

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ  
РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ  
«ВИТЕБСКАЯ ОРДЕНА «ЗНАК ПОЧЕТА» ГОСУДАРСТВЕННАЯ  
АКАДЕМИЯ ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ

Кафедра нормальной и патологической физиологии

Учебное пособие  
по физиологии сельскохозяйственных животных  
для студентов факультета заочного обучения по специальностям  
«Ветеринарная медицина 740302» и «Зоотехния 740301»

Витебск - 2004

Авторы:

Мотузко Н.С., кандидат биологических наук, доцент,  
Гусаков В.К., доктор биологических наук, профессор,  
Синковец А.В., кандидат биологических наук, доцент,  
Ковзов В.В., кандидат ветеринарных наук, доцент,  
Островский А.В., кандидат биологических наук, доцент,  
Кудрявцева Е.Н., кандидат биологических наук, ассистент

Учебное пособие по физиологии сельскохозяйственных животных для студентов факультета заочного обучения по специальностям «Ветеринарная медицина» и «Зоотехния».

**Оглавление**

	Стр.
Введение	4
Глава 1. Система крови	5
Глава 2. Иммуитет и иммунная система	14
Глава 3. Работа сердца и движение крови по сосудам	23
Глава 4. Дыхание	29
Глава 5. Пищеварение	36
Глава 6. Обмен веществ и энергии	54
Глава 7. Выделение	69
Глава 8. Железы внутренней секреции	77
Глава 9. Размножение	87
Глава 10. Лактация	92
Глава 11. Физиология мышц и нервов	97
Глава 12. Центральная нервная система	107
Глава 13. Высшая нервная деятельность	116
Глава 14. Анализаторы	120
Глава 15. Адаптация	121
Литература	124

## Введение

Физиология – наука о функциях систем и отдельных органов здорового организма. Она изучает процессы жизнедеятельности и механизмы их регуляции, исходя из единства организма, и во взаимодействии его с внешней средой. Физиология является фундаментальной наукой для дальнейшего изучения ветеринарных и зоотехнических дисциплин.

Ветеринарному врачу часто приходится работать с больными животными и чтобы определить есть ли отклонения в деятельности какого-то органа или в системе необходимо хорошо знать показатели нормальной их функции. Только зная показатели и характеристику нормальной функции можно определить патологию. А это значит правильно поставить диагноз, назначить лечение и провести необходимые ветеринарно-санитарные мероприятия.

Глубокое знание механизмов регуляции физиологических функций необходимо, кроме того, в практике для научной организации рационального кормления, содержания, воспроизводства, сохранения и повышения продуктивности животных.

Основным пособием для изучения физиологии является учебник «Физиология сельскохозяйственных животных» под ред. проф. А.Н. Голикова (1991). При заочном обучении необходимо не только изучать материал, изложенный в учебнике, но знакомиться с дополнительной литературой. Кроме того, студенту-заочнику очень полезно проводить наблюдения за течением некоторых физиологических процессов у животных разных видов при разных условиях содержания, кормления.

Изучая курс физиологии, следует прочитать изложенный материал всех глав учебного пособия, осмыслить его содержание. При вторичном чтении составить конспект, в котором желательно сделать зарисовки схем, выделять наиболее важные положения и выводы. Совершенно не следует дословно переписывать текст пособия. Следует хорошо продумать материал и самостоятельно изложить его в форме кратких, но четких и понятных ответов на поставленные вопросы. Всегда помните, что серьезная самостоятельная подготовка в межсессионный период окажет вам существенную помощь для более продуктивной работы в очную сессию и успешной сдачи экзаменов.

## Глава 1. Система 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 регуляторный нейрогуморальный аппарат.

Кровь вместе с лимфой и тканевой жидкостью обеспечивает постоянство внутренней среды организма – гомеостаз. Известно, что кровь в организме выполняет многообразные функции: дыхательную, питательную, выделительную, защитную, терморегуляторную, поддерживает постоянство осмотического давления и рН среды и др. Кровь отражает все процессы, происходящие в организме, изменяясь как количественно, так и качественно.

Кровь состоит из жидкой части – плазмы и взвешенных в ней форменных элементов – эритроцитов, лейкоцитов и кровяных пластинок (тромбоцитов). Форменные элементы составляют около 45% объема крови, плазмы – 55%. Общее количество крови в организме животных составляет приблизительно 4-8% от массы тела.

Количество крови зависит от вида и общей массы животного и поддерживается на относительно постоянном уровне. Количество крови в % зависимости от массы тела: лошадь —8-10; крупный рогатый скот —8,2; свиньи—4,6.

Для предотвращения свертывания крови к последней добавляют стабилизаторы, т.е. антикоагулянты. С этой целью используют следующие антикоагулянты (на 10 мл крови):

1. 50 ЕД. гепарина медицинского в растворе (в 1 мл раствора 5000 ЕД.); 1-2 капли гепарина отмеривают тонкой иглой для внутрикожной туберкулинизации.
2. 3-4 капли 10% - ного раствора трилона Б (двунариевая соль ЭДТА – этилендиаминтетрауксусной кислоты).
3. 30 мг натрия цитрата или 0,3 мл 10% - ного раствора.
4. 15 мг натрия (калия) оксалата или 0,15 мл 10% - ного раствора.

Стабилизированную кровь хранят в холодильнике при температуре +4<sup>0</sup> С. Для подсчета форменных элементов кровь пригодна в течение 72 часов, для приготовления мазков – не более 24 часов.

Для получения сыворотки периферическую кровь берут в сухие, чистые пробирки и ставят в теплое место для свертывания. Образовавшийся сгусток крови отделяют от стенок пробирки тонкой проволочкой или стеклянной палочкой и центрифугируют в течение 5-10 минут при 2-3 тыс. об/мин. Сыворотку отсасывают пипеткой. Для получения плазмы центрифугируют стабилизированную кровь при тех же условиях.

Кровь, находящаяся в организме подразделяется на циркулирующую в кровеносных сосудах(55—60%) и депонированную: в печени —20%, селезенке—16% и коже до — 10%. Функции депо при определенных условиях могут выполнять легкие, почки, вены. Соотношение количества циркули-

рующей и депонированной крови зависит от физиологического состояния животного.

Депонированная кровь в своем составе имеет большее количество эритроцитов и она мобилизуется в сосудистое русло при кровопотерях, физической работе, недостатке в воздухе кислорода.

### Физико-химические свойства крови

#### 1. Вязкость и плотность крови

Если вязкость воды принять за единицу, то вязкость цельной крови в 3-6 раз больше вязкости воды. Плотность цельной крови 1,040 – 1,060, плазмы - 1,025 – 1,034; эритроцитов - 1,080 – 1,090 г/см<sup>3</sup>. Вязкость и плотность крови создаются белками и эритроцитами. Эти показатели могут повышаться при больших потерях воды в случаях длительных поносов, рвоте, обильном потоотделении.

#### 2. Осмотическое давление крови

Осмотическое давление – это сила, обеспечивающая переход растворителя через полупроницаемую мембрану из менее концентрированных растворов в более концентрированные. Осмотическое давление крови создается солями и глюкозой и оно составляет 7-8 атм., что соответствует осмотическому давлению 0,85-0,9% раствора NaCl. Растворы, имеющие одинаковое осмотическое давление называются изотоническими, с меньшим осмотическим давлением – гипотоническими и с большим – гипертоническими.

Величина осмотического давления оказывает существенное влияние на структуру и функцию клеток крови. Так, если поместить кровь в раствор с небольшой степенью гипотонии, то эритроциты будут только набухать и увеличиваться в размере, а в растворах с более низким осмотическим давлением эритроциты разрушаются с выходом гемоглобина в плазму крови, которая приобретает прозрачный красный цвет (лаковая кровь). Это явление называется *осмотическим гемолизом* эритроцитов. В клинике с диагностической целью определяют максимальную и минимальную величины осмотической резистентности эритроцитов, т.е. их устойчивость к разной степени гипотонии. Гемолиз части эритроцитов может начинаться уже в 0,5-0,4% растворе NaCl, а при более низкой степени гипотонии разрушаются все эритроциты.

Гемолиз эритроцитов происходит и под влиянием ряда химических веществ (кислоты, щелочи, эфир, хлороформ), механических воздействий - при сильном встряхивании крови, повторном замораживании и оттаивании ее. В организме гемолиз возникает под влиянием яда змей и при действии особых веществ - гемолизина, образующихся в крови при повторном введениях животным в кровь эритроцитов от других, но только того же вида животных. Некоторые инфекционные и паразитарные заболевания сопровождаются ярковыраженным гемолизом эритроцитов с окрашиванием мочи в красный цвет.

Осмотическое давление, создаваемое белками крови называется онкотическим, оно составляет 25 – 30 мм ртутного столба и регулирует обмен воды между кровью и тканями.

### 3. Реакция крови

Реакция крови обусловлена концентрацией в крови водородных ( $H^+$ ) и гидроксильных ( $OH^-$ ) ионов. В крови имеется определенное соотношение между кислотными и щелочными эквивалентами, поэтому принято говорить о кислотно-щелочном равновесии крови.

Реакция крови слабо щелочная (рН 7,35-7,55) и она удерживается на относительно постоянном уровне за счет наличия в крови буферных систем. Буферными свойствами обладают слабые (малодиссоциированные) кислоты и их соли, образованные сильным основанием. К буферным системам относят:

1. Карбонатная - которую составляет угольная кислота и ее соли.
2. Фосфатная (одно- и двуосновной фосфорно-кислый натрий).
3. Буферная система белков плазмы крови.
4. Гемоглобиновая.

Кровь надежно защищена от сдвига реакции крови в кислую сторону. В цельной крови 70% буферности обеспечивается гемоглобином, и до 25% карбонатной системой. Кроме того, в крови имеется избыток бикарбонатов, составляющий щелочной резерв, поэтому для сдвига реакции плазмы крови в щелочную сторону надо добавить к ней только в 40-70 раз больше едкого натра, чем к чистой воде, в то время как для сдвига реакции в кислую сторону к плазме надо добавить соляной кислоты в 327 раз больше, чем к воде.

Несмотря на наличие буферных систем и хорошую защищенность крови от сдвига ее реакции по ряду причин этот сдвиг может произойти в щелочную сторону (алкалоз), или в кислую (ацидоз). В животноводстве чаще всего возможны ацидозы, которые могут быть компенсированными - когда нейтрализуется только щелочной резерв, но при этом не происходит сдвига активной реакции крови.

Компенсированный ацидоз может легко перейти в некомпенсированный, когда буферных систем уже недостаточно и происходит смещение активной реакции крови в кислую сторону, что вызывает у животных значительные нарушения многих жизненно важных функций. Ацидоз возникает вследствие повышенного содержания в крови углекислоты (газовый ацидоз) или при образовании в организме избыточного количества кислот, например, при диабете, нарушении жирового обмена, при длительном кормлении животных кислым силосом или сенажом плохого качества.

Сдвиг рН крови в кислую сторону только на 0,2-0,3 вызывает в организме сложные изменения и может быть опасен не только для продуктивности, но и жизни животных. Поэтому специалистам следует внимательно следить за этим показателем, особенно в зимне-весенний период.

### Свертывание крови

Свертывание крови - защитная биологическая реакция, выработанная в процессе эволюции и направленная на предохранение организма от кровопотери. Это сложный ферментативный процесс, обеспечивающий переход растворимого в плазме белка фибриногена в нерастворимую форму - фибрин, в результате чего кровь превращается в студенистый сгусток, закрывающий поврежденный кровеносный сосуд.

Свертывание крови является сложным процессом, в котором участвуют свыше 15 факторов. Кровь может свернуться и в неповрежденном кровеносном сосуде, что вызывает нарушение ее циркуляции и кровоснабжения отдельных тканей и органов. Поэтому в организме имеется противосвертывающая система крови, препятствующая свертыванию ее в кровеносных сосудах.

Скорость свертывания крови (мин.): у лошадей - 11,5; крупного рогатого скота - 6,5; свиней - 3,5, коз, овец, собак, кошек - 2,5; птиц - 0,5-2.

### Эритроциты

Эритроциты (красные кровяные клетки) составляют главную массу клеток крови. Свое название они получили от греческого слова «эритрос» – красный. От них зависит 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). Двояковогнутая форма увеличивает поверхность эритроцитов и способствует быстрой и равномерной диффузии кислорода через оболочку.

Эритроцит состоит из тонкой сетчатой стромы, ячейки которой заполнены пигментом гемоглобином, и более плотной оболочки. Оболочка обладает избирательной проницаемостью. Через нее легко проходят газы, вода, анионы  $\text{OH}^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$ , ионы  $\text{H}^+$ , а у плотоядных  $\text{Na}^+$ , 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.

Функции эритроцитов: 1) перенос кислорода от легких к тканям; 2) участие в транспорте углекислого газа от тканей к легким; 3) транспортировка питательных веществ – адсорбированных на их поверхности аминокислот; 4) участие в поддержании рН крови на относительно постоянном уровне; 5) участие в явлениях иммунитета: эритроциты адсорбируют на своей поверхности различные яды, которые затем разрушаются клетками ретикулоэндотелиальной системы.

Подсчет количества эритроцитов проводится в счетной камере Горяева или на ФЭКе.

В крови животных эритроцитов содержится: лошади –  $6-9 \times 10^{12}/\text{л}$ , крупного рогатого скота –  $5-7,5 \times 10^{12}/\text{л}$ , свиньи –  $6-7,5 \times 10^{12}/\text{л}$ .

### Гемоглобин

Гемоглобин (Hb) - сложный белок хромопротеид, окрашивает эритроциты в красный цвет, состоит из белка глобина и четырех молекул гема. Гем является активной частью и содержит двухвалентное железо, одна молекула гема способна присоединять и отдавать одну молекулу кислорода. Глобин является белковым носителем гема. Гемоглобин в легких присоединяет к себе кислород, образуя непрочное, легко диссоциируемое соединение - оксигемоглобин (HbO<sub>2</sub>). Кровь, насыщенная оксигемоглобином (артериальная), поступает в ткани организма, где оксигемоглобин распадается на восстановленный гемоглобин и кислород. Восстановленный гемоглобин (дезоксигемоглобин) в тканях соединяется с углекислым газом, образуя также непрочное соединение карбогемоглобин (HbCO<sub>2</sub>). Кровь, насыщенная восстановленным карбогемоглобином (венозная) поступает в малый круг кровообращения. В крови плодов находится фетальный гемоглобин (HbF), который может значительно больше насыщаться кислородом, чем гемоглобин матери. Считается, что фетальный гемоглобин синтезируется в печени, а гемоглобин взрослых животных - в красном костном мозге. Гемоглобин легко вступает в соединение с угарным газом (окись углерода), образуя карбоксигемоглобин (HbCO), который утрачивает способность к переносу кислорода. Уже при содержании во вдыхаемом воздухе только 0,04% окиси углерода наступает тяжелое отравление, а при концентрации 0,1% - гибель животного. При слабом отравлении окись углерода постепенно отщепляется и гемоглобин восстанавливает свою способность к присоединению и переносу кислорода. При действии на гемоглобин сильных окислителей (бертолетова соль, перекись водорода, анилин и др.) образуется достаточно прочное соединение гемоглобина с кислородом - метгемоглобин (MtHb), в котором двухвалентное железо переходит в трехвалентную форму. Это соединение прочно удерживает кислород и не может его отщеплять тканям. При образовании большого количества метгемоглобина наступает гибель животного от удушья. В животноводческой практике метгемоглобин образуется при скармливании животных кормов, содержащих большое количество нитратов от внесения в почву больших доз азотистых удобрений. Качественное определение гемоглобина и его производных можно провести при помощи спектрального анализа, а количество - различными калориметрическими методами.

Содержание гемоглобина в крови животных г/л – лошади 80-130; крупный рогатый скот – 90-120; свиньи – 90-110.

### Скорость оседания эритроцитов (СОЭ)

В предохраненной от свертывания крови эритроциты постепенно оседают на дно сосуда. Это происходит в силу их большей плотности, чем плазмы крови. Эритроциты имеют на своей поверхности отрицательный заряд и, как одноименно заряженные частицы, они меньше сближаются и скорость их оседания невелика. СОЭ зависит, главным образом, от химического состава плазмы крови. При воспалительных процессах, беременности, инфекционных заболеваниях в плазме крови увеличивается содержание глобулинов,

фибриногена, которые, адсорбируясь на поверхности эритроцитов, уменьшают величину их отрицательного заряда, вследствие чего эритроциты сближаются между собой, образуя крупные агрегаты, скорость оседания которых повышается. Определение СОЭ в ветеринарной практике имеет важное значение для анализа физиологического состояния животного. У крупного рогатого скота величина СОЭ составляет - 0,5-1,5; овцы и козы - 0,-1; свиней - 2-9; лошадей - 40-70; собак - 2-6; кроликов 1-2; кур - 2-3 мм/ч.

### Лейкоциты

Лейкоциты - белые клетки крови, содержащие ядро. Лейкоциты обладают следующими свойствами:

- Способностью проникать через стенку кровеносных сосудов и выходить в межтканевое пространство (лейкопедез). В этих случаях эритроциты занимают в кровеносном сосуде осевое центральное положение, а лейкоциты – пристеночное.

- Обладают способностью к амёбoidalному движению (передвигаются к очагу раздражения).

- Фагоцитозом (поглащают и разрушают микроорганизмы).

В зависимости от зернистости цитоплазмы лейкоциты делятся на зернистые (гранулоциты) и незернистые (агранулоциты). К зернистым лейкоцитам относятся - эозинофилы, базофилы, нейтрофилы; к незернистым - лимфоциты и моноциты.

Наиболее выражена фагоцитарная способность у эозинофилов, нейтрофилов и моноцитов. По имеющимся в литературе данным, один нейтрофил может захватить 20-30 бактерий, а моноцит – до 100 микробов, которые переваривают с участием ферментов (протеаз, пептидаз, липаз), вырабатываемых лизосомами.

*Эозинофилы* имеют хорошо выраженную зернистость цитоплазмы окрашиваемую кислыми красками в розово-красный цвет, обладают фагоцитарной активностью (микрофаги), обеспечивают иннактивацию гистамина и других медиаторов воспаления и этим ограничивают воспалительный процесс; участвуют в разрушении и нейтрализации токсинов и чужеродных белков; проявляют высокую активность при паразитарных и аллергических заболеваниях. При этих заболеваниях увеличивается их количество в крови.

*Базофилы* самая малочисленная разновидность гранулоцитов. Они имеют более мелкую зернистость цитоплазмы, окрашиваемую основными красками в фиолетово-синий цвет. Обладают свойствами лейкопедеза и амёбoidalным движением; вырабатывают гепарин и гистамин, что способствует току крови в мелких сосудах и увеличивает проницаемость их стенок; участвуют в иммунологических реакциях организма и особенно в реакциях аллергического типа. Высвобождение гистамина и гепарина лежит в основе механизма возникновения быстро проявляющихся реакций повышенной чувствительности, например при сывороточной болезни.

*Нейтрофилы* окрашиваются кислыми и основными красителями в фиолетовый цвет. В зависимости от возраста и формы ядра нейтрофилы де-

ляются на юные, палочко-и сегментоядерные. Относятся к микрофагам и в большом количестве скапливаются в местах повреждения тканей и проникновения микробов. Кроме протеолитических ферментов, которые разрушают (переваривают) микроорганизмы они вырабатывают белок-интерферон и тем самым оказывают противовирусное влияние. При острых воспалительных процессах количество нейтрофилов резко увеличивается с появлением незрелых форм - юных и палочкоядерных. Могут быть их предшественники миелоциты.

*Лимфоциты* при окраске проявляются в виде округлого фиолетового цвета ядра и голубой цитоплазмы. По величине делятся на большие, средние и малые.

Т-лимфоциты, образуются из стволовых клеток мозга, поступают в тимус, где размножаются, проходят первичную дифференцировку и дальше идут в тимусзависимые зоны периферических органов кроветворения и иммуногенеза. Входят в состав клеточных факторов иммунитета.

В-лимфоциты у птиц образуются в бурсе Фабрициуса, а у млекопитающих животных - в красном костном мозге, в лимфоузлах, селезенке и других лимфоидных органах. В-лимфоциты относятся к гуморальным факторам иммунитета.

Таким образом, Т и В-лимфоциты осуществляют иммунный надзор в организме участвуют в выработке специфического иммунитета, при встрече с антигеном образуют лимфоциты памяти. Лимфоциты агрессивны не только к чужим, но и к своим поврежденным клеткам.

*Моноциты* - самые крупные клетки, обладающее хорошо выраженной фагоцитарной и бактерицидной активностью. Входят в систему мононуклеарных фагоцитов. Моноциты фагоцитируют микроорганизмы, погибшие лейкоциты, клетки поврежденных тканей и тем самым очищают очаг воспаления.

Количество лейкоцитов в крови животных: лошадь –  $7-12 \times 10^9/\text{л}$ , крупный рогатый скот –  $4,5-12 \times 10^9/\text{л}$ , свиньи –  $8-16 \times 10^9/\text{л}$ .

Повышенное содержание лейкоцитов называется *лейкоцитозом*. Он может быть физиологическим - после приема корма, тяжелой физической работы, при беременности, болевых раздражениях, эмоциях. В этих случаях лейкоцитоз бывает перераспределительным, за счет поступления лейкоцитов из депо – костного мозга, селезенки, лимфатических узлов, при этом, как правило изменений в лейкограмме не отмечается.

Уменьшенное количество лейкоцитов (*лейкопения*) наблюдается при угнетении кроветворной ткани, некоторых заболеваниях - паратифе телят, чуме свиней, при поражении лучистой энергией. В этих случаях наблюдаются существенные изменения и в лейкограмме, т.е. в перераспределении числа разных форм лейкоцитов. Определение количества лейкоцитов и выведение лейкограммы для врача имеет исключительно большое диагностическое значение. Живут лейкоциты несколько дней, даже часов и только Т-лимфоциты - месяцы и годы. Разрушаются в печени и селезенке.

*Кровяные пластинки (тромбоциты)* у млекопитающих животных – это безъядерные форменные элементы крови (у птиц и низших позвоночных они содержат ядро). Клетки могут быть разнообразной формы и величины, что в определенной мере зависит от их местонахождения. Во внешней среде их форма меняется, а площадь увеличивается.

Тромбоциты участвуют во всех фазах свертывания крови, выделяя при своем разрушении тромбоцитарные факторы и ретрактозимы, необходимые для уплотнения кровяного сгустка.

Количество тромбоцитов в крови животных: лошадь –  $200-500 \times 10^9/\text{л}$ , крупный рогатый скот –  $260-270 \times 10^9/\text{л}$ , свиньи –  $180-300 \times 10^9/\text{л}$ .

### Кроветворение и его регуляция

*Кроветворение (гемоцитопоз)* - это сложный, многостадийный процесс образования, развития и созревания клеток крови. Во время внутриутробного развития универсальную кроветворную функцию выполняет желточный мешок, печень, костный мозг, селезенка. В постнатальный (после рождения) период кроветворная функция печени и селезенки утрачивается и основным кроветворным органом остается красный костный мозг. Считается, что родоначальником всех клеток крови является стволовая клетка костного мозга, дающая начало другим клеткам крови.

Гуморальным регулятором эритропоэза является эритропоэтины, вырабатываемые в почках, печени, селезенке. Синтез и секреция эритропоэтинов зависит от уровня оксигенации почек. При всех случаях дефицита кислорода в тканях (гипоксия) и в крови (гипоксемия) увеличивается образование эритропоэтинов. Адренкортикотропный, соматотропный гормоны гипофиза, тироксин, мужские половые гормоны (андрогены) активируют эритропоэз, а женские половые гормоны - тормозят.

Для образования эритроцитов необходимо поступление в организм витамина В<sub>12</sub>, фолиевой кислоты, витаминов В<sub>6</sub>, С, Е, элементов железа, меди, кобальта, марганца, которые составляют внешний фактор эритропоэза. Наряду с этим важную роль играет и так называемый внутренний фактор Кэсла, образующийся в слизистой оболочке желудка, который необходим для всасывания витамина В<sub>12</sub>.

В регуляции лейкоцитопоза, обеспечивающего поддержание на необходимом уровне общего количества лейкоцитов и отдельных его форм, участвуют вещества гормональной природы - лейкопоэтины. Предполагают, что для каждого ряда лейкоцитов возможно наличие своих специфических лейкопоэтинов, образующихся в различных органах (легких, печени, селезенке и др.). Лейкоцитопоз стимулируют нуклеиновые кислоты, продукты распада тканей и самих лейкоцитов.

Адренотропный и соматотропный гормоны гипофиза повышают количество нейтрофилов, но уменьшают число эозинофилов. Наличие в кроветворных органах интерорецепторов служит несомненным доказательством влияния нервной системы на процессы кроветворения. Имеются данные по влиянию блуждающего и симпатических нервов на перераспределение лей-

коцитов в разных участках сосудистого русла животных. Все это свидетельствует, что кроветворение находится под контролем нервно-гуморального механизма регуляции.

**Контрольные вопросы:** 1. Понятие о системе крови. 2. Основные функции крови. 3. Плазма и сыворотка крови. 4. Физико-химические свойства крови (вязкость, плотность, реакция, осмотическое и онкотическое давление). 5. Эритроциты, их строение и функции. 6. СОЭ, Гемоглобин. Соединение гемоглобина с разными газами. 7. Лейкоциты, их виды, функции. 8. Лейкограмма свертывающая и противосвертывающая система крови.

## Глава 2. Иммуитет и иммунная система

Иммунология — наука, изучающая реакции организма на нарушения постоянства его внутренней среды. Центральным понятием иммунологии является иммунитет.

*Иммунитет* — это способ защиты организма от живых тел и веществ, несущих генетически чужеродную информацию (вирусов, бактерий, их токсинов, чужеродных в генетическом отношении клеток и тканей и т.д.). Эта защита направлена на сохранение постоянства внутренней среды (гомеостаза) организма и результатом их могут быть различные феномены иммунитета. Одни из них являются полезными, другие обуславливают патологию. К первым относятся:

- *Противоинфекционный иммунитет* — невосприимчивость организма к инфекционным агентам — возбудителям заболеваний (микробам, вирусам);

- *Толерантность* — терпимость, неотвечаемость на собственные биологически активные вещества, одним из вариантов которых является анергия, т.е. отсутствие реакции. Система иммунитета в норме не отвечает на «свое» и отторгает «чужое».

Другие феномены иммунитета приводят к развитию заболевания:

- *Аутоиммунитет* включает реакции системы иммунитета на собственные (не чужеродные) вещества, т.е. на аутоантигены. При аутоиммунных реакциях «свои» молекулы узнаются как «чужие» и на них развиваются реакции;

- *Гиперчувствительность* — повышенная чувствительность (аллергия) на антигены–аллергены, которая приводит к развитию аллергических заболеваний.

Основой проявления феноменов иммунитета является иммунологическая память. Суть этого явления заключается в том, что клетки системы иммунитета «помнят» о тех чужеродных веществах, с которыми они встречались и на которые реагировали. Иммунологическая память лежит в основе феноменов невосприимчивости, толерантности и гиперчувствительности.

### Виды иммунитета

*По механизму развития* различают следующие виды иммунитета:

- *Видовой иммунитет* (конституционный, наследственный) — это особый вариант неспецифической резистентности организма, генетически обусловленный особенностями обмена веществ данного вида. Он в основном связан с отсутствием необходимых условий для размножения возбудителя. Например, животные не болеют некоторыми болезнями человека (сифилис, гонорея, дизентерия), и, наоборот, люди не восприимчивы к возбудителю чумы собак. Строго говоря, данный вариант резистентности не является истинным иммунитетом, так как не осуществляется системой иммунитета. Однако есть варианты видовой иммунитета, обусловленные естественными,

предсуществующими антителами. Такие антитела имеются в небольшом количестве против многих бактерий и вирусов.

- *Приобретенный иммунитет* возникает в течение жизни. Он бывает естественным и искусственным, каждый из которых может быть активным и пассивным.

- *Естественный активный иммунитет* появляется в результате контакта с возбудителем (после перенесенного заболевания или после скрытого контакта без проявления симптомов болезни).

- *Естественный пассивный иммунитет* возникает в результате передачи от матери к плоду через плаценту (трансплантационный) или с молоком (колостральный) готовых защитных факторов — лимфоцитов, антител, цитокинов и т.д.

- *Искусственный активный иммунитет* индуцируется после введения в организм вакцин, содержащих микроорганизмы или их субстанции — антигены.

- *Искусственный пассивный иммунитет* создается после введения в организм готовых антител или иммунных клеток. Такие антитела содержатся в сыворотке крови иммунизированных доноров или животных.

*По реагирующим системам* различают местный и общий иммунитет. В *местном иммунитете* участвуют неспецифические факторы защиты, а также секреторные иммуноглобулины, которые находятся на слизистых оболочках кишечника, бронхов, носа и т. д.

В зависимости от того, *с каким фактором борется организм*, различают противои инфекционный и неинфекционный иммунитет.

*Противои инфекционный иммунитет* — совокупность реакций системы иммунитета, направленных на удаление инфекционного агента, (возбудителя заболевания).

В зависимости от вида инфекционного агента различают следующие виды противои инфекционного иммунитета:

*антибактериальный* — против бактерий;

*антитоксический* — против продуктов жизнедеятельности микробов-токсинов;

*противовирусный* — против вирусов или их антигенов;

*противогрибковый* — против патогенных грибов;

*противопаразитарный* — против патогенных простейших и гельминтов.

Иммунитет всегда конкретен, направлен против определенного возбудителя заболевания, вируса, бактерии. Поэтому к одному возбудителю, (например вирусу кори) иммунитет есть, а к другому (вирусу гриппа) его нет. Эта конкретность и специфичность определяется антителами и рецепторами иммунных Т- клеток против соответствующих антигенов.

*Неинфекционный иммунитет* — совокупность реакций системы иммунитета, направленных на неинфекционные биологически активные агенты-

антигены. В зависимости от природы этих антигенов он подразделяется на следующие виды:

*аутоиммунитет* — аутоиммунные реакции системы иммунитета на собственные антигены (белки, липопротеины, гликопротеиды);

*трансплантационный иммунитет* возникает при пересадке органов и тканей от донора к реципиенту, в случаях переливания крови и иммунизации лейкоцитами. Эти реакции связаны с наличием индивидуальных наборов молекул на поверхности лейкоцитов;

*противоопухолевой иммунитет* — это реакция системы иммунитета на антигены опухолевых клеток;

*репродуктивный иммунитет* в системе «мать — плод». Это реакция матери на антигены плода, так как он отличается по ним за счет генов, полученных от отца.

В зависимости от механизмов защиты организма различают клеточный и гуморальный иммунитет.

Клеточный иммунитет обуславливается образованием специфически реагирующих с возбудителем (антигеном) Т– лимфоцитов.

Гуморальный иммунитет происходит за счет выработки специфических антител.

Если после перенесенной болезни организм освобождается от возбудителя, сохраняя при этом состояние невосприимчивости, то такой иммунитет называется *стерильным*. Однако при многих инфекционных заболеваниях иммунитет сохраняется только до тех пор, пока в организме находится возбудитель и этот иммунитет называют *нестерильным*.

В выработке перечисленных видов иммунитета принимает участие иммунная система, которая характеризуется тремя особенностями: она генерализована, то есть распределена по всему организму, ее клетки постоянно рециркулируют через кровотоки и она вырабатывает строго специфические антитела.

### Иммунная система организма

*Иммунная система* представляет собой совокупность всех лимфоидных органов и клеток тела.

Все органы иммунной системы подразделяются: на центральные (первичные) и периферические (вторичные). К центральным органам относят тимус и костный мозг (у птиц — фабрициева сумка), а к периферическим — лимфатические узлы, селезенка, лимфоидная ткань желудочно-кишечного тракта, органов дыхания, мочевого выделения, кожи, а также кровь и лимфа.

Главной клеточной формой иммунной системы являются лимфоциты. В зависимости от места происхождения эти клетки делят на две большие группы: Т–лимфоциты и В–лимфоциты. Обе группы клеток происходят от одного и того же предшественника — родоначальной кроветворной стволовой клетки.

В тимусе под влиянием его гормонов происходит антигеннозависимая дифференцировка Т-клеток в иммунокомпетентные клетки, которые приобретают способность к распознаванию антигена.

Существует несколько различных субпопуляций Т-лимфоцитов с различными биологическими свойствами. Это Т-хелперы, Т-киллеры, Т-эффекторы, Т-амплифайеры, Т-супрессоры, Т-клетки иммунной памяти.

- *Т-хелперы* относятся к категории регуляторных вспомогательных клеток, стимулирующие Т- и В-лимфоциты к пролиферации и дифференцировке. Установлено, что ответ В-лимфоцитов на большинство белковых антигенов полностью зависит от помощи Т-хелперов.

- *Т-эффекторы* под влиянием чужеродных антигенов, попавших в организм, формируют часть сенсibilизированных лимфоцитов — Т-киллеров (убийц). Эти клетки проявляют специфическую цитотоксичность по отношению к клеткам-мишеням в результате прямого контакта.

- *Т-амплифайеры* (усилители) по своей функции напоминают Т-хелперы, с той, однако, разницей, что Т-усилители, активизируют иммунный ответ в рамках Т-подсистемы иммунитета, а Т-хелперы обеспечивают возможность его развития в В-звене иммунитета.

- *Т-супрессоры* обеспечивают внутреннюю саморегуляцию системы иммунитета. Они выполняют двойную функцию. С одной стороны, клетки-супрессоры ограничивают иммунный ответ на антигены, с другой стороны, предотвращают развитие аутоиммунных реакций.

- *Т-лимфоциты* иммунной памяти обеспечивают иммунный ответ по вторичному типу в случае повторного контакта организма с данным антигеном.

- *В-лимфоциты* у птиц созревают в фабрициевой сумке. Отсюда эти клетки получили название “В-лимфоциты”. У млекопитающих это превращение происходит в костном мозге. В-лимфоциты более крупные клетки, чем Т-лимфоциты. В-лимфоциты под влиянием антигенов, мигрируя в лимфоидные ткани, превращаются в плазматические клетки, которые синтезируют иммуноглобулины соответствующих классов.

#### Антитела (иммуноглобулины)

Основной функцией В-лимфоцитов, как отмечалось, является образование антител. При электрофорезе большинство иммуноглобулинов (обозначается символом I<sub>g</sub>) локализуется во фракции гамма-глобулинов. *Антитела* — это иммуноглобулины, способные специфически соединяться с антигенами.

*Имуноглобулины* — основа защитных функций организма. Их уровень отражает функциональную способность иммунокомпетентных В-клеток к специфическому ответу на внедрение антигена, а также степень активности процессов иммуногенеза. Согласно международной классификации, разрабо-

танной экспертами ВОЗ в 1964 году, иммуноглобулины подразделяются на пять классов: IgG, IgA, IgM, IgD, IgE. Наиболее изучены первые три класса.

Каждый класс иммуноглобулинов характеризуется специфическими физико–химическими и биологическими свойствами.

Наиболее изучены IgG. На их долю приходится 75 % всех иммуноглобулинов сыворотки крови. Выявлено четыре подкласса IgG<sub>1</sub>, IgG<sub>2</sub>, IgG<sub>3</sub>, и IgG<sub>4</sub>, различающиеся по структуре тяжелых цепей и биологическим свойством. Обычно IgG преобладает при вторичном иммунном ответе. С этим иммуноглобулином связывают защиту против вирусов, токсинов, грамположительных бактерий.

IgA составляют 15–20 % всех сывороточных иммуноглобулинов. Быстрый катаболизм и медленная скорость синтеза — причина низкого содержания иммуноглобулина в сыворотке крови. IgA–антитела не связывают комплемент, термостабильны. Обнаружено два подкласса IgA — сывороточные и секреторные.

