой дуги рефлекса имеется рефлекторное кольцо с обратной связью. Для построения схемы общей структуры поведения здесь использован кибернетический принцип саморегуляции. Сформулировано представление об организме как о саморегулирующейся функциональной системе.

Общие закономерности условно-рефлекторной деятельности. При выработке условного рефлекса условный раздражитель всегда должен несколько предшествовать безусловному. При обратной ситуации условный рефлекс не образуется. Для образования условных рефлексов чрезвычайно важно деятельное состояние больших полушарий. Если экспериментальное животное нахо-

дится в сонливом состоянии, то образование условного рефлекса или очень затягивается, или делается совершенно невозможным.

Большое значение имеет и степень возбудимости центра безусловного раздражителя. Так, если собака сыта, возбудимость центра безусловного пищевого рефлекса понижена и выработать условный пищевой рефлекс у такого животного очень трудно.

Если животное нездорово, в коре головного мозга появляется новый очаг возбуждения, связанный с патологическим процессом, что препятствует образованию условных связей. Кроме того, при заболевании снижается возбудимость клеток коры.

При выработке условных рефлексов имеет значение и сила условного раздражителя. Так, на раздражитель слабой силы условный рефлекс вырабатывается труднее. Наименьшее количество сочетаний требуется для условного раздражителя средней силы. Очень сильный условный раздражитель применять нельзя, так как он вызывает процесс запредельного торможения и условный рефлекс не образуется.

Классификация условных рефлексов. В основу классификации условных рефлексов положено название

тех безусловных рефлексов, на базе которых они выработаны: пищевой, оборонительный, половой и т. д. Условные рефлексы различают по названию анализатора или того органа, где находятся рецепторы, воспринимающие условный сигнал: зрительный, слуховой, обонятельный, вкусовой, кожный, с мочевого пузыря, желудка, кишечника и т. д. Условные рефлексы обозначают по эффектору, с которого они проявляются: двигательные и секреторные. В зависимости от энергии условного раздражителя различают звуковые, световые и температурные условные рефлексы.

Условные рефлексы могут быть *экстероцептивными* (образуются при раздражении внешних рецепторов — кожи, глаза, уха, полостей рта, носа), *интероцептивными* (возникают при раздражении рецепторов внутренних органов, кровеносных сосудов, рецепторов мышц, сухожилий). Рефлексы, начинающиеся с рецепторов мышц, сухожилий, выделяют в самостоятельную группу *проприоцептивных*.

Существуют условные рефлексы *первого порядка* и *высших порядков*. Первые вырабатываются на базе безусловных рефлексов. Рефлексы второго порядка, или вторичные условные рефлексы, образуются при помощи хорошо выработанного условного рефлекса. Так, при сочетании механического раздражения кожи с электрокожным раздражением был выработан двигательно-оборонительный рефлекс первого порядка. При сочетании этого условного рефлекса с бульканьем образовался условный рефлекс второго порядка, а при сочетании тона «до» с бульканьем — условный рефлекс третьего порядка. Условные рефлексы более высокого порядка у собак выработать не удается. У детей может быть выработан условный рефлекс пятого и шестого порядков.

Таким образом, в процессе эволюции нервной системы возникла воз-

можность построения цепных временных связей, когда один условный рефлекс образуется при помощи другого условного рефлекса, то есть при отсутствии непосредственной связи с безусловным раздражителем. Однако первое звено в этой цепи обязательно должно образоваться на базе безусловного рефлекса.

Подражательные условные рефлексы легко вырабатываются у животных, особенно стадных и стайных, как в природе, так и в лаборатории. Например, у одной обезьяны образовался двигательный пищевой условный рефлекс на вид у других обезьян. Если затем какую-либо из обезьян-зрителей помещали в опытную клетку, у нее сразу же возникала соответствующая реакция на условный раздражитель.

У животных могут быть выработаны условные рефлексы на относительные признаки раздражителей — *условные рефлексы на отношение* (больше — меньше, чаще — реже, короче — длиннее и т. д.). Например, кролику показывали одновременно два квадрата, один меньше другого. Если животное хватало зубами кольцо под малым квадратом, в кормушку падал кусочек моркови, а реакция на большой квадрат не подкреплялась. После того как выработался положительный условный рефлекс на малый квадрат, а на большой — дифференцировка, использовали другие пары раздражителей, например малый и очень малый квадрат или большой и очень большой квадрат. В этих случаях реакция проявлялась только на квадрат, меньший по размерам.

Если животное попадает в помещение, в котором оно получало пищу или болевое воздействие, то начинают проявляться пищевые или оборонительные реакции. Этот вид рефлексов получил название *условный рефлекс на обстановку*, или *обстановочный*.

Ситуационные рефлексы возникают в связи с экспериментальной

ситуацией: принятие той или иной позы на определенном месте, отряхивание, лизание лапочки и т. д.

Экстраполяционный рефлекс описан Л. В. Крушинским (1960). Животное улавливает, экстраполирует направление, по которому передвигается пищевой или вредящий объект. Развитие этого рефлекса связано с условиями жизни животного. Например, охотничья собака бежит не по следам петляющего зайца, а выходит ему наперерез.

Биологическое значение условных рефлексов. В процессе эволюции у животных выработался особый механизм, который дает возможность реагировать не только на безусловные раздражители, но и на массу индифферентных (безразличных) раздражителей, совпадающих во времени с безусловными раздражителями. Благодаря этому механизму возникновение индифферентных раздражителей сигнализирует о приближении тех агентов, которые имеют биологическое значение; связи животного с внешним миром расширяются, становятся более совершенными, более тонкими. Животное лучше приспосабливается к разнообразным, очень изменчивым условиям существования (см. гл. «Адаптация»).

Оборонительные условные рефлексы помогают животному заранее подготовиться к защите и избежать грозящей ему опасности. Звуки, издаваемые хищником, его запах, следы лап на земле — все это раздражители, которые вызывают оборонительные рефлексы у животных. Ягненок, который еще не приобрел соответствующих условных связей, не спасается бегством при приближении хищника и гибнет. Взрослая овца при первых признаках появления хищника убегает. Следовательно, условные рефлексы как сигнальные необходимы для жизни животного.

При помощи условных рефлексов происходит передача информации от

одного поколения к другому. Жизненный опыт, всю совокупность приобретенных условнорефлекторных связей старшее поколение передает молодому. Чем богаче опыт родительского поколения, тем будет богаче и опыт молодого поколения благодаря условнорефлекторному механизму. Передача происходит с помощью подражательных рефлексов, имеющих условнорефлекторную природу. Подражательные рефлексы легко вырабатываются у многих видов. Например, канарейки в течение трех с половиной столетий разведения в домашних условиях утратили рефлекс расклеивания стручков. Они не способны разрывать стручки и выбирать оттуда семена. Но, если посадить птенца кенаря к чижам, которые умеют это делать, он будет расклеивать стручки.

У всех классов позвоночных животных (рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих) образуются условные рефлексы по одному принципу, но в формировании временных связей принимают преимущественное участие различные отделы головного мозга. У рыб такими отделами служат средний мозг и мозжечок. У рептилий и птиц замыкательную функцию выполняют полушария головного мозга, в выполнении этой функции значительную роль играет и промежуточный мозг.

ВИДЫ ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ МОЗГА

Нормальная деятельность коры головного мозга осуществляется в результате взаимодействия процессов возбуждения и торможения. Возбуждение ведет к выработке и проявлению условных рефлексов, а торможение — к их подавлению.

Различают два основных вида торможения условных рефлексов: безусловное и условное.

Безусловное торможение. Оно возникает быстро, без предварительной выработки и удерживается срав-

нительно недолго. Безусловное торможение имеет две разновидности: внешнее и запредельное.

Внешнее торможение возникает всегда, когда в коре головного мозга появляется новый очаг возбуждения (табл. XIII). Его возникновение зависит от действия как внешних, так и внутренних раздражителей. Например, у собаки выработан прочный слюноотделительный рефлекс на звонок. Зазвенел звонок, а в это время громко хлопнули дверью. Слюна не потечет. Не проявится прочный условный рефлекс и в том случае, если у животного что-то болит или переполнен мочевой пузырь.

Запредельное торможение образуется при увеличении силы или продолжительности действия раздражителя. Например, если выработать условный слюноотделительный рефлекс на звонок, а затем звонок сделать очень сильным, то слюна отделяться не будет. То же самое произойдет, если звонок средней силы сделать очень продолжительным. Это происходит потому, что нервные клетки имеют предел работоспособности. Когда данный предел превзойден, процесс возбуждения в нервных клетках сменяется процессом торможения. Запредельное торможение — это защитный механизм. У животных с ослабленной нервной системой (кастрированные, старые) оно возникает под действием даже слабых условных раздражителей.

Условное, или внутреннее, торможение. Это особый вид торможения, специфический для нервных клеток коры. Он присущ только коре больших полушарий.

Условное торможение вырабатывается постепенно и сохраняется относительно долго. Оно формируется обычно при систематическом неподкреплении условного раздражителя безусловным. Неподкрепляемый раздражитель вызывает процесс торможения в тех же самых клетках коры, в которых он раньше

вызывал процесс возбуждения. Центр условного раздражителя затормаживается не из другого центра, а торможение возникает внутри этого же центра, поэтому этот вид торможения и называют внутренним.

В зависимости от того, как осуществляется неподкрепление условного раздражителя безусловным, различают четыре вида внутреннего торможения: угасание, дифференцировка, условный тормоз и запаздывание.

Угасание. Если условный раздражитель повторять через короткие промежутки времени несколько раз без сопровождения безусловного раздражителя, то величина условного рефлекса будет все меньше и меньше, и наконец условный рефлекс исчезнет совсем. Теперь действие условного раздражителя в центре условного рефлекса вызывает не процесс возбуждения, как раньше, а процесс торможения.

Если после полного угасания сделать перерыв в применении неподкрепляемого условного раздражителя, то условный рефлекс на этот раздражитель появится снова. Восстановление условного рефлекса произойдет без особого воздействия — не потребуется ни одного подкрепления условного раздражителя безусловным. Очевидно, при угасании условный рефлекс не исчезает, а происходит временное выключение условнорефлекторной связи процессом внутреннего торможения.

Дифференцировка. Если использовать неподкрепляемый раздражитель, близкий по своей природе к условному раздражителю, то он вызовет условный рефлекс почти такой же величины, как и условный раздражитель. Но если данный раздражитель применить несколько раз без подкрепления, то это приведет не к возбуждению, а к торможению. Например, у собаки выработан условный рефлекс слюноотделения на зажигание лампочки. Затем начинают подавать новый раздражи-

тель — мигание лампочки, но пищей его не подкрепляют. После нескольких повторений мигание лампочки перестает вызывать слюноотделение. Мигание лампочки становится тормозным условным раздражителем. Под действием этого раздражителя в коре головного мозга образуется торможение. Следовательно, дифференцировка вырабатывается при повторном подкреплении одного сигнала и неподкреплении другого. Чем ближе по своим свойствам эти раздражители, тем тоньше дифференцировка. В лаборатории И. П. Павлова было установлено, что собаки способны отличить 100 ударов метронома в минуту от 96, отдифференцировать тоны, отличающиеся один от другого на $\frac{1}{8}$, и т. д.

Условный тормоз. Если к раздражителю, при помощи которого выработан положительный условный рефлекс, прибавить еще какой-нибудь агент и эту комбинацию не подкреплять, то она постепенно становится недействительной. Например, у собаки сформирован слюноотделительный условный рефлекс на вид вертящегося предмета (вертушки). Начинают применять вертушку вместе с тоном «до», и эту комбинацию не подкрепляют. Вначале благодаря прочно выработанному рефлексу на вертушку животное дает положительную реакцию. Затем развивается внутреннее торможение и собака начинает отличать положительный раздражитель от неподкрепляемой комбинации. По механизму возникновения условный тормоз принципиально не отличается от дифференцировки. И здесь происходит анализ раздражителей, в какой-то степени сходных и в какой-то степени отличных.

Внутреннее торможение типа условного тормоза вырабатывается лишь в том случае, если прибавочный агент и положительный условный раздражитель сливаются друг с другом во времени. Если дейст-

вие этого агента прекращать раньше чем за 10 с до начала действия положительного условного раздражителя, то на него образуется условный рефлекс второго порядка.

Запаздывание. Когда между началом действия условного раздражителя и подкреплением проходит более или менее значительное время (2—3 мин), то условный рефлекс отодвигается к моменту безусловного подкрепления. В этом случае эффект от действия условного раздражителя состоит из двух фаз: начальной — недействительной и второй — действительной. В недействительную фазу в корковом центре условного раздражителя развивается внутреннее торможение, которое получило название запаздывания. Так, если при выработке слюноотделительного условного рефлекса на звонок подкрепление кормом производить через 3 мин после начала звучания звонка, то слюноотделение будет начинаться тоже через такое же время.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ И ТОРМОЖЕНИЯ В КОРЕ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Иррадиация и концентрация возбуждения и торможения. Распространение процессов возбуждения или торможения из очага их возникновения на другие области коры называют *иррадиацией*. Если эти процессы, достигнув определенной границы распространения, могут вновь возвращаться в исходный пункт, то говорят о *концентрации* возбуждения или торможения.

Примером иррадации процесса возбуждения служит явление генерализации условных рефлексов. В начале выработки условного рефлекса не только условный раздражитель вызывает реакцию, но и другие посторонние раздражители. Происходит это потому, что возбуждение,

вызванное условным раздражителем, иррадирует на значительные области коры и во временную связь с корковым центром безусловного раздражителя вступают многие пункты коры. При дальнейшей выработке условного рефлекса иррадиация возбуждения все больше и больше ограничивается. Возбуждение сосредоточивается, концентрируется в группе клеток условного раздражителя. Этот процесс концентрации возбуждения происходит в результате неподкрепления всех других раздражителей, кроме условного, и развития внутреннего торможения, которое ограничивает возбуждение.

И. П. Павлов обнаружил иррадиацию возбуждения из одного центра коры больших полушарий в другой при анализе сложного поведения животных. У одной из подопытных собак проявлялась сильная агрессивная реакция на всех посторонних людей, входивших во время опыта. Особенно сильно этот рефлекс был выражен на сотрудника, который когда-то ударил эту собаку, чтобы ее усмирить. И вот после замены экспериментатора этим сотрудником условный раздражитель вызвал гораздо более обильное слюноотделение, чем раньше. Это связано с тем, что «агрессивное» возбуждение стремительно иррадировало по коре и усиливало возбуждение пищевого центра.

Движение нервных процессов по коре больших полушарий зависит и от состояния клеток коры, которые встречает на своем пути иррадирующий процесс. Если нейроны находятся в заторможенном состоянии, это препятствует распространению на них процесса возбуждения, и наоборот, если они находятся в состоянии возбуждения, торможение их охватывает труднее. На скорость иррадиации и концентрации нервных процессов оказывают влияние и тип нервной системы, ее индивидуальные особенности.

Положительная и отрицательная индукция корковых процессов. В коре больших полушарий, так же как в низших отделах центральной нервной системы, возможна индукция, то есть взаимодействие торможения и возбуждения. Между ними возникает определенный баланс, вследствие чего проявляется либо положительная, либо отрицательная индукция.

Примером *положительной индукции* может служить следующий опыт. У собаки выработан условный пищевой рефлекс на механическое раздражение кожи передней лапы. Механическое раздражение задней лапы животного сделано тормозным. Если положительный условный раздражитель применять непосредственно после тормозного, наступает резкое увеличение условного рефлекса (слюноотделение возрастает в полтора раза).

Очаг торможения в коре, вызванный раздражением задней лапы, резко повышает возбудимость соседнего участка коры, связанного с раздражением передней лапы.

Примером *отрицательной индукции* может быть внешнее торможение, вызванное ориентировочной реакцией. При любом внезапном действии побочного раздражителя не проявляются даже хорошо выработанные условные рефлексы. В этом случае очаг внезапного возбуждения индуцирует тормозное состояние в других центрах коры, препятствуя осуществлению условнорефлекторной деятельности.

Индукция по своему проявлению противоположна иррадации. Если иррадиация состоит в распространении однозначного процесса, то индукция, наоборот, создает влияние противоположного характера и ограничивает иррадиацию. Она способствует концентрации нервных процессов.

АНАЛИТИКО-СИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Анализ и синтез. В течение своей жизни животное образует многочисленные условные рефлексy на базе безусловных рефлексов и в сочетании с разнообразными условными раздражителями. При этом условные раздражители (сигналы) могут быть либо отдельными элементами окружающей среды, либо представлять сложные комплексы из данных элементов. Эти сигналы обращены к различным органам чувств, они сообщают об изменениях температуры окружающей среды, освещенности, форме, движении и удаленности предметов, звуках различной громкости и т. д. Все указанные раздражения, воспринятые периферическими отделами анализаторов — рецепторами, по центrostремительным нейронам передаются в кору больших полушарий, которая из массы поступающих сигналов способна выделять отдельные элементы, отличать их друг от друга, следовательно, она обладает способностью к анализу. Из всех воспринятых сигналов животное отбирает лишь те, которые имеют непосредственное отношение к той или иной функции организма: к добыванию корма, сохранению целостности организма, размножению и т. д. В ответ на эти раздражения передаются импульсы соответствующим эффекторным органам (двигательным или секреторным).

Анализ и синтез раздражителей в простейшей форме способны осуществлять и периферические отделы анализаторов — рецепторы. Поскольку рецепторы специализированы в восприятии определенных раздражителей, следовательно, ими производится их качественное разделение, то есть анализ определенных сигналов из внешней среды. При сложном строении рецепторного аппарата, например органа слуха, его

структурными элементами могут различаться звуки неодинаковой высоты. Вместе с этим создается и комплексное восприятие звуков, что ведет к их синтезу в одно целое.

Восприятие раздражителей, вызвавшее процессы анализа и синтеза в рецепторном аппарате, обуславливает соответствующие реакции организма, главным образом безусловно-рефлекторные. Анализ и синтез, осуществляющиеся периферическими концами анализаторов, называют *элементарным анализом и синтезом*. Но возбуждение с рецепторов поступает также к центральным корковым концам анализаторов, где происходят более сложные формы анализа и синтеза. Здесь возбуждение в процессе образования условного рефлекса входит в контакт с многочисленными очагами возбуждения в других областях коры, что способствует объединению многочисленных раздражителей в единый комплекс, а также позволяет более тонко различать элементарные раздражители. Анализ и синтез, осуществляемые корковыми концами анализаторов, называют *высшим анализом и синтезом*.

В основе аналитической деятельности коры лежит процесс торможения, ограничивающий иррадиацию возбуждения. В результате анализа воспринимаемых раздражений возможна их дифференциация. Животное может дифференцировать раздражители, не только обращенные к разным анализаторам, но и к одному, если эти раздражители качественно или количественно отличаются один от другого.

В окружающей среде постоянно меняется биологическое значение ее отдельных элементов (раздражителей) и связь этих элементов с другими. В связи с этим в коре головного мозга постоянно меняются соотношения между анализом и синтезом. Оба процесса постоянно взаимосочетаются, и поэтому их рассматривают как единый аналитико-синтетический

процесс, единую аналитико-синтетическую деятельность коры головного мозга.

Синтетическая деятельность коры делает возможным образование условных рефлексов на комплексы раздражителей и условных рефлексов второго и более высоких порядков.

Динамический стереотип. Воздействие окружающей среды на организм обычно осуществляется с помощью комплексов раздражителей, действующих в определенной последовательности. Многократно повторяясь, такие стереотипные комплексы раздражителей вызывают в коре больших полушарий целую мозаику очагов возбуждения и торможения, которые включаются в строго определенном порядке. Следовательно, стереотипное воздействие раздражителей ведет к возникновению системности в работе коры больших полушарий, или, как говорил И. П. Павлов, динамического стереотипа. На одну и ту же систему раздражителей животное отвечает одинаковой, прочно закрепившейся деятельностью. Примером может служить факт, часто вызывающий недоумение у неопытных дрессировщиков служебных собак: после команды, скажем, «сидеть» собака садится, затем самостоятельно ложится и прыгает через барьер туда и обратно. Объясняется это тем, что дрессировщик многократно давал команды именно в такой последовательности, в связи с чем образовался динамический стереотип и первая поданная команда стала служить сигналом для целой серии движений собаки. Другие команды, подаваемые дрессировщиком, не сразу могут нарушить закрепившийся стереотип, и лишь постепенно собака начинает правильно реагировать на отдельные команды в любой последовательности.

Динамический стереотип вырабатывается вследствие синтезирующей деятельности коры и представляет собой нелегкую задачу для нервной системы, но если стереотип устано-

вился, то поддержание его не представляет затруднений для животного, нарушить же стереотип или переделать иногда бывает очень нелегко. Известно, что переучиваться чему-нибудь, то есть ломать установившийся стереотип и создавать новый, значительно труднее, чем учиться заново. Переделка прочного динамического стереотипа в некоторых случаях может оказаться невыполнимой и поведет к расстройству высшей нервной деятельности животного. Поэтому при работе с молодыми животными, при приучении их к определенному режиму содержания и работы очень важно следить за правильным выполнением ими всех предъявляемых требований, так как небрежность в этом отношении в дальнейшем может сильно затруднить практическое использование животных и снизить их хозяйственно полезные качества.

СОН И ГИПНОЗ

Сон. Непрерывная деятельность клеток коры головного мозга ведет к их утомлению и истощению. Сон ограждает корковые клетки от полного истощения и создает условия для восстановления. Сон, или состояние покоя, свойствен для всех живых существ. Это универсальное явление живой природы, его наблюдают не только у высших, но и у низших животных, не имеющих центральной нервной системы, причем последние отдыхают в течение коротких промежутков покоя (как сердечная мышца).

И. П. Павлов, проводя эксперименты с собаками по методу условных рефлексов, обратил внимание на то, что развитие внутреннего торможения ведет к вялости и сонливости подопытных животных. Иногда собаки погружались в сон во время выработки дифференцировки или при частом применении тормозных раздражителей. Таким образом, по И. П. Павлову, сон и торможе-

ние — это один и тот же процесс. В работающих клетках коры головного мозга при предельной степени утомления возникает процесс торможения, прекращающий деятельность данных клеток. Это торможение иррадирует, охватывая всю кору и даже распространяясь на подкорковые центры, в результате чего наступает новое качественное состояние нервных клеток — сон. Во время сна снижается возбудимость органов чувств, урежаются дыхание и пульс, ослабляется работа пищеварительных желез и т. д.

Сон, по И. П. Павлову, не бездеятельное состояние нервных клеток, а процесс, направленный на обеспечение обмена веществ нейронов с целью восстановления их работоспособности во время бодрствования.

И. П. Павлов различал два вида сна: *активный* — внутреннее торможение, разливающееся по коре и спускающееся в подкорковые центры, и *пассивный*, формирующийся при резком уменьшении притока возбуждений, поступающих в большие полушария от рецепторов. В лаборатории ему удалось воспроизвести пассивный сон, ранее наблюдавшийся клиницистами. После того как у собак были разрушены три дистантных рецептора (обонятельный, слуховой и зрительный), они почти все время спали, просыпаясь лишь под влиянием сигналов, поступающих из пустого желудка или переполненного кишечника и мочевого пузыря.

В коре больших полушарий головного мозга постоянно присутствуют очаги возбуждения и торможения. Во время сна раздражения, исходящие из внутренней и внешней среды, могут повышать или понижать активность отдельных очагов. При глубоком разлитом торможении возникающие очаги возбуждения подавляются и сон не прерывается. Отдельные пункты коры сохраняют возбудимость даже во время глубо-

кого сна. И. П. Павлов назвал такие пункты «сторожевыми», так как они дают возможность своевременного и быстрого пробуждения при воздействии жизненно важных раздражителей. Например, пробуждение в определенный час — рефлекс на время, не угасающий во время сна, — объясняется наличием сторожевых пунктов в коре.

Торможение клеток коры головного мозга предохраняет их от разрушения, способствуя восстановлению веществ, расходуемых в деятельном состоянии. Во время сна изменяется электрическая активность головного мозга. Для состояния бодрствования характерна энцефалограмма с преобладанием β -ритма, а при развитии сна начинают преобладать δ -волны (медленные волны), что указывает на торможение.

В развитии сна участвуют также подкорковые образования. При бодрствовании неспецифические возбуждающие влияния ретикулярной формации активируют клетки коры и препятствуют наступлению сна. Если же активирующее влияние снять или подавить, то наступит сон.

Сон возникает также при раздражении электрическим током переднего гипоталамуса, перегородки и определенных ядер таламуса. При этом животное проделывает все ритуалы, характерные для его естественного сна (облизывание, мышечное расслабление, зевота), и затем наступает сон, а на энцефалограмме появляются синхронные, ритмичные, медленные волны. Вся совокупность этих структур получила название синхронизирующей, гипногенной, то есть вызывающей сон, системы.

Согласно концепции П. К. Анохина, торможение в коре, происходящее во время начала развития сна, снимает с гипоталамических центров сна сдерживающее влияние корковых клеток: активность гипоталамических центров увеличивается, распространяется на другие отделы ствола мозга, блокирует на уровне

таламуса восходящие центростремительные импульсы, активирующие кору больших полушарий. От этого тонус коры понижается, что обеспечивает глубокий сон. Начавшийся как активный процесс, сон становится пассивным. Следовательно, смена бодрствования сном, углубление сна осуществляются при сложных взаимоотношениях коры, гипоталамуса и таламо-ретикулярной системы.

Электроэнцефалографическими исследованиями установлены два типа сна. Один из них характеризуется медленными волнами (ν - и δ -волны) электрической активности мозга. Он получил название *медленного*, или *ортодоксального*, сна. При таком сне урежаются дыхание, пульс и т. д. Но 4—5 раз за ночь медленный сон сменяется *быстрым*, или *парадоксальным*, сном. В электроэнцефалограмме появляются быстрые низковольтные волны, как при бодрствовании, но сон не прерывается, а становится более глубоким. При этом сне снижается тонус скелетных мышц, но резко усиливаются вегетативные процессы: пульс и дыхание учащаются, повышается кровяное давление, усиливается гормональная активность. Парадоксальный сон короткий, продолжается у животных всего 3—4 мин. Затем снова наступает медленный (ортодоксальный) сон, длящийся 50—80 мин. При парадоксальном сне создаются условия, способствующие возникновению некритически воспринимаемых ощущений, галлюцинаций, возникают сновидения; при этом у животных наблюдаются подергивание лап, хвоста, движение усов, ушей.

У сельскохозяйственных животных — лошадей, крупного и мелкого рогатого скота, свиней — продолжительность сна в среднем составляет 5—7 ч в сутки. Они спят в сутки 7—8 раз. Лошади могут спать стоя. Летом в табуне большая часть сна у них приходится на жаркие полуден-

ные часы, а зимой в конюшне — на ночные. В одном табуне спит лишь часть лошадей, а остальные бодрствуют. У крупного рогатого скота большая часть сна приходится на ночное время. Во время сна и дремоты изменяются многие вегетативные функции: урежаются пульс, дыхание и пр. У жвачных замедляются движения рубца.

Парадоксальный сон у взрослых животных в процентах от всего сна составляет у собаки 10—15, у свиньи — 8—9, у жвачных — 3—4. У молодняка парадоксальный сон более продолжителен. Например, у 8-дневных ягнят он составляет около 16 %, а у 12-дневных лишь 3,7 % от всего суточного сна.

Гипноз. Экспериментальное изучение сна позволило И. П. Павлову дать физиологическое объяснение явлениям гипноза. В его основе, так же как и сна, лежит иррадиация торможения, но если при глубоком сне торможение разливается почти по всей коре и даже переходит на средний мозг, то в гипнотическом состоянии торможение иррадирует лишь на определенные области коры. В переходном состоянии от сна к бодрствованию И. П. Павлов обнаружил ряд последовательных фаз, которые он назвал гипнотическими; они сходны с фазами процесса парабיוза. В гипнотическом состоянии большая часть коры больших полушарий находится в заторможенном состоянии и раздражители, исходящие от гипнотизера (жесты, слова, прикосновения), вызывают сильное возбуждение лишь в определенных участках коры. Вследствие взаимной индукции заторможенные участки еще более усиливают такое возбуждение, а отрицательная индукция в очаге возбуждения усиливает торможение в остальных участках коры.

Поэтому слово гипнотизера, то есть вызванное им возбуждение, оказывается совершенно изолированным от всех влияний и действует необы-

чайно сильно. Во время гипноза не полностью заторможенная кора находится в парадоксальной фазе и более слабые (по сравнению с непосредственными) словесные раздражители начинают оказывать более сильное действие. Благодаря наличию ультрапарадоксальной фазы гипнотизируемому можно внушить ощущения, диаметрально противоположные реальному (сладкое вместо горького, теплое вместо холодного), необычайные картины и т. д.

Гипноз животных проявляется в виде обездвиживания, замирания при опасности. Он развился в процессе эволюции как приспособительная реакция, «самоохранительный рефлекс» (по И. П. Павлову). Это сходное явление с гипнозом человека.

Таким образом, гипноз — это частичный сон, когда бодрствуют только определенные области коры больших полушарий, остальные же погружены в сон.

ДВЕ СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ДЕЙСТВИТЕЛЬНОСТИ

Высшая нервная деятельность животных протекает при непрерывном влиянии разнообразнейших раздражителей — сигналов из внешней и внутренней среды. Животные анализируют и синтезируют конкретную обстановку и обладают конкретным мышлением. И. П. Павлов указывал, что для животного действительность сигнализируется почти исключительно раздражениями и их следами в больших полушариях, непосредственно приходящими в специальные клетки зрительных, слуховых и других рецепторов организма. Такую деятельность мозга он назвал *первой сигнальной системой действительности*, общей для животных и человека.

Но есть и другая форма деятельности мозга, свойственная только человеку и названная И. П. Павловым *второй сигнальной системой*

действительности. Она основана на словесной сигнализации. Слово является «сигналом сигналов». Чтобы вызвать реакцию у животного, необходим сигнал физического или химического свойства, непосредственно действующий на его рецепторы; у человека таким сигналом может служить, кроме того, и словесное его обозначение, которое для него является таким же условным раздражителем, как и все остальные. У человека появились, развились и чрезвычайно усовершенствовались сигналы второй степени, сигналы первичных сигналов — в виде слов, произносимых, слышимых и видимых.

Таким образом, отличительная особенность высшей нервной деятельности человека состоит в наличии второй сигнальной системы действительности, сложившейся на основе первой. Но первая сигнальная система у человека не перестала существовать. У нас нет специальных рецепторов для слов, они воспринимаются теми же слуховыми клетками, что и все остальные звуки. Так, незнакомый иностранный язык воспринимается так же, как и любой звук, первой сигнальной системой, и лишь после его изучения, то есть когда он превратится в ряд понятных слов, этот язык, воздействуя на те же слуховые клетки, приобретает значение второй сигнальной системы. Следовательно, слово действует не своим звуком, а понятием, которое в него вложено.

Вторая сигнальная система социально детерминирована, это результат взаимоотношений, в которых находится человек с окружающей его общественной средой. Словесная сигнализация, речь, язык развились у людей в процессе общения и коллективного труда. Без общения с другими людьми вторая сигнальная система не формируется. На какой бы высокой ступени развития ни стояло животное, будь то человекообразная обезьяна, слон, лошадь или собака, оно не в состоянии адекватно реаги-

ровать на сложные словесные раздражители. Если прохожий спрашивает дорогу и ему расскажут, как пройти, он, следуя полученному указанию, попадет в нужное место. Животное же сможет найти дорогу лишь в том случае, если получит информацию в виде запаха, жеста, звука и пр., то есть через первую сигнальную систему, но не по словесному описанию.

Вторая сигнальная система человека имеет одну особенность — большую быстроту образования условных связей: иногда достаточно один раз услышать или прочесть о чем-либо, чтобы это запомнилось на долгое время без дополнительного подкрепления.

