

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, тиомочевинной 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 *ауто трансплантацией*. 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 ауто трансплантации. Гомотрансплантация не всегда ведет к приживлению органов, и часто через некоторое время они рассасываются. При гетеротрансплантации эндокринные железы, как правило, отторгаются.

Парабиз. Создание общего кровообращения также используют при изучении функции 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, крысиные, 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 (плазмоцитома), 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 относят 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.

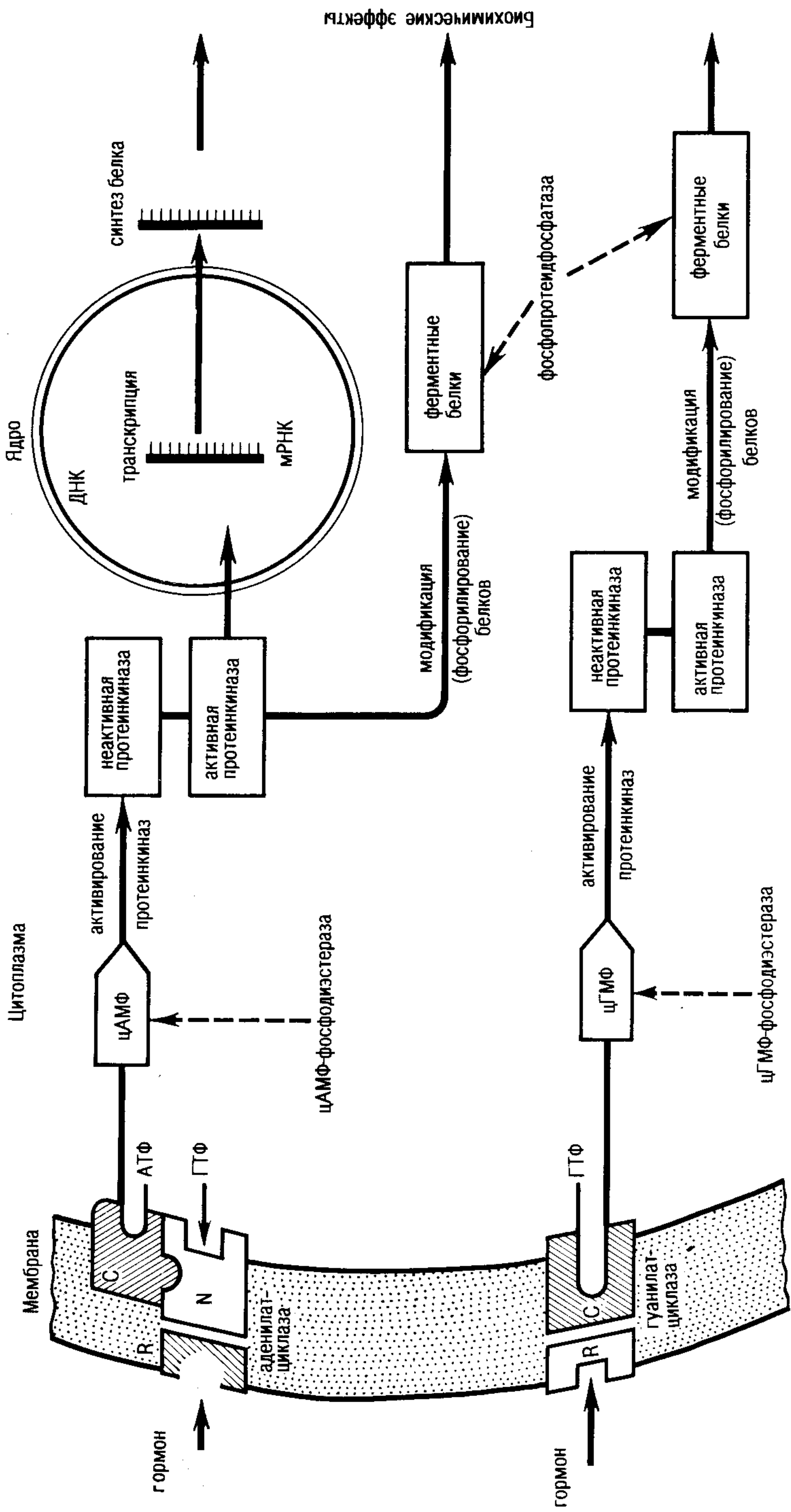
Аденилатциклаза встроена в мембрану клетки и состоит из трех взаимосвязанных частей (рис. 42): рецепторной (*R*), представленной набором мембранных рецепторов, находящихся снаружи мембраны; сопрягающей (*N*), представленной особым *N*-белком, расположенным в липидном слое мембраны, и каталитической (*C*), 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



