

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ  
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ СЕВЕРНОГО ЗАУРАЛЬЯ»

# ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ОРГАНИЗМА

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Государственный аграрный университет Северного Зауралья»  
Институт биотехнологии и ветеринарной медицины  
Кафедра анатомии и физиологии животных

# **ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ОРГАНИЗМА**

Учебное пособие

Текстовое (символьное) электронное издание

Редакционно-издательский отдел ГАУ Северного Зауралья

Тюмень 2024

© К. А. Сидорова, С. А. Пашаян,  
М. В. Калашникова, составители, 2024  
© ФГБОУ ВО ГАУ Северного Зауралья, 2024

ISBN 978-5-98346-177-2

УДК 612  
ББК 28.073

**Рецензенты:**

профессор кафедры морфологии, микробиологии, химии и фармакологии, ФГБОУ ВО «Вятский государственный агротехнологический университет», доктор ветеринарных наук С. А. Ермолина;  
доцент, заведующий кафедрой анатомии, гистологии, физиологии и патологической анатомии, ФГБОУ ВО «Омский государственный аграрный университет», доктор ветеринарных наук В. Н. Теленков

Функциональные системы организма : учебное пособие / составители К. А. Сидорова, С. А. Пашаян, М. В. Калашникова. – Тюмень : ГАУ Северного Зауралья, 2024. – 234 с. – URL: <https://www.gausz.ru/nauka/setevye-izdaniya/2024/sidorova.pdf>. – Текст : электронный.

Учебное пособие рекомендуется для использования в учебном процессе студентами очной и заочной форм обучения биологического, ветеринарного, зоотехнического, сельскохозяйственного направлений, аспирантами, преподавателями, специалистами медико-биологического профиля, а также слушателями курсов повышения квалификации.

Текстовое (символьное) электронное издание

© К. А. Сидорова, С. А. Пашаян, М. В. Калашникова, составители, 2024  
© ФГБОУ ВО ГАУ Северного Зауралья, 2024

## Содержание

ВВЕДЕНИЕ.....	6
<b>Глава I Физиология пищеварительной системы .....</b>	<b>9</b>
1.1 Роль ферментов в пищеварении.....	10
1.2 Пищеварение в ротовой полости.....	12
1.3 Пищеварение в желудке.....	18
1.3.1 Пищеварение в желудке лошадей.....	28
1.3.2 Пищеварение в желудке свиней.....	30
1.3.3 Желудочное пищеварение у жвачных животных.....	32
1.4 Пищеварение в кишечнике.....	43
1.4.1 Пищеварение в тонком отделе кишечника.....	44
1.4.2 Мембранное пищеварение.....	48
1.4.3 Пищеварение в толстом кишечнике.....	55
1.4.4 Всасывание.....	57
1.5 Пищеварение у сельскохозяйственных птиц.....	62
<i>Работа 1.1 Наблюдение за секрецией слюны и действием ферментов на крахмал .....</i>	<i>65</i>
<i>Работа 1.2 Определение кислотности желудочного сока.....</i>	<i>66</i>
<i>Работа 1.3 Условия действия желудочного сока на белок .....</i>	<i>66</i>
<i>Работа 1.4 Рубцовое пищеварение у жвачных животных .....</i>	<i>67</i>
<i>Работа 1.5 Изучение эмульгирующего свойства желчи .....</i>	<i>67</i>
Контрольные вопросы.....	68
<b>Глава II Физиология обмена веществ.....</b>	<b>69</b>
2.1 Обмен веществ и энергии как основная функция организма.....	69
2.2 Белковый обмен.....	70
2.3 Особенности азотистого обмена у жвачных.....	71
2.4 Обмен углеводов.....	72
2.5 Обмен липидов.....	72
2.6 Методы изучения обмена веществ.....	74
2.7 Роль воды и минеральных веществ в организме.....	75
2.8 Роль витаминов в обмене веществ и энергии.....	79
2.9 Роль и значение жирорастворимых витаминов.....	79
2.10 Роль и значение водорастворимых витаминов.....	82
2.11 Обмен энергии. Терморегуляция. Роль обмена веществ в обеспечении энергетических потребностей организма.....	86
2.12 Основной обмен.....	87
2.13 Терморегуляция. Теплопродукция, теплоотдача.....	88
2.14 Особенности терморегуляции у птиц.....	89
<i>Работа 2.1 Качественное определение витамина А .....</i>	<i>89</i>
<i>Работа 2.2 Качественное определение витамина Д .....</i>	<i>89</i>
<i>Работа 2.3 Качественное определение витамина С .....</i>	<i>89</i>
<i>Работа 2.4 Определение основного обмена по методу Дугласа-Холдена .....</i>	<i>89</i>
<i>Работа 2.5 Определение расхода энергии при мышечной работе.....</i>	<i>90</i>

Контрольные вопросы.....	90
<b>Глава III Физиология выделительной системы.....</b>	<b>93</b>
3.1 Механизм мочеобразования.....	95
3.2 Физико-химические свойства мочи.....	96
3.3 Химический состав мочи.....	97
3.4 Регуляция функции почек, или мочеобразования.....	97
3.5 Гуморальная регуляция.....	97
3.6 Выведение мочи.....	98
<i>Работа 3.1 Определение удельного веса мочи.....</i>	<i>98</i>
<i>Работа 3.2 Определение реакции мочи.....</i>	<i>99</i>
<i>Работа 3.3 Определение ацетоновых тел в моче.....</i>	<i>99</i>
<i>Работа 3.4 Определение сахара в моче.....</i>	<i>99</i>
<i>Работа 3.5 Исследование потоотделения по Минору.....</i>	<i>99</i>
Контрольные вопросы.....	100
<b>Глава IV Физиология лактации.....</b>	<b>101</b>
4.1 Молоко и молозиво.....	105
4.2 Процесс молокообразования.....	108
4.3 Регуляция молокообразования.....	112
4.4 Функциональная связь молочных желез с другими органами.....	119
4.5 Молокоотдача.....	120
<i>Работа 4.1 Определение кислотности молока.....</i>	<i>123</i>
<i>Работа 4.2 Определение плотности молока.....</i>	<i>123</i>
<i>Работа 4.3 Определение размеров жировых шариков молока и характеристика распределения их по размерам.....</i>	<i>124</i>
<i>Работа 4.5 Определение количества жировых шариков в молоке с помощью камеры Горяева.....</i>	<i>124</i>
Контрольные вопросы.....	125
<b>Глава V Физиология размножения.....</b>	<b>126</b>
5.1 Органы размножения и их функции у самцов.....	126
5.2 Органы размножения и их функции у самок.....	135
5.3 Оплодотворение.....	150
5.4 Беременность.....	153
5.5 Роды.....	159
5.6 Особенности размножения птиц.....	161
<i>Работа 5.1 Состав спермы.....</i>	<i>165</i>
<i>Работа 5.2 Влияние осмотического давления на спермии.....</i>	<i>165</i>
<i>Работа 5.3 Влияние температуры на спермии.....</i>	<i>166</i>
<i>Работа 4. Влияние кислотности среды на спермии.....</i>	<i>166</i>
Контрольные вопросы.....	166
<b>Глава VI Физиология Высшей нервной деятельности. Поведение....</b>	<b>167</b>
6.1 Врожденные формы поведения.....	168
6.2 Приобретенные формы поведения.....	169
6.3 Механизм образования условного рефлекса. Виды условных рефлексов.....	171

6.4 Типы высшей нервной деятельности.....	179
6.5 Системная организация целенаправленного поведения.....	181
6.6 Сложные формы поведения сельскохозяйственных животных.....	185
<i>Работа 6.1 Механизмы образования условного и безусловного рефлекса.</i>	187
Контрольные вопросы.....	188
<b>Глава VII Физиология анализаторов.....</b>	<b>189</b>
7.1 Общие свойства анализаторов.....	189
7.2 Кожный анализатор.....	192
7.3 Обонятельный анализатор.....	195
7.4 Зрительный анализатор.....	198
7.5 Слуховой анализатор.....	206
7.6 Вестибулярный аппарат.....	210
7.7 Вкусовой анализатор.....	212
7.8 Интерорецептивный и двигательный анализаторы.....	214
7.9 Взаимодействие анализаторов.....	215
<i>Работа 7.1 Определение цвета кожи.....</i>	<i>217</i>
<i>Работа 7.2 Определение температуру кожи.....</i>	<i>217</i>
<i>Работа 7.3 Определение влажности кожи.....</i>	<i>217</i>
<i>Работа 7.4 Исследование волосяного покрова кожи.....</i>	<i>217</i>
<i>Работа 7.5 Последовательные зрительные образы.....</i>	<i>218</i>
Контрольные вопросы.....	218
<b>Глава VIII Адаптация сельскохозяйственных животных.....</b>	<b>220</b>
Контрольные вопросы.....	228
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....</b>	<b>229</b>
Список использованных источников.....	230

## ВВЕДЕНИЕ

**Физиология** (от греч. *physis* – природа и *logos* – учение) - это наука о функциях клеток, тканей, органов, систем и всего организма в целом. Она раскрывает процессы, происходящие в организме, их взаимосвязи между собой, их регуляцию и адаптацию к условиям внешней среды в процессе эволюции.

Физиология как наука неразрывно связана с другими дисциплинами. Физиология тесно связана с такими науками, как анатомия и гистология. Знать работу любого органа можно, лишь зная его строение. Эта связь является следствием длительной эволюции — с изменением формы в процессе приспособления неизбежно изменялась и структура. Она базируется на знаниях физики, биофизики и биомеханики, общей биологии, генетики, гистологии,

По мере накопления знаний (XVI - XVIII вв.) из физиологии выделились самостоятельные биологические дисциплины - зоология, ботаника, анатомия. В задачу последней входило не только описание строения тела животных, но и изучение его функций. Лишь в XIX в. раздел анатомии, изучающий процессы жизнедеятельности, был выделен в самостоятельную науку, за которой сохранилось прежнее название - физиология.

Основными задачами физиологии животных являются:

- изучение закономерностей жизненных процессов (обмена веществ, дыхания, питания, движения и др.) на разных структурных уровнях; выяснение механизмов, обеспечивающих взаимодействие отдельных частей организма и в их взаимосвязи с внешней средой;

- выявление качественных различий физиологических функций у животных, находящихся на неодинаковых уровнях эволюционного развития или обитающих в разных экологических условиях;

- изучение становления физиологических функций, их формирования на разных этапах индивидуального развития.

Соответственно этим задачам в физиологии животных выделяют ряд самостоятельных разделов, или дисциплин:

Общая физиология - изучает закономерности жизненных процессов, свойственных всем живым организмам (термодинамические основы обмена веществ и энергии, природу раздражимости и движения, электрохимические проявления жизнедеятельности клетки, сущность роста и старения)

Частная (специальная) физиология - исследует особенности физиологических функций у отдельных зоологических подтипов, групп, классов животных (например, насекомых, рыб, птиц, домашних или диких млекопитающих). А также свойства отдельных специализированных тканей (эпителиальной, нервной, соединительной и мышечной) и органов (например, почек, сердца и т. д.), закономерности их объединения в специальные функциональные системы.

Эволюционная и экологическая физиология - рассматривает возникновение и развитие функций в процессе эволюции животного мира, а также механизмы адаптации животных к специфическим (иногда необычным) условиям обитания.

Возрастная физиология - изучает динамику развития и угасания физиологических функций в процессе онтогенеза. Применительно к домашним животным наибольший интерес представляют периоды роста, полового созревания и продуктивной деятельности.

Цель физиологии сельскохозяйственных животных - изучать и изменять в нужном человеку направлении функции животных для увеличения их продуктивности и плодовитости, повышения качества продукции и поддержания хорошего состояния здоровья.

Вместе с биохимией, генетикой, морфологией, биотехнологией физиология составляет биологическую основу рационального животноводства. Немалое значение она имеет и для ветеринарии, так как для понимания сущности патологических явлений, разработки средств профилактики и лечения больных необходимо знать нормальный ход физиологических процессов в организме здорового животного.

Физиология животных - наука экспериментальная, основной ее метод-эксперимент (опыт). Именно последний служит источником знаний о процессах жизнедеятельности, которые затем обобщаются в виде гипотез или теорий.

Эксперименты на лабораторных и сельскохозяйственных животных требуют использования специальных приборов и установок для воздействия на организм (с целью стимуляции или, наоборот, подавления функции), а также для регистрации ответной реакции (запись механической работы, секреторной деятельности и особенно электрической активности органов).

Поэтому в физиологическом эксперименте широко применяются приборы, основанные на достижениях физики, химии, электроники и автоматики. Благодаря прогрессу экспериментальной техники стало возможным изучение процессов не только в целом организме и его органах, но и в отдельных клетках (например, нейроне, мышечном волокне) и даже в субклеточных структурах.

Экспериментальный метод может быть применен в трех вариантах: в форме острого опыта, хронического опыта и в форме моделирования функций.

*При остром опыте (вивисекции)* животное подвергают наркозу и проводят операцию, цель которой - получить временный доступ к внутренним органам, а затем воздействовать на них (электрическое раздражение нервов или мышц).

*Разновидностью острых опытов* является методика изолированных органов. Жизнедеятельность последних поддерживают специальными приемами, обеспечивающими близкий к нормальному обмен веществ (перфузия сердца, печени, молочной железы) или просто помещением органов в питательные, растворы изотоничные крови.

Иногда не полностью *изолируют орган* (опыты *in vivo* или *in situ*, т. е. в месте их обычного расположения). В этом случае прикрывают систему кровоснабжения и орган подключают к аппарату искусственного кровообращения.

Путем *исследования химического состава крови* и органа или введения в кровотоки биологически активных веществ, при необходимости меченных радиоизотопами, изучают особенности обмена веществ и регуляцию функций органа.

*Хронические* (длительные) опыты проводят обычно на животных, специально подготовленных, т. е. заранее оперированных в асептических условиях и оправившихся от последствий операции. Целью последней может быть наложение фистул на желудок или кишечник, выведение наружу протоков пищеварительных желез или мочеточников, вживление электродов для раздражения органа или отведения биопотенциалов, удаление отдельных органов или их частей (например, щитовидной железы, участков головного мозга), наложение катетеров на сосуды внутренних органов для регулярного получения проб крови и др.

Моделирование функций в физиологии основывается на рассмотрении организма как биокибернетической системы.

В физиологии животных широко применяются физико-химические методы исследования: колориметрия, спектрофотометрия, рентгенография, электронная микроскопия, метод радиоактивных индикаторов.

В качестве подопытных используют лабораторных (собак, кроликов, морских свинок, лягушек) или сельскохозяйственных животных (птицу, овец, коз, свиней, крупный рогатый скот, лошадей). Подопытных животных содержат в условиях, соответствующих критериям гуманного обращения с ними. Эти критерии объединяют ветеринарно-санитарную обстановку, предотвращение повреждений, исключение стрессовых воздействий, удовлетворение основных физиологических потребностей животных. Из научной и учебной работы должны быть исключены эксперименты, болезненные (без наркоза) или мучительные для животных.

## Глава I ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

В процессе жизнедеятельности организм постоянно затрачивает энергию. Восстановление энергетических ресурсов обеспечивается поступлением в организм питательных веществ - белков, углеводов и жиров, а также воды, витаминов, минеральных солей и пр.

Большинство питательных веществ - высокомолекулярные соединения, которые без предварительной подготовки не могут всасываться из пищеварительного канала в кровь и лимфу, усваиваться клетками и тканями организма. В пищеварительном канале они подвергаются физическим, химическим, биологическим воздействиям и превращаются в низкомолекулярные, растворимые в воде, легко всасываемые вещества.

*Пищеварение* - это физиологический процесс, заключающийся в превращении питательных веществ корма из сложных химических соединений в более простые, доступные для усвоения организмом.

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

Пищевой центр - сложный гипоталамо-лимбико-ретикулокортикальный комплекс, ведущий отдел которого представлен латеральными ядрами гипоталамуса. При разрушении этих ядер развивается афагия (отказ от пищи), а их раздражение усиливает потребление пищи (гиперфагия).

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

В организме млекопитающих внутриклеточное пищеварение свойственно только лейкоцитам - фагоцитам крови. У высших животных

пищеварение происходит в системе органов, именуемой пищеварительным трактом, выполняющим сложную функцию - *внеклеточное пищеварение*.

Переваривание питательных веществ ферментами, локализованными на структурах клеточной мембраны, слизистых оболочек желудка и кишок, пространственно занимающих промежуточное положение между внутриклеточным и внеклеточным пищеварением, называется *мембранным* или *пристеночным пищеварением*.

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

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

*Инкреторная функция* заключается в образовании в специализированных клетках пищеварительного тракта некоторых гормонов, которые влияют на органы пищеварения и весь организм в целом. К таким гормонам относятся: гастрин, секретин, холецистокинин, панкреозимин и многие другие, которые влияют на моторную и секреторную функции желудочно-кишечного тракта.

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

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

*Экскреторная функция.* Слизистая оболочка желудочно-кишечного тракта, печень, поджелудочная и слюнные железы выделяют свои секреты и продукты обмена, например, аммиак, мочевину и др., соли тяжелых металлов, лекарственные вещества, которые через полость пищеварительного канала удаляются из организма. Тем самым пищеварительная система осуществляет связь внутренней среды организма с внешней.

### **1.1 Роль ферментов в пищеварении**

*Ферменты* - это биологические катализаторы, ускорители переваривания пищевых веществ. По своей химической природе они относятся к белкам, по физической - к коллоидным веществам. Ферменты вырабатываются клетками пищеварительных желез большей частью в виде проферментов - предшественников ферментов, не обладающих активностью. Проферменты становятся активными только при воздействии ряда физических и химических активаторов, различных для каждого из них.

Например, профермент пепсиноген, продуцируемый железами желудка, превращается в активную форму - пепсин - под влиянием хлористоводородной (соляной) кислоты желудочного сока.

Пищеварительные ферменты специфичны, то есть каждый из них оказывает катализирующее действие только на определенные вещества. Активность того или иного фермента проявляется при определенной реакции среды - кислой или нейтральной. И. П. Павлов установил, что фермент пепсин в щелочной среде теряет свое действие, а в кислой - восстанавливает его. Ферменты чувствительны и к изменениям температуры среды: при небольшом повышении температуры действие ферментов угнетается, а при нагревании выше 60 °С совершенно теряется. Менее чувствительны они к пониженной температуре: действие их несколько ослабевает, но оно обратимо при восстановлении оптимальной температуры среды. Для биологического действия ферментов в животном организме оптимальная температура 36-40 °С. Активность ферментов зависит также от концентрации отдельных питательных веществ в субстрате. Ферменты относятся к гидролазам - они расщепляют химические вещества корма присоединением Н- и ОН-ионов. Ферменты, расщепляющие углеводы, называют амилолитическими ферментами, или амилазами; белки (протеины) - протеолитическими, или протеазами; жиры - липолитическими, или липазами.

*Методы изучения функций органов пищеварения.* Наиболее совершенным и объективным методом исследования функции пищеварительных органов считается павловский метод. Павлов и его сотрудники при помощи хирургических приемов на предварительно подготовленных здоровых животных (преимущественно на собаках) разработали методики выведения протока пищеварительных желез (слюнных, поджелудочной и др.), получения искусственного отверстия (фистулы) пищевода, кишечника (рис. 1).

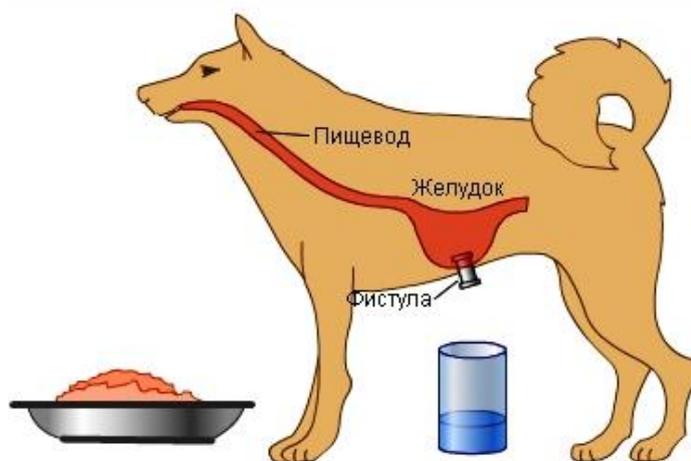


Рисунок 1 - Опыт И. П. Павлова по изучению физиологии пищеварения

Оперированные животные после выздоровления долгое время служили объектами для изучения функции органов пищеварения. Павлов этот метод назвал методом хронических опытов. В настоящее время фистульная методика в значительной мере усовершенствована и широко применяется для изучения пищеварительных и обменных процессов у сельскохозяйственных животных. Кроме того, для исследования функций слизистой различных отделов используют гистохимическую методику, при помощи которой можно установить наличие определенных ферментов. Для регистрации различных сторон сократительной и электрической активности стенок пищеварительного канала применяют баллонографический, радиотелеметрический, электрофизиологический, рентгенологический и другие методы.

## 1.2 Пищеварение в ротовой полости

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

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

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

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

Лошадь, овца, коза при поедании зерна захватывают его губами, траву подрезают резцами и при помощи языка направляют в ротовую полость. У коров и свиней губы менее подвижны, они берут корм языком. Коровы подрезают траву при боковом движении челюстей, когда резцы нижней челюсти соприкасаются с денальной пластинкой межчелюстной кости. Плотоядные захватывают пищу зубами (острыми резцами и клыками).

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

*Жевание.* Корм, попавший в ротовую полость, прежде всего подвергается механической обработке в результате жевательных движений.

Жевание осуществляется боковыми движениями нижней челюсти то на одной, то на другой стороне. У лошадей ротовая щель при жевании обычно закрыта. Лошади сразу тщательно жуют принятый корм. Жвачные лишь слегка разжевывают его и проглатывают. Свиньи тщательно жуют корм, раздавливая плотные части. Плотоядные разминают, раздробляют корм и быстро проглатывают, не пережевывая.

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

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

Для изучения деятельности слюнных желез, а также состава и свойств выделяемых ими секретов (слюны) И. П. Павлов и Д. Д. Глинский на собаках разработали методику наложения хронических фистул протоков слюнных желез (рис. 2). Суть этой методики заключается в следующем. Вырезают кусочек слизистой оболочки с выводным протоком, выводят его на поверхность щеки и пришивают к коже. Через несколько дней рана заживает, и слюна выделяется не в ротовую полость, а наружу. Слюну собирают в цилиндрики, подвешенные к прикрепленной к щеке воронке.

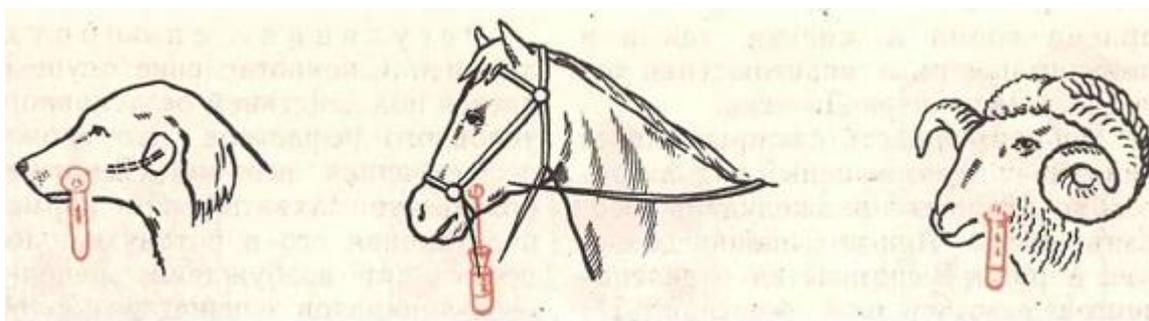


Рисунок 2 - Фистулы околоушной железы у животных

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

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

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

*Состав и свойства слюны.* Слюна - вязкая жидкость слабощелочной реакции с плотностью 1,002-1,012 г/см<sup>3</sup>, содержит 99-99,4% воды и 0,6-1,0% сухих веществ.

Органические вещества слюны представлены главным образом белками, особенно муцином. Из неорганических веществ в слюне присутствуют хлориды, сульфаты, карбонаты кальция, натрия, калия и магния. Слюна содержит также некоторые продукты обмена веществ: СО<sub>2</sub>, соли угольной кислоты, мочевины и др. Вместе со слюной могут выделяться и лекарственные вещества, краски, введенные в организм.

В слюне имеются ферменты  $\alpha$ -амилаза и  $\alpha$ -глюкозидаза (мальтаза).  $\alpha$ -амилаза действует на полисахариды (крахмал), расщепляя их до декстринов и мальтозы.  $\alpha$ -глюкозидаза действует на мальтозу, превращая этот дисахарид в глюкозу. Ферменты слюны активны только при температуре 37-40 °С и в слабощелочной среде. Слюна, смачивая корм, облегчает процесс жевания. Кроме того, она разжижает пищевую массу, извлекая из нее вкусовые вещества.

Посредством муцина слюна склеивает и обволакивает пищевой корм и тем самым облегчает его проглатывание.

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

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

При каждом жевательном движении из фистулы протока околоушной железы выбрызгивается слюна на расстояние до 25-30 см. По-видимому, у лошади механическое раздражение кормом служит ведущим фактором,

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

В течении суток у лошади отделяется до 40 л слюны, рН слюны 7,55.

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

Процесс слюноотделения у *жвачных* протекает несколько иначе, чем у лошадей, поскольку корм в ротовой полости тщательно не пережевывается. Роль слюны в данном случае сводится к смачиванию корма, что облегчает процесс глотания. Основное влияние на пищеварение в ротовой полости слюна оказывает во время жвачки. Околоушная железа обильно секретит как во время приема корма и жвачки, так и в периоды покоя, а подчелюстная отделяет слюну периодически.

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

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

Слюноотделение у *свиней* происходит периодически, при приеме корма. Степень секреторной деятельности слюнных желез у них зависит от характера корма. Так, при поедании жидких болтушек слюна почти не вырабатывается. Характер и способ приготовления корма влияют не только на количество отделяемой слюны, но и на ее качество. За сутки у свиньи выделяется до 15 л слюны и примерно половина ее секретит околоушной слюнной железой. Сухое вещество слюны содержит, 57,5% органических веществ, а 42,5% неорганических; рН 8,1-8,47. Слюна свиней обладает выраженной амилолитической активностью. Она содержит ферменты

амилазу (птиалин) и мальтазу. Ферментативная активность слюны может сохраняться в отдельных порциях содержимого желудка до 5-6 ч.

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

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

Деятельность слюноотделительного центра продолговатого мозга регулируют гипоталамус и кора больших полушарий. Участие коры больших полушарий в регуляции слюноотделения у собак было установлено И. П. Павловым. Условный сигнал, например, включение лампочки, сопровождался дачей корма (рис. 3).

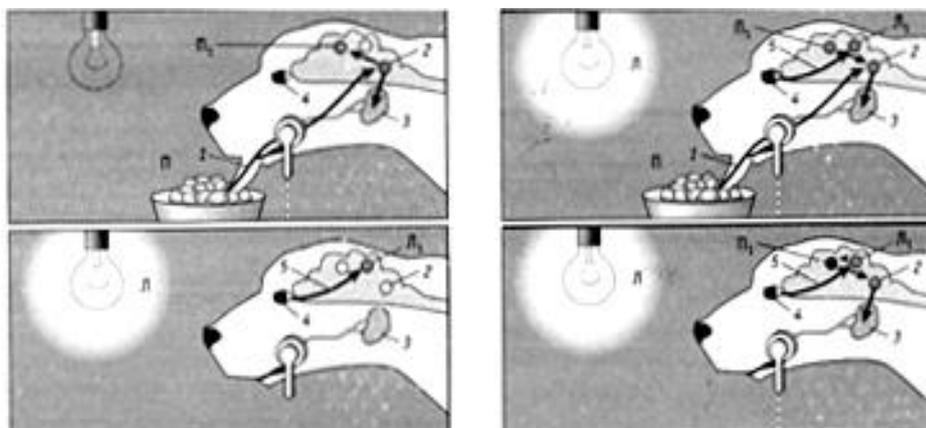


Рисунок 3 - Условно-рефлекторное выделение слюны

После нескольких таких сочетаний на одно только загорание лампочки у собаки выделялась слюна. Это слюноотделение И.П. Павлов назвал условно-

рефлекторным. Условные слюноотделительные рефлексы вырабатываются и у лошадей, свиней, жвачных. Однако у последних условный натуральный раздражитель снимает секрецию околоушных желез. Это объясняется тем, что они постоянно возбуждены и непрерывно секретируют.

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

Образование слюны - это секреторный процесс, осуществляемый клетками слюнных желез. Процесс секреции включает синтез клетки составных частей секрета, формирование гранул секрета, выведение секрета из клетки и восстановление первоначальной ее структуры. Она покрыта мембраной, которая образует микроворсинки, внутри ее содержатся ядро, митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматический ретикулум, поверхность канальцев которого усеяна рибосомами. Через мембрану в клетку избирательно поступают вода, минеральные соединения, аминокислоты, сахара и другие вещества. Образование секрета происходит в канальцах эндоплазматического ретикулума. Через их стенку секрет переходит в вакуоли комплекса Гольджи, где и происходит окончательное его формирование (рис. 4). Во время покоя железы более зернисты из-за наличия множества гранул секрета, во время слюноотделения и после него количество гранул уменьшается.

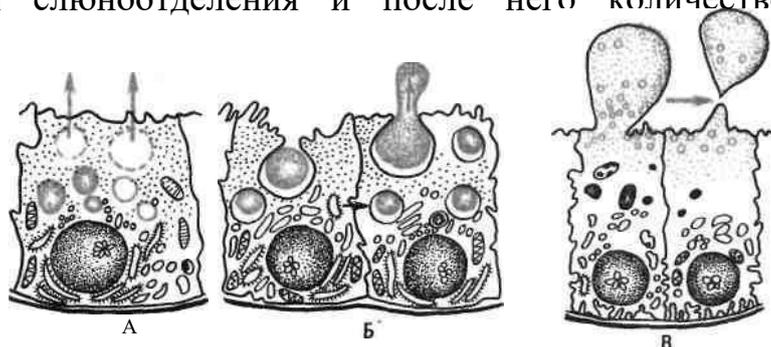


Рисунок 4 - Типы выведения секрета слюнными железами:  
*А - микромерокриновый; Б - макромерокриновый; В - апокриновый*

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

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

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

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

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

### 1.3 Пищеварение в желудке

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

Процесс образования железами слизистой желудочного сока и его отделение в полость составляют секреторную функцию желудка. В однокамерном желудке и сычуге жвачных железы соответственно их расположению делят на кардиальные, фундальные и пилорические (рис. 5).

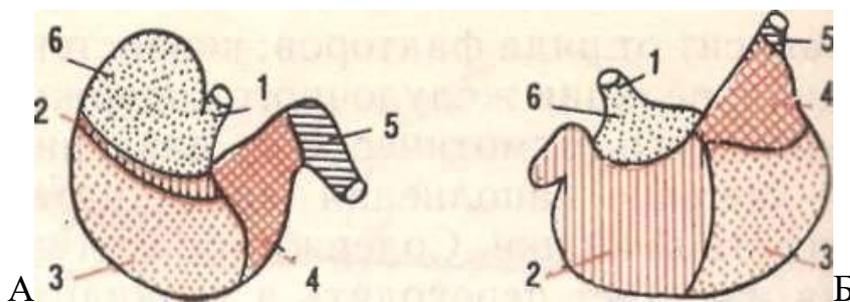


Рисунок 5 - Схема расположения желез желудка лошади (А) и свиньи (Б):

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

Большинство желез расположено в области дна и малой кривизны желудка. Железы дна занимают  $\frac{2}{3}$  поверхности слизистой желудка и состоят из главных, обкладочных и добавочных клеток. Главные клетки вырабатывают ферменты, обкладочные - соляную кислоту, добавочные - слизь. Секреты главных и обкладочных клеток смешиваются. Кардиальные железы состоят из добавочных клеток, железы пилорической области - из главных и добавочных клеток.

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

Методику получения чистого желудочного сока разработал И. П. Павлов с сотрудниками. У собаки делали фистулу желудка и перерезали пищевод. Концы перерезанного пищевода выводили наружу и подшивали к коже. Проглоченный корм не попадал в желудок, а вываливался наружу. Во время акта еды у собаки выделялся чистый желудочный сок, несмотря на то что корм не попадал в желудок. И.П. Павлов этот метод назвал опытом «мнимого кормления» (рис.6).

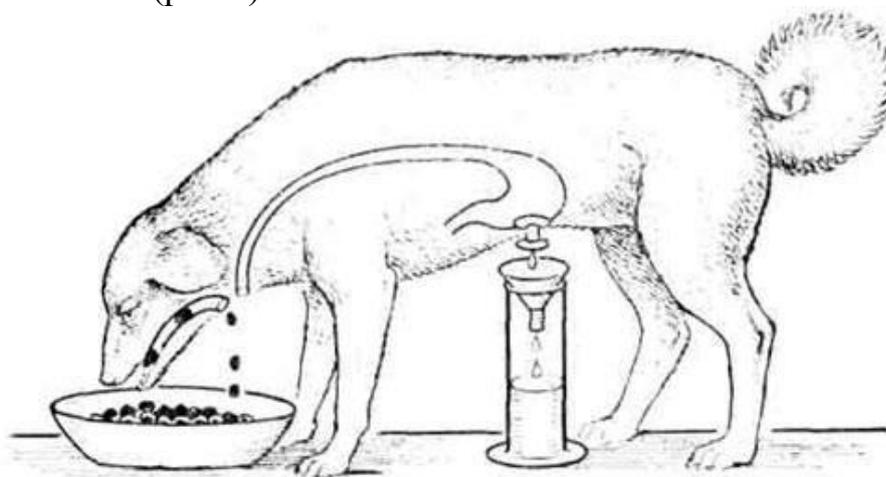


Рисунок 6 - Схема опыта мнимого кормления собаки с фистулой желудка и эзофаготомией

Этот способ дает возможность получать чистый желудочный сок и доказывает наличие рефлекторных влияний со стороны полости рта. Однако с его помощью нельзя установить влияние корма непосредственно на железы желудка. Последнее удалось изучить методом изолированного желудочка. Один из вариантов операции изолированного желудочка предложил Р. Гейденгайн (1878). Но этот изолированный желудочек не имел нервной связи с большим желудком, его связь осуществлялась только через кровеносные сосуды. Этот опыт не отражал рефлекторные влияния на секреторную деятельность желудка.

И. П. Павлов (1894) предложил способ получения малого желудочка у собаки с сохраненной иннервацией. Павловский желудочек имеет связь с большим желудком посредством нервов и сосудов, что полностью отражает секреторную деятельность большого желудка (рис. 7).

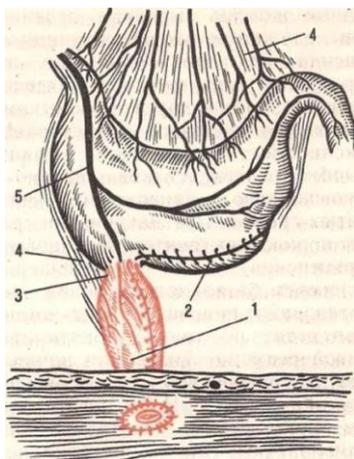


Рисунок 7 - Схема изолированного желудочка по Павлову:

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

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

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

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

Желудочные железы обладают особой способностью образовывать хлористоводородную (соляную) кислоту в высоких концентрациях.

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

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

В желудочном соке содержатся ферменты: протеазы, расщепляющие белки, и липазы, расщепляющие жиры. Пепсины, желатиназа и химозин

(ренин) - это протеазы. Желудочные железы выделяют пепсиногены, служащие предшественниками пепсина.

Их три: один из них образуется клетками всех отделов желудка, а два других - клетками желез дна желудка. Образование пепсиногена в главных клетках, подобно синтезу белков, связано с образованием и накоплением железистых гранул. Активация начинается при рН ниже 5,4 с наибольшей активностью при рН 2. При выделении - пепсиногены неактивны, они активизируются лишь под влиянием соляной кислоты, превращаясь в активные ферменты - пепсины. Активация пепсинов происходит в результате отщепления полипептида, содержащего аргинин.

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

*Химозин*, или ренин, который образуется из проренина, действует на молочный белок казеиноген, превращая его в казеин, и тем самым створаживает молоко. Активность химозина проявляется в слабокислой, нейтральной и слабощелочной средах, и только в присутствии солей кальция. У молодого животного химозина больше, чем пепсина, что связано с их молочным питанием. У взрослых животных больше пепсина и соляной кислоты.

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

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

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

Кроме сока, в желудке вырабатывается слизь. Слизистый секрет пилорических желез щелочной реакции с рН 7,8-8,4, он содержит пепсин, но последний при указанной реакции среды неактивен и белки расщеплять не может. Активность пепсина, полученного из слизи привратника, проявляется только при добавлении 0,2-0,5%-ного раствора соляной кислоты. Пепсина больше в самой слизи, чем в жидкой части пилорического секрета. Таким образом, слизь желудочных желез наряду с предохранением желудочной

стенки от различных повреждений (механических, химических и термических) участвует и в переваривании белков, так как является носителем фермента. Переваривающая способность секрета пилорических желез значительно ниже, чем у сока фундальных желез.

Желудочный сок переваривает как растительные, так и животные белки, однако самопереваривания стенки желудка не происходит. По этому вопросу высказан ряд предположений. Одни ученые считают, что действию сока на стенки желудка препятствует слизь; другие полагают, что щелочная реакция крови, циркулирующей между железистыми клетками, подавляет действие пепсина; третьи предполагают наличие в стенке желудка особого фермента, оказывающего противодействие пепсину, - антипепсина.

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

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

Секреция желудочного сока начинается у животных обычно до начала приема корма благодаря действию раздражителей, извещающих о корме (вид, запах, звон посуды и т. д.). Секрет, отделившийся таким путем, И. П. Павлов назвал аппетитным, или «запальным» соком.

Аппетит, как проявление возбуждения корковых (психических) центров, вызывает секрецию желудочного сока. Это доказывает, что в регуляции деятельности желез желудка участвуют и центры, заложенные в коре больших полушарий головного мозга, в данном случае секреция

желудочного сока является условнорефлекторной. Условнорефлекторная секреция желудочного сока аналогично слюноотделению проявляется как на натуральные, так и на индифферентные раздражители. Следовательно, рефлекторная фаза секреторной деятельности желудочных желез складывается из безусловных и условных рефлексов, поэтому данную фазу называют сложнорефлекторной.

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

Наряду с рефлекторным возбуждением деятельности желудочных желез существует и рефлекторное торможение. Например, сильные внешние (световое и звуковое), эмоции, а также болевые раздражения тормозят желудочную секрецию. Тормозящие влияния желудочным железам передаются через симпатические нервы.

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

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

Местом наиболее активного всасывания таких гуморально-химических раздражителей в желудке считается привратник (пилорус). При раздражении привратника химическими агентами в его стенке вырабатывается особое вещество - гастрин, который, всасываясь в кровь, оказывает соответствующее влияние на железы дна желудка. Указанное вещество вначале выделяется в неактивной форме (прогастрин) и только с участием соляной кислоты

желудочного сока он переходит в активную форму (гастрин). Противоположное влияние оказывают гастрон, образующийся в пилорической части желудка, и энтерогастрон - в слизистой двенадцатиперстной кишки. Гастрин и энтерогастрон образуются под влиянием соляной кислоты. Под действием гастрина в железах дна желудка образуется гистамин, вызывающий секрецию обкладочных клеток, вырабатывающих соляную кислоту. Гистамин является производным аминокислоты - гистидина. Как гастрин, продуцируемый железами слизистой пилоруса, так и гистамин, выделяемый слизистой дна желудка, образуются не только под влиянием химических агентов, но и при раздражении блуждающего нерва.

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

*Моторика желудка.* В желудке имеются гладкие мышцы, расположенные в три слоя: продольный, круговой и косой (рис. 8). Сокращения этих мышц вызывают движения, или моторику желудка. У входа в желудок косой слой мышц формирует кардиальный сфинктер. В пилорическом отделе желудка круговой слой образует два сфинктера: препилорический, расположенный между фундальной и пилорической частями, и пилорический, закрывающий выходное отверстие.

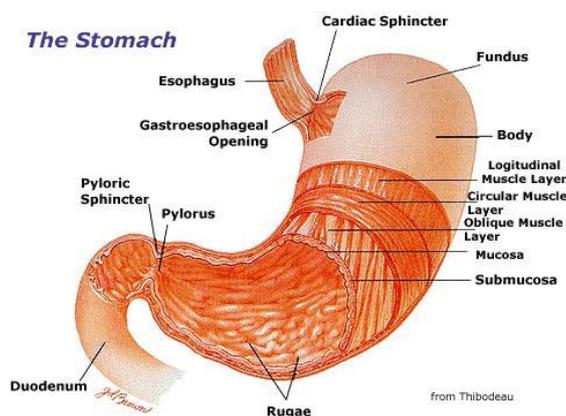


Рисунок 8 - Строение стенки желудка лошади

Движения желудка изучают различными методами. Один из них - графическая регистрация при помощи введенного в желудок баллона из тонкой резины, наполненного воздухом или водой и соединенного через манометр с записывающим прибором. Другой метод - наблюдение за движениями желудка при помощи рентгеновских лучей. Моторику желудка

изучают также регистрацией биотоков с мышц желудка при помощи вживленных электродов.

При экспериментальном и клиническом исследовании движений желудка используют радиотелеметрическую методику, так называемое эндорадиозондирование. В желудок вводят миниатюрный и свободно передвигающийся в его полости радиопередатчик (радиокапсулу), который реагирует на давление со стороны стенок желудка и передает эту информацию в специальное радиоприемное устройство с регистратором (рис. 9).

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

*Ритмические сокращения.* Гладкие мышцы периодически сокращаются и расслабляются. Эти сокращения начинаются обычно в кардиальной части желудка и распространяются по направлению к пилорической. В кардиальной и фундальной части мышцы сокращаются слабо, а в пилорической - сильно, образуя перетяжки, которые волнообразно распространяются к выходу из желудка.

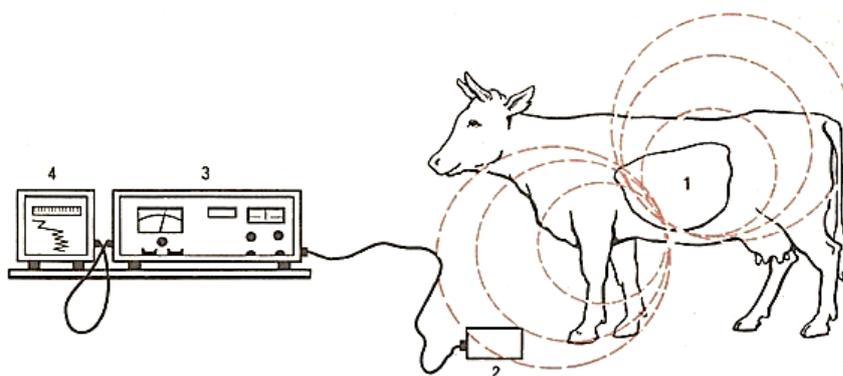


Рисунок 9 - Схема радиотелеметрической системы для эндорадиозондирования: 1 - радиокапсула; 2 - приемная антенна; 3 — радиоприемник; 4 — регистратор

При прохождении волны сокращения круговые мышцы сокращаются на ограниченном участке, и полость желудка в этом месте сжимается, а нижележащий участок расширяется. Ритмические сокращения способствуют

перемешиванию пищи, пропитыванию ее желудочным соком и передвижению в сторону кишечника.

*Тонические сокращения.* Длительное напряжение мускулатуры фундальной части желудка создает постоянное давление, которое не перемешивает содержимое, а отжимает продукты переваривания по направлению к пилорической части.

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

*Регуляция моторики желудка.* Сокращения желудка возникают в результате раздражения его рецепторов, а также рецепторов двенадцатиперстной кишки пищей и хлористоводородной (соляной) кислотой желудочного сока. Регуляция моторики осуществляется блуждающим (парасимпатическим) и симпатическим нервами - рефлекторно и посредством влияния различных химических веществ, находящихся в крови, - гуморально. Центростремительные импульсы от рецепторов желудка и двенадцатиперстной кишки идут по волокнам блуждающего и чревного симпатического нервов. Центробежные импульсы от центров поступают тоже по блуждающему и симпатическому нервам. Блуждающие нервы возбуждают сокращения мышц желудка, симпатические - тормозят. Центры, регулирующие движения желудка, расположены в продолговатом и среднем мозге; они, в свою очередь, подчинены центрам, которые лежат в высших отделах головного мозга, включительно до коры больших полушарий.