Секреторные IgA, содержащиеся в различных секретах (слезах, кишечном соке, желчи, молозиве, бронхиальных выделениях, секрете носа, слюне), относятся к особой форме IgA отсутствующей в сыворотке крови. Значительные количества секреторного IgA, превышающее в 8–12 раз содержание его в крови, обнаружены в лимфе.

Секреторный IgA влияет на вирусные, бактериальные и грибковые, пищевые антигены. Секреторные IgA–антитела защищают организм от проникновения вирусов в кровь в месте их внедрения.

IgM составляют 10 % всех иммуноглобулинов сыворотки крови. Система макроглобулиновых антител более ранняя в онто– и филогенетическом отношении, чем другие иммуноглобулины. Образуются они обычно при первичном иммунном ответе в ранние сроки после введения антигена, а также у плода и новорожденного. Молекулярная масса IgM около 900 тыс. Ввиду большой молекулярной массы IgM хорошо агглютинируют корпускулярные антигены, а также лизируют эритроциты и бактериальные клетки. Существует два типа IgM, различающихся по способности связывать комплемент.

IgM не проходят через плаценту, и увеличение количества IgG вызывает угнетение образования IgM, и, наоборот, при угнетении синтеза IgG часто встречается компенсаторное повышение синтеза IgM.

IgD составляют около 1 % от общего количества иммуноглобулинов. Молекулярная масса около 180 тыс. Установлено, что его уровень повышается при бактериальных инфекциях, хронических воспалительных заболеваниях; а также говорят о возможной роли IgM в развитии аутоиммунных заболеваний и процессах дифференцировки лимфоцитов.

IgE – (реагины) играют большую роль в формировании аллергических реакций и составляют 0,6–0,7 % от общего количества иммуноглобулинов. Молекулярная масса IgE 200 тыс. Эти иммуноглобулины играют ведущую роль в патогенезе ряда аллергических заболеваний.

Синтезируются реактины в плазматических клетках региональных лимфоузлов, миндалин, слизистых бронхов и желудочно-кишечного тракта. Это свидетельствует не только о месте их образования, но и важной роли в местных аллергических реакциях, а также в защите слизистых оболочек от респираторных инфекций.

Общее для всех классов иммуноглобулинов то, что количество их в организме зависит от возраста, пола, вида, условий кормления, содержания и ухода, состояние нервной и эндокринной систем. Выявлено также влияние на их содержание генетических факторов и климато–географической среды.

Антитела по взаимодействию с антигеном подразделяются на:

- *нейтрализины* – нейтрализующие антиген;
- *агглютинины* – склеивающие антиген.;
- *лизины* – лизирующие антиген с участием комплемента;
- *преципитины* – осаждающие антиген;
- *опсонины* – усиливающие фагоцитоз.

### Антигены

*Антигены* (от лат. *anti* – против, *genos* – род, происхождение) — все те вещества, которые несут признаки генетической чужеродности и при попадании в организм вызывают формирование иммунологических реакций и специфически взаимодействуют с их продуктами.

Иногда антиген, попав в организм, вызывает не иммунный ответ, а состояние толерантности. Такая ситуация может возникнуть при внедрении антигена в эмбриональный период развития плода, когда иммунная система незрела и только формируется, либо когда она резко угнетена или при действии иммунодепрессантов.

Антигены представляют собой высокомолекулярные соединения, которым характерны такие свойства как: чужеродность, антигенность, иммуногенность, специфичность (примером могут быть вирусы, бактерии, микроскопические грибы, простейшие, экзо– и эндотоксины микроорганизмов, клетки животного и растительного происхождения, яды животных и растений и др.).

*Антигенность* — это способность антигена вызывать иммунный ответ. Выраженность его у различных антигенов будет неодинакова, так как на каждый антиген вырабатывается неодинаковое количество антител.

Под *иммуногенностью* понимают способность антигена создавать иммунитет. Это понятие главным образом относится к микроорганизмам, которые обеспечивают создание иммунитета к инфекционным болезням.

*Специфичность* — это способность строения веществ, по которой антигены отличаются друг от друга.

Специфичность антигенов животного происхождения подразделяют на:

- *видовую специфичность*. У животных разных видов имеют антигены, свойственные только данному виду, что используется при определении фальсификации мяса, групп крови путем применения антивидовых сывороток;

- *групповую специфичность*, характеризующую антигенные различия животных по полисахаридам эритроцитов, белкам сыворотки крови, поверхностным антигенам ядерных соматических клеток. Антигены, обуславливающие внутривидовые различия индивидуумов или групп особей между собой, называют изоантигенами, например групповые эритроцитарные антигены человека;

- *органный (тканевую) специфичность*, характеризующую неодинаковой антигенностью разных органов животного, например, печень, почки, селезенка отличаются между собой антигенами;

- *стадиоспецифические антигены* возникают в процессе эмбриогенеза и характеризуют определенный этап внутриутробного развития животного, его отдельных паренхиматозных органов.

Антигены подразделяются на полноценные и неполноценные.

*Полноценные антигены* вызывают в организме синтез антител или сенсибилизацию лимфоцитов и вступают с ними в реакцию как *in vivo*, так и *in vitro*. Для полноценных антигенов характерна строгая специфичность, т.е. они вызывают в организме выработку только специфических антител, вступающих в реакцию только с данным антигеном.

Полноценными антигенами являются природные или синтетические биополимеры, чаще всего белки и их комплексные соединения (гликопротеиды, липопротеиды, нуклеопротеиды), а также полисахариды.

*Неполноценные антигены, или гаптены*, в обычных условиях не вызывают иммунную реакцию. Однако при связывании с высокомолекулярными молекулами — «носителями» они приобретают иммуногенность. К гаптенам относятся лекарственные препараты и большинство химических веществ. Они способны запускать иммунный ответ после связывания с белками организма, например с альбумином, а также с белками на поверхности клеток (эритроцитов, лейкоцитов). В результате образуются антитела, способные взаимодействовать с гаптенем. При повторном попадании в организм гаптена возникает вторичный иммунный ответ, нередко в виде повышенной аллергической реакции.

Антигены или гаптены, которые при повторном попадании в организм вызывают аллергическую реакцию, называются *аллергенами*. Поэтому все антигены и гаптены могут быть аллергенами.

Согласно этиологической классификации, антигены подразделяются на два основных вида: экзогенные и эндогенные (аутоантигены). *Экзогенные антигены* попадают в организм из внешней среды. Среди них различают инфекционные и неинфекционные антигены.

*Инфекционные антигены* — это антигены бактерий, вирусов, грибов, простейших, которые попадают в организм через слизистые оболочки носа, рта, желудочно-кишечного тракта, мочеполовых путей, а также через поврежденную, а иногда и неповрежденную кожу.

*К неинфекционным антигенам* относятся антигены растений, лекарственных препаратов, химические, природные и синтетические вещества, антигены животного и человека.

*Под эндогенными антигенами* понимают собственные аутологические молекулы (аутоантигены) или их сложные комплексы, вызывающие в силу разных причин активацию системы иммунитета. Чаще всего это связано с нарушением аутоотолерантности.

#### Динамика иммунного ответа

В развитии противобактериального иммунного ответа различают две фазы: индуктивную и продуктивную.

- *I фаза.* При попадании в организм антигена первыми в борьбу вступают микрофаги и макрофаги. Первые из них переваривают антиген, лишая его антигенных свойств. Макрофаги на бактериальный антиген действуют двояко: во-первых они сами его не переваривают, во-вторых они передают информацию об антигене Т- и В-лимфоцитам.

- *II фаза.* Под влиянием информации, полученной от макрофагов, происходит трансформация В-лимфоцитов в плазматические клетки и Т-лимфоцитов — в иммунные Т-лимфоциты. Одновременно часть Т- и В-лимфоцитов трансформируется в лимфоциты иммунной памяти. При первичном иммунном ответе первыми синтезируются IgM, а затем IgG. Одновременно увеличивается уровень иммунных Т-лимфоцитов, образуются комплексы антиген—антитело. В зависимости от вида антигена преобладают или иммунные Т-лимфоциты, или антитела.

При вторичном иммунном ответе за счет клеток памяти стимуляция синтеза антител и иммунных Т-клеток наступает быстро (через 1–3 дня), количество антител резко увеличивается. При этом сразу синтезируется IgG, титры которых во много раз больше, чем при первичном ответе. Против вирусов и некоторых внутриклеточных бактерий (хламидин, риккетсин) иммунитет развивается несколько иначе.

Чем больше происходит контактов с антигенами, тем выше уровень антител. Это явление используют при иммунизации (многократном введении антигена животным) с целью получения антисывороток, которые применяют для диагностики и лечения.

Имунопатология включает заболевания, в основе которых лежат нарушения в системе иммунитета.

Различают три основных *вида иммунопатологии*:

- заболевания, связанные с угнетением реакций иммунитета (иммунодефициты);
- заболевания, связанные с усилением реакции иммунитета (аллергия и аутоиммунные заболевания);
- болезни с нарушением пролиферации клеток системы иммунитета и синтеза иммуноглобулинов (лейкозы, парапротеинемии).

Имунодефициты или иммунная недостаточность проявляется тем, что организм не в состоянии реагировать полноценным иммунным ответом на антиген.

*По происхождению иммунодефициты делят на:*

- первичные — врожденные, часто генетически обусловленные. Они могут быть связаны с отсутствием или снижением активности генов, контролирующих созревание иммунокомплементарных клеток или с патологией в процессе внутриутробного развития;
- вторичные — приобретенные, возникают под влиянием неблагоприятных эндо- и экзогенных факторов после рождения;
- возрастные или физиологические, возникают у молодняка в молозивный и молочный период.

У молодняка сельскохозяйственных животных обычно встречаются возрастные и приобретенные иммунные дефициты. Причиной возрастных иммунных дефицитов у молодняка в молозивный и молочный периоды является недостаточность в молозиве иммуноглобулинов и лейкоцитов, несвоевременное получение его, а также незрелость иммунной системы.

У молодняка молозивного и молочного периодов отмечаются два возрастных иммунных дефицита – в период новорожденности и на 2–3-й неделе жизни. Основным фактором в развитии возрастных иммунных дефицитов при этом является недостаточность гуморального иммунитета.

Физиологический дефицит иммуноглобулинов и лейкоцитов у новорожденных компенсируется поступлением их с молозивом матери. Однако при иммунологической неполноценности молозива, несвоевременного его поступления новорожденным животным, нарушении усвоения в кишечнике возрастная иммунная недостаточность усугубляется. У таких животных содержание иммуноглобулинов и лейкоцитов в крови остается на низком уровне, у большинства возникают острые желудочно-кишечные расстройства.

Второй возрастной иммунный дефицит у молодняка обычно возникает на 2–3-ей неделе жизни. К этому времени большинство колостральных защитных факторов расходуется, а образование собственных идет еще на низком уровне. Следует отметить, что при хороших условиях кормления и содержания молодняка этот дефицит выражен слабо и сдвинут на более позднее время.

Ветеринарному врачу следует следить за иммунологическим качеством молозива. Хорошие результаты получены путем коррекции иммунных дефицитов путем применения различных иммунномодуляторов (тималин, тимопэтин, Т-активин, тимазин и др.).

Достижения иммунологии широко используются в установлении потомства животных, в диагностике, лечении и профилактике заболеваний и т.д.

**Контрольные вопросы:** 1. Что такое иммунитет? 2. Что такое антитела, антигены? 3. Виды иммунитета? 4. Что такое иммунная система организма? 5. Функция Т- и В-лимфоцитов в иммунном ответе? 6. Что такое иммунодефициты и их виды?

### Глава 3. Работа сердца и движение крови по сосудам

Кровь может выполнять свои важные и многообразные функции только при условии своего непрерывного движения, обеспечиваемого деятельностью сердечно–сосудистой системы.

В работе сердца наблюдается непрерывное, ритмически повторяющееся чередование его сокращений (систола) и расслаблений (диастола). Систола предсердий и желудочков, их диастола составляют сердечный цикл.

Первую фазу сердечного цикла составляет систола предсердий и диастола желудочков. Систола правого предсердия начинается несколько раньше левого. К началу систолы предсердий миокард расслаблен и полости сердца заполнены кровью, створчатые клапаны открыты. Кровь через открытые створчатые клапаны поступает в желудочки, которые большей частью уже были заполнены кровью во время общей диастолы. Обратному току крови из предсердий в вены препятствуют кольцеобразные мышцы, расположенные в устье вен, с сокращением которых и начинается систола предсердий.

Во вторую фазу сердечного цикла наблюдается диастола предсердий и систола желудочков. Диастола предсердий длится значительно больше времени, чем систола. Она захватывает время всей систолы желудочков и большую часть их диастолы. Предсердия в это время заполняются кровью.

В систоле желудочков различают два периода: период напряжения (когда возбуждением и сокращением будут охвачены все волокна) и период изгнания (когда в желудочках начинает повышаться давление, и створчатые клапаны закрываются, заслонки полулунных клапанов раздвигаются, и кровь изгоняется из желудочков).

В третью фазу отмечается общая диастола (диастола предсердий и желудочков). В это время давление в сосудах уже выше, чем в желудочках, и полулунные клапаны закрываются, препятствуя обратному поступлению крови в желудочки, а сердце наполняется кровью из венозных сосудов.

Обеспечивают наполнение сердца кровью следующие факторы: остаток движущей силы от предыдущего сокращения сердца, присасывающая способность грудной клетки, особенно во время вдоха, и насыщение крови в предсердия при систоле желудочков, когда предсердия расширяются вследствие оттягивания атриовентрикулярной перегородки книзу.

Частота сердечных сокращений (в 1 мин): у лошадей 30 - 40, у коров, овец, свиней - 60 - 80, у собак - 70 - 80, у кроликов 120 - 140. При более частом ритме (тахикардия) сердечный цикл укорачивается за счет уменьшения времени на диастолу, а при очень частом — и за счет укорочения систолы.

При урежении частоты сердечных сокращений (брадикардия) происходит удлинение фаз наполнения и изгнания из желудочков крови.

Сердечная мышца, как и всякая другая мышца, обладает рядом физиологических свойств: возбудимостью, проводимостью, сократимостью, рефрактерностью и автоматией.

- **Возбудимость** — это способность сердечной мышцы возбуждается при действии на нее механических, химических, электрических и других раздражителей. Особенностью возбудимости сердечной мышцы является то, что она подчиняется закону “все — или ничего”. Это значит, что на слабый, допороговой силы раздражитель сердечная мышца не отвечает, (т.е. не возбуждается и не сокращается), а на раздражитель пороговой, достаточной для возбуждения силы сердечная мышца реагирует своим максимальным сокращением и при дальнейшем увеличении силы раздражения ответная реакция со стороны сердца не изменяется.

- **Проводимость** — это способность сердца проводить возбуждение. Скорость проведения возбуждения в рабочем миокарде разных отделов сердца неодинакова. По миокарду предсердий возбуждение распространяется со скоростью 0,8 - 1 м/с, по миокарду желудочков — 0,8 - 0,9 м/с. В атриовентрикулярном узле проведение возбуждения замедляется до 0,02— 0,05 м/с, что почти в 20 —50 раз медленнее, чем в предсердиях. В результате этой задержки возбуждение желудочков начинается на 0,12—0,18 с позже начала возбуждения предсердий. Эта задержка имеет большой биологический смысл — она обеспечивает согласованную работу предсердий и желудочков.

- **Рефрактерность** — состояние невозбудимости сердечной мышцы. Состояние полной невозбудимости сердечной мышцы называется абсолютной рефрактерностью и занимает практически все время систолы. По окончании абсолютной рефрактерности к началу диастолы возбудимость постепенно возвращается к норме — относительная рефрактерность. В это время сердечная мышца способна отвечать на более сильное раздражение внеочередным сокращением — экстрасистолой. За желудочковой экстрасистолой наступает удлиненная (компенсаторная) пауза. Она возникает в результате того, что очередной импульс, который идет от синусного узла, поступает к желудочкам во время их абсолютной рефрактерности, вызванной экстрасистолой и этот импульс не воспринимается, а очередное сокращение сердца выпадает. После компенсаторной паузы восстанавливается нормальный ритм сокращений сердца. Если дополнительный импульс возникает в синоатриальном узле, то происходит внеочередной сердечный цикл, но без компенсаторной паузы. Пауза в этих случаях будет даже короче обычной. Благодаря наличию рефрактерного периода сердечная мышца не способна к длительному титаническому сокращению, которое равносильно остановке сердца.

- **Сократимость** сердечной мышцы имеет свои особенности. Сила сердечных сокращений зависит от первоначальной длины мышечных волокон («закон сердца», который сформулировал Старлинг). Чем больше притекает к сердцу крови, тем более будут растянуты его волокна и тем большая будет сила сердечных сокращений. Это имеет большое приспособительное значение, обеспечивающее более полное опорожнение полостей сердца от крови, что поддерживает равновесие количества притекающей к сердцу, и оттекающей от него крови.

В сердечной мышце, имеется так называемая атипичная ткань, образующая проводящую систему сердца. Первый узел располагается под эпикардом в стенке правого предсердия, вблизи впадения полых вен— синоатриальный узел. Второй узел располагается под эпикардом стенки правого предсердия в области атриовентрикулярной перегородки, разделяющей правое предсердие от желудочка, и называется предсердно-желудочковым (атриовентрикулярным) узлом. От него отходит пучок Гиса, разделяющийся на правую и левую ножки, которые по отдельности идут в соответствующие желудочки, где они распадаются на волокна Пуркинье. Проводящая система сердца имеет непосредственное отношение к автоматии сердца (рис.10).

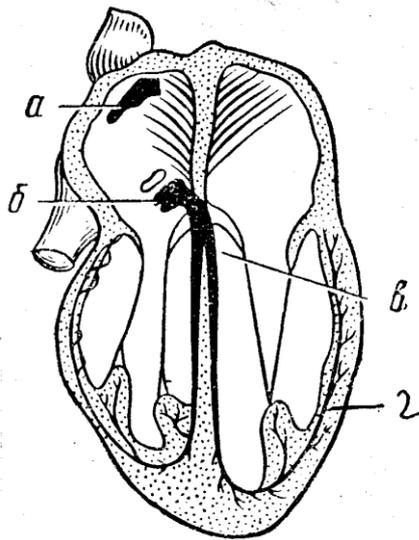


Рис. 1. Проводящая система сердца:

а- синоатриальный узел; б- предсердно-желудочковый узел;  
в- пучок Гиса; г- волокна Пуркинье.

•Автоматия сердца — это способность ритмически сокращаться под влиянием импульсов, зарождающихся в самом сердце без каких-либо раздражений.

По удалению от синоатриального узла, способность проводящей системы сердца к автоматии уменьшается (закон градиента убывающей автоматии, открытый Гаскеллом). Исходя из этого закона, атриовентрикулярный узел обладает меньшей способностью к автоматии (центр автоматии второго порядка), а остальная часть проводящей системы является центром автоматии третьего порядка. Таким образом, импульсы, вызывающие сокращения сердца, первоначально зарождаются в синоатриальном узле.

Сердечная деятельность проявляется рядом механических, звуковых, электрических и других явлений, исследования которых в клинической практике позволяют получить очень важную информацию о функциональном состоянии миокарда.

Сердечный толчок – это колебание грудной стенки в результате систолы желудочков. Он бывает верхушечный, когда сердце во время систолы ударяется верхушкой левого желудочка (у мелких животных), и боковой, когда сердце ударяется боковой стенкой. У сельскохозяйственных животных сердечный толчок исследуют слева в области 4–5-го межреберья и при этом обращают внимание на его частоту, ритмичность, силу и место расположения.

Тоны сердца – это звуковые явления, образующиеся при работе сердца. Считается, что можно различать пять тонов сердца, но в клинической практике имеет значение прослушивание двух тонов.

Первый тон совпадает с систолой сердца и называется систолическим. Он образуется из нескольких компонентов. Основной из них — клапанный, возникающий от колебания створок и сухожильных нитей атриовентрикулярных клапанов при их закрытии, колебания стенок полостей миокарда при систоле, колебания начальных отрезков аорты и легочного ствола при растяжении кровью в фазе ее изгнания. По звуковому характеру этот тон продолжительный и низкий.

Второй тон совпадает с диастолой и называется диастолическим. Его возникновение складывается из шума, образующегося при закрытии полулунных клапанов, открытия в это время створчатых клапанов, колебания стенок аорты и легочной артерии. Этот тон короткий, высокий, у некоторых животных с хлопающим оттенком.

Артериальный пульс – это ритмические колебания стенок кровеносных сосудов, обусловленные сокращением сердца, выбросом крови в артериальную систему, и изменением в ней давления в течение систолы и диастолы.

Одним из методов, нашедших широкое применение в клинической практике при исследовании сердечной деятельности является электрокардиография. При работе сердца в разных его отделах возникают возбужденные (–) и не возбужденные (+) заряженные участки. В результате этой разницы потенциалов возникают биотоки, которые распространяются по организму и улавливаются с помощью электрокардиографов. В ЭКГ различают систолический период – от начала одного зубца Р до конца зубца Т, от конца зубца Т до начала зубца Р (диастолический период). Зубцы Р, R, Т определяют как положительные, а Q и S – как отрицательные. На ЭКГ кроме того, регистрируются интервалы P—Q, S—T, T—P, R—R, комплексы Q—A—S, и Q—R—S—T (рис. 2).

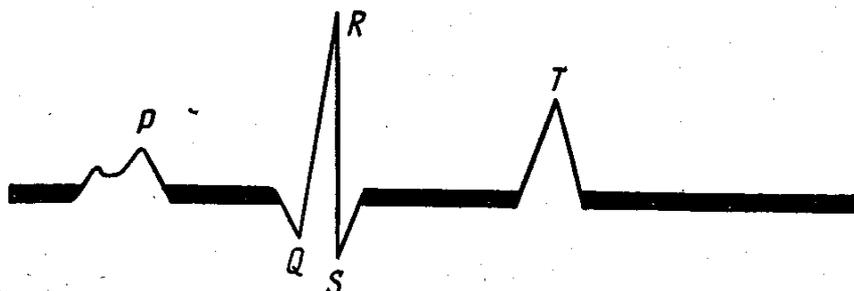


Рис.2. Схема электрокардиограммы.

Каждый из этих элементов отражает время и последовательность возбуждения различных участков миокарда. Сердечный цикл начинается с возбуждения предсердий, что на ЭКГ отражается появлением зубца Р. У животных он обычно раздвоен в силу неодновременного возбуждения правого и левого предсердия. Интервал Р—Q показывает время от начала возбуждения предсердий до начала возбуждения желудочков, т.е. время прохождения возбуждения по предсердиям и его задержку в атриовентрикулярном узле. При возбуждении желудочков записывается комплекс Q—R—S. Продолжительность интервала от начала Q до конца зубца Т отражает время внутрижелудочковой проводимости. Зубец Q возникает при возбуждении межжелудочковой перегородки. Зубец R образуется при возбуждении желудочков. Зубец S свидетельствует, что желудочки полностью охвачены возбуждением. Зубец Т соответствует фазе восстановления (реполяризации) потенциала миокарда желудочков. Интервал Q—Т (комплекс Q—R—S—Т) показывает время возбуждения и восстановления потенциала миокарда желудочков. По интервалу R—R определяют время одного сердечного цикла, длительность которого также характеризуется частотой сердечного ритма. Расшифровку ЭКГ начинают с анализа второго отведения, два других имеют вспомогательный характер.

Центральная нервная система вместе с рядом гуморальных факторов обеспечивает регулирующее влияние на работу сердца. Импульсы, поступающие к сердцу по волокнам блуждающих нервов, вызывают замедление частоты сердечных сокращений (отрицательный хронотропный эффект), уменьшают и силу сердечных сокращений (отрицательный инотропный эффект), снижают возбудимость миокарда (отрицательный батмотропный эффект) и скорость проведения по сердцу возбуждения (отрицательный дромотропный эффект).

Было установлено, что в противоположность блуждающим симпатические нервы вызывают все четыре положительных эффекта.

Среди рефлекторных влияний на сердце важное значение имеют импульсы, возникающие в рецепторах, расположенных в дуге аорты и каротидном синусе. В этих зонах располагаются баро- и хеморецепторы. Участки этих сосудистых зон называются рефлексогенными зонами.

Работа сердца находится и под влиянием условнорефлекторных импульсов, идущих от центров гипоталамуса и других структур головного мозга, в том числе его коры.

Гуморальная регуляция работы сердца осуществляется с участием химических биологически активных веществ. Ацетилхолин оказывает кратковременное угнетающее влияние на работу сердца, а адреналин — более продолжительное стимулирующее. Кортикостероиды, гормоны щитовидной железы (тироксин, трийодтиронин) усиливают работу сердца. Сердце чувствительно к ионному составу крови. Ионы кальция повышают возбудимость клеток миокарда, но высокая их насыщенность может вызывать остановку сердца, ионы калия угнетают функциональную деятельность сердца.

Кровь в своем движении проходит сложный путь, двигаясь по большому и малому кругам кровообращения.

Непрерывность движения крови обеспечивается не только нагнетающей работой сердца, но эластической и сократительной способностью стенок артериальных сосудов.

Движение крови по сосудам (гемодинамика), как и движение любой жидкости, подчиняется закону гидродинамики, в соответствии с которым жидкость течет от области большего давления к меньшему. Диаметр сосудов от аорты постепенно уменьшается, поэтому возрастает сопротивляемость сосудов току крови. Этому еще больше способствует вязкость и увеличивающееся трение частиц крови между собой. Поэтому движение крови в разных участках сосудистой системы неодинаково

Артериальное кровяное давление (АКД) — это давление движущейся крови на стенку кровеносного сосуда. На величину АКД оказывают влияние работа сердца, величина просвета сосудов, количество и вязкость крови.

В механизме регуляции величины кровяного давления принимают участие те же факторы, что и в регуляции работы сердца и просвета кровеносных сосудов. Блуждающие нервы и ацетилхолин снижают уровень кровяного давления, а симпатические и адреналин — повышают. Важная роль принадлежит и рефлексогенным сосудистым зонам.

Распределение крови по организму обеспечивается тремя механизмами регуляции: местным, гуморальным и нервным.

Местная регуляция кровообращения осуществляется в интересах функции какого-то конкретного органа или ткани, а гуморальная и нервная регуляция обеспечивают потребности преимущественно больших зон или всего организма. Это наблюдается при интенсивной мышечной работе.

Гуморальная регуляция кровообращения. Угольная, молочная, фосфорная кислоты, АТФ, ионы калия, гистамин и другие вызывают вазодилататорный эффект. Такое же влияние оказывают и гормоны — глюкагон, секретин, медиатор — ацетилхолин, брадикинин. Катехоламины (адреналин, норадреналин), гормоны гипофиза (окситоцин, вазопрессин), ренин, вырабатываемый в почках вызывают сосудосуживающий эффект.

Нервная регуляция кровообращения. Кровеносные сосуды имеют двойную иннервацию. Симпатические нервы суживают просвет кровеносных сосудов (вазоконстрикторы), парасимпатические — расширяют (вазодилататоры).

**Контрольные вопросы:** 1. Фазы сердечного цикла. 2. Свойства сердечной мышцы. 3. Проявления работы сердца. 4. Регуляция работы сердца. 5. Факторы, обуславливающие и препятствующие движению крови по сосудам. 6. Артериальное давление и его регуляция. 7. Механизм распределения крови по организму.

## Глава 4. Дыхание

Дыхание - это совокупность процессов, в результате которых происходит доставка и потребление организмом кислорода и выделение двуокиси углерода во внешнюю среду. Процесс дыхания состоит из следующих этапов: 1) обмен воздуха между внешней средой и альвеолами легких; 2) обмен газов альвеолярного воздуха и крови через легочные капилляры; 3) транспорт газов кровью; 4) обмен газов крови и тканей в тканевых капиллярах; 5) потребление кислорода клетками и выделение ими углекислоты. Прекращение дыхания даже на самый короткий промежуток времени нарушает функции различных органов и может привести к смерти.

Легкие у сельскохозяйственных животных расположены в герметически закрытой грудной полости. Они лишены мускулатуры и пассивно следуют за движением грудной клетки: при расширении последней – расширяются и засасывают воздух (вдох), при спадении – спадаются (выдох). Дыхательная мускулатура грудной клетки и диафрагма сокращаются за счет импульсов, поступающих из дыхательного центра, обеспечивающего нормальное дыхание. В изменении объема грудной полости принимают участие грудная клетка и диафрагма.

Участие диафрагмы в процессе дыхания можно проследить на модели грудной полости Ф. Дондерса (рис. 3).

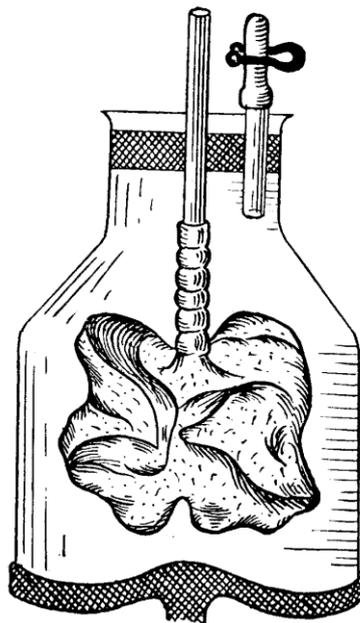


Рис. 3. Модель Дондерса.

Модель представляет собой литровую бутылку без дна, затянутой внизу резиновой мембраной. Имеется пробка, через которую проходят две стеклянные трубочки, на одну из которых надевают резиновую трубку с зажимом, а другую вставляют в трахею легких кролика и плотно привязывают нитками.

Легкие осторожно вводят внутрь колпака. Плотно закрывают пробку. Стенки сосуда имитируют грудную клетку, а мембрана – диафрагму.

Если оттянуть вниз мембрану, объем сосуда увеличивается, давление в нем уменьшается, и в легкие будет засасываться воздух, т.е. произойдет акт «вдоха». Если отпустить мембрану, она возвратится в исходное положение, объем сосуда уменьшится, давление внутри его увеличится, и воздух из легких выйдет наружу. Произойдет акт «выдоха».

Акт вдоха и акт выдоха принимается за одно дыхательное движение. Определить количество дыхательных движений за минуту можно по движению грудной клетки, по струе выдыхаемого воздуха по движению крыльев носа, аускультацией.

Частота дыхательных движений зависит от уровня обмена веществ в организме, от температуры окружающей среды, возраста животных, атмосферного давления и некоторых других факторов.

У высокопродуктивных коров обмен веществ выше, поэтому частота дыхания составляет 30 в 1 минуту, в то время как у коров со средней продуктивностью она равна 15-20. У телят в возрасте одного года при температуре воздуха 15<sup>0</sup>С частота дыхания составляет 20-24, при температуре 30-35<sup>0</sup>С 50-60 и при температуре 38-40<sup>0</sup>С – 70-75.

У молодых животных дыхание чаще, чем у взрослых. У телят при рождении частота дыхания достигает 60-65, а к году снижается до 20-22.

Физическая работа, эмоциональное возбуждение, пищеварение, смена сна на бодрствование учащают дыхание. На частоту дыхания влияет тренировка. У тренированных лошадей дыхание более редкое, но глубокое.

Различают три типа дыхания: 1) грудной, или реберный – в нем принимает участие в основном мышцы грудной клетки (преимущественно у женщин); 2) брюшной, или диафрагмальный тип дыхания – в нем дыхательные движения совершаются главным образом мышцами живота и диафрагмой (у мужчин) и 3) грудобрюшной, или смешанный тип дыхания – дыхательные движения осуществляются грудными и брюшными мышцами (у всех сельскохозяйственных животных).

Тип дыхания может изменяться при заболевании органов грудной или брюшной полости. Животное оберегает больные органы.

Аускультация может быть непосредственной или же с помощью фонендоскопа. В период вдоха и в начале выдоха прослушивается мягкий дующий шум, напоминающий звук произношения буквы «ф». Этот шум называется везикулярным (альвеолярным) дыханием. Во время выдоха альвеолы освобождаются от воздуха и спадаются. Возникающий в связи с этим звуковые колебания образуют дыхательный шум, который прослушивается в период вдоха и в начальную фазу выдоха.

При аускультации грудной клетки могут быть обнаружены физиологические дыхательные шумы.

### Жизненная емкость легких

При покое крупные собаки, овцы, человек вдыхает и выдыхает 0,3-0,5 л, лошади 5-6 л воздуха. Этот объем называется дыхательным воздухом. После нормального вдоха в легкие может войти примерно в 3 раза больше воздуха. То количество воздуха, которое можно вдохнуть после нормального вдоха называется дополнительным воздухом (овца 1-1,5 л, лошадь 12-15 л, человек 1,5-1,8 л). После нормального выдоха животные могут выдохнуть еще примерно в три раза большее количество воздуха – резервный воздух. Дыхательный, дополнительный и резервный объем воздуха составляют жизненную емкость легких. Она определяется прибором спирометром. У лошадей она составляет 26-30 л, у крупного рогатого скота 30-35 л, у овец – 2,3-4 л, человека 3-5 л.

Жизненная емкость легких изменяется при некоторых заболеваниях, у людей которые курят, на нее оказывает влияние возраст, рост, тренировки.

### Газообмен в легких

При вдохе 70% воздуха достигает легких, а 30% воздуха остается в воздухоносных путях и участия в газообмене не принимает, то есть воздух в альвеолах легких вентилируется лишь на 1/6 часть.

Вдохнутый воздух поступает в альвеолы легких, где и смешивается с альвеолярным воздухом. Газообмен в альвеолах между газом альвеол и кровью осуществляется только в силу законов диффузии, т.е. газы переходят из области большего давления в область меньшего.

Воздух представляет собой смесь газов (табл. 1). Каждый из составляющих газов обладает своим давлением, которое получило название парциального. Чтобы определить парциальное давление любого газа, нужно знать его процентное содержание в смеси газов. Парциальное давление кислорода в альвеолярном воздухе 100 мм рт.ст., в венозной крови 40мм рт.ст. Парциальное давление углекислого газа в венозной крови 46 мм рт.ст., а в альвеолярном воздухе 40 мм рт.ст. Разность парциальных давлений газов, по закону диффузии, в альвеолах и крови определяет переход этих газов из альвеол в кровь - кислород, или из крови в альвеолы - углекислый газ.

Состав вдыхаемого и выдыхаемого воздуха (%)

Таблица 1

Воздух	Кислород	Углекислый газ	Азот
Вдыхаемый	20,96	0,02	79,02
Выдыхаемый	16,40	4,10	79,50
Альвеолярный	13,70	5,60	80,70

### Перенос кислорода кровью

Благодаря большой поверхности альвеол 50-120м<sup>2</sup> и густой сети капилляров газообмен протекает очень интенсивно 0,7 с. Впервые газовой состав

крови был исследован И.М. Сеченовым, который разработал методику извлечения газов из крови. Кислород и углекислый газ находятся в крови в растворенном и связанном состоянии. В артериальной крови кислорода содержится 18-20 %. В растворенном состоянии его только 0,35%. Большая же часть кислорода находится в связанном состоянии с гемоглобином, образуя оксигемоглобин ( $\text{HbO}_2$ ): 1 г гемоглобина при полном переходе в оксигемоглобин присоединит  $1,34\text{см}^3$  кислорода. Если в крови содержится 12% гемоглобина, то она способна связывать 16,09 мл кислорода. Количество кислорода, которое может связать 100 мл крови составляет кислородную емкость крови. Она зависит от содержания гемоглобина в крови.

На связывание кислорода с гемоглобином оказывает влияние содержания в крови углекислоты и рН крови. Повышение парциального давления кислорода увеличивает образование оксигемоглобина, а при снижении - оксигемоглобин расщепляется. При снижении рН крови и повышении содержания углекислого газа образования оксигемоглобина уменьшается.

В тканях при понижении напряжения кислорода оксигемоглобин распадается на свободный кислород и восстановленный.

Помимо гемоглобина крови, у высших животных в мышцах имеется особый вид гемоглобина - миоглобин. При низких парциальных давлениях кислорода миоглобин распадается и отдает кислород.