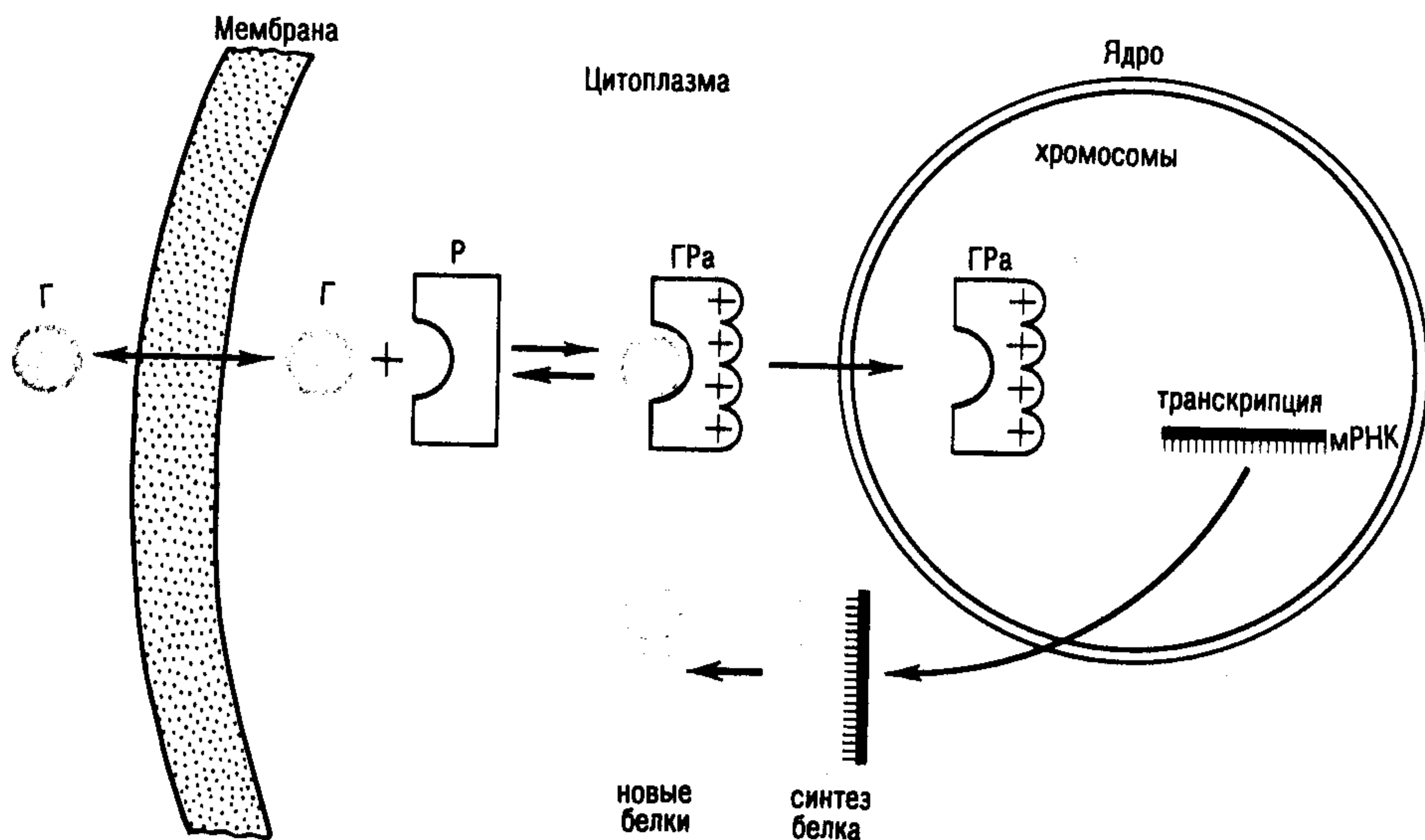
42

Схема мембранно-внутриклеточного механизма действия гормонов:

R — рецептор (рецепторная часть аденилатциклазы или гуанилатциклазы); *A* — сопрягающая часть аденилатциклазы, представляющая собой белком, называемым

A-белком; *C* — каталитическая часть, являющаяся ферментативным белком, то есть собственно аденилатциклазой; АТФ — аденозинтрифосфат; цАМФ — циклический 3',5'-аденозинмонофосфат; ГТФ — гуаноинтрифосфат; 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; ГРa — 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 — фосфопротеид-фосфатаза — 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 кальциевым 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, стволom мозга и спинным мозгом. В гипоталамусе находятся ядра, участвующие в регуляции важнейших вегетативных функций.