ТИПЫ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Один и тот же раздражитель или комплекс раздражителей у животных одного вида вызывает однородную реакцию. Однако если присмотреться к каждому животному в отдельности, то окажется, что в их реакции существуют значительные индивидуальные различия. Например, стоящие в конюшне лошади, услышав звяканье замка на ларе с овсом, начинают ржать и беспокоиться. Этот звук стал условным пищевым раздражителем, так как за ним всегда следовало безусловное подкрепление — раздача овса. У лошадей сформировался условный рефлекс на звяканье замка. Если пройти по конюшне, когда отпирают ларь с овсом, и внимательно наблюдать за лошадьми, то окажется, что они не все одинаково реагируют на этот звук. Одни из них беспокойно ходят по деннику или начинают через стенку драться с соседними лошадьми, бьют копытами в дверь, другие настороженно смотрят в ту сторону, откуда должны принести овес, и не обращают внимания на других лошадей, людей, звуки и пр. Часть животных стоит неподвижно, иные отходят от решетки, возвра-

щаются к ней и снова отходят. Это различие в реакции животных определяется свойствами нервной системы животного, или, как говорил И. П. Павлов, типом его высшей нервной деятельности.

Свойства нервных процессов. В коре головного мозга постоянно протекают два процесса: возбуждение и торможение. Вся высшая нервная деятельность животных протекает при взаимодействии этих двух процессов. Но не у всех животных процессы возбуждения и торможения одинаковы. Они отличаются по силе, уравновешенности и подвижности.

Различные соотношения этих свойств нервных процессов обуславливают типологические особенности высшей нервной деятельности.

Сила нервных процессов определяется работоспособностью клеток коры головного мозга, то есть их способностью выносить длительную и напряженную работу. Нервные процессы могут быть *сильными* и *слабыми*. Если во внешней среде возникнут чрезвычайно сильные раздражители, то животное с сильными нервными процессами сможет ответить на них соответствующей деятельностью или, наоборот, затормозить и сгладить влияние такого раздражителя.

Уравновешенность нервных процессов зависит от соотношения сил возбуждательного и тормозного процессов, которые могут быть одинаковыми (уравновешенными) либо один из них заметно преобладает по силе над другим (неуравновешенными). Животные с сильной нервной системой, но с преобладанием процесса возбуждения характеризуются большой возбудимостью, нервные процессы у них явно неуравновешенны.

Подвижность нервных процессов характеризуется скоростью их возникновения и движения, скоростью смены возбуждения торможением и, наоборот, скоростью изменения поведенческой реакции при изменении

внешней среды. Нервные процессы могут быть *подвижными* (лабильными) или *инертными*. Высокая подвижность нервных процессов обеспечивает своевременное приспособление к быстро меняющимся условиям внешней среды.

Свойства нервных процессов зависят от индивидуальных особенностей организации нервных клеток данного животного. Нервные клетки, по И. П. Павлову, располагают различным запасом функционального вещества, которое расходуется клетками при их деятельности (при возбуждении). Сильные нервные клетки обладают значительным запасом функционального вещества, и они способны работать долго и напряженно на высоком уровне. Слабые нервные клетки отличаются низкой работоспособностью, расход вещества происходит уже при небольшом напряжении нервных процессов. Эти клетки скорее достигают предела своей работоспособности и даже могут пострадать при непосильной нагрузке.

Степень подвижности определяет различную способность нервных клеток к переключению с процесса возбуждения на процесс торможения и наоборот.

Подвижность нервных процессов (а следовательно, и в какой-то степени тип нервной деятельности) обуславливается не только организацией и свойствами нервных клеток, но и состоянием тонуса вегетативной нервной системы и соответствующими гуморальными механизмами.

Подвижность, уравновешенность и сила нервных процессов в комплексе определяют типологические особенности нервной системы, которые проявляются в поведенческих реакциях организма, его общем тоне, работоспособности и продуктивности.

Основные типы высшей нервной деятельности. По соотношению силы, уравновешенности и подвижности нервных процессов И. П. Павлов

различал четыре основных типа высшей нервной деятельности: три типа — варианты с сильными нервными процессами, один — со слабыми.

Сильные типы делятся на неуравновешенные и уравновешенные, сильные уравновешенные могут быть с подвижными и инертными нервными процессами. *Слабые* типы характеризуются слабостью как раздражительного, так и тормозного процесса.

Павловская классификация типологических особенностей высшей нервной деятельности совпадает с классификацией темпераментов по Гиппократу (табл. XIV). Возможны различные комбинации трех основных свойств нервных процессов.

Сила нервного процесса определяется выносливостью, пределом работоспособности, а также динамичностью. Основной признак динамичности — легкость, быстрота, с которыми нервная система генерирует возбуждение и торможение (Б. М. Теплов, 1964).

Нервные процессы могут быть уравновешенными не только по силе, но и по подвижности. Сила нервных процессов связана с их реактивностью: чем ниже предел работоспособности нервных клеток, тем больше их чувствительность. Установлены также случаи преобладания как возбуждения, так и торможения.

Ярко выраженные представители четырех типов встречаются сравнительно редко. В основном животные представляют собой различные варианты или переходные стадии от одного типа к другому.

Большое число вариаций дает слабый тип нервной системы. Слабость нервных процессов животных этого типа может существовать в различных градациях. Однако определение нервных свойств этих животных затрудняется их сильной тормозимостью и легко возникающими нарушениями нервной деятельности при различных испытаниях.

И. П. Павлов часто говорил о «природном типе». Первоначальная тонкая структура нервной клетки, какой она сложилась до рождения, с физико-химическими, морфологическими и функциональными свойствами и с их закрепленными особенностями — все это можно включить в понятие «природный тип». Однако после рождения в процессе индивидуального существования животные постоянно приспосабливаются к окружающей среде. Различные факторы влияют на дальнейшее развитие нервной системы, которое к моменту рождения еще далеко не закончено, особенно у высших животных.

Типологические особенности высшей нервной деятельности животных закладываются уже в раннем возрасте, но совершенствование нервных процессов возможно и в дальнейшем. Наиболее лабильна в этом отношении подвижность нервных процессов, которая может значительно улучшаться в процессе обучения. Благодаря пластичности, присущей нервной системе животных, их поведение приобретает новые черты.

Наиболее совершенный из основных типов — *сильный уравновешенный подвижный*, так как животное этого типа может быстро и точно приспособиться к изменениям окружающей среды. Сила нервных процессов позволяет ему адекватно ответить на сильные раздражители, уравновешенность — затормозить действие одних раздражителей и должным образом реагировать на другие, а подвижность обеспечивает быструю реакцию на любые раздражители.

Животные, обладающие *сильными уравновешенными инертными нервными процессами*, могут выдерживать воздействие сильных раздражителей, но им труднее приспосабливаться к быстро меняющимся условиям.

Животные с *сильными неуравновешенными нервными процессами*

(*безудержные*) могут переносить действие сильных раздражителей, но неспособны к тонким дифференцировкам и в ситуациях, требующих внутреннего торможения, сильно возбуждаются, легко доходят до невротического состояния и перестают различать воздействующие на них раздражители, то есть у них расстраивается анализаторная функция коры головного мозга.

Слабый тип отличается слабостью обоих основных нервных процессов. Животные этого типа, так же как и сильного, обладают различными степенями уравновешенности и подвижности, но слабость процесса возбуждения сглаживает значение этих различий. Они проявляют высокую чувствительность, но низкую работоспособность и выносливость, с трудом приспосабливаются к условиям окружающей среды, часто болеют, у них легко развиваются неврозы под влиянием сильных раздражителей.

Первоначальная неуравновешенность у животных безудержного типа может быть в значительной степени сглажена под влиянием соответствующего воспитания и тренировки тормозного процесса. В некоторой мере воспитанием можно усилить и нервные процессы у животных слабого типа, но это удастся лишь в особо благоприятной, неменяющейся, как говорил И. П. Павлов, «оранжерейной» обстановке.

Связь типа высшей нервной деятельности с продуктивностью животных. Типологические особенности нервной системы в большой мере определяют оптимальный режим использования быков-производителей и характер лактации коров. Процесс образования молока, рефлекс молокоотдачи, количество молочного жира у коров в значительной степени зависят от качества нервных процессов. Устойчивый высокий уровень молочной продуктивности характерен для животных с сильными уравновешенными подвижными про-

цессами. Коровы такого типа лучше приспособляются к условиям содержания и кормления, лучше используют корма, и от них получают больше молока по сравнению с коровами, принадлежащими к другим типам. Коровы с неуравновешенными нервными процессами редко обладают устойчивым высоким уровнем лактации.

Для коров со слабыми нервными процессами характерен более низкий уровень лактации, быстрое падение лактационной кривой, иногда кончающееся самозапуском. У них могут значительно изменяться удои и процент молочного жира в течение суток.

У быков слабого типа в новой обстановке долго не проявляются половые рефлексы в связи с сильным внешним торможением, и получить от них сперму трудно. При использовании таких быков их нужно тщательно оберегать от действия факторов, вызывающих внешнее торможение, и повышенной половой нагрузки; следует точно соблюдать время и распорядок получения спермы, так как животные данного типа работоспособны лишь в строго определенных, неменяющихся условиях. Такой тип быков-производителей нежелателен.

Быки с сильной, но неуравновешенной нервной системой предрасположены к срывам и заболеваниям нервной системы в связи с ее перенапряжением. От таких быков можно получать сперму в любых новых для них условиях и в любое время. Они не подвержены сонно-гипнотическому торможению в однообразной обстановке, но у них часто развивается злобность. При неправильном использовании производителей данного типа у них может наступить полное половое истощение. Спермопродукция таких производителей обычно невысокая по качественным показателям и объему.

Быки с сильными уравновешенными и подвижными нервными про-

цессами хорошо и быстро приспособляются к меняющимся условиям внешней среды, но при длительном их использовании в однообразной обстановке или при неправильной технике получения спермы у них развивается сонно-гипнотическое состояние или же они становятся злобными и непослушными.

Быки сильного уравновешенного инертного типа при получении спермы возбуждаются медленнее, но обычно дают эякулят хорошего качества. Такие производители наиболее работоспособны. При правильном кормлении и достаточном мотии их можно использовать с повышенной нагрузкой.

У лошадей также ярко выражена зависимость пользовательных качеств от типа высшей нервной деятельности. Животным сильного уравновешенного и подвижного типа высшей нервной деятельности свойственна работоспособность при всех видах использования. Лошади сильного неуравновешенного (безудержного) типа высшей нервной деятельности проявляют высокую работоспособность на рыси с пониженной силой тяги. Но при повышенной силе тяги они менее работоспособны. Лошади слабого типа высшей нервной деятельности отличаются пониженной работоспособностью.

В свиноводстве наиболее пригодны матки сильного уравновешенного подвижного типа. Они спокойны и меньше реагируют на посторонние раздражители. Такие животные дают наилучшие показатели по крупноплодию, многоплодию и молочности. Их поросята имеют наибольшую массу при отъеме и лучшие приросты.

ЭТОЛОГИЯ — НАУКА О ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ

Термин «этология» происходит от греческого слова «этос» и означает поведение, характер. Поведение —

это совокупность проявлений внешней, преимущественно двигательной активности животного, необходимых для связи организма со средой. Этология как наука о биологических закономерностях поведения значительное развитие получила лишь на рубеже XIX и XX столетий, но наблюдение за поведением животных велось с давних пор.

Одним из родоначальников этологии считают Ч. Дарвина (1809—1882), опубликовавшего труд «Выражение эмоций у животных и человека» (1882), в котором он утверждал, что человек и животные обладают весьма сходными чувствами, инстинктами и эмоциями.

Значительным этапом в науке о поведении было появление в конце прошлого века нового направления — *бихевиоризма* (от английского слова «behavior» — поведение). Основоположник бихевиоризма американский психолог Э. Торндайк (1874—1949) изучал поведение цыплят, кошек, собак, обезьян объективным методом. Животное помещали в ящик, и оно могло выйти из него к пище или на свободу, выучившись открывать дверцу. Торндайк обратил внимание на связь между стимулом и реакцией как основу поведения животных. Его последователи усложнили эти эксперименты, используя лабиринтные методики. Был накоплен большой и интересный материал относительно скорости обучения различных животных, длительности сохранения навыков и т. д. Однако бихевиористы, проводя эксперименты, не обращали внимания на самое главное — на мозговые процессы, возникающие в результате действия стимула, вследствие которых и развивается ответная деятельность организма.

Иной подход к изучению психических явлений связан с направлением, получившим название *гештальтпсихологии*. Один из его основоположников Р. Кёллер (1887—1967) изучал поведение шимпанзе в условиях, в которых они могли научиться применять «орудия» (палки и т. д.), чтобы достать пищу, находившуюся в клетке или подвешенную к потолку. Анализируя опыты, он пришел к выводу, что шимпанзе обладают разумной деятельностью типа человеческой. С точки зрения гештальтистов, психике изначально присуще свойство образовывать образы (гештальты). Но хотя они и критиковали бихевиористов за механицизм, сами также не пытались связать свои представления с конкретными механизмами мозговой деятельности, как это сделал И. П. Павлов.

И. П. Павлов и его последователи изучали физиологические механизмы, лежащие в основе высшей нервной деятельности, — условные рефлексы. Но вместе с тем они признавали огромную важность полного изучения всех нервных реакций организма, лежа-

щих в основе адаптивного поведения животных. Наши знания о врожденных, генетических, безусловных рефлексах (инстинктах) очень малы. Павлов считал, что инстинкты лежат в основе формирования индивидуального приобретенного поведения. Но любой акт поведения является и реакцией на внешние раздражения. Следовательно, все поведенческие реакции формируются при участии генетических факторов и под влиянием внешней среды.

Начиная с конца XIX в. ученые стали исследовать общее поведение животных, как врожденное, так и приобретенное. Первая работа была проведена и опубликована в 1894 г. Л. Морганом, наблюдавшим за поведением своей собаки. Обобщенные результаты своих исследований он опубликовал в книге «Привычка и инстинкт», вышедшей в русском переводе в 1899 г.

В 20—30-х годах XX в. сложилась так называемая *объективистская школа*, которая основное внимание уделяла наблюдению в естественных условиях, вне стен лаборатории. Выдающиеся ее представители — К. Лоренц, Н. Тинберген, К. Фриш изучали инстинктивное поведение животных и его развитие в онто- и филогенезе. Их считают основоположниками этологии.

Существенный вклад в науку о поведении животных вносят советские ученые. Элементарной рассудочной деятельности животных посвящены работы Л. В. Крушинского, поведению птиц — А. Н. Промптова; особенности поведения млекопитающих, обусловленных запаховыми сигналами (феромонами), изучаются под руководством В. Е. Соколова; широко известны работы А. Д. Слонова, исследовавшего поведенческие реакции животных в различных условиях существования; Л. М. Баскин изучает вопросы поведения копытных; проводится много других исследований.

В этологии поведение рассматривается как многообразное взаимодействие животного с окружающей средой. В результате наблюдения за организмом устанавливается в основном внешнее проявление его реакций. Физиология изучает нервные механизмы деятельности мозга, обеспечивающие поведение животных. Этологами, в основном зоологами, собраны многочисленные материалы, характеризующие поведение многих видов животного мира.

Применение в практике животноводства результатов научных исследований поведения сельскохозяйственных животных позволяет значительно повысить их продуктивность

в результате более целесообразного, экономичного содержания, кормления и разведения.

Формы поведения. Поведение включает в себя любой вид активности, проявляемой индивидуумом. Для характеристики поведения Л. В. Крушинский (1960) предложил два понятия: «унитарная реакция» и «биологическая форма поведения». Унитарная реакция — это целостный акт поведения, формирующийся в результате объединения (интеграции) условных и безусловных рефлексов, соотношение которых может иметь некоторые вариации. Данный акт направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон. Унитарная реакция — это элементарная частица поведения. На основе интеграции указанных поведений образуются «биологические формы поведения» животных. Эти многоактные поведения обеспечивают основные биологические потребности организма. Например, для собаки характерно лакать воду и жидкий корм стоя, с опущенным хвостом. Твердую пищу она кусает и жует лежа, придерживая кусок передними лапами и отрывая зубами от него небольшие части.

Виды поведений классифицируют по приспособительному эффекту. Различают поведения: половое, родительское, пищевое, оборонительное, исследовательское, доминирование и т. д.

На различных этапах эволюции можно выделить следующие врожденные адаптивные реакции: таксисы, рефлексы и инстинкты. К приобретенным формам, более изменчивым, относят обучение и мышление.

Таксисы — простейшая форма поведения, определяющая взаимодействие организма со средой у простейших и многоклеточных. На последующих ступенях эволюции роль таксисов резко падает и они заме-

няются другими, более совершенными механизмами адаптации. **Таксисы представляют собой ориентацию** по отношению к некоторым факторам среды. В простейшем случае таксис является ориентацией или движением, в котором адаптация организма есть простой врожденный автоматический ответ на стимул. В других случаях таксис может быть лишь элементом сложного поведения.

Рефлекс — тоже вид адаптивного поведения. Здесь он рассматривается как безусловнорефлекторная реакция, служащая одним из главных видов адаптации в животном мире.

Инстинкт — более высшая форма врожденного поведения, сформировавшаяся на протяжении истории вида. Это наследственные комплексы реакций на определенные воздействия. Инстинктивное поведение, как и все другие формы поведения, имеет определенную направленность — всегда служить целям сохранения и развития организма в условиях, характерных для жизни этого вида животных. У высших животных трудно выделить в поведении врожденные элементы и быть уверенным, что обучение не повлияло на поведение. Например, у кошек ловля мышей считается инстинктивной реакцией, но часто котят, прежде чем научиться ловить мышей, должны увидеть, как это делают взрослые кошки. Чисто безусловнорефлекторным поведенческий акт может быть только в первый раз в жизни, а затем на него наслаивается масса условных рефлексов.

Обучение — процесс, благодаря которому жизненный опыт влияет на поведение каждого индивидуума и который позволяет животному развить новые приспособительные реакции с учетом прошлого опыта, а также видоизменять те реакции, которые оказались неадаптивными.

Существует много видов обучения, варьирующих от простейших модификаций врожденного поведе-

ния до сложнейших процессов, свойственных умственной деятельности человека. Приводим некоторые из них.

Запечатление — импринтинг. Понятие о запечатлении впервые было дано К. Лоренцом (1937). Это явление впервые было описано у птиц, впоследствии его обнаружили у овец, коз, оленей, лошадей и других животных, детеныши которых сразу после рождения способны передвигаться (зрелорождающиеся). У птенцов или детенышей возникает особая «привязанность» к первому движущемуся объекту, который они увидели, и они реагируют на него так, как если бы это была их мать.

Запечатление заключается в установлении характерной связи животного с объектом внешней среды в определенный период его жизни. Эта связь может проявляться в следовании за любым движущимся объектом, в приближении к этому объекту, вступлении с ним в контакт, прикосновении, лизании, подаче звуков низкого тона (звуков довольства), высокого тона (дистресс-реакции). Примером этого может служить поведение только что родившегося ягненка. Если в данный момент удалить его от матери и стать перед ним, а затем пойти, ягненок будет двигаться за человеком.

Объектом запечатления на протяжении последующей жизни могут быть и другие предметы и явления, как-то: особо опасные предметы, тревожные звуки и пр. Импринтинг в корне отличается от условного рефлекса, так как очень быстро запоминается и реакция на запечатленный объект длительно сохраняется, образуется он в определенный «критический» период развития жизни и не угасает (К. Лоренц, 1971). Однако эти отличия не абсолютны. Импринтинг имеет большое значение в формировании поведения животного, при этом быстро и прочно запоминаются важные объекты и

явления. В истолковании механизма явления импринтинга нет единства мнений. Некоторые исследователи причисляют импринтинг к одной из форм ранней памяти (А. Г. Понугаева, 1973), другие относят импринтинг к суммационным рефлексам — самой простой форме обучения, основанной на процессах сенсibilизации (Л. Г. Воронин, 1969).

Одна из наиболее изученных форм поведения — *условный рефлекс*, открытый и разработанный И. П. Павловым. Метод условных рефлексов при изучении поведения животных самый плодотворный и объективный.

Условная реакция — это сложный адаптивный ответ животного на определенный условный раздражитель. Она возникает в том случае, если вслед за условным раздражителем дается безусловный. Условный рефлекс — основная форма обучения.

Некоторыми зарубежными исследователями школы бихевиористов рефлекторная теория И. П. Павлова трактуется по схеме «стимул — реакция», что, по существу, может быть распространено весьма ограниченно на рефлекторную деятельность низшего уровня. Схема «стимул — реакция» не отображает всей сложности структуры даже безусловного рефлекса, не говоря уже о дугах условного рефлекса, где связь между раздражителем и реакцией непостоянна.

Отличие *инструментального условного рефлекса* от так называемого классического условного рефлекса состоит в том, что индифферентный раздражитель, например звонок, подкрепляется пищей не каждый раз, а только в том случае, если животное нажимает на рычаг. Но если однажды эта реакция будет выполнена при включении звонка, а за ней сразу последует подкрепление пищей, то вероятность того, что животное вновь нажмет на рычаг, увеличится. Примером инструментального условного рефлекса

может служить процесс питья воды из автопоилки. Животное нажимает мордой клапан, вода поступает в резервуар поилки, и корова пьет. В данном рефлексе выявляются причинно-следственные отношения, а факт безусловного подкрепления зависит от действия самого животного.

Метод проб и ошибок — усложненный инструментальный рефлекс, при котором задача решается в результате слепого поиска.

Подражание — одна из форм обучения. Случаи подражания у животных наблюдают очень часто. Иногда подражание происходит в виде автоматических реакций, близких к импринтингу — рефлексу следования. При погрузке лошадей в вагоны некоторые из них сопротивляются и не входят в вагон. Но стоит лишь на глазах такой лошади ввести другую, спокойно входящую в вагон, как вслед за ней строптивая лошадь входит значительно спокойнее. Кроме освоения полезных рефлексов, животные путем подражания могут выработать у себя различные дурные привычки.

К видам обучения относится *инсайт* — внезапное осуществление новой реакции без предварительных проб и ошибок. Пример инсайта — использование животными орудий.

Так, шимпанзе ставят ящики один на другой или соединяют две палки, чтобы достать высоко подвешенный банан, и этими приемами пользуются без предварительного обучения. Инсайт можно рассматривать как выражение способности к образному мышлению.

Мышление — высшая форма поведения, доминирующая у человека. У высших животных доказано наличие элементарной рассудочной деятельности. Примером может служить инсайт. Иногда после ряда неудачных попыток и наступившей затем паузы животное внезапно изменяет тактику своего поведения и решает задачу. Следовательно, в мозге

животного произошла оценка ранее предпринятых попыток и внесен корректив в план дальнейших действий.

У высших животных существуют и в эволюционном плане развиваются элементы рассудочной деятельности. Это доказывается решением животными сложных задач.

Рассмотренные формы приобретенного поведения — обучение и мышление — возникают на высших ступенях эволюции. Обучение становится доминирующим у млекопитающих. Поведение их определяется реакциями, врожденными и приобретенными в результате обучения.

Формирование поведения животных. У лошадей, крупного и мелкого рогатого скота и свиней молодняк рождается настолько зрелым, что может следовать за кормящей самкой иногда на довольно большие расстояния. Развитие его в естественных условиях происходит в табуне и стаде, совершающих ежедневно значительные переходы по пастбищам.

Эмбриональное развитие у этих животных протекает таким образом, что новорожденному обеспечена возможность выживания при соответствующих условиях существования. У копытных забота о выживании новорожденных в значительной мере предоставлена самим животным. Однако и то обстоятельство, что новорожденный может самостоятельно ходить, не устраняет необходимости наблюдения за ним, создания условий, адекватных для его нормального развития.

Для организации правильного развития молодняка необходимы знание всех потребностей новорожденных, учет особенностей формирования их поведения, обучения и приобретения ими навыков, необходимых для жизни. Поведение взрослого животного в каждый данный момент, его реакции на те или иные раздражители в значительной мере зависят

от истории формирования его поведения в молодом возрасте.

У самок еще до родов выделяемый гипофизом гормон пролактин вызывает материнскую доминанту — проявление инстинкта материнства, обеспечивающего выращивание и защиту приплода. Самки, находящиеся вне помещения (в табуне, отаре, стаде), перед родами удаляются от стада, выбирают укромное место, где и происходят роды. Если не подготовлено логово или кругом очень шумно, роды могут задержаться. Они обычно проходят в ночное время, когда в помещении тихо и спокойно. Тотчас после родов самки беспокоятся, часто кричат, обнюхивают новорожденных и начинают их облизывать. Облизывание, продолжающееся длительное время, иногда часами, массирует кожу, что способствует нормальному кровообращению. Считают, что в первые часы после родов самки запоминают запах и облик своих детенышей. С первых же часов после родов самки становятся агрессивными по отношению к другим животным и людям. Главная роль в охране детенышей принадлежит матери, причем при защите потомства родители часто проявляют самоотверженность.

В поведении новорожденных уже в первые часы или даже минуты после рождения можно проследить ряд врожденных рефлексов. Пищевой рефлекс у млекопитающих проявляется в виде сосания. Новорожденные тянутся к соскам матери и активно высасывают молозиво. При этом они энергично подталкивают вымя, способствуя выделению молока.

Стимулом появления сосательного рефлекса у телят, жеребят и особенно у ягнят служит затемнение, когда мать станет над детенышем. Это затемнение вызывает реакцию ягненка, он поднимает морду вверх, касается шерсти брюха и находит соски.

Уже через несколько минут после

рождения новорожденные начинают проявлять настороженность, пугливость. И. П. Павлов назвал этот страх первичным, временным рефлексом биологической осторожности. Пугливость и осторожность обычно дольше сохраняются у новорожденных, содержащихся изолированно, чем у содержащихся вместе и усваивающих опыт других животных. Страх может возникнуть и в последующие этапы развития животного при изменении обстановки, появлении новой одежды у пастухов, доярок и пр. И. П. Павлов писал, что при первом знакомстве с новой средой неизбежно ожидать последствий всякого нового раздражения. Формируется оборонительное поведение, которое выражается пассивными и активными оборонительными реакциями, охраняющими животное от вредных факторов.

Пассивная оборонительная реакция у многих животных в первый момент выражается оцепенением, неподвижностью. Животные некоторых видов при сигнале опасности быстро разбегаются, прячутся и затаиваются. Оцепенение и затаивание связано с полным внешним торможением при доминировании пассивных оборонительных реакций (Л. Крушинский, 1943).

При активной оборонительной реакции животные изменяют позу. Например, быки копают ногами землю, режут, выставляют вперед рога и бросаются на подходящего к ним человека или животного. Лошади прижимают уши к голове, оскалывают морду, храпят, взвизгивают, пытаются укусить, лягнуть задними ногами, а иногда ударить и топтать передними конечностями.

Большое значение в поведении животных имеют *ориентировочные реакции*. При вводе в новое помещение, появлении незнакомых людей у животных устанавливается характер стимулов, которые могут привести к проявлению той или иной активности: оборонительной, пище-

вой, половой и т. д. Они осматриваются, прислушиваются к голосам других животных, людей, обнюхивают землю, предметы, принимают к доносящимся запахам, и в соответствии с данными ориентировки определяется то или иное поведение. Ориентировочные реакции особое место занимают в поведении молодых животных, у которых чаще, чем у взрослых, ориентировка сопровождается «любопытностью», рефлексом «что такое?». *Исследовательская активность* молодняка часто ведет к выработке новых навыков, которые затем осваиваются и взрослыми. Следовательно, элементы исследовательской активности прогрессивны и могут вести к совершенствованию поведения данной популяции животных.

Всем животным, особенно в молодом возрасте, свойственны игры — проявление игрового инстинкта. Проявление этого инстинкта важно для животных: давая выход избыточной энергии, игры служат тренировкой организма и развития тех форм поведения, которыми животное еще не обладает. Во время игры можно наблюдать и вспрыгивание молодых животных друг на друга. Это тоже является тренировкой к будущему маунтингу — вспрыгиванию самца на самку во время спаривания. Строение тела копытных, их «жесткость» конструкции ограничивают разнообразие движений.

В связи с этим у лошадей, коров, овец, свиней и других копытных животных невозможно обхватывание тела самки (обнимательный рефлекс) и сразу происходит вспрыгивание (маунтинг).

В формировании поведения особую роль играет подражание одного животного другому. Подражая движениям матери, других животных, молодое животное обучается кормиться, передвигаться, осматриваться и т. д. Подрастая, животные совершенствуют свои приемы добы-

вания корма и другие необходимые для жизни действия.

Копытные животные, в том числе и сельскохозяйственные, в естественных условиях живут определенными группами. Поведение животных в больших группах определяется *законом стадной иерархии*, согласно которому каждое из них занимает свое ранговое место в группе. Такая организация помогала диким предкам животных выжить в борьбе за существование. Хотя условия существования современных домашних животных значительно изменились, все поведение скота, лошадей, свиней и овец при групповом содержании также определяется законами стада; всегда устанавливается иерархия — порядок подчинения нижестоящих особей вышестоящим по строго определенным ступеням (иерархическая лестница).

При формировании стад и табунов лидирующих животных сначала может быть несколько, но потом из них выделяется вожак, причем установление субординации происходит в ранговых боях. Ранг животного зависит от его силы, размеров, возраста.

Но во многих случаях, особенно у диких животных, лидером (вожаком) становится особь с большим житейским опытом. Знание закона стадной иерархии позволяет наиболее рационально формировать стада животных, производить перегруппировки.

Типы высшей нервной деятельности и поведение животных. Тип нервной деятельности И. П. Павлов рассматривал как наследственную основу нервной деятельности — генотип, совокупность черт типа и изменений, обусловленных внешней средой, — фенотип. Животным каждого типа нервной деятельности свойственны различные черты поведения, обусловленные воспитанием в онтогенезе, условиями, в которых формируется деятельность организма.

Опыты по изолированному воспитанию щенков показали, что пассивные и активные оборонительные реакции, двигательная активность, злобность и другие показатели поведения могут сочетаться с различными типами нервной деятельности.

Различное воспитание не влияет на основные свойства нервных процессов: силу, уравновешенность и подвижность, но при изолированном воспитании чаще и интенсивнее проявляется пассивное оборонительное поведение, а активное оборонительное — реже.

Пассивное оборонительное поведение встречается у животных с сильными и слабыми нервными процессами, но слабость нервной системы служит фоном, более благоприятным для образования пассивного оборонительного поведения, которое усиливается изолированным воспитанием.

Свойства нервной системы не предопределяют никаких форм поведения, но составляют почву, на которой одни формы поведения складываются легче, другие — труднее.

Но в конфликтной ситуации и в экстремальных условиях животные разных типов неодинаково реагируют на обстановку, отвечая реакцией, свойственной качествам их нервной системы.

Применение учения И. П. Павлова и этологии в животноводстве. Условные рефлексы у животных приобретают практическое значение с первого дня жизни. Например, у поросят вырабатывают условные рефлексы на сосание одного определенного соска свиноматки. Это вызвано тем, что молочная продуктивность разных сосков у свиньи бывает неодинакова, поэтому для успешного выращивания поросят слабым целесообразно подсаживать к более молочным — передним, а более сильным — к задним соскам; таким образом вырабатывают условный ре-

флекс на сосание определенного соска. Этот рефлекс формируется очень быстро.

При помощи условных рефлексов можно облегчать процесс выращивания поросят-сосунов и отъемышей. Например, у поросят вырабатывают пищевой рефлекс на условный раздражитель — звук вентилятора. Для выработки и закрепления этого условного рефлекса достаточно одних суток. На звук вентилятора поросята встают, подбегают к дверце станка, поднимают визг, стремясь выйти и бежать к свиноматке. Кормление по сигналу проходит быстро и организованно. Опытные чабаны, учитывая способность коз быстро вырабатывать различные условные рефлексы, держат их в отарах овец в качестве вожakov. У коз вырабатывают условные рефлексы на специальные словесные (звуковые) команды, в соответствии с которыми козы-вожаки изменяют направление своего движения при пастьбе, а овцы, обладающие близорукостью и пониженным слухом, но хорошо выраженным стадным инстинктом, следуют за ними. В результате вся отара движется в нужную сторону. Чабаны используют и другую поведенческую особенность овец, заключающуюся в том, что овцы ночью не покидают заслеженную территорию. Чтобы ночью овцы не разбрелись и не ушли, вечером отару несколько раз прогоняют по периметру пастбищного участка. В результате образуется заслеженная территория, за границы которой при ночной пастьбе овцы не заходят.