Миоглобин как депо кислорода имеет особенно большое значение в сердечной мышце в жизни водоплавающих животных, у животных живущих высоко в горах при гипоксии - пониженного содержания кислорода в тканях.

### Перенос углекислого газа кровью

Потребление кислорода с образованием угольной кислоты составляет сущность внутреннего или тканевого дыхания. Углекислый газ из тканей поступает в кровь с которой и транспортируется к легким. В плазме крови углекислого газа растворяется немного - 2,5%. Основная масса его переносится в виде бикарбонатов и фосфатов ( $\text{NaHCO}_3$ ,  $\text{KHCO}_3$ ,  $\text{NaHPO}_4$ ). Около 5% углекислого газа соединяется с гемоглобином, образуя карбогемоглобин.

Углекислый газ из тканей переходит в кровь, где вступает при участии карбоангидразы в реакцию с водой и образует угольную кислоту. Эта реакция протекает в эритроцитах. Карбоангидраза обладает очень высокой активностью, поэтому весь углекислый газ быстро превращается в угольную кислоту, и напряжение углекислого газа в эритроцитах уменьшается до нуля, что способствует непрерывному поступлению его в эритроциты. Угольная кислота диссоциирует и образующиеся ионы  $\text{HCO}_3$  переходят в плазму. Ионы натрия связываются с  $\text{HCO}_3$ , образуя  $\text{NaHCO}_3$ .

В капиллярах легких происходит обратный процесс. При участии карбоангидразы из бикарбонатов выделяется углекислый газ, который переходит из крови в полость альвеол и выделяется наружу при выдохе.

Таким образом, для нормальной жизнедеятельности организма и тканей необходимы насыщения крови  $\text{O}_2$  и выделение через легкие  $\text{CO}_2$ .

### Механизм первого вдоха

У плодов легкие не содержат воздуха и их спавшиеся альвеолы заполнены небольшим количеством жидкости. Продукты обмена веществ посредством диффузии попадают в кровь матери. Кровь плода и матери не смешивается. В этот период возбудимость дыхательного центра низкая. Но как только связь с кровеносной системой матери прекращается, в крови новорожденного накапливаются продукты обмена,  $\text{CO}_2$ , которые возбуждают дыхательный центр и происходит первый вдох. Грудная клетка вследствие сокращения мышц инспираторов расширяется, в грудной полости создается отрицательное давление и воздух входит в легкие, заполняет растягивающиеся альвеолы.

Для наступления первого вдоха важно, чтобы прекращение плодного дыхания произошло внезапно, при медленном зажатии пуповины дыхательный центр не возбуждается и плод погибает, не совершив ни одного вдоха.

Дыхательный центр можно возбудить и при приливе крови к голове, путем поднятия задних конечностей, раздражении рецепторов носовой полости, ушной раковины и поступление по афферентным нервам потока импульсов к дыхательному центру (искусственное дыхание, уборание слизи с носовой полости и ушных раковин).

При выдохе головки ребер фиксируются в позвонках и грудная клетка не может полностью спадаться. Объем грудной полости уменьшается, давление в плевральном пространстве несколько увеличивается, растянутая легочная ткань сжимается; в легких повышается давление и воздух выходит из легких. Спадание легких больше, чем уменьшение грудной полости. В межплевральном пространстве создается отрицательное давление, т.е. давление ниже атмосферного на 5-7 мм рт.ст., которое сохраняется на протяжении всей жизни. Внутригрудное давление можно измерить если ввести иглу, соединенную с манометром в межплевральное пространство.

На поступлении воздуха в легкие при первом дыхании основана так называемая “проба легкого”, применяемая в судебной практике. Если легкие хоть раз заполнились воздухом, то они не тонут в воде. Если же новорожденный был мертвым и не дышал, то легкие тонут.

### Регуляция дыхания

Ритмические сокращения дыхательной мускулатуры обусловлено тем, что к ним из центральной нервной системы беспрерывно и ритмично поступают импульсы.

Исследованиями Н.А.Миславского (1885) установлено, что дыхательные движения непосредственно связаны с продолговатым мозгом. Отделение продолговатого мозга от спинного полностью прекращают дыхательные движения. Совокупность нейронов продолговатого мозга, деятельность которого может обеспечить ритмические движения называются дыхательным центром. Дыхательный центр расположен на дне четвертого желудочка в ретикулярной формации и состоит из правой и левой симметрически расположенных половин. Каждая его половина связана со своей стороной спинного

мозга и состоит их центра вдоха и центра выдоха - это основной или “рабочий” дыхательный центр.

На изменения дыхательных движений оказывает влияние нейтроны спинного, продолговатого, среднего, промежуточного мозга и коры больших полушарий. В верхней части воронки моста находится так называемый пневмотоксический центр, который контролирует центр продолговатого мозга.

В регуляции дыхания участвует кора головного мозга, что доказывает-ся выработкой условного рефлекса.

В организме происходит саморегуляция дыхания.

В легких, плевре, грудных и брюшных мышцах имеются окончания афферентных нервных волокон, которые возбуждаются во время вдоха и выдоха. Возбуждение передается в дыхательный центр продолговатого мозга и вызывает возбуждение центра вдоха или выдоха.

Во время вдоха, когда легкие в достаточной степени растягиваются, возникает механическое раздражение нервных окончаний в легких и плевре, возбуждение передается в продолговатый мозг, где центр вдоха тормозится, а центр выдоха возбуждается - вдох прекращается и начинается выдох.

При выдохе, когда легкие спадаются, раздражаются нервные окончания в легких и плевре, возбуждение передается в продолговатый мозг, где центр выдоха тормозит, а центр вдоха возбуждается, в результате чего выдох прекращается, наступает вдох. Следовательно, вдох рефлекторно регулирует выдох, а выдох регулирует вдох (теория Геренга-Брейера). При перерезке обоих блуждающих нервов дыхание сохраняется, но оно становится более глубоким и редким.

Дыхательный аппарат у птиц резко отличается от дыхательного аппарата млекопитающих животных.

Аппарат дыхания у птиц делится на воздухоносные пути, легкие и воздухоносные мешки. Грудная кость относительно большого размера и далеко заходит назад и вниз, прикрывая часть брюшных органов. Диафрагмы у птиц нет, легкие невелики и расположены под позвоночником в углублениях между ребрами. Легкие связаны с воздухоносными мешками и прочно прикреплены к ребрам и позвоночнику.

Всего у птиц четыре парные и один непарный воздухоносные мешки. Грудные и брюшные воздухоносные мешки располагаются между петлями кишечника, вокруг сердца и заходят отростками в трубчатые кости. Они создают резерв воздуха и облегчают вес птицы, но в газообмене не участвуют. У птиц газообмен происходит в легких.

При вдохе воздух поступает в трахею, бронхи, бронхиолы, воздухоносные капилляры, где происходит газообмен, и заполняет воздухоносные мешки. При выдохе воздух из воздухоносных мешков движется в обратном направлении, в легких снова происходит газообмен. Такая двукратная циркуляция воздуха через легкие обеспечивает интенсивный газообмен.

**Контрольные вопросы:** 1. Дыхание и его значение для организма. 2. Акт вдоха и выдоха. 3. Типы и частота дыхания у животных. 4. Жизненная емкость легких. 5. Значение верхних дыхательных путей. 6. Роль отрицательного давления в грудной полости в процессе дыхания. 7. Обмен газов в легких. 8. Состав вдыхаемого и выдыхаемого воздуха. 10. Перенос газов кровью. 11. Обмен газов в тканях. 12. Нервная регуляция дыхания. 13. Гуморальная регуляция дыхания. 14. Механизм первого вдоха. 15. Особенности дыхания у птиц.

## Глава 5. Пищеварение

Пищеварение – это ряд сложных физиологических процессов, обеспечивающих размельчение и химическое расщепление питательных веществ корма в желудочно-кишечном тракте до низкомолекулярных соединений лишенных видовой специфичности и их всасывание в кровь и лимфу.

В пищеварительном тракте корм подвергается:

- 1) Физической обработке, благодаря чему он измельчается, увеличивается его поверхность, и он становится более доступным для его дальнейшего переваривания;
- 2) Биологической обработке, которая осуществляется микроорганизмами, населяющими в больших количествах пищеварительный тракт;
- 3) Химической обработке, которая происходит под действием ферментов, выполняющих роль биологических катализаторов химических процессов, обеспечивающих гидролиз питательных веществ, благодаря чему они превращаются в компоненты, лишенные видовой специфичности и доступные для их всасывания.

Органы пищеварения выполняют следующие функции:

- 1) Секреторную, заключающуюся в выработке пищеварительных соков содержащих ферменты;
- 2) Моторно-эвакуаторную или двигательную функцию, которая обеспечивает прием корма, его пережевывание, заглатывание, перемешивание, продвижение содержимого по длине пищеварительного тракта и выведение из организма непереваренных остатков корма.
- 3) Всасывательную - обеспечивающую поступление питательных веществ после их соответствующей переработки, в кровь и лимфу.
- 4) Экскреторную (выделительную) функцию, которая обеспечивает выведение из организма продуктов различных видов обмена веществ и непереваренных остатков корма.
- 5) Инкреторную - связанную с выработкой пищеварительными железами энтеринных гормонов и гормоноподобных веществ, влияющих не только на функции пищеварительного тракта, но и на другие системы организма.
- 6) Защитную, которая заключается в выполнении роли барьера, защищающего организм от проникновения вредных агентов.
- 7) Рецепторную (анализаторную) функцию, которая проявляется в оценке качества поступающего в организм корма.

### Типы пищеварения

В различных организмах в процессе их эволюционного развития образовалось несколько типов пищеварения. В зависимости от источника образования ферментов различают:

1. Собственное пищеварение — когда сам организм вырабатывает для себя пищеварительные ферменты.

2. Симбионтное пищеварение, осуществляемое ферментами микроорганизмов, что особенно большое значение имеет в пищеварении жвачных животных;

3. Аутолитическое — наиболее древний тип пищеварения происходит под влиянием ферментов, заключенных в самом корме.

В зависимости от места, где осуществляются пищеварительные процессы, выделяют внутриклеточный тип пищеварения, происходящий в пищеварительных вакуолях одноклеточных организмов.

Внеклеточное пищеварение можно разделить на полостное, осуществляемое в полости желудка, кишечника, и пристеночное или мембранное, протекающее на мембранах клеток слизистой оболочки пищеварительного тракта.

Кроме того, выделяют внешнее пищеварение, происходящее за пределами организма (например у пауков); коллективное, когда в этом процессе участвуют несколько особей многочисленного сожительства организмов (у пчел, муравьев).

### Пищеварение в ротовой полости

Прием корма. Животные отыскивают корм и определяют его пищевую пригодность с участием органов зрения, обоняния, осязания, вкуса. Лошади, мелкий рогатый скот принимают корм главным образом хорошо подвижными губами и отрывают его резцами; крупный рогатый скот, свиньи — языком, губами; плотоядные — резцами и клыками; птицы — клювом. Питье воды происходит путем погружения в нее губной щели с последующим насыщением движениями щек и языка. Плотоядные воду и жидкий корм лакают, птицы захватывают воду клювом, запрокидывают голову, чем облегчают ее заглатывание. Прием корма — акт произвольный и осуществляется по принципу цепных рефлексов, когда конец одного рефлекса является началом другого.

Жевание осуществляется разнообразными движениями нижней челюсти, благодаря чему корм измельчается, дробится, перетирается. В результате этого увеличивается его поверхность, он хорошо увлажняется слюной и становится доступным для проглатывания.

Жевание — акт рефлекторный, но произвольный. Возникшее от раздражения кормом рецепторов ротовой полости возбуждение по афферентным нервам (язычная ветвь тройничного нерва, языкоглоточный нерв, верхнегортанная веточка блуждающего нерва) передается в центр жевания продолговатого мозга. От него возбуждение по эфферентным волокнам тройничного, лицевого и подъязычного нервов поступает к жевательным мышцам и за счет их сокращения происходит акт жевания. С измельчением грубых частиц корма раздражение рецепторов ротовой полости уменьшается, в результате чего частота жевательных движений и их сила становятся более слабыми и направлены они теперь, главным образом, на формирование пищевого кома и подготовку его к глотанию. Высшие центры жевания располагаются в гипоталамусе и в моторной зоне коры головного мозга.

Слюнные железы. В ротовую полость впадают протоки трех пар слюнных желез – околоушных, подъязычных и нижнечелюстных.

#### Значение слюны

1. Смачивает корм и облегчает его пережевывание.
2. Растворяя частицы корма, слюна участвует в определении его вкусовых качеств.
3. Слизистая часть слюны (муцин) склеивает мелкие частицы корма, формирует пищевой корм, ослизняет его и таким образом облегчает проглатывание.
4. За счет своей щелочности нейтрализует избыток кислот, образующихся в желудке.
5. Участвует в терморегуляции у животных, не имеющих потовых желез. Например, у собак при высокой температуре с падающей изо рта слюной удаляется часть тепловой энергии.
6. Защитная роль слюны осуществляется за счет наличия в ней лизоцима, обладающего бактерицидными свойствами.
7. Слюна обладает низким поверхностным натяжением, содержит аскорбиновую кислоту и этим участвует в регуляции видового состава микрофлоры в преджелудках жвачных животных.
8. За счет присутствия в слюне мочевины и других азотсодержащих веществ она участвует в азотистом обмене.
9. Имея в своем составе пищеварительные ферменты, слюна способствует гидролизу углеводов в желудке.
10. Слюна содержит тромбопластические вещества, поэтому в какой то мере обладает кровеостанавливающим действием.

#### Регуляция слюноотделения

Слюноотделение — это сложнорефлекторный акт, осуществляемый вследствие раздражения механо-, хемо- и терморцепторов ротовой полости кормовыми или другими раздражающими веществами. Возбуждение от рецепторов по волокнам афферентных нервов передается в продолговатый мозг в центр слюновыделения и далее таламус, гипоталамус и кору головного мозга. От центра слюновыделения возбуждение по волокнам эфферентных симпатических и парасимпатических нервов переходит к слюнным железам и они начинают выделять слюну. Эфферентные парасимпатические волокна идут в составе лицевого и языкоглоточного нервов. Этот механизм выделения слюны определяется как безусловнорефлекторный. Парасимпатические влияния вызывают обильное выделение жидкой, водянистой слюны с небольшим содержанием в ней органических веществ. Симпатические нервы, напротив, уменьшают количество выделяемой слюны, но в ней содержится больше органических веществ. Регуляция количества выделения воды и органических веществ осуществляется нервным центром за счет различной информации, поступающей к нему по афферентным нервам. Слюна выделяется также при виде, запаха корма, в определенное время кормления животных и

при других манипуляциях, связанных с предстоящим приемом корма. Это условнорефлекторный механизм выделения слюны.

Глотание — сложнорефлекторный акт, обеспечивающий эвакуацию корма из ротовой полости в пищевод.

Передвижение пищи по пищеводу осуществляется рефлекторно за счет перистальтических сокращений мышц пищевода. Началом этого рефлекса является акт глотания.

### Пищеварение в желудке

Поступивший в желудок корм подвергается дальнейшей физической, химической и биологической обработке. Строение желудка, как и всего пищеварительного тракта, определяется особенностями питания животных. По своим анатомическим и функциональным особенностям различают простые однокамерные железистого типа желудки — у человека, собак, кошек; однокамерные усложненные желудки переходного желудочно-кишечного типа — у свиней, лошадей, кроликов; сложные многокамерные желудки — у жвачных животных и двухкамерные — у птиц. По особенностям строения слизистой оболочки и расположению в ней железистых клеток в простом однокамерном желудке выделяют три функционально различные зоны:

1. Кардиальная зона, примыкающая к пищеводу с расположенными в ней добавочными клетками, вырабатывающими слизистый секрет (слизь);

2. Донная (фундальная зона), включающая дно, тело и часть малой кривизны желудка с наличием в ней главных клеток, вырабатывающих ферменты, обкладочных клеток вырабатывающих соляную кислоту и небольшого количества добавочных клеток;

3. Пилорическая зона, прилегающая к пилорусу, содержит главные и добавочные клетки, вырабатывающие ферменты и слизь. Соляная кислота в пилорической части желудка не вырабатывается.

### Состав желудочного сока.

Чистый желудочный сок представляет собой бесцветную, прозрачную жидкость кислой реакции (рН 0,8–1,2) с наличием небольшого количества слизи и клеток отторгнутого эпителия. Кислая реакция сока обусловлена наличием в нем соляной кислоты и других кислореагирующих соединений. В состав неорганической части сока входят минеральные вещества, имеющиеся в слюне. Органическая часть сока представлена белками, аминокислотами, ферментами, мочевиной, мочевой кислотой.

#### Ферменты желудочного сока

В желудочном соке выделено семь видов неактивных предшественников (проферментов), находящихся в клетках желудочных желез в виде гранул пепсиногенов, объединенных под общим названием пепсины. В полости желудка пепсиноген активируется HCl путем отщепления от него ингибирующего белкового комплекса.

Различают следующие основные пепсины:

1. Пепсин А-группа ферментов, гидролизующих белки при рН - 1,5-2,0;
2. Пепсин С (желудочный катепсин) реализует свое действие при рН 3,2 -3,5;
3. Пепсин В (парапепсин, желатиназа) разжижает желатин, действует на белки соединительной ткани при рН менее 5,6;
4. Пепсин Д (реннин, химозин) действует в присутствии ионов кальция на казеиноген молока и переводит его в казеин, створаживая молоко.

К другим ферментам желудочного сока относятся желудочная липаза, расщепляющая эмульгированные жиры (жир молока) на глицерин и жирные кислоты.

Уреаза расщепляет мочевины при рН=8,0 до аммиака, который нейтрализует HCl.

Лизоцим (мурамидаза) обладает антибактериальным свойством.

Желудочная слизь и ее значение

Слизь вырабатывается всеми, но больше добавочными клетками слизистой оболочки желудка (мукоциты). Слой слизи предохраняет оболочку желудка от механических, химических, температурных повреждений, от ее самопереваривания (аутолиза) под действием HCl и пепсинов.

Значение соляной кислоты в пищеварении. Находясь в свободном и связанном состоянии, она выполняет большую роль в пищеварении:

1. Активирует превращение пепсиногена в пепсин и создает для его действия кислую среду;
2. Гормон просекретин переводит в активную форму секретин, влияющий на секрецию панкреатического сока;
3. Декальцинирует и этим разрыхляет кости;
4. Денатурирует белки, в результате чего они набухают, что облегчает их гидролиз;
5. Действует бактерицидно на гнилостную микрофлору;
6. Участвует в механизме перехода содержимого из желудка в кишечник;
7. Способствует створаживанию молока в желудке;
8. Активирует моторику желудка;
9. Активирует гормон прогастрин в гастрин, участвующий в регуляции желудочного соковыделения.

#### Механизм секреции желудочного сока

Секреция сока происходит под влиянием разнообразных внешних и внутренних стимуляторов. Условно различают три наслаивающихся друг на друга фазы выделения сока.

Сложнорефлекторная фаза первоначально связана с условнорефлекторными реакциями на раздражение зрительных, слуховых, обонятельных рецепторов, с которыми впоследствии присоединяются безусловнорефлекторные раздражения рецепторов ротовой полости, связанные с приемом кор-

ма и жеванием. Рефлекторная фаза продолжается 1–2 ч, доказывается опытом мнимого кормления (рис. 4), выделяющийся в это время желудочный сок, обладает высокой кислотностью и переваривающей силой.

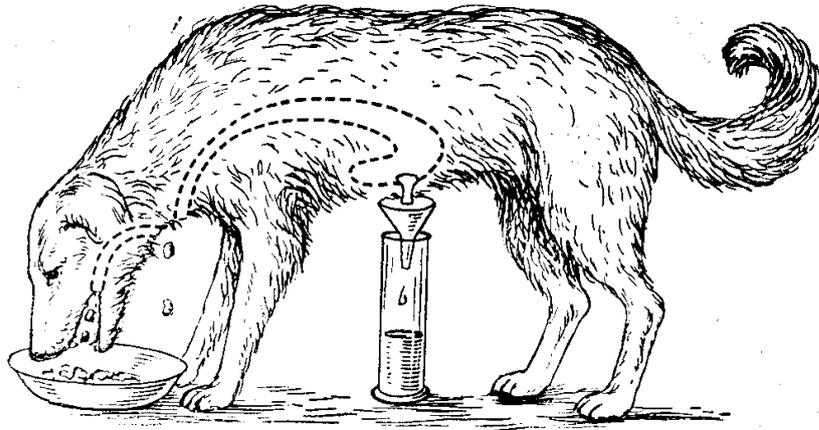


Рис.4. Мнимое кормление эзофаготомированной собаки с фистулой желудка.

На сложнорефлекторную фазу постепенно наслаивается желудочная (нервно-гуморальная) фаза. К продолжающемуся еще выделению сока от первой фазы на секрецию уже начинают влиять механические и химические факторы корма, а также гормоны гастрин, энтерогастрин, гистамин. Роль продуктов переваривания корма и других химических экстрактивных веществ в секреции сока доказывается опытом с незаметным для животного вкладыванием корма через фистулу непосредственно в желудок — в обход сложнорефлекторной фазы. В этих случаях соковыделение начинается только через 20–30 и более минут, когда появятся первые продукты гидролиза корма.

Кишечная фаза происходит при переходе содержимого из желудка в кишечник. Желудочная секреция в начале этой фазы еще увеличивается за счет химических веществ, всасывающихся в кишечнике, а затем она постепенно затухает вследствие образования в кишечнике секретина, который является антагонистом гастрина.

#### Желудочное пищеварение у жвачных.

##### Пищеварение в рубце. Физиологическое значение микрофлоры и микрофауны преджелудков

Желудок жвачных сложный многокамерный, включает четыре отдела - рубец, сетку, книжку и сычуг. Первые три отдела называют преджелудками, а сычуг - выполняет функцию однокамерного железистого желудка. Слизистая оболочка преджелудков покрыта плоским многослойным эпителием и не содержит секреторных пищеварительных желез.

Корм в рубце переваривается под действием микроорганизмов – бактерий, простейших и грибов. Преобразуя питательные вещества кормов в структуры собственного тела, микроорганизмы после гибели и прохождения

в сычуг и кишечник, сами служат для организма животного важнейшим источником питания. В сутки взрослые животные за счет микроорганизмов могут получать до 100 г полноценного белка и удовлетворять свою суточную потребность в нем на 20-30%. Под действием микроорганизмов в преджелудках расщепляется 95% сахаров и крахмала, 70% клетчатки (30% в толстом кишечнике) и 40-80% протеина.

**Б а к т е р и и.** Бактериальная масса составляет около 10% сухого вещества содержимого преджелудков. Концентрация микрофлоры в содержимом рубца весьма велика –  $10^9$ - $10^{11}$  бактерий в 1 мл. Число их видов достигает 150.

По форме различают палочки, кокки, спирохеты, вибрионы; по среде обитания это в основном облигатные или факультативные анаэробы. По используемому субстрату их классифицируют следующим образом:

- а) целлюлозолитические – активно расщепляющие клетчатку;
- б) протеолитические – расщепляющие азотсодержащие вещества;
- в) липолитические – расщепляющие липиды и вызывающие гидрирование и изомеризацию жирных кислот.

В зависимости от конечного продукта жизнедеятельности выделяют молочнокислые бактерии, сбраживающие сахара (глюкозу, мальтозу, галактозу, сахарозу), метаногенные и др. бактерии.

Расщепляя растительные корма бактерии синтезируют вещества собственного тела, аминокислоты, гликоген, микробные липиды, витамины группы В (тиамин, рибофлавин, никотиновую кислоту, фолиевую кислоту, биотин, цианкобаламин и др.), а также жирорастворимый витамин К (филохинон). 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.

В рубце также обитают гнилостные, маслянокислые микробы, энтерококки, стафилококки, диплококки, псевдомонасы, бактериофаги. Между отдельными видами бактерий существуют различные формы взаимоотношений (симбиоз, антагонизм, кооперация), что формирует микробную экосистему преджелудков.

**П р о с т е й ш и е.** Микрофауна преджелудков представлена реснитчатыми и равнореснитчатыми инфузориями (около 50 видов). Общее их количество более  $10^9$  в 1 мл содержимого.

Заселение простейшими преджелудков происходит постепенно, в начале потребления грубого корма. У ягнят реснитчатые инфузории появляются на 8-12-й день, у телят – позднее. Количество и видовой состав инфузорий в содержимом рубца зависит от условий питания животных.

В процессе жизни инфузории измельчают и разрыхляют частицы корма, ферментируют сахара, накапливают полисахариды, участвуют в азотистом обмене. В них содержится около 20% азота, тогда как в бактериях – 12%. Они синтезируют незаменимые аминокислоты. Белок простейших имеет высокую биологическую ценность.

Г р и б к и. Имеющиеся в содержимом рубца грибки (дрожжи, плесени, актиномицеты) обладают целлюлозолитической активностью, сбраживают сахара, синтезируют гликоген, аминокислоты, витамины группы В.

#### Переваривание клетчатки и углеводов

В рубце клетчатка под влиянием целлюлозолитических бактерий, которые выделяют ферменты целлюлазу и целлобиазу расщепляется до моносахаридов. Крахмал занимает второе место после клетчатки в углеводном питании жвачных животных. Скорость переваривания крахмала зависит от его происхождения и физико-химических свойств. Сбраживая сахара, бактерии выделяют продукты его превращения - летучие жирные кислоты (ЛЖК): уксусную (45-76%), пропионовую (12-29%), масляную (6-19%), валериановую (0,6-3,3%), муравьиновую (0-5,0%). За сутки в среднем образуется до 4-х литров ЛЖК. Корма растительного происхождения, с большим содержанием клетчатки (сено), активируют образование уксусной и пропионовой кислот, а концентрированные - уксусной и масляной. Всосавшиеся кислоты используются организмом для энергетических и пластических целей. Уксусная кислота является предшественником молочного жира, пропионовая - участвует в углеводном обмене и идет на синтез глюкозы, масляная - используется как энергетический материал и для синтеза тканевого жира. При сбалансированном рационе концентрация ЛЖК в рубце крупного рогатого скота колеблется от 6 до 14 мг/100 мл и у овец от 5 до 15 мг/100мл.

#### Переваривание белка

Растительные протеины, поступившие в рубец расщепляются ферментами протеолитических микроорганизмов до пептидов, аминокислот и аммиака. Значительная часть аммиака путем диффузии из крови через стенку рубца вновь возвращается в его полость и продолжает участвовать в азотистом обмене. Одновременно с процессами расщепления растительного белка в рубце происходит и синтез бактериального белка. Для этой цели можно использовать и небелковый азот. В основе усвоения азота небелковых соединений (мочевина) лежит микробиологический процесс. Выявлено, что в рубце мочевины (карбамид) быстро гидролизуются микроорганизмами с образованием аммиака, который используется ими для дальнейших синтетических процессов. Скармливание мочевины не вызывает осложнений, если дозы ее не слишком высоки. В рубце также происходит всасывание аммиака в кровь и он поступает в печень, где превращается в мочевины, которая частично выделяется с мочой, а частично со слюной. При скармливании азотсодержащих веществ небелкового происхождения рацион должен быть сбалансирован по содержанию легкопереваримых углеводов, иначе образуется большое количество аммиака, который не может быть полностью использован микроорганизмами, это вызывает нарушения функций почек и печени.

### Переваривание липидов

Количество липидов в рационе жвачных обычно невелико. Растительные жиры содержат до 70% ненасыщенных жирных кислот. Под влиянием ферментов липолитических бактерий жиры в рубце подвергаются гидролизу до моноглицеридов и жирных кислот. Глицерин в рубце подвергается сбраживанию с образованием, пропионовой кислоты. Жирные кислоты частью используются для синтеза липидов микробных тел, частью поступают в другие отделы пищеварительного тракта.

### Пищеварение в сетке

Сетка - сортировочный орган. Между сеткой и преддверием рубца имеется складка, которая во время сокращения рубца частично закрывает отверстие между ними. Через это отверстие в сетку из рубца проникает только измельченная, разжиженная масса, в значительной степени обработанная и переваренная, а крупные частицы остаются в рубце для дальнейшей механической, биологической и химической обработки. При сокращении сетки поступившая в нее масса переходит в книжку. Инеродные тела, проглоченные с пищевым комом, большей частью задерживаются в сетке.

### Пищеварение в книжке

Книжка служит фильтром, между ее листочками задерживаются недостаточно измельченные частицы корма. В этом отделе переваривается до 20% клетчатки, всасывается до 70% поступивших в книжку кислот, происходит интенсивное всасывание воды.

### Пищеварение в сычуге

Тонко измельченная и подвергнутая микробиальному гидролизу масса поступает из книжки в сычуг, где на нее действуют ферменты сычужного сока представляющего собой бесцветную прозрачную жидкость кислой реакции, содержащую ферменты - пепсин, реннин, липазу. Сычужный сок выделяется непрерывно у коров до 40 л в сутки. Прием корма увеличивает соковыделение. Непрерывность секреции сычужного сока поддерживается раздражением механо-хеморецепторов сычуга содержимым и интерорецептивными влияниями, поступающими из преджелудков. В регуляции секреции сока участвуют те же факторы, что и у животных с однокамерным желудком. Количество и ферментный состав сока зависит от вида скармливаемого корма и подготовки его к скармливанию.

### Моторная функция преджелудков

Моторика обеспечивает перемешивание, дополнительное измельчение содержимого преджелудков и эвакуацию его в сычуг. Создаются благоприятные условия для жизнедеятельности микрофлоры. Цикл сокращения начинается с сетки, затем последовательно переходит на преддверие, дорсальный и вентральный мешки рубца, затем на каудодорсальный и каудовентральный выступы. Продолжительность цикла около 1 мин. Прием корма усиливает

моторику. У крупного рогатого скота средняя частота сокращений рубца (руминация) за 5 мин в состоянии покоя после 10-12 часового перерыва в кормлении составляет 8-8,5. После кормления частота сокращений рубца достигает у крупного рогатого скота 8-12 в течение 5 мин. Руминация у овец составляет 3-6 и у коз 2-4 в течение 2 мин.

Если сокращения усилены - это называют гипертонией преджелудков, если ослаблены (но улавливаются) – гипотонией, если отсутствуют – атонией.

Во время приема корма, жвачки и при условнорефлекторном пищевом возбуждении происходит выраженное учащение сокращений сетки, рубца и книжки. Блуждающий нерв при возбуждении усиливает сокращение преджелудков. Двухсторонняя перерезка блуждающих нервов вызывает атонию преджелудков. Моторная деятельность преджелудков снижается в ночное время, особенно в период сна.

При наполнении преджелудков содержимым усиливается их моторная деятельность, а при наполнении сычуга, тонкого и даже толстого отделов кишечника отмечают торможение сокращений сетки, рубца и книжки и уменьшение эвакуации содержимого. Моторная деятельность преджелудков зависит от физических и химических свойств их содержимого, грубые корма усиливают моторику.

Поедание жвачными животными в избытке кормов, способных к быстрому сбраживанию (клевер, люцерна) вызывает тимпанию – переполнение рубца газами, которые не отрыгиваются. Если в этом состоянии животному не будет оказана лечебная помощь, оно может погибнуть.

#### Физиология жвачки

Жвачные животные заглатывают корм практически не пережевывая его. Затем, после определенной степени наполнения рубца кормом, наступает жвачка. Отрыгивание корма, его пережевывание и вторичное проглатывание составляют жвачный процесс. Время, в течение которого животное многократно пережевывает отрыгиваемый корм, называется жвачным периодом или циклом. Жвачка проявляется периодически и является необходимым условием для измельчения и дальнейшего переваривания грубых кормов. Она обычно начинается вскоре после окончания приема корма, когда он в рубце подвергнется размягчению и разжижению. В течение суток бывает 4-8 жвачных периодов, каждый из которых продолжается по 30-60 минут. Чаще всего жвачный процесс наступает при полном покое животных, когда они лягут.

#### Желудочное пищеварение у молодняка жвачных

Молодняк жвачных рождается с недоразвитыми преджелудками; у теленка рубец, сетка и книжка, вместе взятые, примерно равны размеру сычуга. В первые месяцы жизни теленка преджелудки растут быстро. К 3-месячному возрасту они в 4 раза больше сычуга, а к 6-месячному у телят устанавливается тип пищеварения, как у взрослых жвачных.

В первые дни после рождения, в пищеварительных соках новорожденного еще невелико содержание ферментов, переваривание идет за счет ферментов содержащихся в молоке и молозиве матери. У телят в период выпаивания молоком, основные пищеварительные процессы идут в сычуге и кишечнике. В сычужном соке содержится много фермента химозина. В этот период большое значение имеет пищеводный желоб. Во время питья молока и воды или акта сосания края (губы) желоба смыкаются и образуют трубку, составляющую как бы продолжение пищевода. Емкость пищеводного желоба очень мала, поэтому молоко может проходить по нему в сычуг только небольшими порциями. Смыкание губ пищеводного желоба – это рефлекторный акт, возникающий при раздражении рецепторов языка и глотки в момент глотания. Центр рефлекса пищеводного желоба находится в продолговатом мозге. Центробежные импульсы передаются по блуждающим нервам (после их перерезке рефлекс исчезает).

Особенностями пищеварения у новорожденных телят являются также отсутствие жвачного периода до 3-недельного возраста, высокая проницаемость кишечного гистохимического барьера в первые 24-36 часов после рождения, что создает условия для прохождения в кровь и лимфу в неизменном виде содержащихся в молозиве иммуноглобулинов и лейкоцитов (формирование колострального иммунитета).

#### Переход содержимого из желудка в кишечник

Эвакуация содержимого из желудка в кишечник осуществляется небольшими порциями через пилорический сфинктер. Быстрота перехода корма зависит от степени его обработки в желудке, консистенции, химического состава, реакции, осмотического давления и пр. Быстрее эвакуируются углеводистые корма. Жирная пища задерживается более длительное время, что, по мнению некоторых авторов, связано с образованием в кишечнике энтерогастрона. Измельченное, кашицеобразное, теплое, изотоническое содержимое переходит в кишечник быстрее. При наполнении двенадцатиперстной кишки, переход следующей порции из желудка задерживается до продвижения содержимого вниз по кишечнику. Переход содержимого из желудка в кишечник осуществляется благодаря координированной функции моторики желудка и кишечника, сокращений и расслаблений пилорического сфинктера, что осуществляется под влиянием ЦНС, местных интрамуральных рефлексов, HCl и энтеральных гормонов.

#### Пищеварение в кишечнике

Поступающее небольшими порциями, из желудка в кишечник содержимое подвергается в нем дальнейшим процессам гидролиза под действием секретов поджелудочной железы, кишечника и желчи. Наибольшее значение в кишечном пищеварении имеет сок поджелудочной железы.

Поджелудочный сок - бесцветная прозрачная жидкость щелочной реакции (pH 7,5-8,5). Неорганическая часть сока представлена солями натрия кальция, калия, карбонатами, хлоридами и др. В состав органических ве-

ществ входят ферменты для гидролиза белков, жиров, углеводов и многообразные другие вещества.

Белки расщепляются протеолитическими ферментами, действующими на пептидные связи белков с освобождением аминокислот. Профермент панкреатического сока трипсиноген переводится в активную форму трипсин под влиянием энтеропептидазы (энтерокиназы) кишечного сока. Трипсин в свою очередь активизирует химотрипсиноген - в химотрипсин, прокарибоксипептидазу А и В в карбоксипептидазу А и В, проэластазу - в эластазу.

Панкреатическая липаза гидролизует жиры до моноглицеридов и жирных кислот. Фосфолипаза А расщепляет фосфолипиды до жирных кислот. Действие липазы усиливается в присутствии желчи и ионов кальция.