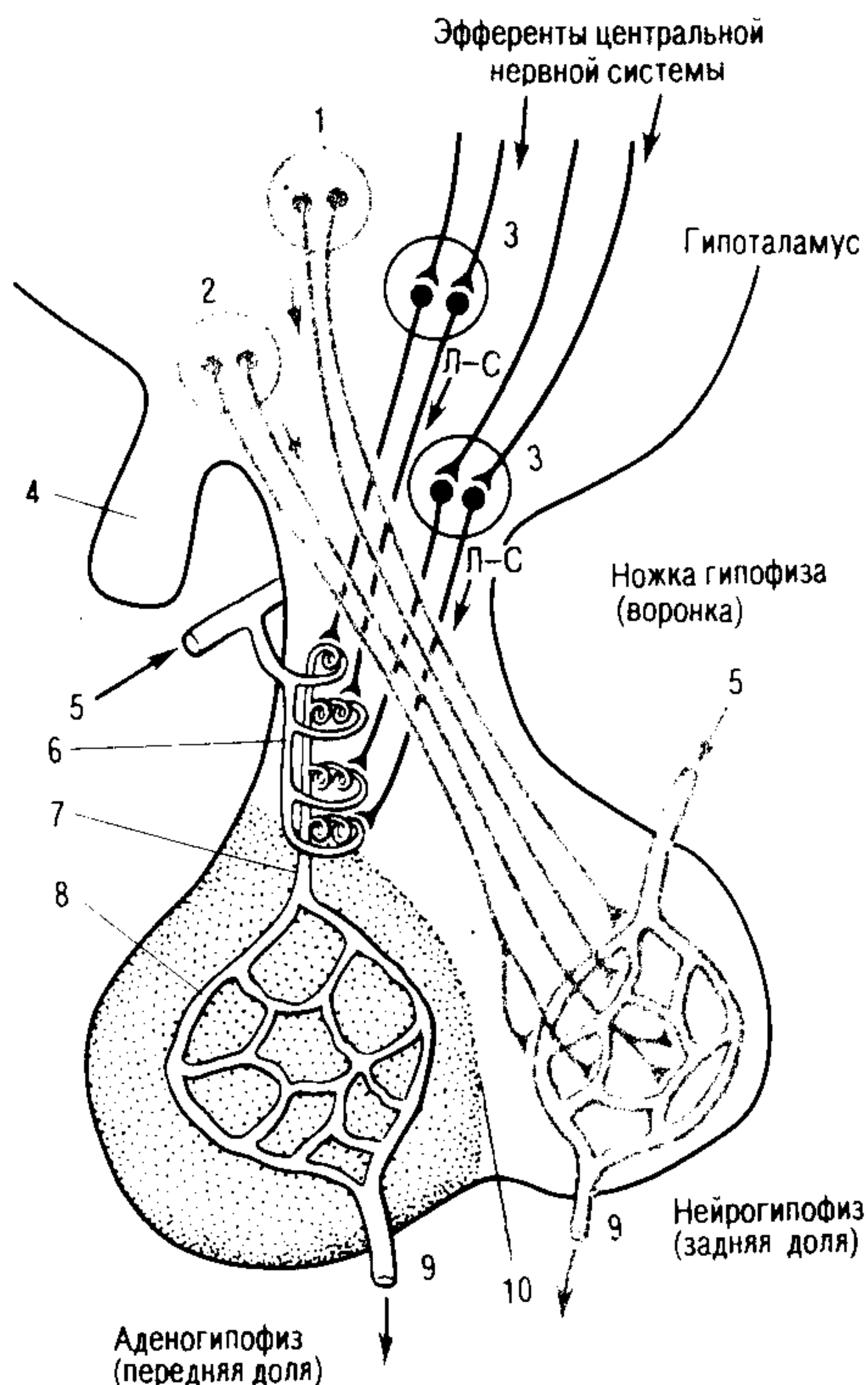
Гипоталамус. Он осуществляет регуляцию деятельности периферических желез внутренней секреции

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.