В коневодстве все производственные процессы: уход за лошадьми, тренинг и использование их в работе — построены на выработке многочисленных и многообразных условных рефлексов. Например, учитывая легкость образования двигательных условных рефлексов у лошадей на звуковые раздражители, табунщики для управления табуном

на пастбище применяют словесные приказания и свистки. Выгон лошадей на пастбище и пригон их обратно сопровождаются свистком. Подгон уходящих из табуна лошадей связывается с другим сигналом. Условные рефлексy на различные звуковые сигналы вырабатываются очень быстро и облегчают труд табунщика.

Более сложный метод обучения животных в целях управления их поведением — дрессировка — выработка новых целеустремленных навыков. При дрессировке животное систематически тренируют, поощряя требуемые двигательные реакции и снижая нежелательные. В результате у животных в ответ на определенные сигналы образуются прочные двигательные акты, достигающие большой сложности. Дрессированные лошади выполняют многие сложные требования человека при хозяйственных работах и при классических видах конного спорта: преодоление препятствий (конкур), троеборье и выездка (высшая школа верховой езды).

Большое влияние на поведение животных оказывает плотность их размещения. При содержании на пастбище между животными обычно мало столкновений, так как животные низшего ранга могут свободно уступать дорогу другим, более агрессивным. Однако в помещении, особенно при беспривязно-блочном содержании, при большом числе животных таких условий нет.

Столкновения и драки свойственны всем видам животных. От драк страдают не только дерущиеся, но и все окружающие их животные в результате сильного возбуждения. Драчливость зависит от состояния нервной системы: чем более у животного преобладает процесс возбуждения над процессом торможения, тем быстрее оно приходит в ярость под действием внешних раздражителей. Агрессивное поведение животных по отношению друг к другу наносит

большой ущерб производству животноводческой продукции. Лучший способ устранения агрессии — содержание животных весь период их использования в неизменных группах и стадах.

Ориентация на экономичность при постройке комплекса без учета физиологических потребностей животных неблагоприятна для нормального их существования. Например, недостаточное количество кормомест для коров, малые боксы, в которых крупные животные с трудом помещаются, ведут к нарушению физиологической ритмики, ухудшению состояния и к понижению продуктивности животных. Возникает перенапряжение нервной системы, о чем свидетельствует возрастание агрессивности у коров, пробывших в комплексе два-три года.

Для правильного функционирования всех своих систем организм должен получать достаточно отдыха. Необходимо, чтобы животные могли свободно встать, лечь, повернуться, протянуть ноги и пр.

Интенсивное ведение промышленного животноводства значительно увеличивает физиологическую нагрузку на организм животных, и в первую очередь на их нервную систему. В условиях крупных механизированных ферм концентрация большого поголовья, изменение формы и составных частей рациона, принудительное изменение суточной ритмики поведения, высокий уровень шумов — все это требует максимального напряжения всех физиологических систем организма. Некоторые животные, и в первую очередь слабого типа высшей нервной деятельности, не выдерживают такой нагрузки, продуктивность их становится низкой, содержание невыгодным.

Лишь животные сильного типа нервной системы могут приспособиться к жестким условиям содержания.

Для промышленного животноводства важно проведение отбора животных, имеющих высокую скорость адаптации к новым условиям, устойчивость к заболеваниям и мало подверженных стрессовым состояниям. Такой отбор является основой профилактической ветеринарии.

Контрольные вопросы

1. Понятие о высшей нервной деятельности и методы ее изучения.

2. Условные рефлексы, их классификация, методики выработки у животных, механизм образования. Биологическое значение условных рефлексов.
3. Виды торможения в коре мозга.
4. Взаимоотношение возбуждения и торможения в коре больших полушарий.
5. Аналитико-синтетическая деятельность коры головного мозга.
6. Сон и гипноз.
7. Две сигнальные системы действительности.
8. Типы высшей нервной деятельности и их связь с продуктивностью животных.
9. Поведение животных и его формы.

Глава 14

ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

На животное постоянно влияют множество раздражителей: свет различной силы и спектра, всевозможные звуки, запахи, колебания температуры, давления, прикосновения.

Ощущения возникают в результате воздействия внешнего мира на органы чувств, имеющих свои особенности, субъективные качества. Но ощущения — это лишь первичные источники познания окружающей действительности. Воспринимающая способность органов чувств ограничена, и информация, доставляемая ими, проверяется и дополняется опытом, накапливаемым в процессе жизни.

Чем совершеннее анализатор, тем полнее и объективнее будут познаваться явления внешнего мира. Органы чувств многих животных способны более совершенно, чем у человека, воспринимать информацию из окружающей среды.

Разнообразнейшие воздействия внешнего мира воспринимаются органами чувств, благодаря которым и осуществляется связь организма с окружающей его средой. Но органы чувств дают информацию не только о внешнем мире, но и о состоянии мышц, суставов, внутренних органов, о положении тела в пространстве.

ОБЩИЕ СВОЙСТВА АНАЛИЗАТОРОВ

И. П. Павлов предложил название «орган чувства» заменить термином «анализатор», так как укоренившиеся понятия: глаз — орган зрения, ухо — орган слуха и прочие — не соответствуют действительности. Ведь глаз или ухо — это лишь воспринимающая, или рецепторная, часть, кроме которой существует еще проводящая часть (центростремительный нервный путь), передающая информацию от рецепторов в

кору больших полушарий головного мозга, где и происходит переработка нервных сигналов в ощущения зрительные, слуховые, обонятельные и пр. Таким образом, каждый анализатор представляет собой систему, состоящую из трех звеньев: рецепторного, или периферического, отдела, проводящего и центрального, или коркового, отделов.

Механизм возникновения возбуждения рецепторов следующий. Внешний фактор, действуя на рецептор, вызывает деполяризацию его поверхностной мембраны — рецепторный, или генераторный, потенциал. Рецепторный потенциал зависит от силы раздражителя, способен суммироваться при влиянии быстро действующих друг за другом раздражений. Наличие рецепторного потенциала составляет сущность начальной стадии возбуждения (см. гл. «Физиология возбудимых тканей»).

Развитие анализаторов тесно связано с образом жизни животных. Так, губки, неподвижно прикрепленные на одном месте, имеют лишь контактные рецепторы, действующие только при непосредственном соприкосновении с раздражителем. Животные, свободно плавающие в воде, обладают и дистантными анализаторами, воспринимающими удаленные раздражители: свет, звук, запах. Водная среда не препятствует развитию обонятельного аппарата. На-

пример, у акул сильно развиты обонятельные доли переднего мозга. Некоторые рыбы способны обнаруживать стомиллиардную часть грамма пахучего вещества в 1 л воды.

У животных, ведущих наземный образ жизни, дистантные анализаторы достигают большого совершенства. Информация, воспринимаемая издали, позволяет лучше приспособиться к постоянно меняющимся условиям среды, получить сигналы о наличии воды или корма, приближении врага и пр.

По своему морфологическому строению и функциональной организации рецепторы делят на первично чувствующие (первичные) и вторично чувствующие (вторичные).

В первичных рецепторах восприятие и трансформация энергии раздражителя в энергию возбуждения происходит в самом чувствительном (сенсорном) нейроне. К первично чувствующим рецепторам относят обонятельные, тактильные и проприорецепторы.

Во вторичных рецепторах между раздражителем и чувствительным нейроном расположены высокоспециализированные рецепторные клетки, то есть сенсорный нейрон возбуждается не непосредственно, а через рецепторную клетку. К вторично чувствующим рецепторам принадлежат рецепторы вкуса, зрения, слуха, вестибулярного аппарата.

В первичных рецепторах под действием раздражителя изменяется проницаемость мембраны для ионов натрия и возникает местный процесс начальной деполяризации — образуется рецепторный, или генераторный, потенциал. Если генераторный потенциал достигает определенного порогового уровня, то в афферентном нервном волокне, являющемся продолжением первичного рецептора, образуются распространяющиеся потенциалы действия.

Во вторичных рецепторах процессы трансформации осуществляются в рецепторной клетке, где и

возникает рецепторный потенциал (РП). Под влиянием РП из рецепторной клетки выделяются кванты медиатора, которые действуют на нервные окончания чувствительного нейрона и вызывают в них локальные электрические ответы — постсинаптический потенциал, названный генераторным потенциалом (ГП). Если последний оказывает деполяризационное воздействие на отходящее нервное волокно, в нем образуются импульсы возбуждения. Во вторичных рецепторах локальная деполяризация возникает дважды: в рецепторной клетке и в сенсорном нейроне.

Общие свойства анализаторов: чувствительность, специфичность, способность к ответу на делящееся раздражение, сенсibilизация, воспроизведение последовательных образов, адаптация.

Важнейшее свойство рецепторов — их чрезвычайная *чувствительность*, то есть очень низкий порог раздражения, определяемый минимальной энергией, необходимой для возникновения ощущения. Однако этот порог будет низким не для всех раздражителей, а только для адекватных, соответствующих данному рецептору. Например, глаз человека, находящегося в темноте, может воспринять очень слабый свет.

Рецепторы глаза могут реагировать и на другие, неадекватные раздражители. Применяя неадекватный для глаза раздражитель, например электрический ток или удар, можно вызвать ощущение света. Но в данном случае для получения эффекта берется значительно более сильное воздействие, а полученный эффект будет весьма слабым, так как не возникнет какой-либо зрительный образ в цвете и перспективе, а только, как говорится, «искры из глаз посыплются». Следовательно, второе свойство рецепторов, непосредственно связанное с первым, — их *специфичность*, избирательность, дифференцированный ответ на энергию определенного вида. И еще одно важ-

ное свойство есть у рецепторов — это их *способность к ответу на длящееся раздражение*. Нервное волокно отвечает на раздражение лишь однократным возбуждением, а рецептор посылает сигналы до прекращения действия раздражителя. Это свойство информирует о длительности воздействия на анализатор, о том, что данный раздражитель все еще воздействует на организм.

К общим свойствам анализаторов относится также *сенсibilизация* — повышение возбудимости под влиянием многократных раздражителей.

Последовательные образы — это явления, образующиеся в анализаторе вслед за прекращением действия раздражителей. Например, после того как оркестр перестал играть, звуки слышны еще некоторое время.

Восприятие определенного вида энергии свойственно не только рецепторной части анализатора, но и мозговой. При операциях на мозге под местным наркозом подводили электрический ток к его различным областям. Если раздражение наносили на затылочную долю коры, то испытуемый видел мелькающие пятна света, при раздражении височной доли он слышал короткие монотонные звуки.

Ощущения, возникающие в ответ на действие раздражителя, имеют четыре свойства: качество, интенсивность, протяженность и длительность. Например, свет красный — это его качество. Но красный свет может различаться по интенсивности. Протяженность — объем ощущения будет неодинаковым, если смотреть на освещенный кружок величиной с копеечную монету или на круг, диаметр которого едва умещается на большом киноэкране. Если в горячую воду опустить палец, то ощущение ожога будет меньше, чем при опускании всей руки, то есть протяженность ощущения в обоих последних случаях будет больше. Вспышка света, корот-

кий звук, укол вызовут кратковременное ощущение; солнце на безоблачном небе, непрерывный ветер, долгий звук повлекут за собой длительное ощущение.

Качество ощущения связано с родом физического стимула. Электромагнитные волны в зависимости от их длины вызывают ощущение того или иного цвета, механические колебания в диапазоне от 20 до 20 000 в секунду воспринимаются человеком как тон той или иной высоты. Интенсивность ощущения зависит от энергетической величины раздражителя. Протяженность и длительность ощущения зависят от пространственной величины раздражителя и его длительности. Однако бывают исключения. Например, белый квадрат на черном фоне кажется больше, чем черный на белом фоне, — это так называемые обманы зрения.

Раздражения неодинаковой силы вызывают и разной силы ощущения. Величина, на которую необходимо изменить силу раздражения, чтобы вызвать заметное увеличение ощущения, связана с первоначальной силой раздражителя (закон Вебера — Фехнера), то есть прирост должен составлять определенную долю раздражителя. Например, если на кожу руки давит груз массой 100 г, то для усиления ощущения веса давления нужно прибавить гирю массой 3 г, а если на кожу давит груз в 200 г, то для ощущения увеличения груза надо добавить 6 г.

Важное свойство анализаторов — *адаптация* — привыкание (приспособление) к определенным раздражителям. Адаптация может быть положительной в том случае, когда привыкание понижает порог раздражения для данного анализатора. Например, при переходе из света в темноту световая чувствительность повышается, то есть порог раздражения понижается. При отрицательной адаптации, наоборот, порог увеличивается, а чувствительность рецептора понижается. На-

пример, посетитель зоопарка, подойдя к клеткам с хищниками, ощущает резкий, неприятный запах; постояв некоторое время у клетки, он уже не так сильно чувствует его, а служитель, ежедневно убирающий клетки, может совсем не ощущать этот запах.

КОЖНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Кожа представляет собой чувствующую поверхность, посредством которой животное контактирует с внешней средой, ощущая температурные, тактильные и болевые раздражения. Роль кожи как органа чувств у животных обычно недооценивается, так как у человека по сравнению с другими анализаторами она занимает второстепенное место, и лишь у слепых, и особенно у слепоглохонемых, кожное осязание развивается чрезвычайно сильно. Однако иногда и у зрячих встречается необыкновенное развитие этого анализатора.

В коже находится ряд рецепторов, воспринимающих различные раздражения. Различают четыре типа кожной чувствительности: тепловую, холодовую, тактильную (подразделяющуюся на чувство прикосновения и чувство давления) и болевую. Осязанием называют весь комплекс ощущений, возникающих при соприкосновении кожи с различными телами.

Восприятие различных кожных ощущений осуществляется разными проводящими путями. Нервные волокна рецепторных клеток, воспринимающих прикосновение и давление, идут по дорсальным столбам спинного мозга без перерыва до продолговатого мозга, откуда второй нейрон проходит к зрительным буграм. Нервные волокна рецепторов, связанных с болевой и температурной чувствительностью, входят в серое вещество задних рогов спинного мозга. Здесь начинаются вторые нейроны, аксоны которых переходят че-

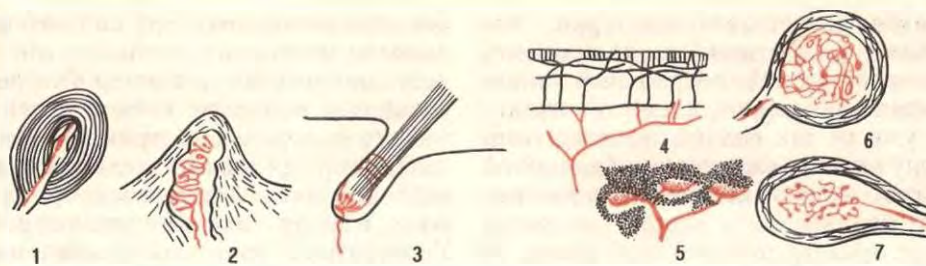
рез переднюю комиссуру на противоположную сторону спинного мозга, вступают в белое вещество боковых столбов и в составе спинно-таламического латерального тракта идут к таламусу, где лежат тела третьих нейронов, аксоны которых направляются в кору больших полушарий. У животных корковый конец кожного анализатора совпадает с двигательной областью.

Распределение различных рецепторов в коже неравномерно. Так, на 1 см² кожи приходится 12—13 холодовых точек и лишь 1—2 тепловых. На чувствительность кожного анализатора влияют температура кожи и состояние кровообращения в ней.

Тактильная чувствительность. Механорецепция обеспечивается четырьмя видами рецепторов: нервными сплетениями, осязательными тельцами Мейсснера, дисками Меркеля и тельцами Пачини (рис. 87).

Прикосновение к волосам кожи вызывает раздражение нервных сплетений вокруг волосяных луковиц, причем волос служит рычагом, усиливающим раздражение рецептора. У животных имеются специальные осязательные волоски — вибриссы, очень упругие и толстые. Обычно они расположены на морде, а у лазающих животных — на брюхе. У лошадей и коров вибриссы — это длинные, торчащие волосы на морде, а у кошек, собак и у прочих хищников их называют усами.

Осязательные тельца Мейсснера имеют овальную форму и покрыты оболочкой из плоских клеток. К тельцу подходит нервное волокно, образующее внутри него большое число волоконцев. Диски Меркеля в большом числе имеются на губах. Тельца Пачини овальной формы, но они значительно крупнее мейснеровых, и, кроме нервного волокна, в каждое из них входит артерия. Эти тельца воспринимают самую незначительную деформацию кожи при соприкосновении с различными предметами и почвой.



87 Рецепторы кожи:

1 — тельца Пачини и 2 — тельца Мейснера; 3 — нервное сплетение вокруг волосяной луковицы; 4 — свободные нервные окончания; 5 — тельца Меркеля; 6 — колба Краузе; 7 — тельца Фатера — Пачини

Механизм тактильной рецепции можно представить следующим образом: механический стимул (давление) ведет к деформации свободного нервного окончания и других видов механорецепторов, сопровождающейся растяжением поверхностной мембраны и увеличением ее проницаемости для ряда ионов (Na^+ , K^+ , Cl^- и др.). В результате образуются ионные токи и возникают потенциалы действия, передаваемые к нервным центрам.

Тактильный раздражитель вызывает ощущение прикосновения или давления лишь в том случае, если он деформирует поверхность кожи. Различные участки кожи обладают неодинаковой тактильной чувствительностью, так как рецепторы этого вида распределены неравномерно. Чувствительность кожи к тактильным раздражителям не всегда одинакова, она увеличивается при нагревании и уменьшается при охлаждении.

При тактильных раздражениях воспринимается не только прикосновение или давление, но также и место воздействия раздражителя. Способность к локализации тактильных раздражений определяют особым циркулем с тупыми концами. Ощущение двух прикосновений можно получить в том случае, когда ножки циркуля раздвинуты на опре-

деленное расстояние, причем это расстояние неодинаково на различных частях тела. Выше всего чувствительность на кончике языка, где раздельно воспринимаются точки, находящиеся на расстоянии 1,1 мм одна от другой, и наименьшая чувствительность на спине, где для ощущения двух раздельных касаний ножки циркуля нужно развести на 65—70 мм.

Тактильные рецепторы могут быстро адаптироваться, поэтому ощущается только изменение давления, а не само давление. Наиболее быстро адаптируются рецепторы, расположенные у корней волос, и тельца Пачини.

Температурная рецепция. Информация о температуре окружающей среды воспринимается двумя видами терморецепторов. Для восприятия холодовых раздражений в коже имеются особые тельца — колбы Краузе, а для восприятия тепловых раздражений — сосочковые кисти Руффини. Однако существует и другое мнение, что отдельных рецепторов кожи для ощущения тепла и холода не существует. Различия температурных ощущений обусловлены различной глубиной залегания в толще кожи единых температурных рецепторов. Холодовые рецепторы находятся ближе к поверхности.

На интенсивность ощущения тепла или холода влияет величина раздражаемого участка. Эффект температурного раздражителя тем сильнее, чем больше раздражаемый участок кожи.

Рецепторы кожи обладают способностью к адаптации. При раздражителях небольшой силы тактильные рецепторы адаптируются чрезвычайно быстро и ощущение легкого прикосновения или надавливания исчезает. Адаптацию к теплу и холоду можно проследить в простом опыте: в три сосуда наливают воду с температурой 15 °, 30 и 45 °С. Одну руку опускают в воду с температурой 15 °С, а другую — в воду с температурой 45 °С. Подержав руки некоторое время в разных сосудах, погружают их одновременно в один, содержащий воду, нагретую до 30 °С. При этом одной рукой вода ощущается как горячая, а другой — как холодная. Этот опыт показывает, что на температурные ощущения влияет не только температура сама по себе, но и адаптация к ней.

Болевая рецепция. Болевое ощущение имеет большое биологическое и клиническое значение. Животные стремятся избегать раздражений, приносящих боль, и тем самым охраняют себя от повреждений. К болевым раздражениям наиболее чувствительны кожа и слизистые оболочки рта, носа, глаз, половых органов. Рецепторы, воспринимающие болевые раздражения, представляют собой свободные нервные окончания. Порог их возбуждения довольно высок, ощущение боли возникает лишь при значительно большей интенсивности раздражения.

Свободные, неинкапсулированные нервные окончания, воспринимающие болевые раздражения, находятся в поверхностных и глубоких слоях кожи и в определенных внутренних органах, таких как надкостница, стенки артериальных сосудов, перикард и т. д.

Болевые импульсы передаются по волокнам групп А и С. Волокна группы А, ответственные за передачу боли, проводят возбуждение со скоростью около 20 м/с, а болевые

волокна группы С передают импульсы со скоростью 0,6—2 м/с. Соответственно разной скорости проведения нервных импульсов в волокнах групп А и С возникает двойное ощущение боли (феномен двойной боли): вначале четкая по локализации и короткая, а затем более длительная, разлитая и сильная (жгучая).

Боль может появиться при действии самых разных факторов (температурных, механических, химических, электрических). Она ощущается и при воздействии на другие рецепторы, если раздражители чрезмерно сильны, например, боль в ушах при очень громких звуках, боль в глазах при чрезмерно ярком свете и т. д.

При заболевании внутренних органов ощущение боли может локализоваться не в самом пораженном органе, а в другой части тела, например на поверхности кожи. Такие боли называют отраженными. Боль — это результат центральных суммационных процессов, возникающих при интенсивных раздражениях рецепторов.

Возбудителями болевых ощущений могут быть химические реагенты, образующиеся в самом организме при нарушении тканевого обмена. К таким веществам относят гистамин, ацетилхолин, серотонин, ионы калия и др.

Центральные процессы играют исключительную роль в восприятии болевых раздражений. Кора больших полушарий влияет на интенсивность восприятия болевых ощущений. В результате длительного раздражения рецепторов, воспринимающих боль, может наступить их адаптация.

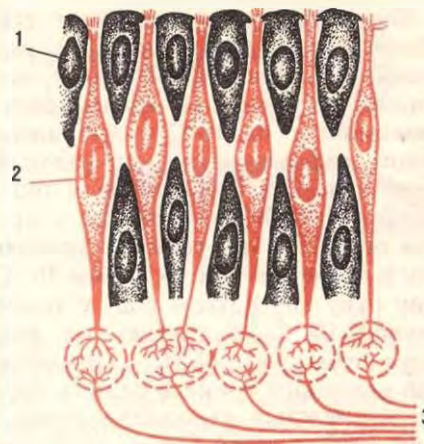
ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Обонятельный анализатор реагирует на находящиеся в воздухе молекулы летучих веществ. Поскольку адекватным раздражителем для него являются химические вещества,

его называют также химическим анализатором. Обонятельный анализатор филогенетически один из наиболее древних, он есть уже у низших позвоночных. У высших позвоночных обоняние имеет очень большое значение, с его помощью животное на расстоянии может обнаружить других особей, когда это невозможно сделать при помощи слуха или зрения. У большинства животных обоняние развито очень хорошо, и для многих из них оно играет роль важнейшего дистантного анализатора, так как именно благодаря ему животное получает значительную часть информации об окружающем мире. Затаившегося врага, не выдающего себя ни звуком, ни движением, животное может обнаружить при помощи обоняния. Обонянием пользуются животные, идущие по следу, разыскивающие корм, воду и т. д.

Животных с хорошо развитым обонянием называют *макросоматиками*. К ним принадлежат почти все млекопитающие. Слабо развито обоняние у птиц, а из млекопитающих — у китов, обезьян и человека — это *микросоматики*.

Периферическая часть обонятельного анализатора находится в носовой полости, в области верхнего носового хода и в задней верхней части носовой перегородки. Слизистая оболочка обонятельной области утолщена и окрашена в более темный цвет: от желто-бурого до темно-коричневого. Обонятельная область выстлана эпителием, состоящим из опорных и обонятельных клеток (рис. 88). Рецепторы обоняния, или обонятельные клетки, представляют собой биполярные нейроны диаметром 5—10 мкм, расположенные вокруг цилиндрических опорных клеток. У немецкой овчарки число таких нейронов достигает 224 млн, у человека — 10 млн. На поверхности периферического конца каждого нейрона найдено большое количество тонких ресничек, или выростов, диаметром 0,1 и высотой 1—2 мкм, за счет



88 Обонятельный эпителий носовой полости:

1 — опорные и 2 — обонятельные клетки;
3 — волокна обонятельного нерва

чего во много раз увеличивается возможность соприкосновения пахучего вещества с обонятельной клеткой.

Опорные клетки выполняют не только поддерживающую функцию, но и участвуют в обмене веществ рецепторных клеток. В глубине эпителия лежат базальные клетки. Они обеспечивают клеточный резерв, из которого образуются рецепторные и опорные клетки. Поверхность эпителия обонятельной области покрыта слизью, которая защищает эпителий от высыхания у наземных животных и от излишнего смачивания — у водных. Кроме того, слизь служит источником ионов, необходимых для возникновения потенциалов действия, а также участвует в удалении остатков пахучих веществ по окончании их действия. Слизь — это среда, где происходит взаимодействие пахучих веществ с обонятельными рецепторными клетками.

Другой конец рецепторной клетки, выполняющий функцию аксона, объединяется с другими такими же аксонами, образуя нервные нити, которые проходят через отверстия решетчатой кости и несут полученную информацию в обонятельную луко-

вицу, играющую роль обонятельного центра. Небольшая часть нервных путей направляется в аммонов рог и в одну из извилин височной доли.

Механизм обоняния. Запаховые вещества проникают в обонятельную область при вдыхании воздуха через нос или через хоаны при попадании воздуха через рот. При спокойном дыхании почти весь воздух проходит через нижний носовой ход и мало соприкасается со слизистой обонятельной области, расположенной в верхнем носовом ходу. Обонятельные ощущения при этом являются лишь результатом диффузии между вдыхаемым воздухом и воздухом обонятельной области. Слабые запахи при таком дыхании не ощущаются. Для того чтобы запаховые вещества достигли обонятельных рецепторов, необходимо более глубокое дыхание или несколько коротких дыханий, быстро следующих одно за другим. Именно так животные принимают, увеличивая ток воздуха в верхнем носовом ходе. Во время еды рецепторы обонятельного анализатора раздражаются воздухом, проходящим через хоаны. Ощущение запаха вызывают молекулы вещества, непрерывно отделяющиеся от различных пахучих тел. Эти частицы чрезвычайно летучи и специфичны для каждого вещества. Проникая в верхний носовой ход, они действуют на обонятельные клетки, которые благодаря своей специфичности позволяют животному отличить один запах от другого и даже уловить какой-либо определенный запах в смеси нескольких запахов. Запаховые вещества с током воздуха могут далеко распространяться от их источника. Животные способны уловить источник запаха на большом расстоянии от него. Интенсивный запах воспринимается обонятельными клетками сильнее и подавляет более слабые запахи.

Молекулы пахучего вещества соприкасаются и взаимодействуют с клетками обонятельного эпителия.

Они адсорбируются на небольшом участке мембраны обонятельного рецептора, изменяя ее проницаемость для отдельных ионов. Это ведет к развитию генераторного потенциала, и рецептор возбуждается.

Ответы разных рецепторных клеток неодинаковы. Выявлена совокупность обонятельных рецепторов, обладающих различными спектрами чувствительности, что позволяет производить анализ запахов.

Характер ответов клеток луковицы более многообразен, чем просто возбуждение и торможение. Установлена определенная специфичность ответов на разные запахи. У млекопитающих выявлены разнообразные центробежные влияния на активность луковицы. Полагают, что центробежные сигналы участвуют в переработке луковицей сенсорной импульсации.

У обонятельного анализатора имеется ряд особенностей по сравнению с другими сенсорными органами. У млекопитающих отсутствует переключение обонятельной афферентации в таламусе и не обнаружено специального представительства в новой коре. Ранее считали, что высший центр обоняния расположен в группе структур переднего мозга. В последующем было установлено, что роль этих структур не ограничивается собственно обонятельной функцией и связана с соматовегетативными реакциями, управлением эмоциональным состоянием, мотивацией поведения и т. п.

Обонятельная луковица — единственный отдел мозга, двустороннее удаление которого всегда приводит к полной потере обоняния. Обонятельный тракт, выходящий из обонятельной луковицы, включает несколько пучков, которые направляются в разные отделы переднего мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, препериформную кору, периамигдаллярную кору и ядра миндалевидного комплекса.

Классификация запахов. Точная классификация запахов не разработана. Запахи обозначают названием тех веществ, которые служат их источником, например: запах чеснока, розы, уксуса и т. д. Первые попытки классификации запахов основывались на их субъективной оценке и были весьма искусственны. Затем Х. Хеннинг предложил классифицировать запахи на основании химической структуры запаховых веществ. Однако оказалось, что вещества различной химической структуры могут обладать одинаковыми запахами. Позднее специалист по органической химии Д. Эймур попытался определить основные группы запахов. Он исследовал запахи тысяч различных веществ и пришел к выводу, что существует семь основных запахов: камфарный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, острый и гнилостный.

Д. Эймур считал, что, смешивая эти запахи в определенных пропорциях, можно получить любой сложный запах. Он выяснил, что молекулы всех веществ, обладающих камфарным запахом, имеют шаровидную форму, молекулы веществ с запахом мускуса — форму диска, а молекулы веществ с эфирным запахом — форму палочек. Однако не все запахи связаны с формой молекул, они зависят также от электрического заряда молекул. Если заряд положительный — запах острый, отрицательный — гнилостный.

Предложено классифицировать запаховые вещества на основании их физических свойств, а именно на различной способности поглощать ультрафиолетовые лучи. Каждому запаховому веществу свойствен свой спектр поглощения. Выделено семь основных групп запахов.

В числе запаховых веществ особое сигнальное значение имеют пахучие вещества, выделяемые животными. Эти вещества названы телергонами, что в переводе с греческого означает «действующие вда-

ли». Многие телергоны обладают очень высокой специфической активностью. Например, выделения мандибулярных желез одной пчелиной матки тормозят развитие яичников у всех рабочих пчел улья.

Телергоны делят на гомо- и гетеротелергоны. Для гомотелергонов предложен другой термин — феромоны. Это запаховые вещества, образующиеся и выделяемые животными в окружающую среду и вызывающие у других особей того же вида специфическую реакцию.

У млекопитающих секреты кожных желез, имеющие специфический запах, служат средством общения особей одного вида. Сигнализация с помощью запахов осуществляется как на расстоянии, так и во времени. При помощи обонятельного анализатора происходит узнавание пола, возраста, функционального состояния, индивидуальных особенностей особи. Пахучие метки, оставляемые на различных предметах при маркировке животными территории, сохраняются довольно длительное время. Во время течки самки выделяют запахи, возбуждающие самцов.

Острота обоняния. Все вышеупомянутые классификации запахов предложены для сильно пахнущих веществ, различаемых человеком, который является микросоматиком. В жизни животных-макросоматиков роль обоняния огромна. Необыкновенно сильно развито обоняние у некоторых видов бабочек. Самец может найти самку, находящуюся от него на расстоянии 8—10 км, ориентируясь по запаху, выделяемому половой железой самки. Собака может определить присутствие одной молекулы запахового вещества в 1 л воздуха. Бизоны чуют приближающегося врага на расстоянии 1 км. Охотничьи собаки легавых пород скачут по болоту с большой скоростью и среди многих запахов пахучих трав, застоявшейся воды, почвы и прочего могут дифференцировать запах гаршнепа — птицы

немногим крупнее воробья, и даже не только запах самой птицы, но и места, где она сидела. Общеизвестна способность служебных собак обнаруживать наркотики (марихуана, гашиш и др.). Служебные собаки различают индивидуальные запахи следов людей и животных, хотя к запаху следа человека примешивается запах смазки обуви, дубильных веществ, раздавленных растений, асфальта и пр.