Амилолитический фермент (панкреатическая альфа-амилаза) расщепляет крахмал и гликоген до ди- и моносахаридов. Дисахариды далее расщепляются мальтазой и лактазой до моносахаридов.

С целью предохранения поджелудочной железы от самопереваривания те же секреторные клетки вырабатывают и ингибитор трипсина. Поджелудочный сок у собак выделяется периодически - при приеме корма, а у сельскохозяйственных животных - непрерывно.

В механизме выделения панкреатического сока различают слабовыраженную, непродолжительную сложнорефлекторную фазу, связанную с действием вида и запаха корма и его приемом, в результате чего непрерывная секреция сока увеличивается. Различают также кишечную фазу, которую вызывают и поддерживают рефлекторные влияния химуса на слизистую оболочку двенадцатиперстной кишки и гормоны - секретин, панкреозимин, инсулин, простогландины.

Секрецию панкреатического сока тормозят - глюкагон, кальцитонин, соматостатин, адреналин.

#### Желчь, ее состав и значение

Желчь является секретом и экскретом гепатоцитов. У травоядных животных желчь зеленого цвета, а у плотоядных - красно-желтого. Различают печеночную желчь, находящуюся в желчных протоках с плотностью 1,010-1,015 и рН 7,5-8,0 и пузырную желчь, которая вследствие всасывания в желчном пузыре части воды приобретает более темный цвет, плотность ее достигает 1,026-1,048 и рН-6,5-5,5. В состав пузырной желчи входят 80-86% воды, холестерин, нейтральные жиры, мочевины, мочевая кислота, аминокислоты, витамины А, В, С, небольшое количество ферментов - амилаза, фосфатаза, протеаза и др. Желчные пигменты (билирубин и биливердин) являются продуктами превращений гемоглобина при распаде эритроцитов. Они и придают желчи соответствующую окраску. В желчи плотоядных больше билирубина, а травоядных - биливердина. Истинным секретом гепатоцитов являются желчные кислоты - гликохолевая и таурохолевая.

Значение желчи:

1. Желчь эмульгирует жиры, превращая их в мелкодисперсную систему и этим создает благоприятные условия для их гидролиза.
2. Обеспечивает всасывание жирных кислот. В кишечнике желчные кислоты соединяются с жирными кислотами образуя так называемые мицеллы, в составе которых жиры поступают в эпителиоциты кишечника. Кроме того, желчь способствует всасыванию жирорастворимых витаминов.
3. Участвует в нейтрализации HCl и этим прекращает функцию пепсина, а создает условия для действия трипсина.
4. Желчь усиливает гидролиз белков и углеводов за счет активирования протео- и амилалитических ферментов.
5. Активизирует моторику желудка и кишечника, секрецию поджелудочного, кишечного соков, желудочной слизи.
6. Оказывает бактериостатическое действие на гнилостную микрофлору.

### Секреторная функция кишечных желез

Кишечный сок вырабатывается бруннеровыми, либеркюновыми железами и другими клетками слизистой оболочки тонкой кишки. Сок представляет собой мутную, вязкую жидкость специфического запаха, состоящую из плотной и жидкой частей. Образование плотной части сока происходит морфокротическим (голокриновым) типом секреции, связанным с отторжением, слущиванием кишечного эпителия. Жидкая часть сока образуется водными растворами органических и неорганических веществ.

В кишечном соке более 20 пищеварительных ферментов. Они действуют на продукты уже подвергнувшиеся действию ферментов желудка и поджелудочной железы. В соке имеются пептидазы - аминополипептидазы, дипептидазы и др., объединенные под общим названием - эрипсины. Расщепление нуклеотидов и нуклеиновых кислот осуществляется ферментами нуклеотидазой и нуклеазой. Липолитическими ферментами кишечного сока являются - липаза, фосфолипаза; амилалитическими - амилаза, лактаза, сахараза, гамма-амилаза. Важными ферментами кишечного сока являются щелочная и кислая фосфатаза, энтерпептидаза. Кишечные ферменты завершают гидролиз промежуточных продуктов питательных веществ. Плотная часть сока обладает значительно большей ферментативной активностью.

Секреция кишечного сока происходит непрерывно. Рефлекторные влияния с рецепторов ротовой полости выражены слабо и только в краниальных отделах тонкого кишечника. Секреция увеличивается при действии на слизистую оболочку механических и химических раздражений химусом, что происходит с участием интрамуральных нервных образований и ЦНС. Блуждающие нервы, ацетилхолин, энтерокринин, дуокринин стимулируют секрецию сока. Симпатические нервы и адреналин - тормозят соковыделение.

В тонком кишечнике наряду с полостным пищеварением, осуществляемым соками и ферментами поджелудочной железы, желчи и кишечного сока происходит мембранный или пристеночный гидролиз питательных веществ. При полостном пищеварении осуществляется начальный этап гидро-

лиза и расщепляются крупномолекулярные соединения (полимеры), а при мембранном пищеварении завершается гидролиз питательных веществ с образованием более мелких частиц доступных для их всасывания. Полостной гидролиз составляет 20-50%, а мембранный 50-80%. Мембранному пищеварению способствует структура слизистой оболочки кишечника, которая кроме ворсинок имеет огромное количество и микроворсинок образующих своеобразную щеточную кайму. Слизь, выделяемая бокаловидными клетками создает на поверхности щеточной каймы мукополисахаридную сеть - гликокаликс, который препятствует проникновению в просвет между ворсинками крупных молекул питательных веществ и микробов, поэтому мембранный гидролиз происходит в стерильных условиях. Ферменты, осуществляющие мембранный гидролиз или адсорбируются из химуса, это ферменты поджелудочного сока ( $\alpha$ -амилаза, липаза, трипсин), или ферменты синтезируемые в кишечных эпителиоцитах и фиксированные на мембранах ворсинок, находясь с ними в структурно связанном состоянии. Таким образом, пристеночное пищеварение является заключительным этапом гидролиза питательных веществ и начальным этапом их всасывания через мембраны эпителиоцитов.

Двигательная функция кишечника обеспечивает перемешивание его содержимого с пищеварительными соками и соприкосновение большей части химуса со слизистой оболочкой, благодаря чему создаются лучшие условия для полостного, мембранного гидролиза питательных веществ и их всасывания. Моторика кишечника, кроме того, обеспечивает передвижение содержимого в аборальном направлении. В кишечнике различают четыре основных типа сокращений:

1. Ритмическая сегментация возникает вследствие ритмического чередования (8-10 раз в минуту) участков сокращения кольцевых мышц с образованием сегментов - с участками расслабления между ними. В следующий момент ранее сокращенные кольцевые мышцы расслабляются, а перетяжки образуются на соседних участках.

2. Перистальтические сокращения характеризуются образованием перетяжки, расположенной выше отдельной порции химуса и волнообразным ее распространением в аборальном направлении при одновременном перемешивании и продвижении химуса. В кишечнике могут возникать такие волны различной силы и распространятся на разные расстояния по кишечнику.

3. Антиперистальтические сокращения, выраженные у птиц, распространяются в краниальном направлении.

4. Маятникообразные движения осуществляются за счет сокращения кольцевого и продольного слоев мышц, обеспечивающих колебание участка кишечной стенки то вперед, то назад, что совместно с ритмической сегментацией создают хорошие условия для перемешивания химуса.

Кроме того, присутствуют тонические сокращения. Они характеризуются длительным тонусом гладких мышц кишки, на фоне которых происходят и другие виды сокращений кишечника.

На моторику кишечника оказывают стимулирующее влияние механические и химические раздражения химусом слизистой оболочки кишечника.

Нервная регуляция моторики осуществляется интрамуральной нервной системой и ЦНС.

Блуждающие и симпатические нервы, в зависимости от их исходного функционального состояния, могут возбуждать или тормозить моторную деятельность кишечника, т.к. в них проходят разные волокна. Парасимпатические нервы, как правило, возбуждают, а симпатические - тормозят сокращения кишечника. Влияние разнообразных эмоций, словесных раздражений свидетельствуют о роли высших отделов ЦНС (гипоталамуса и коры головного мозга) в регуляции моторики пищеварительного тракта. Определенное действие оказывают разнообразные химические вещества. Ацетилхолин, гистамин, серотонин, гастрин, энтерогастрин, окситоцин и др. стимулируют, а адреналин, гастрон, энтерогастрон - тормозят моторику кишечника.

### Пищеварение в толстом кишечнике

К толстому кишечнику относятся слепая, ободочная и прямая кишки. Химус тонкого кишечника каждые 30-60 с небольшими порциями через илеоцекальный сфинктер поступает в толстый отдел. При наполнении слепой кишки сфинктер плотно закрывается. В слизистой оболочке толстого кишечника нет ворсинок. Имеется большое количество бокаловидных клеток вырабатывающих слизь. Сок выделяется непрерывно под влиянием механических и химических раздражений слизистой оболочки. Гидролиз питательных веществ осуществляется как за счет своих ферментов, так и энзимов, приносимых сюда с содержимым тонкого отдела кишечника. Особенно большое значение в пищеварительных процессах толстого кишечника принимает микрофлора, которая находит здесь благоприятные условия для своего обильного размножения. У жвачных животных как отмечалось, клетчатка расщепляется главным образом в преджелудках, а у животных с однокамерным желудком, особенно у лошадей, это происходит в слепой кишке, которую иногда называют "вторым желудком", объемом более 30 л. В слепой кишке лошади под влиянием микрофлоры переваривается до 50% клетчатки и около 40% белка. В результате сбраживания клетчатки образуются ЛЖК. Наряду с клетчаткой бактерии гидролизуют и другие углеводистые корма.

Дефекация - освобождение, опорожнение нижних отделов толстого кишечника от непереваренных остатков (экскрементов). Заполнение прямой кишки каловыми массами вызывает растяжение ее стенок. Возникшие при этом импульсы возбуждения по афферентным нервным путям передаются в спинномозговой центр дефекации, отсюда по эфферентным парасимпатическим путям идут к сфинктерам, которые расслабляются при одновременном усилении моторики прямой кишки и осуществляется акт дефекации.

### Всасывание

Всасывание - сложный физиологический процесс, обеспечивающий проникновение питательных веществ через клеточные мембраны и поступление их в кровь и лимфу. Всасывание происходит во всех отделах пищеварительного тракта, но с разной интенсивностью. В ротовой полости всасыва-

ние незначительно, вследствие кратковременности пребывания здесь корма и низкой всасывательной способности слизистой оболочки. В желудке всасываются вода, алкоголь, небольшое количество солей, аминокислот, моносахаридов. У жвачных животных в преджелудках всасываются почти все летучие жирные кислоты. Основным отделом всасывания всех продуктов гидролиза является тонкий отдел кишечника, где исключительно высокая скорость переноса питательных веществ. Этому способствует особенность строения слизистой оболочки, заключающаяся в том, что на всем протяжении имеются складки и огромное количество ворсинок, значительно увеличивающих всасывательную поверхность. Кроме того, каждая эпителиальная клетка содержит микроворсинки, благодаря которым всасывательная поверхность дополнительно увеличивается в сотни раз. Особенности строения ворсинок дают возможность проникать питательным веществам через своеобразные фенестры (окошки). Транспорт макромолекул может осуществляться путем фагоцитоза и пиноцитоза, но в пищеварительном тракте всасываются в основном микромолекулы и их всасывание осуществляется путем пассивного переноса веществ с участием процессов диффузии, осмоса и фильтрации. Активный транспорт происходит с участием специальных переносчиков и энергетических затрат, выделяемых макроэргами. Субстрат (питательные вещества) вступает в соединение с мембранным белком - переносчиком, образуя комплексное соединение, которое перемещается к внутреннему слою мембраны и распадается на субстрат и белок - носитель. Субстрат поступает к базальной мембране и далее в соединительную ткань, кровеносные или лимфатические сосуды. Освободившийся белок - переносчик возвращается на поверхность апикальной мембраны за новой порцией субстрата.

Всасыванию в кишечнике способствует и сокращение ворсинок, благодаря чему, в это время из их лимфатических и кровеносных сосудов выдавливается лимфа и кровь. При расслаблении ворсинок в сосудах образуется слегка отрицательное давление, способствующее насасыванию в них питательных веществ. Стимуляторами сокращения ворсинок являются продукты гидролиза питательных веществ и гормон вилликинин, вырабатываемый в слизистой 12-перстной и тощей кишок.

Всасывание в толстом кишечнике незначительно, здесь всасываются вода, в небольших количествах аминокислоты, глюкоза, на чем и основано применение в клинической практике глубоких питательных клизм.

Всасывание воды осуществляется по законам осмоса, поэтому она легко может проходить из кишечника в кровь и обратно - в хилус кишечника. Основное всасывание воды происходит в кишечнике, а у жвачных животных, интенсивнее всасывается вода в рубце и сетке. У коров вместе с пищеварительными соками выделяется до 180 л воды, которая почти полностью всасывается в кишечнике.

Всасывание минеральных веществ проходит путем как пассивного, так и активного транспорта. Из гипотонических растворов соли всасываются легче, путем пассивного их транспорта. Всасывание различных минеральных веществ происходит избирательно и с неодинаковой скоростью, что зависит

от их растворимости в пищеварительных соках и соединения с органическими веществами. Наиболее быстро всасывается калий, затем натрий, кальций и магний. Большинство микроэлементов всасывается в виде неорганических и органических соединений.

Всасывание углеводов в тонком кишечнике происходит в виде моносахаридов - глюкозы, фруктозы и галактозы. Наиболее активно всасываются глюкоза и галактоза. Всасывание глюкозы с участием переносчиков облегчается в присутствии ионов натрия.

Всасывание белков. Белки всасываются через мембраны эпителиальных клеток в виде пептидов и аминокислот с участием белков - переносчиков и ионов натрия. Некоторые белки всасываются без расщепления. К таким белкам относятся белки молозива, благодаря чему новорожденные животные получают готовые иммунные тела, участвующие в создании колострального иммунитета новорожденных.

Всасывание жиров. Жиры расщепляются до моноглицеридов и жирных кислот. Всасывание последних происходит с участием желчных кислот. Жирные кислоты связанные с желчными кислотами на 30 % поступают в кровь и на 70 % в лимфу. Из поступивших в эпителиоциты моноглицеридов и жирных кислот в эндоплазматическом ретикулеме происходит ресинтез триглицеридов с последующим образованием хиломикрон (мельчайших жировых частиц покрытых липопротеиновой оболочкой). Хиломикроны поступают в лимфу и далее через грудной лимфатический проток в кровь, а при необходимости в жировые депо. Небольшое количество всосавшегося в кишечнике жира может поступать сразу в кровь и далее в легкие, где он поглощается гистиоцитами. При распаде этого жира выделяется тепловая энергия, идущая на согревание вдыхаемого воздуха.

На всасывание питательных веществ оказывает влияние нервные и гормональные факторы. Рефлекторная регуляция всасывания осуществляется при участии разнообразных рецепторов пищеварительного тракта, дающих информацию ЦНС о всей секреторно-ферментативной, двигательной и других функций органов пищеварения с которыми тесно связана и всасывательная деятельность пищеварительного тракта. В гуморальном звене регуляции участвуют гормоны надпочечников, поджелудочной, щитовидной, паращитовидной желез и задней доли гипофиза.

**Контрольные вопросы:** 1. В чем заключается сущность пищеварения? 2. Назовите виды обработки корма в пищеварительном тракте. 4. Какие функции выполняет пищеварительная система в организме? 5. Каковы особенности приема корма и его пережевывания у различных видов сельскохозяйственных животных? 6. Опишите нейро-гуморальный механизм регуляции слюноотделения. 7. Каково физиологическое значение слюны? 8. Опишите глотание как сложнорефлекторный процесс. 9. Опишите механизм перехода содержимого из желудка в кишечник. 10. Назовите ферменты желудочного сока, как они действуют на субстраты. 11. Какова роль соляной кислоты в желудочном пищеварении? 12. Назовите преджелудки жвачных и

выполняемые ими функции. 13. Каково значение жвачки и жвачных периодов? 14. Каковы особенности пищеварения у молодняка жвачных, в чем значение пищевода желоба? 15. Опишите моторику преджелудков жвачных и механизм ее регуляции. 16. Какие микроорганизмы входят в состав содержимого рубца? 17. В чем значение рубцовой микрофлоры? 18. Как происходит переваривание клетчатки, крахмала и белков в преджелудках жвачных? 19. Что входит в состав желчи и каковы ее физико-химические свойства? 20. В чем заключается значение желчи? 21. В чем заключается секреторная функция кишечных желез? 22. Назовите виды моторики кишечника. 23. Каковы особенности пищеварения в толстом отделе кишечника? 24. В чем заключается сущность всасывания и как всасываются различные вещества?

## Глава 6. Обмен веществ и энергии

Обмен веществ включает в себя: 1) поступление в организм из внешней среды различных веществ; 2) усвоение и изменение их; 3) выделение конечных продуктов распада.

Обмен веществ представляет собой единство двух взаимосвязанных, но противоположных процессов: ассимиляции и диссимиляции.

Ассимиляцией (анаболизмом) называют сумму процессов усвоения организмом питательных веществ, поступающих с кормом из внешней среды, образования более сложных химических соединений из более простых. Ассимиляция — это процесс образования новой живой материи.

Питательные вещества корма ассимилируются и становятся белками, жирами и углеводами, присущими данному организму, его строительными материалами и энергетическими ресурсам.

Диссимиляция (катаболизм) — процесс распада сложных органических веществ, сопровождающийся освобождением большого количества энергии. При этом образуются конечные продукты распада, которые удаляются из организма или обезвреживаются. У молодых особей преобладает ассимиляция, у старых — диссимиляция.

Для изучения обмена веществ в организме или в отдельных органах, используют самые разнообразные методы, такие как:

1. Метод балансовых опытов (балансовый) заключается в подсчете количества поступающего в организм корма и количества образующихся конечных продуктов его превращения, выделяющихся из организма. Например, определив количество азота, поступающего в организм животного с белками, можно установить баланс азота, выделяющегося с мочой, калом и потом.

2. 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.

3. Метод ангиостомии, разработанный русским ученым Е.С. Лондоном в 1916 г., основан на получении крови из глубоко лежащих сосудов при проведении различных экспериментов в течение длительного времени.

4. Метод катетеризации кровеносных сосудов.

5. Метод меченных атомов. В кровоток вводятся атомы йода — 131, азота—15, углерода—14, водорода с кормом или непосредственно в желудок и прослеживается путь их следования.

### Обмен белков и его регуляция

Особое значение для животного организма имеют белки. Белок — основа живой протоплазмы. Примерно 20 % массы тела животного приходится на белки. Основными функциями белка в обменных процессах являются пластическая и энергетическая.

Кроме того, белки участвуют:

1. В сокращении мышц;
2. В дыхании;
3. В свертывании крови;
4. В ферментативных реакциях;
5. Большинство гормонов являются белками;
6. Родопсин сетчатки глаза (обеспечивает зрение);
7. В защитных реакциях.

Синтез и распад белка идет непрерывно. В тех случаях, когда белки используются для энергетических целей, происходит их дезаминирование. При этом из аминокруппы образуется мочевины, которая удаляется из организма, а безазотистый остаток превращается в углеводы и используется на энергетические цели.

Биологическая ценность белков зависит от аминокислотного состава. В состав животных белков входят 20 аминокислот в различных сочетаниях, всего их в тканях обнаружено более 100. Молекулы белка содержат от нескольких десятков до десятков тысяч аминокислотных остатков. Из 20 исходных аминокислот может быть построено бесчисленное количество белков.

Различают:

1. Аминокислоты незаменимые, которые не синтезируются в организме;
2. Частично заменимые;
3. Заменимые, которые синтезируются из других аминокислот в организме.

К незаменимым аминокислотам относятся: валин, лейцин, изолейцин, метионин, триптофан, фенилаланин, лизин, треонин.

К частично заменимым — аргинин, гистидин, цистеин и тирозин.

К заменимым — аланин, аспарагин, глутанин, глицин, пролин, серин, аспарагиновая и глутаминовая кислоты.

В зависимости от аминокислотного состава различают полноценные и неполноценные белки. Полноценные белки являются белками животного происхождения (мясо, молоко, яйца), они содержат все незаменимые аминокислоты. В большинстве же белков растительных кормов (рожь, кукуруза, пшеница, овес) отсутствуют 1-2 незаменимые аминокислоты. Такие белки являются неполноценными.

Длительный недостаток белка в рационе вызывает значительные нарушения многих функций организма. К недостатку белка, особенно чувствителен молодняк жвачных животных, в то время как взрослые животные покрывают его, за счет микробиального белка. Поэтому при составлении рациона для сельскохозяйственных животных и птицы необходимо учитывать их потребность в аминокислотах и содержание последних в кормах.

О белковом обмене можно судить по азотистому балансу — это соотношение количества азота, поступившего в организм с кормом и выделенного из организма с молоком, калом, мочой и потом.

Усвоенный организмом азот определяется по разнице азота, поступившего с кормом и выделенного из организма с каловыми массами.

Количество распавшегося белка в организме определяют по содержанию азота в моче и поте. Принято считать, что в белке содержится примерно 16% азота. Определяя содержание азота в кормах и выделенное его количество с калом, мочой и потом, устанавливается азотистый баланс.

Различают: положительный азотистый баланс, когда в организм с белком поступает азота больше, чем его выделяется из организма. Он наблюдается у растущих животных, после болезни, у овец после стрижки, лактирующих животных. Отрицательный баланс — когда количество азота с белком поступает в организм меньше, чем выделяется. Наблюдается при голодании, болезнях, старении.

Азотистое равновесие — это когда количество азота, поступившего с белками равно количеству азота, выделенного из организма. Наблюдается у взрослых, здоровых животных.

То минимальное количество белка, которое необходимо для поддержания азотистого равновесия, называется белковым минимумом. Он составляет: для овец и свиней — 1 г/кг массы тела, лошадей — 0,7 г/кг, у рабочих лошадей — до 1 г/кг, крупного рогатого скота — 0,6–0,7, у лактирующих коров — 1–1,4 в зависимости от продуктивности. У человека — 1 г/кг массы тела.

#### 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 их в результате жизнедеятельности. 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.

#### Регуляция белкового обмена

Регулируется белковый обмен центральной нервной системой и гуморальными веществами.

В гипоталамической области промежуточного мозга находятся специальные центры, регулирующие белковый обмен. На белковый обмен оказы-

вает влияние и кора больших полушарий. Из желез внутренней секреции в регуляции участвуют щитовидная железа, надпочечники, гипофиз.

### Углеводный обмен

Углеводы в организме имеют значение энергетического материала. Их роль в энергетике организма обусловлена быстротой распада углеводов и окисления, и тем, что они быстро извлекаются из депо и могут быть использованы, когда организм нуждается в дополнительной энергии.

Кроме энергетической функции, которая является основной, углеводы выполняют другие многообразные функции, такие как:

— соединяясь с белками и липидами образуют структурные компоненты клеток и их оболочек;

— рибоза и дезоксирибоза играют важную роль в качестве составных частей ДНК и РНК и др.

Для жвачных животных основными источниками углеводов является клетчатка. В рубце у них при расщеплении клетчатки образуется глюкоза. Одна часть ее всасывается в кровь, другая — служит пищей для микробов и подвергается дальнейшему распаду с образованием летучих жирных кислот: уксусной, масляной, пропионовой. Всосавшиеся из пищеварительного тракта углеводы через воротную вену поступают в печень, где из них образуется гликоген. Здесь он депонируется и является резервным источником образования глюкозы. Остальная часть глюкозы из печени поступает в большой круг кровообращения и далее в органы и ткани как энергетический материал. Неиспользованная часть глюкозы превращается в триглицерин (в жировом депо).

Особенностью углеводного обмена у молодняка жвачных является высокое содержание глюкозы (4,6 - 5,6 ммоль/л) в крови. С возрастом концентрация постепенно снижается.

У моногастричных животных примерно 70 % переваренных углеводов корма окисляются в тканях до  $\text{CO}_2$  и воды, часть (25–27 %) превращаются в жир, и 3–5 % используются для синтеза гликогена.

В организме постоянно происходит обмен углеводов. Однако концентрация сахара в крови находится в определенных пределах: у лошадей — 3,1 - 5,0 ммоль/л, у жвачных — 2,8 - 4,8 ммоль/л, у человека — 4,5 - 5,5 ммоль/л, свиней — 3,7 - 6,8 ммоль/л.

Увеличение содержания сахара в крови называется гипергликемией, снижение глюкозы в крови - гипогликемией. Избыток сахара в крови выбрасывается с мочой — глюкозурия.

### Регуляция обмена углеводов

В регуляции постоянства концентрации сахара в крови главную роль выполняет печень. При избыточном поступлении углеводов в организм в печени происходит накопление гликогена, а при недостаточном поступлении, наоборот, гликоген, в ней распадается до глюкозы. Таким образом, поддерживается нормальное количество сахара.

Постоянство содержания глюкозы в крови, гликогена в печени регулируется нервной системой. На обмен углеводов оказывает влияние кора больших полушарий головного мозга. Доказательством этого является повышение сахара в моче у студентов после трудного экзамена. Центр углеводного обмена находится в гипоталамусе и продолговатом мозге.

Влияние гипоталамуса и коры больших полушарий на углеводный обмен осуществляется преимущественно посредством симпатической нервной системы, которая вызывает усиленную секрецию адреналина надпочечниками.

Большое значение в углеводном обмене имеют железы внутренней секреции — поджелудочная, щитовидная, надпочечники, гипофиз и др., которые под действием ЦНС регулируют ассимиляцию и диссимиляцию углеводов.

Гормон поджелудочной железы инсулин переводит глюкозу в гликоген и тем самым уменьшает количество сахара в крови.

Адреналин и гликогон увеличивают расщепление гликогена в печени, в мышцах, вследствие чего увеличивается содержание сахара в крови.

Следовательно, инсулин — это сахаропонижающий гормон, гликогон — сахароповышающий.

При снижении концентрации сахара в крови возбуждается центр углеводного обмена в гипоталамусе, который дает импульсы поджелудочной железе, и она увеличивает выработку глюкагона до тех пор, пока содержание глюкозы за счет распада гликогена не увеличится до нормального уровня.

#### Липидный обмен и его регуляция

Физиологическая роль липидов в организме заключается в том, что они входят в состав клеточных структур (пластическое значение липидов) и они используются как богатые источники энергии (энергетическое значение липидов).

Липиды составляют в среднем 10–20 % массы тела животных. В основном это триглицериды, содержащие преимущественно насыщенные и ненасыщенные жирные кислоты. У свиней при сальном откорме, у валухов или волов содержание липидов возрастает до 35–50 %, а у курдючных овец масса жира иногда превышает 50 % живой массы.

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, сердце) способствует фиксации их в полости тела и служит для защиты от механических воздействий.

К жироподобным веществам относятся фосфатиды, стерины, воски и др. вещества. Основным их представителем является ацетилхолин, которого много в нервных тканях. Синтез фосфатидов происходит из нейтральных жиров, фосфорной кислоты и азотистого основания — холина.

Комплекс липидов с белками получил название липопротеидов. Циркулирующие в крови липопротеиды являются важным резервом жира, так

как под влиянием особого фермента — липопротеиновой липазы из жира, входящего в состав липопротеидов, могут освобождаться жирные кислоты.

Стерины представляют собой сложные соединения. К ним относятся гормоны коркового слоя надпочечников, мужские и женские половые гормоны, соли желчных кислот, холестерин и витамин Д.

Жиры в желудочно-кишечном тракте превращаются в глицерин и жирные кислоты. Глицерин, растворяясь в воде, всасывается. Жирные кислоты, соединяясь с желчными кислотами, всасываются, а, соединяясь с глицерином, образуют нейтральный жир — триглицерид.

Прежде чем попасть в кровь или лимфоидный сосуд, этот жир приобретает белковую оболочку и образует хиломикроны разновидность липопротеидов. Хиломикроны попадают в лимфатическое русло, а затем в легкие. В легких имеются особые клетки — гистиоциты, способные захватывать жир. Следовательно, легкие предохраняют артериальную кровь от избыточного поступления жира. В легких жир не только задерживается, но и расщепляется, происходит окисление освободившихся жирных кислот. При этом освободившееся тепло согревает поступивший в легкие холодный воздух.

Неиспользованные жиры откладываются в жировых депо, которыми являются подкожная клетчатка, сальник, брыжейка и др.

Источником жира могут быть углеводы. У крупного рогатого скота источником жира являются ЛЖК.

У молодых (новорожденных) животных бурый жир, выполняет функцию поддержания температурного гомеостаза.

Поскольку основную часть рациона сельскохозяйственных животных составляют целлюлоза и белки, то источником жира в организме, помимо липидов, служат углеводы и белки. Например, из 100 кг крахмала может образоваться 41 кг жира, из такого же количества белка — 51 кг жира. Но жиры корма нельзя целиком заменить углеводами и белками, так как незаменимые жирные кислоты в организме не синтезируются и должны обязательно поступать с кормом.

#### Регуляция липидного обмена

Обмен липидов, так же как и других веществ, регулируется центральной нервной системой. Центр липидного обмена находится в промежуточном мозге. Регуляция осуществляется как через симпатическую и парасимпатическую систему, так и через железы внутренней секреции. Симпатическая нервная система способствует мобилизации жира. При ее возбуждении возможна убыль жира из жировой ткани и наоборот, слабая возбудимость симпатической нервной системы способствует понижению расщепления жира и приводит к ожирению.

К железам внутренней секреции, через которые нервная система влияет на обмен, относят гипофиз, щитовидную, поджелудочную, половые железы и др.

### Водно-солевой обмен

Обмен воды и минеральных веществ тесно связаны между собой. Они не являются энергетическими веществами, но выполняют ряд важных функций. Вода входит в состав каждой клетки живого организма. В теле взрослых животных до 60 % воды, у молодых животных ее больше. В тканях головного мозга ее 70–80 %, в костях — 22 %. Основным депо воды в теле животных являются мышцы (около 50 %), а также печень, почки и другие внутренние органы.

Значение воды:

1. Участвует в растворении и всасывании питательных веществ.
2. Является средой для химических реакций.
3. Участвует в терморегуляции, осмосе и входит в состав клетки.

В организме не содержится химически чистой воды. Различают 3 вида воды в организме:

Свободную - она является растворителем органических и неорганических соединений.

Связанную - входящую в состав коллоидов.

Внутримолекулярную воду, входящую в состав молекул белков, жиров и углеводов.

Потребность в воде у разных животных неодинакова и зависит от многих факторов, в том числе от кормления.

При концентратном кормлении на 1 кг корма в условиях нормальной температуры коровы потребляют 4–6 л воды; лошади и овцы — 2–3 л; свиньи — 7–8 л.

Вода, поступившая с кормом, всасывается в желудочно-кишечном тракте и через воротную вену поступает в печень, а затем в общий круг кровообращения. Из капилляров она переходит в ткани, которые выделяют воду обратно в кровеносную систему.

Из организма вода выводится с мочой, калом, через легкие и кожу.

### Минеральный обмен

Все важнейшие физико-химические процессы в организме происходят при участии минеральных веществ. При полном лишении животных минеральных веществ, т. е. при минеральном голодании, несмотря на поступление в организм всех питательных веществ и воды, наблюдается потеря аппетита, отказ от еды, исхудание и гибель.

Необходимость постоянного поступления минеральных веществ объясняется тем, что организм постоянно теряет их некоторое количество с мочой, потом и калом.

В сравнительно больших количествах в организме содержится макроэлементы: кальций, фосфор, калий, сера, натрий, хлор и относительно небольших магний, йод. В минимальных количествах микроэлементы: железо, медь, марганец, бром, цинк, алюминий и др.

В организме животных имеются все известные химические элементы и их изотопы.

Недостаток тех или других минеральных веществ вызывает нарушение физиологических процессов, что ведет к задержке роста и развития молодняка, снижению продуктивности, возникновению различных заболеваний (рахит, остеомалация, остеопороз, сухотка и др.). Нередко эти болезни заканчиваются гибелью животных.

#### Роль отдельных минеральных веществ

**Натрий** Физиологическое значение натрия заключается в том, что его количество определяет величину осмотического давления. Так, около 90 % величины осмотического давления плазмы крови зависит от наличия в ней NaCl. Ионы натрия находятся в составе важнейших буферных систем. Выделяясь со слюной NaCl обеспечивает нормальное рН преджелудков жвачных. Потеря NaCl плохо отражается на состоянии организма, снижается его работоспособность.

**Калий** участвует в поддержании рН внутри эритроцитов и других клеток. Вместе с ионами Na они усиливают способность тканевых коллоидов к набуханию, влияют на процессы нервной деятельности, состояние мышечной системы, работу сердца, на сосуды печени и другие органы.

**Кальций** — 97–99% его находится в составе скелета в виде фосфорнокислых и углекислых соединений. Он обнаруживается в составе всех тканей и в крови животных, причем значительная его часть связана с комплексами, а также в составе молока в виде растворенных в воде солей казеина — казеинатов. Ионы кальция понижают возбудимость нервной системы, уменьшают способность тканевых коллоидов связывать воду, понижают клеточную проницаемость, возбуждают деятельность сердца, участвуют в процессах свертывания крови, активизируют многие ферменты.

**Фосфор** является наиболее распространенным элементом в органическом жире. Основная масса фосфора содержится в костной ткани. Много фосфора и в нервной ткани. В виде солей фосфорной кислоты он входит в состав белка, липидов, углеводов и многих продуктов обмена. Фосфорная кислота входит в состав многих коферментов. Для течения нормальных процессов в организме необходимо определенное соотношение Ca и P 1,5–2:1.

**Магний** является важнейшим активатором окислительного фосфорилирования. Часть его связана с белками, но большая часть входит в состав костей в виде нерастворимых соединений. Магний является внутриклеточным катионом, необходимым при мышечном сокращении для осуществления ряда ферментативных процессов. Ионы магния активизируют фосфатазу, пептидазы и другие ферменты.

**Хлор** находится в организме в виде хлоридов натрия, калия, кальция и других соединений. Но больше всего соединений с натрием. Физиологическое значение хлоридов в организме заключается в том, что они играют большую роль в поддержке осмотического давления и образования HCl желудочного сока.

**Сера** у животных и растений встречается в составе серосодержащих аминокислот (цистин, цистеин, метионин, тиамин и др.). В организме сера

окисляется до серной кислоты, которая связывает ядовитые вещества, образующиеся в кишечнике (индол, скатол, фенол и др.). Она идет на образование рогов, влияет на рост шерсти.

### Микроэлементы

Железо входит в состав гемоглобина в виде двухвалентного катиона. Обычно в организм железо вводится с кормом в виде 3-валентного. Благодаря HCl желудочного сока, поступающие в организм нерастворимые соединения железа превращаются в растворимые 2-валентные катионы и всасываются в тонком кишечнике. В организме животных железо используется для синтеза миоглобина, входит в состав каталазы, цитохромов. Очень малый запас железа у поросят, поэтому им при рождении вводят железосодержащие препараты, а у морских свинок потомство рождается без запасов железа.

Йод входит в состав гормонов щитовидной железы тироксина и др. Содержание йода в организме зависит от его содержания в окружающей среде. Мало йода в Белоруссии, Закарпатье и других районах страны. По этой причине в поваренную соль добавляют йод, отчего она приобретает темный оттенок.

Медь содержится во всех тканях у животных. В значительном количестве она депонируется в печени и селезенке. Медь входит в состав простейших групп ряда ферментов оксидаз и унтохроматоксида, играющих большую роль в тканевом дыхании, активизирует гормон передней доли гипофиза, влияет на процессы размножения животных, участвует в синтезе пигмента меланина. Недостаток этого элемента в кормах вызывает нарушение процессов, функций нервно-мышечной и кровеносной систем, снижением продуктивности.

При недостатке меди у крупного рогатого скота возникает болезнь — лизуха. Это заболевание встречается в районах Белоруссии. Очень часто от недостатка меди страдают овцы, особенно ягнята. У них возникает заболевание энзоотическая атония.