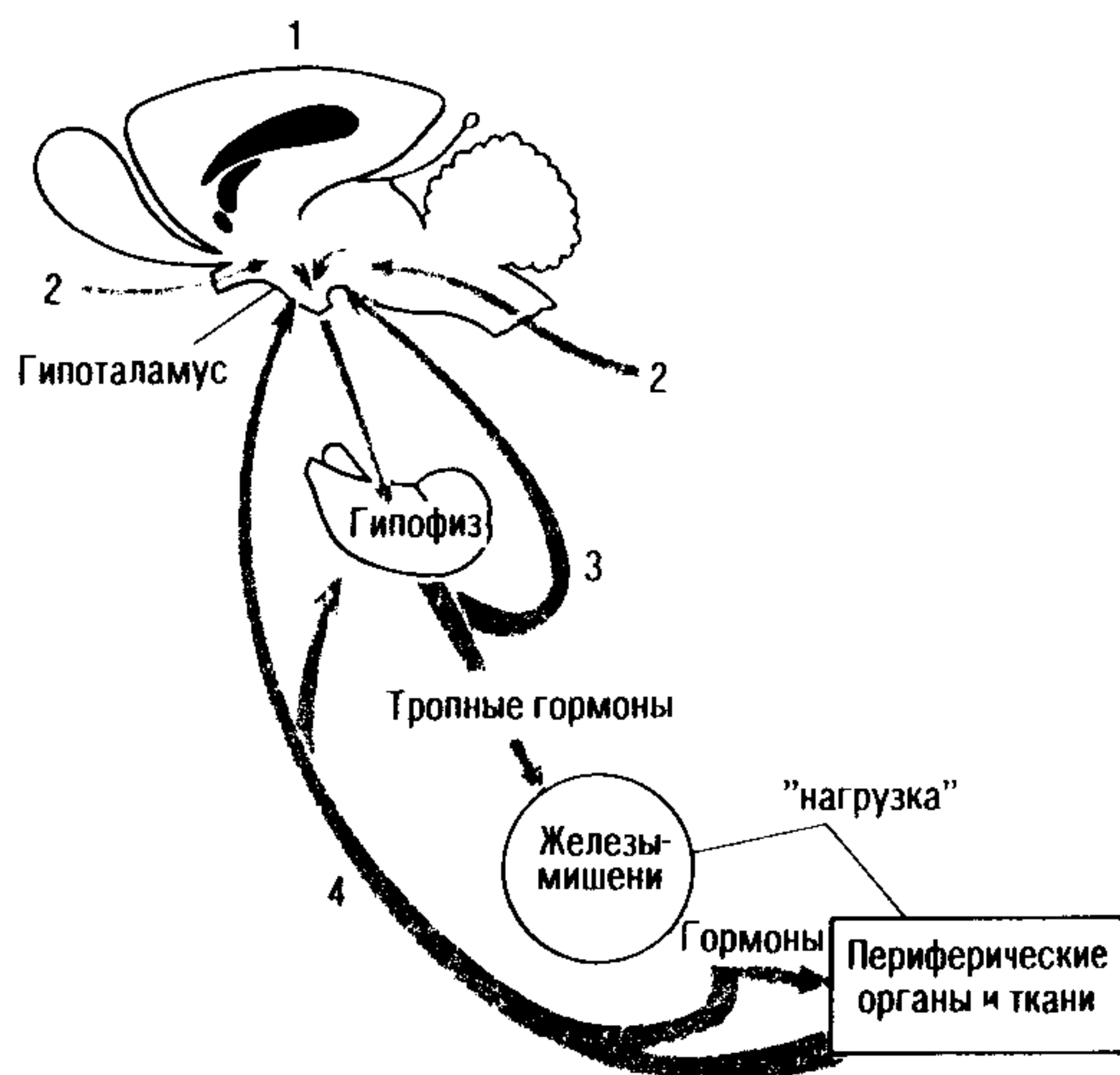
Таким образом, орган центральной нервной системы — гипоталамус выполняет эндокринные функции и является образованием, где нервные

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
Пролактилиберин	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 отрывают 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 гипофизэктомированному 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 — питуциты. 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 спермопроводящих 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 двуокиси 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 (скороспелые) 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 зимнеявляющихся 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 гипofункции щитовидной железы.

Гипofункция 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 гипofиз.

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 гипofиз, так как в его нейронах вырабатывается нейросекрет, способствующий выделению гипofизом 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-гипofизарную 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 парашитовидные, 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 цикlopентанопергидрофенантрена, 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.

М и н е р а л о к о р т и к о и д ы. 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 осморецепторы вызывает снижение секреции антидиуретического гормона, что ведет к потере воды и уменьшению общего объема внеклеточной жидкости и крови. Это воспринимается рецепторами объема — волюморецепторами, 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.

Г л ю к о к о р т и к о и д ы. 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 хромоаффинных 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 фосфорилазу, 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 рефлексy, 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 признаки и придаточные 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 плодоношения. 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 аборт, 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 на-

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 (простановой), 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 обра-