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

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

*Переход содержимого желудка в кишечник.* Переход содержимого желудка в двенадцатиперстную кишку, или эвакуация, вызывается чередующимися открытием и закрытием пилорического сфинктера. Этот процесс получил название *пилорического рефлекс*. Механизм его состоит в следующем. Когда содержимое желудка, пропитанное желудочным соком, поступает в его пилорическую часть, рецепторы в этом месте раздражаются хлористоводородной (соляной) кислотой и сфинктер открывается. Часть содержимого в результате сокращения мышц желудка переходит в двенадцатиперстную кишку. Реакция в кишечнике становится кислой вместо щелочной, и теперь та же соляная кислота, действуя на рецепторы слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки, рефлекторно вызывает закрытие

пилорического сфинктера. Когда под влиянием щелочных соков (поджелудочный и кишечный соки, желчь) соляная кислота нейтрализуется, а большая часть поступившей массы переместится дальше по кишечнику, весь процесс повторяется снова. Наряду с соляной кислотой закрытие сфинктера вызывает поступление жира в двенадцатиперстную кишку, поэтому жирная пища долго задерживается в желудке.

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

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

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

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

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

### 1.3.1 Пищеварение в желудке лошадей

По характеру пищеварения сельскохозяйственных животных подразделяют на два типа (рис. 10). Первый тип - животные с однокамерным желудком (лошади, свиньи). У них желудочно-кишечное пищеварение и переваривание корма в основном происходят под влиянием пищеварительных ферментов, а продукты переваривания всасываются в кишечнике.

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

Желудок лошади однокамерный, имеет форму продолговатого изогнутого мешка. В нем различают кардиальную, фундальную и пилорическую части. Кардиальная часть желудка, имеющая расширенный куполообразный слепой мешок, выстлана плоским эпителием и не содержит желез. Фундальная и пилорическая части желудка выстланы железистой оболочкой, в которой заложены железы трех типов, образующие зону кардиальных, фундальных и пилорических желез. Зона кардиальных желез занимает небольшую площадь в виде узкой полоски между слепым мешком и фундальной зоной. В пилорической части желудка у входа в двенадцатиперстную кишку расположен участок, отделенный двумя круговыми перехватами, - пилорический мешок. Объем желудка 7—15 л, что зависит от породы, величины и возраста лошади. Корм, поступивший в желудок, располагается послойно и в таком положении сохраняется в течение нескольких часов.

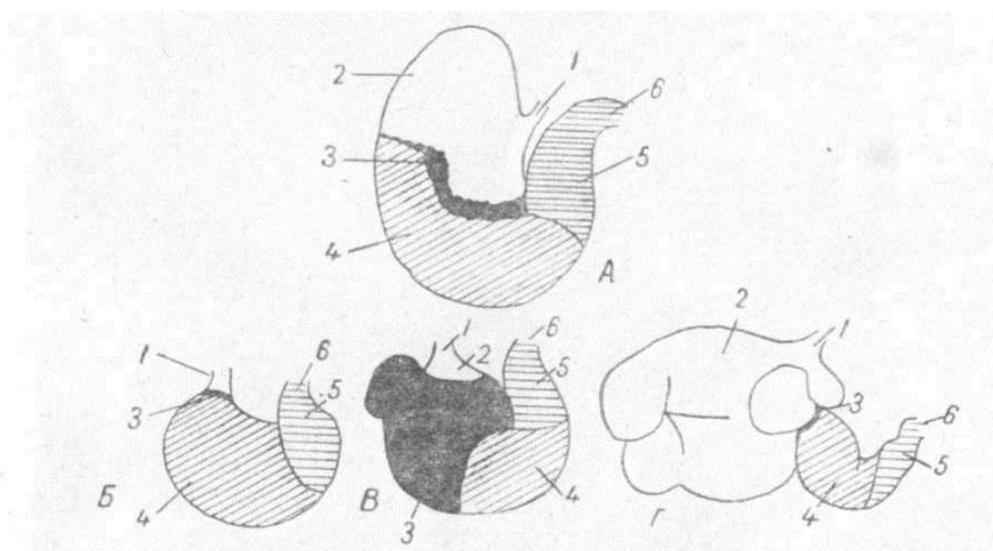


Рисунок 10 - Схема строения желудков домашних животных:  
А - лошади; Б - собаки; В - свиньи; Г - жвачных;

*1- пищевод; 2 – кардиальная часть желудка; 3 – зона кардиальных желез; 4 – зона донных желез; 5 – зона пилорических желез; 6 – двенадцатиперстная кишка*

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

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

Переваривание корма в желудке и переход его в двенадцатиперстную кишку происходят медленно. Поэтому при регулярном кормлении (2-3 раза в сутки) желудок у лошади всегда бывает заполнен, и только через 36 ч голодания в нем остаются следы корма, а через 48 ч сохраняется небольшое количество (1-1,5 л) мутной жидкости щелочной реакции.

Кислотность желудочного сока лошади составляет 0,24%, из которых 0,14 % приходится на свободную соляную кислоту.

Железы желудка лошади секретируют непрерывно. Даже в условиях голодания сокоотделение не прекращается до трех и более суток, лишь несколько падает уровень его секреции и снижаются ферментативная активность и кислотность. Каждый прием корма усиливает деятельность желез желудка. В часы кормления и при голодании происходит повышение секреции. Это так называемый условный рефлекс на время. Он свидетельствует о наличии рефлексорной фазы в желудочном сокоотделении.

Количество, кислотность и активность ферментов желудочного сока зависят от характера и вида принимаемого корма. Например, сильными возбудителями желудочной секреции являются зеленая трава, клеверное сено, морковь, капустный сок. Отруби секрецию сока усиливают незначительно, но повышают его кислотность. Овес повышает как секрецию сока, так и кислотность. Добавка к овсу или сену поваренной соли, отрубей, растительных горечей, кормов животного происхождения (сухого мяса, мясного бульона), а также дача технологически обработанного корма усиливают секрецию желудочного сока.

У лошадей выявлены рефлекторная и нейрохимическая фазы секреции, а также установлена возможность выработки условных рефлексов на отделение желудочного сока.

Моторика желудка лошади зависит от особенностей его строения, степени наполненности кормом и времени кормления. В слепом мешке и фундальной части в основном происходят тонические сокращения и корм не перемешивается. В пилорической части наряду с тоническими совершаются и ритмические (перистальтические) сокращения, образование сильных перетяжек не отмечается, в результате этого корм почти не перемешивается. Скорость перехода содержимого желудка в кишечник зависит от вида корма. Эвакуация овса из желудка лошади начинается через 7-9 мин после кормления, а через 4-4,5 ч он весь переходит в кишечник.

Вследствие близкого расположения входного и выходного отверстий вода из желудка по его малой кривизне переходит в кишечник с первыми глотками, лишь слегка смачивая содержимое и не разжижая его. Эвакуация воды из желудка осуществляется настолько быстро, что первые ее порции через 2-6 мин оказываются в кишечнике.

### **1.3.2 Пищеварение в желудке свиней**

У свиньи желудок однокамерный, смешанного типа (рис. 11). У входа в желудок расположен довольно большой куполообразный выступ - слепой мешок. По строению слизистой оболочки в желудке различают следующие зоны: пищеводную, кардиальную, слепого мешка, дна желудка и пилорическую. Пищеводная зона не имеет желез. В слизистой слепого мешка и кардиальной зоны железы есть. Они вырабатывают слизистый секрет, в котором нет пепсина и хлористоводородной (соляной) кислоты. Железы фундальной и пилорической зон устроены так же, как у плотоядных, и вырабатывают те же ферменты.

Секреторную деятельность желудочных желез и пищеварение в желудке свиней изучали с помощью фистульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Павлову. А. В. Квасницкий предложил методику пилозонда, позволяющую исследовать процессы переваривания в различных слоях содержимого желудка свиней.

Желудочный сок свиней содержит ферменты пепсиноген (пепсин) и химозин, наличия липазы и амилазы точно не установлено. Пепсин обладает хорошей протеолитической активностью. Химозин быстро створаживает молоко, он присутствует в желудочном соке у поросят и взрослых животных. В желудке свиней перевариваются также углеводы при помощи ферментов слюны и растительных кормов. Наиболее благоприятные условия для переваривания углеводов имеются в кардиальной зоне и слепом мешке. В желудке свиньи происходит и молочнокислое брожение, но молочной кислоты образуется незначительное количество - не более 0,1 %.

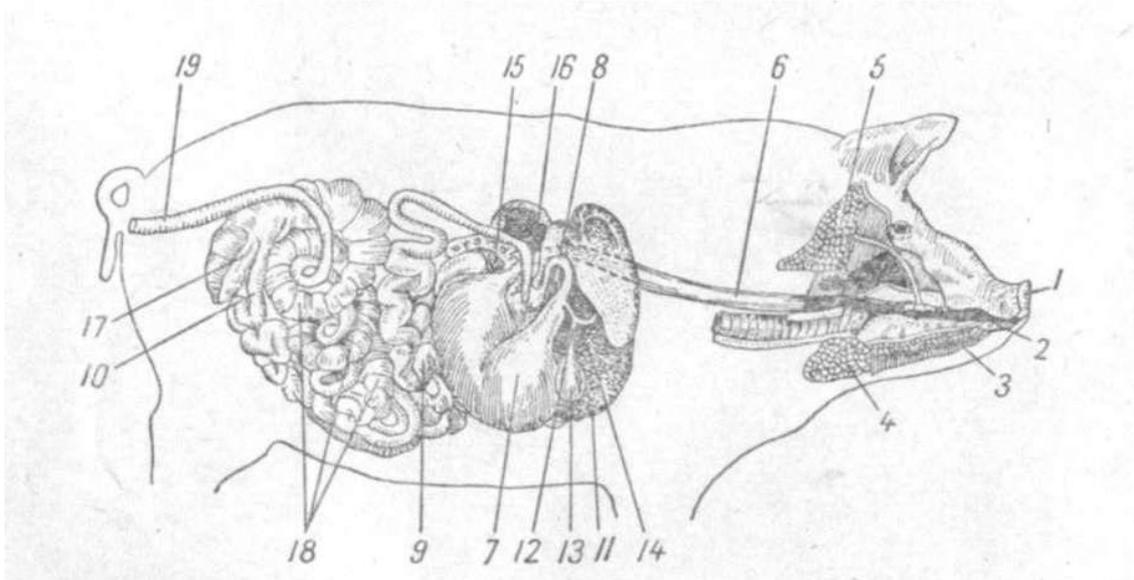


Рисунок 11 - Схема органов пищеварение свиньи:

1 – верхняя губа; 2 – нижняя губа; 3 – подъязычная слюнная железа; 4 – подчелюстная слюнная железа; 5 – околоушная слюнная железа; 6 – пищевод; 7 – желудок; 8 – двенадцатиперстная кишка; 9 – тощая кишка; 10 – подвздошная кишка; 11 – печень; 12 – пузырный желчный проток; 13 – желчный пузырь; 14 – общий желчный проток; 15 – поджелудочная железа; 16 – проток поджелудочной железы; 17 – слепая кишка; 18 – ободочная кишка; 19 – прямая кишка

Ферментативная активность и кислотность желудочного содержимого неодинаковы в различных слоях желудка. Белок быстрее переваривается в нижних слоях желудочного содержимого, так как в этих слоях кислотность выше. Кислотность желудочного содержимого колеблется в пределах 0,35 - 0,45 %; она в основном зависит от наличия хлористоводородной (соляной) кислоты.

У свиней, как и у других сельскохозяйственных животных, желудочный сок выделяется непрерывно. Прием корма вызывает усиление этой секреции. У свиней хорошо выражена также и рефлекторная фаза деятельности желудочных желез. Интенсивность секреции при приеме корма зависит от аппетита животного. Она повышается при виде и запахе корма, то есть условно-рефлекторно.

На секрецию желудочного сока различные корма влияют неодинаково. Например, силосованные корма увеличивают желудочную секрецию, повышают кислотность и переваривающую силу сока. Технологическая обработка корма также влияет на секрецию: на размолотый или поджаренный ячмень выделяется больше сока, чем на немолотый или сырой.

Корм в желудке свиней располагается послойно, горизонтально. Вначале заполняется область привратника и дна, а затем кардиальная. Поение водой после кормления мало влияет на смешивание кормов в желудке, так как она сразу же переходит в кишечник. Скармливание жидких болтушек непосредственно одна за другой вызывает частичное их смешивание.

Желудочный сок пропитывает корм в направлении снизу-вверх. Так, через час после кормления желудочный сок хорошо пропитывает лишь нижние слои корма, а через 5 ч - уже все слои. В результате этого в нижних слоях сразу же после кормления начинается переваривание белков пепсином желудочного сока, а в средних и верхних слоях продолжается переваривание углеводов ферментами слюны и самого корма; когда эти слои пропитываются желудочным соком, то переваривание углеводов прекращается и начинают перевариваться белки.

Переход корма из желудка в кишечник свиней изучали с помощью фистул желудка по Басову и методики внешнего дуоденального анастомоза (внешнего мостика) двенадцатиперстной кишки, который разобщает желудок с кишечником. Методика внешнего анастомоза разработана А.Д. Синещековым, она дает возможность изучить динамику эвакуации и определить общее количество содержимого, поступающего в кишечник. Корм в желудке свиней долго не задерживается и начинает переходить в кишечник во время кормления или сразу же после него, хотя основная масса покидает желудок в зависимости от состава рациона в течение 6-8, а иногда 12 ч после кормления.

Содержимое желудка в кишечник поступает волнообразно отдельными порциями объемом от 5 до 160 мл. Интервал между ними колеблется от 10 с до 15-29 мин. В первые часы после кормления эвакуация идет быстро, но к 4-6 ч начинает постепенно замедляться, и к 7-8 ч в кишечник переходит уже небольшое количество желудочного содержимого. На скорость эвакуации влияет степень наполнения желудка: чем больше в желудке корма, тем больше его уходит за единицу времени.

### **1.3.3 Желудочное пищеварение у жвачных животных**

Желудок жвачных сложный, многокамерный (рис. 12). Он состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Первые три отдела называют преджелудками, и только последний отдел - сычуг - является истинным желудком. У крупного рогатого скота, овец и коз желудок четырехкамерный, а у верблюдов - трехкамерный (отсутствует, книжка).

*Рубец* - самая большая начальная камера желудка жвачных. Емкость его у крупного рогатого скота составляет 100-300, у овец и коз - 13-23 л. Рубец занимает почти всю левую половину, а сзади - часть правой половины брюшной полости. Слизистая оболочка рубца не имеет желез, она выстлана плоским ороговевающим с поверхности многослойным эпителием и формирует множество различной величины сосочков до 1 см длиной (у мелких жвачных - до 0,5 см).

*Сетка* - это небольшой округлый мешок. Слизистая оболочка ее не имеет желез, она выступает внутрь сетки в виде пластинчатых складок высотой до 12 мм. Складки пересекаются, формируя ячейки в виде сетки. Сетка сообщается с рубцом и книжкой через отверстие, а с пищеводом - посредством особого анатомического образования - пищевода желоба.



Рисунок 12 - Строение желудка жвачных животных

*Пищеводный желоб* - это полузамкнутая трубка, идущая от пищевода по дну сетки до входа в книжку (рис. 13). Он образован складками слизистой оболочки, называемыми губами, в которых расположены мышцы и нервы. У молодняка в молочный период пищеводный желоб обеспечивает поступление молока через канал книжки в сычуг, минуя сетку и рубец. У взрослых животных он участвует в эвакуации содержимого из сетки в книжку и сычуг.

*Книжка* лежит в правом подреберье, имеет округлую форму. С одной стороны, она служит продолжением сетки, а с другой - переходит в сычуг. Слизистая оболочка книжки образует различной длины складки, называемые листочками или пластинками. Стороны и края листочков усажены грубыми короткими сосочками.

*Сычуг* представляет собой истинный желудок. Он вытянут в длину в форме изогнутой груши, утолщенным основанием соединяется с книжкой, а суживающейся, изогнутой на конце частью - пилорусом - переходит в двенадцатиперстную кишку. Слизистая оболочка сычуга имеет железы; в зависимости от их вида в сычуге различают зону кардиальных, фундальных и пилорических желез.

*Пищеварение в рубце.* Рубец рассматривают как большую бродильную камеру с подвижными стенками. Съеденный корм находится в рубце до тех пор, пока не достигнет определенной консистенции измельчения, и только тогда переходит в последующие отделы пищеварительного тракта. Измельчается, корм в результате периодически повторяющейся жвачки, при которой корм из рубца отрывается в ротовую полость, пережевывается, смешивается со слюной и вновь проглатывается.

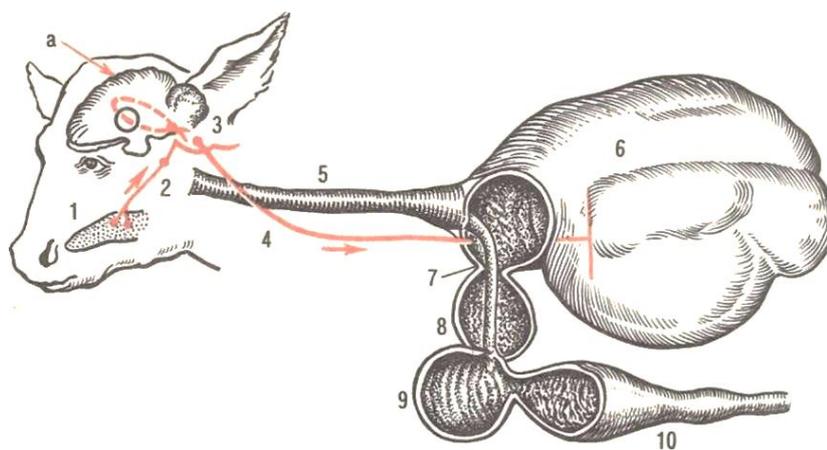


Рисунок 13 - Схема рефлекторной регуляции смыкания пищевого желоба:

*1— рецепторы ротовой полости; 2 — афферентный путь от рецепторов ротовой полости; 3 — нервный центр продолговатого мозга; 4 — эфферентный путь, идущий в составе блуждающего нерва; 5 — пищевод; 6 — рубец; 7 — пищеводный желоб; 8 — сетка; 9 — книжка; 10 — сычуг; а — местонахождение высшего центра рефлекса пищевого желоба в головном мозге*

В рубце переваривается до 70 % сухого вещества рациона, притом это происходит без участия пищеварительных ферментов. Расщепление клетчатки и других веществ корма осуществляется ферментами микроорганизмов, содержащихся в преджелудке. В нем протекают сложные микробиологические и биохимические процессы. Корм в рубце задерживается длительное время. Например, при скармливании сена в рубце через 24 ч остается еще половина этой порции. Мелкие частицы корма проходят из рубца быстрее крупных. Задержка корма в рубце способствует созданию постоянных благоприятных условий для рубцовых процессов и сбраживания трудноперевариваемых компонентов рациона.

Реакция содержимого рубца постоянно поддерживается в пределах рН 6,5-7,4 и смещается в кислую сторону в период наиболее интенсивного сбраживания корма. В этот момент образование кислот брожения превалирует над их всасыванием и нейтрализацией.

Непрерывное выделение слюны и поступление ее в рубец необходимы для осуществления биотических процессов в преджелудках. Образование щелочной слюны обусловлено и регулируется процессами, протекающими в рубце (кислотность, давление и др.). В свою очередь, пищеварение в рубце во многом зависит от поступления в него слюны. Буферные свойства секрета слюнных желез, особенно наличие карбонатов и фосфатов, способствуют нейтрализации кислот брожения и образованию солей жирных кислот. Эти кислоты так же, как и свободные кислоты, являются конечным продуктом ферментации в преджелудках и легко всасываются.

Температура в рубце в течение суток колеблется (днем 38-39°C, ночью 39-41 °C) независимо от приема корма; у лошади и свиньи температура в

желудке может резко меняться в зависимости от температуры принимаемого корма и воды.

Периодическое поступление в рубец корма, оптимальная реакция среды и постоянная температура, непрерывное поступление слюны из ротовой полости и ионов из стенки преджелудка, перемешивание и продвижение пищевых масс, всасывание конечных продуктов обмена микроорганизмов в кровь и лимфу - все это создает благоприятные условия для жизнедеятельности, размножения и роста микрофауны рубца. Микроорганизмы способствуют усвоению клетчатки и простых небелковых азотистых веществ корма.

В преджелудках жвачных развиваются в основном анаэробные микроорганизмы: простейшие (инфузории) и бактерии. В каждую из этих групп входит большое число видов. Видовой состав зависит от того, какой корм превалирует в рационе. При смене рациона меняется и популяция микроорганизмов. Поэтому для жвачных важное значение имеет постепенный переход от одного рациона к другому.

В содержимом рубца имеется большое количество видов бактерий; общее их количество может достигать  $10^{10}$  в 1 г. Рост и размножение одних микроорганизмов сопровождаются автолизом и отмиранием других, поэтому в рубце всегда присутствуют живые, разрушающиеся и мертвые микроорганизмы. В преджелудках содержатся кокки, стрептококки, молочнокислые, целлюлозолитические и другие бактерии, которые попадают в рубец с кормом и водой и благодаря оптимальным условиям активно размножаются. Самые важные микроорганизмы рубца - целлюлозолитические, количество которых может достигать до  $10^9$  на 1 г содержимого. Эти бактерии расщепляют и переваривают клетчатку, что имеет большое значение для питания жвачных.

Амилолитические бактерии, в основном стрептококки, представлены в рубце многочисленной группой. Они находятся в рубце при даче различных рационов, их количество особенно возрастает при использовании зерновых, крахмалистых и сахаристых кормов.

Молочнокислые бактерии в преджелудках играют важную роль при сбраживании простых углеводов (глюкоза, мальтоза, галактоза, лактоза и сахароза). Молочнокислые бактерии имеют большое значение для молодняка при молочном и смешанном кормлении.

Между всеми видами микроорганизмов существует симбиотическая связь: активное развитие одних видов может стимулировать или тормозить размножение других. Так, развитие стрептококков сдерживает рост молочнокислых бактерий, и наоборот, активное размножение молочнокислых бактерий создает неблагоприятную среду для жизнедеятельности стрептококков.

Простейшие рубца относятся к подтипу инфузорий (Cilophlora), классу ресничных инфузорий (Ciliata), состоящему из десятка родов и множества (около 100) видов. Они попадают в преджелудки, как и многие другие

микроорганизмы, с кормом и очень быстро размножаются (до 4-5 поколений в день). В 1 г содержимого рубца находится до 1 млн инфузорий, размеры их колеблются от 20 до 200 мкм. Инфузории играют важную биологическую роль в рубцовом пищеварении. Они подвергают корм механической обработке, используют для своего питания трудноперевариваемую клетчатку и благодаря активному движению создают своеобразную микроциркуляцию среды. Внутри инфузорий можно увидеть мельчайшие частицы корма, съеденного животным. Инфузории разрыхляют, измельчают корм, в результате чего увеличивается его поверхность, он становится более доступным для действия бактериальных ферментов. Инфузории, переваривая белки, крахмал, сахара и частично клетчатку, накапливают в своем теле полисахариды. Белок их тела имеет высокую биологическую ценность.

Значение микроорганизмов не ограничивается только расщеплением корма в преджелудке. В процессе жизнедеятельности микроорганизмы синтезируют белки своего тела. Продвигаясь вместе с кормовой массой по пищеварительному тракту, они перевариваются и используются организмом животного, доставляя ему более полноценный белок по сравнению с тем, который был получен с кормом. За счет микроорганизмов жвачные получают за сутки около 100 г полноценного белка. Это очень важный биотехнологический процесс.

Клетчатка - сложный полисахарид. Она составляет основную массу корма у сельскохозяйственных животных. В растительных кормах ее содержится до 40-50%. В пищеварительных соках животных нет ферментов, переваривающих клетчатку, однако в преджелудках жвачных расщепляется 60-70 % переваримой клетчатки под действием целлюлозолитических бактерий.

Клетчатка имеет большое физиологическое значение для жвачных не только как источник энергии, но и как фактор, обеспечивающий нормальную моторику преджелудков. При малом количестве кормов, богатых клетчаткой, ее переваримость понижается из-за более быстрого перехода содержимого преджелудков в кишечник. Переваривание клетчатки в рубце уменьшается и в том случае, когда в рацион добавляют легкопереваримые углеводы, например, крахмал, сахарозу. Это объясняется тем, что целлюлозолитические бактерии используют более простые формы углеводов, вследствие чего расщепление клетчатки снижается.

Ферменты бактерий расщепляют клетчатку (сложный полисахарид) до более простых форм: вначале до дисахарида целлюбиозы, а затем до моносахарида глюкозы. Продукты расщепления клетчатки в рубце подвергаются различным видам брожений.

В рубце жвачных крахмал легко сбраживается с образованием летучих и нелетучих жирных кислот. Расщепляют крахмал бактерии и инфузории. Последние переваривают крахмал, захватывая его зерна. Бактерии воздействуют на крахмал с поверхности.

Бактерии и инфузории, расщепляя крахмал, накапливают внутриклеточный полисахарид гликоген, а также амилопектин, который медленно и длительно сбраживается, что способствует сохранению постоянства биохимических условий в рубце и предупреждает возникновение интенсивного брожения при поступлении свежего корма.

Простые сахара (дисахариды и моносахариды) всегда содержатся в траве и других кормах, а также образуются в рубце как промежуточный продукт ферментации при расщеплении клетчатки и гемицеллюлозы. При сбраживании сахаров появляются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты. Интенсивность бродильных процессов очень велика, за сутки в рубце коровы образуется до 4 л летучих жирных кислот (ЛЖК). Образование кислот с более длинной углеродной цепью, таких, как валериановая, капроновая и других, незначительно. В небольшом количестве ЛЖК могут образовываться в рубце и в результате расщепления белка (изомасляная, изовалериановая и 2-метилмасляная кислоты).

Общее количество ЛЖК и соотношение отдельных кислот зависят от рациона. В большинстве случаев в рубце преобладает уксусная кислота. Наибольшее количество ее образуется при даче рациона, содержащего много клетчатки. Использование рационов, богатых крахмалом и сахаристыми кормами, благоприятствует образованию пропионовой кислоты. При употреблении концентратных зерновых рационов и отсутствии грубых волокнистых кормов уровень уксусной кислоты в рубце снижается, а концентрация пропионовой и масляной кислот повышается. При недостатке углеводистых кормов в рационе дача кислых силосованных кормов способствует уменьшению концентрации пропионовой и увеличению уксусной и масляной кислот, что нередко приводит к заболеваниям типа ацидозов и кетозов.

Летучие жирные кислоты, образующиеся в рубце, почти полностью всасываются в преджелудках. В свободном состоянии они усваиваются лучше, чем их соли. Всосавшиеся ЛЖК используются организмом жвачных в качестве главного источника энергии и как исходные компоненты в различных ассимиляторных процессах: они служат одним из источников образования жира,

В рубце жвачных под действием протеолитических ферментов микроорганизмов растительные белки корма расщепляются до пептидов, аминокислот, а затем до аммиака. Микроорганизмы рубца могут использовать не только белок, но и небелковые азотистые вещества (рис. 14).

В процессе жизнедеятельности микроорганизмы рубца синтезируют и витамины группы В: рибофлавин, тиамин, никотиновую, фолиевую и пантотеновую кислоты, биотин, пиридоксин, цианкобаламин, а также жирорастворимый витамин К (филлохинон). Поэтому взрослые жвачные при сбалансированном кормлении не нуждаются в добавлении этих витаминов в рацион, но молодняк, у которого рубец еще не функционирует, должен получать их с кормом.

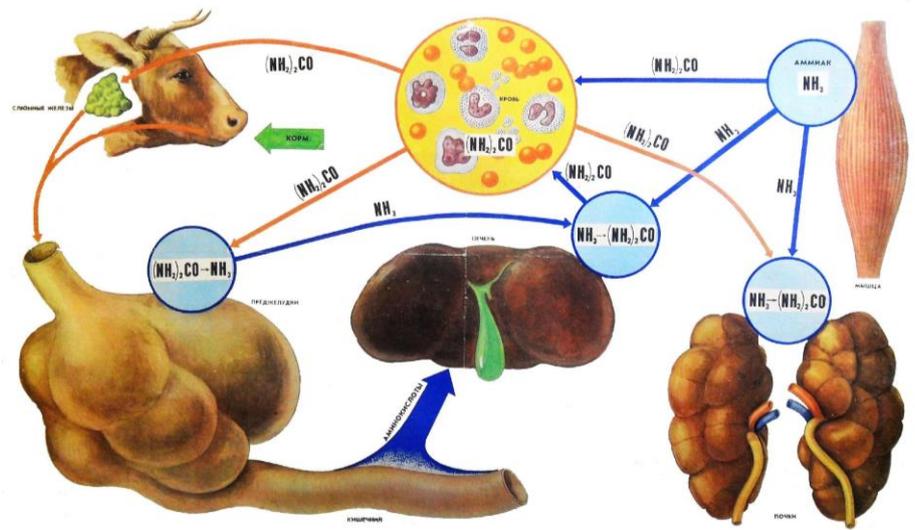


Рисунок 14 - Круговорот азотистых веществ в организме жвачных

Установлена следующая закономерность синтеза витаминов. Если увеличивают количество витаминов в корме, то объем синтеза их в рубце уменьшается. Синтез витаминов зависит также от наличия необходимых предшественников, например, кобальта для синтеза цианкобаламина.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмов в рубце образуются газы. Они являются важными продуктами микробиологических процессов и необходимы для дальнейших реакций, протекающих в преджелудках, в результате которых формируется ряд ценных питательных веществ. Количество и состав газов зависят от вида корма и уровня ферментативных процессов в рубце. Максимальное количество газов образуется через 2-3 ч после кормления и у крупного рогатого скота достигает 25-35 л в 1 ч; за сутки может образоваться до 100 л газов в зависимости от вида корма. Наибольшее газообразование происходит при скармливании сочных кормов, особенно бобовых. В рубце образуются двуокись углерода (углекислый газ, до 60-70 %), метан (до 40-50 %), азот, небольшое количество водорода, сероводорода и кислорода.

Избыток газов рубца, не используемых микроорганизмами, в основном удаляется при отрыжке, и только небольшое количество их всасывается в кровь, а затем выделяется через легкие при дыхании. Образование очень большого количества газов нежелательно; потеря значительной части газов ведет к тому, что снижается использование питательных веществ рациона.

**Функция сетки.** Сетку рассматривают как сортировочный орган. Из рубца в сетку поступает корм, в значительной степени обработанный и переваренный. Между сеткой и преддверием имеется складка, которая во время сокращения рубца частично закрывает отверстие между ними. Через это отверстие проникает только измельченная разжиженная масса, а грубые крупные частицы остаются в рубце для дальнейшего переваривания. При

сокращении сетки поступившая в нее масса переходит в книжку. Сетка так же, как рубец, способствует отрыгиванию жвачки.

*Функция книжки.* Книжка служит фильтром, между ее листочками задерживаются недостаточно измельченные частицы корма, прошедшие через сетку. При сокращении книжка обеспечивает дальнейшее измельчение задержанных частиц корма. В книжке переваривается до 20 % клетчатки, всасывается до 70 % поступивших в нее кислот, кроме того, происходит интенсивное всасывание воды.

Порция содержимого сетки из области большего давления переходит в книжку, в область меньшего давления (внутрисетковое давление у крупного рогатого скота 284 мм вод. ст. и превосходит внутрикнижковое в 2,4 раза). В этом смысле книжка выполняет роль «приспосабливающе-выжимающей помпы»; при ее сокращении жидкая масса выжимается, а при расслаблении впитывается.

В сычуг из книжки содержимое переходит отдельными порциями через всегда открытое книжко-сычужное отверстие. Переход обусловлен тонически-перистальтическими сокращениями тела, листочков книжки и разностью внутриполостного давления. Из книжки, области большего давления (116 мм вод. ст.), содержимое переходит в сычуг - область меньшего давления (46 мм вод. ст.).

В книжке содержимое не перемешивается. Книжка выполняет четко выраженную транзитную функцию.

*Моторика преджелудков.* Сокращения преджелудков изучают с помощью тех же методов, что и сокращения однокамерного желудка. Кроме того, для исследования рубца применяют метод пальпации, то есть прощупывают рубец рукой в области голодной ямки. Движения рубца можно записать специальным прибором - руминографом, укрепляемым в области голодной ямки.

Сокращения отдельных частей преджелудков координированы между собой и происходят последовательно в таком порядке: сетка, преддверие рубца, дорсальный мешок и вентральный мешок рубца. Каждый отдел при сокращении уменьшается и частично выжимает содержимое в соседние отделы, которые в этот момент находятся в расслабленном состоянии. Во время отрыгивания жвачки происходит дополнительное, третье сокращение сетки. При сокращении сетки грубые крупные частицы содержимого выталкиваются обратно в рубец, а измельченная и полужидкая пищевая масса поступает в книжку, а затем в сычуг. Во время сокращения сетки расширяется сычуг и в нем создается отрицательное давление, что способствует переходу пищевой массы из книжки в сычуг. В результате этого жидкая масса насасывается из книжки в сычуг, а грубые частицы этой массы сокращениями книжки вводятся в межлисточковые пространства и измельчаются. Сокращение преджелудков регулирует находящийся в продолговатом мозге нервный центр через блуждающие и симпатические нервы. Блуждающие нервы усиливают, а симпатические тормозят сокращения преджелудков.

Возбуждение центра происходит при раздражении рецепторов, расположенных в различных отделах пищеварительного тракта. Например, раздражение рецепторов ротовой полости при пережевывании корма учащает и усиливает сокращение преджелудков. Раздражение рецепторов двенадцатиперстной кишки тормозит сокращение преджелудков. Отделы преджелудков рефлекторно влияют на сокращения друг друга. Например, переполнение сычуга тормозит сокращения книжки, а переполнение книжки тормозит сокращения рубца и сетки.

На сокращения преджелудков влияет кора больших полушарий головного мозга. Это подтверждается опытами по выработке условных рефлексов, изменяющих сокращения рубца, а также опытами, в которых только показ корма вызывает учащение и усиление сокращений преджелудков.

Преджелудки могут сокращаться и при нарушении их связи с центральной нервной системой. Если перерезать оба блуждающих нерва, то первое время сокращений преджелудков не возникает. Затем сокращения восстанавливаются, но при этом различные отделы сокращаются асинхронно. Эти движения связаны с функцией интрамуральных нервных образований в стенках преджелудков. В нормальных условиях ритм работы преджелудков подчинен центральной и вегетативной нервной системе.

*Жвачный процесс.* Жвачные животные, захватывая корм, проглатывают его, почти не пережевывая. Затем в перерыве между приемами корма он отрыгивается в ротовую полость, тщательно пережевывается и снова проглатывается. Отрыгивание принятого корма, пережевывание и обратное проглатывание называют *жвачным процессом*. Время, в течение которого происходит пережевывание многократно отрыгиваемой рубцовой массы, называют *жвачным периодом*.

Жвачный процесс начинается не сразу после приема корма, а через некоторое время: у крупного рогатого скота - через 30-70, у овец - 20-45 мин, за это время корм в рубце набухает и размягчается, что облегчает его пережевывание. Время наступления жвачного периода зависит от характера корма и внешних условий. Грубый сухой корм задерживает появление жвачного процесса, вода, разжижающая содержимое рубца, ускоряет. Жвачка начинается быстрее при полном покое животного в лежащем положении. Различного рода раздражители, вызывающие беспокойство животного, высокая температура окружающей среды, нахождение на солнцепеке задерживают наступление жвачного периода на 2 ч и более. В ночное время жвачные периоды наступают чаще, чем днем. В сутки бывает 6-8 жвачных периодов, каждый из которых длится 40-50 мин. При даче грубых кормов эти периоды более продолжительны, чем при скармливании концентратов. Коровы пережевывают до 100 кг содержимого рубца в течение суток.

Отрыгивание жвачки происходит следующим образом. Вначале возникает дополнительное сокращение сетки и пищевого желоба, в результате этого содержимое сетки поднимается к кардиальному отверстию пищевода.

Одновременно с сокращением сетки происходит остановка дыхания на фазе выдоха, а затем вдох при закрытой гортани, так называемый холостой вдох. Давление в грудной полости понижается, грудная часть пищевода растягивается, и в нем возникает разрежение. В результате этого происходит насасывание кормовых масс из рубца и сетки в пищевод. Затем животное делает выдох, давление в грудной полости повышается и давит на грудную часть пищевода. Вследствие такого давления и антиперистальтического сокращения пищевода находящаяся в нем масса продвигается в рот.

При искусственно созданном препятствии насасывания кормовых масс животное делает повторные попытки вдоха при закрытой гортани. Следовательно, глубина вдоха и выдоха и их повторение регулируют насасывание кормовых масс в пищевод.

Жидкую часть поступившей в рот кормовой массы животное проглатывает мелкими глотками, а плотную пережевывает в течение 20-60 с. Пережеванный корм проглатывается и в рубце смешивается со всей массой содержимого.

Отрыгивание жвачки - сложнорефлекторный акт. Отрыгивание возникает при раздражении грубыми частями корма механорецепторов преддверия рубца, пищеводного желоба и сетки. Это было доказано в опытах с раздражением через фистулу рубца различных отделов преджелудков. При раздражении указанных рецепторов возникает отрыгивание, при раздражении книжки и сычуга оно прекращается.

Раздражение от рецепторов передается по центростремительным нервам в продолговатый мозг, где находится центр отрыгивания. Из центра возбуждение по центробежным нервам передается к мышцам, принимающим участие в отрыгивании. Из всех центробежных нервов, участвующих в регуляции отрыгивания, основная роль принадлежит блуждающим нервам, иннервирующим преджелудки. После перерезки блуждающих нервов жвачные периоды прекращаются.

Физиологические особенности пищеварения в преджелудках жвачных необходимо учитывать при составлении рационов. В состав рационов следует подбирать такие корма, чтобы количество и сочетание их обеспечивало создание наиболее благоприятных условий для жизнедеятельности микроорганизмов рубца. От активности последних зависит интенсивность процессов переваривания и усвоения питательных веществ в преджелудках и последующих отделах пищеварительного тракта, что в конечном итоге влияет на продуктивность и физиологическое состояние животного.

*Пищеварение в сычуге.* Сычуг - это истинный желудок, слизистая оболочка которого имеет железы, вырабатывающие сычужный сок. Секреторная функция сычужных желез изучена с применением фистульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Павлову.

Сычужные железы секретируют непрерывно, выделяя в течение суток большое количество сока. Непрерывность секреции вызвана постоянным поступлением содержимого преджелудков в сычуг.

На уровень секреции влияет прием корма. В этот момент она усиливается в результате рефлекторного влияния корма на железы сычуга. В сычужном соке содержатся ферменты пепсин, химозин и липаза. Количество хлористоводородной (соляной) кислоты меняется в зависимости от возраста животного в пределах 0,12-0,46%. Сычужный сок у крупного рогатого скота имеет рН 2,17-3,14, у телят -2,5-3,4

В регуляции секреции сычуга участвуют нервная система и химические факторы. Различают рефлекторную и нейрохимическую фазы секреции.

Желудочное пищеварение у *молодняка* жвачных в молочный и переходный периоды. Телята и ягнята рождаются с недостаточно развитыми в морфологическом и функциональном отношении органами пищеварения. В ранний молочный период, особенно в первые дни после рождения, когда в пищеварительных соках новорожденного еще содержится мало ферментов, в молоке матери присутствуют ферменты, способные переваривать питательные вещества молока.

В первое время после рождения у *молодняка* жвачных желудочное пищеварение мало отличается от пищеварения у животных с однокамерным желудком. У новорожденного теленка рубец, сетка и книжка, вместе взятые, по размеру меньше половины сычуга. В первые месяцы жизни теленка эти отделы растут быстро, и к 3-месячному возрасту они уже примерно в 4 раза больше сычуга; размеры различных отделов сложного желудка по отношению друг к другу становятся почти такими же, как у взрослых животных. Этот период переходный. К 6-месячному возрасту у телят устанавливается тип пищеварения, свойственный взрослым жвачным.

У телят-молочников питательные вещества корма перевариваются в сычуге и кишечнике в результате действия ферментов пищеварительных соков. Особенность пищеварения в сычуге у телят заключается в том, что сычужный сок содержит много фермента химозина. У телят, питающихся только молоком, рубец не функционирует и в отрыгиваемых газах нет метана. Он появляется с переходом на растительные корма как продукт брожения в рубце.

В переходный период развиваются не только преджелудки, но и все другие органы пищеварения. Поступление растительных кормов требует более усиленной деятельности органов пищеварения, чем при молочном кормлении. На развитие органов пищеварения влияет структура рациона - соотношение различных кормов: молока, концентратов, сочных и грубых кормов. В переходный период около 10-20 % питательных веществ корма усваивается уже в преджелудках. По мере роста теленка в преджелудках переваривается 40-50 % корма, а усвоение клетчатки увеличивается в 3 раза, что соответствует уровню, характерному для взрослых животных. Приучение телят в раннем молочном и переходном периодах к растительным кормам стимулирует развитие преджелудков.

Особенность желудочного пищеварения у новорожденных телят состоит также в том, что у них нет жвачного периода. Он наступает у телят примерно на третьей неделе жизни и связан с началом приема грубого корма. В рубце появляются микроорганизмы, и перестраивается деятельность околоушных слюнных желез. Наступление жвачного периода можно ускорить. Для этого телятам нужно скармливать комки жвачки, оторванные коровой. В таких случаях в рубец попадают микроорганизмы, и жвачный период начинается с 8- 10-го дней жизни.

У молодняка жвачных в молочный период рубец недоразвит и во время приема корма важная роль принадлежит пищеводному желобу. Во время питья молока и воды или акта сосания сокращаются мышцы губ пищеводного желоба; губы смыкаются и образуют «трубку», составляющую как бы продолжение пищевода. 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 перерезки последних рефлекс исчезает).

Рефлекторная природа смыкания губ пищеводного желоба подтверждается опытом «мнимого кормления» у эзофаготомированных телят. У них также регистрируют рефлекс пищеводного желоба при выпойке молока, несмотря на то что молоко выливается наружу через перерезанный пищевод. Емкость пищеводного желоба очень мала, поэтому молоко может проходить по нему в сычуг только небольшими порциями. При выпойке из ведра телята делают большие глотки, и большие порции молока раздвигают губы пищеводного желоба, в результате значительная часть молока выливается в рубец. В этом возрасте у телят рубец еще не функционирует, попавшее в него молоко загнивает, что приводит к развитию заболеваний желудочно-кишечного тракта. Чтобы не допустить подобных случаев, необходимо поить телят молоком из специально оборудованных поилок.

С ростом телят значение пищеводного желоба уменьшается, губы его грубеют и смыкаются не полностью. В результате этого у взрослых животных жидкость при питье лишь частично поступает в сычуг, а основное ее количество попадает в рубец.

Хотя у телят и ягнят в раннем возрасте преджелудки еще анатомически недоразвиты, но у них уже присутствует амилазная, сахаразная и фосфатазная активность.

#### **1.4 Пищеварение в кишечнике**

Кормовые массы, частично переваренные в желудке, постепенно, отдельными порциями поступают в кишечник, где они смачиваются поджелудочным, кишечным соками и желчью.

### 1.4.1 Пищеварение в тонком отделе кишечника

Тонкий кишечник состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок. Слизистая оболочка тонких кишок собрана в многочисленные кишечные складки, которые располагаются в разных направлениях. На слизистой имеются мельчайшие выступы - ворсинки. Слизистая образована однослойным призматическим каемчатым эпителием. На протяжении всей слизистой тонкого кишечника, кроме верхнего отдела двенадцатиперстной кишки, расположены либеркюновы железы, выделяющие сок. В верхнем отделе двенадцатиперстной кишки имеются бруннеровы железы, которые по своему строению и составу секрета сходны с железами пилорической части желудка.

Тонкий отдел кишечника у травоядных животных очень длинный: у коров он достигает 40-49 м, у овец и коз - 24-26, у лошадей и свиней - до 20 м.

*Состав кишечного сока.* Кишечный сок - бесцветная жидкость щелочной реакции (рН 8,2- 8,7), слегка мутноватая от примеси слизи, эпителиальных клеток, кристаллов холестерина. В кишечном соке содержатся хлористый натрий и углекислые соли.

Кишечный сок завершает химическую обработку питательных веществ корма, поэтому в нем преобладают ферменты, действующие на промежуточные продукты расщепления белков и углеводов (крахмала и гликогена). В нем содержатся протеолитические ферменты: аминополипептидаза и дипептидаза (их называют обычно смесью пептидаз), расщепляющие полипептиды и дипептиды до аминокислот. На дисахариды действуют ферменты мальтаза, инвертаза и лактаза, превращая дисахариды в моносахариды.