Кобальт. Недостаток кобальта в организме приводит к развитию акобальтоза, или же сухотки. Болезнь характеризуется нарушением синтеза витамина B<sub>12</sub>, что вызывает злокачественную анемию. Кобальт активизирует обмен белков и углеводов, стимулирует процессы кроветворения и костную фосфатазу.

Марганец играет роль активатора многих окислительных процессов, входит в состав аргиназы, эколозы, карбоксилазы и др. ферментов. Ионы марганца принимают участие во многих реакциях промежуточного обмена, стимулируют распад белков, углеводов, активность дипептидазы и аргиназы. Он необходим для процессов костеобразования, активизирует костную и щелочную фосфатазу сыворотки крови, способствует отложению Ca<sub>3</sub>(PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub> в костях.

Цинк входит в состав тканей млекопитающих. Больше всего его содержится в гемоглобине.

Фтор входит в состав зубной эмали и костной ткани. В местностях, где в воде очень мало фтора, как у животных, так и у человека, наблюдается заболевание зубов, так называемый кариес, а где много фтора — возникает пятнистая эмаль. При этом возникает заболевание флюороз.

Стронций и цезий являются составными частями скелета человека и животных. При избытке стронция возникает рахит, похожий на гиповитаминоз Д, но не излечивается введением витаминов.

Селен. Имеет большое значение для организма. При недостатке селена у животных возникает беломышечная болезнь, вызывая мышечную дистрофию у телят и ягнят. Введение селена увеличивает остроту зрения. По своему действию на организм селен близок к витамину Е.

#### Регуляция водно-солевого обмена

Солевой обмен теснейшим образом связан с водным обменом. Выражением потребностей в солях является так называемый солевой аппетит. Он проявляется у животных в том, что они охотно поедает большое количество солей или наоборот, отказываются от пищи при избытке солей.

Большое значение в регуляции водно-солевого обмена имеют гормоны задней доли гипофиза — вазопрессин и гормоны коры надпочечников — минералокортикоиды. Здесь находятся специальные осморцепторные нервные клетки, чувствительные к изменению концентрации электролитов. Возбуждение этих клеток вызывает рефлекторные реакции, в результате чего восстанавливается постоянство осмотического давления крови. Также водно-солевой обмен регулируется корой больших полушарий. Это доказывается тем, что у животных очень легко выработать условный рефлекс на потребление воды или минеральных солей.

#### Роль печени в обмене веществ

Печень играет огромную роль в пищеварении и обмене веществ. Все вещества, всасывающиеся в кровь, обязательно поступают в печень и подвергаются метаболическим превращениям. В печени синтезируются различные органические вещества: белки, гликоген, жиры, фосфатиды и другие соединения. 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.

Печени принадлежит существенная роль в обмене белков. Из аминокислот, поступающих с кровью, в печени синтезируются альбумины, глобулины, 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 мочевину или идет на образование амидов кислот, в печени происходит распад нуклеиновых кислот, окисление пуриновых оснований и образование конеч-

ного продукта их обмена — мочевой кислоты. Вещества (индол, скатол, крезол, фенол), поступающие из толстого отдела кишечника, соединяясь с серной и глюкуроновой кислотами, превращаются в эфирно-серные кислоты.

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.

В печени происходит важнейшее превращение жирных кислот, из которых синтезируются жиры, свойственные для данного вида животного.

Печень принимает участие в обмене жирорастворимых витаминов, является главным депо ретинола и его провитамина — каротина. Она способна синтезировать цианокобаламин.

Печень может задерживать в себе излишнюю воду и тем самым не допускать разжижения крови: она содержит запас минеральных солей и витаминов, участвует в пигментном обмене.

Печень выполняет барьерную функцию. Если в нее с кровью заносятся какие-либо болезнетворные микробы, то они подвергаются обеззараживанию ею. Кроме того, печень способна переводить свинец, ртуть, мышьяк и другие ядовитые вещества — в неядовитые.

Печень является основным углеводным депо организма и регулирует постоянство глюкозы в крови. Она содержит запасы минеральных веществ и витаминов. Является депо крови, в ней образуется желчь, необходимая для пищеварения.

#### Обмен энергии и теплообмен

Живой организм представляет собой систему, в которую непрерывно поступает энергия из окружающей среды и из которой выделяется такое же ее количество. Изменения соотношения между величинами продукции и отдачи тепла за определенный промежуток времени ведет к колебаниям температуры. Однако многие животные способны поддерживать постоянную температуру тела. В организм животных поступает энергия, содержащаяся в питательных веществах корма. Эта энергия должна обеспечивать расходы на поддержание жизни и синтез определенной продукции (молока, яиц, шерсти, отложений белка и жира в теле).

Наибольшее постоянство температуры присуще крови, мозгу, сердцу и печени, тогда как температура кожи может меняться более значительно под действием внешних факторов среды и физиологических функций организма. Благодаря этому в организме устанавливается динамическое равновесие.

Энергия в организме образуется благодаря окислению белков, жиров и углеводов.

В накоплении энергии важную роль играют макроэргические соединения, в химических связях которых сосредоточено большое количество энергии. К таким соединениям относятся АТФ, АДФ, креатинфосфат и др. В них аккумулируется энергия белков, жиров и углеводов. Больше всего тепла образуется в мышцах, а также в печени, почках, железах и легких. Значительно

повышает теплопродукцию низкая температура воздуха, мышечная работа. Высокая температура, состояние покоя, кастрация животных, подкожный жировой слой и густой волосяной покров снижают образование тепла.

### Методы изучения обмена энергии

Энергия, поступившая в организм животного с кормом, частично расходуется на обеспечение его жизнедеятельности. При избыточном поступлении энергии в организм происходит его накопление, а при недостатке или больших энергетических затратах идет расщепление жира с выделением большого количества энергии. При изучении обмена энергии у животных необходимо знать, сколько ее поступило, сколько использовано и выделено из организма во внешнюю среду.

Поскольку основным поставщиком энергии являются корма, то необходимо определять ее количество в принимаемых с рационом кормах.

Калорийность питательных веществ рациона определяют в специальном приборе — калориметрической бомбе — замкнутой камере, погруженной в водяную баню, где пробы сжигаются в атмосфере чистого кислорода. Следует однако иметь в виду, что физическая (при сжигании в бомбе) и физиологическая тепловая ценность питательных веществ неодинакова (табл. 2). В организме калорийность пищевых веществ несколько снижается вследствие потери при всасывании. Белки в организме окисляются не полностью; аминокруппы отщепляются от молекул белка и выводятся с мочой в виде мочевины, содержащей определенный запас энергии.

### Калорийность питательных веществ корма

Таблица 2

Питательные вещества	Сжигание вне организма		Сжигание в организме	
	ккал/г	кДж/г	ккал/г	кДж/г
Углеводы	4,1	17,2	4,1	17,2
Белки	5,4	22,6	4,1	17,2
Жиры	9,3	38,9	9,3	38,9

В процессе обмена веществ в организме происходит обмен газов. Жизненные проявления организма обуславливаются постоянным и значительным обменом вдыхаемых и выдыхаемых газов ( $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ ). Поэтому освобождение и расходование энергии могут быть измерены непосредственно калориметрически или косвенным методом газового обмена.

Для проведения непрямой калориметрии используют специальные герметические респираторные камеры, а также применяют масочный метод. Принцип масочного метода основан на том, что потребление единицы объе-

ма кислорода или выделение единицы объема двуокиси углерода соответствует образованию определенного количества тепла, что называют калорическим коэффициентом кислорода или двуокиси углерода.

Различают прямую и непрямую (косвенную) калориметрию. Прямая — основана на учете всего количества тепла, выделяемого животными за определенное время (обычно за сутки), в специальном приборе — калориметре. Последний представляет собой камеру, термически изолированную от внешней среды, через радиаторы которой течет вода с постоянной скоростью. Потери тепла животным регистрируются по нагреванию воды и воздуха, проходящих через камеру. По разнице температуры воды вычисляют количество освобожденного тепла (Дж).

Наиболее широко используется на практике непрямая калориметрия, так как она технически более проста. Принцип этого основан на определении термических затрат организма по его газообмену.

Обмен веществ можно определить по дыхательному коэффициенту (ДК). Дыхательный коэффициент — объемное соотношение выделенного углекислого газа к поглощенному кислороду за тот же промежуток времени.

$$\text{ДК} = \frac{V_{\text{CO}_2}}{V_{\text{O}_2}}$$

При смешанном кормлении величина дыхательного коэффициента колеблется от 0,7 до 1. Иногда он бывает и выше единицы, если в организме происходит превращение углеводов в жиры. При голодании дыхательный коэффициент снижается до 0,7 и ниже.

У моногастрических животных основными поставщиками обменной и чистой энергии является глюкоза и жирные кислоты, у жвачных — ЛЖК. Поскольку чистая энергия равных ЛЖК различна, общий энергетический приход зависит от состава рациона, соотношения ЛЖК и энергетической ценности каждой из них.

Основной обмен — минимальное количество энергии, необходимое для поддержания жизнедеятельности организма в состоянии полного покоя при исключении всех внутренних и внешних влияний, которые могли бы повысить уровень обменных процессов. Основной обмен определяют у моногастрических животных утром натощак (через 12–14 часов после последнего приема корма), желателно в положении лежа или полном расслаблении мышц, в условиях температурного комфорта (18–25°C). Выражается основной обмен количеством энергии, выделенной организмом (кДж/кг/сутки).

Величина основного обмена зависит от возраста, пола, физиологического состояния животных.

Особенно резко теплопродукция усиливается (от 10 до 30 %) в первые часы после приема корма. Этот прирост тепла после кормления по отношению к уровню обмена был назван специфически динамическим действием (СПД) корма.

Энергию, затраченную организмом животного для образования различных видов продукции, называют продуктивным обменом.

Обмен энергии в организме тесно связан с обменом веществ. Эта взаимосвязь регулируется ЦНС. Ведущая роль в регуляции принадлежит коре больших полушарий. Большое значение в регуляции обмена энергии имеют рефлексы, возникающие при раздражении рецепторов. Также важную роль играют гипоталамус и гормоны гипофиза, щитовидной железы, поджелудочной железы и надпочечников.

### Теплообмен и его регуляция

По температуре тела животных делят на хладнокровных (пойкилотермных) с непостоянной температурой и теплокровных (гомойотермных) с постоянной температурой тела (от 36 до 42°C). Домашние животные, дикие млекопитающие, птицы и человек относятся к теплокровным.

Температура тела у сельскохозяйственных животных и человека поддерживается на относительно постоянном уровне не смотря на колебания температуры внешней среды. Это постоянство называется изотермией.

Изотермия свойственна только теплокровным. Температура тела не одинакова у разных животных:

- лошади — 37,5–38,5°C;
- крупный рогатый скот — 37,5–39,5°C;
- овцы, козы — 38,–40,0°C;
- собаки — 37,5–39,0°C.

Температура органов и тканей, как и всего организма в целом, зависит от интенсивности образования тепла и величины теплопотери.

Теплообразование происходит постоянно, его важнейшим источником являются окислительные процессы.

Небольшое количество тепла может поступать с подогретым кормом, водой, солнечной радиацией. Основой теплопродукции является прием полноценного, сбалансированного корма. В покое органы вносят в образование тепла следующий вклад: мышцы — 25 %, сердце — 11, печень — 20, головной мозг — 13, почки — 7, кожа — 5 и остальные органы — 19 %. Во время работы теплопродукция мышц составляет примерно 70 %.

Постоянство температуры тела у животных сохраняется только при условии равенства теплообразования и теплопотери.

Терморегуляцию различают химическую и физическую.

Химическая терморегуляция осуществляется путем усиления или ослабления образования тепла организмом, т. е. при ослаблении или усилении обмена веществ. Физическая терморегуляция осуществляется путем изменения отдачи тепла телом.

### Регуляция температуры тела

Температура крови воспринимается температурными рецепторами сосудов или непосредственно центральными рецепторами гипоталамической области. Клетки переднего отдела гипоталамуса, воспринимающие повыше-

ние температуры крови, образуют центр теплоотдачи; клетки заднего отдела гипоталамуса, воспринимающие снижение температуры крови — центр теплопродукции. Гипоталамус поэтому называют термостатом организма.

Кожная температурная чувствительность обеспечивается температурными рецепторами, расположенными непосредственно в коже, а также в кожных и подкожных сосудах. Афферентная сигнализация от холодových кожных температурных рецепторов усиливает тонус центра теплопродукции, тогда как возбуждение тепловых рецепторов активизирует центр теплоотдачи. Степень возбуждения гипоталамических центров теплорегуляции определяет интенсивность центров теплопродукции и теплоотдачи. Если эти процессы приблизительно одинаковы, температура крови поддерживается на оптимальном уровне.

Регуляция теплорегуляции и теплоотдачи обеспечивается гипоталамическими центрами непосредственно или через железы внутренней секреции. Гормоны адреналин и тироксин стимулируют теплопродукцию. В регуляции теплообмена участвуют и другие нервные центры — сосудодвигательный, дыхательный, двигательные спинного мозга.

Теплопотери происходят следующим путем:

1. Теплоизлучение — излучение с поверхности кожи и глубоколежащих органов и тканей длинноволновых невидимых инфракрасных лучей.

2. Теплопроводение осуществляется путем прямого обмена теплом между 2 объектами с разной температурой (соприкосновение животных с холодным полом, стенами, ограждающими конструкциями).

3. Конвекция — передача тепла воздуху, который окружает животное, создавая воздушную оболочку возле него.

4. Испарение — это превращение пота в газообразное состояние. Тепло берется с поверхности кожи. Некоторая часть тепла удаляется с выделяемым воздухом.

В поддержание постоянной температуры тела огромная роль принадлежит коре больших полушарий головного мозга. Теплорегуляция может иметь условно-рефлекторный характер под влиянием условных рефлексов, которые легко вырабатываются на температурные факторы.

**Контрольные вопросы:** 1. Обмен веществ, биологическое значение и методы его изучения. 2. Обмен белков и его регуляция. 3. Углеводный обмен и его регуляция. 4. Жировой обмен и его регуляция. 5. Водно-солевой обмен и его регуляция. 6. Энергетический обмен и его методы исследования. 7. Дыхательный коэффициент и его значение. 8. Теплообмен и регуляция постоянства температуры тела.

## Глава 7. Выделение

Выделение - это освобождение организма от конечных продуктов обмена, чужеродных веществ, избытка воды, солей и органических соединений, поступающих с пищей или образующихся в ходе метаболизма.

Выделение этих соединений, называемых конечными продуктами выделения, является последним этапом обмена веществ организма с окружающей средой.

В процессе обмена веществ в организме образуется ряд таких химических продуктов, которые для организма являются при известной концентрации вредными. Организм прибегает при этом или к обезвреживанию этих продуктов, или же к их выведению наружу. Кроме этого в кровь поступают и накапливаются вещества, нормально не вредных для организма (вода, соли), но при их избытке изменяется состав крови, ее осмотическое и онкотическое давление, что ведет к нарушению функций организма.

Расстройство процессов выделения ведет к гораздо более быстрой гибели высших животных и человека, чем голодание. Человек при полном голодании, но достатке воды погибает через 55-65 дней, а при полном прекращении выделительной функции почек приводит к гибели за 4-7 суток.

Органы выделения участвуют в регуляции: гомеостаза - относительно постоянства внутренней среды организма; осмотического давления крови и тканевой жидкости; кислотно-щелочного равновесия; регулируют выделение конечных продуктов азотистого обмена и чужеродных веществ; экскреции избытка органических веществ, поступивших с пищей или образовавшихся в ходе обмена; регулируют обмен белков, липидов и углеводов; артериальное давление; участвуют в регуляции гемопоеза; регулируют секрецию ферментов и физиологически активных веществ, принимают участие в терморегуляции.

К органам выделения относятся почки, легкие, печень, желудочно-кишечный тракт, кожа. Через легкие удаляются углекислый газ, вода, аммиак, ацетон, алкоголь.

Печень и желудочно-кишечный тракт удаляют из крови гормоны (тироксин, фолликулин), продукты обмена гемоглобина, азотистого метаболизма, соли, лекарственные вещества, воду и др.

Через кожу выделяются вода, соли, мочевины.

Особое место среди органов выделения занимают сальные и молочные железы. Выделяемые ими продукты кожное сало и молоко не являются конечными продуктами обмена веществ, но имеют определенное физиологическое значение: молоко - продукт питания, а кожное сало для смазывания кожи.

Основным органом выделения являются почки.

Между органами выделения (почки, легкие, печень, желудочно-кишечный тракт, кожа) имеются функциональные и регуляторные взаимосвязи и поэтому они могут быть объединены понятием "выделительная система организма".

## Образование мочи

В настоящее время является общепризнанной теорией мочеобразования Собьеранского, Кешни, Ричардса - фильтрационно-реабсорбционная. Мочеобразование протекает в две фазы: фильтрационная и реабсорбционная.

### Первая фаза мочеобразования

В эту фазу из плазмы крови, протекающей по мальпигиеву клубочку, отфильтровывается вода со всеми растворенными в ней веществами. Процессу фильтрации способствует высокое давление крови в мальпигиевых клубочках. Эндотелий капилляров и прикрывающая их капсула служат полупроницаемой мембраной функционирующей как фильтр - пропускает одни вещества и задерживает другие. Через поры из мальпигиевых клубочков не проходят вещества, молекулярная масса которых больше 70000. В здоровой почке через поры капсулы проникает в каналы 1% альбумина, а при гемолизе крови в клубочках - до 5% гемоглобина.

Препятствует фильтрации онкотическое давление крови и величина давления жидкости, находящейся в полости капсулы. В моче здоровых животных могут обнаруживаться и некоторые низкомолекулярные белки.

Фильтрация происходит до тех пор пока капиллярное давление крови в клубочках будет больше онкотического давления крови и давления мочи в капсуле  $70 \text{ мм} - (30+20) = 20$ . Снижение кровяного давления в почечной артерии или повышение его внутри капсулы прекращает фильтрацию. Первичная моча отличается от плазмы крови только отсутствием белков. Элементы почечной ткани активного участия в фильтрации не принимают. Для фильтрации, используется энергия, сообщаемая крови сердцем.

В обычных условиях у человека образуется за сутки 150-180 л первичной мочи, у коров 900-1800 л, а выделяется у человека только 1-1,5 л, у коров - 6-20 л мочи. Образующийся в клубочках, в результате фильтрации безбелковый ультрафильтрат плазмы проходит по системе почечных канальцев, изменяется и превращается в конечную мочу. Анализ первичной мочи, плазмы крови и конечной мочи показал, что первичная моча образуется в очень больших количествах, что связано с обильным кровоснабжением. У коров за сутки проходит через почки около 18000 л крови, из каждой 6-10 л крови образуется примерно 1 л фильтрата.

Почки имеют большую площадь фильтрационной поверхности (40-50 м<sup>2</sup>).

### Вторая фаза мочеобразования

В проксимальном отделе нефрона происходит полная реабсорбция глюкозы, аминокислот, витаминов, белков, микроэлементов, около 80% натрия, хлоридов и воды (рис. 5).

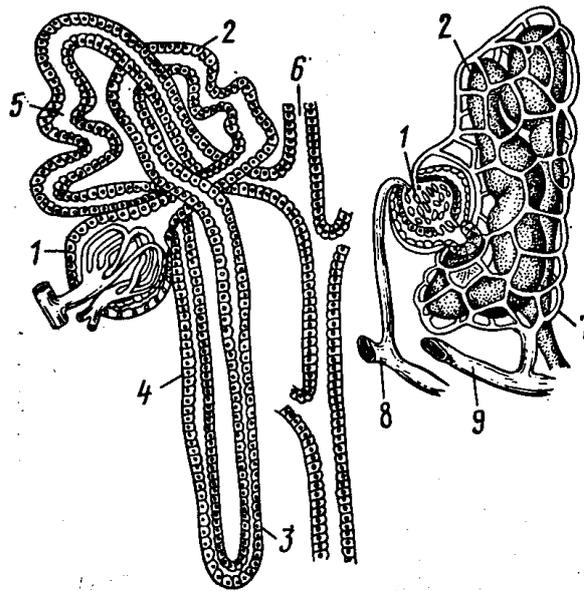


Рис. 5. Схема строения нефрона и внутреннего слоя почки:  
 1- сосудистый клубочек; 2- проксимальный извитой каналец; 3- нисходящая  
 и 4- восходящая части петли Генле; 5- дистальный извитой каналец;  
 6- собирательный каналец; 7- капилляры; 8- артерии; 9- вена.

Реабсорбция происходит при затратах большого количества энергии.

Вещества, которые находятся в первичной моче, не в одинаковой мере подвергаются обратному всасыванию. Наиболее полно происходит реабсорбция низкомолекулярных белков, глюкозы и аминокислот. В норме в конечной моче их нет (высокий порог выведения).

Некоторые вещества - мочевины, сульфаты, а также все чужеродные организму вещества (в т.ч. и лекарственные) переходят из крови в фильтрат, как бы мало их не содержалось в крови. Их обратное всасывание происходит в очень малой степени, поэтому они всегда содержатся в моче в большей концентрации, чем в плазме. Эти вещества получили название веществ с низким порогом выведения (или беспороговые). Кровь от таких веществ освобождается на 90%.

Регулирует осмотическое давление первичной мочи и крови так называемая "поворотно-противоточная система".

Эпителий нисходящего колена петли Генле пропускает воду, но не проходят ионы натрия,  $6/7$  всасывается воды до начала петли Генле, а  $1/7$  поступает в нисходящую часть петли.

Эпителий восходящего отдела петли Генле реабсорбирует ионы натрия и не пропускает воду из просвета канальцев в тканевую жидкость.

В извитых канальцах второго порядка идет дальнейшее всасывание ионов натрия, калия, воды и др. веществ. Однако всасывание натрия и калия зависит от их концентрации в крови. Реабсорбция натрия в проксимальном отделе прекращается, когда его концентрация в первичной моче падает до  $1/2$

концентрации в плазме. В дистальном отделе он может всасываться почти полностью, до 0,01% натрия в моче.

После реабсорбции процесс мочеобразования не окончен. В канальцах происходит процесс секреции, синтеза и экскреции. Благодаря активной секреции выделяется большая часть введенных в организм лекарственных веществ, красок. В канальцах происходят процессы синтеза гиалуровой кислоты из гликокола и бензойной кислоты. При экскреции из крови удаляются продукты белкового обмена: мочевины, креатин, аммиак, мочевая кислота.

Таким образом, моча образуется в результате фильтрации, реабсорбции, секреции, синтеза и экскреции. Все эти процессы обеспечивают не только выделение продуктов обмена веществ, но и направлены на сохранение относительного постоянства внутренней среды организма - гомеостаза.

### Регуляция мочеобразования

Процесс мочеобразования регулируется весьма сложным нейрогуморальным механизмом. Многочисленные исследования показали, что центр мочеобразования находится в продолговатом мозгу на дне четвертого желудочка. Центр водного обмена расположен в промежуточном мозге, который управляет центром мочеобразования. Укол в дно четвертого желудочка и, особенно в серый бугор промежуточного мозга вызывает усиленный диурез.

При раздражении ветвей блуждающего нерва отмечается усиление выделения воды и задерживает выделение органических веществ.

Раздражение симпатических нервов уменьшает выделение воды и повышает выделение хлористого натрия. Вопрос о механизме влияния автономной нервной системы не доказан. Одни авторы считают, что автономная нервная система влияет на просвет кровеносных сосудов почки, что изменяет кровяное давление, а другие - нервная система влияет на деятельность почек, изменяя проницаемость почечного эпителия.

Нанесение сильного болевого раздражения животному задерживает мочеобразование, что указывает на нервное влияние в регуляции мочеобразования. Однако необходимо отметить, что пересаженная почка на шею (денервированная почка) продолжает нормально функционировать и отвечать на болевые раздражения.

В опытах на собаках В.М.Бехтерев показал, что раздражение одних точек коры больших полушарий вызывает увеличение мочеобразования, других - уменьшение. Если людям в гипнотическом состоянии внушить питье воды, то у них увеличивается мочеобразование.

К.М. Быков и его сотрудники доказали участие коры головного мозга в регуляции мочеобразования путем выработки условных рефлексов. Собакам в одной и той же комнате вводили в прямую кишку воду, что вызывало у них усиленный диурез. Если такой опыт проводить с условным раздражителем (метроном, лампочка, свисток), то через несколько сочетаний один только условный раздражитель, увеличивал мочеобразование. Условный рефлекс

можно выработать и на торможение мочеобразования, сочетание болевое раздражение с условным.

Однако условно-рефлекторную анурию можно получить и при денервации почки. Из этого следует, что регуляция корой больших полушарий почечной деятельности может идти двумя путями:

1) прямой, когда нервные импульсы от коры мозга доходят до самой почки и изменяют ее деятельность;

2) нейрогуморальный, когда импульсы от коры больших полушарий передаются на гипофиз, где изменяется секреция вазопрессина, который через кровь поступает в почку, изменяя ее работу. В пользу последнего свидетельствуют факты с денервацией гипофиза. При этом накладывают на ножку гипофиза полукольца - денервированная почка не отвечает на болевое раздражение.

#### Гуморальная регуляция почечной деятельности

Наряду с нервной регуляцией функции почек принимает участие и гуморальная система. Гормон задней доли гипофиза вазопрессин (антидиуретический, АДГ) стимулирует активную реабсорбцию воды и угнетает реабсорбцию натрия и хлора. При усиленном выделении этого гормона уменьшается мочеобразование и, наоборот, при недостатке АДГ- мочеобразование возрастает.

При патологии у человека вследствие задержки выработки гормона выделяется до 25 л мочи в сутки, при норме 1,0-1,2 л.

Образование и выделение антидиуретического гормона происходит рефлекторно. Импульсы поступают как от центра мочеобразования (продолговатый мозг, кора больших полушарий) так и от хеморецепторы кровеносных сосудов, которые раздражаются повышенным содержанием солей и продуктами азотистого обмена.

Гормоны коры надпочечников поддерживают определенный уровень фильтрации. Альдостерон угнетает реабсорбцию воды, стимулирует реабсорбцию натрия и понижает обратное всасывание калия. Кортикоиды обеспечивают постоянство ионного состава плазмы.

Адреналин - гормон мозгового вещества надпочечников в малых дозах суживает капилляры мальпигиевого клубочка, в результате чего фильтрация увеличивается. Адреналин в больших дозах приносящий сосуд суживает, кровоснабжение нефрона уменьшается, процесс фильтрации снижается.

Паратгормон увеличивает реабсорбцию кальция, способствует выделению кальция из костной ткани, содержания кальция в плазме крови повышается. Под влиянием паратгормона резко усиливается выведение фосфатов с мочой.

Гормоны щитовидной железы изменяют обмен веществ в организме и уменьшают реабсорбцию воды.

Ренин вырабатывается в юкстагломерулярных комплексах, повышает кровяное давление в почках и увеличивает фильтрацию.

### Выведение мочи

Почки образуют мочу непрерывно, однако выделяется она периодически. Образовавшаяся моча по собирательным канальцам поступает в почечную лоханку. При наполнении лоханки она сокращается и моча переходит в мочеточники, откуда в мочевой пузырь. Мочевой пузырь состоит из трех слоев гладкой мускулатуры мышц: наружный и внутренний продольный; средний слой из кольцевых мышц, расположен между продольными.

В месте выхода мочеиспускательного канала имеется внутренний сфинктер мочевого пузыря. По ходу мочеиспускательного канала имеется наружный сфинктер. Мускулатура сфинктеров находится в тонусе (сфинктеры закрыты), что препятствует постоянному выходу мочи из пузыря.

Объем мочевого пузыря, при его наполнении, может увеличиваться в несколько раз без значительного повышения давления - пластический тонус.

По мере наполнения пузыря давление в нем в начале не меняется, а затем резко увеличивается - возникает позыв к мочеиспусканию. Это связано с тем, что в мочевом пузыре раздражаются рецепторы, которые возбуждаются и сигналы передаются в центр мочеиспускания, который расположен в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга. Этот центр находится под контролем продолговатого, среднего мозга и больших полушарий, о чем свидетельствуют данные о произвольном мочеиспускании.

Процесс мочеиспускания это сложный рефлекторный акт, заключающийся в одновременном сокращении мышц мочевого пузыря и расслабления сфинктеров.

Симпатические нервы усиливают перистальтику мочеточников, но тормозят сокращение мочевого пузыря - создают условия наполнения мочевого пузыря. Парасимпатические нервы стимулируют сокращение мышц мочевого пузыря и расслаблению сфинктеров, происходит опорожнение мочевого пузыря.

Образование мочи зависит от количества принятой жидкости с кормом, или питьем, от потоотделения. Крупный рогатый скот потеет мало - мочи выделяется много (табл. 3). От скармливаемого рациона. При белковом питании процесс мочеобразования усиливается. Процесс образования мочи зависит от времени года, погоды, температуры окружающей среды, влажности воздуха, заболевании животного т.е. от обмена веществ. Днем мочи образуется больше, чем ночью. При усиленной мышечной работе процесс мочеобразования уменьшается.

В моче содержится около 4% сухого вещества и 96% воды.

В моче имеются продукты белкового обмена: мочевины - 90% от общего количества азота мочи, а также мочевая кислота, аммиак, креатин, гиалуроновая кислота. Продукты гниения белка (индол, скатол, крезол, фенол), пигменты (уробилин, урохром и др.). Неорганические вещества: соли натрия, калия, серноокислые, фосфорнокислые и др.

## Величина диуреза у животных

Таблица 3

Вид животного	Количество мочи, за сутки, л	Частота мочеиспускания (раз)
Лошадь	5-10	5-7
Бык	6-20	10-12
Свинья	2-5	5-8
Собака	0,5-2	3-4
Кошка	0,05-0,2	3-4

При исследовании мочи определяют ее физические свойства: количество выделяемой мочи за сутки, цвет, прозрачность, консистенцию, запах и плотность.

У жвачных моча бывает от светло-желтого до светло-коричневого цвета, у лошадей - от бледно-до буро-желтого, у свиней и у собак - светло-желтого цвета.

При патологии цвет мочи меняется: при сахарном диабете - бесцветная, при гематурии, гемоглобинурии, миоглобинурии - от темно-коричневого до кроваво-красного, при увеличении количества желчных пигментов - от желто-зеленого до темно-коричневого. Цвет мочи может меняться и после применения лекарственных веществ, а также при кормлении красной свеклой.

Свежая моча от здоровых животных прозрачная. У цельнокопытных животных моча мутная от присутствия кристаллов углекислого кальция.

Помутнение свежеполученной мочи обусловлено присутствием в ней крови, бактерий, слизи, капелек жира. У крупного рогатого скота, свиней, овец моча жидкая, водянистая, у лошадей моча слизистой консистенции вследствие примеси муцина. Запах мочи специфичен для каждого вида животного и зависит от ее концентрации. Чем концентрированнее моча, тем сильнее ее аммиачный запах. При длительном хранении мочи на воздухе запах ее аммиачный, гнилостный - при распаде тканей мочевого пузыря, фруктовый запах мочи у коров бывает при кетозе.

У здоровых животных плотность мочи колеблется в пределах (г/мл или кг/л) у крупного рогатого скота - 1,015-1,045; свиней - 1,010-1,030, лошадей - 1,020-1,050, собак-1,020-1,050.

При протеинурии, глюкозурии, поносах, сильной рвоте, длительном потении, плотность мочи увеличивается, при хронических нефритах, нефросклерозе - уменьшается.

При химическом исследовании мочи определяют рН, содержание белка, сахара, кетоновых тел, пигментов, желчных кислот.

Реакция мочи у животных может быть кислой, щелочной или нейтральной в зависимости от вида животного и корма. При поедании животными корма, богатого белками, реакция мочи становится кислой, моча травоядных животных щелочная, у всеядных и плотоядных - слабокислая. рН мочи

лошади составляет 8,7-7,1, у крупного рогатого скота 7,7-8,7, у телят-сосунов моча кислая (5,7), а с возрастом постепенно переходит в щелочную; у свиней -6,0-7,5; овец - 7,4-8,5; собак -5,2-7,0.

Белка, сахара, пигментов, желчных кислот в моче здоровых животных нет, мало кетоновых тел. Положительная реакция на кетоновые тела в моче (кетонурия) встречается при кетозе коров, кетонурии суягных овец, продолжительных желудочно-кишечных расстройствах.

#### Мочеотделение у птиц

Мочу птиц собрать трудно, так как мочеточники у них впадают в клоаку, куда выделяется кал.

Чтобы получить мочу нужно перевязать мочеточники до их впадения в клоаку и вывести наружу. Можно вставить канюлю в мочеточники, или же отвести кал в искусственное заднепроходное отверстие. Образовавшаяся моча в почках и мочевых путях жидкая. В клоаке моча кашицеобразная, пронизана хлопьями, мочевой кислоты.

Реакция мочи у птиц зависит от вида скармливаемого корма: при голодании - щелочная, после кормления - кислая. Плотность мочи 1,002-1,003

Птицы выделяют мочу вместе с калом; у зерноядных птиц она образует белый налет на каловых местах, у хищных же смешивается с ними и придает им сероватый цвет. Белые массы мочи состоят из мочевой кислоты, которую можно снять с кала в виде пленки.

В 100 мл мочи кур содержится 2,09 г органических и 0,39 г неорганических веществ. У уток - соответственно 0,81 и 0,12 г.

У птиц до 70% общего азота выделяется с мочевой кислотой. Из азотистых соединений, кроме мочевой кислоты, в моче птиц находится: мочевины, аммиак, креатин, аминокислоты.

При развитии плода в яйце выделяется большое количество мочевой кислоты. Продукты обмена находятся внутри скорлупы яйца и если бы мочевая кислота растворялась, то зародыш бы погиб. Ведь у млекопитающих продукты белкового обмена растворяются и удаляются через кровь матери.

Процесс мочеобразования у птиц изучен недостаточно. В гистологическом строении почек птиц отмечается отсутствие извитых канальцев 2-го порядка. Петля Генле переходит в прямые канальцы. Фильтрационная поверхность клубочков значительно меньше, чем у млекопитающих. Моча птиц резко гипертонична по отношению к крови. Это связано с тем, что обратное всасывание воды происходит не только в мочевых канальцах, но и в клоаке.

**Контрольные вопросы:** 1. Основные органы выделения и их физиологическое значение. 2. Нефрон и его значение. 3. Процесс образования первичной мочи. 4. Вторая фаза мочеобразования. 5. Механизм регуляции мочеобразования. 6. Состав мочи. 7. Роль почек в поддержании гомеостаза. 8. Величина диуреза у разных животных. 9. Физические свойства мочи. 10. Химические свойства мочи. 11. Мочеотделение у птиц.

## Глава 8. Железы внутренней секреции

Железами внутренней секреции, или эндокринными (эндо - внутрь, крино - выделяю) называются специализированные органы или группы клеток, основной функцией которых является выработка физиологически активных веществ - гормонов.

Гормоны обладают рядом специфических свойств:

1) Каждый гормон действует лишь на определенные органы и функции, (инсулин понижает концентрацию глюкозы в крови). На один и тот же орган чаще всего действует несколько гормонов, которые проявляют влияние в одном направлении или в противоположных. Эстрогены усиливают сокращения мускулатуры матки, а прогестерон - тормозит;

2) Гормоны обладают высокой биологической активностью, т.е. они в малых дозах оказывают свое действие. Один грамм инсулина способен понизить уровень сахара в крови у 125000 кроликов, 1 грамм адреналина достаточно, чтобы усилить работу 10 млн. изолированных сердец лягушек;

3) Гормоны обладают дистантным действием. Они оказывают влияние на функции органов, расположенных на значительном расстоянии от той железы, в которой они образованы. Гормон адреналин вырабатывается в мозговом веществе надпочечников, а действует на сердце, пищеварительный тракт и др. органы и ткани;

4) Небольшой размер молекул гормонов обеспечивает их проникновение через эндотелий капилляров, а также через мембраны клеток и действовать внутри клеток;

5) Гормоны сравнительно быстро разрушаются или удаляются из организма, а вместо них железы внутренней секреции выделяют новые порции гормонов;

6) У большинства гормонов отсутствует видовая специфичность, что позволяет применять гормональные препараты, полученные от желез других видов животных. Однако гормоны белковой природы или полипептидные (инсулин, гормоны передней доли гипофиза, некоторые гормоны коры надпочечников) у разных видов животных отличаются по составу и порядку соединения аминокислот, поэтому их применение ограничено.