Чувствительность обоняния. Порог раздражения определяется минимальным количеством пахучего вещества, необходимого для ощущения запаха. На чувствительность обонятельного анализатора влияют факторы внешней среды: во влажном воздухе порог раздражения снижается так же, как и в чистом, содержащем незначительное количество молекул других пахучих веществ. Повышаются пороги раздражения в жаркий сухой день и сильный мороз. При насморке набухание слизистых оболочек препятствует прониканию молекул к рецепторным клеткам, в связи с чем порог раздражения резко повышается и обоняние временно исчезает.

При длительном раздражении рецепторных клеток одним и тем же пахучим раздражителем обонятельный анализатор адаптируется к данному запаху и он более не ощущается. Способность воспринимать другие запахи при этом не нарушается. Изменение порога чувствительности обычно связано с процессами, происходящими в мозговом отделе анализатора, а не в рецепторном.

Домашние животные — макросоматики, они обладают хорошим обонянием. Лошади не выносят резких и дурных запахов. Они отказываются поедать корм и пить воду, если от кормушки пахнет дезсредствами. Рогатый скот тонко различает запахи трав и издали чувствует хищников. Но наибольшего развития обоняние достигло у собак. Путем направленного подбора и отбора со-

зданы породы охотничьих собак с чрезвычайно сильно развитым обонятельным анализатором.

Теории запахов. Существует две теории запахов: химическая и физическая. Согласно первой из них в основе запаха вещества лежит строение молекулы. Однако с точки зрения химической теории трудно объяснить случаи сильного развития обоняния у животных.

Физическая теория запахов предполагает, что причина запаха кроется не в форме молекулы, а в электромагнитных колебаниях, вызванных низкочастотными вибрациями молекул веществ; причем у каждого вещества свой спектр. Повидимому, эти волны и улавливаются обонятельным анализатором животных с высокоразвитым обонянием.

Эти теории отнюдь не исключают одна другую. Молекулы, сходные по своему строению, вероятно, и вибрируют одинаково, поэтому спектры их излучения близки один к другому.

Установлено, что основную роль в восприятии запаха играют сульфгидрильные группы белков обонятельного эпителия. При изменении количества сульфгидрильных групп в эпителии меняется и электрический импульс, возникающий при раздражении эпителиальных клеток запахом. Снижая количество сульфгидрильных групп, удается ослабить биотоки и даже свести их до нуля.

Исследования, проведенные в Лаборатории рецепции Института биофизики АН СССР, показали, что в процессе восприятия пахучих веществ участвует система мембранных белков, характеризующихся высокой чувствительностью и избирательностью, так называемых белковых рецепторов. Кроме них, в обонятельном эпителии животных присутствуют нуклеопротеиды. Их концентрация в обонятельном эпителии в несколько раз выше, чем белковых рецепторов, а специфичность по отношению к пахучим веществам значи-

тельно ниже. Полагают, что нуклеопротеиды усиливают ток слизи и таким образом обеспечивают очистку обонятельного эпителия от различных пахучих веществ по окончании их действия, что необходимо для восприятия других запахов.

ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

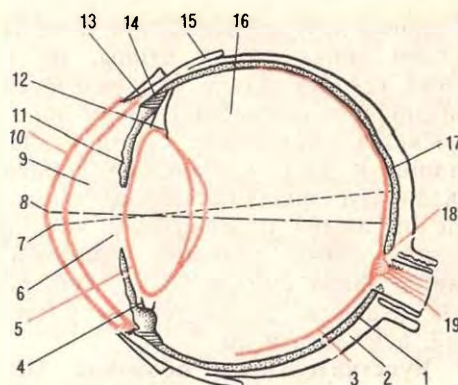
Зрительный анализатор состоит из трех основных частей: периферической (глаз), проводниковой (зрительные нервы и все промежуточные центры) и корковой (затылочный отдел коры больших полушарий).

Глаз — это орган, способный воспринимать световые волны. При помощи зрения животное ориентируется в окружающем мире, воспринимая силу света, цвет, форму предметов, расстояние до них и перемещение предметов в пространстве.

Фоторецепторы (рецепторы, чувствительные к свету) имеются почти у всех животных. У низших позвоночных фоторецепторы представляют собой отдельные, содержащие пигмент клетки, расположенные на поверхности тела. Иногда они объединяются в группы и образуют так называемые глазные пятна.

У млекопитающих глаза (глазные яблоки) расположены в углублении костей черепа — глазнице и имеют форму, близкую к шару. Глаз состоит из оптической и фоторецепторной частей и имеет оболочки: белочную, сосудистую и сетчатую. Оптическая система глаза состоит из роговицы, передней и задней камер глаза, зрачка, хрусталика и стекловидного тела (рис. 89).

Световые лучи, прежде чем попасть на фоторецепторные клетки, проходят через сложную оптическую систему прозрачных сред. Роговица — это часть белой наружной оболочки глаза — *склеры*. Роговица напоминает слегка выпуклое часовое стекло; в отличие от склеры она лишена кровеносных сосудов и совершенно прозрачна. Пройдя через



89 Схема строения глаза:

1 — сосудистая и 2 — белочная оболочки; 3 — сетчатка; 4 — задняя камера глаза; 5 — хрусталик; 6 — зрачок; 7 — зрительная ось; 8 — оптическая ось; 9 — передняя камера глаза; 10 — роговица; 11 — радужная оболочка; 12 — цинновая связка; 13 — конъюнктура; 14 — цилиарная мышца; 15 — сухожилие прямой мышцы глаза; 16 — стекловидное тело; 17 — центральная ямка — желтое пятно; 18 — слепое пятно; 19 — зрительный нерв

роговицу, луч света попадает в *переднюю камеру глаза* — в пространство между роговицей и хрусталиком. Оно заполнено жидкостью, называемой камерной или водянистой влагой. К внутренней части склеры прилегает вторая оболочка глаза — *сосудистая*, богатая артериальными и венозными кровеносными сосудами. В передней части глаза сосудистая оболочка переходит в *радужную*, содержащую пигмент, придающий цвет глазу: у крупного рогатого скота он темно-коричневый, у лошади — темно- и светло-коричневый, у овцы — желто-бурый, у козы — голубоватый или желтый, у собаки — от темно-коричневого до желтого, иногда голубого цвета, у кошки — желтый или зеленый, иногда голубой. У пегих животных глаза часто бывают разного цвета. Лишь у альбиносов, в организме которых пигмент вообще отсутствует, радужная оболочка не окрашена, сквозь нее просвечивают кровеносные сосуды, и поэтому зрачок кажется красным.

Радужная оболочка регулирует количество света, попадающего в глаз. В середине радужной оболочки находится отверстие — *зрачок*, сквозь которое луч света проникает в заднюю часть глаза. Зрачок окружают два вида мышц: кольцевые и радиальные. Кольцевые мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, а радиальные — симпатическими нервами.

Пройдя через зрачок, луч света попадает в хрусталик — прозрачное тело, похожее на маленькое, двояковыпуклое увеличительное стекло. Передняя поверхность хрусталика более плоская, чем задняя. По краю всей окружности хрусталика к нему прикреплена связка, называемая *цинновой*. Хрусталик заключен в капсулу и с помощью цинновой связки крепится к ресничной мышце.

Изменение размеров зрачка и выпуклости хрусталика обеспечивается сложным механизмом при помощи симпатических и парасимпатических нервных волокон. Повышение тонуса парасимпатических нервов ведет к сокращению циркулярно расположенных мышечных волокон, отчего зрачок сужается. При этом сокращаются гладкие мышечные волокна ресничного тела, что сопровождается ослаблением цинновых связок, снижением давления на хрусталик и увеличением его выпуклости. При возбуждении симпатических нервов, иннервирующих радиально расположенные клетки мышц радужной оболочки, происходит расширение зрачка и уменьшение выпуклости хрусталика вследствие снижения тонуса ресничного тела.

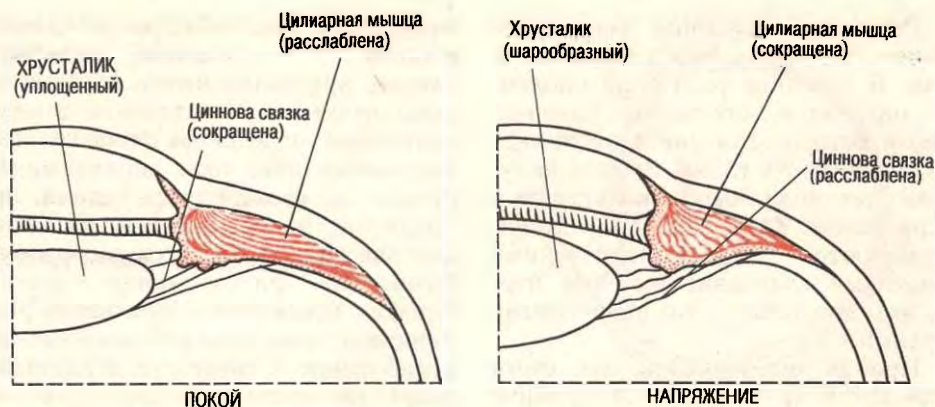
Пройдя через хрусталик, световой луч попадает в *стекловидное тело* глаза, которое в основном заполняет глазное яблоко. Оно прозрачное, образовано тончайшими волокнами, составляющими его остов, между которыми находится жидкость.

Механизм аккомодации. В нормальном глазу, находящемся в покое,

то есть при расслаблении ресничной мышцы и натяжении цинновой связки, хрусталик имеет более плоскую форму и попадающие в него лучи фокусируются на сетчатке. При таком состоянии глаз хорошо видит предметы, находящиеся вдали, но предметы, расположенные на близком расстоянии, кажутся расплывчатыми. При фиксировании глазами близких предметов напрягается ресничная мышца, тяга цинновой связки ослабляется и хрусталик вследствие своей упругости приобретает более выпуклую форму, в связи с чем изменяется его показатель преломления (рис. 90). Данное свойство глаза, позволяющее одинаково хорошо видеть предметы, находящиеся вблизи и вдали, называется *аккомодацией*.

У различных животных механизм аккомодации может быть различным, но сущность его одинаковая: обеспечение фокусировки световых лучей, проникающих в глаз, на сетчатке. У рыб глаз в покое установлен на ясное видение предметов, находящихся вблизи. При необходимости видеть далекие предметы хрусталик отодвигается назад сокращением специальной мышцы.

Величину, на которую изменяется преломляющая сила глаза при наибольшей аккомодации по сравнению с состоянием покоя, называют силой аккомодации, а пространство между дальней и ближней точкой ясного видения — областью аккомодации. Сила аккомодации не всегда одинакова: она изменяется в зависимости от общего состояния организма и при утомлении уменьшается. Острота зрения зависит и от возраста. У старых животных хрусталик теряет свою эластичность и его выпуклость при расслаблении связок почти не увеличивается. В результате развивается *дальнозоркость*, то есть способность ясно видеть удаленные предметы и хуже различать предметы, находящиеся вблизи. Это объясняется сокращением передне-



90 Механизм аккомодации глаза

заднего диаметра глазного яблока, в связи с чем параллельные лучи после преломления в глазу сходятся не на сетчатке, а позади нее. Для того чтобы они сошлись на сетчатке, глаз должен аккомодировать, причем ближняя точка ясного видения все же будет находиться дальше, чем для нормального глаза. Иногда дальность зрения бывает вследствие недостаточной преломляющей силы глаза. При обратном явлении, *близорукости*, происходит увеличение переднезаднего диаметра глазного яблока и параллельные лучи сходятся раньше, чем достигают сетчатки. В некоторых случаях близорукость может быть вызвана чрезмерной преломляющей силой глаза. Близорукость и дальность зрения довольно часто наблюдают у лошадей, но наиболее близорукими могут быть овцы, особенно культурных пород.

Структура и функции сетчатки.

К стекловидному телу прилегает третья оболочка — сетчатая, в которой расположены фоторецепторы — палочки и колбочки, воспринимающие световые лучи, и нервные клетки с многочисленными отростками. Наружный слой сетчатки, прилегающий к сосудистой оболочке, состоит из пигментных клеток, содержащих пигмент фусцин, который, препятствуя отражению и рас-

сеиванию световых лучей, способствует четкости зрительного восприятия. От внутренней поверхности пигментного слоя в глубину примыкающего слоя фоторецепторов отходят отростки (борода), окружающие светочувствительные клетки. При сильном освещении зерна пигмента перемещаются из эпителиальных клеток и заслоняют палочки и колбочки от яркого света. Считают, что пигментные клетки участвуют в обмене веществ фоторецепторов при синтезе зрительных пигментов.

У ночных животных между пигментными клетками и фоторецепторами расположен слой, отражающий свет и состоящий из особых кристаллов или нитей. В результате отражения света от кристаллов у ночных животных при внешнем освещении светятся глаза. В этом случае на фоторецепторы действуют не только прямые лучи, но и отраженные, что в условиях слабой освещенности повышает возможность восприятия света.

Палочки и колбочки состоят из двух членников — наружного и внутреннего. Наружный членник содержит зрительный пигмент, чувствительный к действию света, а внутренний имеет ядро и митохондрии, обеспечивающие энергетические процессы в клетке. Светочувствительные членники фоторецепторов обращены в сторону, противоположную свету.

Светочувствительный членник

каждой палочки представляет собой стопку тонких пластинок и дисков (от 400 до 800) диаметром 6 мкм. Каждый диск — это двойная мембрана, состоящая из двух мономолекулярных слоев липидов, помещающихся между двумя слоями молекул белка. С этими молекулами белка связан *ретилен*, входящий в состав зрительного пигмента — *родопсина*, или *зрительного пурпура*.

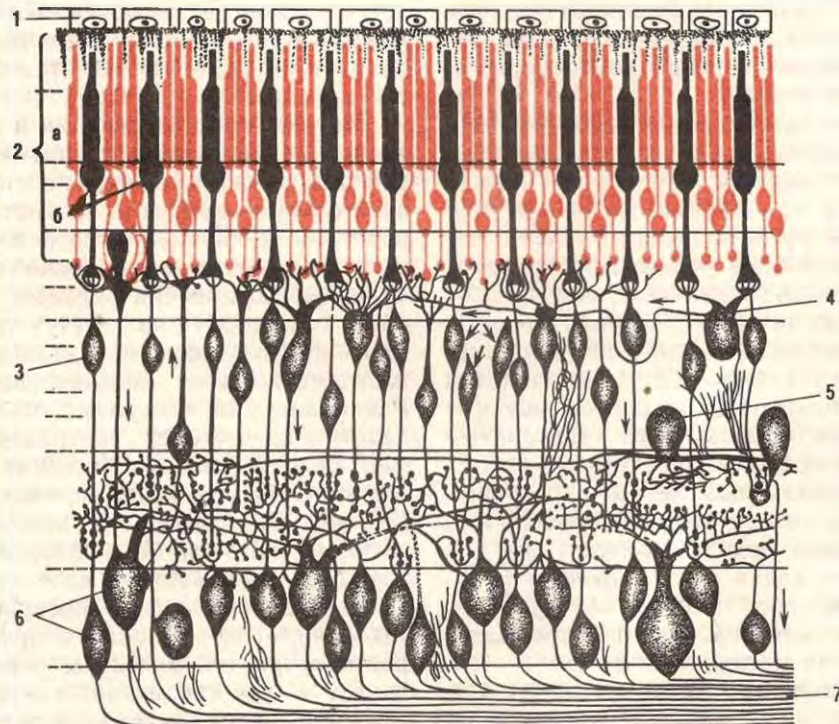
Наружный сегмент фоторецепторной клетки отделен от внутреннего мембраной, через которую проходит пучок из 16—18 тонких фибрилл. Внутренний сегмент оканчивается отростком, по которому возбуждение передается с фоторецептора на контактирующую с ним биполярную клетку.

К слою биполярных клеток прижимается слой ганглиозных нервных клеток, отростки которых составляют волокна зрительного нерва (рис. 91). Свет, проникающий через стекловидное тело и внутренние слои сетчатки, не оказывает на них действия и воздействует только тогда, когда доходит до палочек и колбочек. В результате возникает нервный импульс, передающийся через цепь клеток, которые миновал луч света, и по зрительному нерву направляется в головной мозг. Наибольшее возбуждение от действия света наблюдают в тех случаях, когда направление луча совпадает с длинной осью палочки или колбочки.

Возбуждение от фоторецепторов передается на волокна зрительного нерва через два слоя нервных клеток — биполярных и ганглиозных, контактирующих при помощи синапсов. Передача импульса с клеток одного слоя на другой совершается посредством выделения ацетилхо-

91 Схема строения сетчатки:

1 — пигментный слой; 2 — слой палочек (а) и колбочек (б); 3 — биполярные нейроны; 4 — горизонтальная клетка; 5 — амикроновая клетка; 6 — ганглиозные клетки; 7 — волокна зрительного нерва



лина, а механизм передачи возбуждения с фоторецептора на биполярную клетку выяснен пока недостаточно.

Некоторые биполярные нейроны связаны со многими палочками, а ганглиозные клетки контактируют со многими биполярными клетками. В результате группа фоторецепторов, соединенных с одной ганглиозной клеткой, образует рецептивное поле для этой клетки. Кроме того, в сетчатке имеются еще горизонтальные (звездчатые) и амикриновые клетки с ветвящимися отростками, соединяющимися по горизонтали биполярные и ганглиозные клетки. Одна ганглиозная клетка может быть связана с десятками тысяч фоторецепторов, причем рецептивное поле этой клетки составляет площадь диаметром 1 мм.

Иначе происходит передача импульса в мозг с колбочек. Каждая колбочка передает сигнал биполярной клетке, связанной только с ней одной. Следовательно, если импульсы от рядом находящихся палочек сливаются, то сигналы от двух рядом расположенных колбочек передаются отдельно.

При рассматривании задней стенки глазного яблока, так называемого глазного дна (что можно сделать при помощи вогнутого зеркала — офтальмоскопа), виден бледноокрашенный участок, от которого расходятся кровеносные сосуды. Этот участок называют *слепым пятном*, так как в нем нет светочувствительных клеток. Со всей сетчатки к слепому пятну сходятся нервные волокна, образующие зрительный нерв. У сельскохозяйственных животных зрительные нервы перекрещиваются на вентральной поверхности головного мозга, причем нерв от правого глаза идет к левому полушарию, а от левого — к правому. Однако некоторое количество волокон не перекрещивается.

Биполярные нейроны сетчатки и ганглиозные клетки, образующие

своими аксонами зрительный нерв, выполняют функции проводникового аппарата. Волокна зрительного нерва идут без перерыва к ядрам наружного (латерального) коленчатого тела, а также к ядрам передних бугров четверохолмия, где расположены центры ориентировочной реакции на зрительные раздражители. В наружные коленчатые тела передаются импульсы, точно соответствующие реакциям фоторецепторов сетчатки. Отсюда по аксонам последнего нейрона зрительного пути импульсы идут в затылочную область коры больших полушарий — корковый центр зрительного анализатора (рис. 92).

По направлению к наружному краю глаза от слепого пятна на оптической оси сетчатки находится центральное поле, имеющее вид светлой полосы — *место наилучшего видения*. В середине полосы расположено углубление, называемое *центральной ямкой*, в которой светочувствительные клетки состоят почти исключительно из колбочек. По мере удаления от нее количество палочек возрастает, колбочек же становится все меньше.

Фотохимические реакции и электрические явления в сетчатке. Рецепторы сетчатки содержат светочувствительные вещества: палочки — родопсин, колбочки — йодопсин. Родопсин и йодопсин — высокомолекулярные соединения белковой природы. Родопсин на свету теряет свою красную окраску и становится желтым, а затем обесцвечивается. Распадаясь на свету, он образует каротиноид ретинен и специфический белок — опсин. В темноте осуществляется ресинтез родопсина. Для его восстановления необходим ретинол (витамин А), который содержится в пигментном слое.

Световая энергия превращает родопсин, содержащий ретинен в форме свернутой молекулы — в дисформе, в люмиродопсин — неустойчивое соединение, в которое ретинен

зрительных пигментов. Палочки более чувствительны (в 1000 раз), чем колбочки. При малой интенсивности освещения восприятие света происходит при помощи палочек. Они расположены в основном по периферии сетчатки, и поэтому в сумерки лучше видны предметы, расположенные по сторонам. При ярком освещении восстановление родопсина не успевает за его распадом в палочках и восприятие света осуществляется колбочками.

Способность к ясному различию мелких предметов и их деталей свойственна больше колбочкам, чем палочкам. Максимальную способность различать отдельные предметы называют *остротой зрения*. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз видит отдельно, а не слитно. Максимальной остротой зрения обладает желтое пятно, к периферии от него острота зрения значительно ниже.

Бинокулярное зрение. Зрительный орган — парный, глаза расположены симметрично. Одновременное видение предметов двумя глазами — бинокулярное зрение — значительно увеличивает поле зрения, то есть ту область, которую можно видеть при определенном положении глаз. У животных с боковым расположением глаз (лошадь, заяц) поле зрения больше, чем у животных, глаза которых находятся на передней поверхности головы (кошка).

При бинокулярном зрении изображение предмета возникает на сетчатках обоих глаз, причем одна и та же точка поля зрения падает на определенные точки в обеих сетчатках. Такие точки называются соответствующими или идентичными. Клетки, расположенные на идентичных участках сетчатки, тесно связаны между собой функционально и находятся в одинаковом состоянии возбуждения, в связи с чем и возникает один образ предмета. Если же изображение падает на неидентич-

ные, или диспаратные, точки сетчатки, то предмет начинает двоиться.

Поскольку между глазами есть расстояние, каждый глаз видит предмет несколько сбоку и изображение на сетчатке получается не совсем одинаковым. Чем ближе находится предмет, тем больше будет разница в изображении, и в мозге, получающем соответствующие сигналы, создается представление о том или ином расстоянии до предмета.

Цветовое зрение. У животных, ведущих ночной образ жизни, в сетчатке преобладают палочки (летучая мышь, сова, крот, кошка, еж), а у дневных животных — колбочки (голуби, куры, ящерицы). На основании этих наблюдений был сделан вывод, что колбочки связаны с дневным зрением, а палочки в основном приспособлены для сумеречного зрения и не воспринимают цвета. Однако кошки прекрасно видят днем, а содержащиеся в неволе ежи легко приспосабливаются к дневному образу жизни; змеи, в сетчатке которых находятся главным образом колбочки, хорошо ориентируются в сумерках. Функции палочек и колбочек у разных животных мало изучены. Лошади и рогатый скот хорошо различают цвета, в отношении собак имеются противоречивые данные.

Цветовое зрение у животных изучено крайне недостаточно. Можно предположить, что животные обладают высокоразвитым цветовым зрением, иначе невозможно объяснить широко распространенное в природе явление мимикрии, или покровительственной окраски, — один из видов приспособления животных к окружающей среде. Она жизненно необходима для них. Хищнику трудно поймать добычу, если он резко выделяется на фоне окружающей местности; многие животные спасаются от опасности, затаиваясь в полной неподвижности, так как именно движение делает их заметными на фоне, с которым сливается цвет их шкуры (горные козлы и бараны, пят-

нистые олени, выводковые птицы и т. д.).

Общепринята так называемая трехкомпонентная теория цветового зрения. Впервые идею о «трех материях дна ока» высказал М. В. Ломоносов еще в 1751 г. На эту мысль его навел тот факт, что при смешении в определенном соотношении трех цветов спектра — красного, синего и зеленого — можно получить любой цвет. В середине XIX в. Г. Гельмгольц развил идею М. В. Ломоносова. Он предположил, что в сетчатке имеются три вида колбочек: одни высокочувствительны к красным лучам, другие — к зеленым, третьи — к фиолетовым. Лучи различных частей спектра неравномерно возбуждают различные виды колбочек, в связи с чем возникает ощущение цвета. Однако эта теория не получила практического подтверждения.

Считают, что в колбочках содержатся три различных светочувствительных вещества. Одно из них распадается при действии главным образом красного цвета, другое — зеленого, а третье — синего. Следовательно, в каждой колбочке имеется три приемника света и каждый из трех компонентов цветоощущения передается по своей системе сигналов (коду), отличной от других компонентов. Комбинацией излучений этих основных цветов можно получить все оттенки спектра, воспринимаемого зрением. Если одновременно и в одинаковой степени раздражаются все три типа цветовоспринимающих элементов колбочек, то возникает ощущение белого цвета.

Защитный аппарат глаза. У млекопитающих животных глаз защищен веками, верхним и нижним, которые рефлекторно закрываются при раздражении роговицы. По краям век расположены железы, выделяющие глазную смазку, которая при мигании расплывается по глазному яблоку и предохраняет его от высыхания. У копытных жи-

вотных есть еще мигательная перепонка, или третье веко. У млекопитающих животных в углу глаза имеется слезный бугорок, выделяющий слезы, которые увлажняют глаз, омывают его от пыли. В слезах содержится фермент лизоцим, обладающий бактерицидным действием и охраняющий глаз от попавших на роговицу микробов.

На глаз воздействуют не только внешние неблагоприятные факторы, но и внутренние. Нарушение питания глаза ведет к расстройству зрения, а питание его осуществляется иначе, чем других тканей организма. К клеткам других тканей питательные вещества доставляются кровью, но если бы светопреломляющий аппарат глаза, то есть роговица, хрусталик и стекловидное тело, был снабжен кровеносными сосудами, он был бы непрозрачным и, следовательно, зрение было бы невозможно. Указанные питательные вещества к указанным частям глаза поступают из водянистой влаги передней и задней камер глаза. В радужной оболочке и ресничном теле, богатых кровеносными сосудами, питательные вещества из крови переходят в камеры глаза. Но через стенки сосудов проникают лишь те вещества, которые входят в состав водянистой влаги, а состав ее отличается от состава крови. Например, аскорбиновой кислоты в водянистой влаге в несколько раз больше, чем в крови, белков же нет совсем. Данное свойство стенок кровеносных сосудов глаза пропускать одни вещества и задерживать другие называется *гематоофтальмическим или глазным барьером*. Этот барьер осуществляет защитную функцию глаза от вредных для него веществ, которые могут попасть в него изнутри. Белки, яды, микробы, клетки крови в норме не проникают через барьер.

Водянистая влага постоянно пополняет камеры глаза, она появляется в виде мельчайших капелек на

поверхности радужной оболочки и ресничного тела.

СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

В процессе эволюции у животных появился высокочувствительный орган, воспринимающий и анализирующий звуковые излучения, — слуховой анализатор. Периферический отдел слухового анализатора у млекопитающих и человека состоит из наружного, среднего и внутреннего уха.

Функции уха. У млекопитающих имеется звукоулавливающий аппарат, или наружное ухо, состоящее из ушной раковины и наружного слухового прохода. У многих животных ушная раковина подвижна, что дает возможность лучше улавливать звук; для этого животное направляет ушную раковину в сторону источника звука. Очень подвижны ушные раковины у лошадей, у некоторых пород собак (лаек) и у кошек. У некоторых домашних животных ушные раковины достигают больших размеров и опущены вниз, например у некоторых пород свиней, овец, кроликов и собак.

Наружный слуховой проход представляет собой узкую, несколько искривленную трубку, по которой звуковые волны проникают в глубь уха. В коже, покрывающей наружный слуховой проход, и у основания ушной раковины находятся железы, выделяющие так называемую ушную серу. Этот секрет предохраняет ухо от загрязнения и препятствует высыханию барабанной перепонки, которая отделяет наружное ухо от среднего. Она образована из кольцевых и радиальных волокон.

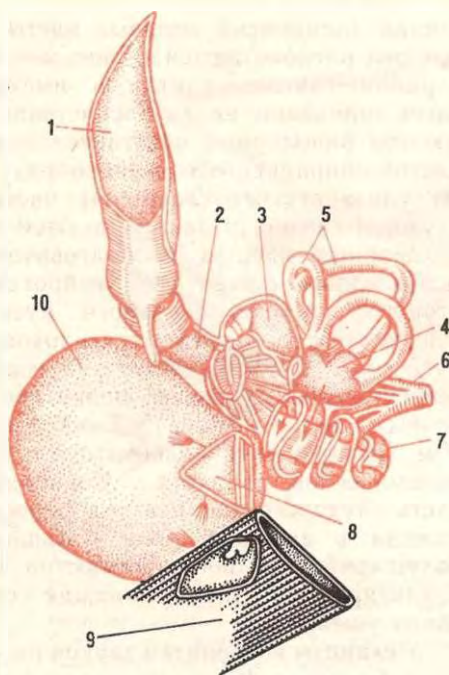
Барабанная перепонка крепится на внутреннем костном конце наружного слухового прохода, толщина ее равна 0,1—0,2 мм. Назначение барабанной перепонки — передавать дошедшие до нее по наружному слуховому проходу звуковые волны, точно воспроизводя их силу и частоту ко-

лебаний. Для этого необходимо, чтобы барабанная перепонка не имела собственных колебаний и не резонировала в ответ на дошедшие до нее колебания. Поэтому отдельные участки барабанной перепонки натянуты неодинаково; она поставлена косо, и середина ее конусообразно втянута внутрь.

За барабанной перепонкой находится *среднее ухо* — *барабанная полость*, в которой расположены три *слуховые косточки*, образующие систему рычагов, — молоточек, наковальня, стремечко. Ручка молоточка прикреплена к барабанной перепонке, а стремечко — к *овальному окну*, открывающемуся в полость преддверия (внутреннее ухо). Колебания барабанной перепонки передаются через косточки. Благодаря специальному сочленению косточек давление на мембране овального окна сильнее в 20 раз и больше, чем на барабанной перепонке. Сила звуковых колебаний увеличивается еще и потому, что поверхность основания стремечка намного меньше поверхности барабанной перепонки. В общем сила звуковых колебаний увеличивается приблизительно в 40—60 раз.

При очень сильных звуках мышцы барабанной полости сокращаются, натяжение барабанной перепонки возрастает, в связи с чем сила передаваемого звука уменьшается. В случае повреждения барабанной перепонки или даже полного удаления ее слух лишь снижается, но не утрачивается полностью. Это объясняется тем, что мембрана круглого окна способна воспринимать звуковые колебания воздуха, находящегося в барабанной полости, и передавать их во внутреннее ухо.

Барабанная полость не замкнута, она сообщается с наружным воздухом через слуховую, или *евстахиеву трубу*, наружное отверстие которой расположено в стенке носоглотки (рис. 93). Обычно оно закрыто и открывается только во время глотания.



93 Строение органа слуха лошади:

1 — ушная раковина; 2 — костный слуховой проход; 3 — барабанная полость; 4 — преддверие; 5 — полукружные каналы; 6 — слуховой нерв; 7 — улитка; 8 — евстахиева труба; 9 — глотка; 10 — воздухоносный мешок

Евстахиева труба имеет очень большое значение для предохранения барабанной перепонки от повреждения при значительной разнице давления в барабанной полости и в окружающем воздухе. Такая разница может возникнуть при попадающей в ухо сильной звуковой волне (например, при близкой артиллерийской стрельбе) и при быстром изменении давления (при взлете и посадке самолета). Раскрытие евстахиевой трубы способствует выравниванию давления, снимает неприятные ощущения и предупреждает разрыв барабанной перепонки.

Стенки барабанной полости, слуховые косточки и евстахиева труба выстланы слизистой оболочкой, покрытой мерцательным эпителием. У однокопытных эта оболочка в области евстахиевой трубы образует воздухоносный мешок (емкость 450 см³).

В костной перегородке, отделяющей среднее ухо от внутреннего, кроме овального окна, имеется также круглое окно, или *окно улитки*. Оно затянато тонкой соединительнотканной мембраной и может служить как бы дублирующим, аварийным приспособлением в случае повреждения барабанной перепонки и слуховых косточек. Мембрану круглого окна называют вторичной барабанной перепонкой, имеющей большое значение в передаче звуковых колебаний во внутреннее ухо.