В кишечном соке имеются также слабоактивные ферменты: нуклеазы, липаза, амилаза. Кроме того, в кишечном соке присутствует фермент энтерокиназа, действующая на трипсиноген и переводящая его в трипсины, а также щелочная фосфатаза, обеспечивающая процесс фосфорилирования углеводов, аминокислот и их переход через клеточные мембраны (всасывание).

*Механизм секреции кишечного сока.* Секреция кишечного сока у собак происходит непрерывно. При раздражении блуждающего нерва выделяется больше кишечного сока и увеличивается содержание в нем ферментов. Механические и некоторые другие раздражители также вызывают усиление секреции. Так, введение в отрезок кишки, изолированный по Тири - Веллу, стеклянного шарика или резинового дренажа усиливает секрецию кишечного сока. К числу химических раздражителей относят желудочный сок, продукты переваривания белков и углеводов, жира и др. Эти раздражители действуют на секреторный аппарат кишечника и после перерезки блуждающих и симпатических нервов, иннервирующих кишечник, то есть независимо от центральной нервной системы. Считают, что механические и химические раздражители вызывают секрецию кишечного сока, действуя на нервные

образования (мейсснеро и ауэрбахово сплетения), расположенные в стенке кишечника (рис. 15).

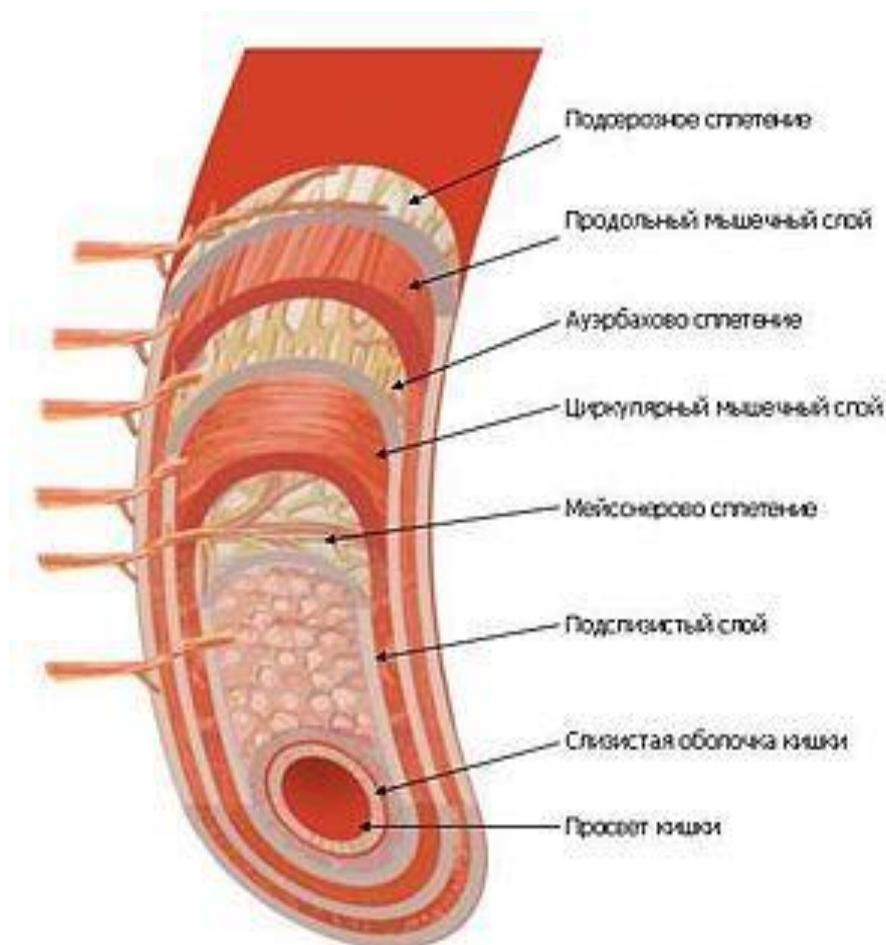


Рисунок 15 - Нервные сплетения в стенке тонкой кишки

*Кишечное полостное пищеварение.* Процесс пищеварения в тонком кишечнике состоит из трех последовательных этапов (периодов): полостное пищеварение - пристеночное пищеварение - всасывание.

Секреция сока у животных происходит непрерывно, механизм образования и состав сока такие же, как и у собак.

В результате переваривания питательных веществ корма и смешивания его с пищеварительными соками содержимое тонкого кишечника приобретает вид однородной жидкой массы, которую называют *химусом*. Общее количество химуса очень велико: у овец оно составляет 15-20 л, у свиней - 50, у лошадей - 190, у верблюда - 124-146 л. В химусе тонкого кишечника около  $\frac{3}{4}$  приходится на долю пищеварительных соков. Например, у верблюда - представителя пустынных животных - химус тонкого отдела кишечника намного жиже, чем у других видов животных, хотя он и потребляет меньше воды.

Выделение в кишечник с пищеварительными соками большого количества воды, органических и минеральных веществ способствует созданию устойчивого состава химуса. Это имеет важное значение для процессов пищеварения и обмена веществ. При значительной потере химуса изменяется состав крови - в ней увеличивается содержание гемоглобина и эритроцитов. В результате выведения с химусом большого количества воды происходят снижение содержания минеральных веществ и сдвиг кислотно-щелочного равновесия в организме, что может привести к гибели животного.

Движение тонкого кишечника осуществляется в результате сокращения продольных и круговых (поперечных) гладких мышц. Различают следующие виды движений кишечника: маятникообразные, ритмические (сегментированные) и перистальтические.

*Маятникообразные движения* - на концах короткого участка кишечника образуются узкие перехваты вследствие сокращения кольцевой мускулатуры. В участке, ограниченном этими перехватами, сокращаются продольные мышцы - кишка укорачивается и расширяется, при расслаблении этих мышц она удлиняется и суживается. В результате таких движений химус передвигается то краниально, то каудально и перемешивается с пищеварительными соками.

*Ритмические, или сегментированные, движения* - в результате сокращения круговых мышц на кишечнике образуются перетяжки, разделяющие кишку на множество сегментов. В следующие несколько секунд в расширенной части каждого сегмента также образуется перетяжка, и она разделяется пополам, а половины двух соседних сегментов преобразуются затем в один новый сегмент (рис. 16). Такие сокращения повторяются многократно. Они не вызывают продвижения химуса вдоль кишечника, но способствуют, как и маятникообразные движения, перемешиванию содержимого и тесному соприкосновению его со стенкой кишки.

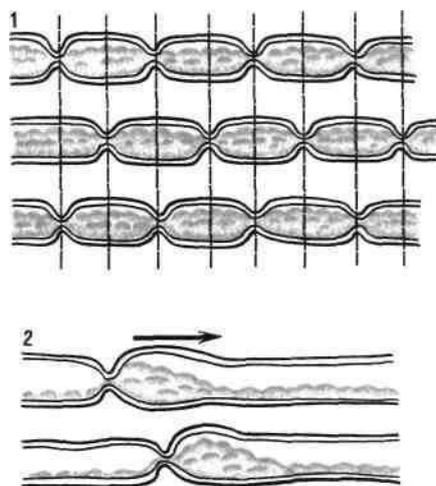


Рисунок 16 - Схема движения кишки:

1— ритмическое сегментирование; 2 — перистальтика (стрелкой указано направление распространения волн сокращения)

*Перистальтические движения* вызывают поступательное продвижение химуса по кишечнику. Сокращаются круговые мышцы, образуя кольцевой перехват, впереди него полость кишки расширяется. Благодаря таким сокращениям содержимое кишки выжимается из суженного участка и передвигается в расширенный. Затем сокращение круговых мышц распространяется на следующий участок.

Когда по длине кишки проходит несколько таких волнообразных сокращений, то движения кишки принимают сходство с движением дождевого червя. Поэтому такие движения и получили название червеобразных, или перистальтических.

Перистальтические сокращения следуют одно за другим с определенным ритмом и скоростью, при этом химус продвигается только в одном направлении.

Характерная особенность двигательной функции кишечника - автоматия - способность кишечника ритмически сокращаться при нарушении нервных связей с центральной нервной системой или же после полного изолирования его от организма. Так, изолированный отрезок тонкой кишки, помещенный в раствор Рингера, сокращается длительное время. Автоматия обусловлена ганглиозными клетками ауэрбахова сплетения, она присуща и мышечным элементам кишечника. Роль ганглиозных нервных клеток заключается в координации сокращений продольных и круговых мышц кишечника.

На сокращения кишечной мускулатуры влияют центральная нервная система, механические и химические раздражения, а также состояние других отделов пищеварительного тракта и всего организма в целом. Импульсы из центральной нервной системы по блуждающим и симпатическим нервам идут к мышцам кишечника. Действие этих нервов изучено в опытах с раздражением их индукционным электрическим током. Раздражение блуждающего нерва усиливает мышечные сокращения и повышает их тонус, а симпатического - снижает тонус. В зависимости от силы раздражения и тонуса кишечной мускулатуры эффект от раздражения нервов может быть противоположным. Так, раздражение блуждающего нерва в момент возбужденного состояния кишечника (повышенный тонус) обуславливает ослабление его сокращений. При сильном раздражении симпатического нерва сокращения наблюдаются в том случае, когда тонус кишки ослаблен и она находится в покое.

На движения кишечника влияют и различные эмоциональные состояния, например, гнев, страх, боль приводят обычно к угнетению кишечных сокращений. При некоторых сильных эмоциях (страх и др.) иногда возникает бурная перистальтика, вызываемая так называемый нервный понос.

Движения кишечника изменяются и под влиянием механического раздражения рецепторов слизистой оболочки. При растяжении стенки кишки химусом, поступающим из желудка, начинаются перистальтические и маятникообразные движения. Сильным раздражителем кишечных движений

служит грубый корм, содержащий трудноперевариваемое вещество - клетчатку.

К химическим раздражителям, возбуждающим движения кишечника, относят холин, энтерокринин, серотонин. Эти вещества образуются в слизистой кишок во время пищеварения, всасываются и поступают в кровь, действуя гуморально. Энтерокринин и серотонин рассматривают как специфические гормоны - возбудители движений кишок.

На движения кишечника влияют и химические передатчики нервного импульса - медиаторы. Они образуются в окончаниях вегетативных нервов, иннервирующих кишечник. При раздражении блуждающего нерва выделяется ацетилхолин, симпатического - норадреналин. Они действуют местно, так как быстро разрушаются ферментами: ацетилхолин - холинэстеразой, а норадреналин - аминоксидазой, присутствующими в крови и в клетках тела.

Движения кишечника усиливают желчь, экстрактивные вещества, кислоты, щелочи, растворы солей и продукты переваривания белка - полипептиды. Механизм влияния этих химических, а также механических раздражителей, действующих на слизистую кишечника, весьма сложен. Они могут или влиять рефлекторно, возбуждая хеморецепторы слизистой, или стимулировать образование химических веществ, которые, всасываясь в кровь, гуморально действуют на движения кишечника. В движении кишечника сельскохозяйственных животных и его регуляции отмечают те же закономерности, что у собак и других животных.

#### 1.4.2 Мембранное пищеварение

Для ферментативного расщепления пищи важное значение имеет соприкосновение (контакт) ее со слизистой оболочкой кишечника. Переваривание питательных веществ на поверхности слизистой тонкого кишечника получило название *пристеночного* (мембранного) *или контактного* *пищеварения*.

Пристеночному пищеварению способствует структура слизистой тонкого кишечника. На поверхности ворсинок имеется так называемая щеточная кайма, образованная громадным количеством микроворсинок (до 3000 на одной клетке). Между микроворсинками на клеточной мембране имеются ферменты, структурно связанные с мембраной.

В результате движений кишечника происходит непрерывное перемешивание химуса и его соприкосновение со щеточной каймой. Пищевые частицы, размеры которых меньше расстояния между микроворсинками, поступают в щеточную кайму и здесь подвергаются пристеночному перевариванию. Более крупные частицы не могут проникнуть в зону пристеночного пищеварения и, оставаясь в полости кишечника, подвергаются расщеплению ферментами химуса до более мелких размеров.

Отличие пристеночного пищеварения от полостного заключается в следующем. Полостное пищеварение осуществляется под действием ферментов, выделяемых в полость пищеварительного тракта. Эти ферменты

перемещаются вместе с химусом и участвуют в первоначальных стадиях пищеварения. Пристеночное пищеварение происходит под влиянием как ферментов, адсорбированных из химуса, так и ферментов, структурно связанных с мембраной кишечных клеток. При пристеночном пищеварении конечные стадии расщепления питательных веществ проходят на клеточной мембране, через которую осуществляются и процессы всасывания. Поэтому благодаря пристеночному пищеварению значительно возрастает скорость ферментативного расщепления питательных веществ и их всасывания.

Пристеночное пищеварение свойственно не только кишечнику сельскохозяйственных животных; слизистые желудка лошади, свиньи, сычуга и преджелудков жвачных тоже обладают гидролитической активностью. Пристеночный гидролиз крахмала наиболее активно протекает с участием слизистой книжки, а гидролиз сахарозы - слизистой сетки. Кроме того, в слизистой оболочке присутствуют щелочная и кислая фосфатазы, сукцинатдегидрогеназа. Наличие данных ферментов и определяет высокую резорбирующую и гидролизующую способность преджелудков, особенно рубца; поэтому 70-80 % углеводов (легкопереваримых) гидролизуются и всасываются в преджелудках. Указанное подтверждается и гистохимическими исследованиями.

Так, щелочную, кислую фосфатазу и сукцинатдегидрогеназу гистохимически обнаруживают даже в роговом слое. Электронно-микроскопическими исследованиями слизистой преджелудков установлено наличие в ней множества межклеточных щелей, а также своеобразное неплотное расположение ее рогового слоя. В межклеточных пространствах происходит адсорбция ферментов, участвующих в гидролизе.

На свободной поверхности слизистой сычуга овец находятся цитоплазматические выпячивания (микроворсинки), которые имеют меньшие размеры и расположены реже по сравнению с таковым тонкого кишечника. На поверхности одной клетки слизистой пилорической части насчитывается до 290-360 микроворсинок, в области дна желудка - 200-220, а в кардиальной части число их уменьшается почти в 2 раза. Количество микроворсинок варьирует в зависимости от функционального состояния железистых клеток.

*Секреция поджелудочного сока.* Очень важное значение в пищеварении имеет сок поджелудочной железы, который представляет собой прозрачную, бесцветную жидкость щелочной реакции. Плотность сока 1,008-1,010 г/см<sup>3</sup>; рН 7,2-8,0 (у лошадей - 7,3-7,58, у крупного рогатого скота - около 8). В поджелудочном соке 90 % воды и 10 % плотного остатка. В состав плотного остатка входят белковые вещества и минеральные соединения: двууглекислый натрий, хлористый натрий, хлористый кальций, фосфорнокислый натрий и др. Из минеральных веществ больше всего в нем двууглекислого натрия (до 0,7%). Поджелудочный сок содержит ферменты: трипсин, химотрипсин, карбоксипептидазы А и В, эластазу,  $\alpha$ -амилазу, мальтазу, лактазу, инвертазу, липазу, нуклеазы (рибонуклеазу, дезоксирибонуклеазу) (рис.17).

*Трипсин* расщепляет белки до пептидов и аминокислот. Выделяется в виде неактивного трипсиногена, который активируется ферментом кишечного сока энтерокиназой. *Химотрипсин* выделяется в форме неактивного химотрипсиногена, активируется трипсином. Химотрипсин расщепляет белки и полипептиды до аминокислот.

*Карбоксиполипептидазы*, действуют на полипептиды и отщепляют от них аминокислоты со стороны свободной карбоксильной группы. *Дипептидаза* расщепляет дипептиды на свободные аминокислоты.

*Эластаза* действует на белки соединительной ткани - эластин, коллаген; *протаминаза* расщепляет протамины; *нуклеазы* - нуклеиновые кислоты на мононуклеотидов и фосфорную кислоту;  *$\alpha$ -амилаза* - крахмал и гликоген до мальтозы; *мальтаза* - мальтозу до глюкозы.

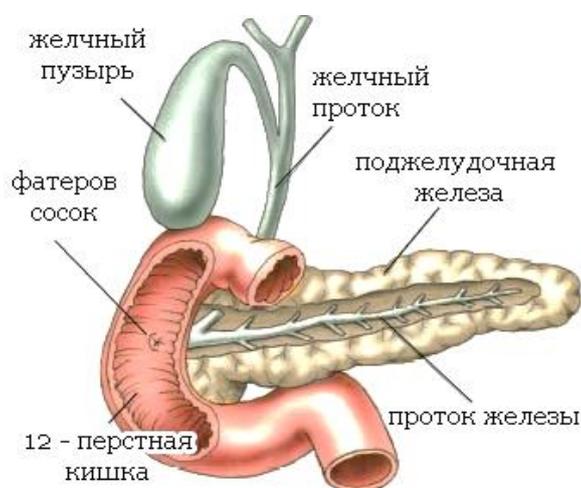


Рисунок 17 - Функции поджелудочной железы

*Лактаза* расщепляет молочный сахар на глюкозу и галактозу; она имеет существенное значение в пищеварении молодняка; *инвертаза* - сахарозу на глюкозу и фруктозу; *липаза* - жиры на глицерин и жирные кислоты (действие липазы значительно усиливается под влиянием желчи).

*Механизм секреции поджелудочного сока.* И. П. Павлов установил, что на секреторную деятельность поджелудочной железы влияет блуждающий нерв. Он обратил внимание на высокую чувствительность поджелудочной железы ко всякого рода рефлекторным раздражениям, которые тормозят ее секрецию. Секреторные волокна обнаружены также в составе симпатических нервов, иннервирующих поджелудочную железу.

При стимуляции отдельных волокон блуждающего нерва наряду с усилением сокоотделения происходит и его торможение. Отделение поджелудочного сока начинается при виде корма или раздражении рецепторов полости рта и глотки. Таким образом, секреторная деятельность поджелудочной железы вызывается условными и безусловно рефлекторными воздействиями, то есть наблюдается нервная или сложнорефлекторная регуляция секреции поджелудочного сока. Установлено участие гипоталамуса

и структур лимбической системы - миндалевидного комплекса и гиппокампа в регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы у коз.

Наряду с нервной существует и гуморальная регуляция. Проникновение соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку вызывает секрецию поджелудочного сока даже после перерезки блуждающих и чревных (симпатических) нервов и разрушения продолговатого мозга. При введении ее непосредственно в кровь секреция не наступает. Под влиянием хлористоводородной (соляной) кислоты желудочного сока, поступающего в кишечник, из клеток слизистой оболочки двенадцатиперстной и верхней трети тонкой кишки выделяется *просекретин*. Соляная кислота активирует просекретин, превращая его в *секретин*. Всасываясь в кровь, секретин действует на поджелудочную железу, усиливая выделение ею сока; одновременно он тормозит функцию обкладочных желез, чем препятствует чрезмерно интенсивной секреции соляной кислоты железами желудка. Секретин - это полипептид, состоящий из 27 аминокислотных остатков, с молекулярной массой около 5 тыс., в физиологическом отношении является гормоном. Под влиянием секретина образуется большое количество поджелудочного сока, бедного ферментами и богатого щелочами.

В слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки наряду с секретинном образуется еще один гормон - *панкреозимин*. Он усиливает образование ферментов в поджелудочном соке. Секрецию поджелудочного сока усиливают также *гастрин*, образующийся в пилорической части желудка, секретин, инсулин, бомбезин, субстанция П, соли желчных кислот. Тормозящее влияние на секрецию панкреатического сока оказывают такие нейропептиды, как гастрингибирующий полипептид (ГИП), панкреатический полипептид (ПП), вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП) и соматостатин.

Гуморальная регуляция поджелудочной секреции не является самостоятельной и обособленной. Секретин действует на секреторные клетки поджелудочной железы не непосредственно, а через симпатическую нервную систему. Блокирование симпатической нервной системы эрготоксином значительно снижает секрецию, возникающую при введении хлористоводородной (соляной) кислоты в двенадцатиперстную кишку. Следовательно, гуморальную регуляцию секреторной деятельности поджелудочной железы надо рассматривать как нейрохимическую регуляцию. Характер секреции сока зависит от вида пищевых веществ. При кормлении собаки хлебом секреция длится до девяти часов и выделяется большое количество сока. На молоко и на мясо секреция заканчивается быстро (к пятому часу); на молоко выделяется мало сока, на мясо - много, но меньше, чем на хлеб. При кормлении мясом образуется много трипсина, при кормлении молоком - много липазы и трипсина.

*Образование и выделение желчи.* Желчь - секрет печени выделяющийся, в просвет двенадцатиперстной кишки (рис. 18).

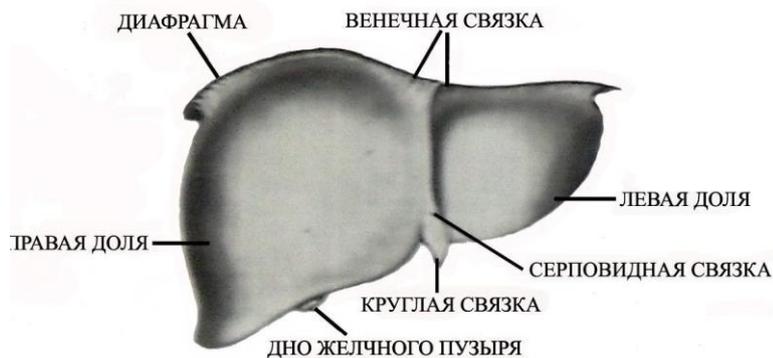


Рисунок 18 - Строение печени

Образование и выделение желчи у животных изучают обычно в хронических опытах, применяя методику наложения фистулы на желчный пузырь или на желчный проток (рис. 19).

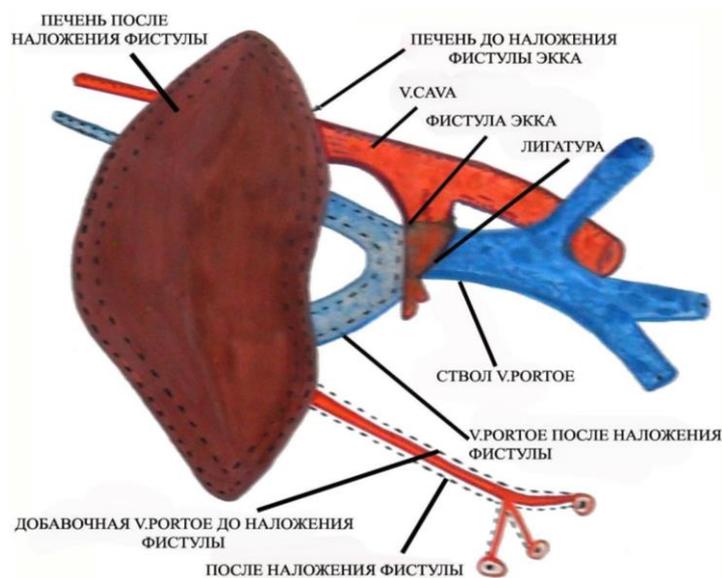


Рисунок 19 - Фистула Экка

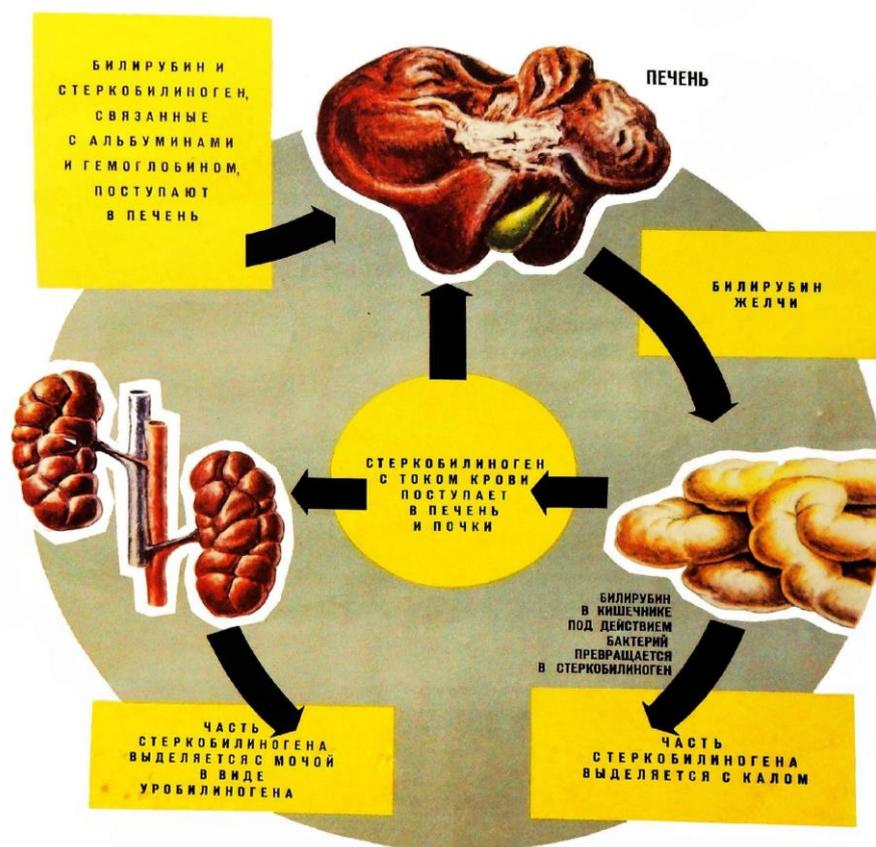
Желчеобразование в клетках печени происходит непрерывно. Желчь собирается в печеночный проток, который после слияния с пузырным протоком образует общий желчный проток, впадающий в двенадцатиперстную кишку. Вне периода пищеварения желчный проток бывает закрыт и желчь по пузырному протоку направляется в желчный пузырь. Во время пищеварения в двенадцатиперстную кишку поступает желчь как из печени, так и из пузыря.

Желчеобразование - это не только секреторный, но и экскреторный процесс, в результате которого из организма выводятся желчные пигменты (рис. 20): холестерин, мочевины, пуриновые основания, фосфорные соединения и пр. Образование желчи усиливают некоторые химические вещества, действующие гуморально (гастрин, соляная, желчная и другие

кислоты, экстрактивные вещества корма и сама желчь). Секреция желчи зависит от функции больших полушарий мозга.

Различают два вида желчи: печеночную и пузырную. Печеночная желчь жидкая, прозрачная, светло-желтого или светло-зеленого цвета; плотность ее 1,009-1,013 кг/см<sup>3</sup>, рН 7,5; воды в ней 96-99%. Пузырная желчь вследствие всасывания воды стенками желчного пузыря густая, темного цвета; плотность 1,026- 1,048, рН 6,8; количество воды 80 — 86%. Пузырная желчь содержит слизь, которая выделяется слизистыми железами стенок пузыря. Цвет желчи у травоядных темно-зеленый, у плотоядных красно-желтый. Окраска желчи зависит от наличия в ней желчных пигментов.

К специфическим органическим веществам, входящим в состав желчи, относят желчные пигментные и желчные кислоты. Желчные пигменты - это билирубин и биливердин. Билирубин образуется из гемоглобина при разрушении эритроцитов и обычно содержится в желчи в виде солей щелочных металлов. Биливердин получается при окислении билирубина. Он темно-зеленого цвета и всегда присутствует в желчи травоядных.



билирубин в крови состоит из моноглюкоронида и диглюкоронида и обычно связан с альбуминами

Рисунок 20 - Круг обращения пигмента желчи

В желчи млекопитающих есть холевая, гликохолевая, хенодезоксихолевая, таурохолевая кислоты. В состав желчи, кроме желчных кислот и пигментов, входят холестерин, фосфатиды, омыленные и свободные жиры, продукты распада белков (мочевина, мочевая кислота, пуриновые основания), натриевые, калиевые, кальциевые соли угольной, фосфорной и других кислот.

Значение желчи, в процессах пищеварения многообразно (рис. 21):

- 1) понижает поверхностное натяжение растворов и облегчает превращение жиров в тонкую эмульсию, в виде которой они легче перевариваются липазой;
- 2) благодаря своей щелочности желчь способствует нейтрализации кислого содержимого, поступающего в кишечник из желудка, и прекращает действие пепсина, разрушающего трипсин;
- 3) усиливает действие липазы, амилазы и протеолитических ферментов поджелудочного и кишечного соков;
- 4) желчные кислоты легко образуют комплексные соединения с жирными кислотами, это обусловлено их всасыванием в кишечнике;
- 5) обладает бактерицидным и дезодорирующим свойствами.

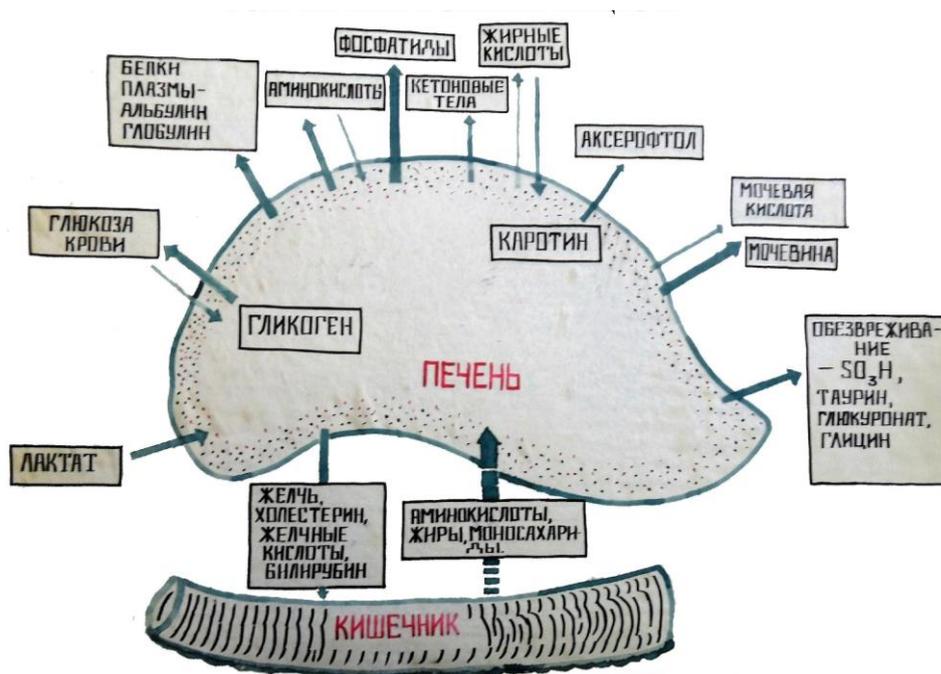


Рисунок 21 - Функции печени

Вне периодов пищеварения желчь в кишечник не поступает. Выход из желчного протока закрыт специальным сфинктером, и желчь собирается в желчном пузыре. У лошади, верблюда и оленя желчного пузыря нет, его функцию выполняют желчные ходы больших размеров.

В двенадцатиперстную кишку желчь начинает поступать через 5- 10 мин после приема корма, и выделение ее продолжается 6-8 ч. Первые порции

поступающей желчи более темные и более густые, так как вначале выделяется желчь из желчного пузыря, затем поступает более светлая печеночная желчь.

Из желчного пузыря желчь выделяется вследствие сокращения его стенок. Одновременно с этим происходит расслабление сфинктера, закрывающего желчный проток у входа в двенадцатиперстную кишку. Секретия и выделение желчи у сельскохозяйственных животных имеют те же закономерности, что и у собак. Выделение желчи в кишку регулируется рефлекторным и гуморальным путем. Рефлекторное выделение желчи начинается при поступлении корма в желудок и кишечник или при показе корма, то есть условно-рефлекторно. Корм в желудке механически раздражает его рецепторы, что вызывает рефлекторное сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока. Рефлекторное воздействие на процесс выделения желчи осуществляется через блуждающие и симпатические нервы. Раздражение блуждающих нервов усиливает выделение желчи, а симпатических - тормозит. Это происходит потому, что блуждающие нервы вызывают сокращение стенок пузыря и расслабление сфинктера, а симпатические нервы, наоборот, осуществляют сокращение сфинктера и расслабление пузыря. Центральная регуляция желчевыделительной функции печени у животных происходит с помощью гипоталамо-лимбических образований мозга. К ним относят латеральные, вентромедиальные ядра гипоталамуса, базальные и латеральные ядра миндалин.

Гуморальным раздражителем, вызывающим сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока, служит гормон холецистокинин.

Количество и качество желчи зависят от характера принимаемого корма. Общее количество выделяющейся желчи в сутки составляет: у лошадей – 6-7,2 л, у крупного рогатого скота - 7-9,5, у овец и коз - 1 - 1,5, у свиней - 2,4-3,8 л.

При содержании животных на пастбище или при включении в зимний рацион концентратов (овес, жмых) образование и выделение желчи усиливаются.

### **1.4.3 Пищеварение в толстом кишечнике**

Не всосавшаяся часть химуса из тонких кишок переходит в начальный участок толстого кишечника через илеоцекальный сфинктер. Он пропускает содержимое только в одном направлении. Сфинктер открывается периодически каждые 30-60 с, и химус небольшими порциями поступает в слепую кишку. Раскрытие сфинктера - это рефлекторный процесс, происходящий в результате раздражения рецепторов в вышележащих отделах пищеварительного тракта. При наполнении слепой кишки и ее растяжении сфинктер плотно закрывается и не допускает выхода содержимого из тонких кишок.

Железы толстых кишок выделяют небольшое количество сока. В нем содержатся такие же ферменты, что и в соке тонких кишок, но их мало и

переваривающая сила у них небольшая. В слизистой оболочке толстых кишок много бокаловидных клеток, выделяющих слизь. Реакция содержимого в передней и средней части толстого кишечника щелочная, а в задней части, ближе к прямой кишке, становится кислой. Секреция сока в толстых кишках обусловлена в основном механическим раздражением стенок кишечника. Пищеварение в толстом кишечнике осуществляется главным образом за счет ферментов, принесенных с химусом из тонких кишок. У плотоядных переваривание питательных веществ корма в толстом кишечнике имеет небольшое значение, так как он почти полностью переваривается и всасывается в тонком кишечнике.

В толстом кишечнике находится огромное количество бактерий (до 15 млрд в 1 г содержимого), которые вызывают сбраживание углеводов и гниение белков. Под влиянием бактерий из остатков питательных веществ химуса образуются кислоты и различные газообразные вещества: сероводород, двуокись углерода, метан, водород. При гнилостном разрушении белка и не всосавшихся его продуктов образуются ядовитые для организма соединения: крезол, фенол, скатол, индол и другие, которые всасываются в кровь и обезвреживаются в печени. В толстом кишечнике происходит изменение некоторых веществ. Так, за счет сероводорода образуются сульфиды, билирубин превращается в стеркобилин, холестерин - в копростерин.

Толстые кишки являются и органами выделения: через их стенки выделяются минеральные и некоторые другие вещества. В задних отделах толстого кишечника содержимое сгущается вследствие всасывания воды. Здесь образуется кал.

Для процессов пищеварения в толстом кишечнике важное значение имеют бактерии, расщепляющие клетчатку. Если у жвачных клетчатка расщепляется в основном в преджелудках, то у животных с однокамерным желудком, особенно у лошади, это происходит в слепой кишке. Слепая кишка у лошади - это как бы «второй желудок»; объем ее 32-36 л, здесь переваривается до 40-50 % клетчатки и до 39 % белка. В слепой кишке имеются бактерии, которые вызывают сбраживание клетчатки с образованием летучих жирных кислот. Щелочная среда, необходимая для жизнедеятельности бактерий, создается слизью. Пищеварительные процессы продолжаются и в большой ободочной кишке, но в малой ободочной кишке их почти нет, реакция среды здесь кислая.

У свиней в толстом кишечнике химус находится от 16 до 20 ч. Несмотря на длительное пребывание остатков питательных веществ корма, процессы переваривания здесь идут в значительно меньших размерах. В толстый кишечник свиней поступает обычно небольшое количество углеводов и белков корма, не успевших перевариться и всосаться в предыдущих отделах пищеварительного тракта. В толстые кишки этих животных поступает около 14 % углеводов и около 12 % белка корма, а переваривается здесь лишь до 9 % углеводов и до 3 % белка.

В толстом кишечнике жвачных сбраживается и всасывается в кровь 15-20 % клетчатки корма. В химусе слепой кишки овец находится значительное количество общего азота и его фракций (белкового азота - 81,8-82,6 %, небелкового - 16,7- 18,1 %) и идентифицируются до 17 аминокислот.

У сельскохозяйственных животных существуют те же закономерности двигательных явлений в толстых кишках, что и у собаки. У лошади и мелких жвачных при сокращении мышц в заднем отделе толстого кишечника образуются перехваты, замыкающие весь просвет кишки. Они наиболее выражены в том отделе, где происходит формирование и уплотнение кала.

#### 1.4.4 Всасывание

Всасыванием называют процесс поступления различных веществ в кровь и лимфу через сложные биологические мембраны (кожу, подкожную клетчатку, слизистую и серозную оболочки брюшной полости и т. д.). Наибольшее биологическое значение имеет всасывание в пищеварительном тракте, так как этим путем организм получает все необходимые ему вещества для энергетических и пластических процессов.

Слизистые оболочки различных отделов пищеварительного тракта обладают разной степенью всасывания. В ротовой полости всасывания почти не происходит, так как корм здесь находится непродолжительное время. В желудке всасываются вода, глюкоза, аминокислоты, минеральные вещества, но в небольшом количестве. Это обусловлено тем, что в желудке происходит выделение сока из протоков желез в его полость, и поэтому всасывание против тока жидкости затрудняется.

В преджелудках жвачных идет интенсивное всасывание. Слизистая преджелудков выстлана многослойным эпителием, имеющим очень тонкий ороговевший слой, снабженный большим количеством кровеносных сосудов. Всасывательная поверхность слизистой преджелудков велика, поскольку она покрыта обильным количеством ворсинчатых образований. В книжке всасывательная поверхность значительно увеличена за счет листочков. В преджелудках жвачных всасываются вода, летучие жирные кислоты, глюкоза, аминокислоты, растворы минеральных солей и другие вещества. Всасывание в преджелудках зависит от интенсивности процессов переваривания корма.

В двенадцатиперстной кишке размеры всасывания невелики, кишка короткая, и в ней незначительна всасывающая поверхность.

Самое интенсивное всасывание у всех животных происходит в тонком кишечнике, где очень большая всасывающая поверхность. Слизистая тонких кишок образует очень много складок. На ней имеется огромное количество ворсинок (до 2500 на 1 см<sup>2</sup>), что в 20-25 раз увеличивает поверхность слизистой кишечника. У коровы общая поверхность ворсинок достигает 17 м<sup>2</sup>, у лошади – 12 м<sup>2</sup>. Очень много ворсинок в начальном отделе кишечника, по направлению к толстой кишке количество их уменьшается. Ворсинки покрыты однослойным каемчатым цилиндрическим (призматическим) эпителием. На каждой эпителиальной клетке расположены мельчайшие

микроворсинки (до 3000), что в 30 раз повышает всасывающую поверхность ворсинки. Таким образом, микроворсинки значительно увеличивают общую всасывающую поверхность слизистой оболочки кишечника; например, у собак она достигает 500 м<sup>2</sup>.

К каждой ворсинке подходят мелкие артерии, которые в ней разветвляются на капилляры. Вне периода всасывания большинство капилляров не функционирует. Кровь оттекает от ворсинок по венам. В центре ворсинки находится лимфатическая полость, которая служит началом лимфатического сосуда. Внутри ворсинки присутствуют гладкие мышечные волокна, а также нервные волокна с нервными сплетениями, расположенными в подслизистом слое (рис. 22).

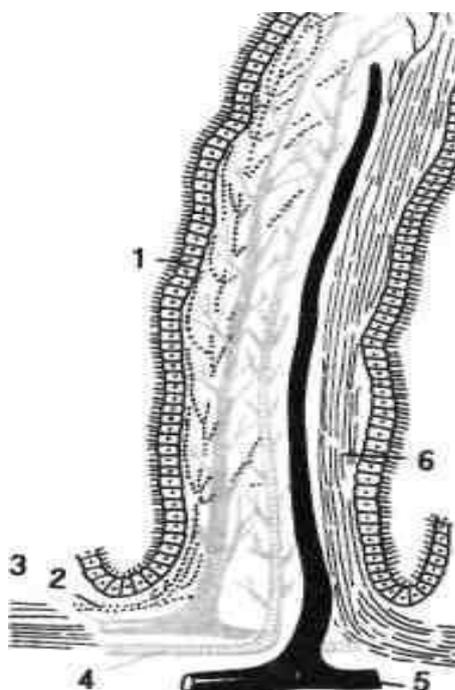


Рисунок 22 - Схема строения ворсинки:

1 - микроворсинки; 2 - нервные волокна; 3 - артериальный, 4 - венозный и 5 - лимфатический сосуды; 6 - гладкие мышцы

Всасывание питательных веществ происходит и в толстых кишках, но здесь оно невелико, так как большая часть из них всасывается раньше.

В толстых кишках всасываются летучие жирные кислоты и особенно вода.

*Механизм всасывания.* В процессах всасывания осуществляются фильтрация, диффузия и осмос. На уровень фильтрации влияет гидростатическое давление в кишечнике. Увеличение его до 8-10 мм рт. ст. ускоряет всасывание, но при достижении давления до 80-100 мм рт. ст. кровеносные сосуды ворсинок сдавливаются и всасывание прекращается. Однако в кишечнике гидростатическое давление обычно не превышает 3-5 мм рт. ст., поэтому фильтрация незначительно ускоряет всасывание.

Более существенное значение, чем фильтрация, имеют диффузия и осмос. Например, законами осмоса объясняют всасывание воды из гипотонических растворов.

Движение ворсинок ускоряет всасывание: сокращаясь, они выжимают из себя кровь и лимфу, а при расслаблении создается разреженность в лимфатических полостях и сосудах, и в результате этого всасываются вещества, растворенные в химусе. Движение ворсинок вызывают различные раздражители, среди них значительную роль играют вещества, образующиеся при пищеварении в кишечнике. К ним относят продукты переваривания белка - пептиды и аминокислоты, глюкозу, желчные кислоты, экстрактивные вещества. В слизистой оболочке кишки вырабатывается особый гормон - вилликинин, который возбуждает движение ворсинок. Наличие гуморальной стимуляции движения ворсинок подтверждается тем, что введение крови сытой собаки в кровь голодной собаки вызывает у последней движение ворсинок. Сокращение ворсинок регулируется сплетением Мейсснера, заложенным в подслизистом слое у основания ворсинок. Механические раздражения их плотными частицами химуса во время движения кишок усиливают движения ворсинок.

*Всасывание белков.* Белки всасываются в кишечнике в основном в виде аминокислот и частично в виде низкомолекулярных полипептидов. Степень всасывания последних точно не установлена. Полипептиды могут образовываться из аминокислот в стенке кишечника и поступать в кровь. Некоторые белки при избыточном поступлении их с кормом и частично всасываются без расщепления. Подобные явления отмечают у новорожденных животных. У них глобулины молозива всасываются без изменений, и в результате этого организм получает готовые иммунные тела. У травоядных животных, главным образом у жвачных, расщепление белка под влиянием микроорганизмов начинается в желудке, где и происходит их частичное всасывание.

*Всасывание углеводов.* Углеводы всасываются в основном в кишечнике, главным образом в виде моносахаридов - глюкозы, галактозы, фруктозы и маннозы. При избытке в корме дисахаридов часть их может всасываться без предварительного расщепления до моносахаридов. Различные моносахариды всасываются с неодинаковой скоростью. Быстрее всасываются глюкоза и галактоза; скорость всасывания фруктозы меньше в 2 раза, а маннозы - в 6 раз по сравнению с глюкозой. Следовательно, эпителиальная клетка кишечника обладает высокой избирательностью в резорбции углеводов. Это, видимо, определяется наличием на мембране микроворсинок специфических транспортных систем для переноса различных сахаров. На мембранах микроворсинок имеется транспортный конвейер, который осуществляет передачу ферментов и их переносчиков.

У жвачных количество всасывающейся глюкозы и других моносахаридов невелико, так как большая часть углеводов сбраживается у них до летучих жирных кислот в преджелудках и в таком виде здесь и всасывается.

По скорости всасывания их можно расположить в следующем порядке: уксусная, масляная, пропионовая. Смеси кислот всасываются быстрее, чем каждая кислота в отдельности. Всасывание этих кислот обусловлено активными процессами эпителия рубца.