### Методы исследований функций желез внутренней секреции

1. Метод наблюдения за последствиями полного или частичного удаления железы или введение в организм определенных веществ, вызывающих угнетение или перерождение железы.

2. Введение экстрактов, полученных из той или иной железы или гормональных препаратов.

3. Метод парабиоза, который состоит в том, что двух животных одного и того же вида (кролики, крысы и др.) сращивают друг с другом, с общим кровотоком.

4. Определение гормона в крови, оттекающей от железы, или в моче.

5. Метод радиоактивных изотопов.

6. Клинический метод используется когда у животного бывает недостаточная или избыточная функция железы.

7. Синтез гормонов дает быстрое изучение механизма их действия.

8. В последние годы используется метод флюоресцирующих антител.

Гормоны действуют на процессы, происходящие в клетках и их структурах. В бесклеточной среде гормоны не действуют. Действие гормонов осуществляется через ферментные системы. Гормон может изменять количество и активность ферментов, увеличивать или уменьшать проницаемость клеточных и субклеточных мембран для ферментов и других активных веществ, благодаря чему облегчается или тормозится действие фермента на субстрат.

### Щитовидная железа

Щитовидная железа расположена на трахее в виде двух боковых долей, соединенных между собой, у некоторых животных, перешейком. Ее масса (в г): у молочных пород скота - 23-41, у мясных 21-36, у лошадей 20-35, у свиней 12-30, у овец 5-14, у человека 25-30.

Щитовидная железа вырабатывает йодсодержащий гормон - тироксин и трийодтиронин. В образовании гормонов участвует йод и аминокислота тирозин. Тироксина в 20 раз больше, чем трийодтиронина. Тироксин в клетках может превращаться в трийодтиронин, который в 5 раз обладает более сильным физиологическим эффектом.

Внутри клеток из крови проникают только свободные  $T_3$  и  $T_4$ .

Главное значение гормонов щитовидной железы заключается в усилении метаболической активности организма. Они усиливают обмен белков, жиров, углеводов, а также минеральных веществ, воды и витаминов в клетках и тканях. Тиреоидные гормоны ускоряют всасывание глюкозы в желудочно-кишечном тракте, участвуют в регуляции содержания сахара в крови и синтезе гликогена в печени. Усиливают секрецию молока и содержание в нем жира, подавляют деятельность половых желез.

При гиперфункции щитовидной железы или введении гормона в организм основной обмен повышается на 30-50%. При этом усиливается распад гликогена, белков и выделение азота с мочой. В 19 веке Базедов описал болезнь у человека - (базедова болезнь), у которого увеличена щитовидная железа, пучеглазие, учащенный ритм сердечной деятельности, повышена температура тела, усилена моторика пищеварительного тракта, исхудание. Если курице скормить 15-20 г сухой щитовидной железы, через 7 дней она быстро линяет и теряет оперение. Взамен выпадающих перьев отрастают новые.

В Витебской области, около болот и озер, в почве и в воде недостаточно содержится йода, мало вырабатывается гормона щитовидной железы. У человека и животных возникает эндемический зоб. Эндемический - потому, что распространение зоба ограничивается определенной местностью. Заболевание сопровождается снижением общего обмена веществ, урежением пульса, сухостью, слизистым отеком кожи. Эту болезнь называют микседемой - слизистый отек.

При недоразвитии щитовидной железы у молодых животных наблюдается кретинизм. У больных задерживается рост, наблюдается непропорциональное развитие тела - короткие конечности, большая голова, недоразвитые вторичные половые признаки, понижена мясная и молочная продуктивность.

Щитовидная железа влияет на рост и развитие организма (рис. 6).

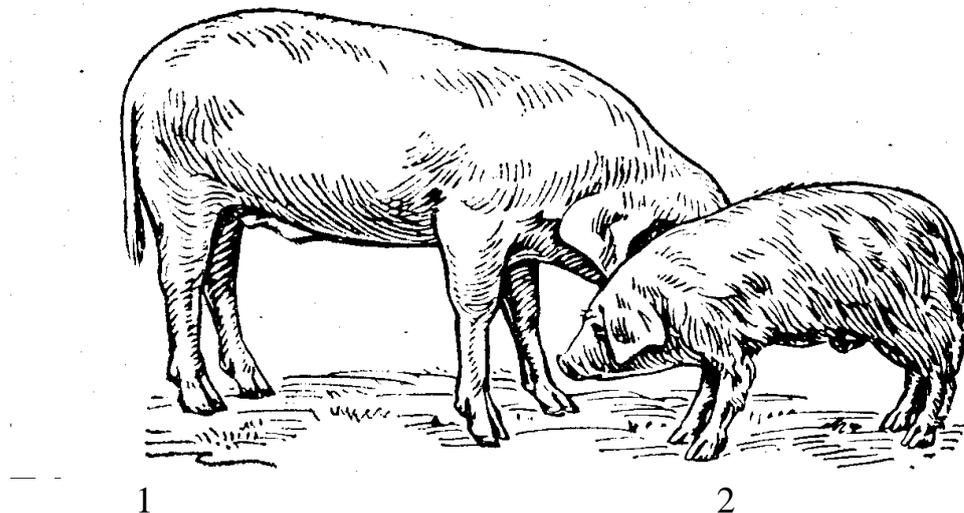


Рис. 6. Влияние удаления щитовидной железы на рост поросят одного возраста:

1- контрольный; 2- с удаленной в раннем возрасте щитовидной железой.

Парафолликулярные клетки щитовидной железы синтезируют гормон тиреокальцитонин, это гормон был открыт в 1962 г. Он регулирует обмен кальция и фосфора в организме. Его механизм действия связан с тем, что он уменьшает содержание кальция и фосфора в крови. Гормон препятствует выведению кальция из костей, а снижение фосфора - усиленным выделением его с мочой.

#### Околощитовидные железы

Околощитовидные железы расположены рядом или в толще щитовидной железы. У сельскохозяйственных животных их обыкновенно имеется две пары - верхняя и нижняя. У собак их четыре. У лошади и жвачных - две пары лежат непосредственно около щитовидной железы, а остальные две пары на значительном расстоянии от нее. Они небольшого размера и достигают у лошади 10-13 мм, у собак 4-7 мм.

Железы вырабатывают - паратгормон.

Главная функция паратгормона - регуляция обмена кальция и фосфора в организме, поддерживая в плазме их физиологическую норму (2,5-3 и 1,5-2 ммоль/л). Для действия паратгормона необходим витамин Д, так как он способствует всасыванию кальция и фосфора из пищеварительного тракта.

### Поджелудочная железа

Поджелудочная железа выполняет внешне - и внутрисекреторную функции. Внешнесекреторная функция заключается в выработке пищеварительного сока. Внутрисекреторную (эндокринную) функцию выполняют островки Лангерганса. Их всего 1-3% (у жвачных до 10%) от массы поджелудочной железы. Островки Лангерганса обильно снабжены кровью, так что их секрет легко проникает в кровь. Они состоят из клеток трех типов: альфа-клетки, бета-клетки, д-клеток. Поджелудочная железа выделяет три гормона - инсулин, глюкагон и липокаин.

Инсулин выделяется бета-клетками, составляющими около 75% всех клеток островков Лангерганса.

Инсулин оказывает влияние на обмен углеводов, липидов и белков через систему ферментов. При этом основная функция инсулина сводится к регуляции обмена углеводов. Инсулин снижает уровень сахара в крови.

Уменьшение секреции инсулина приводит к развитию сахарного диабета. Инсулин тормозит расщепление гликогена в печени и образование углеводов из белков и жиров. В крови увеличивается содержание сахара (гипергликемия) и выделение сахара с мочой (глюкозурия). Возрастает осмотическое давление внеклеточной жидкости, появляется жажда.

Избыточное количество инсулина вызывает снижение количества сахара в крови - гипогликемию. Уровень сахара в крови снижается ниже нормы, что уменьшает снабжение глюкозой головного мозга. При этом животное впадает в тяжелое состояние, сопровождаемое судорогами - гипогликемический шок. Введение глюкозы в кровь снимает действие шока.

В островках Лангерганса содержатся  $\alpha$ -клетки, их 25% от общей массы железы они вырабатывают гормон глюкагон, являющийся антагонистом инсулина, действие которого приводит к гипергликемии. Глюкагон обеспечивает превращение гликогена печени в глюкозу, его механизм действия заключается в том, что он активизирует фермент фосфорилазу, которая катализирует расщепление гликогена.

В поджелудочной железе вырабатывается гормон липокаин, это полипептид и образуется, по-видимому, клетками выводных протоков железы. Этот гормон не разрушается ферментами пищеварительных соков и поэтому его можно использовать перорально.

Липокаин стимулирует распад жиров в печени, чем предотвращает ее жировое перерождение. Кроме того, он усиливает обмен фосфатидов.

### Внутренняя секреция надпочечников

Надпочечные железы представляют собой парные железы, расположенные недалеко от почек. У человека железы находятся над почками, у животных они расположены несколько дальше. Они состоят из коркового и мозгового слоев. Корковое вещество состоит из клубочковой, пучковой и сетчатой зон.

### Гормоны мозгового слоя

Гормонами мозгового вещества являются адреналин и норадреналин (катехоламины). Адреналин - первый гормон, выделенный в кристаллическом виде и получен путем синтеза.

Адреналин действует на органы аналогично симпатической нервной системе. Адреналин ускоряет ритм сокращений сердца, усиливает величину сердечных сокращений, повышает возбудимость и увеличивает скорость распространения возбуждения по сердцу. Он суживает кровеносные сосуды, за исключением сосудов сердца, головного мозга и легких.

Норадреналин действует во многих случаях аналогично адреналину, однако его влияние на обмен веществ и энергии слабее. На некоторые функции норадреналин может действовать даже противоположно адреналину. Так, адреналин у человека учащает ритм сердечных сокращений и расслабляет беременную матку, а норадреналин замедляет ритм работы сердца и стимулирует сокращения беременной матки.

### Гормоны коры надпочечников

Гормоны коры надпочечников стероидной природы.

Минералокортикоиды синтезируются в клубочковой зоне к ним относятся дезоксикортикостерон и альдостерон. У человека выделяется один гормон альдостерон, а у животных и дезоксикортикостерон. Они участвуют в регуляции водно-солевого обмена. Более активным гормоном является альдостерон.

Глюкокортикоиды синтезируются в пучковой зоне коры надпочечников. К ним относятся кортизол и кортикостерон, причем кортизола в 10 раз больше. В крови крупного рогатого скота они составляют 99% всех глюкокортикоидов.

Кортизол стимулирует образование ферментов, усиливающих распад белков в мышцах.

Глюкокортикоиды играют большую роль в защите организма от неблагоприятных факторов внешней среды. При их недостатке снижается устойчивость организма к неблагоприятным условиям. При травмах, кровопотерях, некоторых инфекционных заболеваниях, а также стрессовых состояниях выделение глюкокортикоидов увеличивается.

В основном эти гормоны обеспечивают гомеостаз и адаптивные функции организма.

В сетчатой зоне коры надпочечников вырабатываются половые гормоны андрогены, эстрогены и прогестерон. Эти гормоны в основном выделяются, когда половые железы не функционируют, т.е. до наступления полового созревания и к старости, когда внутрисекреторная функция половых желез прекращается. После кастрации происходит гипертрофия коры надпочечников.

При наступлении половой зрелости значение половых гормонов надпочечников снижается.

## Половые железы

В настоящее время во всем мире используется метод перестройки пола человека и животных. После изменения пола у животных и человека бывшие самцы приобретают внешний вид и поведение самок (более нежный скелет, меньшую жировую подкладку, увеличение сосков, поведение изменяется в сторону самок).

### Половые гормоны самцов

Половые гормоны самцов - андрогены (андрос - мужчина) образуются в клетках Лейдига, находящихся в мышечной ткани семенников, а также в сперматогенном эпителии. К ним относятся: тестостерон, андростерон, дигидроандростерон и адреностерон. Считается, что основным гормоном является тестостерон, остальные - андростерон, дигидроандростерон и адреностерон являются продуктами тестостерона - это стероидные гормоны.

Под влиянием половых гормонов самцов формируются все признаки, характеризующие организм самцов (распределение волосяного покрова, тип скелета самца, отложение жира, голосовые звуки, рост и развитие половых органов и придаточных половых желез). Андрогены участвуют в формировании структур центральной нервной системы, обеспечивающих половое поведение и функции; регулируют сперматогенез, задерживают в организме азот, калий, фосфор, кальций; стимулируют эритропоэз; оказывают влияние на уровень белкового и углеводного обмена, в частности, уменьшают синтез гликогена в печени.

### Половые гормоны самок

Половые гормоны самок эстродиол и продукты его превращения в процессе обмена веществ - эстрон и эстриол образуются в яичниках. Клетки фолликулярного эпителия вырабатывают гормоны, которые вызывают течку у животных. Эти гормоны называются эстрогенами (эструс - течка).

Гормоны влияют на половую функцию самок - вызывают течку, повышают половую активность, определяют поведение животного, обмен веществ и развитие вторичных половых признаков. Кастрация самок способствует лучшему откорму. Эстрогены стимулируют рост матки, разрастание ее эпителия, сокращение матки во время охоты, оказывают влияние на рост и развитие молочных желез, тормозят эритропоэз.

После овуляции, на месте лопнувшего фолликула, развивается временная железа внутренней секреции - желтое тело, которое вырабатывает гормон прогестерон. Наибольшее развитие желтого тела происходит при беременности, железа сохраняется на протяжении всей беременности. Если оплодотворение не наступило желтое тело рассасывается и прогестерон не выделяется.

Плацента комплекс тканевых образований плода и слизистой оболочки матки. Она связывает плод с организмом матери. Плацента выполняет питательную и эндокринные функции. Гормоны плаценты обеспечивают нормальное течение беременности и развития плода. В ней образуются эстрогены прогестерон, плацентарный гонадотропин, называемый также хорионическим гонадотропином, релаксин.

Эстрогены образуются в основном в яичниках, а у беременных животных - в плаценте.

У всех сельскохозяйственных животных вырабатывается хорионический гонадотропин. У жеребых кобыл хронический гонадотропин в большом количестве и с высокой активностью образуется с 36-40-го дня жеребости и достигает максимума с 45-го по 100-й день. Этот гормон циркулирует в крови 5-7 дней не разрушаясь. СЖК применяют в животноводстве с целью повышения многоплодия и яйценоскости кур.

В желтом теле и в плаценте кроме выше указанных гормонов вырабатывается гормон релаксин, с функцией которого связана подготовка самки к родам. Он способствует размягчению лонного сращения, а во время родов - откритию канала шейки матки.

Половые гормоны и препараты применяются в зооветеринарной практике с целью повышения продуктивности и плодовитости животных.

### Внутренняя секреция гипофиза

Гипофиз - железа внутренней секреции, которая по своему функциональному значению занимает главное место среди всех желез внутренней секреции. Она выделяет наибольшее количество гормонов (около 20) и оказывает регулирующее влияние на другие железы внутренней секреции.

Гипофиз расположен у основания головного мозга (турецкое седло) и разделяется у с/х животных на три доли: переднюю - аденогипофиз, среднюю и заднюю - нейрогипофиз. Средняя доля гипофиза у человека практически отсутствует.

Средняя масса гипофиза коровы - 3,8 г, лошади - 2,1 г, овцы - 0,4 г, свиньи - 0,3 г, человека - 0,5 г. Масса гипофиза может изменяться в зависимости от сезона года и функционального состояния организма. После кастрации масса гипофиза увеличивается.

Передняя доля гипофиза продуцируют гормон роста и пролактин, адренкортикоидный (АКТГ), тиреотропный (ТТГ) и гонадотропный (фолликулостимулирующий и лютеинизирующий) гормоны.

Гипофиз имеет тесную связь с гипоталамусом. Эта связь осуществляется посредством нейросекреторных путей.

Передняя доля гипофиза выделяет 6 гормонов. Два из них (пролактин и гормон роста) действует непосредственно на органы и ткани, а 4 гормона (фолликулостимулирующий, лютеинизирующий, тиреотропный и кортикотропный) сами по себе не вызывают морфологического эффекта, они оказывают мощное воздействие на все стороны жизнедеятельности животных и человека, так как через них осуществляется рефлекторный контроль секреции таких гормонов, как половых, картикоидов и тироксина.

Нервные клетки гипоталамуса образуют нейрогормоны, или релизинг - гормоны (релизинг - факторы). Местом их выработки являются соответствующие ядра гипоталамуса. Релизинг факторы, которые стимулируют синтез и секрецию аденогипофизарных гормонов называются "либеринами", а если

они тормозят гормональную продукцию аденогипофиза называются “статинами”.

Гормон роста (соматотропный гормон - СТГ) вырабатывается клетками аденогипофиза - видоспецифичен.

Физиологическое значение этого гормона проявляется при удалении аденогипофиза. Гипофизэктомия, произведенная в раннем возрасте, вызывает задержку роста, животное становится карликовым. Введение соматотропного гормона молодым животным приводит к резкому усилению роста костей и других тканей. При этом происходит симметрическое увеличение всех частей тела, гигантизм.

Гормон роста обладает широким спектром физиологического действия. Он влияет на интенсивность анаболических процессов, главным образом, активизирует синтез белка, митозы клеток, обеспечивает процессы роста, усиливает синтез гликогена, извлечение жира из жирового депо, отложение кальция и фосфора в костях и др.

Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) стимулирует созревание фолликулов, овуляция, образование желтого тела и инкреция прогестерона. Действие ЛГ осуществляется после влияния ФСГ. У самцов фолликулостимулирующий гормон усиливает развитие семенных канальцев, способствует сперматогенезу. Под действием лютеинизирующего гормона развивается интерстициальная ткань в семенниках, усиливается выработка мужского полового гормона - тестостерона. Если фолликулирующий гормон контролирует начальную стадию сперматогенеза, то лютеинизирующий - завершающую. Биологическое действие гонадотропинов - ФСГ и ЛГ не имеет выраженной видовой специфичности. Он разрушается ферментами пищеварительного тракта и поэтому его необходимо вводить в организм подкожно или внутривенно. Вторым гормоном который вырабатывается в передней доли гипофиза является лютеинизирующий (ЛГ). Он стимулирует развитие внутри секреторных элементов в семенниках и в яичниках и ведет тем самым к усилению образования половых гормонов (андрогенов и эстрогенов).

Пролактин регулирует материнский инстинкт, стимулирует развитие молочных желез, выработку молока молочными железами после того, как они подвергались влиянию эстрогенов и прогестерона. Пролактин вызывает выделение молока у взрослых самок даже в том случае, если они кастрированы. Пролактин способствует развитию желтых тел и образованию прогестерона.

В передней доли гипофиза вырабатывается адренкортикотропный гормон (АКТГ). Основная его функция стимуляция роста коры надпочечников (пучковой и сетчатой зон), регуляция синтеза и секреции кортикостероидных гормонов. У гипофизэктомированных животных кора надпочечников подвергается атрофии; введение АКТГ восстанавливает ее структуру и активность.

Тиреотропный гормон гипофиза (ТТГ) относится к сложным белкам - гликопротеидам. Основная функция тиреотропного гормона - стимуляция роста щитовидной железы (увеличение размеров и числа фолликулярных

клеток), накопление йода, активацию биосинтеза - тиреоидных гормонов, поступление их в кровь. ТТГ влияет также на промежуточный обмен в тканях щитовидной железы.

Средняя доля гипофиза вырабатывает интермедин-регулирующий пигментацию кожного и волосяного покрова животных. Действие гормона более подробно изучено на амфибиях и рыбах.

Задняя доля гипофиза - нейрогипофиз представляет собой депо для окситоцина и вазопрессина. Образуются эти гормоны в гипоталамусе, а затем по аксонам поступают и депонируются в задней доли гипофиза.

Вазопрессин регулирует водный обмен. Он усиливает реабсорбцию воды в дистальных извитых канальцах и собирательных трубках почек и тем самым снижает диурез, почему его часто называют антидиуретическим гормоном. Вазопрессин в больших дозах суживает кровеносные сосуды, вызывая повышение кровяного давления.

Окситоцин сокращает миоэпителий, окутывающий альвеолы молочной железы, благодаря чему молоко из альвеол и мелких протоков переходит в крупные молочные протоки и молочную цистерну. Таким образом, окситоцин участвует в осуществлении рефлекса молокоотдачи. Этот гормон разрушается через 4-6 минут, поэтому необходимо быстрое доение коров. Окситоцин вызывает сокращение гладких мышц матки, чем и обеспечивает нормальные роды.

#### Эндокринная функция эпифиза

Эпифиз расположен между передними буграми четверохолмия и при помощи ножки прикрепляется к дорсальной поверхности третьего мозгового желудочка.

В настоящее время установлено, что эпифиз связан с органами размножения. Удаление эпифиза ведет к раннему половому созреванию. Эпифиз лучше развит у теплокровных животных. Его масса у крыс - 2 мг, у кроликов - в среднем 10 мг, у собак - 80 мг, у человека - 150 мг.

Железа вырабатывает гормон мелатонин, который регулирует распределение пигмента, вызывая посветление кожи. На свету образование мелатонина тормозится. Выработка мелатонина связана с сезоном года. Весной, летом, когда световой день длинней образование гормона уменьшается..

В эпифизе вырабатывается биологическое активное вещество серотонин, которое является предшественником мелатонина. Образование серотонина в эпифизе увеличивается в период наибольшей освещенности. Цикл биохимических процессов в железе отражает смену периодов дня и ночи, эта циклическая активность представляет собой "биологические часы" организма. Серотонин суживает кровеносные сосуды и принимает участие в передаче первичных импульсов.

#### Эндокринная функция тимуса

Тимус (вилочковая железа) расположена по обе стороны трахеи. У птиц имеет вид соединенных между собой узлов, протянутых вдоль вен. Же-

леза наибольших размеров достигает к моменту полового созревания, а затем происходит ее инволюция.

Из тимуса выделены гормоны: тималин, тимазин, Т-активин которые обладают иммуностимулирующим действием. Тимус является центральным органом иммунитета, обеспечивающим продукцию Т-лимфоцитов. Считают, что гормоны тимуса тормозят развитие половых желез.

Тимус является органом интеграции иммунной и эндокринной систем организма.

**Контрольные вопросы:** 1. Дать определение и перечислить основные железы внутренней секреции. 2. Методы изучения желез внутренней секреции. 3. Щитовидная железа и ее физиологическое значение. 4. Физиология околощитовидных желез. 5. Внутрисекреторная функция поджелудочной железы. 6. Надпочечники и их физиологическое значение. 7. Гормоны гипофиза и их физиологическое значение. 8. Внутрисекреторная функция половых желез. 9. Физиологическое значение вилочковой железы. 10. Эпифиз и его физиологическое значение.

## Глава 9. Размножение

Одним из основных свойств живых существ является их способность к размножению.

Размножение – это сложный биологический процесс, обеспечивающий продолжение вида. Способность к размножению животные приобретают в процессе жизни, по мере развития специальных органов – органов размножения. Наступает время, когда в яичниках самки периодически развиваются фолликулы, созревают яйцеклетки и наблюдается овуляция, течка и половая охота, а в семенниках у самцов образуются спермии, т.е. животные достигают половой зрелости.

На сроки полового созревания влияет уровень кормления, условия содержания, порода, сезон рождения и др.

Однако половая зрелость наступает значительно раньше общей физиологической зрелости, т.е. того времени, когда полностью завершится развитие и формирование всех органов и систем. Поэтому использование животных для воспроизводства необходимо начинать при достижении ими общей физиологической зрелости (с массой тела не менее 70% от массы тела взрослого животного). Раннее же спаривание животных приводит к задержке их общего развития, а потомство получается недоразвитым и нежизнеспособным.

К органам размножения самцов относят: семенники, придатки семенников, спермиопроводы, придаточные половые железы и совокупительный орган.

Семенники – это парные железы смешанной секреции, которые вырабатывают мужские половые клетки – спермии и половые гормоны (в основном тестостерон). Сперматогенез протекает в извитых канальцах семенников. В процессе сперматогенеза первичные половые клетки сперматогонии растут и превращаются в сперматоциты I порядка, сперматоциты II порядка, сперматиды и уже из последних формируются сперматозоиды (рис. 7).

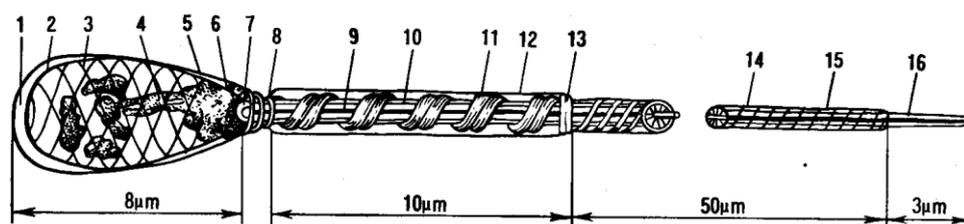


Рис. 7. Строение спермия:

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, соединяющие части; 12- эктоплазма; 13- последнее (замыкающее) кольцо по Иенсену; 14- три спиральных фибриллы хвоста; 15- оболочка хвоста; 16- концевая часть.

Сформировавшиеся спермии выделяют фермент гиалуронидазу, который разжижает студневидное вещество в извитых канальцах. Спермии становятся подвижными и поступают в прямые канальцы, сеть семенника и в придаток семенника. Продвижение спермиев по каналу придатка семенника осуществляется за счет сокращения его стенок.

Продолжительность формирования спермиев у быка составляет 50-60 дней, из них 7-12 дней занимает продвижение через придаток семенника.

Значение придатка семенника: накопление спермиев и их хранение (до 2 месяцев), здесь спермии приобретают отрицательный электрический заряд, что предохраняет их от агглютинации (склеивания), приобретают устойчивость к неблагоприятным факторам.

В семенниках и их придатках (расположенных в мошонке) температура на 3-4<sup>0</sup>С ниже температуры тела. При нарушении терморегулирующей функции мошонки нарушается сперматогенез и может наступить бесплодие.

Из придатка спермии попадают в спермиопроводы, которые проникают в брюшную полость и впадают в тазовую часть мочеполового канала. Перед впадением спермиопроводы образуют расширенную часть или ампулы спермиопроводов (у хряка и кобеля их нет).

Кроме спермиопроводов в мочеполовой канал впадают протоки придаточных половых желез (пузырьковидных, предстательных, луковичных (куперовых) и мелких уретральных). Секрет этих желез играет важную роль: является плазмой для спермиев, увеличивает объем эякулята, что способствует продвижению спермиев по половым путям самки, содержит питательные вещества для спермиев, очищает мочеполовой канал от остатков мочи и других веществ, активизирует движение спермиев в половых путях самки, стимулирует двигательную активность матки и других половых органов самки, содержит антиагглютинин, препятствующий склеиванию спермиев.

Сперма – это спермии с секретом придаточных половых желез.

Эякулят – это сперма, выделенная за одно спаривание.

Основным органом размножения самок являются яичники. Это овальной формы образования, в которых различают две зоны: 1) корковую (фолликулярную) и 2) мозговую (сосудистую).

Овогенез — процесс образования и созревания яйцеклеток. Он протекает в фолликулах коркового слоя яичников. В результате образуется Гроафов пузырек, в котором на яйценосном бугорке находится яйцеклетка.

Число фолликулов у разных животных не одинаково.

Половой цикл — это комплекс ритмически повторяющихся сложных морфологических, функциональных и биохимических изменений происходящих в половом аппарате и во всем организме самки от одной течки и охоты до другой.

В зависимости от количества половых циклов в году различают:

1. Полициклических — несколько раз в году повторяется половой цикл;
2. Дициклические — 2 раза в году;
3. Моноциклические — 1 раз в году, это дикие животные.

У моно и дициклических животных бывает выражен половой сезон — это когда половой цикл приурочивается к определенному сезону года.

Половой цикл протекает в 4 стадии:

1. Предтечка — характеризуется подготовкой половых путей и всего организма самки к началу полового цикла.

2. Течка — комплекс сложных физиологических процессов включающих в себя охоту, течку и овуляцию. Половая охота — животное стремится к спариванию с самцом (беспокоятся, мычат, убегают из стада). Характерный признак — рефлекс неподвижности: самка допускает садку на себя самца и спокойно стоит под ним. Течка — это когда маточные железы, клетки шейки матки и влагалища секретуют много слизи жидкой консистенции. Канал шейки матки расслабляется и у многих животных отмечается вытекание слизи из половых органов. Овуляция — это выход яйцеклетки из яичника в результате разрыва созревшего фолликула

3. Послетечка — признаки охоты исчезают и идет восстановительный процесс в половых путях самки.

4. Межтечка — полностью исчезают функциональные и структурные изменения в половых путях самки, прекращается действие желтого тела, и начинают развиваться новые фолликулы.

Средняя продолжительность жизни спермиев в половых путях овец — 26-27 часов, коров — 25-30 часов, у кобылиц и свиней — от 24 до 48 часов.

Продолжительность жизни спермиев необходимо учитывать при осеменении животных. Желательно, чтобы осеменение было близко по времени к овуляции, но не совпадало с ней. Коров необходимо осеменять не позднее, чем за 5-6 часов до овуляции. За это время спермии приобретают готовность к оплодотворению, т.е. происходит активация их ферментных систем (гиалуронидаза и акрозин).

Продолжительность жизни яйцеклетки в яйцеводе составляет у КРС — 10-12 часов, у свиней — 6-15 часов, у овец — 12-15 часов, у лошади — 8-10 часов. Оплодотворяющая способность сохраняется до 6 часов.

Поэтому, важную роль в успешном осеменении играет своевременное выявление самок находящихся в охоте и своевременное их осеменение.

Случку коров проводят через несколько часов (не более чем через 6) после начала охоты. При отсутствии сведений о времени наступления охоты покрытие допускается вскоре после ее выявления и повторно через 10-12 часов, если признаки охоты за это время не исчезли.

У овец первую случку проводят сразу же после установления признаков половой охоты.

Свиней в течение охоты обычно покрывают дважды с промежутком 12-24 часа. При выявлении охоты в утренние часы первое покрытие проводят вечером этого же дня и повторно — утром следующего дня. Если охота установлена во второй половине дня, то случку проводят утром и вечером следующего дня.

При выявлении охоты у кобыл, первую случку проводят на второй день и через 48 часов повторяют, если охота не закончилась.

Главным фактором в продвижении спермиев в половых путях самки является сокращение мышц матки и яйцепроводов, обусловленные действием окситоцина, а также ряд способствующих факторов: всасывающая функция матки, капиллярная функция цервикального канала, отрицательное внутрибрюшное давление, движение ресничек эпителия яйцепроводов, специфические свойства цервикального секрета, собственная подвижность спермиев и способность их к реотаксису (скорость собственного движения спермиев составляет 2-7,5 мм/мин).

Собственная подвижность спермиев имеет значение только при движении в шейке матки и в месте соединения матки с яйцепроводом и при проникновении через оболочки яйцеклетки.

Осеменять коров рекомендуют до доения животных, так как выделяющийся во время доения окситоцин способствует сокращению матки.

При испуге, при грубом обращении увеличивается выброс адреналина, который снижает действие окситоцина.

Для оплодотворения с последующим развитием живого организма необходима встреча спермиев с яйцеклеткой и в естественных условиях это происходит в организме самки после полового акта.

Оплодотворение — это сложный физиологический процесс проникновения спермия в яйцеклетку и слияния их ядер с образованием зиготы с диплоидным набором хромосом.

Оплодотворение протекает в верхней трети яйцевода при встрече яйцеклетки со спермиями.

Выделяют 4 стадии:

1. Подготовка яйцеклетки к оплодотворению. Заключается в том, что спермии выделяют фермент гиалуронидазу, который разрушает лучистый венец.
2. Внедрение спермиев в прозрачную оболочку.
3. Проникновение спермия в плазму яйцеклетки через желточную оболочку.
4. Процесс взаимной ассимиляции и слияния ядер.

Беременность (плодоношение) — это особое физиологическое состояние самки от оплодотворения до наступления родов. У кобыл, ослиц и верблюдиц беременность называется жеребостью, у коров — стельностью, у свиней супоросностью, у овец и коз суягностью, у сук — щенностью.

Продолжительность беременности у разных видов животных различна. Так, у кобыл она составляет — 340 дней, КРС — 285, овец, коз — 150, свиньи — 114, собаки — 62, кошки — 58, крольчихи — 30.

В первый период беременности питание плода идет за счет питательных веществ зиготы, а так же за счет маточного молочка (секрет слизистой матки). После чего устанавливается плацентарное питание.

У мелких животных беременность, как правило, многоплодная, что обусловлено созреванием и овуляцией одновременно большого числа фолликулов.

В период беременности в организме матери происходят сложные морфологические и функциональные изменения в половой, эндокринной и других системах. При этом изменяются все виды обмена веществ, преобладают процессы ассимиляции, повышается скорость оседания эритроцитов, скорость свертывания крови, увеличивается содержание гемоглобина, снижается возбудимость нервной системы, животное становится более осторожным и т. д.

Роды — это процесс выведения зрелого плода и плодных оболочек через родовые пути из полости матки.

Периоды родов:

1. Период раскрытия шейки матки. Начинается он с первыми регулярными схватками и заканчивается полным ее раскрытием. При этом околоплодные оболочки с жидкостью и плодом устремляются в родовые пути, напрягаются и разрываются. Если оболочки не разрываются, их необходимо разорвать.

2. Период выведения плода начинается с момента полного раскрытия шейки матки и заканчивается рождением плода.

3. Последовый период. Прекращаются тонические сокращения матки и возобновляются ее ритмические сокращения. Эти сокращения матки и брюшного пресса обеспечивают выведение остатков околоплодных вод и отслаивающейся детской плаценты вместе с другими оболочками плода из матки (отделение последа).

После родов начинается послеродовый период, в течение которого восстанавливается тонус связок таза и его конфигурация, исчезает отечность половых органов, стенок живота и конечностей. Интенсивно идут процессы восстановления (инволюции) половых органов родильницы. В яичниках регрессируют желтые тела, восстанавливается величина матки и ее месторасположение, укорачиваются маточные связки, восстанавливается половая цикличность.

**Контрольные вопросы:** 1. Половая и физиологическая зрелость животных. 2. Физиология размножения самцов. 3. Физиология размножения самок. 4. Оплодотворение. 5. Беременность. 6. Роды.

## Глава 10. Лактация

Лактацией называют сложный физиологический процесс образования и выделения молока.

Лактационный период - время, в течение которого молочная железа синтезирует и выделяет молоко. Длительность лактации у сельскохозяйственных животных зависит от вида, породы, происхождения и индивидуальных особенностей. У коров с высокой молочной продуктивностью секреторные процессы в молочной железе после отела постепенно нарастают в течение первых 4-6 недель и в дальнейшем при достаточном и стабильном кормлении держатся на высоком уровне в течение 5-6 месяцев, после чего начинают постепенно снижаться. Лактация коров зависит от их возраста, продолжительности сухостойного периода, продуктивности, условий кормления и содержания.

Вымя коровы обладает значительной емкостью. Величина емкостной системы определяется по наивысшему удою на 1-2 месяце лактации. Ее развитию способствует массаж вымени.

Рост и развитие молочной железы тесно связаны с деятельностью яичников, половым циклом и беременностью. Интенсивное развитие молочной железы начинается с наступлением половой зрелости. При этом развитие вымени продолжается с каждым новым половым циклом, независимо от того, оплодотворилась самка или нет.