Внутреннее ухо — орган, воспринимающий звуки. Оно состоит из *костного* и *перепончатого лабиринтов*. Перепончатый лабиринт заключен в костный, который по форме тождествен перепончатому и служит как бы его футляром. Между перепончатым лабиринтом и костным находится пространство, заполненное жидкостью — *перилимфой*. Перепончатый лабиринт также заполнен жидкостью — *эндолимфой*.

Звуковые колебания воздействуют на слуховой нерв следующим образом. Через наружный слуховой проход звуковая волна достигает барабанной перепонки и вызывает ее колебания. Молоточек, укрепленный на барабанной перепонке, передает эти колебания на наковальню, затем на маленькую чечевицеобразную косточку и на стремечко, основание которого укреплено в овальном окне. Стремечко колеблется подобно язычку колокольчика, оно то вдавливается в окно, то оттягивается назад, вызывая колебания в жидкости внутреннего уха. Но поскольку все жидкости несжимаемы, колебания эти были бы невозможны, если бы не мембрана круглого окна, которая выпячивается при надавливании основания стремечка на овальное окно и принимает исходное положение при прекращении давления.

В лабиринте, или внутреннем ухе, расположены два органа различного физиологического назначения. Один из них, состоящий из преддверия

и улитки, выполняет слуховую функцию, а другой, состоящий из двух мешочков преддверия и трех полукружных каналов, — орган равновесия, или *вестибулярный аппарат*, — ответствен за равновесие тела.

Преддверие находится в каменной кости и представляет собой небольшую полость, наружная стенка которой обращена к барабанной полости. Передняя часть преддверия сообщается с улиткой, а задняя — с полукружными каналами. На медиальной стенке преддверия есть два небольших углубления, в которых расположены два мешочка преддверия: овальный и круглый. В овальный мешочек открываются отверстия полукружных каналов, которые относятся к вестибулярному аппарату. Круглый мешочек связан с каналом органа слуха — *улиткой* — костным каналом, спирально изогнутым вокруг оси и имеющим несколько завитков. В средней части улитки на основной мембране расположен рецептор слухового анализатора — *кортиева орган*, содержащий рецепторные волосковые клетки, которые трансформируют звуковые колебания в процесс нервного возбуждения (рис. 94).

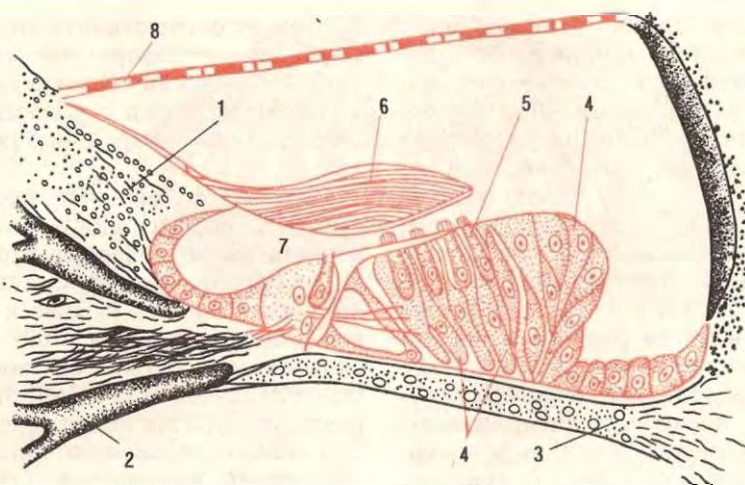
К слуховым клеткам подходят концевые волокна слухового нерва и образуют вокруг них тончайшую сеть. Над кортиевым органом расположена *покровная пластинка*, прикрепленная одним краем к костной пластинке. Вторым ее край омывается эндолимфой. В соответствии с частотой и силой звуковых волн изменяется давление, воспринимаемое перилимфой. В результате изменения давления происходят колебания основной пластинки вместе с расположенными на ней слуховыми клетками. Волоски слуховых клеток воспринимают изменение давления со стороны покровной пластинки, в связи с чем возникает возбуждение, которое передается на окончания нервных волокон.

К слуховым клеткам подходят от-

ростки (дендриты) нервных клеток, которые располагаются в спиральном нервном ганглии улитки и имеют здесь тончайшие нервные сплетения. Аксоны биполярных чувствительных клеток спирального ганглия образуют улитковую (кохлеарную) часть слухового нерва и заканчиваются у кохлеарных ядер в продолговатом мозге. Здесь лежат тела нейронов второго порядка слухового пути. Клетки третьего нейрона слухового пути находятся в задних буграх четверохолмия (центры ориентировочных реакций на звук) и в медиальном (внутреннем) коленчатом теле таламической области. Кортиковая часть слухового анализатора расположена в височной доле больших полушарий, где воспринимаются и анализируются звуки, идущие от обеих ушей.

Механизм восприятия звуков различной частоты. Костный канал улитки широкий у основания, постепенно суживается по направлению к вершине улитки, а основная пластинка, наоборот, наиболее широкая на уровне вершины и постепенно суживается к основанию улитки. Таким образом, поперечные волокна, из которых состоит основная пластинка, у основания короче и натянуты сильнее, чем в вершине улитки, где они длиннее и натянуты слабее. В связи с этим основная пластинка не реагирует на звуки как единое целое. В ее отдельных участках возникают колебательные движения в зависимости от частоты воспринимаемых звуков.

Г. Гельмгольц пришел к заключению, что поперечные волокна основной пластинки отвечают на звуки неодинаковой частоты по принципу резонанса. Различные участки основной пластинки резонируют в зависимости от периода колебаний воспринимаемого звука, причем при низких тонах резонируют более длинные и менее натянутые волокна верхней части улитки, а при высоких — короткие и сильно натянутые волокна в нижней части улитки.



94 Кортиев орган:

1 — ось улитки; 2 — спиральная пластинка; 3 — основная мембрана с кортиевым органом на ней; 4 — опорные клетки кортиева органа; 5 — чувствительные клетки; 6 — кортиева мембрана; 7 — внутренние волосковые клетки; 8 — мембрана Рейснера (вестибулярная мембрана)

Высказанная Г. Гельмгольцем в 1863 г. резонансная теория слуха долгое время была общепринята. Впоследствии в эту теорию были внесены существенные изменения и дополнения. Установлено, что при действии тонов определенной частоты колеблется не одно волокно основной мембраны, а целый участок ее. Резонирующим субстратом служит не волокно основной мембраны, а столб жидкости определенной длины: чем выше звук, то есть чем больше частота колебаний, воспринимаемых ухом, тем меньше длина колеблющегося столба жидкости в каналах улитки и тем ближе к основанию улитки и овальному окну максимальная амплитуда колебания. При звуках низкой частоты столб колеблющейся жидкости удлиняется, а максимальная амплитуда колебания приходится на вершину улитки. При колебаниях жидкости в каналах улитки реагируют не отдельные волокна основной мембраны, а большие или меньшие ее участки и, следовательно, возбуждается разное количество

рецепторных клеток, расположенных на мембране.

Слуховая чувствительность. Высота звука зависит от числа колебаний в секунду: чем чаще колеблется звучащее тело, тем выше издаваемый им звук. Ухо человека воспринимает от 16 до 20 000, ухо собаки — до 80 000 Гц. Слух лошадей и рогатого скота острее, чем у человека, но у домашних овец слух, как правило, понижен.

Чувствительность к звукам возрастает в условиях полной тишины. Если же длительное время раздается звук неизменной высоты и силы, то он воспринимается ухом как менее громкий. Этот механизм приспособления чувствительности к звукам различной силы и высоты носит название *адаптации слуха*. Такое временное повышение или понижение чувствительности слуха — нормальное физиологическое явление. Через 10—15 с после прекращения звучания восстанавливается прежняя чувствительность. Если же звуковой раздражитель действует на слух длительное время (часами), то слуховая чувствительность понижается в связи с перенапряжением слуховых клеток. В этом случае наступает утомление, то есть временное функциональное нарушение чувствительности слухового анализатора.

Локализация звука. Животные,

обладающие двумя ушами, могут точно определить направление, откуда доносится звук. Это явление называют *бинауральным* или *двуушным эффектом*. При расположении источника звука сбоку уха, находящееся ближе к нему, воспринимает звуковые волны раньше и сильнее, чем противоположное. Если источник звука перемещается вперед, эта разница уменьшается, а при положении его точно впереди разница исчезает, так как звуковые волны доходят до обоих ушей одновременно. Прислушиваясь, животные поворачивают голову и шевелят ушами, ловя звуковые волны. В коре обоих полушарий головного мозга звуковые волны анализируются, и создается представление о направлении звука. При двустороннем разрушении слуховой коры пространственный слух нарушается.

Если животное или человек определяют местоположение самого звучащего объекта, происходит так называемая *первичная локализация*. Если же воспринимаются звуковые волны, отраженные от различных объектов, то наступает *вторичная локализация звука*, или *эхолокация*. С помощью эхолокации ориентируются летучие мыши, дельфины.

ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АППАРАТ

Вестибулярный аппарат позволяет организму ориентироваться в пространстве и сохранять равновесие. Формой пространственного равновесия, ориентировки служит сохранение нормального положения тела относительно гравитационного поля земли. Импульсы от рецепторов вестибулярного аппарата поступают в центральную нервную систему и обуславливают образование рефлексов, необходимых для установления равновесия тела.

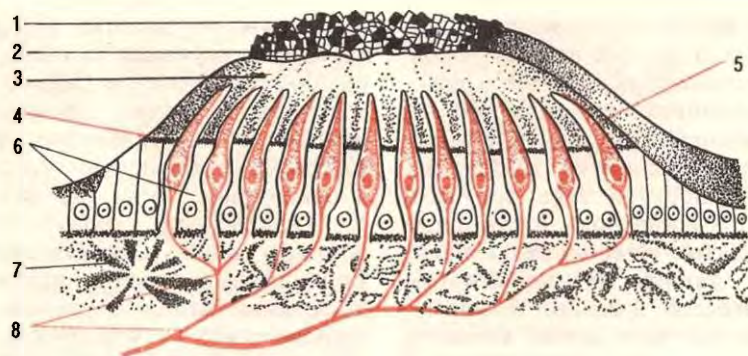
Полости полукружных каналов лабиринта внутреннего уха расположены в трех плоскостях, примерно под прямым углом друг к другу, что

позволяет осуществлять контроль за различными поворотами головы в любой плоскости. Полукружные каналы соединяются с полостью преддверия, которое сообщается с улиткой.

В каждом мешочке преддверия имеются возвышения — пятна, где размещены рецепторные клетки. Одна половина каждой клетки цилиндрическая, другая сужена и снабжена одним подвижным и 60—80 склеенными неподвижными волосками. Они находятся в студенистой массе, покрывающей все рецепторное пятно. Эта масса названа покровной или *отолитовой перепонкой*. Она имеет вид войлокообразной студенистой ткани, в петлях которой расположено большое количество микроскопических кристаллов шестиугольной формы из фосфорно-углекислого кальция, называемых *отолитами* (рис. 95). Отолитовый слой, или отолитовая мембрана, тяжелее остальной ткани и может оказывать давление на волоски рецепторных клеток.

Рецепторный аппарат преддверия раздражается при ускоряющемся или замедляющемся прямолинейном движении тела, тряске, наклоне тела или головы. В таких случаях отолитовая мембрана своей тяжестью либо растягивает волоски, либо давит на них. Изменения в натяжении волосков воспринимаются рецепторными клетками и передаются в центральную нервную систему. Таким образом, отолитовый аппарат воспринимает как раздражения от ускорения или замедления прямолинейного движения, так и изменения в положении головы, вызывающие смещение отолитовой мембраны.

В перепончатых полукружных каналах рецепторные клетки находятся только в одном конце каждого канала, в его расширении — *ампуле*. В ней расположен так называемый *гребешок*, состоящий из опорных и рецепторных клеток с длинными волосками. Клетки погружены в полупрозрачную студенистую массу,



95 Схема структуры отолитового аппарата:

1 — отолит; 2 — отолитовая мембрана; 3 — желатинозная масса; 4 — рецепторные клетки; 5 — волоски рецепторных клеток; 6 — опорные клетки; 7 — слой мостовидных клеток; 8 — волокна лабиринтного нерва

которая так же, как отолитовая мембрана, покрывает весь гребешок. Но воспринимающий прибор полукружных каналов не содержит отолитов, и механизм его действия иной. Эндолимфа, заполняющая внутренний канал полукружных каналов, оказывает равномерное влияние на покровную перепонку, если голова находится в покое или если животное движется равномерно и прямолинейно. Если же голова поворачивается в сторону, то давление эндолимфы на стенки полукружных каналов меняется. Вследствие инерции эндолимфы в канале смещается и сильнее давит на сторону, противоположную движению. Воспринимающие клетки реагируют на это изменение и посылают в мозг соответствующую информацию. Следовательно, воспринимающие клетки полукружных каналов реагируют на угловое ускорение, то есть на перемену направления движения, если даже скорость его остается постоянной. Они воспринимают также вращательное ускорение и замедление.

К рецепторным клеткам вестибулярного аппарата подходят отростки нервных биполярных клеток, образующих вестибулярный ганглий. Между рецепторной клеткой и дендритом биполярного нейрона имеется

синапс. Передача возбуждения в нем происходит посредством ацетилхолина. Вторые отростки биполярных нейронов образуют вестибулярную ветвь слухового нерва. По его волокнам импульсация передается в вестибулярные ядра продолговатого мозга. Здесь осуществляется первичная обработка поступившей информации о движении и положении тела и головы в пространстве. Пройдя вестибулярный комплекс продолговатого мозга, афферентные пути вестибулярного аппарата перекрещиваются на уровне трапециевидного тела и направляются к вентробазальному комплексу таламуса, откуда афферентная импульсация идет к височной области коры больших полушарий.

Вестибулярный аппарат функционирует во взаимодействии с другими сенсорными системами и имеет большое значение для движения животного. При сильном раздражении полукружных каналов у животных возникает ряд вегетативных рефлексов, проявляющихся потоотделением, рвотой, изменением деятельности сердечно-сосудистой системы. Эти реакции могут быть выражены в различной степени, и, если организм обладает высокой чувствительностью вестибулярного аппарата, они настолько сильны, что ведут к болезненному состоянию (морской болезни).

При двустороннем разрушении вестибулярного аппарата у животных развиваются глубокие двигательные расстройства, которые через

некоторое время могут компенсироваться за счет других анализаторов.

При космических полетах в условиях невесомости сила притяжения земли уравновешена центробежной силой, направленной от земли. Невесомым становится весь организм человека или животного, в том числе и его отолиты. Невесомые отолиты перестают давить на рецепторные клетки, и мозг не получает информации о том, где верх и низ. Оtolиты отстают от движения головы и при резких ее поворотах вызывают необычные раздражения чувствительных клеток, что ведет к сильной головной боли, рвоте и пр.

ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Органы вкуса информируют животных о характере веществ, поступающих в рот с кормом. Вкусовой анализатор, так же как и обонятельный, является контактным. Рецепторы вкуса — *хеморецепторы* — расположены в сосочках языка, мягком нёбе, задней стенке глотки, миндалинах и надгортаннике. Они представляют собой особые образования — *вкусовые луковичицы* (вкусовые почки). Сосочки имеют различную форму и разделяются на грибовидные, желобовидные и листовидные. *Грибовидные сосочки* выступают над поверхностью языка и по форме напоминают гриб, *желобовидные* погружены в толщу слизистой и отделены от нее кольцевидным желобком; *листовидные* состоят из нескольких вертикальных складок, расположенных параллельно, в виде листочков (рис. 96). Вкусовые луковичицы достигают поверхности эпидермиса, проникая через всю его толщу, и открываются наружу небольшим отверстием — *вкусовой порой*. Вкусовые луковичицы овальной формы и состоят из веретенообразных вкусовых клеток, поддерживаемых опорными клетками цилиндрической формы. Верхушка вкусовой клетки имеет микрореснички.

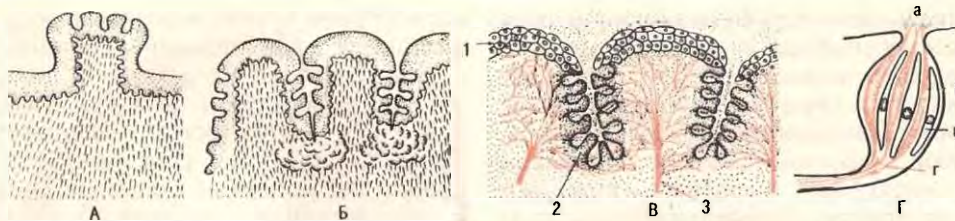
392

В каждом сосочке расположено несколько вкусовых луковичиц, причем их больше всего в желобовидных сосочках. Сосочки разных видов находятся на различных участках языка. Желобовидные лежат ближе к основанию языка, на его спинке. У жвачных их много — 8—17; у лошади, свиньи и собаки всего 2—4. Грибовидные сосочки присутствуют на спинке языка и по его краям; больше всего их у жвачных. Листовидных сосочков у жвачных нет, у собак они развиты очень слабо. В слизистой оболочке языка имеются также рецепторы, воспринимающие температуру, боль, прикосновение, давление.

Рецепция вкуса. Во вкусовую пору луковичицы со слюной проникают химические вещества, взаимодействующие с микроворсинками вкусовых клеток. Происходят сложные биохимические и биоэлектрические процессы, в результате которых возбуждаются рецепторы вкусовых клеток.

Импульсы от рецепторов вкуса по афферентным волокнам ветвей тройничного, языкоглоточного, блуждающего и лицевого (барабанная струна) нервов направляются в начальный центр вкуса (ядро одиночного пучка) в продолговатом мозге. Оттуда импульсы идут по аксонам нейронов II порядка, образующим перекрест, поднимаются в составе медиальной петли до дугообразного ядра таламуса, а затем к коре больших полушарий. Считают, что корковый конец вкусового анализатора расположен в нижней части соматосенсорной коры (нижний конец центральной извилины около сильвиевой борозды) (И. Пфаффлин, 1959; Р. Бенъямин, 1963).

До недавнего времени считали, что существует четыре вида веществ, воздействующих на вкусовые рецепторы: горькие, соленые, кислые и сладкие. Затем к ним стали добавлять и вкус воды, так как найдены нервные волокна, передающие информацию только в тех случаях, когда вкусовые рецепторы языка



96 Вкусовые сосочки:

А — грибовидные; *Б* — листовидные; *В* — желобовидные; *1* — поверхностный эпителий; *2* — вкусовые луковички; *3* — нервы; *Г* — вкусовая луковичка; *а* — поры луковички; *б* — вкусовая клетка; *в* — опорная клетка; *г* — нервные волокна

ощущают обыкновенную питьевую воду.

Кислый вкус определяется наличием свободных водородных ионов, соленый вкус дают некоторые соли, а горький и сладкий — вещества разного строения. Одни вкусовые луковички реагируют только на горькие вещества, другие — на соленые, третьи — на кислые, четвертые — на сладкие. Если провести точечное воздействие на отдельный сосочек, то он бывает резко чувствителен лишь к одному из четырех видов раздражителей. Большей частью сосочки реагируют на два, три, а иногда на все четыре вида раздражителей. Это объясняется тем, что в одном сосочке находятся луковички с различными рецепторами. Рецепторы, чувствительные к разным веществам, неравномерно распределены на поверхности языка.

При длительном воздействии на вкусовые рецепторы одним веществом чувствительность к нему постепенно снижается, иногда даже полностью исчезает ощущение вкуса.

То, что обычно называют вкусом какого-либо вещества, определяется не только раздражением вкусовых рецепторов, но и ряда других, находящихся в полости рта и носа. Для формирования вкусового ощущения имеет значение и раздражение обонятельных рецепторов, а также тактильных, болевых и температурных рецепторов рта; они обуслов-

ливают возникновение вяжущего, терпкого вкуса.

Органы вкуса и деятельность желудка тесно связаны между собой. Вкусовая чувствительность меняется в зависимости от функционального состояния желудочно-кишечного тракта. Сигналы с интерорецепторов слизистой желудка идут в центральную нервную систему, которая регулирует возбудимость вкусовых рецепторов. При голоде вкусовые рецепторы активны, а при сытости многие из них выключаются из работы и теряют способность определять вкус поедаемых веществ.

У травоядных вкусовой анализатор развит очень хорошо. На пастбище животное встречается с большим разнообразием трав, из которых одни содержат многие вещества, необходимые для нормальной жизнедеятельности организма; другие могут быть менее питательными или даже ядовитыми, и поедание их вызывает отравление. Пасущиеся коровы едят не всю траву подряд, некоторые растения они обходят. Точно так же зимой они перебирают сено и иногда выкидывают из кормушек стебли несъедобных трав. Крупный рогатый скот и овцы хорошо различают кислое, горькое, соленое и сладкое. Существенной разницы в скорости образования условных рефлексов на то или иное вещество у них не установлено.

У хищных вкусовой анализатор развит значительно хуже. Корм хищника более однообразен: мясо животных в нормальных условиях не может принести ему вреда, поэтому и не возникает необходимости тонко различать его вкус. Однако не все части тела животного равноценны по пи-

тельности. Крупные хищники, убив добычу, прежде всего разрывают ей брюхо и поедают печень, желудок, кишки вместе с содержимым и лижут кровь. Таким образом, они обеспечивают себя комплексом витаминов и другими жизненно важными веществами. Затем уже поедают мышцы.

Вкусовой анализатор — первое звено в сложном аппарате пищеварения. Вещества, растворенные в воде или в слюне, попадая на вкусовые рецепторы языка, рефлекторно вызывают функционирование пищеварительных желез. Ощущение вкуса возбуждает пищеварительный центр мозга, и появляется чувство аппетита. Возбуждение пищевого центра стимулирует деятельность желез пищеварительного тракта. Поэтому очень важно, чтобы животное поедало корм с аппетитом, так как при этом питательные вещества, находящиеся в нем, лучше усваиваются. Питательность рациона можно повысить, если изменить порядок скармливания входящих в него кормов, разнообразить количественное соотношение их и т. д.

Животные неодинаково относятся к различным вкусовым веществам. Неприятный человеку горький вкус не вызывает у них отрицательного ощущения. Зайцы и лоси любят грызть осину, кора которой очень горькая. Любят осину также лошади и кролики. Менее приятно для животных кислое. Например, лимон отвергают и лошади, и коровы, и собаки. У овец легко образуются условные рефлексы на все категории вкусовых веществ.

ИНТЕРОРЕЦЕПТИВНЫЙ И ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОРЫ

Регуляция функции внутренних органов и сосудов осуществляется при помощи расположенных в них рецепторов, сигнализирующих в центральную нервную систему о состоянии внутренней среды организма. Интерорецепторы имеются в пище-

варительном тракте, в сердечно-сосудистой и дыхательной системах, в почках, печени и в других органах.

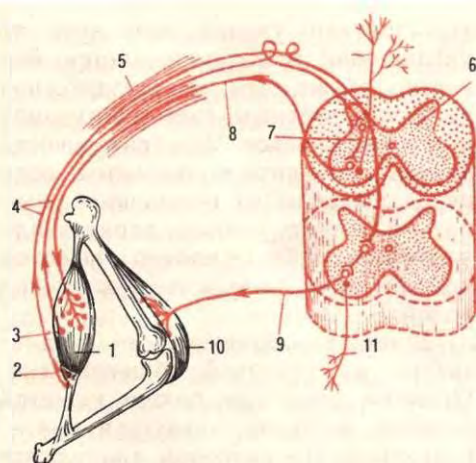
Висцерорецепторы обладают большой чувствительностью, специфически реагируют на различные раздражители и играют большую роль в поддержании гомеостаза организма и саморегуляции вегетативных функций. В соответствии с воспринимаемыми раздражениями интерорецепторы делятся на барорецепторы, механорецепторы, хеморецепторы и осморецепторы. Рецепторные клетки представляют собой свободные нервные окончания, колбы Краузе, тельца Фатера — Пачини, в некоторых случаях они имеют очень сложную структуру.

Импульсы от рецепторов внутренних органов вызывают рефлексы, регулирующие кровообращение, дыхание, пищеварение и пр. Химические раздражители влияют на сульфгидрильные группы белков, изменяя белковый обмен.

На раздражение интерорецепторов можно выработать условные рефлексы, из чего следует, что импульсы от них доходят до коры. Однако сигналы, поступающие в кору от внутренних органов, не формируют дифференцированных ощущений. Здоровый организм не чувствует своего сердца, желудка, печени. Но сигналы, поступающие от интерорецепторов, несмотря на свою определенность, влияют на кору, определяя ее тонус и отражаются на общем самочувствии.

Двигательный анализатор постоянно получает информацию о положении тела в пространстве, степени сокращения мышц и о передаче этой информации в центральную нервную систему. Все многообразие движений координируется посредством двусторонних связей между центральной нервной системой и мышцами тела. Большую роль в этом играет мозжечок.

В мышцах, сухожилиях, связках и на поверхности суставов находятся



97 Проприоцептивная взаимосвязь в мышцах конечностей:

1 — мышца-сгибатель; 2 — рецепторы сухожилия (тельца Гольджи); 3 — мышечные рецепторы; 4 — центробежные волокна; 5 — смешанный нерв; 6 — спинной мозг; 7 — промежуточный нейрон; 8 — моторные волокна, иннервирующие мышцы-сгибатели; 9 — моторные волокна, иннервирующие мышцы-разгибатели; 10 — мышца-разгибатель; 11 — соединительные волокна мозга

проприорецепторы, при помощи которых воспринимаются пассивные и активные движения отдельных частей тела и осуществляется координация движений (рис. 97).

Координация движений осуществляется разными путями. В различных отделах нервной системы, начиная со спинного мозга, возбуждение может переходить через промежуточные нейроны с афферентных путей на эфферентные. Проводниковый отдел двигательного анализатора может посылать импульсы в различные скопления серого вещества и вызывать двигательные реакции различной сложности.

Импульсы, идущие от проприорецепторов, непрерывно и точно сигнализируют о степени сокращения или расслабления каждой мышцы, о степени натяжения каждого сухожилия. Все эти импульсы, взятые вместе, сообщают о малейшем изменении положения тела или любой его части. Данное чувство положения частей тела в пространстве И. М. Сеченов

назвал «темным». И действительно, можно точно охарактеризовать раздражители экстерорецепторов, например зрительного (свет — яркий, слабый; цвет — красный, желтый) или слухового (звук — высокий, низкий) и прочих, но возбуждение проприорецепторов вызывает лишь смутное неопределенное ощущение. Однако это ощущение позволяет животному даже в темноте, без контроля зрительного анализатора, принять любую позу, прикоснуться лапой к кончику носа, уху и т. д.

В продолговатом мозге и в других пунктах головного мозга происходит взаимодействие не только между различными участками двигательного анализатора, но и между разными анализаторами. У животных слуховой анализатор тесно связан с двигательным. Например, у лошадей движения легко согласуются с ритмичным звуковым раздражителем, причем для этого не нужно никакого специального обучения. Данные связи возникают легко потому, что такие движения, как ходьба и бег, сами по себе являются ритмичными.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ АНАЛИЗАТОРОВ

Все рецепторы имеют представление в коре головного мозга, где и возникает ощущение воспринятого и переданного раздражения. Для каждого анализатора в коре существует собственная зона. Однако эти зоны нечетко отграничены одна от другой, они соприкасаются, заходят друг на друга, перекрещиваются.

В зрительном центре головного мозга обнаружены клетки двух родов. Одни из них отвечают только на раздражение светом, другие воспринимают сигналы и от других анализаторов, и с них даже в полной темноте можно снять электрический импульс, причем на свет эти клетки реагируют неодинаково, а в зависимости от того, какие еще рецепторы в данный момент посылают сигналы

в мозг. Предполагают, что и в других нервных центрах имеются клетки двух родов. Свойство рецептора реагировать лишь на адекватные раздражители отнюдь не препятствует действию анализаторов друг на друга. Организм получает сигналы от всех анализаторов одновременно и реагирует на них целесообразными действиями. Сложные акты поведения у высших млекопитающих осуществляются в результате взаимодействия разных корковых анализаторов. Условные рефлексы, выработанные на зрительные раздражители, протекают с участием ядра коркового зрительного анализатора и других проекционных и ассоциативных полей. То же происходит и при проявлении условных рефлексов, образующихся на звуковые и другие раздражители.

Примеров взаимодействия анализаторов можно привести очень много. Известно, что зрение связано с работой вестибулярного аппарата. Человек, стоящий на краю пропасти и смотрящий в нее, испытывает головокружение, но если этого же человека подвести к краю пропасти с завязанными глазами — голова у него не закружится. На вестибулярный аппарат может влиять желтый цвет. Если человек продолжительное время находится в комнате, где все желтое: стены, потолок, мебель, окна, — то у него появляются головокружение и тошнота, то есть развивается морская болезнь, которая является характерным нарушением функций вестибулярного аппарата. Многие люди теряют равновесие в красных очках. Такой же эффект можно получить при взаимодействии анализатора равновесия и слухового; высокие звуки заставляют человека пошатываться.

Факт взаимосвязи звукового и зрительного анализаторов хорошо демонстрируется в следующем опыте: если на экране в кино показать неподвижный световой круг и затем включить вибрирующий звук, то мно-

гие зрители увидят, что круг то увеличивается, то уменьшается. Известно также, что при воздействии на глаза зеленым светом слуховой порог понижается. Чувствительность зрения в темноте повышается, если перед выходом из освещенной комнаты в темноту сделать зарядку или несколько глубоких вдохов и выдохов или обтереть лицо и шею холодной водой.

Влияние обонятельного анализатора на вкусовой общеизвестно. Приятно пахнущее блюдо кажется вкуснее, а дурно пахнущая еда — невкусной. Но вкусовой анализатор связан также и со зрительным: при ярком свете на языке работает больше вкусовых клеток.

Бывают случаи, когда раздражители, казалось бы, адекватные для одного рецептора, воздействуют на другой. Так, ультразвук, лежащий вне пределов восприятия звукового анализатора, влияет на зрительный. У человека, находящегося возле источника ультразвука, повышается острота зрения, то есть снижается порог восприятия зрительных раздражителей. Ультрафиолетовые лучи, которые лежат за пределами порогов рецепторов человека, понижают способность различать цвета, причем не нужно воздействовать этими лучами на глаза. Способность различать цвета понижается и в том случае, если пучок ультрафиолетовых лучей направить на кожу в любом месте тела.

Все вышеприведенные примеры касаются человека. Вопросы взаимодействия анализаторов у животных изучены мало. Поскольку у них пороги раздражения некоторых анализаторов значительно ниже, чем у человека, выяснение этих явлений позволит получить много интересных данных. Это удастся сделать методом условных рефлексов. От животного можно получить сведения о том, что оно видит, слышит, обоняет, нужно лишь подобрать соответствующую методику. Если у человека

с очень хорошим слухом порог раздражения лишь в 2—4 раза выше средней силы давления, вызываемого движением молекул воздуха, и если эти колебания, эти флюктуации находятся почти на уровне порога его слуха, то кошка или собака, у которых слух много тоньше, вероятно, могут слышать непрерывный шорох, вызываемый колебаниями частиц воздуха.

Пороги раздражения некоторых анализаторов животных точно еще не установлены, так же как нет и достаточных данных об их способности к тонким дифференцировкам. Между тем посредством анализаторов осуществляется связь организма с внешней средой. Анализаторы определяют

реакцию на то или иное воздействие, благодаря им происходит уравнивание организма со средой, иными словами, анализаторы играют большую роль в эволюции животного мира.

Контрольные вопросы

1. Учение И. П. Павлова об анализаторах и современные представления.
2. Общие свойства анализаторов.
3. Кожный анализатор, температурная и болевая реакции.
4. Обонятельный анализатор и механизм обоняния.
5. Зрительный анализатор, цветовое зрение и мимикрия.
6. Слуховой анализатор.
7. Вестибулярный аппарат.
8. Вкусовой анализатор.
9. Взаимодействие анализаторов.