*Всасывание жиров.* Расщепление жиров в пищеварительном тракте невелико. Расщепляется только примерно 30-45 % всего количества жира, поступающего с кормом. Поэтому всасывание жира происходит как в виде продуктов его расщепления - глицерина и жирных кислот, так и в виде нерасщепленного эмульгированного жира. Всасывание жиров без предварительного расщепления возможно только тогда, когда они хорошо эмульгированы и образуют тонкодисперсную систему, состоящую из мельчайших капелек жира, диаметр которых меньше 0,5 мкм. Жиры с высокой точкой плавления эмульгируются и всасываются труднее, чем с низкой. Без предварительного расщепления может всосаться 97-98 % растительного масла, а тристеаринов - 10-15 %.

Глицерин хорошо растворяется в воде и поэтому быстро всасывается. Жирные кислоты нерастворимы в воде, для их всасывания необходимо присутствие желчных кислот в полости кишечника. Желчные кислоты вступают в связь с жирными кислотами и образуют сложные комплексные соединения, хорошо растворимые в воде и легко проникающие в эпителиальные клетки ворсинок кишечника.

Всосавшиеся жиры в основном поступают в лимфатическую систему и лишь в небольшой части - в капилляры кровеносной системы. В толстых кишках жир всасывается в основном в виде эмульсии.

Механизм всасывания жиров еще не совсем выяснен. Всасывание их проходит более сложно при тесном взаимодействии между структурой энтероцитов и транспортируемыми жировыми частицами. Р. О. Файтельберг делит процесс всасывания жиров на несколько этапов:

- 1) транспорт продуктов полостного и пристеночного липолиза через апикальную мембрану;
- 2) транспорт хиломикронов через мембраны эндотелия лимфатических и кровеносных сосудов;
- 3) транспорт жировых частиц по мембранам канальцев цитоплазматической сети и вакуоли пластинчатого комплекса.

Жиры всасываются с различной скоростью в зависимости от количества, качества и химического строения их молекул.

*Всасывание воды и минеральных веществ.* Вода всасывается во всех отделах пищеварительного тракта. В желудке ее всасывается немного, так как здесь она задерживается мало. Основное всасывание воды происходит в кишечнике.

У различных видов сельскохозяйственных животных в силу особенностей процессов пищеварения всасывание воды в желудочно-кишечном тракте происходит неодинаково. У жвачных резорбция воды начинается в преджелудках. Интенсивное всасывание воды происходит в

рубце и сетке овец. Активно всасывается вода в изолированном рубце крупного рогатого скота и овец. В многокамерном желудке жвачных всасывается до 60-70 % выпитой воды. Однако, несмотря на то что желудок резорбирует большую часть выпитой воды высокой способностью всасывать ее обладает и кишечник. Так, в изолированной петле тонкой кишки овец за 30 мин всасывается от 47 до 53 % введенной воды.

В пищеварительном тракте циркулирует большое количество воды, что обусловлено преимущественно секрецией пищеварительных соков. Так у коров в течение суток вместе с пищеварительными соками выделяется 150-180 л воды, которая почти полностью всасывается в кишечник (с калом выделяется около 10 % воды). Скорость всасывания воды изменяется, если она смешана с солями, сахаром или химусом. Переход воды из кишечника в кровь зависит от осмотического давления раствора. Из гипертонических растворов вода не всасывается, наоборот, она переходит из крови в полость кишечника и снижает концентрацию раствора.

При всасывании изотонических растворов как вода, так и растворенные в ней соли проходят через слизистую кишечника независимо друг от друга.

Минеральные вещества всасываются в основном в тонком кишечнике. Всасывание хлористых солей натрия и калия идет лучше из гипо- и изотонических растворов. Соли кальция всасываются в кишечнике в результате образования комплексных соединений с жирными и желчными кислотами. На интенсивность всасывания кальция влияет количество солей натрия и калия. Избыток калия по сравнению с натрием ухудшает всасывание кальция.

Фосфор всасывается из органических и неорганических соединений. Быстрота его всасывания зависит от скорости расщепления этих соединений.

Железо усваивается в виде окисных и закисных солей, причем всасывание закисных солей происходит быстрее. Микроэлементы медь, цинк, йод, бром, кобальт и другие всасываются в виде органических и неорганических соединений.

*Регуляция процессов всасывания.* Роль нервной регуляции процессов всасывания изучена недостаточно. Считают, что ее участие проявляется в пределах тех же закономерностей, которые наблюдают в отношении регулирования секреторной и моторной деятельности пищеварительного тракта. Степень активности моторных и секреторных процессов определяет размеры всасывания кишечным эпителием. На процессы всасывания влияет кора больших полушарий, что доказывается выработкой условных рефлексов, тормозящих или ускоряющих процесс всасывания различных веществ. Регулирующее влияние на всасывание оказывают гормоны коры надпочечников, а также витамины группы В и аскорбиновая кислота, влияющие на всасывание углеводов, железа, кальциферол - кальция и фосфора.

*Дефекация.* В нижнем отделе толстой кишки в результате всасывания воды содержимое сгущается в 15-20 раз и начинается формирование кала. В

состав его входят кишечная слизь, остатки отмершего эпителия слизистой оболочки кишечника, холестерин, ферменты, желчь, придающая калу характерный цвет, минеральные вещества и микроорганизмы. Последние составляют около 20-30 % от объема кала. Кроме того, в кале содержатся части корма, оставшиеся непереваarenными, в том числе клетчатка.

Общее количество кала у животных зависит от характера и количества корма. При растительном корме кала больше, чем при животном. Корова ежедневно выделяет около 40 кг, овца - около 3, лошадь при кормлении луговым сеном – 16-17, а при даче овса и сена – 9- 10 кг кала.

Каловые массы накапливаются в заднем отделе толстой кишки перед выходом в прямую. Дефекация - это освобождение толстых кишок от каловых масс. Она наступает в результате раздражения слизистой прямой кишки накапливающимся в ней калом. Постоянного выбрасывания кала не происходит, так как у выхода из прямой кишки имеются два сфинктера. Внутренний сфинктер состоит из гладкой мускулатуры, наружный - из поперечнополосатой. Эти сфинктеры находятся в состоянии постоянного тонического сокращения.

Раздражение рецепторов прямой кишки вызывает рефлекторное сокращение мышц толстой и прямой кишок и раскрытие внутреннего и наружного сфинктеров. Одновременно с этим сокращаются мышцы, поднимающие заднепроходный сфинктер, и создается опора для продольной мускулатуры прямой кишки, что препятствует выпадению последней. Акту дефекации способствуют сокращения диафрагмы и мышц брюшного пресса, повышающие внутрибрюшное давление и выжимающие каловые массы из толстой кишки в прямую, а из прямой – наружу.

### **1.5 Пищеварение у сельскохозяйственных птиц**

У птиц пищеварительная система по своей структуре и функции приспособлена к приему и перевариванию корма растительного и животного происхождения.

*Ротовое пищеварение.* У зерноядных птиц клюв твердый, с острыми краями, приспособленный для склевывания и дробления твердого корма. На клюве у водоплавающих птиц имеется ороговевший выступ, служащий для обрывания травы, а по краям клюва — многочисленные поперечные ротовые пластинки, с помощью которых птица при захватывании корма в воде отцеживает ее и раздавливает корм. Язык покрыт роговыми сосочками и способствует захватыванию и проглатыванию корма.

В ротовой полости корм не задерживается и быстро проглатывается. У птиц небольшие слюнные железы находятся сбоку в средней и задней частях языка и на дорсальной поверхности основания языка, а имеются также железы угла рта, передние и задние подчелюстные железы. Слюны выделяется очень мало, но она содержит слизь, которая облегчает проглатывание корма. В слюне птиц содержится птиалин.

*Пищеварение в полости зоба.* Из рта корм поступает в зоб, который хорошо развит у кур и других зерноядных птиц. У гусей и уток вместо зоба имеется веретенообразное расширение пищевода. В зобе твердые корма увлажняются и размягчаются.

Слизистая оболочка зоба не содержит желез, секретирующих ферменты, но в нем происходит переваривание углеводов, белков и жира ферментами растительных кормов, а также микрофлорой. Продукты переваривания в зобе не всасываются.

Продолжительность пребывания корма в зобе зависит от его вида, количества и консистенции. Мягкий и влажный корм быстро переходит в желудок, твердые зерновые корма - медленнее. На эвакуацию содержимого зоба влияет степень наполнения желудка. Импульсы, идущие из пустого желудка, вызывают сокращение зоба. Наполнение желудка кормовой массой тормозит сокращение зоба, и передвижение корма из него временно прекращается. Блуждающие нервы возбуждают моторику зоба, после перевязки этих нервов зоб не сокращается.

*Пищеварение в желудке.* Желудок птиц состоит из двух отделов: железистого и мышечного. Из зоба корм поступает в железистый отдел желудка, в его слизистой расположено 30-40 пар крупных трубчатых желез, выделяющих желудочный сок, который содержит соляную кислоту и протеолитические ферменты.

Для изучения процессов пищеварения в желудке пользуются павловской фистульной методикой (рис. 23).

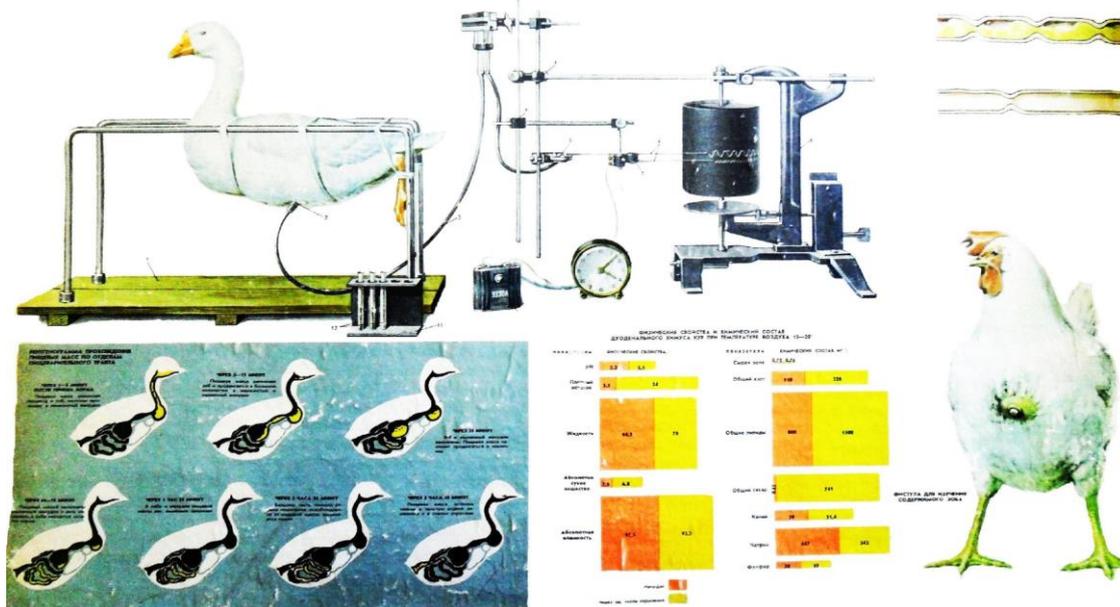


Рисунок 23 - Применение фистулы у птиц

У птиц секреция желудочного сока постоянная, но прием корма ее усиливает. При мнимом кормлении или раздражении птицы кормом отчетливо проявляется рефлекторная фаза секреции желудочного сока.

Выделяющийся в эту фазу сок птиц, как и млекопитающих, обладает повышенной кислотностью и переваривающей силой.

Железистый отдел желудка очень мал, и в нем практически не происходит накапливания и переваривания корма. Постоянно выделяющийся сок стекает в мышечный отдел желудка, где и происходит переваривание корма.

Мышечный отдел желудка имеет хорошо развитые гладкие мышцы. В нем происходит механическое перетирание корма. Здесь обычно находят мелкие камешки, кусочки стекла и другие твердые предметы, заглатываемые птицей; они способствуют перетиранию корма. Слизистая мышечного отдела желудка имеет железы, выделяющие коллоидный секрет. Данный секрет накапливается на поверхности, застывает и превращается в роговую пленку (кутикулу), которая постоянно стирается и возобновляется. Роговая оболочка предохраняет мышечную стенку от повреждений твердыми предметами. Мышечный отдел желудка хорошо развит у зерноядных птиц. У кур между отделами желудка находится сфинктер, препятствующий обратному переходу содержимого - из мышечного отдела в железистый. У уток и гусей такого сфинктера нет и содержимое попеременно забрасывается из одного отдела желудка в другой.

В мышечном отделе желудка птиц интенсивно переваривается корм. В нем расщепляются белки, углеводы, в меньшей степени жиры. Белки в желудке расщепляются до аминокислот. В мышечный отдел желудка постоянно забрасывается содержимое двенадцатиперстной кишки, вследствие этого процессы пищеварения в нем усилены; ферменты кишечного и желудочного соков расщепляют здесь питательные вещества, поскольку концентрация хлористоводородной (соляной) кислоты в желудке незначительна (0,1%). Кроме того, в такой слабокислой среде сохраняется активность ферментов корма и развиваются бактерии, переваривающие все питательные вещества, особенно крахмал; не могут развиваться только целлюлозолитические бактерии.

Оба отдела желудка сокращаются каждые 20-30 с. При сокращении стенок мышечного отдела желудка давление в его полости повышается; у кур оно достигает 140, у уток - 180, у гусей - 265 мм рт. ст.

Двигательная и секреторная функции желудка регулируются блуждающими нервами. При перерезке этих нервов моторика и секреторная деятельность желудка затормаживаются.

*Кишечное пищеварение.* Содержимое желудка отдельными мелкими порциями (у уток) или сплошной массой (у гусей) переходит в двенадцатиперстную кишку. Длина кишечника у птиц относительно небольшая. В связи с этим корм проходит через желудочно-кишечный тракт быстро (у кур в среднем за 24 ч). Тем не менее, в тонком кишечнике птиц осуществляется основное переваривание белков, жиров и углеводов.

В двенадцатиперстную кишку поступает поджелудочный сок щелочной реакции, имеющий те же ферменты, что и у млекопитающих. У

птиц относительная масса поджелудочной железы значительно больше, чем у млекопитающих, что, по-видимому, связано с ее интенсивной секреторной деятельностью.

Печень у птиц большая, и соответственно этому, образуется и выводится больше желчи по отношению к их массе, чем у млекопитающих. Так, у кур на 1 кг массы тела в сутки выделяется в среднем 37 мл желчи, у собаки - 10, у лошади -10-12, у коровы – 5-15 мл. Отделение желчи у птиц происходит постоянно. При приеме корма желчеотделение усиливается. Желчь выводится двумя путями: через желчный пузырь и непосредственно в кишечник. Желчные протоки правой и левой долей печени сливаются у ворот печени, образуя расширение - синус, через который желчь может выводиться из синуса в кишку, минуя желчный пузырь. В период интенсивного пищеварения пузырная и печеночная желчь выводится одновременно.

Железы слизистой оболочки тонких кишок вырабатывают сок слабощелочной реакции. В нем содержатся те же ферменты, что и в соке млекопитающих.

Толстая кишка у птиц очень короткая, в самом начале ее имеются два отростка - слепые кишки, у большинства домашних птиц они хорошо развиты. В слепые кишки поступает только часть химуса, в основном жидкая, с примесью мелких частиц корма. В слепых кишках под действием микроорганизмов расщепляются белки, жиры и углеводы, включая клетчатку.

Процессы всасывания в кишечнике птицы происходят интенсивно. Слизистая имеет множество ворсинок и зигзагообразных продольных складок, что способствует быстрому всасыванию.

Движения кишечника у птиц такие же, как и у млекопитающих, но у птиц наряду с перистальтическими происходят и антиперистальтические сокращения. В результате этого содержимое передвигается по кишечнику назад и вперед и забрасывается в желудок.

Толстая кишка заканчивается расширенным отделом - клоакой. В ее полость открываются два мочеточника и выводные отверстия половых органов - спермиопроводы или яйцеводы. В клоаке происходит формирование кала. У птиц он полужидкий (74 % воды), выделяется вместе с мочой. На поверхности кала образуется белая пленка из кристаллов мочевины. Опорожнение кишечника происходит так же, как и у млекопитающих.

### ***Работа № 1.1 Наблюдение за секрецией слюны и действием ферментов на крахмал***

**Ход работы:** для изучения действия фермента (птиалина) слюны на крахмал используют слюну человека. Слюну добывают путем ополаскивания ротовой полости в течение 1 – 3 минут 20 мл дистиллированной воды. Собранную жидкость фильтруют. Пронумерованные шесть пробирок подготавливают для опыта следующим образом (табл.1):

Таблица 1 Действие ферментов на крахмал

№	Содержание пробирок	Условия опыта	Результаты
1	1 мл дист. воды + 1 мл крахмального клейстера	Первые 5 пробирок поставить в термостат с температурой $+38 = 40^{\circ}\text{C}$ на 10 минут	
2	1 мл слюны + 1 мл крахмального клейстера		
3	1 мл слюны + 1 мл сырого крахмала		
4	1 мл слюны + 3-5 капель HCL + 1 мл крахмального клейстера		
5	1 мл прокипяченной слюны + 1 мл крахмального клейстера		
6	1 мл слюны + 1 мл крахмального клейстера	Поставить на холод на 10 минут	

По истечении этого времени в каждую пробирку прибавляют по две капли люголевского раствора йода. На основании полученного результата делают выводы.

### ***Работа № 1.2 Определение кислотности желудочного сока***

**Ход работы:** а) *определение свободной кислоты.* В колбу наливают 10 мл желудочного сока и добавляют 2 капли 0,5% спиртового раствора диметиламиноазобензола. При наличии свободной кислоты получается красное окрашивание, затем желудочный сок титруют 0,1% раствором щелочи до золотисто-желтого окрашивания. Количество щелочи в мл пошедшей титрование умножают на 10. Это будет показатель свободной кислоты в 100 мл желудочного сока.

б) *определение связанной кислоты.* В этот стаканчик добавляют 2 капли 1% спиртового раствора фенолфталеина и титруют 0,1% раствором щелочи до появления розового окрашивания. Количество пошедшей щелочи в мл умножают на 10. Это будет показатель связанной кислоты. Общая кислотность - количество свободной и связанной кислоты, вместе взятой (количество всей щелочи, пошедшее на титрование 100 мл желудочного сока).

### ***Работа № 1.3 Условия действия желудочного сока на белок***

**Ход работы:** Пронумеровать шесть пробирок и приготовить их для опыта следующим образом (табл. 2).

Таблица 2 Действие желудочного сока

Содержание пробирок	Условия опыта	Результат
3 мл дист. Воды + кусочек фибрина	5 пробирок поставить в	
3 мл 0,5 % HCL + кусочек фибрина		

3 мл кипяченого желудочного сока + кусочек фибрина	термостат с температурой + 38 – 40 °С на 15 минут	
3 мл желудочного сока + 3 капли соды + кусочек фибрина		
3 мл желудочного сока + кусочек фибрина		
3 мл желудочного сока + кусочек фибрина	Поставить на холод на 15 минут	

По истечении этого времени, определить в каких пробирках произошло переваривание белка, и записать выводы.

#### ***Работа № 1.4 Рубцовое пищеварение у жвачных животных***

**Ход работы:** Поместите 2 капли содержимого на предметное стекло и покройте покровным стеклом. Под микроскопом видны инфузории разной величины, а внутри крупных инфузорий видны зёрна крахмала и другие составные части корма.

Подсчёт количества инфузорий. Взять содержимое рубца и зафиксировать 10% - ным раствором формальдегида 1:1. Затем найдите свет при малом увеличении микроскопа. Притрите к камере покровное стекло, как это делали при подсчёте эритроцитов. Заполните камеру фильтратом содержимого Инфузории считайте в 100 больших квадратах сетки. Количество инфузорий в I мл содержимого по формуле (форм. 1):

Формула 1 - Количество инфузорий

$$X = \frac{n * 250 * 2 * 1000}{100}, \text{ или } X = N * 5000,$$

где n\*- число инфузорий в 100 больших квадратах сетки,  
2- разведение содержимого формальдегидом.

В I мл рубцового содержимого насчитывается от 0,2-2 млн инфузорий в зависимости от количества и качества принятого корма.

#### ***Работа № 1.5 Изучение эмульгирующего свойства желчи***

**Ход работы:** 1. В 2 пробирки налейте по 5 мл дистиллированной вода и в одну из них прибавьте 5 капель желчи. На поверхности жидкости в пробирках насыпьте немного серного цвета. В пробирке с дистиллированной водой серный цвет остаётся на поверхности, а в пробирке, где добавлена желчь – нет.

2. В 2 пробирки налейте по 3 мл растительного масла. В одну добавьте 3 мл желчи, в другую 3 мл дистиллированной воды. Взболтайте содержимое. В пробирке с желчью образуется стойкая жировая эмульсия. В пробирке с водой оно разбивается на крупные капли, образующие на поверхности сплошной слой.

3. В 2 пробирки вставьте стеклянные воронки с бумажными фильтрами. Один фильтр смочите водой, другой желчью. Налейте в каждую воронку по 5 мл растительного масла. Через 45 минут проверьте результаты. Через фильтр,

смоченный желчью, масло профильтруется, через фильтр, смоченный водой - нет.

4. Реакции на желчные кислоты и желчные пигменты. Часовое стекло поставьте на белую бумагу. Нанесите на него 2 капли неразбавленной желчи и 2 капли 20%-ного раствора сахарозы. Тщательно палочкой все перемешайте. Рядом по краям жидкости нанесите 3-4 капли концентрированной серной кислоты, не сдвигая стекла с места. Через некоторое время на месте слияния капель появляется розовое окрашивание, переходящее при стоянии в красное и красно-фиолетовое. Это окрашивание с желчными кислотами дает оксиметилфурфурол, который образуется из фруктозы в присутствии серной кислоты.

### **Контрольные вопросы**

1. Какова роль микрофлоры и микрофауны в пищеварительных процессах?
2. Как происходит регуляция секреции желудочного сока?
3. Каков механизм секреции поджелудочного сока?
4. Какова роль желчи в процессах пищеварения?
5. Каков механизм процессов всасывания?
6. В чем заключается сущность физиологии жвачного процесса?
7. В чем заключаются особенности пищеварения у жвачных животных?
8. Какие особенности имеет процесс пищеварения у птиц?
9. В чем сущность полостного и мембранного пищеварения?
10. Состав желчи.
11. Роль желчных кислот в процессе кишечного пищеварения.
12. Желчные кислоты и пигменты.
13. Значение витаминов для организма.
14. Значение витаминов группы В в организме.
15. Значение ферментов в организме.

## **Глава II ФИЗИОЛОГИЯ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ**

### **2.1 Обмен веществ и энергии как основная функция**

## организма

*Обмен веществ* – это сложная система химических реакций, связанных между собой через пластические компоненты, энергетическое обеспечение и общие регуляторы. Целями этих реакций является извлечение энергии, получение структурных блоков и синтез полимеров, строение которых соответствует индивидуальной генетической программе организма. Все компоненты обмена веществ сопровождаются тепловыми эффектами той или иной направленности, поэтому наиболее общие характеристики обмена веществ являются энергетически значимыми. Жизнедеятельность возможна лишь при непрерывном поступлении энергии в организм и использовании им этой энергии. Обмен веществ начинается с поступления в организм органических и неорганических питательных веществ, витаминов и воды.

Органические питательные вещества не только обеспечивают организм необходимой для его жизнедеятельности энергией, но и дают необходимые исходные материалы для пластических нужд организма. В обмене веществ и энергии выделяют два взаимосвязанных, но разно направленных процесса – анаболизм – процесс ассимиляции и катаболизм – процесс диссимиляции.

*Анаболизм* основан на процессе использования организмом внешних по отношению к нему веществ синтезу свойственных ему сложных органических соединений. Он обеспечивает рост, развитие, обновление биологических структур, непрерывный ресинтез макроэргических соединений и накопление энергетических субстратов.

*Катаболизм* – совокупность процессов расщепления сложных молекул, компонентов клеток, органов и тканей до простых веществ с использованием части из них в качестве предшественника биосинтеза и до конечных продуктов распада с образованием макроэргических соединений. Макроэргическими соединениям называются вещества, расщепление которых сопровождается выделением большого количества энергии. В организме роль макроэргических соединений выполняют АТФ, креатинфосфат.

Процессы анаболизма и катаболизма находятся в организме в динамическом равновесии или превалирование одного из них.

Преобладание анаболизма над катаболизмом приводит к росту, накоплению массы тканей, а преобладание катаболических процессов ведет к разрушению тканевых структур, выделению энергии. Тесная связь ассимиляции (анаболизма) и диссимиляции (катаболизма) – обязательное условие жизнедеятельности организма. Рост организма, прежде всего, связан с синтезом белков и других высокомолекулярных соединений, но он невозможен без значительных трат энергии, которая освобождается при распаде углеводов и жиров, т.е. в ходе катаболизма. Естественно, что для всех этапов жизни характерно различное количественное соотношение процессов ассимиляции и диссимиляции. В растущем организме преобладают анаболические процессы, во взрослом устанавливается относительное равновесие, а в старческом возрасте преобладает диссимиляция.

## 2.2 Белковый обмен

*Белок* – важный пластический компонент питания, незаменимый источник биогенного азота, необходим для роста и регенерации. В пересчете на сухой вес белки составляют 40% массы тела. Белки являются носителями чужеродной антигенной информации и должны расщепляться до веществ, утрачивая свою антигенность.

*Функции белков:*

1. Белки рабочие инструменты, использующие генетические программы организма.
2. Каталитическая – заключается в том, что белки ускоряют биохимические реакции в организме (ферменты).
3. Структурная (пластическая) – состоит в том, что белки являются составной частью всех клеток и межклеточных структур.
4. Защитная – образование иммунных тел при поступлении в организм чужеродных белков; они связывают токсины, яды, попадающие в организм.
5. Обеспечивают свертывание крови и остановку кровотечений при ранениях.
6. Транспортная – перенос многих веществ (снабжение клеток  $O_2$  и удаление  $CO_2$  – гемоглобин).
7. Регуляторная – направлена на поддержании биологических констант в организме, что обеспечивается регулирующим влиянием гормонов белковой природы.
8. Двигательная – обеспечивается сократительными белками – актином и миозином.
9. Энергетическая – при расщеплении 1 г белка – 4,1 ккал.

Белки представлены высокомолекулярными полимерами, мономерами которых являются аминокислоты. Из более 80 аминокислот – только 22 аминокислоты встречаются в пищевых белках (20 аминокислоты, 2 амида – аспарагин и глутамин). Растения и большинство микроорганизмов способны синтезировать все входящие в них аминокислоты, тогда как в организме животных некоторые аминокислоты не могут синтезироваться и должны поступать в готовом виде с компонентами пищи – это незаменимые аминокислоты: валин, лейцин, изолейцин, лизин, метионин, треонин, триптофан, фенилаланин, гистидин, аргинин. В питании принято нормировать еще и полузаменимые аминокислоты – аланин, пролин.

Заменимые аминокислоты способны заменять друг друга в организме или синтезироваться из промежуточных продуктов углеводного обмена при наличии специфического источника азота. Главными источниками незаменимых аминокислот являются белки животного и растительного происхождения, входящие в состав пищи. Для сельскохозяйственных животных главным образом растительные белки, поступающие с пищей или кормом белковых веществ под действием ферментов ЖКТ гидролизуются до аминокислот, которые используются для образования белковых молекул.

Избыточный прием белков приводит к ускоренному росту и созреванию, но коррелирует с ускорением общей продолжительности жизни.

Аминокислоту, недостаток которой вызывает нарушение синтеза белка в организме, называют лимитирующей. Интегральным показателем общего белкового метаболизма служит *азотистый баланс* – разность между суточным количеством поступающего с пищей азота и количеством азота, выделенного за сутки в составе азотосодержащих компонентов мочи и кала.

### 2.3 Особенности азотистого обмена у жвачных

Ключевой особенностью азотистого обмена у жвачных является взаимосвязь обмена азота у животного-хозяина с обменом азота у микробиальной популяции рубца (рис. 24).

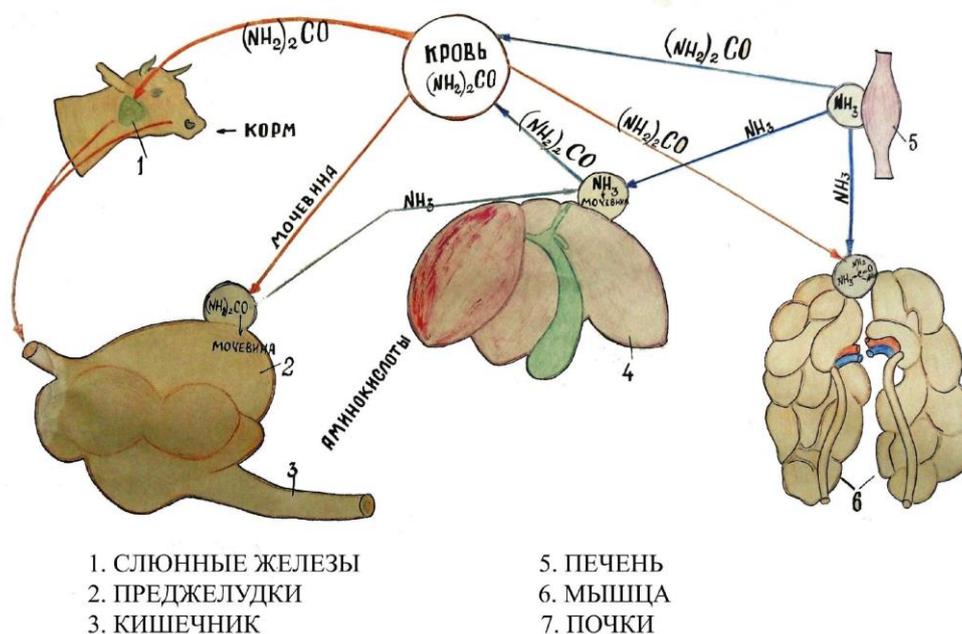


Рисунок 24 - Схема азотистого равновесия у жвачных животных

Около 60% азота корма переваривается у жвачных в преджелудках с участием микрофлоры. В рубце у жвачных имеются три источника поступления аминокислот в организме на уровне кишечника:

1. Белки, пептиды и аминокислоты в рубце корма, прошедшие преджелудки без деградации.
2. Микробная масса синтезируется в рубце.
3. Эндогенной белок синтезируется в просвете желудка и кишечника.

У жвачных аммиак образуется дважды: первый раз – в рубце при распаде белка, второй – в тканях при дезаминировании аминокислот.

### 2.4 Обмен углеводов

Углеводы подразделяясь на три класса: моно-, ди- и полисахариды, выполняют следующие функции:

1. Являются составной частью биологической жидкости.
2. Участвуют в образовании основного вещества костей и хрящей.
3. Служат компонентом ряда соединений, входящих в состав клеточных структур (нуклеиновые кислоты и гликопротеиды).

4. Являются источником энергии – 1 г углеводов – 4,1 ккал тепла.

*Этапы обмена углеводов:* Переваривание углеводов в ЖКТ; всасывание моносахаридов и ЛЖК в кровь; межклеточный обмен углеводов; ультрафильтрация и обратное всасывание глюкозы в почках.

Основную массу корма у сельскохозяйственных животных составляет клетчатка. В пищеварительных соках нет ферментов, переваривающих клетчатку, однако, в преджелудках жвачных она переваривается под влиянием целлюлозолитических бактерий. Ферменты бактерий расщепляют клетчатку до дисахаридов, далее до моносахаридов. Амилолитические бактерии и инфузории, расщепляющие крахмал, накапливают внутриклеточный полисахарид – амилопектин.

Уровень сахара в крови является величиной относительно постоянной для животных одного вида и возраста (ммоль/л):

Крупный рогатый скот 2,22 – 5,0;

Лошадь 3,33 – 5,27;

Овца 3,61 – 5,27;

Свинья 3,33 – 5,0;

Курица 8,88 – 11,10.

В печени из глюкозы синтезируется гликоген (*гликогенез*). Гликоген может распадаться до глюкозы (*гликогенолиз*). В печени возможно из продуктов распада углеводов, жиров и белков происходит новообразование углеводов (*глюконеогенез*).

Все эти процессы взаимосвязаны и направлены на поддержание постоянства сахара в крови. Способность печени регулировать направленность процессов углеводного обмена и поддерживать уровень сахара в крови называется гомеостатическим механизмом.

## 2.5 Обмен липидов

По химическому строению их делят на простые – нейтральные жиры, воск, сложные – фосфолипиды и др., стероиды и пигменты (эстроген, прогестерон, тестостерон).

Молекула жира состоит из глицерина и 3-х молекул жирных кислот. Жирные кислоты с одной или несколькими двойными связями – ненасыщенные. Жирные кислоты, в молекуле которых нет двойной связи – насыщенные.

*Роль липидов:*

1. В составе мембран, митохондрий и других клеточных структур.
2. Основная масса липидов в виде нейтральных жиров откладывается в качестве запасного материала, образуя жировую ткань. Синтез триглицеридов называется липогенезом, распад их липолизом. Депо

резервного жира – подкожная клетчатка, сальник, околопочечная и околосердечная капсулы и др.

3. Жиры являются регуляторами теплового баланса. Плохо проводят тепло, жировой слой ограничивает теплоотдачу.

4. Эластичная жировая ткань служит защитой от механических повреждений ряда внутренних органов.

5. Жир, выделяемый сальными железами, представляет собой смазку, предохраняющую кожу от высыхания и растрескивания.

6. Энергетическая роль – 1 кг жира – 9,3 ккал.

7. При окислении в организме жиры дают E и много воды. При окислении белка 100 г – 41 мл воды, углеводов – 55 мл, жира – 107 мл.

Различают белую и бурую жировую ткань. Бурая жировая ткань располагается в области сердца, диафрагмы, межлопаточными областями и вдоль позвоночника. Эта ткань богата митохондриями и цитохромом, поэтому ее особенно много в организме млекопитающих в период эмбрионального развития и в первые дни после рождения. В последующем она заменяется белым жиром. У зимнеящих животных бурая жировая ткань остается на всю жизнь. В бурой жировой ткани интенсивно происходит обмен веществ с освобождением большого количества энергии, что особенно важно для новорожденных животных, у которых терморегуляция в первые дни жизни несовершенна.

В желудочно-кишечном тракте липиды подвергаются сложной химической обработке и распадаются на глицерин и жирные кислоты. Желчные кислоты делают возможным проникновение последних в клетки кишечного эпителия, где могут ресинтезироваться в триглицериды или образовываться фосфолипиды. Ресинтезированные в кишечной стенке триглицериды и хиломикроны поступают в лимфатические и кровеносные сосуды, а затем в легкие. В легких присутствуют особые клетки – гистиоциты, которые обладают способностью захватывать жир. При избыточном всасывании жира он временно задерживается гистиоцитами. В легких хиломикроны постепенно подвергаются действию липаз: составляющие их ингредиенты используются в метаболизме как самого легкого, так и всего организма; а образовавшееся при этом тепло согревает поступивший в легкие холодный воздух. Поступающие из легких в кровь хиломикроны частично проходят через стенку капилляров в жировую ткань (откладываются в виде запасного жира), частично в печень, где, соединяясь с белками, образуют липопротеиды. Часть хиломикронов, циркулирующих в крови, расщепляется до жирных кислот, далее они утилизируются как источник энергии, или же в печени соединяясь с глицерином образуют триглицериды, которые вновь поступают в кровь для участия в обмене веществ.

Кроме хиломикрон в кровоток поступают жирные кислоты, которые через воротную вену достигают печени и участвуют в метаболических процессах.

Особенность пищеварительного этапа липидного обмена у жвачных состоит в том, что жиры корма – триглицериды, фосфатиды, эфиры холестерина и широко представленные в зеленых кормах моно- и дигалактозилглицериды быстро расщепляются микроорганизмами рубца, а высвобождающиеся глицерин и галактоза сбраживаются до летучих жирных кислот, которые всасываются в рубце. Возможен и синтез микробных липидов рубцовыми микроорганизмами (бактериями и инфузориями), которые включают в состав собственных липидов пальмитиновую, стеариновую и олеиновую кислоты.

## **2.6 Методы изучения обмена веществ**

Для изучения обмена веществ в организме или в отдельных органах существуют самые разнообразные методы. Наиболее старый из них — метод балансовых опытов, заключающийся в подсчете количества поступающего в организм вещества и количества образующихся конечных продуктов его превращения, выделяющихся из организма. Например, определив количество азота, поступающего в организм животного с белками, выделяющегося с мочой, калом и потом, можно установить баланс азота. При помощи этого метода получены многочисленные ценные данные о промежуточном обмене сельскохозяйственных животных. Однако изучение балансов не дает возможности вскрыть то многообразие, которое лежит в основе обмена веществ всех сложных химических явлений, выявить степень участия различных органов в превращении тех или иных веществ. Данный метод дает только количественное представление об обмене веществ. Для изучения обмена веществ в отдельных органах иногда применяют метод изолированных органов. Такие органы в течение некоторого времени способны сохранять свою жизненную активность и использовать для своей деятельности питательные вещества, пропускаемые через кровеносные сосуды. При изучении процессов обмена веществ, в частности белков, и синтеза их в различных органах существенную помощь оказал метод ангиостомии, разработанный русским ученым Е. С. Лондоном. Наряду с ангиостомией в настоящее время широко применяют метод катетеризации кровеносных сосудов. Перспективен метод меченых атомов, или изотопный метод, благодаря которому установлен ряд закономерностей промежуточного обмена. Те или иные аминокислоты «метят» путем замещения отдельных атомов тяжелым азотом ( $N^{15}$ ), тяжелым углеродом ( $C^{14}$ ) или тяжелым водородом ( $^2H$ ), затем с помощью соответствующих методов прослеживают пути превращения меченых аминокислот.

## **2.7 Роль воды и минеральных веществ в организме**

Вода и электролиты играют важную роль в обмене веществ. Вода необходима как структурный элемент клетки, растворитель веществ,

переносчик питательных веществ и продуктов распада. Среда для всех химических реакций, связана с обменом воды. Она обладает большой теплоемкостью, играет важную роль в процессах терморегуляции организма. Вода является основным веществом, из которой состоит организм животного и человека. В теле взрослых животных содержится до 65% воды, у новорожденных до 75%, у взрослых людей  $73 \pm 2\%$ . Вся вода в организме разделена на сектора. 71% всего количества воды находится внутри клеток (внутриклеточная), 19% содержится в тканях в виде внеклеточной воды и 10% входит в состав плазмы, лимфы и других жидкостей организма.

Основное депо воды в теле животных являются мышцы, кожа, подкожная клетчатка, печень, почки и другие органы. По форме связывания воды в организме различают три ее состояния:

1. *Свободная вода* – вода, составляющая основу крови, лимфы, тканевой жидкости;
2. *Связанная вода* – вода, находящаяся в комплексе с коллоидами;
3. *Конституционная вода* – вода, входящая в структуры белков, жиров, углеводов.

Потребность в воде у разных животных (л/ кг сухого вещества корма в условиях умеренных температур):

свиньи – 7...8, лошадь – 2...4, крупный рогатый скот – 2...4, овцы – 2...3.

Пополнение организма водой происходит за счет поступления ее извне, непосредственно и в виде поедания сочных кормов. Часть воды образуется при окислении белков, жиров и углеводов.

Обмен воды тесно связан с обменом электролитов. Вода поступает в организм не в чистом виде, а с растворенными в ней веществами. Минеральные вещества составляют основу костной ткани, входят в состав сложных органических соединений в виде растворенных солей, находящихся в клетке, крови, лимфе, участвующих в дыхании, пищеварении, входящих в состав ферментов, витаминов. В организм они поступают с кормами или водой.

По классификации, основанной на количественном признаке, все минеральные элементы делят на три группы: макроэлементы, микроэлементы, ультрамикроэлементы.

В группу макроэлементов входят кальций, магний, калий, фосфор, хлор, сера.

К микроэлементам относятся медь, кобальт, йод, марганец, цинк, селен, молибден, хром и другие.

К ультрамикроэлементам относятся сурьма, мышьяк, бериллий, висмут, кадмий, ртуть, селен.

Минеральные вещества участвуют в основных физиологических процессах: в обеспечении нормального баланса и распределении воды в организме; в поддержании осмотического давления крови и клеточных жидкостей; в регуляции кислотно-щелочного равновесия; во многих

химических реакциях как катализаторы; в создании оптимальной среды для действия ферментов и гормонов; оказывают влияние на функцию центральной нервной системы, сердца, кровеносных сосудов и т.д.

Наибольшее значение имеют соли натрия, калия, кальция, фосфора, магния, серы, хлора, железа. Особенное значение имеет хлорид натрия, который обуславливает постоянство осмотического давления крови и межтканевой жидкости. С постоянством концентрации хлорида натрия связан переход воды из тканей в окружающую их среду и обратно. Следовательно, хлорид натрия играет существенную роль в регуляции водного обмена. Ионы натрия находятся в составе буферных систем крови и оказывают влияние на активность ферментов. Ионы натрия необходимы для транспорта аминокислот через ядерную мембрану к месту синтеза нуклеопротеидов. Натрий резко повышает использование азота организмом.

Ионы калия участвуют в процессе передачи возбуждения и в образовании медиатора – ацетилхолина. Незначительная радиоактивность калия влияет на работу сердца – поддерживает его автоматизм, понижает тонус мышц и замедляет ритмы сердечных сокращений.

Кальций в основном используется как пластический материал: 97 - 99 % кальция, содержащегося в организме животных, входит в состав костной ткани. Кальций также обеспечивает возбудимость нервной и мышечной тканей, понижает проницаемость кровеносных сосудов, повышает защитные функции организма, активизируя пропердиновую систему и повышая фагоцитарную функцию лейкоцитов.

Ионы кальция повышают тонус парасимпатической нервной системы, что ведет к усилению тонуса сердца, гладких мышечных волокон, кровеносных сосудов, к изменению проводимости клеточных оболочек. Кроме того, ионы кальция участвуют в многочисленных ферментативных процессах, способствуют росту и развитию молодого организма, благоприятно влияют на молочность коров, жирность молока и другие продуктивные качества сельскохозяйственных животных.

Фосфор в организме находится в костной ткани в виде фосфорно-кальциевых соединений. Соли фосфорной кислоты входят в состав всех клеток и межклеточных жидкостей, различных белков, липидов, углеводов, коферментов и других продуктов метаболизма. Процесс фосфолирования имеет большое значение для всасывания и межклеточного обмена ряда веществ. Фосфорная кислота участвует в обмене белков, жиров, углеводов и витаминов. Кроме того, соли фосфорной кислоты выполняют роль буферных систем при поддержании кислотно-щелочного равновесия в тканях.

Магний способствует соединению актина с миозином, образуя активный магний-белковый комплекс, участвующий в процессах сокращения мышц. Ионы магния, находясь в митохондриях, принимают активное участие в окислительном фосфорилировании. Магний входит в комплекс миозина и АТФ, выполняя функцию своеобразного мостика между этими веществами, и активизирует распад макроэргических связей АТФ, освобождая энергию

для мышечного сокращения. Магний включается в пропердиновую систему, обеспечивающую естественную резистентность организма к различным возбудителям болезней. Кроме того, он активизирует процессы биосинтеза протеина и выработки антител.

Железо присутствует в составе гемоглобина, миоглобина, пероксидазы, оксидаз, каталазы и цитохромных ферментов, участвующих в биологическом окислении. Железо играет особую роль в процессах кровообразования.

Микроэлементы принимают участие в росте и развитии животных, повышении их продуктивности, плодовитости и устойчивости против различных заболеваний.

Кобальт выполняет биологическую роль в обмене веществ. Он активизирует ферменты фосфатазу, карбоксилазу, аргиназу, каталазу, а также гликолитическую функцию крови, усиливает ассимиляцию азота и основной обмен. Кобальт ускоряет рост и развитие, повышает молочную и шерстную продуктивность сельскохозяйственных животных, увеличивает выработку эритроцитов и гемоглобина крови, улучшает качество спермы. Кобальт играет большую роль для организма жвачных – обеспечивает синтез цианкобаламина (витамина В<sub>12</sub>) в рубце, усиливает активность микрофлоры, которая имеет важное значение в процессе пищеварения.

Медь принимает участие в кровообразовании, синтезе гемоглобина, а также является катализатором, ускоряющим окисление аскорбиновой кислоты. Она способствует осуществлению таких физиологических процессов, как пигментация и кератизация шерсти и пера, остеогенез, формирование миелина, коллагена, эластина, воздействует на воспроизводительную функцию животных и т.д.

Марганец играет важную роль в обмене белков, углеводов и жиров.