Рост и развитие молочной железы у коровы продолжается в течение ряда лет (до 4-5 отела), затем несколько лет остается примерно на одном уровне и после этого уже наблюдается инволюция молочных желез.

Хорошее, правильное кормление и уход за животными, массаж ведут к развитию этого органа и наследственному закреплению приобретенных свойств.

Основным местом секреции молока являются секреторные клетки вымени. В них протекают разнообразные процессы, связанные с биосинтезом молока. Вместе с альвеолами в секреции молока принимает участие эпителий молочных ходов и молочных протоков. В секреции молока играют роль «предшественники молока», т. е. те химические вещества крови, из которых образуются составные части молока.

На ранней стадии функциональной активности клетки молочной железы способны продуцировать секрет по мерокриновому типу, к концу лактации отмечают главным образом голокриновую секрецию. Возможно, что повышение жирности молока, наступающее к концу лактации, связано с усилением голокриновой секреции в молочной железе.

Молочная железа работает очень интенсивно. У коровы, например, молочная железа составляет 2-3 % от массы тела, но выделяет она за год вместе с молоком сухих веществ в 3-4 раза больше, чем содержится их во всем теле. На 1 кг образующегося молока через молочную железу протекает 500-600 литров крови.

Синтез белков молока происходит за счет поглощения из крови свободных аминокислот, которые являются основой для биосинтеза молочных белков.

Основным предшественником обоих составных частей лактозы (глюкоза + галактоза) является глюкоза, поступающая в молочную железу из крови.

Молочный жир - одна из наиболее питательных составных частей молока. Предшественниками молочных жирных кислот являются кислоты липидов крови. Часть их синтезируется в самой молочной железе. Вторая составная часть молочного жира - глицерин поступает в железу из циркулирующей крови или же синтезируется непосредственно в молочной железе.

У жвачных животных источником образования молочного жира служат углеводы и продукты их брожения в пищеварительном тракте - летучие жирные кислоты.

Однако не все составные части молока синтезируются в клетках секретирующего эпителия. Витамины и минеральные вещества переходят в молоко из крови, не изменяясь. Большое влияние на секреторный процесс в вымени оказывает: уровень обмена веществ, состояние ЦНС и желез внутренней секреции.

В регуляции секреции молока принимает участие гормоны аденогипофиза: пролактин, кортикотропин, соматотропин и тиреотропин. Пролактин стимулирует синтез основных составных частей молока: лактозу, казеин, жирные молочные кислоты.

АКТГ способствует образованию кортикостероидных гормонов, а последние обеспечивают образование предшественников молока и их транспорт к молочной железе. Кортикостероиды активируют ферменты, участвующие в метаболизме глюкозы, синтезе белка и оказывают определенное влияние на синтез молочного жира.

СТГ способствует увеличению удоев, жирности молока. Механизм действия заключается в воздействии на различные стороны белкового, жирового и углеводного обменов, что приводит к усиленному образованию предшественников молока.

Эндогенный соматотропин восстанавливает удои и продукцию молочного жира у коров, находящихся на пониженном рационе, т.к. усиливает превращение питательных веществ корма в молоко, т. е. повышает КПД корма.

ТТГ вызывает стимуляцию секреции молока у коров. Он вызывает увеличение молочного жира на 22-25 %, молочную продуктивность - на 40-50 %.

Необходимым компонентом гормонального комплекса, обеспечивающего поддержание секреции молока, является инсулин. Инъекция необходимых доз инсулина (1 ед. на 1 кг массы тела) вызывает увеличение удоя на 0,2-0,8 л в сутки, повышение жирности молока до 0,8 %.

Процесс молокообразования регулируется единым комплексом нервных и гуморальных механизмов, именно этим сотрудничеством обеспечивается нормальная работа железы и высокий уровень продуктивности животных.

Обстановка во время дойки приобретает сигнальное значение: у коров вырабатывается условный рефлекс на место доения и прием корма. В резуль-

тате происходит стимуляция и ускорение рефлекторных реакций, быстрое выделение необходимых гормонов, увеличение надоя молока.

Молоко имеет сложный химический состав. В нем содержится 87 % воды, 13 % сухих веществ, в состав которых входят белки (лактоглобулины, глобулины), ферменты, лактопероксидаза, каталаза, липиды, протеиды и др. Основным углеводом молока является лактоза. Неорганические вещества составляют 0,75 % и состоят из K, Na, Ca, Mg, Fe, H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и др. Витамины в молоке представлены A, D, E, K, C, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub>, B<sub>3</sub>, B<sub>6</sub>, B<sub>12</sub>, PP, H, холин. В молоке содержатся пигменты, определяющие его цвет: желтый цвет зависит от наличия витамина B<sub>2</sub> и каротиноидов.

Молозиво - это секрет молочной железы, выделенный в течение первых 3-7 дней после отела. Молозиво представляет собой жидкость вязкой консистенции, желтоватого цвета, солоноватую на вкус. В молозиве концентрация жира, белка, натрия и хлора выше, а лактозы и калия ниже, чем в молоке.

В среднем в молозиве содержится 75 % воды, 25 % сухих веществ, в том числе белки 15-20 % (глобулина 7 %, альбумины 5 %, казеин 5 %), жир 5,5 %, лактоза 3,5 %, минеральных веществ около 1 %.

Молозиво играет важную роль в жизнедеятельности новорожденных и является незаменимым продуктом питания для них. При приеме молозива у телят повышается перистальтика, происходит выделение первородного кала, усиливаются и нормализуются ферментативные и всасывательные функции пищеварительного аппарата, повышаются защитные свойства организма за счет иммунных тел матери и содержания большого количества витаминов (так витамина A и C в молозиве в 10 раз больше, чем в молоке).

В течение молозивного периода состав его постепенно изменяется. Происходит снижение количества белка, минеральных солей, возрастает содержание лактозы. К 5-7 дню химический состав молозива становится близким к молоку, определенного для каждого вида животных.

Характерной особенностью деятельности молочной железы является то, что вырабатываемый в ней секрет - молоко - выводится обычно не спонтанно, как это имеет место во многих других железах внешней секреции, а лишь при наличии определенных специфических воздействий на железу - сосание или доение. У лактирующих животных секреция в молочной железе происходит непрерывно. Образующееся молоко накапливается во внутренних местилищах вымени: альвеолах, молочных ходах, протоках и цистернах. При доении или сосании тонус сфинктера соска ослабляется, и он раскрывается под давлением молока. Если вставить в соски вымени катетеры, то в начале наблюдается истечение молока (цистернальное молоко), а часть молока остается в альвеолах и мелких протоках (альвеолярное молоко). Для его извлечения необходимо сокращение альвеол и протоков, что достигается сокращением миоэпителиальных клеток.

В процессе молокоотдачи выделяют 2 фазы:

1. Рефлекторная. При доении или сосании раздражаются рецепторы сосков. Возникающие при этом импульсы по центростремительным нервам поступают в центр молокоотдачи, который расположен в пояснично-

крестцовом отделе спинного мозга, а оттуда по центробежным нервам импульсы поступают к молочной железе, сфинктер расслабляется и облегчается выделение цистернальной порции молока.

Одновременно, возбуждение от сосков поступает через спинной мозг в головной, в кору больших полушарий, где расположен корковый отдел центра молокоотдачи. Отсюда возбуждение возвращается в спинной отдел центра молокоотдачи и далее в молочную железу. Таким образом поддерживается сокращение миоэпителия молочных протоков, цистерн и расслабление сфинктеров.

2. Нейрогуморальная. Импульсы от коркового отдела центра молокоотдачи поступает в гипоталамус и задняя доля гипофиза вырабатывает и выделяет в кровь гормон окситоцин, который с кровью приносится к вымени и вызывает сокращение миоэпителия альвеол, что способствует выделению альвеолярной порции молока. Время действия окситоцина 5-6 минут, в течение которых доение желательнее завершить.

Со временем, у животных вырабатываются условные рефлексы на обстановку доения, что обеспечивает более полноценный рефлекс молокоотдачи. Поэтому, изменение условий доения может тормозить молокоотдачу.

Рефлексогенной зоной является область основания соска. Раздражение рецепторов этой зоны вызывает усиление отдачи молока. Перед доением животных обычно применяется предварительный массаж вымени продолжительностью до 1 минуты.

Накопление молока в молочной железе вызывает усиление раздражения интерорецепторов молочной железы, что способствует повышению возбудимости центра молоковыведения.

Касаясь кратности доения коров, необходимо учитывать в первую очередь их продуктивность. Коров малопродуктивных следует доить 2" раза в сутки, а высокопродуктивных нужно доить чаще.

Перевод высокопродуктивных коров с удоем 4,5-6,5 тыс. кг за лактацию с 3-4 кратного доения на 2 кратное через 2 месяца после отела привело к снижению молочной продуктивности на 9,7 %.

В практике молочных комплексов применяют 2-х кратное доение, поскольку оно позволяет значительно снизить затраты труда, связанные с процессом машинного доения и последующей мойкой доильной аппаратуры.

Доить коров следует начинать не ранее, чем через 30 минут после прогулки или возвращения с пастбища. Перед доением вымя подмывают теплой водой 40-41°C и проводят предварительный массаж вымени продолжительностью до 1 минуты.

При доении необходимо выполнять следующие условия: а) постоянный обслуживающий персонал; б) отсутствие постороннего шума, устранение посторонних раздражителей и т. д.; в) необходимо создать единообразие обстановки перед дойкой, что способствует молоковыведению; г) подключение к доильным аппаратам проводить в строго-определенной последовательности; д) приступать к доению следует тогда, когда вымя станет упругим, напряженным.

**Контрольные вопросы:** 1. Лактация. Лактационный период и его продолжительность. 2. Молочные железы. Их рост и развитие. 3. Образование молока и его регуляция. 4. Состав молока и его значение. 5. Состав молозива и его значение. 6. Процесс молокоотдачи. 7. Правила и условия доения.

## Глава 11. Физиология мышц и нервов

### Общие свойства возбудимых тканей.

Любая ткань может находиться в состоянии физиологического покоя - когда она не проявляет присущей ей деятельности (мышечная ткань не сокращается, железистая - не выделяет секрета, нервная - не проводит импульсы возбуждения).

Если же на ткань действует раздражитель, то ткань приходит в состояние возбуждения.

Раздражители - все самые разнообразные воздействия, вызывающие изменения состояния живых объектов. Влияние раздражителей на организм называется раздражением.

По энергетической природе раздражители делят на физиологические (механические, температурные, электрические), химические, биологические и др. По биологическому значению все раздражители могут быть адекватными и неадекватными.

Адекватные - это раздражители, способные при минимальной энергии раздражения вызывать возбуждение рецепторных аппаратов и клеток, специально приспособленных для восприятия данного вида раздражителя. К таким раздражителям ткань или орган приспособились в процессе эволюции.

Неадекватными называются такие раздражители, к действию которых ткань в естественных условиях обычно не подвергается и ответную реакцию возбуждаемых структур можно вызвать лишь при значительной силе и длительности воздействия. Например, ощущение от вспышки света при надавливании на глазное яблоко. Сокращение мышцы можно вызвать механическим раздражением - удар, укол, электрический ток, кислота и другие химические вещества. Электрический ток считается адекватным раздражителем возбудимых тканей.

По силе действия раздражители делят на допороговые, пороговые и сверхпороговые.

Раздражитель пороговой силы (порог раздражения) - это минимальная сила раздражителя, способная вызвать процесс возбуждения.

Раздражители большей или меньшей силы называются соответственно подпороговыми и сверхпороговыми. Чем ниже порог возбуждения, тем выше возбудимость.

Функциональное состояние ткани (работа, утомление, уровень обмена веществ) оказывают влияние на величину порога возбудимости.

Возбуждение - реакция возбудимой ткани на действие раздражителя, появляющаяся в совокупности физических, физико-химических и функциональных изменений.

### Основные свойства живой ткани

Всякая живая клетка обладает свойствами раздражимости, возбудимости и лабильности (функциональной подвижности).

Раздражимость - общее свойство любой живой ткани или клетки реагировать на раздражение изменения обмена веществ и энергии.

Возбудимость - свойство нервной и мышечной клетки отвечать на раздражение возбуждением.

Для перехода мышцы или нерва из состояния покоя в состояние возбуждения необходимо, чтобы сила действующего раздражителя достигла критической, пороговой величины.

Для возникновения возбуждения ткани необходимо, чтобы пороговый раздражитель действовал определенное время. Наименьшее время, в течение которого должен действовать раздражитель пороговой силы, чтобы вызвать возбуждение ткани называется полезным временем. Чем сильнее раздражитель, тем короче будет время его действия, чтобы возникло возбуждение.

Для характеристики возбудимости по времени действия раздражителя принято брать время действия удвоенной реобазы (реобаза – это раздражитель пороговой силы) этого раздражителя. Наименьшее время, в течение которого должен действовать раздражитель удвоенной реобазы, называют хронаксией. Хронаксия измеряется в тысячных долях секунды (сигмах) специальными приборами - хронаксиметрами.

Функциональная подвижность (лабильность) - одно из свойств мышечной и нервной ткани. Это свойство было открыто Н.Е.Введенским в 1897 г. при изучении действия ритмических раздражителей различной частоты на нервно-мышечный препарат.

Лабильность - это время, в течение которого возникает и полностью заканчивается одиночный импульс возбуждения.

В каждой ткани одиночный импульс возбуждения продолжается определенное время. Для измерения лабильности введен показатель - мера лабильности.

Мера лабильности - максимальное число импульсов возбуждения, которое возникает за 1 секунду в ответ на такое же максимальное количество раздражений. Лабильность - это время, в течение которого возникает и полностью заканчивается одиночный импульс возбуждения. Чем короче период рефрактерности, тем большее число импульсов пройдет через ткань. Наибольшей лабильностью обладают мякотные соматические нервы (500 имп/с), для вегетативных волокон - 200 имп/с. Для скелетных мышц - 200 имп/с, для гладких - 10-20 имп/с.

Изменение лабильности в сторону повышения или понижения по сравнению с исходным уровнем в связи с деятельностью ткани называется усвоением ритма. Лучше усваивается частый ритм при невысокой исходной лабильности, поэтому мышечная ткань, имеющая невысокую лабильность, обладают большей способностью к усвоению ритма, чем нервная.

#### Развитие процесса возбуждения

В возбудимых тканях возникновение и развитие возбуждения сопровождаются последовательными фазовыми изменениями. Различают:

1. Скрытый или латентный период – время от момента нанесения раздражения до появления ответной реакции.

2. Период абсолютной, а затем относительной рефрактерности.

Состояние ткани, когда она после раздражения временно не реагирует на повторное раздражение любой силы, называется абсолютной рефрактерностью. После абсолютной рефрактерности возбудимость ткани постепенно восстанавливается до исходного уровня. Период пониженной возбудимости получил название относительной рефрактерности. В эту фазу можно вызвать возбуждение ткани, но для этого нужен раздражитель большей силы. В период относительной рефрактерности в возбужденной ткани развиваются процессы, направленные на восстановление исходных свойств ткани, характерные для состояния покоя.

3. Период экзальтации или повышенной возбудимости.

В фазу экзальтации восстановительные процессы в клетке заканчиваются, и возбудимость клетки повышается. Когда новый импульс раздражения застаёт 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. Фаза экзальтации играет важную физиологическую роль в осуществлении ритмической деятельности нервной и мышечной ткани. Когда раздражение наносится в ритме, совпадающем по времени с фазой экзальтации, тогда обеспечивается наиболее эффективная деятельность ткани.

4. Период субнормальности, когда возбудимость ткани незначительно снижена по сравнению с величиной возбудимости в состоянии физиологического покоя.

### Свойства мышц

Строение скелетных мышц. Скелетные мышцы состоят из группы мышечных пучков. Каждый из них включает тысячи мышечных волокон с диаметром от 20 до 100 мкм и длиной до 12-16 см. Каждое волокно окружено (покрыто) истинной клеточной оболочкой - сарколеммой и содержит от 1000 до 2000 и более плотно упакованных миофибрилл (диаметром 0,5 - 2 мкм). Миофибриллы состоят из тонких и толстых нитей – протофибрилл. Тонкие нити состоят из белка актина, толстые - из миозина.

К основным функциональным свойствам мышечной ткани относятся возбудимость, сократимость, растяжимость, эластичность и пластичность.

Возбудимость - способность мышечной ткани переходить в состояние возбуждения при действии тех или иных раздражителей.

Возбуждение в мышцах проводится изолированно, т.е. не переходит с одного мышечного волокна на другое. Скорость распространения возбуждения в белых и красных волокнах скелетных мышц различна: в белых волокнах она равна 12-15, в красных - 3-4 м/с.

Растяжимость - свойство мышцы удлиняться под влиянием силы тяжести (нагрузки). Чем больше нагрузка, тем больше растяжимость мышцы.

Эластичность - свойство деформированного тела возвращаться к первоначальному своему состоянию после удаления силы, вызвавшей деформацию.

Пластичность - свойство тела деформироваться под действием механических нагрузок, сохранять приданную им длину или вообще форму после прекращения действия внешней деформирующей силы..

#### Сократимость и виды сокращения мышц

При прямом или непрямом раздражении мышца укорачивается или же развивает напряжение в продольном направлении. Это изменение формы или напряжения мышцы носит название мышечного сокращения, следовательно, сократимость - это специфическая деятельность мышечной ткани при ее возбуждении.

Для изучения свойств мышц в учебных целях и в эксперименте в качестве объекта обычно используют нервно-мышечный препарат лягушки, а в качестве раздражителя - электрический ток. Запись сокращений мышцы на приборе кимографе при прямом или непрямом раздражении называется миографией.

Различают различные режимы сокращения мышц, которые определяются частотой и силой поступающих импульсов возбуждения.

На прямые и непрямые раздражения частотой не более 6-8 Гц мышца, состоящая из медленных двигательных единиц, отвечает одиночными сокращениями. Сокращение наступает не сразу после нанесения раздражения, а через определенный промежуток времени, называемый латентным периодом. Его величина составляет для икроножной мышцы лягушки 0,01 с. Фаза укорочения длится 0,04 с, фаза расслабления - 0,05 с.

#### Тетаническое сокращение мышцы

При воздействии на мышцу ритмических раздражений высокой частоты наступает сильное и длительное сокращение мышцы, которое называется тетаническим сокращением или тетанусом. Этот термин впервые применил Э. Вебер в 1821 году.

Тетанус может быть зубчатым (при частоте раздражений 20-40 Гц) или сплошным, гладким (при частоте 50 Гц и выше). Амплитуда тетанического сокращения в 2-4 раза выше амплитуды одиночного сокращения при той же силе раздражения. Гладкий тетанус возникает тогда, когда очередной импульс раздражения действует на мышцу до начала фазы расслабления. При очень большой частоте раздражений каждое очередное раздражение будет попадать на фазу абсолютной рефрактерности, и мышца вообще не будет сокращаться. Высота мышечного сокращения при тетанусе зависит от ритма раздражения, а также от возбудимости и лабильности, которые изменяются в процессе сокращения мышцы. Тетанус наиболее высокий при оптимальном ритме, когда каждый последующий импульс действует на мышцу в фазу экзальтации, вызванной предыдущим импульсом. В этом случае создаются наилучшие условия (оптимум силы и частоты раздражения, оптимум ритма) для работы мышцы.

Различают два основных типа мышечных сокращений - изотонический и изометрический. Когда мышца при раздражении сокращается, не поднимая никакого груза, происходит укорочение мышечных волокон, но их напряжение не меняется и равно нулю, такое сокращение называют изотоническим (греч. *isos* - равный, *tonos* - напряжение). Изометрическое (греч. *isos* - равный, *meros* - мера) - это сокращение, при котором длина волокон не уменьшается, но их напряжение возрастает (сокращение при неизменной длине).

#### Теория мышечного сокращения

Сокращение - это изменение механического состояния миофибриллярного аппарата мышечных волокон под влиянием нервных импульсов.

Современная теория мышечного сокращения получила название теории скользящих нитей. Согласно этой теории "скольжения" в основе сокращения лежит взаимодействие между актиновыми и миозиновыми нитями миофибрилл вследствие образования поперечных мостиков между ними.

Во время скольжения сами актиновые и миозиновые нити не укорачиваются, но длина саркомера изменяется. В расслабленной, а тем более растянутой мышце активные 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. Суммарное укорочение всех саркомеров вызывает укорочение миофибрилл, и мышца сокращается.

#### Химизм мышечного сокращения

Непосредственным прямым источником свободной химической энергии для сокращения мышц является АТФ, которая подвергается гидролитическому расщеплению до АДФ и неорганического фосфата во время сокращения мышцы. Ресинтез АТФ происходит в результате расщепления креатинфосфата на креатин и фосфорную кислоту. Креатинфосфата в мышцах содержится больше, чем АТФ (около 30 ммоль/л). При интенсивной мышечной работе запасы креатинфосфата так же быстро истощаются, и в этих условиях ресинтез АТФ может осуществляться только за счет реакции гликолиза и тканевого дыхания.

При интенсивной мышечной нагрузке большой расход АТФ не покрывается доставкой обычных субстратов и кислорода кровью. В этих условиях энергетическим субстратом становится резервный полисахарид мышц - гликоген.

В аэробных условиях часть молочной кислоты окисляется в цикле Кребса до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$  при одновременном образовании АТФ. Большая же часть молочной кислоты в процессе гликогенеза снова превращается в гликоген.

Когда органы дыхания и кровообращения не могут полностью обеспечить мышцы необходимым количеством кислорода, возникает кислородная задолженность.

### Теплообразование при мышечной работе

При мышечном сокращении выделяется энергия. 30 % - механическая и 70 % - тепловая (из них 40 % образуется при сокращении мышц, а 60 % - при расслаблении).

### Сила, работа и утомление мышц

Основными показателями, характеризующими деятельность мышц, являются их сила и работоспособность.

Сила мышц. Сила - мера механического воздействия на мышцу со стороны других тел, которая выражается в ньютонах или кг-силах. При изотоническом сокращении в эксперименте сила определяется массой максимального груза, который мышца может поднять (динамическая сила), при изометрическом - максимальным напряжением, которое она может развить (статическая сила).

Изометрически сокращающаяся мышца развивает максимально возможное для нее напряжение в результате активации всех мышечных волокон. Такое 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 называется относительной силой мышцы, измеряемой в кг/см<sup>2</sup>.

Сравнительным показателем силы разных мышц является абсолютная мышечная сила - отношение максимальной силы мышцы к ее физиологическому поперечнику, т.е. максимальный груз, который поднимает мышца, деленный на суммарную площадь всех мышечных волокон.

### Работа мышц

При изометрическом и изотоническом сокращении мышца совершает работу.

Оценивая деятельность мышц, обычно учитывают только производимую ими внешнюю работу.

Работа мышцы, при которой происходит перемещение груза и костей в суставах называется динамической.

Работа (W) может быть определена как произведение массы груза (P) на высоту подъема (h)

$$W = P \cdot h \text{ Дж (кг/м, г/см)}$$

Установлено, что величина работы зависит от величины нагрузки. Зависимость работы от величины нагрузки выражается законом средних нагрузок: наибольшая работа производится мышцей при умеренных (средних) нагрузках.

Максимальная работа мышцами выполняется и при среднем ритме сокращения (закон средних скоростей).

Утомление мышц. Утомление - временное снижение или потеря работоспособности отдельной клетки, ткани, органа или организма в целом, наступающее после нагрузок (деятельности). Утомление мышц происходит при их длительном сокращении (работе) и имеет определенное биологическое значение, сигнализируя об истощении (частичном) энергетических ресурсов.

При утомлении понижаются функциональные свойства мышцы: возбудимость, лабильность и сократимость.

#### Свойства гладких мышц

В организме домашних животных гладкие мышцы находятся во внутренних органах, 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 длительное время находиться в сокращенном состоянии без утомления. Они состоят из удлиненных клеток веретеновидной формы.

Возбудимость гладких мышц. Гладкие мышцы менее возбудимы, чем скелетные: порог возбудимости выше, а хронотоксичность больше. Мембранный потенциал гладких мышц у различных животных составляет от 40 до 70 мВ.

Сокращения гладких мышц имеют существенные различия по сравнению со скелетными мышцами:

1. Скрытый (латентный) период одиночного сокращения гладкой мышцы значительно больше, чем скелетной (например, в кишечной мускулатуре кролика он достигает 0,25 - 1 с).

2. Одиночное сокращение гладкой мышцы значительно продолжительнее, чем скелетной. Так, гладкие мышцы желудка лягушки сокращаются в течение 60 - 80, кролика - 10-20 с.

3. Особенно медленно происходит расслабление после сокращения.

4. Благодаря продолжительному одиночному сокращению гладкая мышца может быть приведена в состояние длительного стойкого сокращения, напоминающего тетаническое сокращение скелетных мышц относительно редкими раздражениями; в этом случае интервал между отдельными раздражениями составляет от одной до десятков секунд.

5. 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.

6. Медленное сокращение гладких мышц сочетается с большой силой. Например, мускулатура желудка птиц способен поднимать массу, равную 1 кг на 1 см<sup>2</sup> своего поперечного сечения.

7. Одно из физиологически важных свойств гладких мышц - реакция на физиологически адекватный раздражитель растяжение. Любое растяжение гладких мышц вызывает их сокращение. Свойство гладких мышц реагировать на растяжение сокращением играет важную роль для осуществления физиологической функции многих гладкомышечных органов (например, кишечника, мочеточников, матки).

Тонус гладких мышц. Способность гладкой мышцы длительное время находиться в напряжении в покое под влиянием редких импульсов раздражения обозначают тонусом. Длительные тонические сокращения гладких мышц особенно отчетливо выражены в сфинктерах полых органов, стенках кровеносных сосудов.

Пластичность и эластичность гладких мышц. Пластичность в гладких мышцах хорошо выражено, что имеет большое значение для нормальной деятельности гладких мышц стенок полых органов: желудка, кишечника, мочевого пузыря. Например, благодаря пластичности гладкой мускулатуры стенок мочевого пузыря давление внутри его относительно мало изменяется при разной степени его наполнения. Эластичность в гладких мышцах выражена слабее, чем в скелетных, но гладкие мышцы способны очень сильно растягиваться.

#### Физиологические свойства нервного волокна

Различают мякотные, или миелинизированные, и безмякотные нервные волокна. Диаметр мякотных нервных волокон колеблется от 1 до 25 мкм, безмякотных - от 0,5 до 2 мкм.

Каждое мякотное волокно содержит осевой цилиндр и две оболочки: миелиновую и шванновскую. Миелиновая оболочка не сплошная, а прерывается. В этом участке образуются перехваты Ранвье.

Мякотные и безмякотные волокна идут пучками. Несколько пучков составляют нерв. Большинство нервов содержат афферентные и эфферентные волокна (смешанные нервы).

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 трофическую функцию и функцию электрического изолятора. Благодаря миелиновой оболочке возбуждение (круговые токи) в нервном мякотном волокне возникает только в перехватах Ранвье.

#### Свойства нервных волокон.

Как всякая возбуждаемая ткань нервное волокно обладает рядом свойств: возбудимостью, лабильностью и проводимостью (изолированным и двухсторонним проведением импульсов) и другими свойствами.

Возбудимость. Разные нервные волокна обладают различной возбудимостью. Мякотные нервные волокна обладают более высокой возбудимостью, по сравнению с безмякотными.

Лабильность. Мякотные нервные волокна обладают более высокой лабильностью по сравнению с другими нервными образованиями. В чувствительных нервных волокнах частота разряда может достигать 1000 и более импульсов в 1 сек. Очень низкая лабильность у безмякотных волокон.

Изолированное проведение возбуждения. Несмотря на то, что нерв состоит из многих пучков нервных волокон, возбуждение по каждому волокну распространяется изолированно, не переходя на соседнее. Это обеспечивает

ся наличием миелиновой оболочки, которая (как указано выше) обладает хорошими изолирующими свойствами, как и любая другая оболочка.

В безмякотном волокне возбуждение распространяется медленно, потенциалы действия небольшие, хотя оболочка волокна тонкая, импульсы все равно передаются изолированно.

Физиологическая и анатомическая непрерывность является обязательным условием для проведения импульсов по нервному волокну. Возбуждение может проводиться только по целому, неповрежденному нервному волокну. При повреждении оболочки нарушается изолированное проведение. При перерезке нерва, его сдавливании, сильном растягивании или отравлении (мышьяк, новокаин) 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.

#### Скорость проведения возбуждения

Мякотные волокна проводят возбуждение со скоростью от 5 до 120 м/с. В безмякотных нервных волокнах типа С - от 0,5 до 3 м/с, в скелетных мышечных волокнах - до 5 м/с.

Обмен веществ в нервном волокне. Интенсивность обмена веществ в нервных волокнах в состоянии покоя невысокая. При возбуждении в нервном волокне обмен веществ увеличивается, возрастает потребление кислорода и выделение углекислоты, а также тепла.

Нервные волокна мало утомляемы.

#### Синапсы, механизм передачи возбуждения

Переход (передача) возбуждения с нервного волокна на иннервируемую им клетку (нервную, мышечную, секреторную) осуществляется через специализированное образование, которое получило название синапс.

Синапс (греч. *synapsis* - соединение, связь) - специализированная зона контакта между нейронами или нейронами и другими возбудимыми образованиями, обеспечивающая передачу возбуждения с сохранением, изменением или исчезновением ее информационного значения.

Синапсы могут быть между двумя нейронами (межнейронные), между нейроном и мышечным волокном (нервно-мышечные), между рецепторными образованиями и отростками чувствительных нейронов (рецепторно-нейронные), между отростками нейрона и другими клетками (железистыми).

В зависимости от локализации, функции, способа передачи возбуждения и природы медиатора, синапсы делятся на центральные и периферические, возбуждающие и тормозные, химические, электрические, смешанные, холинергические или адренергические.

Синапс состоит из пресинаптической мембраны, синаптической щели и постсинаптической мембраны.

В состоянии физиологического покоя на нервных окончаниях имеются пузырьки, заполненные медиатором (например ацетилхолином). При возбуждении пузырек лопаются и медиатор просачивается в синаптическую щель и действует на постсинаптическую мембрану, изменяя ее проницаемость для ионов натрия и калия. Мембрана деполяризуется, в ней возникает потенциал действия и импульс переходит с нервного волокна на мышечное.

Пресинаптическая мембрана не чувствительна к медиатору и поэтому возбуждение может передаваться в синапсах только в одном направлении.

Возбуждение в синапсах передается с замедлением потому, что необходимо какое-то время для выделения медиатора, прохождения его через синаптическую щель и воздействия на постсинаптическую мембрану.

### Парабиоз и его стадии

Изучая влияние различных химических и физических раздражителей на нерв нервно-мышечного препарата лягушки Н.Е. Введенский установил, закономерности изменения функционального состояния нерва в раздражаемом участке. Он доказал, что процессы возбуждения и торможения происходят в одних и тех же нервных волокнах, а их перевозбуждение приводит к развитию торможения. Результаты исследований легли в основу его теории о парабиозе (греч. para -около, bios - жизнь).

Парабиоз – это такое состояние нерва, при котором он жив, но временно потерял способность к проведению возбуждения.

Парабиоз возникает под влиянием на нерв токсинов, ядов, наркотиков. В участке действия этих веществ снижается лабильность нерва и наблюдаются 3 стадии парабиоза:

1. Уравнительная, когда вследствие снижения лабильности нерва на раздражитель большой и малой силы наблюдается одинаковая ответная реакция.
2. Парадоксальная, когда на раздражитель большой силы возникает малая ответная реакция, а на раздражитель малой силы – большая.
3. Торможение, когда при воздействии на нерв раздражителем любой силы и частоты мышца не сокращается.

Если действие наркотических веществ не прекращается, то нерв погибает. При прекращении их действия проводимость нерва восстанавливается в обратном порядке.

**Контрольные вопросы:** 1.Основные физиологические свойства мышц и нервов (физиологический покой, возбуждение, торможение). 2.Раздражители и их классификация. 3.Характеристика возбудимых тканей: порог возбуждения, полезное время, хронаксия, лабильность. 4.Поперечно-полосатые мышцы (строение, возбудимость, проводимость, сократимость). 5.Виды сокращения мышц. 6.Абсолютная сила, работа, тонус и утомление мышц. 7.Особенности физиологии гладких мышц. 8.Нервные волокна и их свойства. 9.Синапсы, строение, классификация, механизм и особенности синаптической передачи возбуждения. 10.Парабиоз и его стадии.

## Глава 12. Центральная нервная система

Нервная система представителей животного мира включает множество различных групп нервных клеток и их многочисленных отростков, которые вступают в связь друг с другом и обеспечивают регуляцию, координацию и интеграцию всех процессов организма.

В процессе эволюции нервная система претерпела значительные изменения. У сельскохозяйственных животных центральная нервная система представлена скоплением нервных клеток (нейронов), образующих головной и спинной мозг (рис. 8).

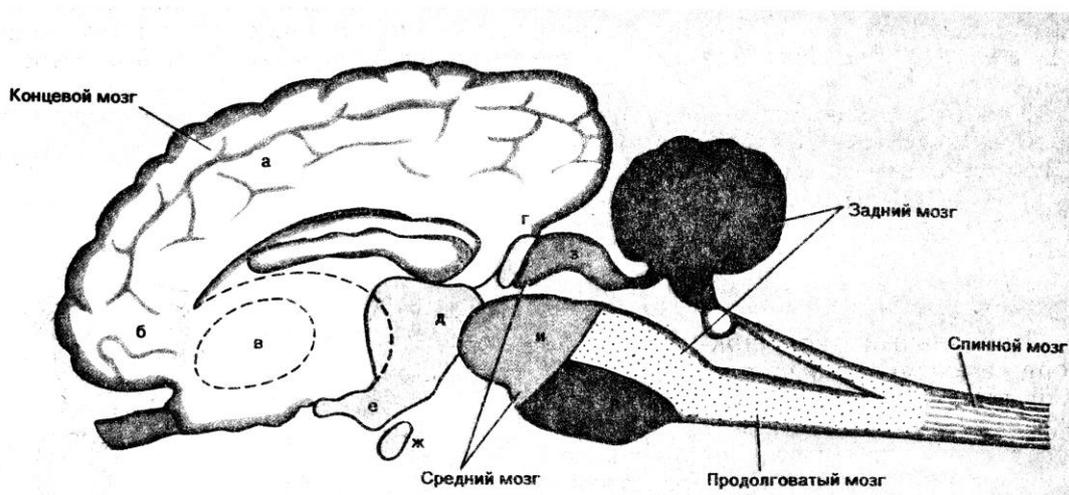


Рис.8. Схема основных отделов центральной нервной системы:

а- полушария; б- обонятельный мозг; в- базальный ганглий (полосатое тело); г- эпифиз; д- таламус; е- гипоталамус; ж- гипофиз; з- четверохолмие; и- ножки мозга; к- мозжечок; л- мост мозга.

### Нейронное строение и рефлекторная деятельность ЦНС рефлексы и их классификация

Центральная нервная система в морфологическом отношении состоит из двух компонентов - нервных клеток (нейронов) и нейроглии (совокупность всех других клеточных элементов нервной ткани).

Функциональной единицей (элементом) ЦНС является нейрон. Количество нейронов в организме животных огромно (примерно 50 млрд).

Главная функция нейронов заключается в приеме сигналов от рецепторов или других нервных клеток, хранении и переработке информации и передача нервных импульсов к другим возбудимым клеткам - нервным, мышечным или секреторным.

В функциональном отношении нейроны подразделяют на 3 основных вида (класса, группы):

- чувствительные (сенсорные, афферентные) нейроны, которые воспринимают сигналы из внешней или внутренней среды;

- вставочные (промежуточные, ассоциативные) нейроны, которые связывают разные нервные клетки друг с другом;
- двигательные (эффекторные) нейроны, которые передают нисходящие влияния от вышеразположенных отделов ЦНС к нижеразположенным или из ЦНС к рабочим органам (эффекторам).