Глава 15

ФИЗИОЛОГИЯ ДВИЖЕНИЯ

Движение животных представляет собой совокупность сложных координированных двигательных актов, обуславливающих передвижение тела в пространстве (локомоцию) или направленных на выполнение конкретной работы при добывании корма и его приеме, осуществлении половых, поведенческих и многих других физиологических отправления. Ч. Дарвин доказал, что в процессе эволюции закрепились формы движения, наиболее полезные для данного вида животных.

Совершенствование органов движения, а также чрезвычайное разнообразие двигательных актов у различных животных необходимы для приспособления к среде обитания на суше, в воде или воздухе. В процессе филогенетического развития совершенствовались одни функции, например ярко выраженная способность быстрого бега у лошадей, северных оленей, а другие — постепенно утрачивались или видоизменялись. Выработка наиболее совершенного способа передвижения происходила в результате длительной эволюции двигательного аппарата.

Движения положительно влияют на обмен веществ и продуктивность животных. Показателем интенсивности движения служит уровень потребления кислорода. Например, лошадь в покое за 1 мин потребляет 1,2—1,8 л кислорода, а после бега — 6—8 л. Мышечная работа вызывает ускорение сердечной деятельности и дыхания, изменяет состав крови и лимфы.

Постоянное движение животных приводит к усиленному развитию мышц и других работающих органов. Например, у горских коров, выполняющих повышенную физическую нагрузку при движении по крутым склонам гор, относительная масса сердца и легких равна 2,12 % к массе тела, а у коров костромской породы только 1,3 %. В результате активного движения у молодняка повышается газообмен, увеличивается число эритроцитов, лейкоцитов и гемоглобина, улучшаются рост и развитие. Число эритроцитов возрастает до 13—14 млн в 1 мм³ крови (Л. С. Пирогов).

Движение животных в виде движения улучшает процессы пищеварения и усвоения кормов, повышает резистентность организма,

положительно влияет на мясную и молочную продуктивность. В механизме действия двигательных актов важная роль принадлежит повышению уровня газоэнергетического обмена, способствующего крово- и лимфообращению, обеспечивающему трофику всех тканей и органов.

Изучение движения лошади начато значительно раньше, чем было открыто кровообращение, законы сердца и др. Ксенофон (около 430 г. н. э.) наблюдал за движениями тела лошади и выделил понятие «физиология движения». Гален (130—200 г. н. э.) подробно изучал строение скелета у лошадей, ослов, телят, овец, свиней и обезьян. Он обосновал биомеханику с позиций анатомического строения скелета. Глубокие научные исследования движений лошади провел Леонардо да Винчи (1452—1519). Он создал атлас двигательных актов лошади и четко описал аллюры. Его рисунки, дошедшие до нас, характеризуются точностью наблюдения и высоким качеством исполнения.

Однако обстоятельное изучение физиологии движения стало возможным лишь с появлением фотографии и кино. Ускоренная киносъемка — рапид-кино — позволила получить кадры, которые при пропускании через обыкновенный киноаппарат замедляются в 15 раз, что дало возможность изучить фрагменты и последовательность смены фаз локомоций лошадей и других животных.

Физиология движения рассматривает двигательные акты как целостную реакцию организма на различные внешние и внутренние сигналы в неразрывной связи с регулирующей функцией центральной и вегетативной нервной системы, периферических нервов. Поскольку каждая двигательная реакция включает сокращение групп мышц и связана со строением костей, связок и суставов, все элементы конечностей имеют важное значение для движения. Для

обеспечения двигательной активности тела не менее существенно постоянное кровоснабжение и отток крови из вен и лимфы от функционирующих мышц, а также обмен веществ в них: ресинтез АТФ, гликолиз, окислительное фосфорилирование и др.

ВИДЫ ДВИЖЕНИЯ

Стояние и движение на месте. В акте стояния большое значение имеет рефлекс «поддержки», связанный с центрами красного ядра. Данный акт заключается в рефлекторном перераспределении тонуса мышц сгибателей и разгибателей. Мышцы находятся преимущественно в статическом состоянии, то есть в длительном тоническом напряжении, поэтому стояние требует затраты значительной мышечной энергии. Лошади в стоячем положении могут оставаться очень долго, что связано с анатомо-физиологическими особенностями их организма. Так, суставы передней конечности расположены на одной отвесной линии, вследствие чего для опоры конечности не нужно большого напряжения мышц. Бедренный и коленный суставы испытывают большее напряжение, поскольку они должны фиксироваться под углом 150° , и животное периодически облегчает ту или другую конечность. При стоянии важную функцию выполняют сухожилия.

Многие движения осуществляются на месте: животное ложится, встает, поднимается на дыбы, делает садку при половом акте и др. Это сложные, многозвеньевые рефлексы, в основе которых лежит деятельность лабиринтных, мозжечковых и шейных нервных центров, регулирующих тонус мышц и координацию движения. Ложась, лошадь сперва опускает голову, затем подбирает под себя конечности, как передние, так и задние, сгибает спину. Тонус мышц конечностей, куда повернута голова, повышается, а с противоположной стороны не-

сколько снижается. Лошадь валится в ту сторону, где тонус мускулатуры ослаблен.

Жвачные ложатся так же, как и лошади, но ведущим моментом в их движениях является изменение положения головы и спины, связанное с лабиринтными, шейными и спинными рефлексам.

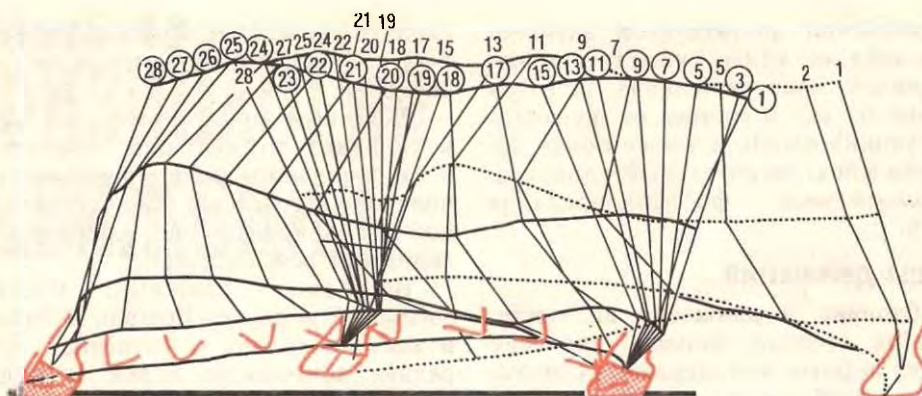
Вставание — сложный, многозвеньевой рефлекс. Лошадь вначале поднимает голову и вытягивает передние конечности, вслед за этим выпрямляет и поднимает переднюю часть туловища и голову. Потом животное переносит центр тяжести на переднюю половину туловища и голову и быстро поднимает заднюю часть тела. Крупный рогатый скот вначале встает на тазовые конечности, затем, разгибая суставы грудных конечностей, поднимает переднюю часть туловища и голову.

Сложные движения — лягание, вставание на дыбы, садки самца — координируются импульсами коры полушарий мозга и характеризуют поведение животных в конкретной обстановке. В осуществлении этих рефлексов участвуют рецепторы лабиринтов, шейных мышц и кожной поверхности тела.

Согласно закономерностям, выявленным Магнусом, в таких рефлексах осуществляется принцип «ведущей роли головы» — движения тела облегчаются, если им предшествует соответствующее движение головы.

Движение с места. Наиболее медленный вид движения — это шаг. При ширине шага 1,4—1,8 м лошадь проходит 6—7 км в час. Перемещение конечностей происходит следующим образом: одна передняя поднимается, другая выносится вперед, третья опирается и четвертая отталкивается.

При шаге сокращаются мышцы-синергисты при одновременном торможении антагонистов, в результате туловище плавно или толчкообразно выносится вперед. Различают две



98 Фазы движения конечности лошади при шаге:

цифры в кружках — для левой конечности, для правой — без кружков — показывают последовательность положений движения конечностей

фазы движения шагом: фазу опирания и фазу висения конечности, или фазу опоры и фазу переноса конечности (рис. 98). Шаг считается правильным, если задние копыта попадают в следы передних. Он будет коротким, если следы задних конечностей не доходят до передних, и длинным, когда следы задних конечностей перекрывают следы передних. Последний — это хороший шаг. Во время рыси происходит одновременный подъем передней и задней конечностей, расположенных по диагонали.

Поступательная сила при шаге связана с толкательными стимулами задних конечностей.

Фазу опирания подразделяют на два отрезка: передний и задний, причем у здоровых лошадей эти отрезки равны между собой. В передний отрезок происходит активное сокращение мышц разгибателей конечности, задний — характеризует время опирания и отрыв копыта от почвы. В осуществлении последнего имеют значение эластические свойства пальцевого мякиша, мякишных хрящей, сращенных с ветвями копытной кости, а также упругость рогового башмака и стрелки копыта лошади.

Шаг следует рассматривать как основной аллюр лошади. При других аллюрах — рыси, галопе, карьере — происходят лишь различные сочетания движений конечностей, характерных для этих видов движения.

Особое движение лошади — *иноходь* характеризуется одновременным движением конечностей тазовой и грудной соответствующей части тела, а не перекрестно. Поэтому у иноходца во время бега слышны не четыре такта, а только два.

При движении *рысью* конечности движутся приблизительно одновременно. Ширина шага до 3,3 м, скорость движения 18 км в час. При *галопе* ширина шага возрастает до 3—8 м, а при длинном шаге в скаковом галопе наблюдается свободный полет лошади. Скорость движения более 1 км в минуту.

Аллюры. Аллюры — это сложно-рефлекторные акты. Они приобретаются в результате систематического тренинга.

Прыжок — один из видов сложных движений, совершенствующихся и изменяющихся в результате систематических упражнений нарастающей сложности.

Прыжки могут быть горизонтальными — через ров, вверх — через барьер, импровизированную стенку или вниз — с уступа через невидимый ров (немецкая ловушка), через реку и др. Прыжок состоит из фазовых движений: разбег, замедление у пре-

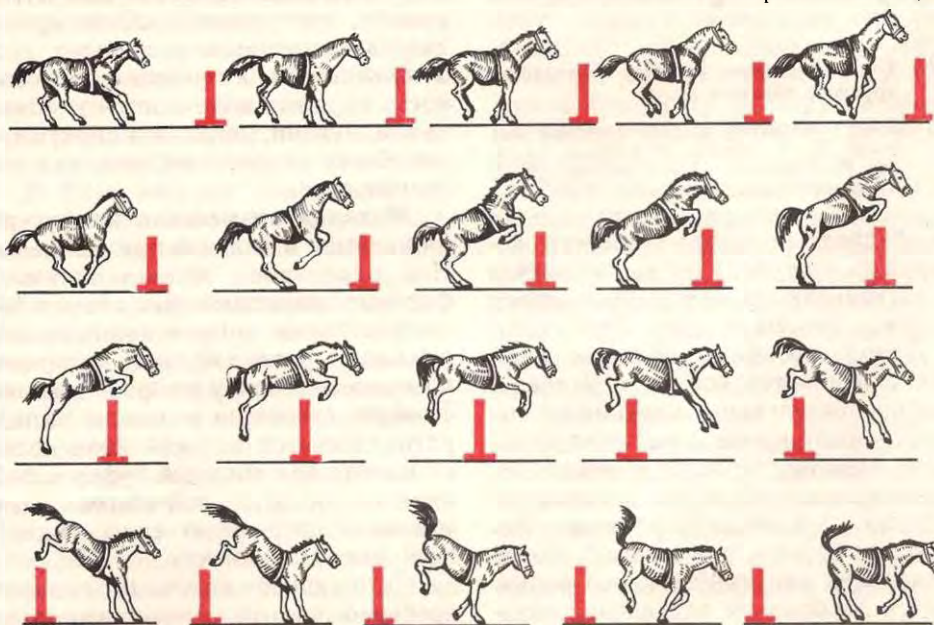
пятствия, отталкивание, полет, приземление. Вначале лошадь отталкивается от почвы передними конечностями, при этом голова закидывается слегка назад, а туловище становится в положение «стойки». Затем происходит быстрый, сильный удар тазовыми конечностями с одновременным опусканием головы и броском тела вперед и вверх. Этот толчок осуществляется всеми мышцами тазового пояса и разгибательной группой тазобедренных, коленных и скакательных суставов. В результате лошадь перелетает через препятствие с согнутыми конечностями. Приземление происходит на обе грудные конечности при поднятой голове (рис. 99). Положение конечностей при толчке и полете связано с тонусом мускулатуры и зависит от сигнала, подаваемых всадником. Несвоевременное и неправильное вмешательство в движение лошади при прыжке может отразиться на положении туловища и головы и привести к рефлекторному изменению положения конечностей (рис. 100). Поэтому

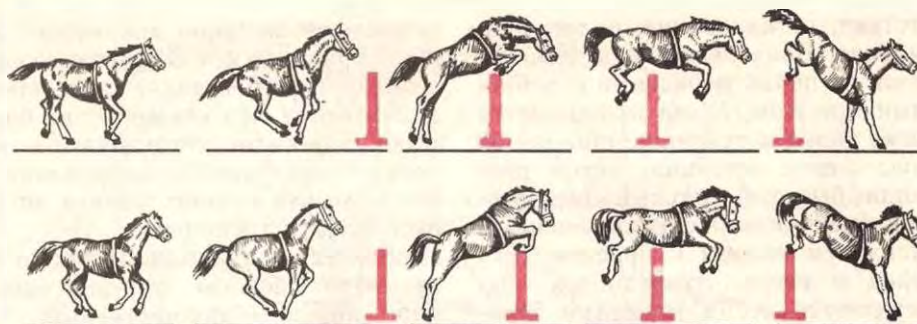
существует правило «не мешай лошади при прыжке». В прыжке исключительную роль отводят зрительному анализатору, что указывает на большую сложность этого аллюра, поэтому близорукие лошади обычно не могут «взять препятствие» и не допускаются к тренингу.

Лошади поддаются выездке и показывают сложные фигуры, например пируэт — вращательный тип движения с полным оборотом вокруг своей оси и лансаду — крутой высокий прыжок, смена ног на галопе; два элемента — пассаж и пиаффе могут выполнять только некоторые, хорошо выдрессированные лошади.

Определенный интерес представляют особенности движения лактирующих коров и молодняка. При движении вперед у тяжелой молочной коровы нижняя часть тазовой конечности вращается внутрь, а затем наружу. В первой стадии шага, когда суставы, расположенные дистально к коленному сочленению, сгибаются, тазобедренный сустав вращается так, что и коленное сочленение направлено наружу, а дистальная часть конечности внутрь. Затем, когда коленное сочленение разгибается, а

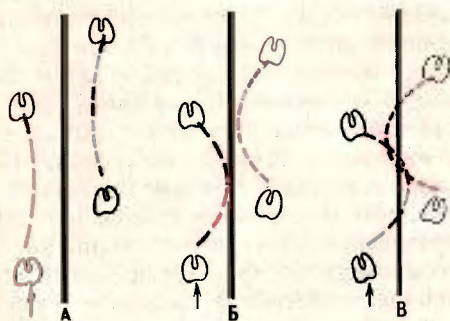
99 Кинограммы основных фаз прыжка лошади (по В. И. Дорофееву)





100 Кинограммы прыжков жеребца Профиля:

вверху — прыжок без ограничения головы; *внизу* — прыжок с частичным ограничением головы и шеи снижает эффективность прыжка и координацию движений (по В. И. Дорофееву)



101 Схема движения тазовых конечностей крупного рогатого скота:

А — у молодняка и нелактирующей коровы; *Б* — у коровы со средним удоем (из П. Гринафа); *В* — у высокоудойной молочной коровы.

тазобедренный сустав сгибается, конечность еще больше вытягивается и дистальная ее часть отклоняется наружу, описывая дугу (рис. 101).

Такой своеобразный вынос тазовых конечностей связан с условно-приспособительными реакциями высокоудойных коров к наличию большого вымени. При этом возникает значительная абдукция конечности, которая удерживается в заднем положении больше, чем в норме. После нескольких лактаций у коров развивается Х-образная постановка тазо-

вых конечностей, которая может влиять на равномерность распределения массы на тазовые конечности.

У молодняка крупного рогатого скота и нестельных коров вращение конечности наружу выявляется редко. У них конечности движутся почти прямолинейно вперед, как у лошадей.

При поворотах у коров имеются некоторые особенности движения. Так, момент поворота включает такие виды движения, как абдукция, аддукция и поворот наружу и внутрь. При сочетании этих движений происходит вращение конечности (циркумдукция), в результате чего дистальная часть конечности описывает дугу, а проксимальная — конус. Например, при повороте налево правая тазовая конечность описывает дугу, а проксимальная — конус. Способность грудных конечностей к абдукции, аддукции, ротации и циркумдукции более ограничена, чем тазовых конечностей.

Механизм изменения конфигурации копыта и пальцев при движении. Под механизмом копыта понимают фазовые периодические изменения конфигурации копыта (расширение, сужение, ротация) при опирании конечности о почву и в фазе висения. Тяжесть туловища и головы лошади распределяется по всей конечности, но копыто как опорный буфер ослабляет и в значительной степени гасит толчки и сотрясения силы тяжести всей массы животного.

Сухожильно-связочный аппарат, особенно пальца, также амортизи-

рует сотрясение и толчки, причем сила тяжести распределяется на все мелкие кости карпального и скакательного суставов. В копыте имеются специализированные ткани: пальцевый мякиш, венчик, роговая капсула, вогнутая подошва со стрелкой и заворотными углами,— которые в значительной степени способствуют ослаблению ударов о почву, особенно каменистую, и защищают мягкие ткани от повреждения.

В фазе опирания конечности тяжесть тела лошади быстро и сильно переваливается на задний участок копыта, на область открытой стороны стенки, иначе говоря, на область мякиша. Происходит сильное перерастягивание путового сустава (дорсальная флексия), путовая и венечная кости принимают более горизонтальное положение; они как бы продавливаются вниз. Наибольшее напряжение испытывают сухожилие поверхностного пальцевого сгибателя и межкостный мускул с волярными связками.

Пальцевый мякиш, испытывая давление сверху и снизу, становится более плоским и широким и вместе с мякишными хрящами раздается в стороны. Вследствие этого эластичная, упругая роговая стенка расширяется в пяточных частях. Челючная часть также вдавливается в мякиш, что имеет существенное значение в расширении копыта при опоре.

В фазе висения конечности или последовательного сгибания суставов растянутый мякиш постепенно освобождается от давления, приходит к исходному эластичному состоянию и подобно упругой резине механически отталкивает копыто от почвы, способствуя сгибанию суставов пальца и помогая сухожилиям мышц сгибателей.

У парнокопытных животных в фазе опирания пальцы расходятся в стороны, что ведет к расширению межкопытной щели. В этот момент межпальцевые крестовидные связки растягиваются, а пальцевые мякиши

сдавливаются, амортизируя опирание. Сила тяжести животного в фазе опирания конечности о почву передается на сухожильно-связочный аппарат, мякиши и роговую капсулу с многочисленными листочками; все эти элементы конечности выполняют роль дистального амортизатора. В фазе висения конечности потенциальная энергия, заложенная в растянутых сухожилиях, связках и сжатом мякише, способствует ее поднятию и сближению пальцев.

Центр тяжести и распределение нагрузки при движении. Центр тяжести, обеспечивающий равновесие животного при движении, детально выяснен у лошади. Он находится в точке пересечения медиальной плоскости с трансверсальной у мечевидного отростка грудной кости и фронтальной плоскости между нижней и средней третью грудной клетки. У разных животных центр тяжести изменяется в зависимости от массы головы и шеи, а также положения тела и массы всадника. Соотношение массы передней части туловища к задней у лошади составляет 10:7. Изменение массы той или иной части туловища перемещает центр тяжести, вследствие чего утяжеляется соответствующая часть тела, что резко нарушает ритм движения. Например, перегрузка передней части туловища быстро утомляет животное.

Работоспособность мышц. Она зависит от ряда факторов и условий:

1) от правильного чередования работы и отдыха; оптимальный ритм движения обеспечивает лучшие условия для окислительно-восстановительных процессов в мышцах и предупреждает утомление;

2) от нормального функционирования всех систем организма, особенно центральной и симпатической нервной системы, эндокринных влияний, синаптической передачи возбуждения с нерва на мышцу, правильного содержания и кормления животных;

3) продуманный тренинг и правильное управление животными обеспечивают наилучшие условия функционирования всех систем организма и способствуют выработке полезных условных рефлексов при выполнении конкретной задачи;

4) работоспособность мышц улучшается в процессе тренировки, однако работающая мышца и организм утомляются.

Утомление мышц. В целом организме при работе раньше нервно-мышечных образований утомляются нервные центры. При утомлении мышцы нарушается синаптическая передача возбуждения с нерва на мышцу. Так, если мышца в результате длительной работы уже не отвечает новым сокращением на раздражение двигательного нерва, то ее можно заставить сократиться, поднеся электроды от стимулятора непосредственно к мышце. Следовательно, утомление в первую очередь связано с нарушением передачи возбуждения с нерва на мышцу, то есть с недостатком образования ацетилхолина в синаптических бляшках. Однако и в самой мышце происходит ряд биохимических процессов, характерных для утомления: накапливаются фосфорная кислота, связывающая ионы Ca^{++} , молочная кислота и др.

Перегрузка. Перенапряжение мышечных усилий ведет к быстрому утомлению. Систематическая чрезмерная работа и предъявление животному непомерно высоких требований могут привести к «срыву» — быстрой утомляемости и нарушению координации движений.

Непомерная тренировка также вызывает «срыв», поэтому только своевременное предоставление животному отдыха может восстановить работоспособность. Животные, испытывавшие перегрузку, долго ощущают ее последствия: у них снижается сократительная способность скелетных мышц, расширяются границы сердца и др.

При неправильном содержании животных выделяют понятие «стадное утомление». У свиней при скученном содержании, недостатке движения и свободного передвижения, а также в связи с гиподинамией или, наоборот, частыми переменами боксов появляются симптомы повышенной возбудимости; пугливости, слабости конечностей, они не могут быстро и легко ходить и бегать; из-за выделения адаптивных гормонов (норадреналина) снижается качество мяса — «водянистая свинина».

Систематическая и интенсивная работа мускулов способствует увеличению массы мышечной ткани, такое состояние мышцы называют *рабочей гипертрофией*. В ее основе лежит увеличение массы цитоплазмы мышечных волокон и числа содержащихся в них миофибрилл, сопровождающееся увеличением диаметра каждого волокна. Происходит активизация синтеза нуклеиновых кислот и белков, повышается содержание веществ, доставляющих энергию сокращения (гликогена, АТФ). Противоположное состояние рабочей гипертрофии — *атрофия мышц от бездеятельности*. Она возникает в тех случаях, когда скелетные мышцы в силу ряда причин бездействуют или слишком мало участвуют в двигательных актах всего тела, например при обездвиживании конечности после длительного наложения гипсовой повязки, повреждения сухожилий или нервов, отсутствия и недостаточности движения, при клеточном содержании. Особый вид нейрогенной атрофии возникает в случаях повреждения периферических нервов, когда мышца лишается нервной импульсации и обречена на постепенное отмирание вследствие нарушения трофики. Ведущее значение в этих процессах имеет выключение афферентных импульсов (А. Н. Голиков, 1961).

Тренинг. С физиологической точки зрения тренинг — выработка полезных условнорефлекторных актов

у животных в спортивных или хозяйственных целях. Задача тренинга — выработать у животного высокую работоспособность при выполнении движений определенного спортивного или хозяйственного характера (развитие быстроты, силы, выносливости, точности движений); совершенствовать координацию между важнейшими функциями организма.

Образование двигательных навыков происходит по принципу выработки сложных условных рефлексов, в формировании которых важнейшая роль принадлежит коре полушарий мозга, анализаторам экстеро- и интерорецепторов.

В процессе тренинга кора полушарий мозга получает сигналы из внешней и внутренней среды и на базе врожденных двигательных рефлексов происходит стойкое закрепление новых двигательных актов, достигающих весьма высокого совершенства как у лошадей, обезьян, зебр, так и у птиц и водоплавающих животных. В результате многократных повторений образуется динамический стереотип, и его соблюдение и подкрепление обеспечивают наибольший эффект. Наоборот, его нарушение может вредно сказаться на организме животного.

Тренинг рекомендуется проводить систематически и последовательно, увеличивая сложность упражнений. Но при этом нужно учитывать индивидуальные качества животного, тип его высшей нервной деятельности, следить за состоянием сердечно-сосудистой системы и внутренних органов. Показатели этих систем могут служить объективным критерием эффективности тренинга.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ТРЕНИРОВАННОСТИ МЫШЦ

Систематическая интенсивная работа мышц приводит к увеличению массы мышечной ткани. Мышца увеличивается в поперечнике, пре-

имущественно в результате разрастания саркоплазмы. Изменяется химический состав мышцы, возрастает количество белков, особенно гликогена, увеличивается диаметр каждого мышечного волокна. В мышце происходит усиленный синтез белков и нуклеиновых кислот, увеличивается содержание веществ, доставляющих энергию для мышечного сокращения: аденозинтрифосфата, креатинфосфата. В результате сила и скорость сокращения мышцы возрастают. Увеличение массы мышечной ткани при систематической работе приводит к рабочей гипертрофии мышц.

Показатель тренированности мышц — функциональное состояние организма, зависящее от способа тренинга, содержания животных (выгульное, стойловое), обеспечения рационом.

Энергетические процессы в мышцах связаны с распадом органических веществ и образованием тепла, но характер сокращения зависит от вида миофибрилл. Тетанические миофибриллы отличаются способностью длительно сокращаться вследствие обратимой деформации молекул сократительных белков. Способность к сокращению исчезает при температуре 50 °С. Фазные миофибриллы содержат белковые нити, которые при сокращении укорачиваются, теряя это свойство уже при 42 °С.

В процессе тренировки животных важное значение имеет ресинтез АТФ, непрерывно расщепляющейся при сокращении мышц, и накопление в миофибриллах свободных ионов Ca^{++} . Нарушение ресинтеза АТФ, например при отравлении, может привести к полному исчезновению АТФ и креатинфосфата, вследствие чего «кальциевый насос» перестает работать и мышца может прийти в состояние длительного сведения (контрактуры).

ДВИЖЕНИЕ ПТИЦ

Особенности движения птиц связаны с полетом и с передвижениями

на местности. Стояние кур требует большего напряжения мышц конечностей, чем у четвероногих. Центр тяжести проходит у них вне площади опоры, несколько спереди от тазобедренного сустава. Большую роль в поддержании равновесия играют хвост, крылья и длинная шея; они помогают увеличивать массу той или иной части тела, и птицы пользуются этим, изменяя положение шеи или крыла. Особенности расположения сухожильно-связочного аппарата птиц при сидении на ветке или на сесте обеспечивают прочное сгибание пальцев, надежный хват ветки без напряжения мышечной силы. У водоплавающих птиц плавательные перепонки выполняют роль гребных весел, а перемещение головы определяет направление движения. Плаванию способствует устройство суставов пальцев, при их разгибании происходит одновременное растяжение плавательных перепонок. Плавание и полет птиц — это сложнокоординированные физиологические акты, регулируемые центрами головного и спинного мозга, мозжечка и высоко развитой периферической нервной системы.

МЕХАНИЗМ РЕГУЛЯЦИИ ДВИЖЕНИЯ

Во всяком движении, каким бы простым оно ни казалось, всегда участвует целый ряд мышц, одновременно или последовательно сокращающихся. Сокращение одной группы мышц через центральную нервную систему вызывает изменение в состоянии другой, антагонистической группы мышц. Такая согласованность в работе отдельных мышц и мышечных групп, участвующих в движении животного, достигается координирующими влияниями со стороны центральной нервной системы. Механизмы взаимосвязанной иннервации в форме одновременной и последовательной индукции обеспечивают согласованность работы всех

мышц, участвующих в поддержании равновесия тела и при движении животного. Центры спинного мозга регулируют последовательность сокращения мышц конечностей, характерную для акта ходьбы, в этом можно убедиться на спинальных животных. Однако в целом организме регуляция двигательных актов осуществляется в основном стволовой частью мозга, мозжечком и подкорковыми центрами.

При любой форме движения поток биоэлектрических импульсов от одних мышц усиливается, от других ослабевает, меняя свою частоту и амплитуду. Импульсы, возникающие в рецепторах двигательного анализатора, поступают в центральную нервную систему и по проводящим путям спинного мозга достигают различных отделов коры больших полушарий.

Основной путь к коре полушарий состоит из трех групп нейронов. Первые нейроны лежат в межпозвоночных чувствительных ганглиях (или в ганглиях черепномозговых нервов); вторые — в ядрах продолговатого мозга; третьи — в центрах промежуточного мозга.

Наличие двусторонней афферентной и эфферентной связи между мышцами и центрами создает замкнутую цепь, в которой нервные импульсы, распространяющиеся по двигательным волокнам, вызывают сокращение мышц. В свою очередь, мышца сигнализирует в центры о качестве выполняемой работы (сильно, слабо, быстро, медленно и т. д.). Эта обратная связь поддерживает необходимый уровень функционирования всей мышечной системы в данной ситуации (движение по прямой, по кругу, галоп, прыжки и др.). Проприорецепторы мышц при сокращении последних воспринимают раздражение, которое передается в соответствующие нервные центры, вызывая ответную реакцию. Благодаря сигналам, поступающим от проприорецепторов мышц, осуществ-

вляются шейные тонические рефлексy, имеющие большое значение для движения животных. Для осуществления движения важное значение имеют импульсы, идущие от кожных чувствительных рецепторов. Велика роль мозжечка и лабиринтов, центры которых связаны с ядром Дейтерса. Сигналы, идущие от лабиринтов, регулируют положение головы, а это влияет на тонус мышц конечностей. Например, если лошадь должна сдвинуть с места значительный груз, то она вначале опускает голову, а это перемещает центр тяжести и увеличивает тонус задних конечностей, обеспечивающих толчок при движении вперед. Если же голова поднимется кверху, то тонус тазовых конечностей будет ослаблен и лошадь не сможет «взять с места».

Управление движениями обусловлено совместной деятельностью всех уровней нервной системы, рассматриваемых многими учеными с позиций биологической кибернетики. Предмет биологической кибернетики состоит в изучении специфических для живых существ общих принципов и конкретных механизмов целесообразного саморегулирования и активного взаимодействия с окружающей средой. Физиология и биокибернетика взаимно дополняют друг друга. Биокибернетика помогает понять сложные процессы саморегуляции движения. В частности, она рассматривает мышцу как структурный элемент локомоторной системы с множественными обратными связями. Регуляция работы мышц конечностей осуществляется тремя типами сенсорных рецепторов: рецепторы мышцы, реагирующие на изменения ее длины; рецепторы сухожилий, чувствительные к изменению их напряжений; рецепторы суставов, реагирующие на изменение положения конечностей. Все виды рецепторов играют важную роль в координации движения, но наибольшее значение имеют рецепторы первой группы, расположенные параллельно мышечным пучкам.

При растяжении мышц они возбуждаются и передают информацию о степени данного растяжения. В результате этого в центрах возникают командные импульсы, возвращающиеся по эфферентному пути к мышце и вызывающие ее сокращение.

Считают, что в нервной регуляции деятельности мышц участвуют минимум три подсистемы. Первая подсистема определяет сократительную функцию мышц. Она состоит из мотонейронов и мышц с расположенными в них проприорецепторами. Импульсная информация в ней распространяется от клеток передних рогов спинного мозга к мышцам и от мышечных рецепторов в обратном направлении через заднекорешковую систему к спинномозговым центрам и вновь к мотонейронам. Вторая подсистема обеспечивает оптимальный уровень возбудимости проприорецепторов; третья, состоящая из аксонных коллатералей мотонейронов и вставочных нейронов Реншоу, предназначена для саморегуляции мотонейронов.