Цинк является активной группой из ферментов – карбоангидразы, играющей важную роль в процессе дыхания. Он усиливает действие гормонов гипофиза и гормона поджелудочной железы – инсулина.

Йод – незаменимый компонент гормона щитовидной железы - тироксина, роль которого в организме исключительно велика.

*Недостаток кальция* в организме приводит к различным патологиям: - у молодняка нарушается нормальное формирование костяка и возможно заболевание рахитом;

- у взрослых животных – остеомаляция;

- у кур-несушек - размягчение клюва и костей, замедленный рост и искривление конечностей, снижение яйценоскости, оплодотворяемости и качества яиц, деформирование скорлупы;

- у молочного скота родильный парез.

*Недостаток фосфора* сопровождается признаками остеомаляции и рахита. У крупного рогатого скота при нехватке фосфора отмечается извращение аппетита, животные жуют древесину, кости и другие несъедобные материалы. Низкое потребление фосфора вызывает мышечную слабость,

нарушение воспроизводительных качеств, а также снижает продуктивность коров и рост молодых животных.

*Недостаток магния* в рационе у взрослых животных - магниевая тетания, лактационная тетания, травяная вертячка.

*Недостаток хлора* в кормах вызывает понижение секреции солями кислоты и нарушение пищеварения.

Дефицит серы в рационе коров приводит к снижению потребления кормов, переваримости целлюлозы, уменьшению количества бактерий и синтеза микробного белка.

*Недостаток меди* у животных приводит к анемии, снижению интенсивного роста и отложения жира, депигментации и потере волос, хрупкости и недоразвитости костяка, извращению аппетита и диспепсии. Скармливание в период беременности рационов, дефицитных по меди, приводит к развитию у новорожденных нейродискенезии и, как результат этого, врожденной атаксии (нарушение координации движения).

При *недостатке цинка* в организме животных наблюдаются утолщение костей, укорочение конечностей, нарушение роста и развития эпидермиса. Недостаток цинка вызывает паракератоз у телят и свиней (особенно при сухом кормлении).

У больных животных замедляется рост, кожа покрывается сыпью и струпьями. У цыплят симптомы паракератоза проявляются в виде задержки роста, плохого развития оперения, замедленной кальцификации костей и поражения.

При *недостатке марганца* у птиц возникает перозис («соскальзывание сухожилий»). Перозис сопровождается изменением костной системы, состава белков мышц и печени снижением уровня минерального фосфора и увеличением фосфорных эфиров в крови, уменьшением концентрации марганца в костях и тканях.

При дефиците марганца у коров отмечается затяжная охота и аборт. У телят наблюдаются деформация конечностей, утолщение суставов и низкая интенсивность роста, у свиней — хромота.

*Дефицит кобальта* ведет к авитаминозу В12, симптомами которого могут быть потеря аппетита, слабость, истощение, поедание волоса и шерсти, чешуйчатость кожи, иногда диарея.

*Недостаток йода* в рационе вызывает снижение синтеза тироксина, что в свою очередь ведет к образованию эндемического зоба, рождению слабого приплода.

*Недостаток селена* в рационах вызывает свыше 20 болезней животных, таких как беломышечная болезнь молодняка, токсическая дистрофия печени поросят и кур, некроз печени крупного рогатого скота и др.

## **2.8 Роль витаминов в обмене веществ и энергии**

*Витамины* - низкомолекулярные органические соединения различного строения, главная функция которых - участие в различных ферментативных реакциях в качестве кофермента.

Клетки млекопитающих не способны синтезировать витамины, поэтому человек и животные должны получать их извне с пищей полностью или частично. Химическая природа витаминов и их подлинная роль в обмене веществ стали, выясняются только в XX в. Польский биохимик К. Функ (1884 - 1967), в 1912 г. впервые выделил из рисовых отрубей вещество, излечивающее от заболевания бери-бери (дефицит витамина В<sub>1</sub>), и назвал его витамином. Именно он ввел термин «авитаминоз».

К началу 1970-х гг. классификация витаминов расширилась и достигла уровня чуть более 20.

Современный список витаминов насчитывает у большинства авторов только 13 наименований, остальные же наименования относятся к витаминоподобным веществам.

По растворимости витамины бывают *водорастворимые* и *жирорастворимые*.

1. *Водорастворимые витамины* в существенных количествах не депонируются, а при избытке выводятся из организма.

2. *Жирорастворимые витамины* накапливаются в организме в основном в печени и жировой ткани. Всасыванию и усвоению жирорастворимых витаминов способствует желчь, компоненты которой синтезируются и формируются в основном в печени. Поэтому при нарушении функции печени нарушаются процессы переваривания и всасывания жиров и жирорастворимых витаминов.

*В преджелудках жвачных, слепой кишке лошади и толстом отделе кишечника животных с помощью микроорганизмов синтезируются витамины Е, К и все витамины группы В.*

Вследствие неспособности синтезировать большинство из витаминов группы В, человек, птицы, телята, ягнята, лошади, свиньи, собаки, кошки и пушные звери особенно чувствительны к дефициту этих витаминов в рационе.

*При дефиците витаминов или их предшественников в кормах, а также при нарушении их биосинтеза и всасывания у животных развивается авитаминоз.*

## **2.9 Роль и значение жирорастворимых витаминов**

*Витамин А (ретинол)* первоначально был открыт в молоке и назван «растворимый в жирах фактор А». Термин «витамин А» был введен в 1916 г.

*Предшественником витамина А* является каротин - оранжевый пигмент растительного происхождения. В природе встречаются различные изомеры каротинов, из которых наибольший интерес представляют, α-, β- и γ-каротины. Максимальной активностью обладают полные трансизомеры витамина А.

*Источниками витамина* являются печень (преимущественно рыб), а также сливочное масло и коровье молоко. Травоядные животные получают витамин А с кормами в виде растительного пигмента, провитамина каротина.

Каротинами богаты стручковый перец, морковь, зеленый клевер, люцерна и др.

*Функция витамина А* связана с участием в зрительном процессе, регуляции проницаемости мембран, окислительно-восстановительных реакциях; повышает окисление других веществ.

Ретинол участвует также в синтезе некоторых гликопротеинов и мукополисахаридов, необходимых для образования слизи и регулирования нормального роста.

Суточная потребность в витамине А:

- человека – 7,5 мкг;
- коров в период сухостоя - 15000...20000, во время лактации - 10000...15000 (+500) на 1 кг молока;
- лошадей – 10000...15000;
- телят, жеребят, свиноматок, поросят – 12000...15000;
- птиц – 6000...10000 ИЕ / кг корма.

*Кальциферолы (D)*. Витамин D существует в виде нескольких разновидностей, которые отличаются друг от друга как структурно, так и по биологической активности. Для человека и животных активными считаются D<sub>2</sub> и D<sub>3</sub>-кальцитриолы. Эти активные формы витамина образуются из эргокальциферола (D<sub>2</sub>) и холекальциферола (D<sub>3</sub>).

D<sub>2</sub> - это продукт, образованный из эргостерола (предшественник растительного происхождения), а D<sub>3</sub> – образуется под действием УФ в коже. D<sub>2</sub> и D<sub>3</sub> далее превращаются в D<sub>2</sub>- и D<sub>3</sub>-кальцитриолы.

*Кальцитриол* - самая активная форма витамина, которую рассматривают как гормоноподобное вещество, регулирующее минерализацию костей. Кальцитриол способствует всасыванию ионов Са и Р в желудочно-кишечном тракте за счет повышения проницаемости слизистой оболочки и поступлению кальция в костную ткань, стимулирует реабсорбцию Са и Р в проксимальных почечных канальцах. При понижении уровня кальция в крови кальцитриол регулирует его содержание за счет стимулирования резорбции костной ткани и стимулирования в ней активности щелочной фосфатазы, способствует экскреции фосфатов через почечные канальцы. По механизму действия и по своей функции витамин D рассматривают как стероидный гормон. В цитоплазме клетки он находится в комплексе со специфическим белковым гормонорецептором. Влияет на синтез мРНК генов, кодирующих специфические белки.

При дефиците витамина развиваются различные патологии - рахит, остеомаляция, остеопороз.

Рахит наблюдается у молодняка всех животных в период активного роста костей. Наиболее чувствительны к этому заболеванию цыплята. В плазме крови наблюдается низкий уровень кальция и фосфата, а в костях - содержание фосфорнокислых солей, что приводит к нарушению минерализации костей, ведущему к деформации скелета у животных. Замедляется развитие зубов.

Остеомаляция - заболевание, которое характеризуется размягчением и деформацией костей в результате нарушения минерального обмена, происходит снижение всасывания кальция и фосфата в кишечнике и поступление его во внеклеточную жидкость. У животных извращается аппетит (появляется «лизуха» и поедание несъедобных веществ), развивается хромота, расшатываются зубы и др.

Потребность в витамине D присуща всем животным и человеку. Так, суточная потребность в витамине D человека - 200 ИЕ (или IU), коровы – 5000...8000 ИЕ на 100 кг живой массы, овцематок - 500, свиноматок – 1000...2000, свиней на откорме – 400...600 ИЕ/гол.

*Токоферолы (E). Витамин E* - это группа соединений, известных под названием токоферолы. Из всех форм токоферолов наиболее активным является  $\alpha$ -токоферол.

Основным депо витамина E являются жировые ткани.

Витамин E - естественный антиоксидант, способный присоединять к себе как активные радикалы, так и молекулярный кислород. По своим антиоксидантным свойствам витамины E и C похожи друг на друга.

*Нафтохиноны (K). Витамины K* - производные нафтохинонов. Существуют в форме  $K_1$  - в растениях (филлохинон) и  $K_2$  - в кишечных бактериях (менахинон, с указанием числа изопреновых звеньев). Существует также и синтетическая (водорастворимая) форма  $K_3$  (менадион).

Витамины K являются антигеморрагическим фактором. Они регулируют (удлиняют период свертывания крови) активность ферментов, участвующих в преобразовании факторов свертывания, которые синтезируются в печени в виде неактивных предшественников (факторы II, VII, IX, X, белки C и S).

Поступивший с пищей витамин K поглощается в кишечнике только с помощью желчных кислот и других липидов посредством взаимодействия хиломикронов между собой. Следовательно, нарушения процессов всасывания в кишечнике могут привести к дефициту витамина K. Синтетический аналог витамина K водорастворим и поэтому легко всасывается в кишечнике.

При авитаминозе K возникают самопроизвольные паренхиматозные и капиллярные кровотечения. Авитаминоз K наблюдается чаще всего у новорожденных животных по причине отсутствия у них микрофлоры в кишечнике и неспособности переваривать грубые растительные корма, богатые витамином K. У взрослых животных дефицит этого витамина наблюдается редко, так как он присутствует в достаточных количествах в разных растениях, кроме того, его способны синтезировать кишечные бактерии. Длительное употребление антибиотиков может привести к дефициту витамина K.

## **2.10 Роль и значение водорастворимых витаминов**

*Тиамин (В<sub>1</sub>)*. Распространен тиамин в растительных и животных продуктах. Особенно богаты им зерновые продукты, дрожжи, орехи, печень, почки, мясные продукты.

В организм животного витамин поступает за счет корма, а также за счет деятельности кишечной микрофлоры (жвачные животные, в меньшей степени - лошади).

Тиамин в форме ТПФ входит в состав мультиферментных комплексов, участвующих в окислительных процессах.

Дефицит тиамина приводит к снижению способности клетки генерировать энергию. Широко известно заболевание у людей бери-бери, которое развивается при потреблении пищи, богатой углеводами на фоне дефицита витамина В<sub>1</sub>. Название данного заболевания происходит от индийского *berī* - ножные оковы, что выражается в неуверенной шатающейся походке. В тиамине нуждаются все животные, за исключением жвачных. Существуют аналоги данного заболевания у куриц - патология Х. Эйкмана, у голубей и лисиц - паралич Частека.

При дефиците витамина В<sub>1</sub> происходит накопление пирувата из-за нехватки полноценного фермента - пируватдегидрогеназы и в результате развитие патологии под названием ацидоз, поражение многих клеток, в том числе - нервных. У птицы при этом наблюдаются судороги мышц шеи, у свиней нарушается ритм работы сердца, секреторная функция нейронов, эндокринных желез (поджелудочной железы, надпочечников). Усугубление всех этих симптомов может привести к летальному исходу.

Дефицит тиамина у животных и птиц можно пополнить за счет дачи отрубей, а также дрожжеванием кормов.

Суточная потребность в витамине для человека – 1,0...1,5 мг. Эта величина пропорциональна энергетической ценности потребляемой пищи. Для свиней – 1,0...1,8 мг на 1 кг сухого вещества корма; телят – 8,0...15,0; ягнят – 2,0...4,0 мг/гол.

*Рибофлавин (В<sub>2</sub>)*. Синтезируется микрофлорой пищеварительного тракта. Содержится в кормах растительного, бактериального и животного происхождения.

Основные естественные источники витамина В<sub>2</sub> для животных - зеленые растения, дрожжи, корма растительного происхождения, для человека - также яйцо, молоко, мясо.

Суточная потребность в витамине человека - 1,2-1,7 мг, свиней - 2,0 - 4,0 мг на 1 кг корма, телят - 4,0 - 8,0, ягнят - 1,5-4,0, цыплят - 2,5 - 3,0 мг на 1 кг корма.

*Ниацин (В<sub>5</sub>)*. Ниацин (никотиновая кислота и никотинамид) известен также под названием витамина РР. Его источником являются растения и ткани животных. Синтезируется он микрофлорой пищеварительного тракта. Ниацин не является истинным витамином, так как частично он может синтезироваться в животных тканях из аминокислоты триптофан.

Гиповитаминоз по В<sub>5</sub> сказывается на нормальном делении клеток тканей (кожи, слизистых оболочек), и организм начинает терять вес. Появляются дерматиты кожи на участках, доступных действию солнечных лучей. В<sub>5</sub>-гиповитаминоз сопровождается гиповитаминозами по В<sub>2</sub> и В<sub>в</sub>. При глубоком дефиците ниацина развивается болезнь пеллагра, которая сопровождается ярко выраженными симптомами депрессии, дерматитами и диареей.

Никотиновая кислота (но не никотинамид) в фармакологических дозах (2-4 г/сут.) способствует снижению уровня холестерина в крови и рекомендован как эффективное средство при гиперхолестеролемии. Такого рода эффект никотиновой кислоты вызван подавлением ею мобилизации жирных кислот из жирового депо. Параллельно никотиновая кислота в указанных дозах стимулирует распад гликогена и жирных кислот в скелетных и сердечных мышцах.

Суточная потребность в ниацине разная, в зависимости от вида организма. Так, для человека — 13-25 мг, для лошади - 0,1 мг на 1 кг сухого вещества корма, для телят - 0,3-0,5, для свиней - 10, для поросят – 12 - 20, для ягнят - 0,1-0,6 мг на 1 кг сухого вещества корма.

*Пантотеновая кислота (В<sub>3</sub>)* синтезируется всеми растениями, микрофлорой в преджелудках жвачных, в кишечнике. Богаты витамином В<sub>3</sub> кормовые дрожжи, картофель, рисовые отруби, морковь.

После всасывания витамин поступает через кровь в разные органы и ткани, депонируется главным образом в печени, почках, скелетных мышцах.

Пантотеновая кислота необходима для синтеза кофермента А (КоА), ацилпереносящего белка (АПБ), которые являются важными составляющими фермента, необходимого для синтеза жирных кислот.

Дефицит витамина В<sub>3</sub> у человека наблюдается редко, так как организм получает его в достаточном количестве с пищей. Особенно чувствительными к дефициту витамина В<sub>3</sub> являются птицы, свиньи, собаки, так как у них этот витамин в пищеварительном тракте почти не синтезируется. Поэтому при нехватке витамина у животных наблюдается дегенеративные изменения в коже, шерсти (потеря шерсти), ЦНС (нарушается координация движений), желудочно-кишечном тракте. Из-за нарушения тканевого дыхания и ресинтеза АТФ нарушается обновление тканей, функция органов размножения, уменьшается продуктивность (яйценоскость у кур) и т. д.

Суточная потребность витамина В<sub>3</sub> для ягнят и телят 6-20 мг на 1 голову, свиньям - 12-15 мг на 1 кг корма, птице - 2-8 мг на 1 кг корма.

*Витамин В<sub>6</sub>*. Пиридоксаль, пиридоксами и пиридоксин объединены под общим названием витамина В<sub>6</sub>. В организм животного витамин поступает с кормом, который после всасывания доставляется кровью в печень и различные органы и ткани. Все три соединения формы витамина одинаково эффективно преобразуются в активную коферментную форму, которая участвует в реакциях дезаминирования, переаминирования и

декарбоксилирования аминокислот, в синтезировании адреналина и норадреналина, серотонина и гистамина.

Дефицит по витамину В<sub>6</sub> редко наблюдается. Дефицит этого витамина ощущается при общем дефиците витаминов группы В.

Источниками витамина В<sub>6</sub> являются растительные корма, дрожжи, подсолнечный жмых, отруби и др. Синтезируется он микрофлорой пищеварительного тракта, поэтому В<sub>6</sub>-гиповитаминоз наблюдается у животных со слабо развитой кишечной микрофлорой (птицы, свиньи, собаки).

Суточная потребность в витамине для человека 1,4 - 2,0 мг. Потребность в витамине определяется степенью содержания белка в рационе.

При беременности и лактации потребности в витамине возрастают на 0,6 г/сут.

В рацион свиней витамин рекомендуется добавлять 1 мг на 1 кг корма, цыплят - 3, утят и гусят - 2,6, племенных кур и уток - 4,5 мг на 1 кг корма.

*Биотин (Н)* по своему строению является циклическим производным мочевины, связанной с валериановой кислотой. Впервые был выделен в 1935 г. из яичного желтка.

Биотин содержится во многих продуктах (печень - 0,25 на 100 г продукта; соя - 0,06; желтки яиц - 0,03, грибы и цветная капуста до 0,02, рис - 0,012), много его в шоколаде, арахисе, в дрожжах. Его может синтезировать кишечная микрофлора.

Суточная потребность в витамине у человека 0,15 - 0,20 мг, потребность в витамине Н цыплят - 100 мкг на 1 кг корма, индюшат - 250, кур - 150, поросят массой до 20 кг - 77 мкг на 1 кг корма.

Дефицит этого витамина может возникнуть при длительной антибиотикотерапии, при нарушении функции поджелудочной железы, которая в норме выделяет с секретом фермент биотинидазу, который отщепляет пищевой витамин от белка и таким образом способствует его усвоению. Его поступление в организм также ограничивается при потреблении сырых яиц. В них содержится авидин - белок, который связывает биотин и таким образом предотвращает его всасывание в кишечнике. Гиповитаминоз Н бывает у птицы и сопровождается дерматитами и другими симптомами.

*Кобаламин (В<sub>12</sub>)* - единственный металлсодержащий витамин, с атомом кобальта в центре.

Различают несколько кобаламинов, отличающихся друг от друга остатком, связанным с кобальтом: циан - (собственно витамин В<sub>12</sub>), окси-, нитрит- и хлоркобаламин. Все они обладают витаминной активностью.

Ценными источниками витамина В<sub>12</sub> являются печень (90-150 мкг на 100 г), почки (20-50), рыба (11-15), мясо (2-8 мкг на 100 г продукта).

Синтезируется этот витамин исключительно за счет микроорганизмов, особенно пропионовокислыми бактериями и актиномицетами (при условии обеспеченности кобальтом), обитающими в преджелудках жвачных и кишечнике.

Функция. Существует несколько активных коферментных форм витамина В<sub>12</sub>, из которых наиболее важными являются 5'-дезоксаденозилкобаламин и метилкобаламин (СН<sub>3</sub>-В<sub>12</sub>).

При дефиците витамина В<sub>12</sub> развивается анемия демиелинизация нервных клеток.

Для профилактики В<sub>12</sub> - авитаминоза следует контролировать содержание кобальта в организме и предотвращать развитие гнилостной микрофлоры в кишечнике. Микрофлора кишечника человека синтезирует этот витамин при наличии витамина РР.

Суточная потребность в витамине у человека - 2-3 мкг. У жвачных животных потребности в витамине В<sub>12</sub> полностью удовлетворяются за счет деятельности микрофлоры. У поросят-сосунов средняя суточная потребность - 20 мкг на 1 кг сухого корма, телят-сосунов - 10-40, взрослых свиней - 11, месячных цыплят - 20, кур - 2 мкг на 1 кг корма.

*Фолиевая кислота (фолацин, В<sub>6</sub>)*. Источниками витамина В<sub>6</sub> являются листья растений, дрожжи, люцерновая мука, соевый шрот, картофель. Жвачные животные полностью удовлетворяют свои потребности в витамине за счет деятельности микроорганизмов в преджелудках.

Фолиевая кислота сравнительно легко всасывается через стенку кишечного эпителия и через кровь доставляется в печень, где она и превращается в активную форму витамина - в тетрагидрофолиевую кислоту (ТГФК).

В случае дефицита фолацина в кормах у животных наблюдается лейкопения, анемия, нарушается рост перьев, появляется паралич шеи, парез ног, приостанавливается рост, снижается продуктивность. Авитаминоз может возникнуть также при нарушении процессов всасывания в тонком отделе кишечника.

Суточная потребность в фолатине у человека - 100 мкг, у поросят-отъемышей - 0,5-1, свиноматок - 2,1, кур-несушек - 0,5, цыплят - 0,6-0,8, индеек - 1,3 мг на 1 кг корма.

*Аскорбиновая кислота (витамин С)* - антицинговый витамин (при цинге происходит поражение кровеносной системы, точечные подкожные кровоизлияния, кровотечения во внутренних органах и слизистых оболочках и др.).

Человек, обезьяна, морские свинки, некоторые птицы и рыбы не способны синтезировать витамин С. Этот витамин должен поступать в их организм с пищей или отдельно, в виде добавки. Все остальные виды животных синтезируют витамин С из глюкозы через путь уроновых кислот.

Аскорбиновая кислота способна:

- отдавать водород в множестве биохимических реакций; участвовать в реакциях гидроксилирования, что имеет решающее значение при образовании белка коллагена, а, следовательно, соединительной ткани всех типов - кожи, волосяного покрова, костной ткани, зубов;

- участвовать в реакциях гидроксилирования при катаболизме тирозина, в синтезе адреналина, желчных кислот, в стероидогенезе, что особенно актуально в случае разного рода стрессов.

Есть мнение некоторых ученых, что люди с высоким содержанием витамина С в крови живут на 6 лет дольше, чем те, у которых уровень этого витамина ниже.

При дефиците витамина С у человека и животных нарушается синтез коллагена, стероидов, нарушается нормальное функционирование опорно-двигательной системы, развивается остеопороз и др.

*Биофлавоноиды (Витамин Р).* К биофлавоноидам относится группа соединений фенольной природы, основное физиологическое действие которых проявляется в уменьшении проницаемости и повышении прочности стенок кровеносных капилляров. Лечебные свойства витамина Р были впервые обнаружены А. Сент - Дьерди (1936) при исследовании

Каждый из приведенных флавоноидов имеет производные, обладающие витаминными свойствами. Растения вырабатывают витамин Р при участии никель - и молибденсодержащих ферментов. Что касается отдельных представителей витамина Р, то они содержатся в тех же растениях, фруктах и овощах, что и витамин С.

Биофлавоноиды принимают активное участие в окислительно-восстановительных процессах. Благодаря таким свойствам биофлавоноиды существенно снижают дозы аскорбиновой кислоты, которые затрачиваются для реактивации витамина Е, каротиноидов, замедляют окисление липопротеидов, переносящих жирорастворимые витамины, характеризуются антиоксидантными свойствами. Эти последние свойства проявляются, в частности, в защите от окисления гормона адреналина. Биофлавоноиды предотвращают разрушение соединительной ткани.

## **2.11 Обмен энергии. Терморегуляция.**

### **Роль обмена веществ в обеспечении энергетических потребностей организма**

Жизнь это, прежде всего непрерывная биологическая работа органов, клеток организма. Работа нуждается в постоянном притоке энергии. Науку об энергетических превращениях или взаимных переходах энергии называется *термодинамикой*.

Живые организмы получают энергию питательных веществ. Эта энергия аккумулирована в химических связях молекул белков, жиров, углеводов, которые в процессе катаболизма превращаются в конечные продукты обмена веществ с более низким содержанием энергии. Основным энергетическим метаболитами у жвачных являются летучие жирные кислоты, глюкоза, липиды, кетоновые тела, аминокислоты, высвобождающихся в процессе биологического окисления энергии, использующиеся, прежде всего для синтеза АТФ, которая как универсальный источник энергии необходимый в организме для последующего осуществления механической работы,

химического синтеза, обновления структур, транспорта веществ, осмотических и электрических работ.

## 2.12 Основной обмен

Обмен веществ и энергии, происходящий у животных при обычных условиях, называется *общим обменом*. Количество образующейся в организме энергии при полном мышечном покое и оптимальной для каждого животного температуре окружающей среды называют *основным обменом*, т.е. то минимальное количество энергии, которое расходуется на функционирование жизненно важных систем (кровообращение, дыхание, пищеварение, деятельность мышц и желез внутренней и внешней секреции, центральной нервной системы и т.д.).

Организм совершает следующие виды работы:

- 1) перемещение ионов и различных молекул против концентрационного градиента;
- 2) химическая работа – синтез органических веществ;
- 3) мышечные сокращения.

Энергия, которая используется в организме животного для образования различных видов продукции, называется *продуктивным обменом*.

Общий обмен равен сумме основного и продуктивного обменов. Таким образом, общая энергетическая потребность организма складывается из энергии, затрачиваемой на поддержание жизнедеятельности, и энергии, необходимой для выполнения работы.

Основной обмен изучают методом прямой и непрямой калориметрии. Для измерения основного обмена нужно соблюдать условия:

- 1) состояние относительного покоя;
- 2) нахождение в температурной среде, исключающей активность механизма терморегуляции;
- 3) относительное освобождение желудочно-кишечного тракта от пищевых масс.

У сельскохозяйственных животных трудно добиться соблюдения этих условий. Поэтому у них определяют не основной обмен, а обмен покоя, который выше основного.

На уровень основного обмена влияют: порода, вид, возраст, пол, живая масса, продуктивность, физическое состояние животного и ряд других внешних и внутренних факторов. При расчете на единицу массы тела у крупных животных расходуется энергии меньше, чем у мелких. У молодняка основной обмен выше, чем у взрослых. При беременности наблюдается повышение обмена. У самцов основной обмен выше, чем у самок. Так у основного обмена у лактирующих коров на 30% выше, чем у сухостойных.

У сельскохозяйственных животных отчетливо проявляется суточная периодика обменных процессов. Самый низкий уровень газообмена наблюдается утром до кормления животного. Днем он выше, чем ночью.

Также существует и сезонный ритм метаболических процессов: летом и весной он обычно выше, чем осенью и зимой.

Прием корма вызывает повышение энергетического обмена и называется специфическим динамическим действием корма. Передвижение животных при пастьбе вызывает дополнительные затраты энергии. С большими затратами энергии связана и лактационная деятельность. 1 литр молока содержит примерно 700-800 ккал.

### 2.13 Терморегуляция. Теплопродукция, теплоотдача

Химические превращения, протекающие в клетках организма в процессе обмена веществ, сопровождается теплообразованием. Одновременно с образованием тепла в организме происходит и его отдача в окружающую среду. Обмен тепловой энергии между организмом и окружающей средой называется *теплообменом*. Живые организмы подразделяются на тепло - (гомойотермные) и *холоднокровные* (пойкилотермные). Теплокровные организмы характеризуются установленной на определенном уровне температурой тела, несмотря на изменения температуры окружающей среды (внешней). Постоянная температура тела называется *изотермией*. Холоднокровные животные не способны поддерживать на постоянном зафиксированном уровне температуру тела при изменении температуры окружающей среды.

Температура тела взрослых животных (измерения в прямой кишке): лошадь 37,5-38,5°C; крупный рогатый скот 37,5-39,5 °C; овцы 38-41 °C; свиньи 38-40 °C; курица 40-41,7 °C.

Главным условием поддержания постоянной температуры тела является достижение устойчивого баланса теплопродукции и теплоотдачи. Суммарная теплопродукция в организме состоит из так называемых первичной теплоты (выделяющейся в ходе постоянно протекающих во всех органах и тканях реакциях обмена веществ) и вторичной теплоты (образующейся при расходе энергии макроэргических соединений АТФ на выполнение определенной работы). Поскольку теплопродукция тесно связана с уровнем метаболической активности; ее называют химической теплопродукцией.

Отдача тепла организмом во внешнюю среду осуществляется физическими процессами – проведением, конвекцией, радиацией, испарением. Теплоотдачу называют физической терморегуляцией.

*Проведение* – прямой обмен тепла между двумя объектами с разной температурой, находящихся в прямом контакте друг с другом (курица – гнездо).

*Конвекция* – способ отдачи тепла, осуществляемый путем переноса тепла движущимися частицами воздуха или воды. Для рассеивания тепла конвекцией требуется обтекание поверхности тела потоками воздуха с более низкой температурой, чем температура кожи, при этом контактирующий с

кожей слой воздуха нагревается. Количество отдаваемой конвекции тепла увеличивается при увеличении скорости движения воздушных потоков.

*Радиация (излучение)* – отдача тепла теплом в виде лучистой энергии инфракрасных лучей.

*Испарение* – способ рассеивания организмом тепла в окружающую среду за счет его затраты на испарение пота или влаги с поверхности кожи и влаги со слизистых дыхательных путей. Удельный вес каждого из перечисленного путей теплоотдачи зависит от вида животного, размеров тела, степени развития потовых желез и условий окружающей среды.

Часть тепла выводится с калом, мочой, плодом, плодными водами, плодными оболочками, с молоком у лактирующих коров.

## **2.14 Особенности терморегуляции у птиц**

У птиц нет потовых желез. При высокой температуре окружающей среды некоторая отдача тепла происходит при расширении кровеносных сосудов ротовой полости, а также испарении со слизистой оболочки дыхательных путей. Повышение температуры увеличивает потребление воды и снижается при этом поедаемость корма. Птицы более устойчивы к холоду, чем млекопитающие. Защитой от холода у птиц служит оперение. Температура тела у птиц в течение не постоянно (различаются на 0,4-0,5 °С).

### ***Работа № 2.1 Качественное определение витамина А***

**Ход работы:** в сухую пробирку внести одну каплю рыбьего жира и растворить его в 4 каплях хлороформа. К раствору добавляют 1 каплю крепкой серной кислоты и осторожно смешивают. Если в жире был витамин А, то жидкость окрасится в фиолетовый цвет с переходом в красно-бурый.

### ***Работа № 2.2 Качественное определение витамина Д***

**Ход работы:** в сухую фарфоровую чашку вносят 1 каплю рыбьего жира и растворяют её в 1 мл хлороформа. К полученной жидкости по каплям добавляют 0,25 мл раствора брома в хлороформе. Чашку слегка наклоняют в стороны и наблюдают за появлением синего окрашивания, которое наступает при наличии витамина Д в жире.

### ***Работа № 2.3 Определение витамина С***

**Ход работы:** в пробирку вносят 4-5 капель лимонного сока + 1 капля железосинеродистого калия + 1 капля хлорного железа в растворе. Присутствие витамина С приводит к образованию синего цвета или зеленого окрашивания жидкости, в которой позже появляется осадок берлинской лазури.

## **Работа № 2.4 Определение основного обмена по методу Дугласа-Холдена**

**Ход работы:** определение основного обмена по Дугласу-Холдену основано на количественном и качественном анализе воздуха, участвующего в акте дыхания. Определение ведется в следующей последовательности, испытуемый при полном мышечном покое, сидя, в течение 5 минут выдыхает в мешок Дугласа, затем мешок закрывают и проводят газовый анализ выдохнутого воздуха с помощью аппарата Холдена. Для этого бюретку, заполненную подкрашенной водой, соединяют с мешком Дугласа и опуская уровень воды в бюретке, насасывают в нее 100 мл воздуха из мешка. Выдыхаемый воздух набирают под большим давлением (давят на мешок) затем бюретку соединяют с сосудом, содержащим поглотитель углекислого газа (10% раствор КОН). Несколько раз (10-15) воздух из бюретки перекачивают в сосуд с поглотителем  $\text{CO}_2$  и потом снова собирают воздух в бюретку. Объем воздуха становится меньше. Допустим, что после поглощения осталось в измерительной пипетке 97 мл выдыхаемого воздуха, отсюда по разнице вычисляют объем углекислого газа:

$$100 \text{ мл (исследуемый воздух)} - 97 \text{ мл (оставшийся воздух после поглощения)} = 3 \text{ мл (CO}_2\text{)}$$

Известно, что в составе вдыхаемого воздуха в 100 мл содержится 0,03%  $\text{CO}_2$ , следовательно, организмом выделено  $\text{CO}_2$  в 100 мл воздуха 2,97 мл

После этого бюретку соединяют с сосудом, наполненным пирогаллом, который поглощает кислород, и оставшиеся 97 мл воздуха несколько раз перегоняют через пирогаллол.

Допустим, что после поглощения осталось 80 мл исследуемого воздуха, по разнице между пропущенным через поглотитель и оставшимся воздухом определяют объем кислорода в выдыхаемом воздухе:

$$97 \text{ мл воздуха} - 80 \text{ мл воздуха} = 17 \text{ мл O}_2.$$

Известно, что в составе выдыхаемого атмосферного воздуха в 100 мл содержится 21%  $\text{O}_2$ . по разнице содержания кислорода во вдыхаемом и выдыхаемом воздухе определяют количество кислорода, поглощенного организмом.

Затем с помощью спирометра измеряют объем выдохнутого воздуха и минутный объем дыхания. Допустим, что объем дыхания, будет = 5 литрам (25литров/5 минут = 5 литров). Затем находят истинный минутный объем дыхания при температуре 0 и атмосферном давлении 760 мм рт.ст. с учетом поправки на данные температуры и давления. По таблице отыскиваем поправку – она равна 0,9.

Истинный минутный объем находят умножением определенного нами минутного объема на поправку:

$$5 \text{ л мин. объема} \times 0,9 = 4,5 \text{ литра}$$

Затем находят количество поглощенного организмом кислорода, при таком минутном объеме (4,5 литра) по следующей пропорции:

100 мл воздуха – 4 мл O<sub>2</sub>

4500 мл воздуха – X мл O<sub>2</sub>

$X = (4500 \times 4) / 100 = 180$  мл O<sub>2</sub> поглощенного организмом

Объем выделенного углекислого газа при минутном объеме в 4500 мл находят по пропорции:

100 мл – 2,97 CO<sub>2</sub>

4500 мл – X CO<sub>2</sub>

$X = (4500 \times 2,97) / 100 = 133,6$  мл O<sub>2</sub> выделенного организмом.

Вычисляем дыхательный коэффициент:

$ДК = CO_2/O_2 = 133,6/180 = 0,74$

Находят по таблице калорический эквивалент кислорода при данном дыхательном коэффициенте. При ДК = 0,74 калорический эквивалент кислорода будет 4,67 ккал. Умножая калорический эквивалент кислорода на количество поглощенного кислорода за единицу времени (выраженное в литрах), узнают количество освобожденной энергии в минуту:

Определяют количество тепла, образованного организмом:

$4,67 \text{ ккал} \times 0,18 = 0,85 \text{ ккал/мин}$  за 1 час, за сутки

$0,85 \text{ ккал/мин} \times 60 \text{ мин} = 51 \text{ ккал/час}$

$51 \text{ ккал/час} \times 24 \text{ часа} = 1224 \text{ ккал/сутки}$

### ***Работа 2.5 Определение расхода энергии при мышечной работе***

Это исследование проводят на том же человеке, у которого определяли расход энергии в состоянии относительного покоя. Испытуемому предлагают в течение 5 мин выполнять какое-нибудь физическое упражнение, выдыхая при этом воздух в мешок Дугласа.

Определение минутного объема дыхания, анализ выдыхаемого воздуха и расчет проводят также как в предыдущей работе. Сопоставляя результаты, полученные в первой и второй работах, записать выводы.

### **Контрольные вопросы**

1. Каково физиологическое значение белка и отдельных аминокислот для организма животных?
2. Опишите энергетическое и структурное значение жиров.
4. В чем заключается значение углеводов для организма животных?
5. Какова роль печени в промежуточном обмене белков, жиров и углеводов?
6. Назовите взаимосвязь обмена белков, жиров и углеводов.
7. Охарактеризуйте роль водо- и жирорастворимых витаминов в обмене веществ и энергии.
8. Каково физиологическое значение макро- и микроэлементов для организма животных?
9. Дайте характеристику основного и продуктивного обмена и методов их определения.
10. Значимость газообмена при энергетическом обмене.

11. Каковы параметры температуры тела у сельскохозяйственных животных и ее суточные колебания?
12. Назовите отличия химической и физической терморегуляция.
13. Охарактеризуйте биологическое значение обмена веществ и энергии.
14. Что называется основным обменом, и от каких факторов зависит его величина?
15. Что характеризует дыхательный коэффициент и от каких факторов зависит?
16. В чем заключается сущность методики определения основного обмена по Дугласу-Холдену?

### Глава III ФИЗИОЛОГИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Из тела животного постоянно выводятся вредные и ненужные для организма вещества. Основная часть вредных веществ удаляется в виде мочи через почки.

Выделительным органам относятся млекопитающих — почки, потовые железы, легкие, кишечник.

В результате дезаминирования аминокислот и распада других азотистых соединений в тканях непрерывно образуются аммиак, двуокись углерода и вода. Аммиак токсичен в органах и тканях не накапливается, он обезвреживается и переходит в мочевины.

Мочевина - это главный конечный продукт азотистого обмена, выделяющийся с мочой у млекопитающих животных. У птиц и рептилий основной конечный продукт азотистого обмена представлен мочевой кислотой. Конечными продуктами азотистого обмена, кроме мочевины и мочевой кислоты, являются креатин и гиппуровая кислота.

Почки - это образования бобовидной формы, снаружи покрытые плотной соединительнотканной капсулой, состоят из паренхимы и системы накопления и выведения мочи (рис. 25). Функциональными единицами почек служат многочисленные нефроны, в них происходят основные процессы мочеобразования.



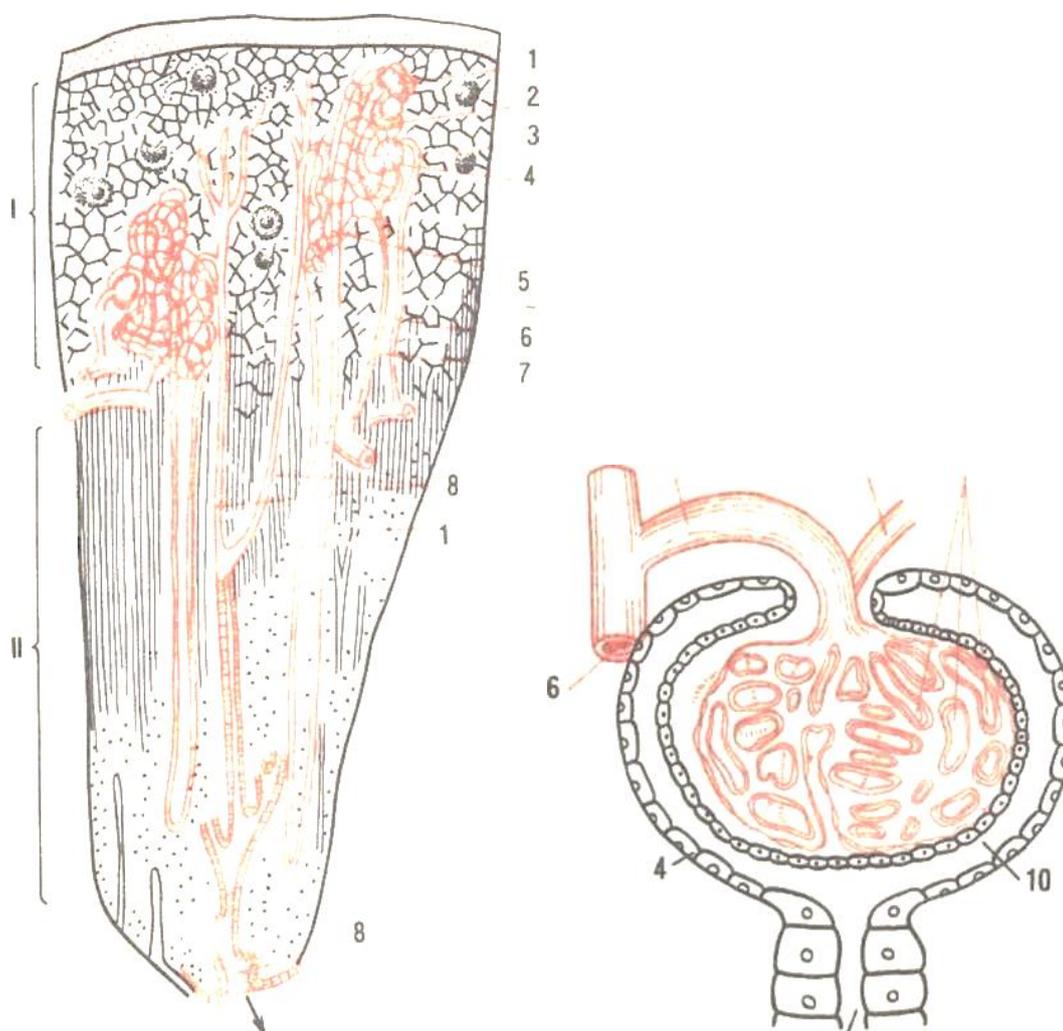
Рисунок 25 - Структура нефрона

Каждый нефрон состоит из двусторонней капсулы Шумлянского — Боумена, внутри которой расположен клубочек, состоящий из кровеносных сосудов — мальпигиев клубочек. От капсулы начинается извитой каналец первого порядка, переходящий в петлю Генле, нисходящая часть которой сильно сужена. Нисходящей частью каналец достигает мозговой части почки, затем каналец, изгибается на 180°, образуя петлю, поворачивается в сторону коры почки - восходящая часть петли, от петли начинается извитой каналец

второго порядка. Конечный отдел нефрона представлен коротким канальцем, впадающим в собирательную трубку.

Кровь поступает в почки по почечной артерии, отходящей от аорты вблизи ее устья. Кровь в почке проходит через две капиллярные сети: капилляры мальпигиева клубочка и капилляры стенок извитых канальцев и петель Генле (рис. 26). Кровоснабжение канальцев осуществляется также капиллярами, отходящими от небольшого числа артериол, они не участвуют в образовании мальпигиева клубочка.

Кроме описанных нефронов, в почке имеются так называемые юкстагломерулярные нефроны, расположенные в основном в мозговом слое (рис. 27). Начальная часть их в клубочке расположена между корковым и мозговым слоями, а их петля доходит до почечной лоханки. Просвет приносящего и выносящего их сосудов одинаков, поэтому высокого давления, как в мальпигиевых клубочках, не создается.



**Рисунок - 26** Микроскопическое строение почек (схема)

*слева - корковый (I) и мозговой (II) слои; справа - отдельный клубочек с капсулой и началом мочевого канальца при большом увеличении; 1- мочевой каналец; 2 - сосуд, выносящий кровь из клубочка; 3 - сосуд, приносящий кровь к клубочку; 4 - капсула с клубочками сосудов; 5 - капилляры, оплетающие канальцы; 6 - артерия; 7 - вена; 8 - трубки, по*

которым  
из канальцев моча проходит в почечную лоханку; 9 - капилляры клубочка; 10 - полость капсулы; 11 - извитой каналец

У места вхождения в клубочек приносящие артериолы имеют утолщения, которые образуют так называемый юктагломерулярный (околоклубочковый) комплекс. Клетки которых вырабатывают ренин, участвующий в регуляции артериального давления, и тем самым поддерживающий нормальный приток крови к почкам.

*Образование мочи.* Процесс мочеобразования состоит из 3 фаз:

1. Фильтрационная;
2. Реабсорбционная;
3. Секреторная.