### Рефлекторная деятельность ЦНС

В основе деятельности всех без исключения отделов центральной нервной системы, включая и ее высший отдел кору больших полушарий головного мозга, лежит рефлекс. Рефлексом называют возникновение, изменение или прекращение функциональной активности органов, тканей или целостного организма, осуществляемое при участии центральной нервной системы в ответ на раздражение рецепторов организма.

Рефлекторная дуга - совокупность образований, необходимых для осуществления рефлекса. Любая рефлекторная дуга начинается с раздражения чувствительных нервных окончаний - рецепторов, в которых возникает возбуждение. Затем оно передается по афферентным волокнам (афферентное звено) в ЦНС (центральное звено), где переключается на эфферентные нейроны (эфферентное звено), наконец, по эфферентным нервным волокнам возбуждение достигает эффлекторов (например, мышца, железа), где заканчивается действием (сокращением мышцы, секрецией железы). Таким образом, дуга простого рефлекса состоит из следующих компонентов: 1) рецепторов; 2) чувствительного (афферентного, центростремительного) нейрона (рецепторы являются окончаниями одного из его отростков); 3) промежуточного нейрона (вставочного); 4) эфферентного (центробежного) нейрона; 5) органа эффлектора.

Для осуществления рефлекса необходима целостность всех компонентов рефлекторной дуги.

Возбуждение с одних нервных клеток на другие передается через синапсы.

В рефлекторной дуге возбуждение проводится всегда в одном направлении, что обусловлено односторонним проведением возбуждения в синапсах. Различают моносинаптическую или двухнейронную рефлекторную дугу (простая) и полисинаптическую или трех-, четырех и т.д. нейронную рефлекторную дугу (сложная).

Скорость проведения возбуждения по рефлекторной дуге всегда меньше по сравнению со скоростью проведения возбуждения по нервным волокнам.

Промежуток времени от момента раздражения рецепторов до ответной реакции исполнительного органа называется временем рефлекса. Чем больше нейронов, а следовательно и числа синапсов в центральном звене рефлекторной дуги, тем продолжительнее время рефлекса. Время рефлекса зависит от структурно-функциональных особенностей нервных волокон, которые обладают разной скоростью проведения возбуждения, а также от силы раздражителя.

Раздражение воспринимается рецептором.

Существует несколько видов рецепторов: экстерорецепторы (наружные, в коже), интерорецепторы (внутренние органы) и проприорецепторы - в мышцах, суставах, сухожилиях.

Каждый рефлекс имеет свое рецептивное поле, т.е. определенную область ткани, органа, где располагаются рецепторы и рефлексогенную зону, т.е. координирующий аппарат в ЦНС.

#### Классификация рефлексов

Все рефлексы делятся на 2 большие группы: безусловные (врожденные) и условные (приобретенные). Безусловные рефлексы можно классифицировать на группы по ряду признаков.

По месту расположения рецепторов, вызывающих рефлекторный акт: экстерорецептивные - рефлексы на слуховые, обонятельные, вкусовые, зрительные, механические и термические стимулы.

Интерорецептивные рефлексы, возникающие при раздражении интерорецепторов вследствие изменений условий среды и направленные на сохранение постоянства внутренней среды. Проприорецептивные рефлексы (лат. *proprius* собственный + *capio* брать, принимать) - рефлексы, возникающие при раздражении рецепторов, расположенных в структурах опорно-двигательной системы (суставные, сухожильные, мышечные) и в тканях (механорецепторы, хеморецепторы и др.).

По расположению центрального звена: спинальные - центр в спинном мозге; бульбарные - продолговатом; мезэнцефалические - среднем; диэнцефалические - промежуточном; кортикальные - в коре головного мозга.

По локализации эфферентной части: соматические и вегетативные рефлексы. По характеру ответной реакции: двигательные, секреторные, сосудистые. По характеру влияния на деятельность эффектора: возбуждающие и тормозные.

По биологическому значению: пищевые, оборонительные, половые, локомоторные и др. рефлексы.

#### Нервные центры и их свойства

Нервный центр – это сложное сочетание нейронов, согласованно включающихся в регуляцию определенной функции или в осуществление рефлекторного акта.

Клетки нервного центра связаны между собой синаптическими контактами и отличаются огромным разнообразием и сложностью внешних и внутренних связей. Например, дыхательный центр представляет собой совокупность нервных образований спинного, продолговатого, среднего, промежуточного мозга и коры больших полушарий.

В нервных центрах существуют особенности проведения возбуждения.

### Одностороннее проведение возбуждения в синапсах

По нервным волокнам импульсы возбуждения способны распространяться в обе стороны от места раздражения. В центральной же нервной системе они распространяются обычно лишь в одном направлении - только с афферентных нейронов на эфферентные. Одностороннее проведение возбуждения в нервных центрах обусловлено строением и особенностями передачи возбуждения в синапсах.

### Синаптическая задержка проведения возбуждения

Для того, чтобы возбуждение распространилось по рефлекторной дуге затрачивается определенное время.

На период прохождения возбуждения с афферентного нерва на эфферентный требуется некоторое время, т.е. происходит замедление проведения возбуждения по нервным центрам, получившее 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.

### Суммация импульсов в нервных центрах

В нервном волокне каждое одиночное раздражение (пороговой и сверхпороговой силы) вызывает один импульс возбуждения. На раздражитель допороговой силы реакция отсутствует. Чтобы вызвать рефлекс необходимо быстрое нанесение допороговых раздражений одно за другим. Это явление получило название временной или последовательной суммации. Ее сущность состоит в следующем. Квант медиатора, выбрасываемого окончанием аксона при нанесении одного допорогового раздражения, слишком мал 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 квантов 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 пространственная суммация. Она характеризуется тем, что если раздражать одно афферентное 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 суммируются в нервном центре.

### Последовательное возбуждение в центрах

В нервном волокне одиночное раздражение пороговой силы вызывает лишь одиночный импульс возбуждения. В нервных же центрах возбуждение

часто продолжается некоторое время даже после прекращения раздражения рецепторов или афферентных волокон. Это возбуждение, вспыхивающее в виде нескольких разрядов эфферентных импульсов после прекращения афферентного раздражения получило название последствия или последовательного возбуждения.

Это свойство нервного центра связано с тем, что нервные импульсы обычно достигают афферентных нейронов не все одновременно: идущие по более прямому пути - быстрее, по менее прямому значительно медленнее. Эти запаздывающие импульсы поддерживают возбужденное состояние соответствующего центра.

#### Трансформация ритма и силы импульсов

Трансформация - это преобразование, превращение - одно из свойств проведения возбуждения в центре, заключающееся в способности нейрона изменять ритм приходящих импульсов. Особенно четко проявляется трансформация ритма возбуждения при раздражении афферентного волокна одиночными импульсами. На такой импульс нейрон отвечает серией импульсов. В нервных центрах может происходить и трансформация силы импульсов: слабые импульсы усиливаются, а сильные ослабевают.

#### Иррадиация возбуждения

Иррадиация - распространение процесса возбуждения из одного участка ЦНС в другие. Согласно И.П.Павлову иррадиация возбуждения лежит в основе генерализации условного рефлекса и играет важную роль в формировании временной связи.

Основой для иррадиации возбуждения является определенная морфологическая и функциональная структура различных отделов мозга, в связи с чем возбуждение распространяется по определенным путям и в определенной временной последовательности.

Распространение возбуждения во всех направлениях, по всем этажам ЦНС обусловлено наличием огромного количества коллатералей.

#### Утомляемость нервных центров

Утомляемость - это временное снижение или полное прекращение ответных реакций при продолжительном раздражении рецепторов афферентных нервных волокон. Утомление нервных центров вызывается, прежде всего, нарушением проведения возбуждения в межнейронных синапсах в результате расхода медиаторов, истощения энергетических запасов и накопления промежуточных продуктов метаболизма.

#### Доминанта

Доминанта - временное стойкое возбуждение нервного центра, определяющее целесообразное поведение животного в конкретных условиях. Доминантный нервный центр притягивает к себе возбуждение из других нервных центров и одновременно подавляет их деятельность, что приводит к

блокаде реакций этих центров на те стимулы, которые ранее активировали их. Типичные черты доминанты проявляются в обнимательном рефлексе у самцов лягушек весной. Любое раздражение, например нанесение на лапку кислоты, приводит в таком состоянии к усилению обнимательного рефлекса.

Характерные черты доминанты: повышенная возбудимость, стойкость, способность к суммированию и инертность возбуждения, т.е. способность продолжать реакцию, когда первоначальный стимул уже миновал. Учение о доминанте разработано А.А.Ухтомским (1923). Доминанта является общим рабочим принципом центральной нервной системы.

### Координация рефлексов и ее биологическое значение

Координацией называется согласованное проявление отдельных рефлексов, обеспечивающее проявление целостных рабочих актов. Например, такие сложные двигательные акты, как преодоление препятствий, защита животного от опасности и т.п., осуществляются комплексом двигательных рефлексов и обеспечиваются координированной деятельностью их 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 раствором серной кислоты тормозится, если в это время наносить сильное механическое или электрическое раздражение на рецепторы другой лапки.

Это же явление наблюдается и при наложении щипцов на носовую перегородку быка или закрутки на губу лошади: сильное болевое раздражение тормозит двигательные реакции животного.

Такие отношения между нервными центрами, когда возбуждение одного тормозит деятельность другого, ярко выражены при так называемых антагонистических рефлексах, например при сгибательных и разгибательных рефлексах конечностей. Во время ходьбы одна конечность отталкивается от земли, сгибается, другая одновременно разгибается, осуществляя опору.

### Торможение в ЦНС

Проявление и осуществление рефлекса возможно только при ограничении распространения возбуждения с одних нервных центров на другие. Это достигается взаимодействием возбуждения с другим нервным процессом, противоположным по эффекту процессом торможения.

Явления торможения в нервных центрах, т.е. в центральной нервной системе были впервые открыты в 1862 году И.М.Сеченовым.

В ЦНС различают первичное торможение развивающееся в тормозящих нейронах и вторичное, возникающее при определенных условиях в тех же самых нейронах, в которых происходит возбуждение. Первичное торможение возникает на постсинаптической мембране в результате ее гиперполяризации. Вторичное торможение может быть пессимальным, возникающим в случаях, если частота поступающих импульсов в нервные центры превышает их лабильность и парабийотическое торможение, возникающее при патологи-

ческих процессах, когда лабильность центров настолько снижена, что и обычные возбуждения для них являются сверхсильными или очень частыми.

### Автономная (вегетативная) нервная система

В настоящее время считается, что вегетативная нервная система является частью нервной системы, которая иннервирует внутренние органы, кожу, гладкую мускулатуру, железы внутренней секреции и сердце. Вегетативная нервная система имеет двухнейронный принцип строения. Структурные и функциональные особенности вегетативной нервной системы побудили некоторых физиологов рассматривать ее как “автономную”, т.е. не зависящую в своих функциях от деятельности ЦНС. Вегетативная нервная система отличается от соматической рядом структурных и функциональных особенностей:

1. Соматические нервные волокна равномерно распределены на всем протяжении стволовой и спинномозговой части ЦНС, начиная с четверохолмия и кончая крестцовым отделом спинного мозга. Они выходят из всех сегментов без пропуска и сегментарно распределяются на периферии, доходя до иннервируемых мышц без перерыва.

2. Эфферентные вегетативные пути имеют, как правило, двухнейронную структуру. Волокна вегетативной нервной системы после выхода из ЦНС не доходят до иннервируемого органа, как у соматической системы, а заканчиваются в вегетативных ганглиях. От ганглиев начинается второй нейрон, волокна которого уже доходят до иннервируемого органа. Волокна, идущие от ЦНС до узла называют преганглионарными, а волокна, идущие от ганглия к органу, - постганглионарными. Следовательно, центробежный путь вегетативной нервной системы состоит из двух нейронов и прерывается в ганглиях. Ганглии являются своеобразными центрами, способными регулировать иннервируемые органы путем местных рефлексов даже после выключения связи органов с ЦНС.

3. Наличие в вегетативных ганглиях большого числа эфферентных нейронов обуславливает явление дивергенции. В результате нервные импульсы вегетативной нервной системы распространяются по эффекторам более широко, чем импульсы соматической нервной системы, адресованные к двигательному аппарату.

4. Вегетативные волокна очень тонки (5-7 мкм в диаметре) и большей частью лишены миелиновой оболочки. Преганглионарные волокна имеют тонкую миелиновую оболочку, постганглионарные волокна безмякотные. Соматические же нервы состоят из толстых волокон (12-14 мкм в диаметре) с очень сильно развитой мякотной оболочкой.

5. Скорость проведения нервного импульса по вегетативным волокнам значительно ниже, чем по соматическим (1-30 м/с против 60-120 м/с). Им свойственна более низкая возбудимость и меньшая лабильность при более длительном рефрактерном периоде. Вегетативные волокна способны к регенерации.

6. Потенциалы действия в вегетативных нервных волокнах более продолжительны, чем потенциалы действия в соматических нервных волокнах.

7. В синапсах вегетативных ганглиев наблюдается более длительная синаптическая задержка и возбуждающий постсинаптический потенциал, а также более резко выраженная следовая гиперполяризация, чем в возбуждающих синапсах соматической нервной системы.

8. Вегетативные нервные волокна могут оказывать на органы пусковое, регулирующее или адаптационно-трофическое влияние. Если органу свойственна автоматия (например, кишечник, сердце), то вегетативная нервная система усиливает или ослабляет эту деятельность, т.е. происходит регулирующее влияние. Если деятельность органа возникает вследствие влияния импульсов со стороны вегетативной нервной системы, то происходит пусковое влияние. Адаптационно-трофическое влияние вегетативной нервной системы заключается в регулировании уровня обмена веществ в органе, ткани или в целом организме.

#### Симпатический и парасимпатический отделы вегетативной нервной системы

Парасимпатический отдел и симпатический отдел вегетативной нервной системы отличаются друг от друга рядом признаков:

1. Их центры лежат в разных участках ЦНС.
2. Ганглии симпатической 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 волосяных 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 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 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 блокируются атропином, тогда как волокна симпатической системы - эрготоксином.

7. Деятельность симпатической нервной системы направлена на мобилизацию энергетических ресурсов и защитных сил организма при физическом или умственном напряжении, преодолении стрессовых ситуаций (перераспределение кровотока, усиление сердечной деятельности, повышение содержание глюкозы в крови, активизация механизмов терморегуляции, иммунной защиты, свертывания крови, поддержания эмоционального напряжения), в то время как деятельность парасимпатического отдела направлена на восстановление энергетических ресурсов и текущую регуляцию физиологических процессов. Активирующие влияния парасимпатической нервной системы преобладают во время сна, отдыха, после кормления животного.

8. Деятельность парасимпатического и симпатического отдела вегетативной нервной системы вызывают противоположный эффект, в то же время, в большинстве случаев, оба отдела действуют как функциональные синергисты, обеспечивая в процессе взаимодействия оптимальный режим работы органа. Например, возбуждение симпатических нервов усиливает работу сердца, а возбуждение парасимпатических нервов, в частности блуждающего нерва, угнетает сердечную деятельность.

**Контрольные вопросы:** 1. Что такое нейрон, какие виды нейронов бывают? 2. Что называется рефлексом, рефлекторной дугой? 3. Из каких звеньев состоит рефлекторная дуга? 4. Что такое время рефлекса? 5. Что такое нервный центр? 6. Перечислите свойства нервных центров. 7. Раскройте сущность свойства доминанты. 8. Охарактеризуйте свойство одностороннего проведения возбуждения в нервных центрах. 9. В чем заключается синаптическая задержка и суммация возбуждения в нервных центрах? 10. Чем обусловлена иррадиация возбуждения и утомляемость нервных центров? 11. Раскройте сущность процесса торможения в нервной системе и назовите виды торможения. 12. Назовите структурные и функциональные отличия вегетативной нервной системы от соматической. 13. Назовите функциональные особенности парасимпатического отдела вегетативной нервной системы. 14. Назовите функциональные особенности симпатического отдела вегетативной нервной системы.

### Глава 13. Высшая нервная деятельность

Высшая нервная деятельность представляет собой совокупность условных рефлексов и определяет все многообразие в поведении животных. Материальной основой ВНД являются большие полушария головного мозга и их кора.

Тип ВНД – это комплекс врожденных и приобретенных свойств центральной нервной системы, характеризующих индивидуальные особенности всей деятельности определенного животного.

На один и тот же стимул различные люди и животные реагируют по-разному. Это различие в индивидуальных реакциях легло в основу классификации людей по темпераменту впервые предложенной древнегреческим врачом Гиппократом. В зависимости от преобладания в организме одной из четырех жидкостей (крови, желчи, черной желчи или слизи) Гиппократ выделил четыре темперамента у людей – сангвиник, холерик, меланхолик, флегматик.

И.П. Павлов в основу характеристики типов положил три свойства нервных процессов.

Первое свойство – сила процессов возбуждения и торможения, характеризующаяся работоспособность клеток коры головного мозга. Это свойство определяется предельной силой раздражения на которую животные адекватно реагируют и могут быть образованы положительные и отрицательные условные рефлексы без развития запредельного торможения. По этому свойству нервные процессы могут быть сильными и слабыми.

Второе свойство – уравновешенность или соотношение, баланс силы процессов возбуждения и торможения. У одних животных это соотношение может быть одинаковым – это уравновешенные процессы, а у других – сила одного процесса (возбуждения или торможения) преобладает над другим – неуравновешенные процессы.

Если процесс возбуждения преобладает над процессом торможения, то животное характеризуется большой возбудимостью и у него наряду с быстрым образованием положительных условных рефлексов отмечается трудность выработки дифференцировок. Если, наоборот, процесс торможения преобладает над возбуждением, то у животного сильные раздражители вызывают общее корковое торможение.

Третье свойство – подвижность процессов возбуждения и торможения, т.е. скорость, с которой они могут сменять друг друга. У одних животных они могут медленно сменяться (инертные), у других – быстро (подвижные). Исходя из этих свойств и особенностей нервных процессов – возбуждения и торможения И.П. Павлов выделил следующие типы:

1. По силе – сильный и слабый;
2. По уравновешенности – уравновешенный и неуравновешенный;
3. По подвижности – подвижный и инертный.

Из этих комбинаций И.П. Павлов выделил четыре типа ВНД.

1. Сильный, уравновешенный, подвижный (сангвиник).
2. Сильный, уравновешенный, инертный (флегматик).
3. Сильный, неуравновешенный с преобладание процессов возбуждения над процессами торможением (холерик).
4. Слабый (меланхолик).

Приведенная классификация типов в определенной степени схематична. Чаще всего встречаются животные с различными промежуточными вариантами от одного типа к другому. Тип нервной системы определяется не только врожденными, но и приобретенными в процессе индивидуальной жизни и тренировки свойствами. Пластичность нервных центров позволяет вырабатывать новые, измененные свойства нервных процессов и формы поведения животных. Поэтому врожденные типологические особенности нервной системы нельзя рассматривать как нечто неизменное.

Животные сильного, уравновешенного, подвижного типа характеризуются большой силой, подвижностью и уравновешенностью нервных процессов. Животные подвижны, спокойно реагируют на изменения внешней среды. Рефлексы быстро вырабатываются и прочно удерживаются. Это наиболее продуктивные, более устойчивые к заболеваниям животные, желательные для комплектования в крупных животноводческих комплексах. Свиноматки этого типа ВНД спокойны, дают хорошие показатели по крупноплодию, многоплодию и молочности. Поросята, полученные от таких свиноматок обладают хорошей резистентностью, ростом и развитием. У коров, устойчивый высокий уровень лактации.

Животные сильного, уравновешенного, инертного типа отличаются меньшей подвижностью, общительностью, они спокойно или даже слабо реагируют на новые раздражители, но могут выдерживать их сильное действие. Рефлексы вырабатываются медленно, но прочно удерживаются. Устойчивая резистентность. Животные этого типа хорошо откармливаются. Производители дают эякулят хорошего качества. Такие производители наиболее работоспособны и при хороших условиях содержания и полноценном кормлении, их можно использовать с повышенной нагрузкой.

Сильный, неуравновешенный, возбудимый тип характеризуется преобладанием процесса возбуждения над торможением. Животные выдерживают действие сильных раздражителей, но они мало способны к тонким дифференцировкам. Возбуждение коры может достигать большой силы и доходить до нарушения нормального соотношения нервных процессов, и аналитической функции коры головного мозга. Животные легко возбудимы, в определенных ситуациях могут быть агрессивны и опасны для окружающих. От быков-производителей можно получать сперму в любых условиях и в любое время, но при неправильном их использовании качество спермы невысокое и у них может наступить половое истощение. Лошади сильного неуравновешенного типа проявляют высокую работоспособность на рыси, но при необходимости повышенной силы тяги они менее работоспособны. Коровы резко

реагируют даже на незначительные изменения внешней среды, усвояемость корма и продуктивность у них снижается.

Слабый тип отличается низкой функциональной подвижностью нервных процессов и легкостью развития процессов торможения. Животные с трудом приспособляются к внешним условиям, склонны к возникновению болезней, неврозов, малопродуктивны и неработоспособны, при вакцинации вырабатывается слабый, непрочный иммунитет.

Основным методом, позволившим И.П. Павлову создать стройное учение о высшей нервной деятельности, является метод условных рефлексов.

Условные рефлексы – это выработанные в процессе индивидуального развития животных подвижные реакции организма.

Их вырабатывают на базе безусловных или врожденных рефлексов при соблюдении следующих основных правил.

1. Животное должно быть помещено в специальную камеру, где оно по возможности будет ограждено от посторонних влияний.

2. Необходимо наличие двух раздражителей: индифферентного, или условного (зажигание лампочки, звонок, удары метронома и т.д.), и безусловного (чаще всего корм).

3. Нужно обеспечить неоднократное сочетание безусловного раздражителя с условным, причем действие условного раздражителя должно несколько предшествовать действию безусловного.

4. Условный раздражитель по физиологическому действию должен быть средней силы и не вызывать резкой реакции со стороны животного.

Условные рефлексы на раздражители (вид, запах корма), в естественных условиях вызывающие безусловные реакции организма, называются натуральными, а образующиеся на раздражители, не имеющие прямого отношения к безусловному рефлексу - искусственными. При изучении условно-рефлекторной деятельности широкое применение находят слюноотделительная, двигательльно-пищевая и двигательльно-оборонительная методики.

Важнейшим условием образования условного рефлекса должно быть неоднократное совпадение во времени действия двух раздражителей: условного или индифферентного (свет, звонок) и безусловного раздражителя (корм, удар током), обязательно вызывающего ответную реакцию со стороны животного.

Вначале выработки рефлекса дача одного условного сигнала (а им может быть любой зрительный, слуховой, запаховый, болевой, температурный и др.) вызывает у животного только ориентировочную реакцию – поворот головы, ушей, глаз и т.д. в сторону его действия. По мере выработки рефлекса эта реакция становится более выраженной и по ней можно судить о прочности условного рефлекса. При этом включение условного сигнала должно на некоторое время предшествовать началу действия безусловного раздражителя.

При выработке условных рефлексов условный сигнал обычно на несколько секунд предшествует действию безусловного раздражителя. В случаях выработки пищевых рефлексов такое отставание одного раздражителя

от другого может составлять 20-30 секунд, а при двигательнo-оборонительных рефлексах 8-10 секунд. После чего некоторое время оба раздражителя действуют совместно. Такие сочетания действия раздражителей повторяют несколько раз с интервалами 2-3 минуты и тогда в различных отделах головного мозга образуется два одновременно возбужденных центра. Пищевой центр от дачи корма возбуждается сильнее, и он является доминирующим, способным притягивать к себе импульсы от менее сильного очага возбуждения (зрительного или слухового центра). После нескольких сочетаний между этими двумя возбужденными центрами по принципу проторенных путей устанавливается временная связь. В дальнейшем при даче только условного сигнала возбуждение от зрительного (слухового) центра по временной связи перейдет к пищевому центру, затем по нисходящим путям в центр слюноотделения продолговатого мозга и далее по эфферентным нервам к слюнным железам, которые начинают выделять слюну. Условный слюноотделительный рефлекс выработан.

При изучении ВНД у сельскохозяйственных животных чаще пользуются двигательнo-пищевой методикой, при которой условно-рефлекторной реакцией является передвижение животного на условный сигнал к кормушке.

Условным раздражителем может служить и определенное время суток, если кормление животных и другие мероприятия проводятся по строго соблюдаемому графику (распорядку дня). Поэтому для поддержания нормального функционирования всех систем организма, в т.ч. и его секреторно-ферментативной функции пищеварительного тракта необходимо строго соблюдать сформированный динамический стереотип, естественный биоритм и условно-рефлекторную деятельность организма во времени.

**Контрольные вопросы:** 1. Какие свойства нервных процессов И.П. Павлов положил в основу учения о типах ВНД? 2. Назовите типы ВНД по И.П. Павлову и объясните их связь с продуктивностью животных. 3. Что такое условный рефлекс, в чем его отличие от безусловного? 4. Назовите правила, которые необходимо соблюдать при выработке условных рефлексов. 5. Чем отличаются натуральные условные рефлексы от искусственных. 6. Опишите механизм образования условного рефлекса.

## Глава 14. Анализаторы

На организм действуют многочисленные внешние и внутренние раздражители: световые, звуковые, химические, болевые и т.д., которые воспринимаются специализированными сенсорными органами или органами чувств, названные И.М. Сеченовым и И.П. Павловым анализаторами.

Согласно учению И.П. Павлова каждый анализатор представляет собой единую функциональную систему, состоящую из трех отделов:

1. Рецепторного или периферического отдела (воспринимающего действие раздражителя);
2. Проводникового, обеспечивающего проведение нервного возбуждения от рецепторного аппарата к другим структурам ЦНС;
3. Центрального, или коркового отдела, являющегося высшим анализаторным отделом, с участием которого нервные возбуждение приобретает новые качества и возникает соответствующее ощущение.

Каждый анализатор в нормальных условиях воспринимает и реагирует только на определенный вид раздражения. Так для глаза такими адекватными раздражителями являются световые волны, для уха - звуковые, для органов обоняния и вкуса - определенные химические вещества, для кожи - температурные и разнообразные механические раздражители.

Различные анализаторы обладают рядом общих свойств

1. Анализаторы обладают чрезвычайно высокой чувствительностью к действию адекватного раздражителя т.е. у них очень низкий порог раздражителя.

Порог раздражения - это минимальная сила (количество) раздражителя при действии которого впервые возникает ощущение.

2. Адаптация - это способность анализаторов приспосабливаться к силе и длительности действия раздражителя, что имеет большое биологическое значение, т.к. существенно увеличивает диапазон воспринимаемых организмом колебаний интенсивности раздражителей, что создает условия для функционирования анализаторов при самых разных условиях внешней среды. Примером адаптации служит приспособление органов обоняния к запаху, зрения - к темноте, слуха - к звукам и т.д..

3. Анализаторы обладают свойством сенсibilизации - повышению их чувствительности к действию последующих раздражений.

4. Анализаторы способны к ответу на продолжающееся во времени действие раздражителя.

5. Анализаторам свойственна продолжающаяся последовательность образов, когда после прекращения действия раздражителя еще некоторое время продолжается ощущение его действия.

**Контрольные вопросы:** 1. Что такое анализатор? 2. Из каких звеньев состоит анализатор? 3. Общие свойства анализаторов.

## Глава 15. Адаптация

Термин адаптация (приспособляемость) обозначает совокупность физиологических реакций, обеспечивающих приспособление строения и функций организма или его органа к изменению окружающей среды.

### Характеристика процессов адаптации

Большинство адаптационных реакций животных осуществляются в два этапа: начальный этап срочной, но не всегда совершенной, адаптации, и последующий этап совершенной, долговременной адаптации.

Срочный этап адаптации возникает непосредственно после начала действия раздражителя на организм и может быть реализован лишь на основе ранее сформировавшихся физиологических механизмов. Примерами проявления срочной адаптации являются: пассивное увеличение теплопродукции в ответ на холод, увеличение теплоотдачи в ответ на тепло, рост легочной вентиляции и минутного объема кровообращения в ответ на недостаток кислорода. На этом этапе адаптации функционирование органов и систем протекает на пределе физиологических возможностей организма, при почти полной мобилизации всех резервов, но, не обеспечивая наиболее оптимальный адаптивный эффект.

Долговременная адаптация к длительно действующему стрессору возникает постепенно, в результате длительного, постоянного или многократно повторяющегося действия на организм факторов среды. Основными условиями долговременной адаптации являются последовательность и непрерывность воздействия экспериментального фактора. По существу, она развивается на основе многократной реализации срочной адаптации и характеризуется тем, что в результате постоянного количественного накопления изменений организм приобретает новое качество - из неадаптированного превращается в адаптированный.

### Морфологическая и анатомическая адаптация

Все виды животных в процессе эволюционного развития (в большей или меньшей степени) приспособились к условиям той среды, в которой они обитают. Важнейшим фактором, обуславливающим морфологические изменения, были климатические условия. Последствиями процесса адаптации явились специфика кожных покровов (шерсть или перья), от которых зависит теплоизоляция поверхности тела, характер распределения подкожного жира, строение пищеварительных органов и органов приема пищи (зубов и ротовой полости).

Покровы тела - это кожа и ее производные: шерсть, роговое вещество, сальные и потовые железы. Изменения покровов тела могут служить сравнительно быстродействующим компонентом морфологической адаптации. И хотя свойства кожи и шерсти в целом обусловлены генетически, все же каждая особь имеет довольно широкие возможности приспособления к сезонным условиям.

В теплом климате кожа домашних животных становится тоньше, в холодном, наоборот, утолщается. Для приспособления животных к различной температуре служит важнейшее производное кожи - волосы и их цвет.

Большое значение для адаптации имеет способность животных накапливать запасной жир. Эти запасы не только помогают пережить периоды наибольшего недостатка корма, но и одновременно обеспечивают дополнительный механизм теплоизоляции. Запасной жир необходим животным, как в тропических областях, так и в арктическом поясе.

Строение ротовой полости составляет одну из важнейших морфологических адаптаций животных. У крупного рогатого скота главным органом приема корма служит длинный, гибкий и шершавый язык. Пучки травы или длинные части растений скот охватывает языком, втягивает в рот, прижимает резцами к ороговевшей пластинке верхней челюсти и отрывает движением головы. Язык используется также при поедании резаного и струганного корма. Только в тех случаях, когда корм достаточно измельчен, животное помогает себе губами.

Анатомическое строение составных частей пищеварительного тракта у разных животных в значительной степени приспособлено к составу и объему потребляемого ими корма.

#### Физиологическая адаптация

Физиологическая адаптация включает в себя процессы, которые протекают в течение более или менее длительного периода в организме одной и той же особи вследствие изменения характера корма или физических свойств внешней среды.

Адаптация к условиям питания может быть следствием ограничений, обусловленных климатическими и экономическими влияниями. Например, почва и вода в тропиках содержит заведомо мало кальция, который вымывается муссонными дождями. По этой причине кальция мало и в кормах (местных). С этим связана низкая концентрация кальция и в сыворотке крови. Однако, тропические животные, видимо, хорошо переносят недостаток кальция, не воспринимая это как неблагоприятное влияние.

Животные активно приспосабливаются к колебаниям температуры внешней среды, используя при этом соответствующие типы поведения. Они разыскивают участки, защищенные от солнечного излучения, холода, ветра и дождя, изменяют темп потребления корма и воды, отдают предпочтение или дневной, или ночной активности. Центры терморегуляции расположены в гипоталамусе, а изменениями поведения ведаёт центральная нервная система.

Терморегуляции у крупного рогатого скота способствует своеобразное строение сосудистой системы сосков и ушей. Здесь артерии и вены соединяются друг с другом, образуя анастомозы, которые обеспечивают быстрое подведение большого количества крови в эти органы со слабой теплоизоляцией и, вероятно, играют важную роль в местной терморегуляции при низких температурах.

У свиней при низких температурах воздуха наблюдают побледнение и охлаждение кожи. Сужение кожных сосудов может снизить потери тепла на 70%. При очень низких внешних температурах кожа становится синюшной в результате застоя крови в кожных капиллярах. Такая кровь содержит мало кислорода и почти не циркулирует, так как более глубокие сосуды сильно сужены.

Зимой животные съеживаются, максимально уменьшая поверхность тела, а при желании охладиться, напротив, вытягиваются на всю длину и тем самым создают условия для отведения избыточного тепла посредством излучения и проведения.

При попадании животных на большую высоту над уровнем моря происходит резкое повышение давления в легочных артериях, сердце, снижается концентрация кислорода в крови. Одновременно увеличивается содержание углекислоты. Артериальное давление, и содержание углекислоты в крови после нескольких дней пребывания на большой высоте в значительной степени возвращаются к норме.

Установлено, что гемоглобин животных, происходящих из высокогорных районов, имеет большее сродство к кислороду, чем у животных, выросших в низинах. Вследствие этого каждый эритроцит обладает и более высокой окислительной способностью.

У лактирующих коров в искусственно созданных условиях микроклимата (на промышленных комплексах) сохраняется обычное физиологическое состояние, но частота дыхания, работа сердца, температура и кровяное давление чаще находятся на верхних границах нормы.

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 группу факторов, вызывающих напряжение симпатoadреналовой системы, относят адаптацию к машинному доению, отел и становление лактационной функции, перевод животных в дойное стадо, шум механических агрегатов.

**Контрольные вопросы:** 1. Характеристика процессов адаптации. 2. Морфологическая и анатомическая адаптация. 3. Физиологическая адаптация.

## Литература

### Основная

1. Битюков И.П., Лысов В.Ф., Сафонов Н.А. Практикум по физиологии сельскохозяйственных животных.- М.:Агропромиздат,1990.-256 с.
2. Голиков А.Н. Физиология сельскохозяйственных животных.- М.:Агропромиздат, 1991.-432 с.
3. Георгиевский В.И. Физиология сельскохозяйственных животных.- М.:Агропромиздат,1990.-511 с.
4. Костин А.П., Мещеряков Ф.А., Сысоев А.А. Физиология сельскохозяйственных животных.-М.:Колос, 1983. – 479 с.

### Дополнительная

1. Алиев А.А. Обмен веществ у жвачных животных. – М., 1997, - 419 с.
2. Карпуть И.М. Иммунная реактивность свиней. – Мн.: Ураджай, 1981. – 139 с.
3. Могиленко А.Ф. Иммунный статус молодняки крупного рогатого скота при внутренних незаразных болезнях и его коррекция: Автореф. диссертации доктора вет. наук. – Витебск, 1990. – 48с.
4. Никитченко И.Н., Плященко С.И., Зеньков А.С. Адаптация, стрессы и продуктивность сельскохозяйственных животных.-Мн.:Ураджай, 1988.-200 с.
5. Новиков Д.К. Справочник по клинической иммунологии и аллергологии.- Мн.: Беларусь, 1987.-223 с.
6. Петров Р.В. Иммунология. – М.: Медицина, 1982. – 368 с.
7. Плященко С.И., Сидоров В.Т. Естественная резистентность организма животных. – Л.: Колос, 1979. – 282 с.
8. Физиология сельскохозяйственных животных: Методические указания к лабораторным работам для студентов зооинженерного и ветеринарного факультетов/ П.М. Катуранов, М.М. Муртузаев, В.К. Гусаков, Ю.И. Никитин .- Горки, 1992. — 68 с. — Разделы: 4. Пищеварение; 5. Обмен веществ и энергии.
9. Физиология человека /Под ред. Г.И. Косицкого.-М: Медицина, 1985.-560 с.
- 10.Холод В.М., Ермолаев Г.В. Справочник по ветеринарной биохимии. – Мн.: Ураджай, 1988. – 168 с.