Гамма-регуляция мышечного тонуса осуществляется двумя группами мотонейронов спинного мозга: крупными нейронами, вызывающими сокращение волокон скелетных мышц, и мелкими γ -мотонейронами, изменяющими натяжение интраверетенных мышечных волокон и повышающими чувствительность проприорецепторов мышц. Изменение напряжения мышц под влиянием импульсов γ -мотонейронов называется гамма-регуляцией. Активность последних находится под контролем ретикулярной формации ствола мозга. В поддержании тонического напряжения мышц участвует сложная многоуровневая система нервных центров, находящихся под контролем коры больших полушарий.

Трофическое влияние импульсов вегетативной нервной системы тоже имеет определенное значение в процессе регуляции функции скелетных мышц. Импульсы симпатической

нервной системы воздействуют на мионевральные синапсы, служащие местом перехода возбуждения с двигательного нерва на мышцу. Сила мышечных сокращений утомленной мышцы увеличивается, если раздражаются симпатические волокна.

Координация движения зависит от образования тепла в организме. Чем интенсивнее работа, тем больше образуется тепла, особенно в жаркое время года и при насыщенном влагой воздухе. В таких условиях теплоотдача затрудняется, что может привести к нежелательным последствиям (тепловой удар). Если количество молочной кислоты, образующееся в

результате значительной физической нагрузки, может возрасти до 500 % и более, не принося вреда, то перегрев тела (гипертермия) на 5 %, т. е. на 2 °С, уже опасен, причем в первую очередь нарушается координация движений в силу высокой чувствительности центров гипоталамуса и ретикулярной формации ствола мозга. В координации движения и регуляции мышечного тонуса важная роль принадлежит мозжечку. Последний оказывает также трофическое влияние на мышцы, выражающееся в восстановлении обмена веществ и работоспособности.

Глава 16

АДАПТАЦИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Под *физиологической адаптацией* (от лат. *adaptatio* — приспособление) понимают совокупность морфо-физиологических процессов в организме, лежащих в основе его приспособления к конкретным условиям существования во внешней среде. В результате адаптации повышается устойчивость организма к низкой и высокой температуре воздуха, недостатку кислорода, воды, освещения, виду корма и многим другим факторам, связанным с экологическими условиями обитания и поведения разных видов животных. Изменение условий среды, естественно, вызывает функциональные сдвиги в организме, которые при определенных условиях могут переходить в состояние болезни.

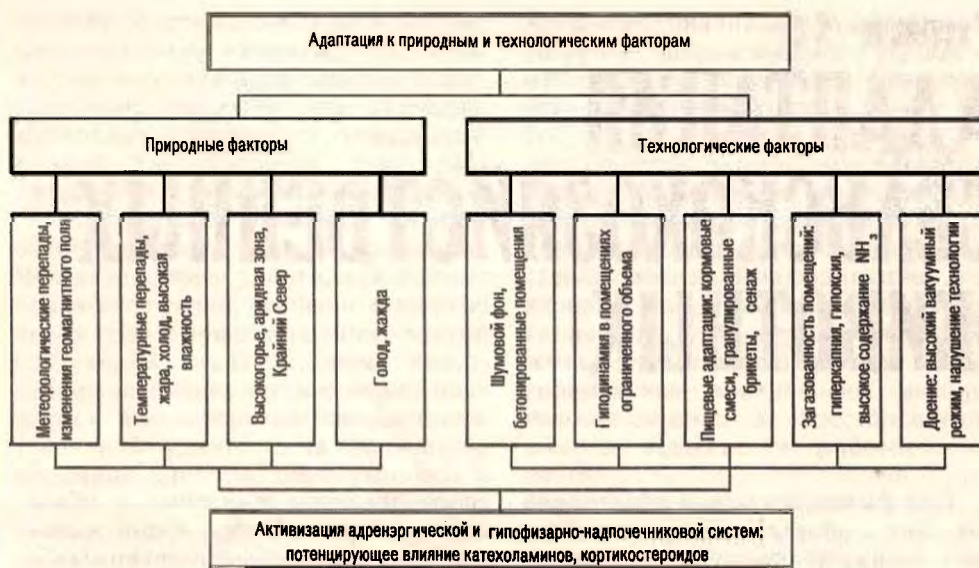
По эколого-генетической классификации физиологическую адаптацию подразделяют на видовую — унаследованную, индивидуальную, характеризующую отдельную особь, и популяционную. Последняя характеризует группу организмов данного вида (породы), развивающуюся в определенных условиях среды (А. Д. Слоним, 1962).

Одни виды животных приспособились к холодному климату, другие — к умеренному, третьи — к высокогорным условиям (яки, ламы), а некоторые — к тропическому климату. Имеются различия и в при-

способляемости животных к обитанию в умеренной зоне. Одни животные при относительно оптимальных условиях хорошо используют скудные кормовые средства, но обладают низкой продуктивностью, другие нуждаются в высококачественных кормах и наиболее эффективно превращают их в продукты, потребляемые человеком. В полупустынных районах разводят обычно высоконогих, сухих по телосложению животных, а в районах влажных низменностей, наоборот, животных рыхлой конституции.

Влияние среды на организм может иметь решающее значение. Живой организм — это в высшей степени саморегулирующаяся система, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, направляющая и даже совершенствующая. Однако организм подчинен периодически повторяющимся изменениям внешней среды: смене дня и ночи, сезона года, приливов и отливов в прибрежных зонах морей и океанов, температурным перепадам и многим другим экологическим и климатогеографическим явлениям, которые необходимо учитывать при определении особенностей адаптации сельскохозяйственных животных.

Предложена классификация адаптации, учитывающая природные и технологические факторы, которые



102 Классификация факторов адаптации (по А. Н. Голикову)

встречаются в промышленном животноводстве (рис. 102).

Механизм адаптации. В процессе адаптации организм животных реагирует как единое целое при участии всех его систем и при ведущей роли коры полушарий мозга. Но первым с различными условиями соприкасается рецепторный аппарат анализаторов, которые, реагируя на силу раздражителя, передают сигналы в соответствующие нервные центры. При действии на организм неблагоприятных факторов («чрезвычайных раздражителей» по И. П. Павлову или «стрессоров» по Г. Селье), таких, например, как холод, травмы, эмоциональное возбуждение, высокие уровни шумов, токсины (яды), физическая чрезмерная нагрузка и др., в организме возникают реакции двоякой направленности. Один вид реакций — специфические, связанные с качеством действующего фактора, другой вид — неспецифические, общие при действии различных стрессоров. Такие реакции прежде всего имеют защитно-приспособительный характер и направлены на приспособление (адаптацию) организма к новым условиям, на выравнивание тех изменений, которые И. П. Павлов называл физиологической мерой против болезни.

Л. А. Орбели установил важное значение симпатической нервной системы в адаптации организма, ее адаптационно-трофическую роль. С помощью симпатической нервной системы происходит мобилизация энергетических ресурсов, стимулируется функция сердечно-сосудистой системы, усиливается работоспособность мышц, активизируются иммунологические процессы. Г. Селье доказал, что в развитии общей адаптации организма большое значение имеет гипофизарно-надпочечниковая система, и назвал эту реакцию *общим адаптационным синдромом*. Эта реакция проходит три стадии развития.

Первая стадия — «реакция тревоги» — характеризуется активацией надпочечников и выбросом в кровь катехоламинов и глюкокортикоидов, что способствует повышению устойчивости организма к неблагоприятным факторам. Во вторую стадию — «стадию резистентности» — повышается устойчивость организма к ряду

чрезвычайных раздражителей. Увеличивается количество циркулирующей крови, возрастает артериальное давление, усиливается глюконеогенез. Глюкокортикоиды активизируют иммунологические процессы защиты, образование антител, фагоцитоз и др. Третья стадия — «стадия истощения» — возникает тогда, когда действие стрессоров продолжается, надпочечники истощаются, особенно их корковая часть, и в этот период может наступить гибель организма. Симпатический отдел вегетативной нервной системы активизирует процессы, связанные с расходом энергии (диссимиляция), а парасимпатический — процессы, связанные с ее накоплением в организме. Антагонизм между этими двумя системами заключается в том, что симпатические влияния активизируют процессы, связанные с деятельностью организма, а парасимпатические влияния способствуют восстановлению тех ресурсов, которые были потрачены при этой деятельности. Симпатическая нервная система действует с надпочечниками и гипоталамусом, что объясняет возникновение симптомокомплекса первой стадии стресс-реакции.

Теория гипофизарно-надпочечниковой системы в механизме защиты организма и приспособления его к неблагоприятным факторам объясняет многое, однако она не учитывает роли всей нервной системы.

Поскольку адаптационные процессы начинаются на уровне рецепторов, центростремительный поток импульсов, идущий от рецепторов к высшим чувствительным центрам, преобразуется под контролем центральной нервной системы. Этот контроль затрагивает все без исключения функции анализаторов. У животных особенно важно влияние тепловых и холодовых рецепторов кожи, чувство боли.

Анализатор функционирует как единая система, все звенья которой взаимосвязаны и регулируют друг

друга. Особую роль играет способность анализаторов приспособить все звенья к переменно действующей интенсивности раздражителя.

К важнейшим внешним проявлениям начинающейся адаптации относятся изменения в деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем (учащение частоты работы сердца и дыхания). Наряду с этим изменяется температура тела и наружных покровов, морфологический состав крови, функции желудочно-кишечного тракта, водно-солевой обмен, в частности соотношение внутриклеточной и внеклеточной воды и др. Различные воздействия, например холод, тепло, эмоциональное возбуждение, мышечная работа, токсические вещества и возбудители инфекции, вызывают выделение кортикотропина (АКТГ), катехоламинов, глюкокортикоидов, что и дало основание называть совокупность всех этих реакций *общим адаптационным синдромом*.

**Приспособление животных к раз-
ной температуре.** Для каждого возрастного периода имеется свой температурный оптимум. Например, для новорожденных телят в первые дни жизни он равен 16—18 °С, от года до двух лет 3—5°, а для продуктивных коров ниже 0 °С.

Температурный гомеостаз у телят от рождения до пяти месяцев удерживается преимущественно за счет физической терморегуляции. Поросята до 10-дневного возраста в условиях как высоких, так и низких температур не способны поддерживать температурный гомеостаз вследствие слаборазвитых механизмов терморегуляции. Только к месячному возрасту терморегуляция достигает уровня взрослых животных.

У взрослых животных европейских пород в условиях жаркого климата значительно ускоряется частота дыхания и пульса, повышается температура тела по сравнению с местными породами Средней Азии. При адаптации животных к условиям пустыни (аридная зона) умень-

шаются испарение воды легкими и слюноотделение, увеличиваются выделение пищеварительных соков в тонких кишках и всасывание воды в толстом отделе кишечника, повышается концентрация мочи и усиливается процесс реабсорбции в почечных канальцах, возрастает концентрация мочевины в крови, снижается потребление кислорода тканями.

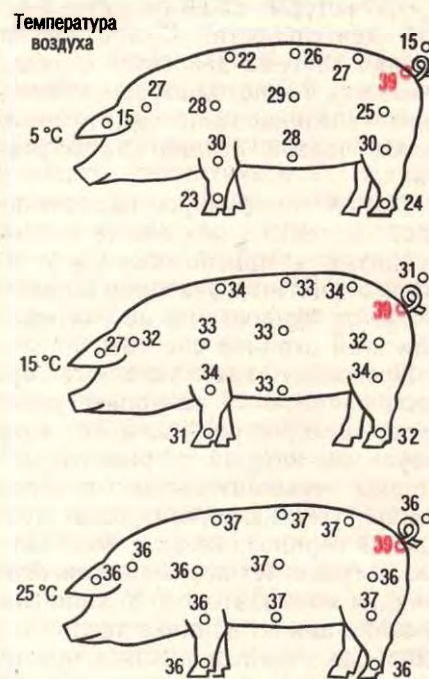
Животные некоторых видов приспособились к недостатку воды. Например, верблюды и курдючные овцы имеют хорошо развитые жировые ткани. В горбах верблюдов хранится до 100 кг жира, который в условиях водного голодания животных, окисляясь, может выделить до 40—50 л воды. Верблюды могут обойтись без питья в течение 10—12 дн. При ограниченном приеме воды температура тела у них может повышаться на 5 °C и более без видимых нарушений в функциональных отправлениях. Лошади, крупный рогатый скот и некурдючные овцы при таком повышении температуры погибают. При питании сочной растительностью верблюд может совершенно не пить воды. Летом на сухом подножном корме верблюд подходит к воде не чаще одного раза в четыре дня. В самое жаркое время года он способен находиться на безводной диете без серьезных нарушений физиологического состояния и работоспособности около семи дней, но теряя почти четверть веса.

В поддержании температурного гомеостаза при действии на животных солнечной энергии определенное значение имеет окраска покрова. Белый залусский скот в среднем поглощает солнечной радиации до 49 %, красный африканский — 78 %. По другим данным, при белой окраске покрова поглощается только 20 % видимой радиации, а при черной — 100 %. Животным, хорошо адаптированным к жаркому климату, свойственна более светлая окраска шерсти при пигментированной коже. Крупный рогатый скот с довольно длинной

шерстью хуже переносит длительное пребывание на солнце, чем животные с короткой шерстью. Терморегуляционные свойства кожи присущи всем видам животных, но особенно ярко они выражены у животных, не имеющих шерстного покрова.

Животные в определенной степени адаптируются и к низким температурам. При минусовой температуре воздуха у молодняка наблюдается мышечная дрожь (холодовая дрожь) — своеобразный согревательный механизм, усиливается рост шерсти.

У свиней при низких температурах воздуха кожа бледнеет и ее температура понижается. Сужение сосудов может снизить потери тепла на 70 %. При очень низких внешних температурах кожа становится синюшной в результате застоя крови в кожных капиллярах. В такой крови содержится мало кислорода, и скорость кровотока ее резко замедляется. Не



103 Изменение температуры кожи при различных температурах воздуха (цветом обозначена ректальная температура)

все участки кожи свиней имеют одинаковую температуру. Например, температура кожи ушей, пальцев, конечностей, хвоста более низкая, чем на остальной поверхности тела. При наружной температуре 5 °С температура выступающих участков тела на 18—20 °С ниже ректальной температуры, в то время как для остальной поверхности тела эта разница достигает только 10—12 °С. Меньший перепад температур способствует сохранению тепла в организме, и свиньи сравнительно хорошо приспособляются к изменениям внешней температуры (рис. 103).

На изменения внешней температуры реагирует сосудистая система ушной раковины и конечностей у телят, сосков вымени у коров. Температура кожи уха при повышении температуры воздуха с 12 до 18 °С скачкообразно изменяется от 21 до 35 °С. Такое изменение температуры кожи уха возможно при увеличении притока крови к нему приблизительно в 20 раз. Значительный приток крови к ушам в определенной степени способствует регулированию теплоотдачи.

В поддержании температурного гомеостаза у жвачных животных важную роль играют преджелудки, особенно рубец, который служит температурной рефлексогенной зоной. Температура в рубце постоянно высокая, что связано с высоким уровнем обменных реакций, которые сглаживают влияние окружающей среды (А. П. Костин, 1976).

Адаптация к высокогорным условиям. Процессы приспособления животных к горным условиям, то есть к разреженной газовой среде, могут проходить по двум направлениям: включение физиологических механизмов, увеличивающих доставку кислорода к тканям, и приспособление самих тканей к существованию в обедненной кислородом среде или ограничение кислородного потребления путем снижения жизнедеятельности организма или отдельных его

систем. Степень выраженности реакций адаптации зависит от высоты местности над уровнем моря.

Согласно международной классификации среднегорье начинается с высоты 1000 м, а высокогорье — с 2000 м над уровнем моря. Адаптация к пониженному содержанию кислорода у животных продолжается в течение 20—25 дн. В этом процессе выделяют три стадии: первая характеризуется усилением легочной вентиляции, увеличением кровотока, полицитемией, повышением активности ферментов крови, изменением кислотно-щелочного равновесия; вторая стадия проявляется увеличением содержания гемоглобина и активностью тканевых ферментов; в третьей отмечают усиление анаэробного гликолиза, снижение потребления кислорода и повышение общей резистентности организма. В первый период так называемой функциональной адаптации организм затрачивает относительно большое количество энергии. В последующем происходит перестройка обменных процессов на более низкий уровень.

Не все системы организма одинаково реагируют на снижение парциального давления кислорода в горной местности. Наиболее чувствительны к гипоксии нейроны коры полушарий мозга, сосудодвигательного и дыхательного центров, рецепторный аппарат сетчатки. Почки, печень и сердечная мышца менее чувствительны к недостатку кислорода. Скелетная и гладкая мускулатура сохраняют жизнеспособность относительно долго. С подъемом в горы у овец насыщение крови кислородом закономерно снижается. Однако увеличиваются содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови, ускоряется дыхание и повышается газообмен. После 1,5—2-месячного пребывания в условиях высокогорья эти показатели стабилизируются (А. Д. Слоним).

Интенсивность окислительно-восстановительных процессов у овец

разных пород изменяется в зависимости от парциального давления кислорода, физиологического состояния и сезона года. Адаптация к пониженному парциальному давлению кислорода у овец мясо-шерстных, полутонкорунных пород Казахстана проявляется в увеличении кислородной емкости крови и вентиляции легких, повышенном потреблении кислорода, выделении CO_2 и увеличении энергетических затрат. Незначительное увеличение частоты дыхания играет вспомогательную роль и имеет значение лишь при подъеме на значительные высоты (З. К. Кожебеков, 1987).

В первые дни содержания в горных условиях животные затрачивают много энергии на приспособление. В этот период прирост их очень низкий. Приспособление животных в зависимости от возраста проходит поразному. Легче и быстрее на тканевый тип адаптации переходит молодняк. Лактирующие коровы приспосабливаются в результате увеличения легочной вентиляции и повышения потребления кислорода. При постоянном содержании животных в горах преобладают механизмы тканевой адаптации, а транспортные механизмы активизируются слабо. Такая форма адаптации отмечается у ягнят и телят, родившихся на высоте 2500—3000 м над уровнем моря. В первые десять дней жизни у них повышается содержание гемоглобина в крови и усиливается газообмен.

Во время физической нагрузки в горных условиях на организм лошади влияет пониженное парциальное давление кислорода. Если в состоянии покоя на высоте 2000—3000 м над уровнем моря относительно небольшая кислородная недостаточность не вызывает заметных изменений в организме, то при выполнении физической работы организм испытывает значительную гипоксемию. Восстановление дыхания после стандартной нагрузки быстрее идет на относительно меньших высотах.

В процессе тренировки лошадей в организме возникают нейро-гуморальные сдвиги, характерные для реакции адаптации (первая и вторая стадии).

Адаптация животных в промышленных комплексах. У лактирующих коров в искусственно созданных условиях микроклимата сохраняется обычное физиологическое состояние, но частота дыхания, работа сердца, температура и кровяное давление чаще находятся на верхних границах нормы. Отмечают реакции, свидетельствующие о нарушении обмена веществ. В зимне-весенний период у коров истощаются щелочные буферные системы организма. Щелочно-кислотное равновесие изменяется в сторону ацидоза, снижается содержание Са и повышается Р. С введением в летний рацион сочных кормов этот показатель нормализуется.

Скученное размещение животных в производственных зонах комплекса не обеспечивает физиологически необходимую для них двигательную активность. Гиподинамия и высокий уровень ненормированного кормления создают условия для ожирения коров, которое служит одним из предрасполагающих факторов в развитии кетоза, яловости и другой патологии, что указывает на неполную физиологическую адаптацию в данных, хотя внешне и хороших, условиях и на необходимость совершенствования системы содержания с учетом физиологического состояния животных. В частности, нормальный уровень обмена веществ и рождение полноценного приплода обеспечиваются при содержании стельных коров в течение 50—60 дн. до отела на хорошо сбалансированных рационах. Такие рационы обеспечивают оптимальное соотношение протеина и сахара, кальция и фосфора, кислых и щелочных эквивалентов, витаминов и других биологически активных веществ (И. П. Кондрахин). Кроме того, в коровниках в стойловый пе-

риод должен быть оптимальный световой режим за счет искусственного освещения. Интенсивность освещенности в течение 16 ч должна составлять 50—100 лк на уровне кормушки, дежурное освещение (8 ч) — 5 лк.

Для поддержания нормальных физиологических функций и профилактики нарушений обмена веществ в помещении для коров и нетелей рекомендуется поддерживать следующий микроклимат: температура воздуха зимой 5—16 °С, летом не выше 25 °С, влажность воздуха 70—85 %, содержание двуокиси углерода не более 0,25 об%, аммиака — 0,01—0,02 мл/л, сероводорода — 0,005—0,1 мг/л. Кроме того, лактирующие и стельные сухостойные коровы должны постоянно пользоваться активным моционом. Для этого организуют прогулки животных в загонах или на расстояние 3—5 км.

Изменение кратности доения или перевод коров с доения в ведра на машинное доение отражаются на функциональном состоянии гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы. Самый высокий уровень выделения кортикостероидов с мочой и увеличение их концентрации в крови наблюдают в первые дни после изменения режима или способа доения. Адаптация коров к новым условиям машинного доения происходит в течение 5—10 сут и зависит от индивидуальных особенностей организма и молочной продуктивности. Быстрому развитию приспособительных реакций в организме при изменении кратности или способа машинного доения способствуют полноценное, сбалансированное кормление и соблюдение технологии машинного доения коров.

Установлена зависимость между электрофизиологическими показателями работы сердца и эмоциональным стрессом у коров-первотелок, который широко распространен в условиях промышленного животноводства. В группу факторов, вызывающих напряжение симпатoadреналовой системы, относят адаптацию к

машинному доению, отел и становление лактационной функции, перевод животных в дойное стадо, шумы от механических агрегатов и др. У лактирующих коров выявлена гипертрофия левого желудочка сердца, а при завышенном режиме пульсатора появляется экстрасистолия. Последнее нарушение связано с теми случаями, когда частота работы пульсатора превышает частоту работы сердца коровы, и напротив, если работа пульсатора настроена в резонанс с ритмом сердца или реже его, то сердечный ритм в процессе доения не нарушается. Отсюда следует, что величина работы пульсаторов должна быть в резонансе с сердечным ритмом или ниже его на 10—11 % (А. Н. Голиков, 1986). Правильный подбор данных показателей способствует более полной молокоотдаче и ускоряет адаптацию коров к режиму машинного доения.

Работа сердца плода может служить показателем для оценки силы раздражающего действия вакуума. В первой половине доения отмечен положительный хронотропный эффект до 223 сокращений в минуту по сравнению с исходным фоном — 149,6. Выделено новое понятие «плодное напряжение», когда сердце плода испытывает перегрузки вследствие чрезвычайного раздражения рецепторного аппарата вымени и плацентарного комплекса матери. Оптимальный режим вакуума может быть установлен электрокардиографически, он не должен превышать 42,5 кПа (А. Н. Голиков, 1978).

Контрольные вопросы

1. Особенности приспособления животных к жаркому и холодному климату.
2. Адаптация животных к высокогорным условиям.
3. Адаптация животных в промышленных комплексах.
4. Особенности адаптации стельных коров и их плодов к стрессорным ситуациям.
5. Адаптация коров к разным режимам доения и вакуума.
6. Адаптация, акклиматизация и стресс. Сходство и различие этих понятий.

1. Основные физиологические константы сельскохозяйственных животных

Показатели	Вид животного						
	лошадь	крупный рогатый скот	овца	свинья	собака	курица	кролик
Количество крови к массе тела, %	8—10	7,5—8,2	7—9	4,5—6,5	8,5	6,5	65,5—6,5
Гемоглобин, г %	8—14	9—12	7—11	9—11	11—17	8—12	10—12,5
Единицы СИ, г/л	80—140	90—120	70—110	90—110	110—170	80—120	100—125
Эритроциты, млн/мм ³	6—9	5—7,5	7—12	6—7,5	5,2—8,4	3—4	5—7,5
Единицы СИ, эр/л	60—9·10 ¹² /л	5—7,5·10 ¹² /л	7—12·10 ¹² /л	6—7,5·10 ¹² /л	5,2—8,4·10 ¹² /л	3—4·10 ¹² /л	5—7,5·10 ¹² /л
Лейкоциты, тыс/мм ³	7—12	4,5—12	6—14	8—16	8,5—10,5	20—40	5,9—9
Единицы СИ, лейк/л	7—12·10 ⁹ /л	4,5—12·10 ⁹ /л	6—14·10 ⁹ /л	8—16·10 ⁹ /л	8,5—10,5·10 ⁹ /л	20—40·10 ⁹ /л	5,5—9·10 ⁹ /л
Тромбоциты, тр/мм ³	200—500	260—700	270—500	180—300	250—550	32—100	190
Единицы СИ, тр/л	200—500·10 ⁹ /л	260—270·10 ⁹ /л	270—500·10 ⁹ /л	180—300·10 ⁹ /л	250—550·10 ⁹ /л	32—100× ×10 ⁹ /л	190·10 ⁹ /л
рН крови	7,3—7,5	7,2—7,45	7,46—7,52	7,44—7,47	7,32—7,60	7,40—7,44	7,4
СО ₂ , мм, через							
15 мин	35	0,15	0,2	1,0	0,2	0,5	0
30 мин	54	0,35	0,4	3,0	0,9	2,0	0,3
45 мин	58	0,50	0,0	5,0	1,7	3,5	0,9
60 мин	64	0,70	0,6	8,0	2,5	4,0	1,5
Круговорот крови, с	31,5	31,5	23,6	27,0	21,0	—	—
Артериальное давление, мм рт. ст.							
максимальное	110—120	110—140	100—120	135—155	120—140	—	—
минимальное	35—50	30—50	50—65	45—55	30—40	—	—
Венозное давление, мм вод. ст.	80—130	80—130	90—115	90—110	90—100	—	—
Удельное электрическое сопротивление крови, Ом·см	—	110±1,3*	8,6±1,8	120±8,7	—	87±0,8	91±2,3

Частота сердечных сокращений в покое, мин	24—42	50—80	70—80	60—90	70—120	150—200	120—160
Частота дыхания в покое, мин	8—16	12—25	16—30	15—20	14—24	12—30	50—60
Температура тела, °С	37,5—38,5	37,5—39,5	38,5—40,0	38,0—40,0	37,5—39,0	40,5—42,0	38,5—39,5
Время наступления половой зрелости, мес	15—18	6—10	6—10	5—8	5—6	—	4—5
Время спаривания, мес	36—48	16—18	12—18	9—11	18—24	—	8—10
Продолжительность полового цикла, дн.	20—22	19—21	17	19—21	—	—	5—9
Продолжительность половой охоты	5—7 дн.	17—20 ч.	30—38 ч.	40—60 ч	20—25 дн.	—	3—5 дн.
Продолжительность беременности, дн.	340 (307—412)	285 (240—310)	150 (140—160)	114 (110—140)	62 (59—65)	—	30 (28—32)

* У телят до месячного возраста $173 \pm 0,8$ Ом·см (по Л. Н. Владимирову).

2. Объем разных отделов желудочно-кишечного тракта у животных

Животное	Общий объем желудочно-кишечного тракта, л *	Относительный объем, % к общему		
		желудок	тонкий кишечник	толстый кишечник
Корова	200—300	71**	18	11
Лошадь	100—180	10	30	60
Овца (коза)	25—32	65**	23	12
Свинья	22—30	30	35	35
Собака	2—3	63	23	14
Кошка	0,4—0,6	66	18	16
Кролик	0,5—0,8	25	32	43

* Указанные цифры получены при умеренном наполнении отделов желудочно-кишечного тракта водой.

** Сумма четырех камер.

3. Количественные показатели секреции слюны у животных

Животное	Выделение слюны всеми железами, л/сут	pH слюны	Животное	Выделение слюны всеми железами, л/сут	pH слюны
Корова	100—200	8,1—8,4	Овца	7—14	8,0—8,3
Лошадь	40—50	7,3—7,5	Собака	0,6—1,2	7,3—7,7
Свинья	10—15	7,2—7,5	Кролик	0,04—0,08	8,1—8,5

4. Состав бактерий и простейших рубца, г/кг сухого вещества

Вещества	Бактерии	Простейшие	Вещества	Бактерии	Простейшие
Азот	78	64	Зола	170	65
Углеводы	155	380	Лизин **	8,5	10,2
Липиды	100	90 *			

* Более половины — фосфолипиды.