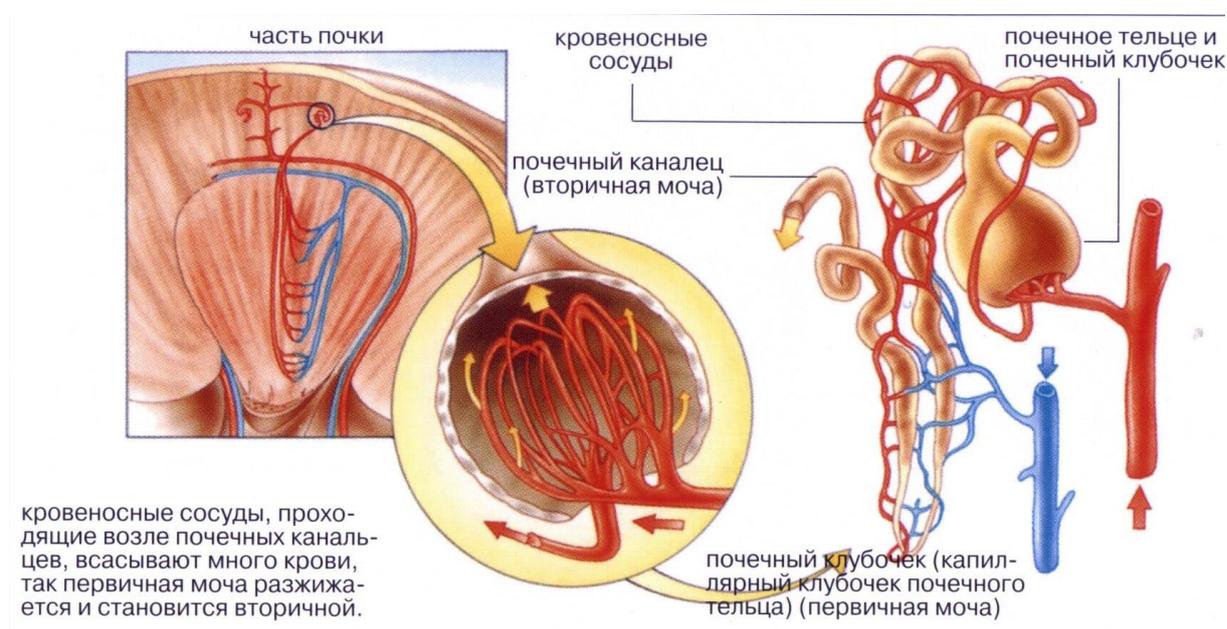


Рисунок 27 - Схема строения нефрона

### 3.1 Механизм мочеобразования

*Первая фаза* — фильтрационная. В капсуле Шумлянского — Боумена разветвляется большое количество капилляров мальпигиева клубочка. Кровь в них протекает под очень высоким давлением (70—90 мм рт. ст.). Эндотелий капилляров и прикрывающая их капсула служат полупроницаемой перепонкой, функционирующей как фильтр, пропускающий из крови одни вещества и задерживающий другие. В результате плазма, лишаясь кровяных клеток и белков, проходит со всеми остальными растворенными в ней веществами в капсулу Шумлянского — Боумена, образуя первичную (провизорную) мочу. Концентрация всех веществ соответствует их концентрации в плазме крови. В фильтрате нет лишь белков.

*Вторая фаза* — реабсорбционная фаза обратного всасывания веществ. Эпителий извитых канальцев участвует в процессе обратного всасывания,

избирательно выводя полностью или частично одни вещества и удерживая другие. Так, глюкоза полностью поступает в кровь уже в проксимальном звене почечных канальцев. Почти полностью всасываются натрий, калий, хлориды. Вещества, не всасывающиеся из почечных канальцев, называют *беспороговыми*. К ним относятся креатинин, инсулин, сульфаты. Конечные продукты обмена белков — мочевины, мочевая кислоты, аммиак — реабсорбируются в незначительных количествах.

Обратное всасывание есть результат напряженной работы эпителия почечных канальцев, направленной против осмотического давления, сопровождающейся большими энергетическими затратами. Это подтверждается тем, что почки — это наибольший потребитель кислорода в организме. При введении мочегонных средств, когда работа почек резко возрастает, потребление ими кислорода повышается в 3—5 раз.

Секреторная функция. Одновременно с фильтрацией в клубочках и обратным всасыванием в клетках извитых канальцев происходит и *синтез*. Для эпителия почечных каналов характерно, образование им *гиппуровой кислоты из бензойной кислоты и гликокола*, приносимых кровью.

В паренхиме почек происходит синтез аммиака, который образуется в процессе дезаминирования аминокислот. Почки способны отделять аммиак от мочевины. В почках образуется также креатинин и отщепляются фосфаты от органических соединений, содержащих фосфор.

### 3.2 Физико-химические свойства мочи

Состав мочи изменяется в зависимости от состава корма, количества принятой жидкости, состояния животного (покой, работа, голод, сытое состояние и т. д.) (табл. 3).

Моча большинства животных прозрачная, жидкая, желтого цвета за счет пигментов — урохрома, уробилина и пигментов растительных кормов. Цвет мочи зависит также от ее количества и концентрации. У цельнокопытных моча мутная, слизистая, темно-зеленого цвета вследствие присутствия в ней мелких кристаллов углекислого кальция. Плотность мочи колеблется от 1,02 до 1,04 г/л. Осмотическое давление мочи достигает 25 мм рт. ст.

Таблица 3 - Состав мочи

Компоненты	Плазма крови, %	Моча, %	Во сколько раз данного вещества больше в моче, чем в крови
Вода	90—93	93—95	Одинаково
Белки	7—9	—	-
Сахар	0,1	-	-
Мочевина	0,03	2,0	70
Мочевая кислота	0,002	0,05	25
Na	0,32	0,35	Одинаково

K	0,02	0,15	7
Mg	0,001	0,04	40
Ca	0,0025	0,006	2,4
CL	0,37	0,6	1,6
PO <sub>4</sub>	0,009	0,27	30
SO <sub>4</sub>	0,002	0,18	90

### 3.3 Химический состав мочи

В моче сельскохозяйственных животных содержится около 96 % воды и 4 % сухого вещества. В состав сухого осадка входят самые разнообразные вещества органического и неорганического происхождения.

Среди *органических веществ* мочи азотистые соединения (мочевина, мочева кислота), пуриновые основания (аденин, гуанин), креатин, гиппуровая кислота, обезвреженные в печени продукты гниения белков (индол, фенол, скатол, крезол), пигменты (уроохром, уробилин). У млекопитающих основной продукт белкового распада составляет мочевина (90 % всего азота мочи), а у птиц — мочева кислота.

*Неорганические соли* мочи это хлористый натрий, соли калия, сернокислые и фосфорнокислые соли. В моче могут быть пигменты растительной пищи и лекарственные вещества.

### 3.4 Регуляция функции почек, или мочеобразования

Почки иннервируются как симпатическими, так и парасимпатическими нервами; первые проходят в стволе чревного нерва, вторые начинаются от блуждающего нерва. Нервные волокна обнаружены не только в стенках сосудов почки, но и в эпителиальных клетках, выстилающих извитые каналы. При возбуждении волокон блуждающего нерва усиливается отделение воды и уменьшается количество азотистых продуктов. Раздражение ветвей малого чревного нерва (симпатических волокон) вызывает уменьшение количества выделенной мочи и повышение содержания хлористого натрия. Вегетативная нервная система может изменить работу почек в результате сужения или расширения их сосудов, что приводит к изменению кровяного давления, а также вследствие влияния на деятельность почечного эпителия. Деятельность почек регулируется разными отделами центральной нервной системы. При нанесении животным сильных болевых раздражений отделение мочи резко уменьшается (болевая анурия). Это связано с тем, что при болевых раздражениях происходит возбуждение гипоталамуса.

### 3.5 Гуморальная регуляция

Антидиуретический гормон (АДГ) способен повышать проницаемость стенок канальцев нефронов, вследствие чего вода переходит из мочи в кровь. Гормон влияет на проницаемость с помощью фермента гиалуронидазы, образующейся в эпителии канальцев. Гепарин, аскорбиновая кислота — это

ингибиторы гиалуронидазы, они подавляют действие антидиуретического гормона, резко увеличивая выделение воды с мочой.

Адреналин суживает просвет отводящих сосудов и тем самым увеличивает фильтрационное давление в клубочках, в больших дозах адреналин прекращает диурез.

### **3.6 Выведение мочи**

Моча из канальцев собирается в чашечках лоханок. При наполнении их стенки сокращаются, и моча поступает в мочеточники. Перистальтические сокращения мочеточников способствуют проникновению мочи в мочевой пузырь.

В месте выхода мочеиспускательного канала из мочевого пузыря расположен внутренний сфинктер, а несколько ниже его — второй сфинктер. Во время наполнения пузыря мочой сфинктеры сжаты, при мочеиспускании они расслабляются, мышцы стенок мочевого пузыря сильно сокращаются, что обеспечивает его опорожнение.

Мочеиспускание — акт рефлекторный. Мочевой пузырь, сфинктеры мочеиспускательного канала иннервируются симпатическими и парасимпатическими нервами. Симпатические волокна выходят из заднего брыжеечного узла. При возбуждении симпатических нервов стенки мочевого пузыря расслабляются, а оба сфинктера в этот момент остаются сокращенными, и мочеиспускания не происходит.

Таким образом, возбуждение симпатического нерва обеспечивает наполнение мочевого пузыря мочой.

При возбуждении парасимпатических нервов мышцы стенки мочевого пузыря сокращаются, а сфинктер расслабляется, и моча выводится из пузыря. Повышение внутриполостного давления в мочевом пузыре сопровождается растяжением его стенок. Это вызывает раздражение рецепторного аппарата нервных окончаний в стенке пузыря, особенно в месте перехода мочевого пузыря в мочеиспускательный канал. В результате этого раздражение по центrostремительным нервам передается в центр мочеиспускания, находящийся в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга. Из центра по эфферентным парасимпатическим нервам поступает ответная реакция, происходит возбуждение мышц мочевого пузыря, их сокращение, и совершается акт мочеиспускания.

#### ***Работа № 3.1 Определение удельного веса мочи***

**Ход работы:** в цилиндр наливают мочу, определяют температуру и осторожно опускают в нее урометр так, чтобы он не касался стенок сосуда, Измерение проводят по нижнему мениску жидкости совпадающим с соответствующим делением шкалы урометра, которая показывает удельный вес мочи при температуре 15°C. Поэтому, если температура мочи будет ниже 15°C необходимо вычесть из величины показания шкалы урометра 0,001 на

каждые три градуса и наоборот, при температуре мочи выше 15°C следует показатели шкалы урومتра прибавить 0,001 на каждые три градуса.

### ***Работа № 3.2 Определение реакции мочи***

**Ход работы:** реакция мочи будет неодинаковой, зависит она от вида животного, состава поедаемого корма и других причин. Реакцию мочи определяют с помощью индикаторной тест-полоски.

### ***Работа № 3.3 Определение ацетоновых тел в моче***

**Ход работы:** используют реактив Росса, состоящий из 1 г пруссида натрия и 99 г сульфата аммония. При постановке реакции в центрифужной пробирке в нее вносят по 1 г готового реактива, 5 мл мочи и несколько кристалликов NaOH. Пробирки с содержимым встряхивают и оставляют на 5 мин в штативе при комнатной температуре. Реакцию учитывают по пяти бальной системе, которая основана на изменении цвета.

Ацетоновые тела представляют группу органических соединений: оксимасляную, ацетоуксусную кислоты и ацетон. При нарушении обмена веществ они накапливаются в большом количестве и являются токсичными. Выделяясь из организма эти вещества, обнаруживают в моче животного, что дает возможность судить об измененном обмене веществ.

### ***Работа № 3.4 Определение сахара в моче***

**Ход работы:** необходим реактив Гайнеса, который представляет собой смесь трех растворов: 1. 13,3 г сернокислой меди растворяют в 400 мл воды; 2. 50 г едкого калия растворяют в 400 мл воды; 3. 15 г глицерина растворяют в 200 мл воды.

Вначале смешивают 1 и 2 раствора и к ним прибавляют 3. В пробирку вносят 3-4 мл реактива и нагревают его, доведя до кипения, затем добавляют 6-10 капель мочи и снова нагревают до кипения, если в моче имеется сахар, то жидкость окрашивается в желтый цвет с выпадением коричнево-красного осадка закиси меди.

### ***Работа № 3.5 Исследование пототделения по Минору***

**Ход работы:** досуха вытирают ладонь и смазывают ее жидкостью следующего состава кристаллический йод – 1,5, касторовое масло – 10,0, спирт доводят до 100,0. После высыхания, неравномерно окрашенные места выравнивают сухой ваткой и припудривают мелко растертым крахмалом, сдувают не приставшие к коже частички крахмала, ладонь держат открытой.

Другую руку опускают в умеренно горячую воду (40,0-45,0°C). Следят за изменением цвета крахмала. Зарисовывают форму пятна и расположение точек и пятен.

### **Контрольные вопросы**

1. Дайте характеристику теориям образования мочи.
2. Каковы состав и свойства мочи?
3. Каким образом осуществляется регуляция деятельности почек?
4. Дайте физиологическое обоснование выделительной функции почек.
5. Что относится к органам выделения, и какие вещества через них выделяются?
6. Из каких двух фаз складывается процесс мочеобразования?
7. Каково влияние внешних факторов на потоотделение и их механизм?

## Глава IV ФИЗИОЛОГИЯ ЛАКТАЦИИ

*Лактация* - это процесс образования, накопления и выведения молока из молочных желез. Функция молочных желез заключается в синтезе молока из продуктов питания и крови, поэтому наряду с понятием «лактация» выделяют понятие «*лактопоэз*», то есть происхождение и синтез составных частей молока. Молочные железы синтезируют специфический белок - казеин, лактозу, жиры, фосфатиды, стерины, аминокислоты, витамины и другие вещества, необходимые для роста и развития детенышей.

*Молочные железы* - симметричные кожные образования. У свиней, собак, кошек, кроликов они расположены по обеим сторонам брюшной стенки, сбоку от белой линии живота; у коров, овец, кобылиц, буйволиц - в задней части вентральной поверхности живота и паха. Молочные железы состоят из альвеол, ходов и цистерн. Каждая железа имеет сосок, по которому молоко через сосковый канал выводится из организма. Молочные железы у однопроходных - ехидны и утконоса - не имеют сосков.

*Строение вымени.* Правая и левая половины вымени отделены друг от друга эластичной перегородкой, выполняющей функцию связки, поддерживающей вымя. Под кожей имеется соединительнотканная капсула, от которой в толщину вымени отходят эластические пластинки, разделяющие вымя на доли и четверти. В этих соединительнотканых пластинках проходят кровеносные и лимфатические сосуды, а также нервы. Лимфатические сосуды вымени представлены густой сетью капилляров, по которым лимфа оттекает к подколенным, надвыменным лимфатическим узлам и к узлу коленной складки.

Каждая доля вымени состоит из огромного количества альвеол диаметром 0,1-0,8 мм, выстланных изнутри однослойным секреторным эпителием, простирающимся и на молочные ходы. Клетки наружного слоя альвеол и молочных ходов звездчатой формы способны быстро сокращаться. Этот слой получил название миоэпителия, который образует подобие шаровидной сети вокруг альвеол. Сокращение миоэпителия происходит под влиянием гормона окситоцина, поступающего к нему по кровеносным капиллярам. Каждая альвеола, сжатая снаружи миоэпителиальным слоем, выделяет молоко в соответствующий проток. От каждой альвеолы отходит один проток, имеющий сфинктер, регулирующийся вегетативной нервной системой. Альвеолы расположены радиально вокруг молочных протоков. Сливаясь, они образуют средние и крупные молочные ходы, открывающиеся в молочную цистерну.

Каждая четверть вымени имеет отдельный сосок, сообщающийся с цистерной посредством канала (рис. 28).

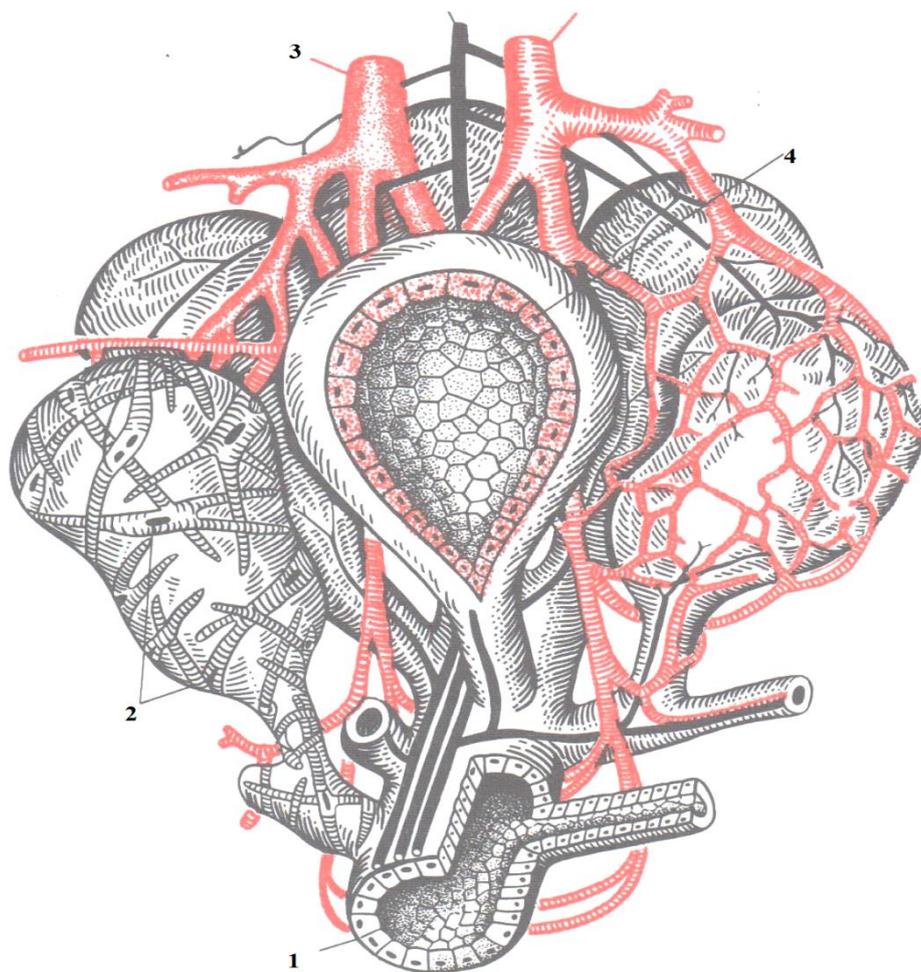


Рисунок 28 - Строение молочной долики:

*1- выводной проток; 2 - миоэпителиальные клетки на альвеоле; 3 - вены; 4 - вскрытые альвеолы*

У некоторых коров есть добавочные четверти и соответствующие им соски. В сосках кобыл два-три сосковых канала и две молочные цистерны. У свиней в основании каждого соска расположены две-три железы, а сосок заканчивается двумя-тремя каналами; у кошек каналов в соске может быть 4-6, у сук – 6-12, у крольчих – 10-15. У коров вымя образуется в результате слияния трех пар желез, но развиты обычно только две передние, третья пара остается недоразвитой. Емкость задних долей больше, чем передних. Большое количество молока в вымени удерживается мощными запирательными сфинктерами, расположенными у основания соска, а также вследствие особого строения молочных протоков, имеющих сужения и расширения, особенно в тех местах, где они проходят через соединительнотканые перегородки между долями и дольками.

Вымя обильно снабжается кровью через наружные срамные артерии, причем между молочной продуктивностью и развитием артерий существует тесная связь. У старых коров значительно уменьшается количество мелких артерий, и удои заметно снижаются. Отток венозной крови осуществляется по

подкожным брюшным и наружным срамным венам. У высокоудойных коров вены сильно развиты.

Железистая ткань вымени иннервируется наружным семенным и подвздошно-паховым нервами, причем основная центростремительная импульсация поступает в чувствительные ганглии по наружному семенному нерву. Симпатическая иннервация отходит от поясничных и крестцовых узлов пограничного ствола. Постганглионарные волокна подходят к вымени в составе наружного семенного и подвздошно-пахового нервов. У основания сосков находятся мощные сплетения чувствительных нервов, а также несколько биологически активных точек (БАТ).

Биологически активные точки вымени (БАТ) располагаются в области основания сосков. В структуру БАТ входят кровеносные сосуды и окончания нервов, особенно в местах вхождения в кожу. БАТ обладают повышенной болевой чувствительностью, усиленным поглощением кислорода, низким кожным сопротивлением и повышенной электропроводностью. В зоне БАТ обнаружены скопления тучных клеток, которые имеют большое значение в регуляции гомеостаза, поскольку способны секретировать гепарин, гистамин, гиалуроновую кислоту, сульфаты, серотонин, влияющие на обмен веществ и синаптическую передачу, выполнять роль биологического регулятора. Эти физиологические свойства БАТ используют при лечении многих заболеваний, в том числе при маститах у коров.

В эмбриональном развитии у зародыша обозначаются две полосы утолщенного эпидермиса, которые, постепенно увеличиваясь, образуют млечные бугорки. Эти бугорки дают начало железистой ткани и соскам, число которых можно определить уже в процессе эмбрионального развития. Сначала млечные бугорки имеют форму линзы, а затем, постепенно разрастаясь вглубь, приобретают колбообразную форму. Одновременно происходит погружение и всего зачатка вглубь кожи и на ее поверхности появляется углубление, окруженное кожным валиком. Это так называемый млечный, или сосковый, кармашек. Основание колбообразного зачатка постепенно дает определенное для каждого вида животного количество выростов в виде тяжелой, развивающихся затем в железистый отдел и выводные протоки вымени.

По мере развития эмбриона первичные зачатки молочных желез перемещаются из бокового положения ближе к линии начала амниотических складок. Сразу после рождения детеныша зачаток его молочной железы образует два вала, соответствующих железистому полю. Этот участок кожи в отличие от других областей тела лишен волосяного покрова.

У телочек до 6-месячного возраста вымя представляет небольшую полость, или молочную пазуху, от которой отходит система протоков. В этот период вымя растет за счет жировой и соединительной ткани, а железистая ткань развита еще слабо. С наступлением половой зрелости начинают быстро расти как протоки, так и альвеолярный аппарат. Наиболее сильный рост и окончательное развитие вымени происходят во время первой беременности. В этот период увеличивается количество нервных волокон и кровеносных

сосудов, и уже со второй половины беременности начинает функционировать секреторный эпителий, но образующийся секрет еще нельзя назвать молозивом.

*Лактация* – это интенсивное функционирование молочных желез, которая начинается сразу после отела. Наибольшего развития достигают альвеолы и протоки, но и в течение последующих лет отмечают рост и развитие вымени. Считают, что рост молочной железы в основном происходит во второй половине сухостойного периода, когда животное не доят и оно готовится к новой лактации.

После десяти месяцев лактации удои постепенно уменьшаются и коров прекращают доить до нового отела. В снижении уровня лактации важную роль играет гормональная перестройка организма вследствие новой беременности. Уже со 2-4 месяца беременности секреторная функция молочной железы понижается. Окончание лактации свидетельствует о переходе в состояние функционального покоя и наступлении обратного развития (инволюции) молочной железы. В этот период альвеолы вымени уменьшаются в размерах, часть мелких протоков атрофируется, а железистая ткань местами заменяется жировой. Однако это временное состояние прекращается в связи с новыми половыми циклами. При новой беременности и родах цикл развития молочной железы повторяется.

Особенно интенсивно развиваются молочные железы в период первой беременности, что объясняется влиянием половых, плацентарных и других гормонов. Наибольшей функциональной деятельности железы достигают на 5-8 неделе после отела. В период интенсивной работы масса молочной железы может достигать 3 % массы тела животного. Сердечная деятельность у лактирующих коров испытывает значительную нагрузку, так как для образования 1 л молока через сосудистую систему вымени должно пройти до 500 л крови. Введение коровам на 3-6 месяце лактации соматотропина, пролактина, тироксина, инсулина стимулирует молочную продуктивность.

В процессе развития молочных желез (маммогенезе) важную роль играют гормоны яичников. Они ускоряют рост протоков железы, развитие альвеол и молочных долек. Гормон желтого тела - прогестерон - усиливает рост протоков желез и тормозит продукцию пролактина, без участия которого молоко не продуцируется. Резкое снижение содержания эстрогенов и прогестерона в крови после родов, вызванное удалением из организма плаценты, вырабатывающей гормоны, ведет к тому, что их тормозящее влияние на гипофиз прекращается и последний начинает продуцировать значительное количество пролактина, вырабатываемого передней долей гипофиза. Секреция молока возникает, прежде всего, под влиянием этого гормона. Пролактин - не единственный гормон, обеспечивающий маммогенез. Например, соматотропин (СТГ) может вызывать лактацию без участия пролактина и в то же время усиливать влияние гормонов яичников и пролактина.

Как и любой орган, молочные железы могут нормально функционировать только при постоянном влиянии центральной и периферической нервной системы. Молочная железа имеет обильную иннервацию, что указывает на чрезвычайно высокий уровень жизнедеятельности всех ее структурных образований; при искусственном выключении нервов, например, при их перерезке (денервации), молочная железа отстает в росте, в ней задерживается формирование долек и альвеол, многие альвеолы лишены просветов. Форма протоков становится неправильной, они расширены и вместе с жидким секретом содержат много слущенных клеток. Трофическое влияние нервной системы поддерживает нормальную структуру и функцию молочных желез.

#### 4.1 Молоко и молозиво

Молоко имеет сложный химический состав, а по биологической ценности оно превосходит все другие продукты питания. В молоке содержится более 100 различных веществ, в том числе более 30 жирных кислот, 20 аминокислот, до 40 различных минеральных веществ, 16 витаминов, много ферментов и другие вещества. Некоторые компоненты - казеин и лактозу, - ни в каких других природных продуктах не обнаруживают.

Молоко - естественная пища новорожденных животных. Его следует рассматривать как биологическую жидкость, состоящую из плазмы (дисперсная среда) и различных веществ (дисперсная фаза).

Коровье молоко содержит 83-88 % воды, 11-18 % сухого вещества, в которое входят 3,8-6,0 % жира, 2-5 % азотистых веществ, 4-5 % молочного сахара (лактоза), 0,6-0,8 % минеральных веществ, 0,1-0,2 % лимонной кислоты. Из азотистых веществ встречаются казеин - 2-4%, молочный глобулин - менее 0,1, молочный альбумин - 0,2-0,6, других небелковых азотистых веществ - 0,05-0,2 %. Зола состоит из окиси кальция, фосфорной кислоты, других неорганических солей.

*Белки молока.* В состав молочного белка входят: казеин, альбумин, глобулин и белки оболочек жировых шариков. Существует четыре вида казеина, каждый из которых может быть представлен несколькими генетическими вариантами.

Белок молока включает все необходимые для жизни животных аминокислоты. Он входит в группу фосфопротеидов и состоит из аминокислот, содержащих свободные амины ( $\text{NH}^2$ ) и кислотные группы ( $\text{COOH}$ ). Около 80 % всех белков молока приходится на долю казеина. Он соединен с солями кальция, образуя с ними казеино-кальциевый комплекс. Казеин синтезируется в молочной железе из транспортируемых кровью аминокислот и фосфатов, а также сывороточных альбуминов, которые вначале гидролизуются до аминокислот, а последние вовлекаются в синтез белка. В присутствии сычужного фермента казеин молока свертывается. Казеин содержит фосфор, необходимый для роста костного скелета и центральной нервной системы.

*α-Лактоальбумин* - серосодержащий белок, в отличие от казеина не осаждается сычужным ферментом. Выделяют три фракции этого белка. В молоке лактоальбумина мало - до 0,62 %, но много в молозиве – 10-12%. Он имеет большое значение для питания новорожденных в молозивном периоде.

*β-Лактоглобулин* выполняет защитные функции в организме: его разделяют на две фракции: эуглобулин и псевдоглобулин. Он содержится в молоке в небольших количествах - 0,1-0,2%, в молозиве его 8-15 %.

В молозиве и молоке имеется *лактоферрин*, который обладает свойствами гликопротеидов. Концентрация лактоферрина в секрете молочной железы коров черно-пестрой породы в молозивный период достоверно выше, чем в последующие дни. Он задерживает рост многих бактерий и служит фактором неспецифического иммунитета.

Из небелковых азотсодержащих соединений молоко содержит продукты белкового обмена - мочевины, мочевую кислоту, пуриновые основания, креатин и креатиновый аммиак. Ферменты молока способны осуществлять включение жирных кислот в глицериды и фосфолипиды и превращать стеариновую кислоту в олеиновую. Кроме того, они могут синтезировать лактозу из добавленной к нему глюкозы. Из ферментов молока наиболее значимы пероксидаза, липаза, фосфатаза, лактаза.

*Липиды молока.* Молочный жир составляет от 2,5 до 6 %. В молоке различных пород крупного рогатого скота содержание жира неодинаково. Так, в молоке сибирского скота его до 4,5 %, ярославского - 4,0-4,2, джерсейского - до 6 % и выше. У буйволиц, крольчих, северных оленей в молоке более 10 % жира. Липиды молока представляют собой смесь сложных эфиров глицерина и жирных кислот (преимущественно триглицериды). Преобладают низкомолекулярные жирные кислоты: масляная, капроновая, каприловая, каприновая, лауриновая, пальмитиновая. Жир в молоке находится в виде мельчайших капелек или шариков, которые при соответствующих условиях поднимаются вверх, образуя слой сливок. Диаметр капелек жира в среднем 3-4 мкм. Капелька имеет мембранную оболочку толщиной около 0,2 мкм и сердцевину из чистого глицерина. Оболочка предохраняет шарики от слияния, дробления и взаимного слипания. В липиды мембраны входят частично холестерин молока, фосфолипиды и гликолипиды, лецитин, ретинол и каротин.

*Углеводы молока.* Сладковатый вкус молоку придает лактоза, но обычный сахар приблизительно раз в пять слаще лактозы. Лактоза - дисахарид, состоящий из галактозы и глюкозы. Ее в молоке около 4,5 %. Молочный сахар легко усваивается растущим организмом, поэтому лактоза имеет большое значение для питания приплода.

*Молозиво.* Молоко первых 7-10 дней лактации значительно отличается от молока по наличию большего количества сухих веществ (до 25 %), белков (до 15 %), минеральных солей, а также по присутствию лейкоцитов, или «молозивных телец», иммунных тел, витаминов и др. (табл. 4).

Молозиво по составу белка приближается к крови. В нем много альбуминов и глобулинов, которые усваиваются организмом новорожденных лучше, чем казеин. Оно содержит лизоцим, который в первые дни после рождения телят выполняет важную защитную роль. Лизоцим разрушает микробов, попадающих в желудочно-кишечный тракт.

Соли магния оказывают послабляющее действие, способствуют освобождению организма новорожденных от первородного кала (мекония). В последующие дни магний благоприятно действует на перистальтику. Лецитин способствует росту и развитию центральной нервной системы.

Таблица 4 - Состав молока и молозива коровы, % (по Г.Ф. Инихову)

Компоненты	Молоко	Молозиво первого дня
Вода	87,5	75,42
Белок	3,3	15,08
Жир	3,8	5,40
Минеральные соли	0,7	1,20
Молочный сахар	4,7	3,31

В молозиве высокая концентрация иммуноглобулинов, что необходимо для выживания потомства, так как плацента непроницаема для антител матери и новорожденные не имеют защиты от микроорганизмов.

В молозиве содержится ингибитор трипсина, который рассматривают как фактор, предохраняющий антитела молозива от переваривания протеолитическими факторами в пищеварительном тракте новорожденных телят. Наибольшее содержание ингибитора трипсина в молозиве выявляют в первый день после отела, затем происходит снижение, и на 4- 5-й день его уже не обнаруживают.

Со временем состав молозива постепенно меняется, уменьшается количество белка и минеральных солей, исчезают лейкоциты, возрастает содержание сахара. К 7-12-му дню устанавливаются химический состав и физико-химические свойства молока, присущие данному виду животных.

*Физиологическое значение клеток молока.* Клетки молока – полиморфно-ядерные лейкоциты (нейтрофилы) - выполняют основную функцию - фагоцитоз. Он заключается в заглатывании, нейтрализации и разрушении инородных частиц, особенно микробов. В гранулах нейтрофилов содержатся кислая и щелочная фосфатаза, рибонуклеаза, протеаза, антибактериальные вещества (фагоцитин, лизоцим, антибактериальный протеин). Нейтрофилы живут всего 6,6 ч. Наличие большого количества нейтрофилов в молозиве способствует повышению иммунологической защиты новорожденных животных. Отмирающие клетки не фагоцитируются нейтрофилами, эту функцию выполняют макрофаги. Эозинофилы, в отличие от нейтрофилов не содержат лизоцим и фагоцитин, но включают вещества, нейтрализующие гистамин и кинины. Базофилы способны к фагоцитозу, а в

их гранулах присутствуют гепарин и гистамин, обладающие сосудорасширяющим действием. Подвижные и оседлые макрофаги (гистиоциты) имеют большое значение в сухостойный период, когда в процессе замены эпителиальных клеток новыми происходит их слущивание.

#### 4.2 Процесс молокообразования

*Процесс секреции молока* рассматривают как целостную реакцию всего организма и молочной железы, протекающую циклично при участии нервной, кровеносной, эндокринной и пищеварительной систем.

Молоко образуется в эпителиальных клетках альвеол и эпителия протоков из составных частей крови при участии ферментов и гормонов. По мере образования молоко из железистого эпителия выделяется в полость альвеол, накапливается в них, и затем в процессе доения поступает в протоки и молочную цистерну. Каждая эпителиальная клетка образует молоко со всеми присущими ему свойствами. В эпителиальных клетках синтезируются: молочный жир, лактоза, белки (А- и В-казеины,  $\beta$ -глобулин). Витамины, минеральные вещества и некоторые белковые соединения (иммунные глобулины, сывороточный глобулин) переходят из крови в молоко без изменений.

В процессе секреции молока железистые клетки накапливают в себе одни составные части крови и преграждают путь в молоко другим. По сравнению с плазмой крови в молоке коров содержится в 90-95 раз больше сахара, в 26 - жира, в 14 - кальция, в 9 раз калия и т. д. Однако ряд веществ в молоке присутствуют в меньшей концентрации, чем в плазме крови. Так, белков в 2 раза, натрия в 7 раз меньше и т. д.

Сущность процесса молокообразования заключается в поглощении из крови клетками железистого эпителия предшественников молока (аминокислот, липидов и др.), а затем в их синтезе и выделении (экструзия) из клетки в полость альвеолы в виде готового секрета.

При переходе молока из клеток в альвеолы оно еще не окончательно синтезировано. Под влиянием ферментов и гормонов молоко созревает в полости альвеол, причем часть основных элементов молока подвергается ферментативному расщеплению и всасывается обратно в кровь (реабсорбция), что, в свою очередь, стимулирует дальнейшую его продукцию. В молочной железе непрерывно идет реабсорбция некоторых составных частей молока в кровь. Во время действия окситоцина и при доении реабсорбция усиливается. Реабсорбция и секреция взаимно обуславливают друг друга; нарушение реабсорбционных процессов влечет за собой и нарушение секреторных процессов образования молока. Аппарат реабсорбции включает микроворсинки апикальной части клеток, особенно многочисленные на 2-3 день лактации, ворсинки в складках слизистой оболочки цистерны и выводных протоков также выполняют функцию аппарата реабсорбции.

Чтобы попасть в эпителиальную клетку альвеолы, в которой синтезируется молоко, вещества должны проникнуть через сосудистую стенку капилляра: его эндотелий, межклеточные пространства и, наконец, мембрану.

В секреторном процессе наряду с диффузией веществ через мембрану происходит обволакивание их поверхностью мембраны. Это явление получило название пиноцитоза. Молекулы аминокислот, глюкозы, ацетата и ряда других веществ легко диффундируют указанным путем, но, по-видимому, существует еще специальная система для альбуминов и иммуноглобулинов, которые поступают из крови в молоко в неизменном виде.

В синтезе молока большую роль играют эндоплазматический ретикулум и сетчатый комплекс Гольджи, где первично синтезируются крупные вакуоли и мембраны. Образовавшиеся промежуточные продукты перемещаются в около ядерную мембрану. Функция митохондрий состоит в обеспечении энергетических процессов за счет расщепления АТФ ферментом аденозинтрифосфатазой. Последняя участвует в процессе экструзии секрета молока.

*Синтез белков.* Эпителиальные клетки альвеол поглощают из крови предшественников белков - свободные аминокислоты, а также белки плазмы крови. В крови, оттекающей от вымени, постоянно обнаруживают на 0,9-1,2 % меньше свободных аминокислот, чем в артериальной крови, следовательно, часть аминокислот синтезируется в эпителиальных клетках в молочный белок. В молочивный период идет интенсивное образование,  $\alpha$ - и  $\beta$ -казеинов, Р-лактоглобулинов. В молочиве первых дней содержание иммуноглобулинов бывает максимальным и достигает 70 %, а к концу первой недели уменьшается до 19,5 %.

Согласно современным представлениям, белки молока выделяются из железистых клеток по механизму *обратного пиноцитоза* - разновидности мерокринового типа секреции, оставляя в цитоплазме вакуоли. Присутствие эпителиальных клеток с вакуолями в течение всей лактации и сухостоя доказывает, что мерокриновая секреция осуществляется в молочивный период, разгар лактации и во время запуска.

*Синтез молочного жира.* Молочный жир образуется из глицерина и жирных кислот. Важный источник жира молока - уксусная кислота в форме ацетата. Она образуется в рубце жвачных в результате уксуснокислого брожения, поэтому, чем выше содержание уксусной кислоты в артериальной крови, тем интенсивнее идет синтез жира в молоке. В среднем в рубце образуется от 550 до 2500 г уксусной кислоты.

Синтез молочного жира можно рассматривать как процесс, протекающий в две стадии:

- 1) формирование фонда жирных кислот и глицерина;
- 2) включение их в триглицериды молока.

Насыщенные жирные кислоты вместе с олеиновой кислотой составляют около 9 % жирных кислот молочного жира. Поэтому наиболее важно знать происхождение именно этих кислот. Есть данные, что жирные

кислоты жира молока происходят из липидов крови, с одной стороны, и в результате непосредственного синтеза в клетках молочной железы с другой. Главным источником высокомолекулярных жирных кислот служит метаболическая подвижная фракция триглицеридов, находящаяся в составе Р-липопротеидов плазмы.

Избыток в рационе концентратов и измельченного корма (сенная мука) приводит к уменьшению образования уксусной кислоты, а, следовательно, снижению жирности молока. При помощи сбалансированных рационов и гормонов щитовидной железы можно регулировать жирность молока. Чем выше активность щитовидной железы, тем больше процент уксусной кислоты в содержимом рубца и выше жирномолочность. Скармливание коровам больших количеств капусты и турнепса, содержащих антитиреоидные вещества, уменьшает жирность молока.

В глицеридах молока имеется около 150 различных жирных кислот, но только 10 из них обнаруживают постоянно, причем их химические формулы имеют короткие боковые цепи, и они обладают резким запахом. Приблизительно половина липидов синтезируется из двууглеродных фрагментов, а олеиновая, пальмитиновая и стеариновая кислоты поступают в вымя с кровью.

При формировании капелек жира внутри клеток эпителия вначале вокруг ядра образуются суданофильные гранулы. Они постепенно накапливаются в апикальной части клетки, перешнуровываются, проходя мембрану и оттесняя ядро, выделяются в полость альвеол.

*Синтез молочного сахара.* Лактоза формируется из углеводов крови, находящихся в ней в свободном состоянии, при участии ферментов лактозосинтетазы, галактозинтрансферазы, гексокиназы и др. Синтез лактозы осуществляется в эпителиальных клетках. Глюкоза соединяется с фосфорилированной галактозой и образует в эпителиальных клетках лактозу.

*Типы секреций молока.* Особенности образования молока в секреторных клетках эпителия весьма сложны. Основной тип секреции молока – *мерокриновый*. Эпителиальная клетка, получая кровь из сосудистого капилляра, выбирает из нее вещества, которые используются для образования молока. Образующиеся капельки жира продвигаются в верхушечную часть клетки (апикальную) и отсюда постепенно (по частям) просачиваются через мембрану, оставляя на своем месте быстро исчезающую вакуоль. Клетка остается неповрежденной. Мерокриновый тип отмечают в разгаре лактации.

В молозивный период, секреция молока происходит по *апокриноному* типу, то есть происходит превращение дистального участка клетки в секрет. Апикальная часть клетки «выбрасывает» в просвет альвеолы вместе с секретом фрагменты цитоплазмы.

В стадии инволюции наблюдают *голокриновый* тип секреции, при котором происходит преобразование всей клетки в секрет молока.

В процессе секреции молока часть его основных элементов подвергается ферментативному расщеплению и всасывается обратно в кровь (реабсорбция), что, в свою очередь, стимулирует секрецию.

При *леммокриновом* типе секреции капли секрета уносят на себе частицы плазматической мембраны. Этот тип сходен с апокриновым.

Выделение секрета белковой природы относят к типичному мерокриновому типу, а выделение жира — к леммокриновому. Так как, основной секреторный процесс в железистых клетках молочной железы происходит в интервале между двумя доениями, выход секрета без повреждения клетки (мерокриновый или леммокриновый) можно считать основным.

*Емкостная система вымени.* Непрерывно образующееся молоко вначале заполняет альвеолы и мелкие протоки, затем средние, широкие и только после этого продвигается в цистерны. Заполнение емкостной системы молоком вызывает постепенное повышение внутривыменного давления. По мере заполнения емкостной системы вымени молоком снижается тонус гладкой мускулатуры, а внутривыменное давление поднимается до 50—75 мм рт. ст.

Емкость молочной железы и ее четвертей зависит от внутривыменного давления. Последнее прямо связано с количеством образовавшегося молока и тонусом гладкой мускулатуры вымени. Во время сосания или доения внутривыменное давление под влиянием рефлекторного сокращения всех альвеол и их молочных протоков возрастает с 15—20 до 60—70 мм рт. ст. По окончании доения (при полном выдаивании) давление падает до нуля, а по мере заполнения емкостной системы вымени оно вновь повышается. У кобыл внутривыменное давление при доении поднимается до 40—60 мм рт. ст., дальнейшее увеличение его сопровождается самопроизвольным выделением молока из сосков, вначале каплями, а затем струйкой.

Чрезмерное увеличение внутривыменного давления отрицательно сказывается на секреторной функции молочной железы, что следует учитывать при определении интервала между доениями.

Изменение внутривыменного давления при заполнении емкостной системы вымени протекает *стадийно*. В течение 1-2 ч незначительно повышается давление до 10-15 мм рт. ст. (1-я фаза); с 4 до 8 ч давление повышается до 25-30 мм рт. ст., но уровень его не носит постоянного характера и может быть различным (2-я фаза); с 10-12 ч кривая круто поднимается и достигает наивысшего значения через 18-20 ч (3-я фаза). Под действием окситоцина внутривыменное давление повышается на 15-25 мм рт. ст., одновременно расслабляется сфинктер соска.

Существует прямая зависимость между молочной продуктивностью и емкостью вымени. У кобыл оптимальная величина емкости 1-1,5 л, максимальная 2-2,5, у коров максимальная - 18-25 л. Коровы-рекордистки имеют весьма значительную емкость вымени, достигающую до 40- 50 л.

*Емкость вымени зависит от* объема вымени и цистерн, степени развития альвеолярного аппарата, молочных ходов и протоков. Задние четверти вымени, как правило, развиты сильнее передних. Заполнение происходит ритмически, что обусловлено сложными тоническими рефлексамии, вызывающими периодическое сжатие альвеол и расширение сфинктеров; это способствует переходу молока в цистерны. В данном процессе существенную роль играет раздражение рецепторов вымени, особенно во время массажа и обмывания теплой водой. У животных постепенно вырабатываются условные рефлексы на переход молока в цистерны: на приближение доярки, подготовительные процедуры перед дойкой, обстановку во время доения и кормления.

Емкостная система вымени тренируется от лактации к лактации. Опорожнение альвеолярного отдела вымени стимулирует молокообразование, этому способствует только полное выведение молока. Неполное выдаивание тормозит процесс молокообразования и ведет к постепенному запуску.

Молоко образуется в вымени непрерывно не только в перерывах между дойками, но и в процессе доения. Накопившееся молоко вызывает раздражение интерорецепторов и барорецепторов молочной железы, и биоэлектрические сигналы по чувствительным нервам (наружный семенной, подвздошно-паховый) передаются в центральную нервную систему. В ответ на поступившие сигналы происходит рефлекторное сжатие тонуса гладкой мускулатуры протоков и расслабление сфинктеров. Таким образом, заполнение вымени служит типичным тоническим рефлексом. Этим предупреждается чрезмерное увеличение давления, которое может тормозить секрецию молока, и создаются оптимальные условия для заполнения емкостной системы вымени.

### **4.3 Регуляция молокообразования**

Сложную функцию молокообразования молочная железа выполняет благодаря совершенству рефлекторной регуляции. Процесс молокообразования осуществляется при участии коры полушарий мозга и ряда отделов центральной нервной системы, строго согласованных в своей деятельности и образующих единую морфофункциональную структуру, которую можно назвать центром, регулирующим секрецию и выведение молока, или лактационным центром. Этот центр обуславливает подготовку молочной железы к лактации, пуск в ход секреторного процесса, выведение молока. Он находится во взаимодействии с пищевым, дыхательным, сосудодвигательным, половым и другими центрами.