** г/100 г азота аминокислот.

5. Ферментативное переваривание корма в тонком кишечнике

Основные ферменты	Оптимум pH	Субстрат	Продукты расщепления
<i>Ферменты кишечного сока</i>			
Трипсин	6,5—8,0	Белки, полипептиды	Полипептиды, аминокислоты
Хемотрипсин	6,5—8,0	То же	То же
Карбоксипептидазы	6,5—8,0	Конечная СОО-группа пептидов	Аминокислоты
Липаза	7,8—8,2	Липиды	Жирные кислоты, глицерин, моноглицериды
Фосфолипаза	6,5—7,0	Фосфолипиды	Жирные кислоты, фосфорная кислота, холин, глицерин
α -Амилаза	6,8—7,0	Крахмал, декстрины (α -связи)	Мальтоза, глюкоза
<i>Ферменты поджелудочного сока</i>			
Рибонуклеаза, дезоксирибонуклеаза	6,5—7,0	РНК и ДНК	Мононуклеотиды
Пептидазы	7,0—8,0	Олигопептиды	Аминокислоты
Дисахаридазы (мальтаза, лактаза, сахараза)	6,5—7,0	Дисахара	Глюкоза, галактоза, фруктоза
Щелочная фосфатаза	7,5—8,0	Фосфорные эфиры	Дефосфорилированные соединения

6. Состав молока (в среднем) и скорость роста потомства некоторых видов млекопитающих

Животное	Содержание в молоке, %					Время удвоения массы новорожденного, дн.
	сухого вещества	жира	белка	лактозы	зола	
Кобыла	9,8	1,3	2,2	5,9	0,4	60
Корова	12,5	3,6	3,3	5,0	0,6	47
Коза	12,8	4,1	3,7	4,2	0,8	20
Свинья	16,4	5,3	4,9	5,3	0,9	18
Овца	17,6	6,7	5,8	4,1	1,0	12
Собака	20,4	8,3	7,1	3,7	1,3	8
Крольчиха	26,4	12,2	10,4	1,8	2,0	6

7. Сравнительный состав молозива и молока коров (в среднем), %

Компоненты	Молозиво	Молоко	Компоненты	Молозиво	Молоко
Вода	72	87	казеин	5,0	2,7
Сухое вещество	28	13	Лактоза	2,5	5,0
Белок (всего)	20	3,3	Молочный жир	3,4	3,6
в том числе:			Минеральные вещества	1,8	0,7
иммуноглобулины	11	0,1			

8. Изменение состава молозива коров в разные сроки после отела, % к уровню в зрелом молоке

Компоненты	Дни после отела			Компоненты	Дни после отела		
	0	3	5		0	3	5
Сухое вещество	215	100	100	Лактоза	45	90	100
Белок общий	600	170	110	Каротин	1500	250	125
Казеин	190	110	105	Витамин А	600	120	100
Иммуноглобулины	1850	400	200	Рибофлавин	320	130	110

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

А

- Абсолютная рефрактерность 45
Агглютинины 13, 33
Агглютиногены 33
Агрегация тромбоцитов 28
Адаптационный синдром 203, 409
Адаптация 370
АДГ 149
Адгезия тромбоцитов 28
Аденогипофиз 141
Аденилатциклаза 188
Адипсия 324
Адреналин 141
Адреногломеротропин 200
Азотистый баланс 135
— отрицательный 136
— положительный 136
Азотистое равновесие 135
Аккомодация 262, 379
Акромегалия 193
Аксон 291
Актин 276
Алкалоз 18, 175
— газовый 18
— компенсированный 18
— метаболический 18
— некомпенсированный 18
Аллюры 400
Альбумины 18
Альбуминурия 173
Аминокислоты 134
— заменимые 134
— незаменимые 134
Амилаза (α -) 115
Анаболизм 130
Анакрота 58
Анализ 350
— высший 350
— элементарный 350
Анализаторы 368
— вкусовой 392
— зрительный 378
— кожный 371
— обонятельный 373
— слуховой 386
Анастомозы 61
— артерио-венозные 61
— внешний дуоденальный 104
Ангиостомия 125, 134, 160
Ангиотензин 200
Ангиотензиноген 200
Антивитамины 159
Антикоагулянты 30
Антикорвертин 31
Антипротромбопластины 31
Антитела 13, 186
— моноклональные 186
— флюоресцирующие 186
Антитоксины 13
Антитромбины 31
Антитромбопластины 31
Апноэ 81
Артерии 56
— легочная 56
— мышечного типа 56
— эластического типа 56
Аскорбиновая кислота 155
Ассимиляция 10, 133
Астазия 321
Астения 321
Асфиксия 79
Атаксия 321
Атония 321
Атрофия мышц 404
Ацетилхолин 295
Ацетонемия 145
Ацетоновые тела 145

Ацидоз 18, 175
— компенсированный 18
— метаболический 18
— некомпенсированный 18
— респираторный 18

Б

Базальные ганглии 325
Бактерии рубца 106
— амилаолитические 106
— молочнокислые 106
— целлюлозолитические 106
Белки 134
— молока 243
— неполноценные 135
— полноценные 135
Белковый коэффициент 18
— минимум 136
Беременность 229
— ложная 224
Биливердин 116
Билирубин 116
Бинауральный эффект 390
Биокибернетика 12
Биопотенциалы 48, 262
— покоя 265
— действия 265
Биотин 158
Биоэнергетика 162
Бихевиоризм 359
Бластоциста 229
Близорукость 380
Брадикинин 64
Бронзовая болезнь 183
Буферные системы крови 16
— белков плазмы 17
— гемоглобиновая 12
— карбонатная 12
— фосфатная 12

В

Вазодилататоры 62
Вазоконстрикторы 62
Варолиев мост 315
Вегетативная нервная система 329
— парасимпатическая 329
— симпатическая 329
Вектроэлектрокардиография 50
Величина кровотока 60
Венный пульс 59
Вестибулярный аппарат 390

Вивисекция 4
Викасол 145
Висцерорецепторы 394
Витализм 5
Витамины 154
— водорастворимые 155
— жирорастворимые 154
— группы А 154
— — В 154
— — D 154
— — Е 154
— — К 155
Вода 149
Возбудимость 10, 261
— гладких мышц 289
— скелетных мышц 278
Возбуждение 260
Воздух 74
— альвеолярный 74
— атмосферный 74
— вдыхаемый 74
— выдыхаемый 74
— дополнительный 73
— дыхательный 73
— остаточный 73
— резервный 73
Волосы 183
Время рефлекса 304
Всасывание 125
— белков 127
— воды 129
— жиров 128
— минеральных веществ 129
— углеводов 127
Вымя 239

Г

Газообмен 75
— в легких 77
— в тканях 77
Галоп 400
Гастрин 98, 116
Гастрон 98
Гематологические показатели 15
Гематурия 173
Гемералопия 154
Гемин 22
Гемоглобин 16
— восстановленный 21
Гемоглобинурия 173
Гемодинамика 56
Гемокоагуляция 28

- Гемолиз 21
 — биологический 21
 — лучевой 21
 — осмотический 21
 — температурный 21
 — физический 21
 — химический 21
 Гемолимфа 41
 Гемопоз 36
 Гемопозитины 37
 Гемостаз 28
 — коагуляционный 29, 32
 — микроциркуляторный 28
 — температурный 168, 410
 Генотип 364
 Гепарин 31
 Гибернация 167
 Гигантизм 193
 Гиперполяризация 309
 Гипноз 353
 Гиповитаминозы 154
 Гипогликемия 141
 Гипокапния 84
 Гипоксемия 83
 Гипоксия 83
 Гипоталамус 191
 Гистамин 98
 Глазной барьер 385
 Гликоген 140
 Глобулины 19
 Глотание 93
 Глюкагон 141
 Головной мозг 315
 Голод 87
 Голос животных 85
 Гомеостаз 14
 Гомойотермные животные 167
 Гормоны 187
 — белково-пептидные 188
 — — вазопрессин 195
 — — глюкагон 204
 — — инсулин 203
 — — кортикотропин 193
 — — либерины 191
 — — липотропин 194
 — — лютропин 194
 — — меланотропин 194
 — — нейrogормоны 195
 — — окситоцин 195
 — — паратгормон 198
 — — пролактин 193
 — — соматостатин 204
 — — соматотропин 193
 — — статины 191
 — — тиреокальцитонин 198
 — — тиротропин 193
 — — фоллитропин 194
 — — эндорфины 196
 — — энкефалины 196
 — производные аминокислот 188
 — — адреналин 201
 — — дофамин 201
 — — мелатонин 208
 — — норадреналин 201
 — — тироксин 196
 — — трийодтиронин 196
 — стероидные 190
 — — минералкортикоиды 200
 — — — альдостерон 200
 — — — реннин 200
 — — глюкокортикоиды 139, 200
 — — — кортизол 200
 — — — кортизон 200
 — — — кортикостерон 200
 — — половые 201
 — — — андрогены 201, 205
 — — — эстрогены 201, 206
 — — — гестагены 206
 — — — плаценты 207
 — тканевые 209
 Гуанилатциклаза 188
 Гуморальная регуляция 10, 14
- ## Д
- Давление крови 14
 — диастолическое 59
 — максимальное 59
 — минимальное 59
 — онкотическое 16
 — осмотическое 14
 — пульсовое 59
 — систолическое 59
 Дальность зрения 379
 Движения 398
 — ионов 264
 — — активное 265
 — — пассивное 264
 — кишечника 120
 — — маятникообразные 120
 — — перистальтические 120
 — — ритмические 120
 Дезаминирование 137
 Декарбоксилирование 137
 ДНК 138
 Дендриты 291

Деполяризация 266
 Депрессорный эффект 63
 Дефекация 130
 Децеребрационная ригидность 316
 Диастола 45
 Дикумарин 31
 Динамическое действие корма 167
 Динамический стереотип 351
 Диспное 81
 Диссимиляция 10, 130
 Диурез 171
 — разведения 175
 Доение 256
 Доминанта 307
 — лактации 251
 — материнская 224
 — половая 223
 Дрессировка 366
 Дыхание 70
 — внешнее 70
 — возвратное 83
 — диффузное 70
 — жаберное 70
 — кишечное 70
 — клеточное 70, 78
 — кожное 70
 — плода 79
 — при изменении атмосферного давления 83
 — при повышенном барометрическом давлении 84
 — у птиц 84
 Дыхательный насос 60
 Дыхательный центр 79

Е

Емкость легких 73
 — жизненная 73
 — общая 73
 Емкостная система вымени 249

Ж

Жвачный процесс 110
 Железы внутренней секреции 185
 — гипоталамус 191
 — гипофиз 139, 192
 — — аденогипофиз 192
 — — задняя доля 195
 — — средняя доля 194
 — надпочечники 198
 — — корковый слой 198

— — мозговой слой 201
 — околощитовидные 199
 — поджелудочная 203
 — половые 205
 — — семенники 205, 211
 — — яичники 205, 217
 — тимус 207
 — щитовидная 196
 — эпифиз 208
 Железы желудка 94
 Желтое тело 220
 Желудочный сок 95
 Желчные пигменты 116
 Желчеобразование 116
 Желчь 116
 — печеночная 116
 — пузырная 116
 Жир 142
 Жирные кислоты 142
 Жировая ткань 142
 — белая 142
 — бурая 142
 Жировое депо 145
 Жиропот 181

З

Закон градиента 262
 — сердца 44, 54
 — средних нагрузок 286
 Запечатление 361
 Звездчатые клетки 161
 Зигота 228
 Зрение 384
 — бинокулярное 384
 — цветовое 384

И

Изотермия 167
 Иммуитет 13
 — гуморальный 13
 — инфекционный 25
 — клеточный 13
 — трансплантационный 25
 Имплантация 228
 Инвертаза 115
 Индукция 313
 — одновременная 313
 — отрицательная 313, 349
 — положительная 313, 349
 — последовательная 313
 Инертность 305

Инозит 159
Иноходь 400
Инспирация 71
Инстинкт 360
Инсулин 141
Интерорецепторы 394
Иррадиация возбуждения 304, 348
— торможения 348

Й

Йодная недостаточность 153
Йодопсин 383

К

Казеин 243
Калориметрия 164
— непрямая 165
— прямая 164
Кальциферолы 154
Капилляры 61
— магистральные 61
— плазматические 61
Карбамид 108
Карбоксигемоглобин 21
Карбоксипептидаза 114
Карнес зубов 153
Карункулы 230
Кастрация 205
Катаболизм 130
Катакродта 58
Катехоламины 299
Кибернетика 11
Кислородная емкость крови 76
— задолженность 82
Кислотно-щелочное равновесие 17
Кишечный сок 118
Классификация запахов 376
Клетки Тюрка 24
Клеточная мембрана 264
Клетчатка 107, 140
Клиренс 170
Книжка 105, 109
Коагуляция крови 31
Кожа 179
Кожная перспирация 180
— неощутимая 180
— оощутимая 180
Кожное сало 181
Конвергенция 305
Концентрация возбуждения или
торможения 348

Координация движения 408
Кора больших полушарий головного
мозга 334
— архикортекс 334
— неокортекс 334
— палеокортекс 334
Котиледоны 230
Коэффициент белкового
изнашивания 136
— утилизации кислорода 78
— — дыхательный 165
— — калорический 165
Кривая силы-длительности 269
Крипторхизм 211
Крипты 230
Кровь 13, 41
— группы 33
— дефибринированная 28
Кровообращение 40
— большой круг 56
— в мозге 64
— в печени 65
— в селезенке 65
— в сердце 64
— малый круг 65
— плода 231
Кровяное депо 62

Л

Лабильность 271
Лактаза 115
Лактационный центр 249
Лактация 241
Лактоальбумины 243
Лактоза 247
Лактоферрин 243
Легочная вентиляция 73
Лейкопения 24
Лейкопоз 36
Лейкопозитины 38
— базофилопозитины 38
— лимфоцитопозитины 38
— моноцитопозитины 38
— нейтрофилопозитины 38
— эозинофилопозитины 38
Лейкоцитарная формула 24
Лейкоцитоз 24
— перераспределительный 37
— реактивный 25
— физиологический 24
— — миогенный 24
— — пищеварительный 24

- — при беременности 24
- — при болезнях воздействиях 24
- — эмбриональный 24

Лейкоциты 24

- зернистые 24
- — базофильные 24
- — нейтрофильные 24
- — эозинофильные 24
- незернистые 24

Лизины 13

Лимбическая система 327

Лимфа 67

Лимфатическая система 66

- капилляры 66
- сосуды 66
- узлы 66

Лимфоциты 25

- В-лимфоциты 26
- нулевые 26
- Т-лимфоциты 25
- — амплифайеры 26
- — киллеры 26
- — клетки иммунной памяти 26
- — супрессоры 26
- — хелперы 26

Линька 184

Липаза 96, 115, 144

Липиды 142

- молока 243

Липопротейды 143

Локализация звука 389

- первичная 390
- эхолокация 390

М

Макросоматики 374

Макроэлементы 149

Макроэргические соединения 162

Мальтаза 90, 115

Маммогенез 242

Матка 217

Мегакариоциты 26

Медиаторы 121, 231, 299

Мезэнцефальные животные 318

Меконий 232

Меланин 183

Мера лабильности 273

Местный потенциал 267

Метаболизм 133

Метгемоглобин 21

Механизм Франка — Старлинга 54

Микросоматики 374

Микроэлементы 151

Минералкортикоиды 139

Минеральные вещества 149

Миоглобин 23

Миозин 276

Миокард 41

Миофибриллы 275

Мозжечок 321

Молозиво 244

Молоко 242

Молокообразование 245

Молочные железы 239

Моноциты 24

Морская болезнь 391

Моча 171

- конечная 174
- реакция 172
- первичная 173
- физико-химические свойства 172
- химический состав 172

Мочевина 138

Мочеиспускание 177

Мочеобразование 173

Мышцы 275

- гладкие 275
- скелетные 275

Н

Натрий-калиевый насос 265

Нервно-мышечный синапс 295

Нервные волокна 291

- безмякотные 291
- вегетативные 329
- мякотные 291
- соматические 329

Нервные процессы 355

- инертные 356
- подвижные 356
- сильные 355
- слабые 355

Нервный центр 303

Нейроны 293

- афферентные 298
- вставочные 298
- эфферентные 298

Никотиновая кислота 157

Нистагм головы и шеи 320

Нуклеаза 115

Нуклеиновые кислоты 138

О

Обмен веществ 10, 133
— аминокислот 136
— белков 134
— в коже 182
— в нерве 294
— в нервных центрах 36
— воды 149
— липидов 142
— минеральных веществ 149
— — железа 151
— — йода 153
— — калия 150
— — кобальта 152
— — магния 150
— — марганца 152
— — меди 152
— — натрия 149
— — серы 151
— — стронция 153
— — фосфора 150
— — фтора 153
— — хлора 151
— — цинка 153
— нуклеиновых кислот 138
— у плода 232
— углеводов 139
Обмен энергии 162
— основной 165
— продуктивный 166
Обоняние 375
Обратная связь 303
Обучение 360
Объем кровотока 48
— минутный 48
— систолический 48
Овогенез 217
Овуляция 218
Окклюзия 306
Околоплодные оболочки 229
— аллантоис 229
— амнион 229
— хорион 229
Ооцит 217
Оплодотворение 227
Осморецепторы 16, 324
Островки Лангерганса 203
Острота зрения 384

П

Пангамовая кислота 159
Панкреозимин 115

Пантотеновая кислота 157
Парааминобензойная кислота 159
Парабиоз 273
Паратиреоидэктомия 199
Парциальное давление 75
Пейсмекеры 41
Пеллагра 158
Пепсин 96
Печень 160
Пигменты кожи 183
Пиноцитоз 247
Пиридоксин 158
Питание плода 230
Пищеварение 87
— в желудке 94
— в кишечнике 113
— внеклеточное 89, 112, 119
— в полости рта 89
— в рубце 105
— желудочное 101
— — у жвачных животных 104
— — у лошади 101
— — у молодняка жвачных 112
— — у свиней 103
— — у птиц 130
— — — в желудке 131
— — — в полости зоба 130
— — — кишечное 132
— — — ротовое 130
— желудочное 101
— желудочно-кишечное 101
— пристеночное 88, 119, 122
Пищеводный желоб 105
Пищевой центр 87
Плазма крови 18
Плазменные факторы 29
— глобулин 29
— 3 29
— ионы кальция 29
— конвертин 29
— контактный 29
— тромботромбин 29
— Хагемана 29
Плазмин 32
Пластичность 278
— нервных центров 307
Плацента 230
— десмохориальная 230
— эндотелиохориальная 231
— эпителиохориальная 230
Плацентарный барьер 231
Пневмотаксис 80
Поведенческая реакция 343

- Поджелудочная железа 141
 Подражание 362
 Пойкилотермные животные 167
 Показатель гематокрита 20
 Полезное время 269
 Полидипсия 324
 Полиурия 175
 Половая зрелость 211
 — охота 219
 Половой сезон 222
 — цикл 221
 Порог возбудимости 269
 Последствие 306
 Пот 179
 Потовые железы 179
 Почки 170
 Правило изодинамии 144
 Прессорецепторы 55
 Преципитины 13
 Прогастрин 98
 Прогестерон 251
 Продолговатый мозг 322
 Пролактин 250
 Промежуточный мозг 322
 — гипоталамус 322
 — таламус 322
 — эпиталамус 322
 Пропердин 19
 Проприорецепторы 395
 Просекретин 115
 Простейшие рубца 106
 Простагландины 209
 Противосвертывающая система 31
 Протромбиназа 29
 — кровяная 29
 — тканевая 29
 Протромбин 29
 Профибрин 30
 Профибринолизин 30
 Профиль крови 24
 Псевдоэозинофилы 24
 Птиалин 90
 Пульсовая волна 58
- Р**
- Работа мышц 285
 — динамическая 285
 — статическая 285
 Раздражение 261
 Раздражимость 268
 Раздражители 261
 — адекватные 261
 — неадекватные 261
 — подпороговые 261
 — пороговые 261
 — сверхпороговые 261
 Размножение птиц 235
 Радиоавтография 186
 Растяжимость 278
 Рвота 100
 Реакция крови 16
 Реверсия 266
 Резус-фактор 34
 Реннин 64
 Реобазы 269
 Реопневмография 266
 Реполяризация 266
 Репродукция 211
 Ресинтез 284
 Ретикулярная формация 325
 — восходящие пути 326
 — нисходящие пути 326
 Ретинен 381
 Ретинол 154
 Ритм работы сердца 47
 — раздражения 272
 — — оптимум 272
 — — пессимум 272
 Рефлексогенная зона 302
 Рефлексы 6, 11, 301, 360
 — Ашнера 55
 — безусловные 338
 — выпрямительные 319
 — — оптические 320
 — — с вестибулярного аппарата на голову 319
 — — с рецепторов кожи туловища на выпрямление туловища 320
 — — с рецепторов кожи туловища на голову 319
 — — шейный 320
 — глотания 93
 — Гольца 54
 — коленный 314
 — копытный 314
 — корковые 338
 — молокоотдачи 252
 — Парина 55
 — пилорический 100
 — позы 318
 — половые 214
 — статокINETические 320
 — — «лифта» 320
 — условные 9, 338
 — — высших порядков 345

- — двигательные 345
- — интерорецептивные 345
- — на отношение 345
- — оборонительные 346
- — обстановочный 345
- — подражательные 345
- — сенсорные 345
- — ситуационные 345
- — экстраполяционный 346
- — экстерорецептивные 345
- холки 314
- Рефлекторная дуга 11, 301
- моносинаптическая 302
- полисинаптическая 302
- Рефрактозимы 27
- Рефрактерность 270
- абсолютная 270
- относительная 270
- Ретракция 30
- Рецепторы 298, 301
- болевые 373
- вкуса 392
- ирритативные 79
- кожи 182, 372
- обоняния 374
- слуха 387
- тактильные 372
- холодовые 372
- Рибофлавин 156
- Родопсин 381
- Роды 234
- Рубец 104

С

- Сарколемма 42
- Саркомы 41
- Свойства нервных волокон 293
- возбудимость 293
- лабильность 293
- проведение возбуждения 293
- — двустороннее 293
- — изолированное 293
- Секретин 115
- Секреция молока 247
- Сенсорные зоны 337
- Сердечный толчок 48
- цикл 45
- Серотонин 64, 299
- Сетка 104, 109
- Сигнальные системы действительности 354
- вторая 354

- первая 354
- Сила мышц 285
- максимальная 285
- относительная 285
- Синапсы 299
- аксоаксомальный 299
- аксодендрический 299
- аксосоматический 299
- возбуждающие 299
- смешанные 301
- тормозные 301
- химические 301
- холинэргические 299
- электрические 301
- Синтез 350
- высший 350
- элементарный 350
- Систола 45
- Скорость кровотока 60
- в периферических венах 61
- линейная 60
- Слюна 89
- Слюноотделение 89
- у жвачных 91
- у лошади 91
- у свиней 92
- у собак 90
- Совокупление 214
- Сок поджелудочной железы 114
- Сокращения мышц 279
- гладких 290
- скелетных 279
- — изометрическое 280
- — изотоническое 280
- — одиночное 279
- — тетаническое 279
- Сон 351
- активный 352
- быстрый 353
- медленный 353
- пассивный 352
- Сосудистые рефлексогенные зоны 55, 62
- Сосудистодвигательные центры 62
- Сосудосуживающие вещества 28
- Сосуды Тибезия 52
- СОЭ 23
- Сперматогенез 212
- Спермии 215
- Спинальные животные 313
- Спинной мозг 313
- Средний мозг 317
- Стресс 203
- Стероиды 143

Суммация импульсов 305

— временная 305

— пространственная 305

Сычуг 105

Т

Таксисы 360

Телергоны 377

Теоретическая неврология 335

Теория лабильности 7

— нервизма 8, 11

— симпатической иннервации 9

— свертывания крови 28

Тепловой баланс 167

Теплоотдача 167

Теплопродукция 167

Терморегуляция 167

— физическая 168

— химическая 168

Тетанус 279

— гладкий 279

— зубчатый 279

Течка 219

Тиамин 156

Типы высшей нервной деятельности 356

— слабые 357

— сильные 356

— — неуравновешенные 357

— — уравновешенные 357

— — инертные 357

— — подвижные 357

Типы дыхания 72

— брюшной 73

— грудной 73

— реберно-брюшной 73

Тиреоглобулин 196

Тиоксин 146

Ткани-мишени 187

Токоферолы 154

Тонус скелетных мышц 287

Тоны сердца 47

Торможение 260, 273, 307

— безусловное 346

— — внешнее 347

— — запредельное 347

— Введенского 273

— вторичное 312

— — парабактериальное 312

— — пессимальное 312

— постсинаптическое 308

— — возвратное 310

— — поступательное 311

— пресинаптическое 311

— условное 347

— — дифференцировка 347

— — запаздывание 348

— — угасание 347

— — условный тормоз 348

Трансаминирование 137

Трансплантация 185

— аутотрансплантация 185

— гетеротрансплантация 185

— гомотрансплантация 185

— зигот 235

Тренинг 404

Трипсин 114

Тромб 27

Тромбин 30

Тромбопластин 29

Тромбостенин 27

Тромбоцитопоз 36

Тромбоцитопозитины 38

Тромбоциты 27

Трофическая иннервация 331

Трофобласт 229

У

Углеводы 139

— молока 243

— простые 139

— сложные 139

Ускользание сердца 52

Ускорители сердца 53

Утомление 308

— мышц 286

— нервных центров 306

Ф

Фагоцитоз 13, 245

Фагоциты 13

Фарнахинон 155

Фенотип 364

Ферменты 88

— пищеварительные 88

— — амилалитические 88

— — липолитические 88

— — протеолитические 88

Феромоны 223, 376

Фибрилляторы 44

Фибрин 22

— мономер 30

— полимер 30

Фибриназа 30

Фибриноген 28
 Фибринокиназа 32
 Фибринолиз 30
 Фибринолизин 31
 Фибринолитическая система 31
 Физиологическая адаптация 408
 — видовая 408
 — популяционная 408
 Физиологический идеализм 8
 — покой 260
 Физиология 3
 Филлохинон 155
 Фистулы 89
 — желудка 89
 — протоков слюнных желез 90
 — Тири — Велла 118
 — Тири — Павловского 118
 — Экка — Павлова 160
 Фолиевая кислота 158
 Фолликул 218
 Формы поведения 360
 Фосфопротеиды 143
 Фоторецепторы 378
 Функции крови 13
 — защитная 13
 — коррелятивная 13
 — респираторная 13
 — терморегулирующая 13
 — экскреторная 13

Х

Хеморецепторы 392
 Хиломикроны 144
 Химозин 96
 Химотрипсин 114
 Химус 119
 Холестерин 143
 Холецистокинин 117
 Холин 157
 Холинорецептор 295
 Холинэстераза 296
 Хронаксия 296
 Хронотропный эффект 52

Ц

Цианкобаламин 159
 Цикл Кребса 138
 Циркадный ритм 169

Цитохромы 142
 Цитрин 156

Щ

Щелочной резерв крови 17

Э

Экзоцитоз 200
 Экскреты 170
 Экспирация 71
 Экстрасистола 44
 Эластаза 115
 Эластичность 278
 Электрическая ось сердца 43
 Электрокардиограмма 49
 Электрофорез 19
 Электроэнцефалограмма 334
 Эмбриогенез 229
 Эмбриональная смертность 228
 Эмбриотроф 230
 Эндемический зоб 197
 — — коллоидный 198
 — — простой 198
 — флюороз 153
 Эндокринология 9
 Эндорадиозондирование 99
 Энергия корма 163
 — валовая 163
 — обменная 163
 — переваримая 163
 Энтерогастрин 98
 Эрекция 214
 Эритрон 20
 Эритропоэз 36
 Эритропоэтины 37
 Эритроцитоз 20
 — истинный 20
 — перераспределительный 20
 Эритроциты 20
 Эструс 219
 Этология 358
 Эффект Холдена 77
 Эякулят 215
 Эякуляция 214

Я

Яйцеклетка 217
 Яйцепроводы 217

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение (Г. В. Паршутин, А. Н. Голиков)	3	Водно-солевой обмен	147
Глава 1		Витамины	154
Физиология системы крови (М. Ф. Мещерякова)	13	Роль печени в обмене веществ	160
Физико-химические свойства крови	14	Обмен энергии	162
Форменные элементы крови	20	Теплообмен и регуляция температуры тела	167
Свертывание крови	28	Контрольные вопросы	169
Группы крови	33	Глава 6	
Кроветворение и регуляция системы крови	36	Выделительные процессы (Н. У. Базанова)	170
Контрольные вопросы	39	Образование мочи	171
Глава 2		Регуляция функций почек	176
Кровообращение (А. Н. Голиков)	40	Выведение мочи	177
Сердце	41	Контрольные вопросы	178
Сосудистая система	56	Глава 7	
Особенности кровообращения в некоторых органах	64	Физиология кожи (Н. У. Базанова)	179
Лимфа и лимфообращение (А. Н. Голиков, М. Ф. Мещерякова)	66	Контрольные вопросы	184
Контрольные вопросы	69	Глава 8	
Глава 3		Физиология желез внутренней секреции (М. Ф. Мещерякова, Н. А. Сафонов)	185
Физиология дыхания (А. Н. Голиков)	70	Гормоны	187
Внешнее дыхание	70	Гипоталамо-гипофизарная система	191
Перенос газов кровью	75	Щитовидная железа	196
Регуляция дыхания	79	Околощитовидные железы	199
Зависимость дыхания от возраста, вида животных и различных факторов внешней среды	81	Надпочечники	199
Особенности дыхания у птиц	84	Поджелудочная железа	203
Голос животных	85	Половые железы	205
Взаимосвязь органов дыхания с другими системами организма	86	Тимус	207
Контрольные вопросы	86	Эпифиз	208
Глава 4		Тканевые гормоны	209
Физиология пищеварения (Н. У. Базанова)	87	Простагландины	209
Пищеварение в полости рта	89	Контрольные вопросы	210
Пищеварение в желудке	94	Глава 9	
Пищеварение в кишечнике	113	Размножение (Г. В. Паршутин)	211
Пищеварение у сельскохозяйственных птиц	130	Органы размножения и их функции у самцов	211
Контрольные вопросы	132	Органы размножения и их функции у самок	217
Глава 5		Оплодотворение	227
Обмен веществ и энергии (З. К. Кожебеков)	133	Беременность	229
Обмен белков	134	Роды	234
Обмен углеводов	139	Особенности размножения птиц	235
Обмен липидов	142	Контрольные вопросы	238
		Глава 10	
		Физиология лактации (А. Н. Голиков)	239
		Рост и развитие молочных желез	239
		Молоко и молозиво	242
		Процесс молокообразования	245
		Регуляция молокообразования	249

Функциональная связь молочных желез с другими органами	255
Физиология доения	256
Контрольные вопросы	259
Глава 11	
Физиология мышц и нервов (Н. А. Сафонов)	260
Общая физиология возбудимых тканей	260
Биоэлектрические явления	262
Основные свойства живой ткани	268
Физиология мышц	275
Скелетные мышцы	275
Гладкие мышцы	288
Физиология нервов	291
Свойства нервных волокон	292
Синаптическая передача возбуждения	294
Контрольные вопросы	297
Глава 12	
Физиология центральной нервной системы (М. Ф. Мещерякова)	298
Общая физиология центральной нервной системы	298
Функция синапсов центральной нервной системы	299
Учение о рефлексе	301
Нервные центры и их свойства	303
Координация деятельности нервных центров	312
Частная физиология центральной нервной системы	313
Спинной мозг	313
Головной мозг	315
Вегетативная нервная система	329
Контрольные вопросы	333
Глава 13	
Физиология высшей нервной деятельности (М. Ф. Мещерякова, Г. В. Паршутин)	334
Функциональные и структурные особен-	

ности различных областей коры больших полушарий	336
Условные рефлексы	338
Виды торможения в коре мозга	346
Взаимоотношение возбуждения и торможения в коре больших полушарий	348
Аналитико-синтетическая деятельность коры головного мозга	350
Сон и гипноз	351
Две сигнальные системы действительности	354
Типы нервной системы	355
Этология — наука о поведении животных	358
Контрольные вопросы	367
Глава 14	
Физиология анализаторов (Г. В. Паршутин)	368
Общие свойства анализаторов	368
Кожный анализатор	371
Обонятельный анализатор	373
Зрительный анализатор	378
Слуховой анализатор	386
Вестибулярный аппарат	390
Вкусовой анализатор	392
Интерорецептивный и двигательный анализаторы	394
Взаимодействие анализаторов	395
Контрольные вопросы	397
Глава 15	
Физиология движения (А. Н. Голиков)	398
Виды движения	399
Физиологические показатели тренированности мышц	405
Движение птиц	405
Механизм регуляции движения	406
Глава 16	
Адаптация сельскохозяйственных животных (А. Н. Голиков)	409
Контрольные вопросы	415
Приложения	416
Предметный указатель	419

Учебное издание

Голиков Александр Николаевич,
Базанова Найля Уразгуловна,
Кожебеков Зайнулла Камалевич,
Мещерякова Мария Федоровна,
Паршутин Григорий Васильевич,
Сафонов Николай Алексеевич

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Учебник для вузов

Зав. редакцией В. Г. Федотов

Художественный редактор Т. Н. Мельникова

Художник А. С. Скороход

Технический редактор Т. Б. Платонова

Корректор Т. Р. Сидорова

ИБ № 6048

Сдано в набор 24.04.90. Подписано в печать 27.02.91.
Формат 70×100¹/₁₆. Бумага кн.-журнальная. Гарнитура
Литературная. Печать офсетная. Усл. печ. л. 35,10+
+0,65 пв. вкл.+0,33 форзац. Усл. кр.-отг. 39,0.
Уч.-изд. л. 36,72+0,44 пв. вкл.+0,46 форзац. Издат.
№ 200. Тираж 41 000 экз. Заказ № 617. Цена 2 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени ВО «Агропромиздат», 107807, ГСП-6, Москва, Б-78, ул. Садовая-Спасская, 18.

Диaposитивы изготовлены в Ленинградской типографии № 2, головном предприятии ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой Государственного комитета СССР по печати. 198052, г. Ленинград, Л-52, Измайловский пр., 29.

Отпечатано в Можайском полиграфкомбинате В/О «Совэкспорткнига» Государственного комитета СССР по печати. 143200, Можайск, ул. Мира, 93.

ФИЗИОЛОГИЯ СОСТАВЛЯЕТ БИОЛОГИЧЕСКУЮ ОСНОВУ РАЦИОНАЛЬНОГО ЖИВОТНОВОДСТВА. НЕМАЛОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОНА ИМЕЕТ И ДЛЯ ВЕТЕРИНАРИИ, ТАК КАК ДЛЯ ПОНИМАНИЯ СУЩНОСТИ ПАТОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ, РАЗРАБОТКИ СРЕДСТВ ПРОФИЛАКТИКИ И ЛЕЧЕНИЯ БОЛЬНЫХ НЕОБХОДИМО ЗНАТЬ НОРМАЛЬНЫЙ ХОД ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ОРГАНИЗМЕ ЗДОРОВОГО ЖИВОТНОГО. ЦЕЛЬ ФИЗИОЛОГИИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ – ИЗУЧАТЬ И ИЗМЕНЯТЬ В НУЖНОМ ЧЕЛОВЕКУ НАПРАВЛЕНИИ ФУНКЦИИ ЖИВОТНЫХ ДЛЯ УВЕЛИЧЕНИЯ ИХ ПРОДУКТИВНОСТИ И ПЛОДОВИТОСТИ, ПОВЫШЕНИЯ КАЧЕСТВА ПРОДУКЦИИ И ПОДДЕРЖАНИЯ ХОРОШЕГО СОСТОЯНИЯ ЗДОРОВЬЯ.