Каждый из отделов центра лактации выполняет свою функцию. В спинном мозге происходит грубая регуляция двигательной функции молочной железы, в продолговатом мозге регулируется кровоснабжение различных ее частей. Наиболее совершенная нейрогуморальная регуляция осуществляется промежуточным мозгом: супраоптическими и паравентрикулярными ядрами гипоталамуса, которые при возбуждении выделяют нейросекреты,

поступающие в заднюю долю гипофиза. Регулирующая роль гипоталамо-гипофизарной системы заключается в выделении гормонов окситоцина и пролактина, стимулирующих лактогенез и выделение ингибиторов пролактина, тормозящих секреторный процесс. Раздражение чувствительных рецепторов сосков передается по афферентным нервам в спинной мозг и гипоталамус; здесь образуется окситоцин, который гуморальным путем действует на клетки звездчатого миоэпителия вымени (рис. 29). Тормозящее действие на гипоталамус, а, следовательно, на синтез и выделение пролактина из гипофиза оказывают также эстрогены. Считают, что стимулом для выделения гормонов гипофиза является снижение их уровня из циркулирующей крови в результате расхода данных гормонов на синтез и выведение молока. В этом заключается принцип обратной связи между центром лактации и молочной железой. В гипоталамусе осуществляется координация деятельности молочной железы с другими системами организма.

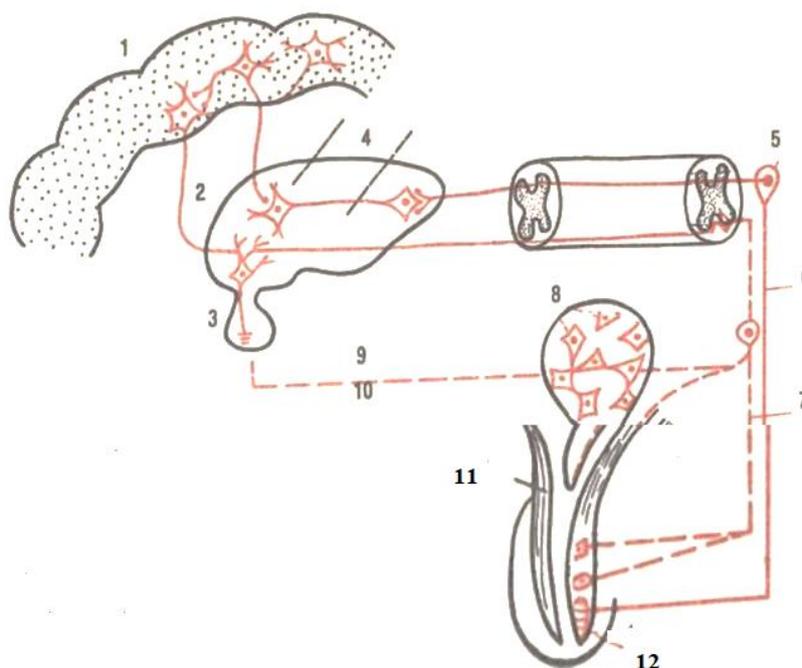


Рисунок 28 - Схема нейрогуморальной регуляции молокообразования у коров:

*1 - кора полушарий; 2 - гипоталамус; 3 - гипофиз; 4 - продолговатый мозг; 5 - чувствительный спинальный ганглий; 6 - афферентный путь; 7 - эфферентный путь; 8 - миоэпителий (звездчатые клетки); 9 - окситоцин; 10 - пролактин; 11 - гладкая мускулатура выводящих протоков; 12 - чувствительные рецепторы соска (по Заксу)*

Важнейший гормон лактации - *пролактин*, или маммотропный гормон передней доли гипофиза, который не только усиливает секрецию молока, но и способствует росту молочной железы. Если поступление пролактина в кровь, например, при поражении гипофиза или перерезке его ножки, прекращается, то лактация резко тормозится вплоть до полной остановки.

Пролактин постоянно присутствует в крови лактирующих животных, но уровень содержания гормона непостоянен. Во время доения его содержание резко увеличивается, особенно в начальный период, затем происходит постепенное уменьшение. Концентрация пролактина в крови повышается уже в момент преддоильной подготовки (условнорефлекторная фаза), в конце доения его уровень снижается почти до нулевых значений.

Гормоны щитовидной железы также усиливают лактацию. *Тиреоидные гормоны* стимулируют морфогенез молочной железы, способствуют наступлению лактации и повышают секреторную способность клеток молочной железы. Под влиянием тироксина повышается концентрация иммунных глобулинов, фосфорных соединений и общего кальция в молоке. Тиреоэктомия, напротив, приводит к снижению лактации и содержания липидов в молоке.

В механизме действия тиреоидных гормонов огромное значение имеют тиреотропные гормоны гипофиза, стимулирующие образование и выделение тироксина и трийодтиронина. Считают, что тироксин усиливает активность ферментных систем переноса электронов и фосфорилирование в митохондриях, увеличивая синтез белка в них. Введение коровам синтетического тироксина в дозе 10-30 мг увеличивает суточные удои на 1,9-3,8 л, жирность - на 0,8-1,7 %, белка - на 0,14-0,18 %.

*Надпочечные железы* также принимают участие в регуляции секреции молока. Удаление надпочечников вызывает глубокие нарушения функции молочных желез. Гормон надпочечников *адреналин* может непосредственно действовать на молочную железу. Он сокращает мышечные образования стенок цистерн и протоков, изменяет процесс образования жира и белка в молоке.

*Прогестерон* - гормон желтого тела - оказывает тормозящее влияние на лактацию. В процессе беременности плацента вырабатывает большое количество эстрогенов, которые повышают уровень белкового обмена, синтез белка в тканях молочной железы и уровень молочного жира. К концу беременности молочная железа подготовлена для образования молока, но лактогенез задерживается под влиянием эстрогенов и прогестерона, тормозящих образование пролактина, без которого молоко не продуцируется. В молоке содержится небольшое количество прогестерона, изменяющееся в зависимости от времени полового цикла и беременности. У нестельных коров его менее 2 нг/мл, у стельных - от 2 до 11 нг/мл. После родов и удаления из родовых путей плаценты содержание эстрогенов и прогестерона в крови резко падает, а их тормозящее влияние на гипофиз прекращается, поэтому последний начинает продуцировать значительное количество пролактина.

Секреция молока (вначале молозива) начинается после родов и продолжается на протяжении всего периода лактации.

На регуляторные механизмы лактации влияет характер системы содержания дойных коров. При равных интервалах между дойками и трехкратном кормлении животных наибольшая интенсивность

молокообразования приходится на первую половину светового дня, а наименьшая - на ночное время. Это связано с дневной активностью животных, с солнечной радиацией, реакцией животных на внешние раздражители среды, вызывающие повышение обмена веществ.

Лактация поддерживается и стимулируется не только систематическим опорожнением вымени, но и определенной настроенностью центральной нервной системы, или так называемой *доминантой лактации*, на ее возникновение действуют различные внешние факторы. При положительном воздействии внешних факторов и их определенном сочетании образуется положительная обратная связь и формируется доминанта; это ведет к увеличению молочной продуктивности.

Доминантное состояние нервных центров коры и подкорковых образований выражается полноценной реализацией рефлекса молокоотдачи и появлением, а - волн в коре полушарий мозга частотой 9-12 Гц. В случае нарушения доминанты лактации, например, при сильных шумах (более 120 дБ), высоком уровне вакуума в доильных стаканах (более 380 мм рт. ст.) и других отрицательных факторах, в коре полушарий возникают ориентировочно-оборонительная реакция. У животного образуется отрицательная обратная связь, в результате тормозится молокообразование и ухудшается выведение молока.

*Рефлекс молокоотдачи.* Этот рефлекс осуществляется в результате взаимодействия нервной, эндокринной и сосудистой систем. От вымени по центростремительным нервам афферентные импульсы передаются в афферентные нейроны спинномозговых узлов и дорсальные столбы серого вещества спинного мозга, отсюда через вставочные нейроны серого вещества сигнал поступает на эфферентные нейроны вентральных столбов серого вещества и по двигательным аксонам передается в молочную железу. Это короткая рефлекторная дуга, построенная по аналогии с двигательными рефлексам, обеспечивает снижение тонуса гладкой мускулатуры вымени и раскрытие сфинктеров протоков и сосков (рис. 29). В результате наступает припуск и легко удаляется цистернальная порция молока, составляющая 15—17 % удоя.

Центральная часть дуги рефлекса находится в коре полушарий мозга в супраоптических и паравентрикулярных ядрах гипоталамуса. Эфферентные пути от гипоталамуса идут к задней доле гипофиза в специальном пучке, насчитывающем до 1000 аксонов, который называют супраоптико-гипофизарным трактом. Сюда поступают рефлекс из вымени. Под их влиянием синтезируется окситоцин в нейронах гипоталамуса и накапливается в задней доле гипофиза. Отсюда гормон поступает в воротную систему гипофиза и в кровь, и по кровеносной системе в молочную железу. Альвеолярное молоко выводится из вымени только при участии гормонов гипоталамо-гипофизарной системы. Она возбуждается поступающими к ней импульсами от рецепторов молочной железы. Выделение гормона окситоцина и поступление его с кровью в молочную железу происходит не сразу, а через

определенный скрытый период длительностью 30-40 секунд и более, который может варьировать у разных животных. Окситоцин оказывает стимулирующее влияние на миоэпителий альвеолы, который начинает быстро сокращаться и сжимать снаружи альвеолы, в результате секрет выводится в протоки альвеол.

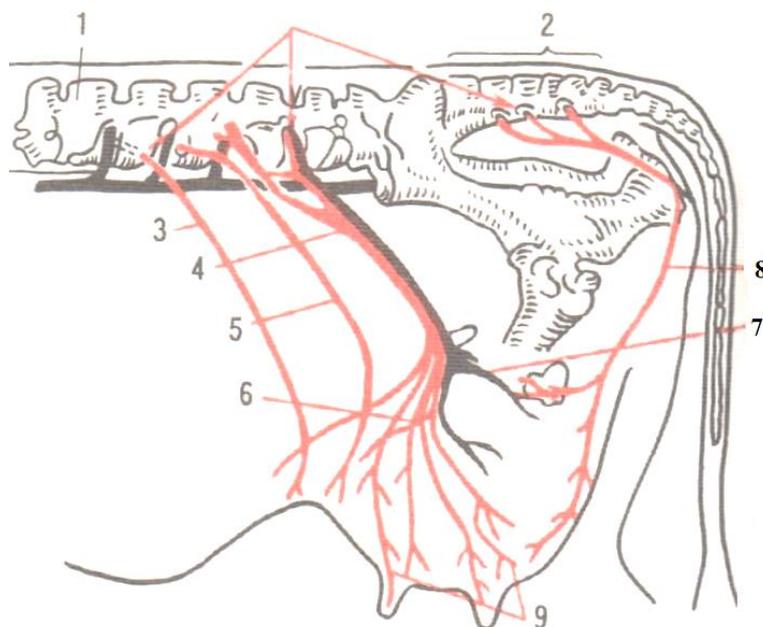


Рисунок 29 - Нервы вымени коровы:

*1 - первый поясничный позвонок; 2 - крестцовые позвонки; 3 - подвздошно-подчревный нерв; 4 - наружный семенной нерв; 5 - подпаховый нерв; 6 - нижняя и 7 - верхняя ветви наружного семенного нерва; 8 - промежуточный нерв; 9 – окончания чувствительных нервов, образующих сплетения у основания сосков; стрелками указаны участки переключения импульсов с афферентного пути на эфферентный через вставочные центры спинного мозга*

В рефлексе молокоотдачи различают две фазы. *Первая фаза* - чисто нервная, характеризуется выделением молока из крупных протоков и цистерн вследствие раздражения рецепторов молочной железы и передачи импульсов в центры и обратно по короткой рефлекторной дуге. *Вторая фаза* - нейрогуморальная, характеризуется поступлением окситоцина в кровь, а затем в молочную железу и выведением молока из альвеол и мелких протоков вследствие сокращения миоэпителия под воздействием нейрогуморального механизма. Основное звено в этом механизме - влияние окситоцина на миоэпителий альвеолярного аппарата (на звездчатые клетки).

Фазовый характер рефлекса молокоотдачи имеет важное биологическое значение. Как только детеныш захватывает сосок, ему через 1-2 секунд поступает в ротовую полость цистернальное молоко (первая фаза). Через 25-60 секунд наступает вторая фаза, и молоко начинает выделяться из альвеолярного отдела молочной железы.

У лактирующих животных гипоталамус возбуждается рефлекторно вследствие раздражения рецепторов молочной железы, например, при массаже, обмывании теплой водой (40 °С), при доении, сосании.

Введением гормональных препаратов (питуитрина и др.) внутривенно или подкожно можно получить остаточные порции молока, отличающиеся высоким содержанием жира. Величина остаточного молока у коров бывает от 0,5 до 4,2 кг жирностью от 7 до 24 %. Периодическое наличие остаточного молока тормозит его общий уровень секреции.

Доение положительно влияет на кровообращение в вымени. Машинное доение, которому предшествует 10-секундная гигиеническая обработка сосков, вызывает значительное увеличение кровотока через вымя. Максимальный кровоток составляет в среднем 154,4 % от объемной скорости кровотока. Стимулирующее влияние машинного доения на кровообращение в вымени объясняют сосудорасширяющим действием окситоцина, освобождающегося из нейрогипофиза в результате реализации рефлекса молокоотдачи. В механизме молокоотдачи большое значение имеет не только окситоцин, но и вазопрессин, а также медиатор - ацетилхолин, способные также вызывать сокращение миоэпителия. Супраоптическое ядро секреторирует преимущественно вазопрессин, а паравентрикулярное - вазопрессин и окситоцин с преобладанием последнего. Важная роль в секреции молока принадлежит пролактину и соматотропину, а также тиреотропину и кортикотропину.

*Кора полушарий мозга* участвует в регуляции молокоотдачи и лактации, а также в поддержании ритмичности физиологических процессов синтеза молока и его накопления в вымени.

Существует связь между особенностями проявления рефлекса молокоотдачи, подвижностью и уравновешенностью нервных корковых процессов. У коров с сильным уравновешенным типом высшей нервной деятельности быстро вырабатывается рефлекс на место доения, полнее отдается молоко и сохраняется постоянный уровень лактации, в то время как коровы со слабым типом нервной деятельности менее устойчивы к изменению условий доения, а удои у них подвержены значительным колебаниям.

*Лошади*, несмотря на относительно небольшой объем вымени, отличаются высокой молочной продуктивностью. Образующееся молоко вначале накапливается в альвеолярном отделе железы, а затем переходит в цистерны. Скорость молокоотдачи и молокообразования зависит от внутривыменного давления. Емкостная система вымени лошади способна накапливать до 2,5-2,8 л молока, а за сутки до 30 л. Между фазами выведения молока (нервной и нейрорефлекторной) есть пауза, составляющая в среднем 23-25 секунд. У некоторых кобыл фазность рефлекса может быть не выражена и выведение молока происходит, как у коров. У большинства жеребых кобыл лактация продолжается 6-8 месяцев, иногда дольше. Наиболее молочными считают степных казахских и башкирских лошадей.

*У свиней*, в отличие от других млекопитающих, рефлекс молокоотдачи имеет существенные особенности. Если после родов рефлекс осуществляется лишь от прикосновения к одному из сосков, то позднее выведение молока происходит только после латентного периода рефлекса, а в сосках, которые не

раздражались поросенком, он не наступает. За первое сосание поросенок получает 25-50 г молока. Общее количество молока, выделяемого свиноматкой за период одного сосания, колеблется от 150 до 600 г в сутки. Молоко свиней по химическому составу отличается от молока других млекопитающих. Оно содержит 16-20% сухого вещества, 3,8-16,2 - жира, 5-7,6 % белка.

*Стимуляция и торможение лактации.* Стимуляция лактогенеза и выведения молока отчетливо проявляется при предварительном массаже вымени, обмывании теплой водой, при соблюдении стереотипа доения. Обстановка во время дойки при постоянном подкреплении приобретает сигнальное значение: у коров вырабатывается условный рефлекс на место доения и приема корма, создается стойкий стереотип. В результате происходят стимуляция и ускорение рефлекторных реакций, быстрое выделение необходимых гормонов, увеличение надоя молока. Определенная обстановка быстро превращается в условный раздражитель, поэтому любой индифферентный раздражитель можно превратить в условный сигнал молоковыделительной реакции. Окраска в розовый цвет стойла для доения, включение слабого света в начале надевания доильных стаканов вызывают стимуляцию рефлекса молокоотдачи. Условный рефлекс молокоотдачи у кобыл легко вырабатывается и длительно сохраняется на звук, доярку, очередность и время доения. Отмечены случаи произвольного вытекания молока из сосков на действие звука. Методом условных рефлексов можно приучить кобыл к доению без жеребят, что повышает молочную продуктивность. Эффективным средством для стимуляции молочной продуктивности служит соматотропный гормон. Применение его повышает удои коров.

Большое значение в стимуляции процесса лактации играет процесс доения. Применение в процессе машинного доения коров модулированного поля УВЧ (15-30 Вт) служит раздражителем, способствующим полноценному рефлексу молокоотдачи, и фактором, предупреждающим стресс-реакцию, особенно у первотелок.

При наличии адекватных доильных раздражений в рецепторах вымени возникает состояние оптимума, при котором в кору мозга по чувствительным нервам поступает определенная программа информации, закодированная ритмом биотоков. В ответ на это в коре головного мозга возбуждаются центры молокоотдачи, реализуется гормональное звено и формируется доминанта лактации. В случае неадекватных раздражений образуется состояние пессимума и происходит торможение молокоотдачи. Чтобы избежать этого, необходимо подбирать соответствующий режим доения, устранять сильные внешние раздражители и стресс-факторы.

Считают, что торможение молокоотдачи является следствием задержки выведения окситоцина в кровь из задней доли гипофиза. Торможение условных рефлексов при доении может возникнуть вследствие

изменения условий стереотипа доения; у животных слабого типа это ведет к значительному ухудшению секреции молока.

#### **4.4 Функциональная связь молочных желез с другими органами**

Функция молочной железы тесно связана с органами пищеварения, кровообращения, лимфообразования и с поступлением тиреотропных гормонов гипофиза, а также щитовидной железы - тироксина и трийодтиронина. Гормоны щитовидной железы влияют на жирномолочность коров. В свою очередь, щитовидная железа нормально функционирует только при определенном уровне йода в кормах, который она поглощает из крови. Процесс пищеварения оказывает влияние на синтез молока. Нормальное его осуществление в первую очередь обусловлено образованием большого количества уксусной кислоты, а также зависит от наличия в рационе достаточного количества клетчатки; при избытке в рационе концентратов образование и накопление низкомолекулярных жирных кислот тормозятся.

Стенка рубца участвует в обмене летучих жирных кислот или их солей, при этом часть уксусной и масляной кислот или их солей превращается в кетоновые тела. Синтез кетоновых тел возможен также и в молочной железе, почках, но наибольшее количество их образуется в печени.

Кетоновые тела (ацетоновые тела) - это группа органических соединений, включающая ацетон, ацетоуксусную кислоту и 3-оксимасляную кислоту. Они являются нормальными метаболитами, которые хорошо используются всеми внепеченочными тканями организма как источник энергии; 3-оксимасляная кислота - один из предшественников образования жира молока.

В крови здоровых животных в обычных условиях кормления содержится 2-9 мг% кетоновых тел, в молоке - 3-8, а в моче - 9-18 мг%. Основное количество кетоновых тел в крови представлено 3-оксимасляной кислотой, которая может составлять до 60-85 % общего количества кетоновых тел. В молоке и моче ацетона и ацетоуксусной кислоты может быть больше и отношение их к 3-оксимасляной кислоте составляет 1:2 или 1:1.

Небольшое увеличение содержания кетоновых тел в крови можно рассматривать как нормальный процесс физиологической адаптации, компенсирующий снижение уровня сахара в крови. Однако, когда такое состояние сохраняется длительное время, то появляются расстройства всего метаболического пути. При избыточном накоплении ацетил-КоА и недостаточной его утилизации может происходить накопление кетоновых тел в организме, что ведет к нарушению обменных процессов. Это сопровождается увеличением уровня свободных жирных кислот в крови и явлениями ацидоза. Особая склонность организма жвачных к развитию ацидоза и кетоза связана с тем, что их организм в процессах обмена использует большое количество низкомолекулярных жирных кислот, из которых уксусная и масляная кислоты служат предшественниками ацетил-КоА и могут быстро превращаться в кетоновые тела.

У лактирующих коров увеличивается масса печени, так как во время лактации кровообращение и обмен веществ в ней усиливаются и вследствие этого в печени создается основная масса предшественников молока (аминокислоты крови, 3-оксимасляная кислота и др.). Интенсивный обмен веществ необходим для поддержания высокой молочной продуктивности. Лактирующие животные должны обеспечиваться полноценным, хорошо сбалансированным рационом. Достаточный уровень по белковому питанию в период интенсивной лактации равен 90-100 г переваримого протеина на одну кормовую единицу суточного рациона, а в конце лактации – 70-80 г. Белковый перекорм отрицательно сказывается на обмене веществ и приводит к патологическому состоянию организма. Потребность лактирующих коров и коз в белке нужно определять с учетом функционального состояния молочной железы, которое зависит от периода лактации, условий питания, доения, моциона и общего состояния животного.

У различных видов животных молоко по своему составу относительно одинаково, но концентрация его составных частей различна. О питательной ценности молока можно судить по величине прироста новорожденных за определенный промежуток времени в зависимости от жирности молока и других его составных частей. Например, крольчата удваивают свой вес за 6 суток, а телята - только за 47, свиньи - за 18 суток и т. д. В питании лактирующих коров большое значение имеют витамины, минеральные вещества, легкопереваримые углеводы. Витамины необходимы не только для поддержания жизненно важных процессов в организме на оптимальном уровне, но и для получения богатого витаминами молока.

На жирность молока влияют внешние условия. При высокой температуре окружающей среды жирность молока снижается, а при низких температурах повышается. Зимнее молоко у коров обычно более жирное, чем летнее. Самые низкие жирность молока и его калорийность отмечены у животных тропического пояса (зебры, носороги, бегемоты, орангутанги и др.).

#### **4.5 Молокоотдача**

Приемы, связанные с доением коров,- подход к животному, массаж вымени, его обтирание, надевание доильных стаканов на соски - нужно проводить в определенной последовательности, что способствует закреплению условно-рефлекторных реакций у коров и обеспечивает полноценный рефлекс молокоотдачи.

К доению приступают тогда, когда вымя и соски станут упругими, напряженными (припуск молока). Доение проводят быстро, пока хорошо выражены эти признаки.

В процессе машинного доения следует учитывать величину и форму вымени, сосков, состояние их сфинктеров, продолжительность выделения окситоцина, скорость молокоотдачи. Поэтому необходимо проводить отбор коров, пригодных для машинного доения. У большинства

высокопродуктивных коров в процессе доения повышается кровяное давление, усиливаются движения матки, тормозится мочеотделение.

При ручном доении одновременно выдаивают две четверти, а доильной машиной - все четыре четверти вымени. Машинное доение наиболее целесообразно, так как раздражение одного или двух сосков вызывает рефлекторную молокоотдачу во всех четвертях вымени. Если доить корову поочередно, одну четверть за другой, то из четверти, выдоенной последней, получают меньше молока и с пониженной жирномолочностью, так как остающееся в ней молоко переходит обратно в молочные ходы и альвеолы. Следовательно, доить нужно быстро и энергично. Рефлекс молокоотдачи у коров длится в среднем 5-7 минут, выделение и действие окситоцина - 4-7 минут и только у некоторых животных до 12 минут в зависимости от типа их нервной деятельности и режима доения. Учитывая эти физиологические особенности, доение нужно заканчивать в течение периода действия окситоцина на миоэпителий альвеолярного аппарата. Нельзя также передерживать стаканы на выдоенном (сухом) вымени.

При организации доения коров необходимо помнить, что в первое время после отела удои увеличиваются, а затем со 2-4 месяца беременности даже при правильном кормлении животных начинают снижаться на 5-8 % за месяц. Продолжительность лактационного периода у коров составляет в среднем 240-305 дней, у коз - 240-300, у овец - 130-150, у кобыл - до 270 дней и больше, у верблюдиц - 300, у свиней - 60-70 дней.

При выборе кратности доения нужно учитывать стадию лактации, показатели молочной продуктивности, емкости вымени и скорости молокоотделения. Слишком часто и редко доить коров не рекомендуется. Коров, быстро отдающих молоко, доят чаще. В любом хозяйстве можно сочетать двукратное доение с трехкратным.

Полнота молокоотдачи у кобыл зависит от интенсивности сокращения альвеол и состояния сфинктера соска. У большинства кобыл молоко при вакууме выше 70 мм рт. ст. выделяется каплями, при 100 мм рт.ст. струей, но у тугодойких кобыл эти показатели удваиваются. Увеличение вакуума при доении кобыл выше 360 мм рт. ст. нежелательно: оно может привести к осложнениям.

Что бы выбрать величину вакуума для доильных стаканов, измерим его во рту теленка. В вымени и внутри соска давление близко к атмосферному, а во рту теленка вакуум составляет 100-280 рт. ст.; за счет этой разницы и выталкивается молоко из соска.

Оптимальный уровень вакуума находится в пределах половинного значения от атмосферного давления за вычетом цистернального давления (в среднем 60 мм рт. ст.) к началу доения. Только при таком перепаде атмосферного и внутривыменного давления создаются физиологические условия для преодоления силы сфинктеров сосков без их повреждения.

Учитывая перепады атмосферного давления, можно создать нужный вакуум в подсосковой камере. Например, при атмосферном давлении 760 мм

рт. ст. он будет равен 320 мм рт. ст., а при перепаде атмосферного давления до 730 - 305 мм рт. ст. При более высоком вакууме появляется опасность разрыва кровеносных сосудов паренхимы и сфинктеров соска и возникновения маститов. К недостаткам машинного доения относят наползание доильных стаканов на соски, что затрудняет выделение молока.

При правильном организованном машинном доении большинство коров выдаивают за 5-10 мин. Основная масса молока выводится в первые 3 минуты доения. Доение трехтактными аппаратами медленнее в первые 3 минуты доения. С помощью двухтактной машины молоко выдаивается быстрее, но полного выдаивания не достигается. Доение трехтактным машинами медленнее, но вымя более полно освобождается от молока. Трехтактная машина не тормозит рефлекса молокоотдачи и является наиболее физиологичной, поскольку имеет такт «отдыха».

При доении коров в каждой четверти вымени обычно остается молоко с высоким процентом жирности в количестве 100-120 мл. Считают, что это не может отрицательно влиять на секреторный процесс в молочной железе, но машинное додаивание рекомендуется инструкцией.

Коров и кобыл к машинному доению приучают постепенно. В первые 2-3 дня коров приучают к поеданию корма в доильных станках и шуму доильных машин затем в течение 2-5 дней к самому процессу доения; за 1-2 месяца до начала доения проводят массаж вымени и обмывают его водой. Массаж вымени у нетелей способствует развитию железистой ткани и правильному формированию сосков и долей вымени, увеличивает молочную продуктивность. Массаж вымени с помощью вакуумного «колокола», надеваемого на вымя, стимулирует функцию яичников, усиливает кровоснабжение и питание тканей молочной железы, увеличивает размеры вымени и удой. Сразу же после отела коровы полностью отдают молоко, во время надевания доильных стаканов спокойны, быстрее адаптируются к машинному доению, лучше выдаиваются, так как увеличивается скорость молокоотдачи. За 90дней лактации симментальские первотелки дали молока на 36 % больше, чем контрольные, а за 300дней на 508 кг (20%). Однократный дневной пятиминутный массаж вымени вырабатывает у нетелей условно-рефлекторные реакции на частоту и силу пульсаций доильных стаканов и тактильные ощущения, стимулирует рефлекторные функции, увеличивает продукцию молока до 550 кг за лактацию.

Если вместо положительных сигнальных раздражителей на организм воздействуют отрицательные факторы внешней среды, то вместо доминанты молокоотдачи в коре возникает ориентировочно оборонительная реакция, образуется обратная отрицательная связь, тормозящая молокообразование. Животные с таким нервным фоном имеют низкий уровень продуктивности, и сам фактор доения не вызывает у них положительных эмоций, что проявляется отсутствием  $\alpha$ -ритма в коре полушарий мозга. При раздое таких животных доильный аппарат имеет второстепенное значение, поскольку в этом случае торможение вызывается факторами, не связанными с доением. Если же у

животных в результате положительного воздействия внешней среды образуется стойкая доминанта молокоотдачи, то в этом случае доильный аппарат и способ доения имеют ведущее значение.

При реализации рефлекса молокоотдачи у высокопродуктивных животных возникают два основных состояния. В первом случае, если доильный аппарат вызывает адекватное раздражение, происходит стимуляция а-ритма и формируется положительная нейрогуморальная связь, что приводит к раздую и увеличению продуктивности. Во втором случае неадекватное доение вызывает десинхронизацию и активацию процессов в коре головного мозга, возникает отрицательная обратная связь и животное снижает продуктивность. Для эффективного машинного доения, особенно в условиях промышленных комплексов, не менее важным фактором, чем роль доильного аппарата, служат условия, способствующие формированию доминанты лактации. Поэтому при высокомеханизированном ведении молочного животноводства коров нужно постепенно, начиная с рождения, адаптировать к новым условиям содержания на промышленной основе.

Новые технологические линии машинного доения не должны вызывать у таких животных стойкие условно-оборонительные реакции и стрессовые состояния. Производственные шумы на ферме, неадекватные раздражители должны быть сведены до минимума.

#### ***Работа № 4.1 Определение кислотности молока***

**Ход работы:** наливают в колбу 10 мл молока, 20 мл дистиллированной воды и 5-8 капель 0,1%-го спиртового раствора фенолфталеина, тщательно перемешивают содержимое колбы и титруют 0,1н раствором едкого натра до появления слабо-розового окрашивания, не исчезающего в течение 1 мин. Количество щелочи пошедшее на титрование 10 мл молока умножают на 10 (пересчет на 100). Это и будет кислотность молока в градусах Тернера. Свежее молоко коровы имеет 15-18°Т, стоявшее - 20-22 °Т, не свернувшееся, но свертывающееся при кипячении - 24 – 27 °Т.

#### ***Работа № 4.2 Определение плотности молока***

**Ход работы:** хорошо перемешивают молоко и наливают осторожно по стенке (во избежание образования пены) в стеклянный цилиндр на 3/4 его объема. Чистый, сухой лактоденсиметр (ареометр) погружают в цилиндр с молоком, чтобы он не касался стенок цилиндра. Через 2-3 мин проводят отсчет показаний по верхнему мениску. Обращают внимание на температуру исследуемого молока и температуру, на которую рассчитан лактоденсиметр. Если температура молока 20°С, то полученный показатель прямо характеризует плотность исследуемого молока. Если же температура исследуемого молока ниже или выше этой температуры, то вводится поправка на разницу температур. На каждые градус разницы в температуре вносят поправку к показаниям лактоденсиметра по 0,0002. Показатель, полученный с помощью этого прибора называется Ареометра (°А) и соответствует

классическому значению плотности за исключением плотности воды. От показателя плотности убираются первые две цифры, так плотность молока  $1,029 \text{ г/м}^3 = 29^\circ \text{А}$ .

**Пример:** показания лактоденсиметра  $1,030 \text{ г/см}^3$ . Температура молока  $17^\circ \text{С}$ . Определяем температурную разницу  $20 - 17 = 3^\circ \text{С}$ . Вносим поправку на температуру  $0,0002 \times 3 = 0,0006$ . Показания лактоденсиметра с поправкой на температуру:  $1,030 - 0,0006 = 1,0294$ . Плотность молока  $1,0294 \text{ г/см}^3$  или  $29,4^\circ \text{А}$ . Доброкачественное молоко имеет плотность  $1,028 - 1,033 \text{ г/см}^3$ .

#### ***Работа № 4.3 Определение размеров жировых шариков молока и характеристика распределения их по размерам***

**Ход работы:** в мерной колбе разбавить молоко с водой в соотношении 1:100 (1 мл молока и 99 мл воды). Поместить одну каплю разведенного молока на предметное стекло и накрыть покровным стеклом. Жировые шарики молока рассматривать при увеличениях, для которых определена цена деления окулярной сетки ( $280^\times$ ,  $400^\times$  или  $600^\times$ ). Подсчитать количество и определить диаметр шариков на площади, ограниченной размерами окулярной сетки.

Жировые шарики относятся: с диаметром 2 мкм и менее – к мелким; от 2 до выше – к средним; 6 мкм и более – к крупным. Такой подсчет следует произвести не менее чем в 10 полях зрения. Результаты наблюдения свести в таблицу.

Итоговые результаты использовать для построения графика. По оси ординат отложить количество жировых шариков каждого размера в процентах к общему их количеству, которое принимается за 100 %. По оси абсцисс отложить размеры жировых шариков. Полученные точки соединить плавной кривой, характеризующей дисперсность эмульсии жира в молоке. Подобным образом можно определять размеры жировых шариков в восстановленном сухом молоке, детских молочных смесях и других жидких молочных продуктах.

Для получения более точной характеристики дисперсности жировых шариков молока нужно сузить пределы измерений до 1 мкм.

#### ***Работа № 4.5 Определение количества жировых шариков в молоке с помощью камеры Горяева***

**Ход работы:** молоко предварительно развести водой в 100 раз (к 1 мл молока добавить 99 мл воды) и тщательно перемешать. Одну каплю разведенного молока поместить в центр счетной камеры и покрыть покровным стеклом, слегка прижав его края (а не середину). Оставить в покое на 5 – 10 мин.

Положить камеру Горяева на предметный столик микроскопа, расположив центр сетки как можно ближе к оптической оси микроскопа. Настроить микроскоп на резкое изображение жировых шариков и сетки камеры. Подсчитать количество жировых шариков в пяти больших квадратах (или 80 малых), расположенных в различных частях препарата. При этом если

шарик большей своей частью лежит вне границ квадрата, то его не считают. Количество шариков, подсчитанное в пяти больших квадратах, суммируют, вычисляют их среднее количество  $X$ , которое содержится в  $1 \text{ мм}^3$  молока, учитывая степень разведения, по формуле (форм. 2):

Формула 2 - Количество жировых шариков

$$X = \frac{10^5 \times 100 \times M}{25 \times 80}$$

где  $M$  – количество жировых шариков в 80 квадратиках;

100 – степень разведения;

80 – количество квадратиков, в которых проведен подсчет количества жировых шариков;

$25 \cdot 10^{-5}$  – емкость квадрата,  $\text{мм}^3$ .

Для более точного определения количества жировых шариков в молоке подсчет производят 2-3 раза, заправляя каждый раз камеру Горяева новой каплей молока той же пробы (представить среднее арифметическое значение полученных величин). После выполнения работы необходимо протереть камеру Горяева чистой фланелью, а затем спиртом (ректификатом).

Все полученные данные внести в таблицу и сделать общие выводы.

### Контрольные вопросы

1. Как осуществляется синтез молока, его составных частей?
2. В чем заключаются различия между молозивом и молоком?
3. Укажите породные и видовые различия состава молока.
4. Каким образом осуществляется регуляция молокообразования и рефлекс молокоотдачи?
5. Почему происходит торможение лактации и как можно стимулировать лактогенез?
6. В чем заключаются особенности машинного доения коров, кобыл и других животных. Укажите факторы, способствующие полноте выдаивания и раздою первотелок.

## Глава V ФИЗИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Размножение, или репродукция - важный биологический процесс, обеспечивающий продолжение вида. У млекопитающих этот процесс очень сложен и происходит при помощи специальных органов размножения, развившихся в процессе эволюции и имеющих свои особенности у каждого вида животных.

Функционировать органы размножения начинают у крупного и мелкого рогатого скота с 6 - 10-го мес., у свиней - с 5 - 8-го, а у лошадей - с 16 - 18-го мес. В этом возрасте в яичниках самок начинают периодически развиваться фолликулы, созревают яйцеклетки и самки приходят в половую охоту, а у самцов в семенниках начинается образование спермиев. Этот период называют наступлением *половой зрелости*. При благоприятных условиях содержания и хорошем кормлении половая зрелость наступает быстрее, а в суровых условиях содержания и при недостаточном кормлении она задерживается.

Половая зрелость наступает значительно раньше, чем заканчивается физиологическое созревание всего организма, и раннее спаривание с последующей беременностью обычно задерживает общее созревание, а приплод получается слаборазвитый и малопродуктивный. Спаривание недоразвитых животных может привести к нарушению у них половой функции и в последующие годы. Физиологическая зрелость у телок наступает в возрасте 16-18 мес., у овец и коз - 12-15, у свиней - 9-11 мес., а у кобыл - с 3 лет, и только по достижении такого возраста можно их спаривать. Самцов - производителей указанных видов животных начинают использовать примерно в том же возрасте. Животных позднеспелых пород спаривают в более поздние сроки, по достижении ими полного развития.

Длительность использования животных для воспроизводства различна и зависит как от племенной ценности, так и от их старения. Большинство лошадей сохраняют хорошую плодовитость до 18-20, а некоторые - до 25-30 лет. Коров с хорошим удоем обычно держат до 12-14, а овец - до 7-8 лет. Свиньи теряют способность к оплодотворению в возрасте 7-10 лет.

### 5.1 Органы размножения и их функции у самцов

К органам размножения самцов относят: семенники с придатками, спермиопроводы, придаточные половые железы и совокупительный орган (рис. 30).

*Семенники* - это парные половые железы, в которых образуются половые клетки - *спермии (сперматозоиды)*. Семенники имеют яйцевидную форму, но несколько уплощены с боков. Во время эмбрионального развития они образуются в поясничной части брюшной полости плода, а перед рождением или в первые месяцы после рождения опускаются через паховые кольца в мошонку. В случае задержания семенников в брюшной полости самцы теряют плодовитость (при двусторонней задержке) или же она

несколько снижается (при односторонней задержке). Это явление называют *крипторхизмом*, а животных соответственно двусторонними или односторонними - *крипторхами* или *нутрецами*.

Семенники покрыты собственной серозной оболочкой, а внутри разделены радиальными перегородками на камеры, в которых находится паренхима семенника, состоящая из семенных канальцев и соединительной ткани с интерстициальными клетками. Извитые семенные канальцы семенника представляют собой трубочки микроскопически малого размера, покрытые соединительнотканной оболочкой. Под ней находятся питающие клетки - сертолиевы синцитий и несколько рядов сперматогенного эпителия, из клеток которого образуются спермин. Зародышевые клетки и формирующиеся спермин расположены внутри извитого канальца в студнеобразном веществе сертолиева синцития, которое обеспечивает питание зародышевых клеток и формирующихся спермиев и не дает им распадаться.

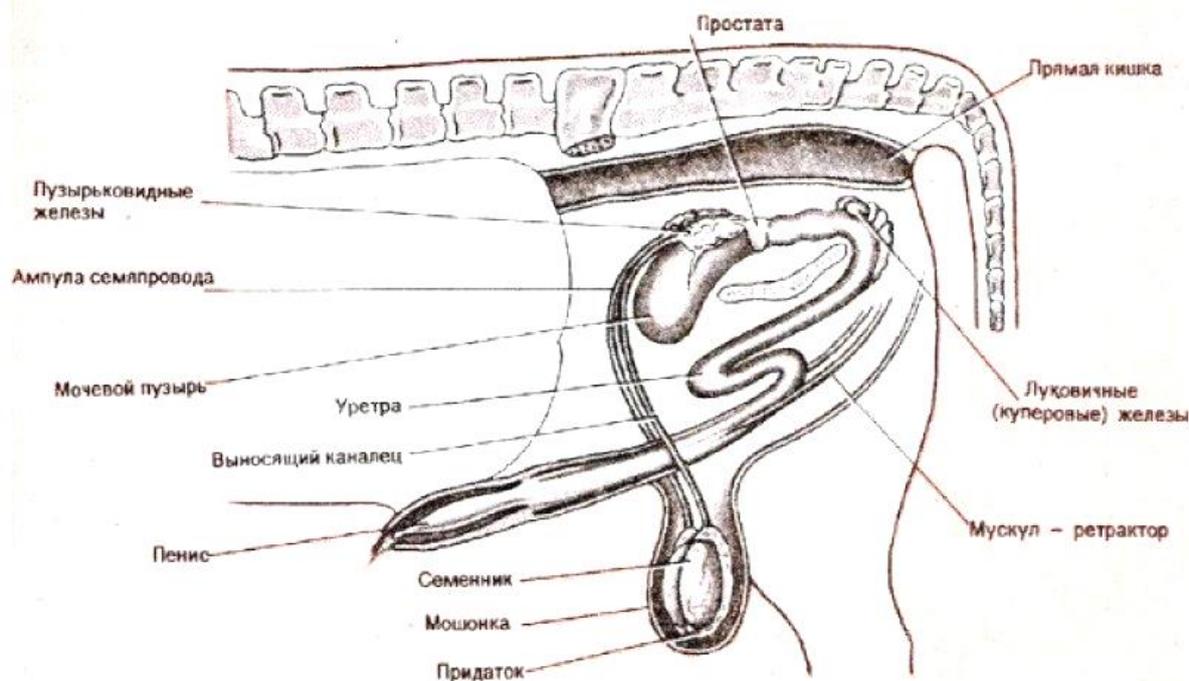


Рисунок 30 - Схема системы органов размножения самцов

Сформировавшиеся спермии выделяют фермент гиалуронидазу, которая разжижает студенистое вещество, и спермин в просвете канальца под влиянием слабощелочной реакции среды приобретают подвижность. Затем они поступают в прямые каналцы, сеть семенника и наконец попадают в придаток семенника.

У половозрелого самца образование спермиев (сперматогенез) происходит непрерывно, но неравномерно (рис. 31).

Сперматогенез начинается с того, что сперматогонии - первичные половые клетки, выстилающие стенки семенных канальцев, - превращаются в более крупные клетки, называемые сперматоцитами первого порядка. Последние, мейотически делясь, дают начало двум одинаковым по величине клеткам - сперматоцитам второго порядка. Происходит второе мейотическое деление в результате которого образуются одинаковые сперматиды. Сперматиды - круглая клетка, содержащая значительное количество цитоплазмы, имеет гаплоидное число хромосом. Для того чтобы превратиться в функционирующий сперматозоид, она должна приобрести обтекаемую форму. Это связано со сложными процессами роста и видоизменения, не сопровождающимися клеточным делением.

*Придаток* семенника условно делят на три части: головку - начало придатка, тело, расположенное вдоль семенника, и хвост - конечная часть придатка. Канал придатка представляет собой сильно извитую трубочку. Длина его у самцов разных видов животных колеблется от 50 м (бараны) до 85 м (жеребцы). В начале (в головке) просвет канала очень узкий (0,1-0,2 мм), затем он постепенно расширяется и в хвосте имеет диаметр 1-2 мм. Внутри канал выстлан высоким цилиндрическим эпителием, выделяющим секрет слабощелочной реакции.

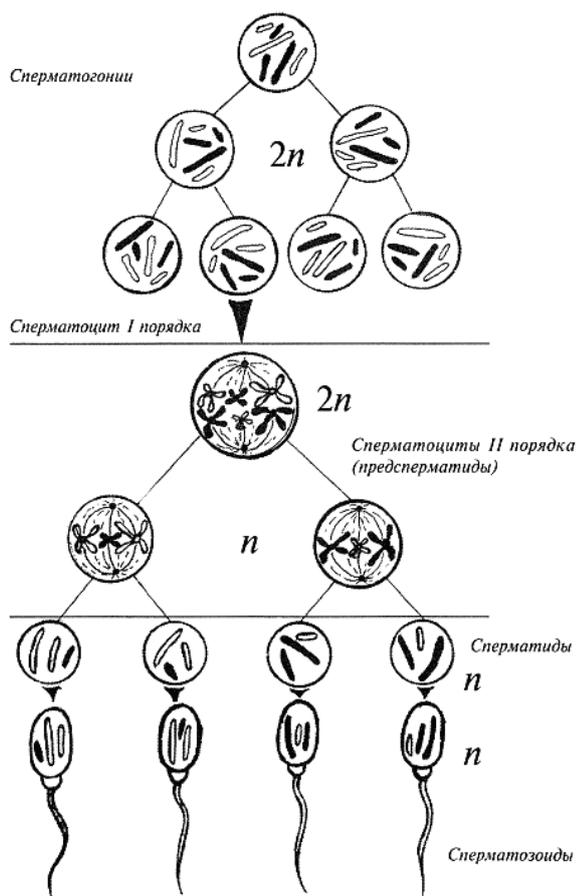


Рисунок 31 - Схема сперматогенеза

Продвижение спермиев через канал придатка происходит главным образом за счет сокращения мускулатуры его стенок. Проходя по каналу, спермин приобретает электрический заряд и стойкость к некоторым воздействиям среды, образующейся в сперме после эякуляции и в органах размножения самки. В придатке семенника при созревании спермиев митохондрии, разбросанные в их цитоплазме, концентрируются вокруг осевой нити. Это способствует лучшему обеспечению энергией спермия при движении. Аминокислотный состав в созревающей спермии значительно изменяется.

Процесс сперматогенеза протекает длительное время. На завершение сперматогенеза и продвижение спермиев через придаток у быков и баранов при умеренном использовании их в случке требуется около 50 дней; 6-8 дней приходится на прохождение спермиев через придаток семенника и созревание их в нем, следовательно, остальное время тратится на собственно сперматогенез.

В хвосте придатка спермин могут сохранять оплодотворяющую способность длительное время — до 1-2 мес. Выживаемости спермиев благоприятствует строение придатка, оплетенного кровеносными сосудами и нервными разветвлениями. В этих условиях к спермиям поступает достаточное количество питательных веществ и своевременно удаляются продукты обмена.

Образование спермиев в семенниках, их созревание и длительное хранение в придатках семенников у млекопитающих происходят при температуре на 3-4 °С ниже температуры тела. Это связано с тем, что семенники находятся вне брюшной полости, а функции регуляции температуры выполняются кожей и мускулатурой мошонки. В жаркую погоду мускулатура мошонки и семенного канатика расслабляется, и семенники опускаются, а кожа через многочисленные потовые железы испаряет много жидкости, за счет чего температура в семенниках понижается. В холодную погоду мускулатура семенника и мошонки сокращается, поверхность кожи сморщивается, семенники подтягиваются к брюшной стенке, кровеносные сосуды кожи мошонки сужаются, и теплоотдача уменьшается. Нарушение терморегулирующей функции мошонки может привести к нарушениям плодовитости и даже к бесплодию производителя.

Пониженная температура и слабокислая реакция тормозят подвижность спермиев, снижают обмен веществ у них и этим сохраняют их энергию. При исключении хотя бы одного из этих условий спермин быстро погибает. Повышение температуры в семенниках до 38-40 °С ведет не только к гибели сформированных спермиев, но и к прекращению образования полноценных спермиев в семенных канальцах. У двусторонних крипторхов вследствие высокой температуры в семенниках нормального образования спермиев не происходит, и они не способны оплодотворять самок.

Спермии из хвоста придатка семенника выделяются через спермиопровод и мочеполовой канал.

*Спермиопроводы*, левый и правый, являются продолжением канала придатка семенников; находясь в семенных канатиках, они проникают через паховые кольца в брюшную полость, проходят над мочевым пузырем, сближаются и впадают в тазовую часть мочеполового канала. Над мочевым пузырем, перед впадением в мочеполовой канал, спермиопроводы значительно утолщены. Эти утолщения называют ампулами спермиопроводов. В их стенках имеются железы, выделения которых смешиваются со спермием во время спаривания. У быка и барана ампулы служат еще и местом накопления спермиев во время полового возбуждения перед садкой.

В тазовую часть мочеполового канала, кроме спермиопроводов, открываются протоки придаточных половых желез: пузырьковидных, предстательной, куперовых и многочисленных уретральных. У жеребца пузырьковидные железы выделяют тягучий секрет; у быка, барана и хряка - жидкий. Предстательная железа вырабатывает жидкий секрет и хорошо выражена у жеребцов и хряков. У быков и баранов она развита слабо. Куперовы, или луковичные железы наибольшей величины достигают у хряка, они выделяют клейкий секрет.

*Половая функция у самцов.* Функция размножения у самцов представляет собой сложный комплекс рефлексов. Половое влечение возникает в результате восприятия анализаторами самца (слуховым, зрительным, обонятельным, тактильным) раздражений, исходящих от самки, при одновременном влиянии на его организм внутренних факторов, основным из которых служит половой гормон - тестостерон, обуславливающий половое влечение к самкам.

В проявлении половой функции участвуют различные отделы центральной и вегетативной нервной системы. Кора головного мозга, суммировав раздражения, полученные от анализаторов и внутренней среды, осуществляет свои импульсы через подкорковые половые центры - промежуточный мозг (гипоталамус). Эти центры, в свою очередь, передают импульсы в центры эрекции (подготовки полового члена к спариванию) и эякуляции (выделения спермы). Центры эрекции и эякуляции расположены в спинном мозге на уровне нижних крестцовых и поясничных позвонков. Они связаны как с гипоталамусом и корой головного мозга, так и с рецепторами, находящимися в органах размножения. Кортиковые, подкорковые и спинальные половые центры находятся между собой во взаимодействии. Следовательно, половой центр представляет собой динамически функциональную систему, работающую как единый нервный механизм. Возбуждение передается не только от коркового и гипоталамического центров, но и в обратном направлении - от рецепторов органов размножения в эти высшие центры (рис. 31).

Осуществление половых рефлексов происходит при наличии условных рефлексов, образующихся на основе безусловных в течение индивидуальной жизни животного. Условные половые рефлексы вырабатываются очень

быстро. Случка или получение спермы в искусственную вагину ведут к закреплению условных рефлексов с первого сочетания. Условными половыми раздражителями могут быть: вид случного манежа, подготовленной к случке самки и др. При изменении обстановки условные половые рефлексы перестраиваются.

Половой рефлекс у самцов - это сложный цепной рефлекс, состоящий из ряда взаимосвязанных реакций, причем завершение одной из них служит сигналом для возникновения следующей.



Рисунок 31 - Схема нейрогуморальной регуляции процессов воспроизведения у самцов:

1 – головной мозг; 2 – гипоталамус; 3 – передняя и 4 – задняя доли гипофиза; 5 – фоллиберины и люлиберины гипоталамуса; 6 – семенники; 7 – придаточные половые железы; 8 – совокупительные органы; 9 – импульсы по нервным путям к совокупительным органам; 10 – импульсы с совокупительных органов

В цепном половом рефлекс различают следующие основные стадии: эрекция, совокупление, эякуляция.

Эрекция совокупительного органа (полового члена) заключается в том, что вследствие усиленного притока артериальной крови и наполнения ею пещеристых тел половой член увеличивается в размерах, делается упругим, что способствует введению его в органы размножения самки. При эрекции седалищно-пещеристая и луковично-пещеристая мышцы сокращаются и

прижимают корень полового члена к седалищным костям, чем задерживается отток крови из него.

*Совокупление* - введение во влагалище самки полового члена и ряд движений, подготавливающих выбрасывание спермы. Процесс совокупления у быков и баранов происходит очень быстро, у лошадей и свиней он более длительный.

*Эякуляция* - выделение продуктов половых желез - спермы и секретов через мочеполовой канал. Возбуждение рецепторов полового члена передается по нервным волокнам в центр эякуляции. В ответ на раздражения под влиянием гормона окситоцина сокращаются мышцы придатков семенников, спермиопроводов, придаточных половых желез и мочеполового канала. В результате сперма и выделения придаточных половых желез поступают в мочеполовой канал, из которого выбрасываются ритмическими волнообразными сокращениями мускулатуры. Сперму, выделенную при одном спаривании, называют *эякулятом*. У жеребцов и хряков по сравнению с баранами и быками придаточные половые железы значительно более развиты и их секрета во много раз больше. Характер эякулята у самцов разных видов животных различен.

Во время эякуляции жеребцы и хряки выделяют секреты в определенной последовательности, в три фазы. В первую фазу выделяется жидкий секрет мочеполового канала и луковичных желез, во вторую - масса спермиев, в последнюю фазу секреты придаточных желез, способствующие продвижению спермиев через матку, что особенно важно для свиней, рога матки которых имеют большую длину. У быков и баранов сперма выбрасывается одним толчкообразным сокращением ампул, придаточных половых желез и мочеиспускательного канала.

В ампулах спермиопроводов быков и баранов постоянно находятся спермин в количестве, достаточном для нескольких эякуляций. У неиспользуемых производителей значительная часть спермиев из ампул выделяется с мочой.

Секреты придаточных половых желез выполняют ряд функций: промывание и подготовка мочеполового канала к прохождению спермы; увеличение объема эякулята; проталкивание спермиев к вершине рогов матки (у свиней); активация движения спермиев, так как они в придатке семенника слабоподвижны или неподвижны.

Концентрация спермиев в хвосте придатка семенников составляет около 5 млрд в 1 мл, с колебаниями от 3 до 6 млрд. В сперме хряка и жеребца спермин разбавлен секретами придаточных желез в 30-50 раз, быка — в 3-4, в сперме барана — в 2 раза (табл. 5)

Таблица 5 - Средние количественные показатели спермы, выделяемой различными видами животных

Животные	Объем эякулята, мл	Концентрация спермиев в 1 мл, млрд	Общее число спермиев во всем эякуляте, млрд
Бараны	1-2	2,0-4,0	2-10
Быки	4-5	1,0-1,5	4-10
Жеребцы	50-120	0,1-0,25	6-15
Хряки	150-300	0,1-0,2	20-80

*Физико-химические свойства спермы.* Сперма состоит из двух частей: спермиев и жидкости - плазмы, представляющей собой смесь секретов придаточных половых желез. Сперма быков и баранов содержит много белков: у быка - 5,8, у баранов - 10%. В сперме хряка белков 3,8, а у жеребца лишь 1,0 - 2,5%. В сперме быка и барана присутствуют липиды и фруктоза, а у хряков и жеребцов находят лишь их следы. Из минеральных веществ имеются калий, натрий, хлор, фосфор и ряд микроэлементов.

Спермин - основная часть спермы, так как без них невозможно оплодотворение. Плазма спермы содержит питательные вещества для спермиев, соли и другие вещества, влияющие на их жизнедеятельность. В ней есть также выделенные предстательной железой простагландин и вазогландин - активные вещества, вызывающие сокращение мускулатуры матки и кишечника, а также антиагглютинин, препятствующий склеиванию - агглютинации спермиев.

Спермий состоит из головки, шейки (соединительной части), тела и хвоста (жгутика). Длина спермиев сельскохозяйственных животных около 0,06-0,07 мм, или 60-70 мкм. Головка спермия составляет примерно 1/9 его длины. В ней сосредоточена наследственная информация, а шейка, тело и хвост служат двигательным аппаратом спермия.

Головка спермия представляет собой овальную пластинку, несколько вогнутую с одной стороны и выпуклую с другой. В головке находится ядро. Передняя часть головки покрыта чехликом, под которым расположена акросома. Считают, что акросома спермия вырабатывает фермент гиалуронидазу. Короткой и тонкой шейкой головка прикреплена к телу, вдвое большему по длине, чем головка. Шейка очень хрупкая, при оплодотворении, когда спермий проникает в яйцо, она ломается и в яйце остается лишь головка. Внутри тела и хвоста спермия заключена осевая нить, состоящая из нескольких фибрилл, на всем протяжении (кроме кончика хвоста) обвитых тройной спиральной нитью. Кончик хвоста состоит из нескольких фибрилл, не покрытых спиральными нитями, и лишен оболочки (мембраны), покрывающей все остальные части спермия. При большом увеличении он выглядит похожим на кисточку (рис.32.)

Спермии содержат около 25% сухого вещества и 75% воды. Из сухого вещества 85% составляют белки, 13,2% - липиды и 1,8% - минеральные вещества. В спермиях имеется также значительное количество фосфора (около 2,7%), причем в головках содержание его доходит до 4%. В головках спермиев

присутствует большое количество белков, связанных с ДНК. В акросоме установлено некоторое наличие мукополисахаридов.

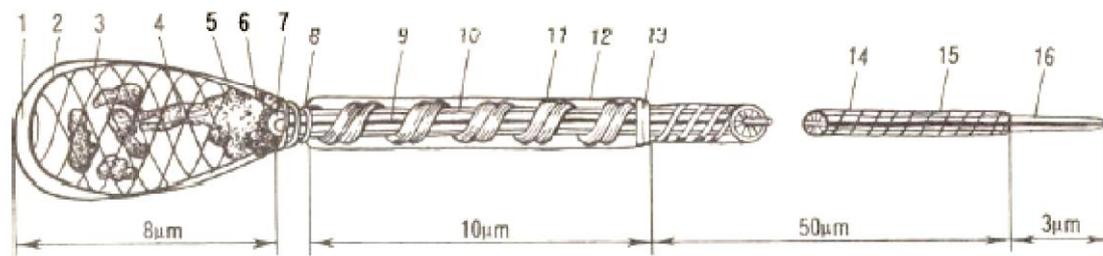


Рисунок 32 - Строение спермия:

1 - чехол головки; 2 - акросома; 3 - пересекающиеся фибриллы; 4 - хромосомы; 5 - бокаловидная оболочка; 6 - кольцевидный слой основы головки; 7 - клеточный центр; 8 - спираль шейки; 9 - осевые фибриллы; 10 - боковые канатики; 11 - двойная спираль, соединяющая части; 12 - эктоплазма; 13 - последние (закрывающие) кольцо по Иенсену; 14 - три спиральных фибриллы хвоста; 15 - оболочка хвоста; 16 - концевая часть

Остальные части спермиев (шейка, тело и хвост) состоят из белков, свободных липидов и солей. Спермин содержит ряд ферментов, принимающих активное участие в окислительных процессах, происходящих внутри их.

Нормальные спермии в жидкой среде способны поступательно и прямолинейно двигаться. Центр движения - тело и шейка. Головка не может самостоятельно двигаться, но спермии без головки могут сохранить способность к движению.

При движении спермия хвост его изгибается в одну сторону, а затем выпрямляется. Односторонние движения хвоста происходят одно за другим, волнообразно и очень быстро. Головка, имеющая ложкообразную форму, при односторонних ударах хвоста вращается вокруг своей оси, а вместе с ней вращаются и остальные части спермия. В результате удары хвоста приходятся на все стороны, и спермий движется поступательно и прямолинейно.

Все спермии несут одноименный отрицательный электрический заряд, поэтому одноименно заряженные спермий отталкиваются друг от друга и в густой сперме не происходит столкновения и слипания их. Но иногда в сперме можно наблюдать агглютинацию спермиев - склеивание их головками. Это происходит в тех случаях, когда электрический заряд у них недостаточно высок и при встрече они не в состоянии оттолкнуться, а прилипают друг к другу головками и даже остальными своими частями.

Жизнеспособность спермиев вне организма зависит от температуры и состава жидкости, в которой они находятся. Наиболее подвижны спермии при температуре, близкой к температуре тела животных (37-39 °C). Более высокая температура убивает их. При понижении температуры движение спермиев замедляется, а при температуре, близкой к 0°C, они переходят в состояние анабиоза.

При нарушении осмотического давления в окружающей среде спермии гибнут. В гипотонических растворах гибель спермиев наступает вследствие набухания их от проникающей внутрь воды, а в гипертонических растворах, наоборот, в результате обезвоживания цитоплазмы. Свежеполученная сперма быка и барана имеет нейтральную (рН 7,0) или слабокислую реакцию (рН 6,7-6,9), сперма хряка и жеребца - щелочную (рН 7,2-7,6). Небольшое увеличение кислотности в сперме ведет к замедлению движения спермиев, но они остаются живыми. Избыточная кислотность прекращает движение спермиев и убивает их. Чрезмерная щелочность, достигаемая, например, добавлением соды, сначала вызывает усиленное движение спермиев, но затем убивает их.

## 5.2 Органы размножения и их функции у самок

К органам размножения самок относят: яичники — основные половые железы; яйцепроводы - проводящие пути; матку - место развития плода; влагалище с клитором и половыми губами - совокупительные органы.

*Яичники* - парные органы овальной формы, в которых образуются и проходят все стадии роста половые клетки самки - яйца. Размеры яичников меняются в зависимости от функционального состояния и вида животных. У коров и свиней размеры яичников по длине от 2 до 5 см, у овец - от 0,8 до 2, а у кобыл - от 3 до 12 см (рис. 33).

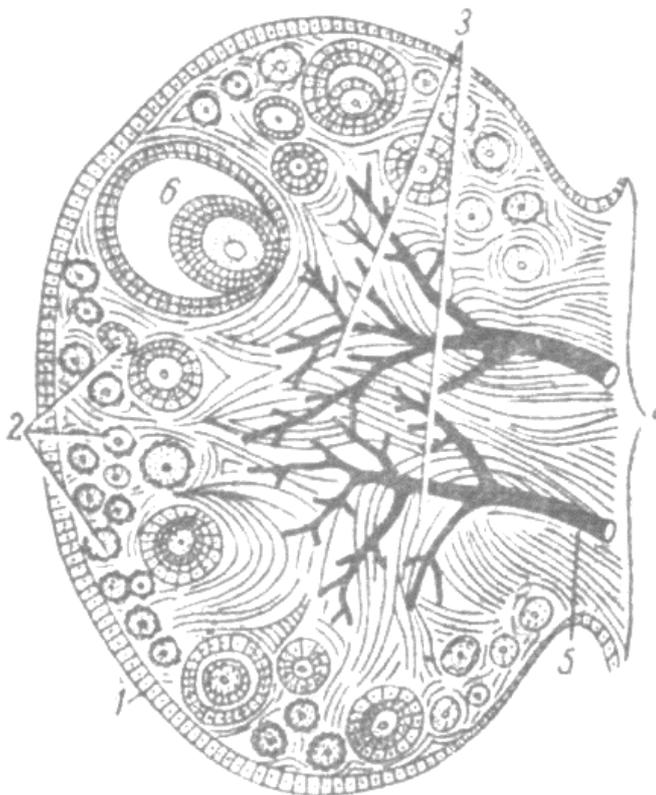


Рисунок 33 - Схема строения яичника:

1 – зачатковый эпителий; 2 – фолликулярный слой; 3- сосудистый слой; 4- ворота яичника; 5 – сосуды; 6 – Граафов пузырек

*Яйцепроводы* - тонкие, сильно извитые трубочки; по ним вышедшие из яичников яйца поступают в матку. Длина яйцепроводов в вытянутом состоянии у коров достигает 25-30 см, у овец - 10-15, у кобыл и свиней - 20-30 см. В самом начале яйцепровод воронкообразно расширен, с бахромчатым краем. Около бахромки имеется небольшое углубление - сумка, способствующая попаданию яйцевых клеток в воронку яйцепровода, а не в брюшную полость. Далее яйцепровод постепенно суживается и заканчивается очень узким просветом, называемым истмусом. У коров, овец и свиней яйцепровод переходит в рог матки без резких границ. У кобыл этот переход более заметен.

*Матка* состоит из рогов, тела и шейки. У свиней рога матки имеют вид кишечных петель, очень длинные, достигают 150-200 см каждый, тело матки развито слабо, шейка матки не имеет резких границ, и ее отверстие незаметно переходит в просвет влагалища (рис. 34).

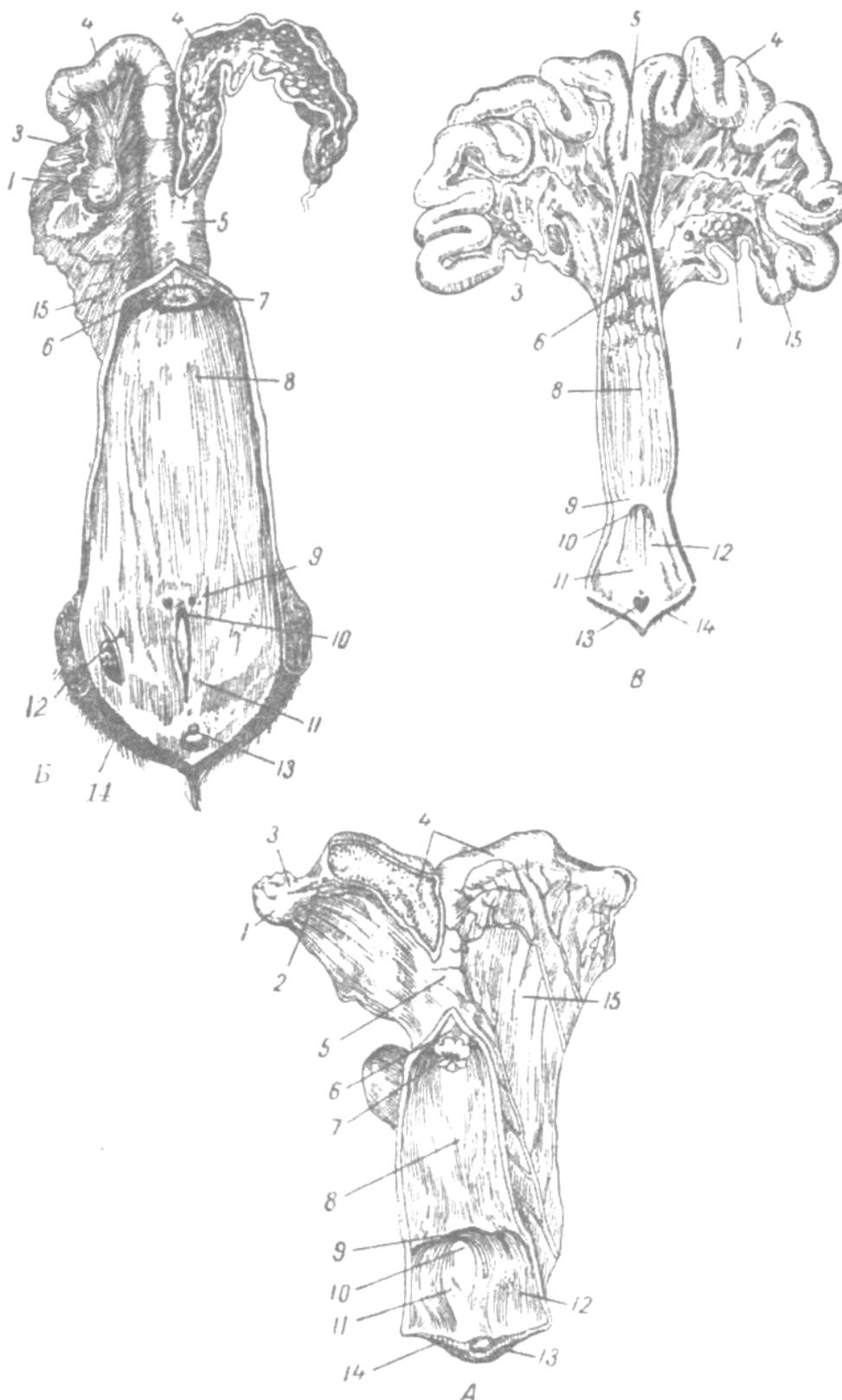


Рисунок 34 – Органы размножения самок:

*А – кобыла; Б – корова; В – свинья; 1 – яичник; 2 – специальная связка яичника; 3 – яйцевод; 4 – рога матки; 5 – тело матки; 6 – шейка матки; 7 – влагалищное отверстие шейки матки; 8 – влагалище (вскрыто); 9 – девственная плева; 10 – отверстие мочеиспускательного канала; 11 – преддверие влагалища; 12 – отверстие преддверия желез; 13 – клитор; 14 – половые губы; 15 – широкая маточная связка*

*Овогенез.* Процесс образования и созревания женских половых клеток - яиц (яйцеклеток) - называют овогенезом (ovum - яйцо). Яйца образуются из клеток генеративного (зачаткового) эпителия, которые группами отщепляются и образуют фолликулярную зону яичника. Одна из клеток каждой отщепившейся группы развивается в первичное яйцо, а остальные - в фолликулярные (гранулезные) клетки. Первичные яйца называют *ооцитами первого порядка* (рис. 35).

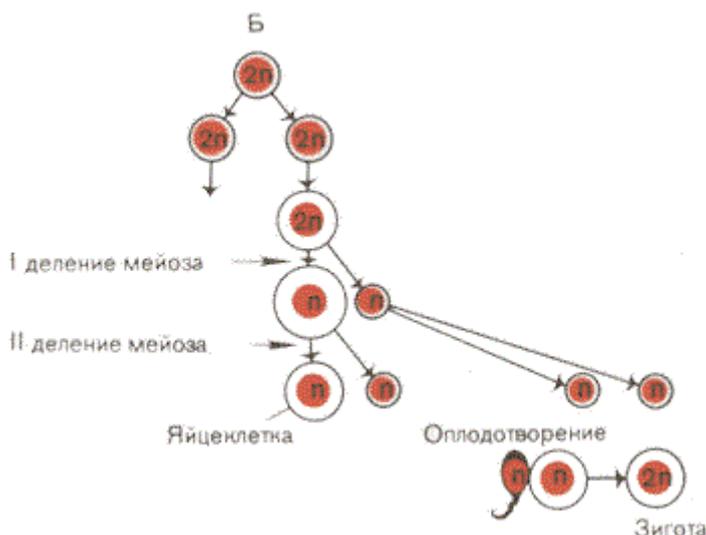


Рисунок 35 – Овогенез

Первичных зародышевых яиц в яичнике очень много; у коровы, например, количество их достигает 100 тыс., но лишь немногие из них проходят весь процесс развития и роста.

В начале развития фолликулярные клетки, окружающие яйцо, размножаются и постепенно образуют вокруг него несколько слоев (первичный фолликул). Затем в одном месте слои клеток расходятся, и между ними образуется полость с прозрачной жидкостью. В зрелом фолликуле полость с жидкостью составляет его большую часть. В одном месте слой фолликулярных клеток слегка выпячивается в полость в виде небольшого бугорка. В нем находится яйцо. Поэтому выступающую часть эпителия назвали яйценосным бугорком.

В яичнике половозрелого животного обычно имеется несколько фолликулов, но только часть из них достигает полной зрелости, а остальные, достигнув той или иной стадии развития, подвергаются атрезии - уменьшению в размере - и постепенно рассасываются.

У разных видов животных размеры и число фолликулов неодинаковы. У кобыл и коров созревает и овулирует одновременно, как правило, только один, редко два фолликула, которые чаще находятся в разных яичниках. У овец в зависимости от породы созревает одновременно 1-2 фолликула или несколько. У многоплодных пород, в частности у овец романовской породы, одновременно может созреть и овулировать 3-4 и даже до восьми фолликулов.

Созревшие фолликулы достигают величины 1 см. У свиней одновременно созревает в обоих яичниках 15-20 и даже 40 фолликулов размером до 0,8-1 см в диаметре.

У коров, овец и свиней зрелые фолликулы выступают на поверхности яичника в виде бугорка. Развившийся фолликул у коров достигает 1-1,5, редко 2 см в диаметре. В развитии фолликула различают три стадии: первая - фолликул величиной 0,5-0,75 см, имеет жесткую, толстую оболочку; вторая - фолликул достигает максимального развития, в среднем 1-1,5 см, хорошо прощупывается на поверхности яичника в форме пузырька с сильно напряженными тонкими стенками, флюктуация (зыбление) жидкости в фолликуле хорошо выражена; третья - происходит еще большее истончение стенок фолликула и размягчение окружающей стромы яичника. Такое состояние фолликула бывает перед *овуляцией* - разрывом стенки созревшего фолликула и выходом из него яйца. Овуляцию определяют по уменьшению размеров, спадению стенок фолликула и наличию на нем углубления.

У кобыл различают четыре стадии созревания фолликула. В связи со значительно большими размерами развивающегося фолликула у кобыл определять эти стадии еще легче.

Перед овуляцией фолликулы у кобыл достигают в диаметре 5-10 см и более, отчего яичник значительно увеличивается в объеме. Количество жидкости в фолликуле лошади достигает иногда 80-100 мл и более. Фолликулярная жидкость, продуцируемая оболочкой фолликула, прозрачная, янтарно-желтого или лимонного цвета, содержит эстрогенные гормоны. Ее консистенция и некоторые другие физико-химические свойства изменяются в зависимости от зрелости фолликула. По мере созревания фолликула жидкость делается более щелочной и рН ее доходит до 8,0. Фолликулярная жидкость обладает бактериостатичностью (задерживает рост бактерий) и некоторой бактерицидностью (убивает их).

*Овуляция.* Это сложная реакция на внутренние и внешние раздражители. Один из внутренних раздражителей - давление накапливающейся фолликулярной жидкости. Разрыв фолликула объясняют многими факторами, в том числе и действием протеолитических ферментов в фолликулярной жидкости. Ткани в наиболее истонченном месте в стенке зрелого фолликула раздвигаются, происходит разрыв мельчайших капилляров, и через образовавшееся отверстие - «кратер» - в воронку яйцепровода выходит яйцо вместе с окружающими его клетками яйценосного бугорка.

У коров, овец и свиней разрыв фолликулов может происходить в любом месте поверхности яичника. Яичник лошади покрыт плотной оболочкой, и фолликулы разрываются только в направлении овуляционной ямки.

В период овуляции усиливается приток крови к яйцепроводам, их мышечные волокна напрягаются. В результате воронка с сумкой яйцепровода расширяется, охватывая яичник, что способствует попаданию яйца и фолликулярной жидкости в яйцепровод. Благодаря попеременным сокращениям мышечных волокон яйцепровода происходит всасывание в него

жидкости фолликула вместе с яйцом и окружающими его клетками яйценосного бугорка. Яйцо постепенно передвигается в сторону матки.

У коров, овец, свиней и лошадей овуляция осуществляется независимо от того, было или нет спаривание самки с самцом. У некоторых млекопитающих животных, например, у кроликов, овуляция происходит только после дополнительного нервного возбуждения, вызванного, например, естественным спариванием. У самок крупного и мелкого рогатого скота, свиней и лошадей спаривание с самцом и процедура искусственного осеменения, служащие дополнительными раздражителями нервной системы, могут в некоторых случаях ускорить наступление овуляции.

Во время роста и созревания фолликулов, в период овуляции и в дни, последующие за ней, существенно перестраиваются функции организма самок, и особенно органов размножения. В яичнике постоянно находятся фолликулы в везикулярной стадии, которые синтезируют половые гормоны - эстрогены, причем при росте и развитии фолликулов синтез гормонов значительно интенсивнее. Эстрогены с током крови разносятся по всему организму и при значительном их количестве вызывают у самки течку и половую охоту.

*Течка.* Эструс - комплекс сложных морфологических и функциональных изменений, происходящих в органах размножения самки, направленных на обеспечение продвижения, сохранения и оплодотворения гамет и последующего развития зародыша. От действия гормонов расширяются кровеносные сосуды слизистых оболочек половых путей, которые приобретают красную окраску и становятся отечными. Клетки мускулатуры матки удлиняются, что ведет к временному увеличению ее объема; по окончании течки они укорачиваются. Во время течки наблюдают также попеременное сокращение и расслабление мышечных слоев рогов, тела и шейки матки. Напряжение мускулатуры шейки матки ослабевает, канал ее делается проходимым.

Эстрогены стимулируют клетки слизистой матки, влагалища и особенно шейки матки к секреции прозрачной жидкой слизи. Вытекание обильного количества прозрачной слизи особенно ярко выражено у коров и телок. Во вторую половину охоты у коров слизь мутнеет и несколько густеет.

У лошадей явления течки выражены значительно слабее, чем у коров. Наличие во влагалище жидкой прозрачной слизи, вытекающей из шейки матки, у кобыл отмечают лишь незадолго до овуляции и во время ее. На протяжении остального периода охоты выявляют только расслабление мускулатуры шейки матки, покраснение влагалища и увлажнение слизистых половых путей. Течка у животных обычно наступает раньше появления признаков охоты. У коров она начинается за 24-36 ч до начала охоты и продолжается во время ее, а всего длится 2-3 сут. У свиней ярко выраженные признаки течки (сильное покраснение, припухание и отечность вульвы) регистрируют за сутки до начала яркого проявления охоты (табл.4).

*Половая охота.* Под влиянием эстрогенных гормонов повышается возбудимость нервной системы, организм мобилизуется на выполнение функции размножения.

Коровы во время охоты беспокоятся, мычат, плохо едят корм, сбавляют удой, иногда убегают из стада, собираются вместе и прыгают друг на друга. У овец подобные признаки охоты выражены слабо. У свиней начало охоты выражается беспокойным поведением, беспрестанным обнюхиванием, прыганием на других маток. В разгар охоты характерным признаком служит «рефлекс неподвижности», состоящий в том, что свинья сразу успокаивается и делается неподвижной, если ей на поясницу положить руку; если к свинье в этот период охоты подведут хряка, то ее трудно отогнать от него. У кобыл тоже меняется поведение, понижается аппетит. Они сильнее реагируют на различные внешние раздражители (случайные шумы, звуки, появление посторонних лиц, животных).

Наиболее ярко половые рефлекс у самок всех видов животных проявляются в присутствии самца. Для выявления охоты часто используют самцов-пробников.

У кобыл охота продолжается в среднем 5-7 дн., с колебаниями от 3-4 до 10-12 дн. Считают, что большая продолжительность охоты у кобыл по сравнению с коровами, у которых она длится 10-20 ч, зависит от значительно большего времени, требуемого на созревание и разрыв фолликула. Это связано со структурой яичника кобылы, овуляция в котором может произойти только в овуляционной ямке.

Степень проявления признаков половой охоты у самок тесно связана с температурным фактором и временем дня. Половые рефлекс ярче выражены утром и вечером и в прохладные весенние и летние дни, тогда как в жаркое время дня признаки охоты слабее и иногда затухают совсем.

*Время овуляции.* У коров при полноценном кормлении и хорошей упитанности овуляция обычно происходит через 7-15 ч после окончания охоты. В случае ослабленного тонуса нервной системы, что бывает при истощении, недостаточном и неполноценном кормлении, продолжительность развития фолликулов значительно увеличивается, овуляция задерживается, а в некоторых случаях совсем не наступает. Высокая молочная продуктивность при неправильном питании (с большим преобладанием зерновых) подавляет функции яичников.

У овец большинство фолликулов овулируют через 31-32 ч от начала охоты; у свиней овуляция происходит через 25-40 ч от начала охоты.

У многоплодных животных, в яичниках которых одновременно созревает несколько фолликулов, их овуляция наступает в сравнительно короткое время. Интервал между разрывом первого и последнего фолликулов у овец и коз обычно не более 4 ч. Этот срок лимитируется тем, что желтые тела, образующиеся после разрыва первых фолликулов, начинают продуцировать гормон прогестерон, препятствующий развитию и созреванию остальных фолликулов, находящихся в яичнике.

Овуляция у кобыл обычно происходит за 24-48 ч до окончания половой охоты, но, поскольку длительность охоты, быстрота роста и созревания фолликула подвержены значительным колебаниям, установить время, оптимальное для спаривания, труднее, чем у коров, овец и свиней.

После овуляции признаки охоты и течки, вызванные эстрогенными гормонами, исчезают, секреция слизистой шейки матки и влагалища прекращается. В шейке матки восстанавливается тонус мускулатуры. В слизистой влагалища частично отторгаются эпителиальные клетки.

*Желтое тело.* После овуляции на месте опорожнившегося фолликула образуется желтое тело, которое развивается в основном из фолликулярных клеток, выстилающих складчатые сжавшиеся стенки фолликула. Отростки из соединительнотканной оболочки образуют остов желтого тела, а разрастающиеся кровеносные сосуды пронизывают его. Фолликулярные клетки делятся, растут и превращаются в железистые клетки желтого тела - *лютеальные клетки*, резко отличающиеся по своему строению и функции от фолликулярных. Они содержат жироподобные вещества - липиды - и пигмент, окрашивающий желтое тело у овец, свиней, коров в желтый цвет, а у лошадей в оранжевый, переходящий затем в красноватый и коричнево-красный.

У овец желтое тело формируется очень быстро. Полость прорвавшегося фолликула заполняется кровяным сгустком в первые часы после овуляции. Через 10 ч кровяной сгусток рассасывается, через сутки полость фолликула заполняется клетками желтого тела, которое выступает над поверхностью яичника в виде чечевичного зернышка диаметром 2-3 мм. Затем желтое тело быстро увеличивается и уплотняется, достигая наибольшей величины через 8 дней после овуляции.

У свиней стенки лопнувших фолликулов сильно сокращаются и места разрывов быстро зарастают. Кровоизлияний в полость фолликулов у них не бывает. Период формирования желтых тел у коров и свиней составляет 7-8 дней.

У лошади в начале роста желтого тела в полости фолликула имеются остатки фолликулярной жидкости с примесью крови. Постепенно полость заполняется тканью. Через 2 дня после овуляции желтое тело в яичнике лошади достигает 25-70 мм в диаметре, а в следующие дни оно уплотняется, размеры его несколько уменьшаются.

Структура образовавшегося желтого тела непостоянна. Желтое тело служит временной железой, выделяющей в кровь гормон прогестерона. Под его воздействием в слизистой матки происходят процессы, направленные на подготовку к приему и питанию эмбриона. Эпителий эндометрия разрастается и набухает, маточные железы также сильно разрастаются и начинают секретировать, выделяя вещества, обеспечивающие питание зародыша на первых стадиях его развития до имплантации.

Под влиянием прогестерона в яичниках задерживается развитие новых фолликулов, охота и течка прекращаются и сменяется половым покоем. Если не произошло оплодотворение яйца, вышедшего из яичника во время

овуляции, желтое тело через несколько начинает рассасываться; лютеальные клетки уменьшаются в объеме, кровеносные сосуды запустевают, полость бывшего фолликула заполняется соединительной тканью. В последующие несколько недель ткань желтого тела постепенно исчезает и на ее месте образуется соединительнотканый рубец. У коров и овец этот процесс начинается на 10-12й день после овуляции, а у свиней на 15-16й, у лошади на 8-9 день. При рассасывании желтых тел уменьшается или прекращается выработка гормона прогестерона. В яичниках начинают развиваться новые фолликулы и снова увеличивается продукция эстрогенных гормонов. Комплекс физиологических и морфологических процессов, протекающих в организме самки в период от начала одной течки и охоты до другой, называют половым циклом или половой периодичностью. По поведению самки половой цикл у с/х делят на две основные стадии: первая – течка и половая охота, вторая – межтечковый, или половой покой. Продолжительность полового цикла и его отдельных стадий у разных видов животных неодинакова (табл. б).

Таблица 6 - Средняя продолжительность полового цикла, течки, охоты; время овуляции

Животные	Продолжительность			Время овуляции от начала охоты, ч
	Полового цикла, дн	Течки, ч	Охоты, ч	
Кобыла	20-22	96-168	96-168	72-140
Корова	19-21	24-36	10-20	22-36
Овца	17	30-40	24-40	20-40
Свинья	20-21	72-96	48-72	20-40

На проявление половых функций самок существенно влияют условия внешней среды, особенно климатические и сезонные факторы. У большинства пород коров, овец, и свиней охота может повторяться в течение всего года. Но у отдельных видов и пород животных проявляется сезонность размножения, унаследованная ими от диких предков. Сезонность спаривания у диких животных и птиц связана с необходимостью размножения потомства в определенный период. В процессе отбора выжили те животные, которые приспособились к определенным климатическим и пищевым условиям и рождали детенышей в период, наиболее благоприятный для их воспитания и выращивания. Для большинства видов животных таким периодом является весна.

У разных видов животных сроки плодоношения различны. В связи с этим и сроки спаривания - половой сезон - приходится на различное календарное время года. Факторы внешней среды: определенная интенсивность солнечного света, температура, влажность воздуха и прочее -

служат сигналами и регуляторами, устанавливающими начало полового сезона. Свет играет особую роль в проявлении половых функций. Зависимость половых функций от изменений светового режима наиболее ярко выражена и птиц, и диких животных.

Сезонность проявления половых функций может меняться у одних и тех же животных. Примером могут служить овцы, разводимые в южных районах нашей страны, у которых в жаркие летние месяцы охота не наступает. Однако и во время жаркого южного лета можно вызвать охоту у овец и оплодотворение, если создать соответствующие условия кормления и содержания. С этой целью маток следует пастись только ночью на пастбище с молодой сочной и питательной травой, а днем загонять в увлажненные овчарни с открытыми окнами и дверями.

В высокогорных местностях с суровыми климатическими условиями и в полупустынях с высокой температурой воздуха, скудными кормами, недостатком воды и примитивными условиями половой сезон у овец ограничен 2-3 осенними месяцами. У тех же овец, переведенных в благоприятные условия умеренного климата, культурного содержания, правильного ухода и кормления (с обилием зеленого корма), значительно расширяются границы полового сезона, и они могут приходить в охоту даже круглый год. Наоборот, у овец, переведенных в неблагоприятные условия сухого, жаркого климата со скудными кормами, половой сезон сокращается до 2-3 месяцев.

При одомашнивании с/х животных для устранения половой сезонности основное значение имели кормление, содержание и отбор животных. У современных пород свиней, находящихся в теплых помещениях при относительно равномерном кормлении во все сезоны года, половая сезонность исчезла. У коров и лошадей сезонность сохраняется лишь в суровых условиях содержания и неравномерном кормлении в различные сезоны года.

Сезон спаривания определяется хозяйственными соображениями. Молочных коров обычно спаривают в течение всего года, чтобы отелы происходили круглый год. Случку лошадей при конюшенном содержании, когда жеребята обеспечены помещениями, начинают с февраля. Спаривание овец и свиней производят в строго определенные сроки, в зависимости от породы животных и климатических условий.

*Нейрогуморальная регуляция половых функций.* Размножение (репродукция) - сложный комплекс реакций на определенные раздражители, как возникающие внутри организма, так и происходящие из внешней среды. Ведущую роль в проявлении функции размножения выполняет центральная нервная система, регулирующая секрецию гормонов и опосредующая их обратное действие. Центры этой регуляции расположены в гипоталамусе. Внешние раздражители поступают через анализаторы (зрительный, обонятельный, слуховой, вкусовой, осязательный), внутренние раздражители - гормоны - сигнализируют о внутренней готовности животного к размножению. Головной мозг суммирует получаемые раздражения. Нервные

импульсы преобразуются в гипоталамусе в гуморальные факторы, способствующие выделению гормонов гипофиза. Такое преобразование обеспечивается нейросекреторным свойством гипоталамических клеток. Специфические нейросекреторные факторы, вырабатываемые в гипоталамусе и поступающие по воротной кровеносной системе в переднюю долю гипофиза, стимулируют ее к выделению гонадотропных гормонов. Фолликулостимулирующий гормон вызывает рост и развитие фолликулов. Лютеинизирующий гормон стимулирует разрыв фолликулов - овуляцию и способствует превращению их в желтые тела; в результате воздействия этого гормона желтые тела усиливают продукцию прогестерона.

Перед наступлением течки и охоты в кровь выделяется больше фолликулостимулирующего гормона; затем, когда фолликул созрел, поступающие в кровь из яичника эстрогенные гормоны действуют через гипоталамус на гипофиз и из него усиленно выделяется лютеинизирующий гормон. Продуцируемые яичником эстрогены и прогестерон влияют не только на аппарат размножения, но и на центральную нервную систему организма. Наступает состояние течки и охоты.

Процесс спаривания или искусственного осеменения рефлекторно ведет к выделению из задней доли гипофиза окситоцина, который вызывает сокращение мышц матки и яйцепроводов у самок, что способствует быстрому проникновению спермиев в яйцепровод, где и происходит оплодотворение яйца.

Во время течки и охоты под влиянием повышенного количества эстрогенов у самок резко повышается возбудимость гипоталамического полового центра. Большое значение имеют звуковые раздражители и запаховые вещества (феромоны), выделяемые как самками, так и самцами.

Возбужденный гипоталамус посредством ретикулярной формации индуцирует (настраивает) кору головного мозга, вызывая в ней сексуальную настроенность в поведении самки или самца, то есть *половую доминанту* — временный господствующий очаг возбуждения в центральной нервной системе. При этом многие функции организма мобилизуются на осуществление воспроизведения (рис. 36).

Во время половой доминанты, называемой также фолликулярной фазой, у самок быстро образуются условные рефлексы на обстановку, пробу на охоту самцом и пр. У многих кобыл устанавливается рефлекс на появление конюха, который выводит животных на пробу и случку.

Образовавшиеся условные половые рефлексы очень стойки и у многих животных прочно сохраняются в период беременности.

На практике широко применяется рефлексологический способ, основанный на учете реакции самки на самца или реакции самки на самку. Феномен половой охоты проявляется у бесплодных коров во время стадии возбуждения, поэтому выявление охоты с помощью пробника считают истинным признаком бесплодия, и наоборот, отсутствие охоты в сроки, когда она должна была появиться, принимают за вероятный признак беременности.

Этот метод позволяет диагностировать начальные стадии беременности у животных с точностью до 95-100%.

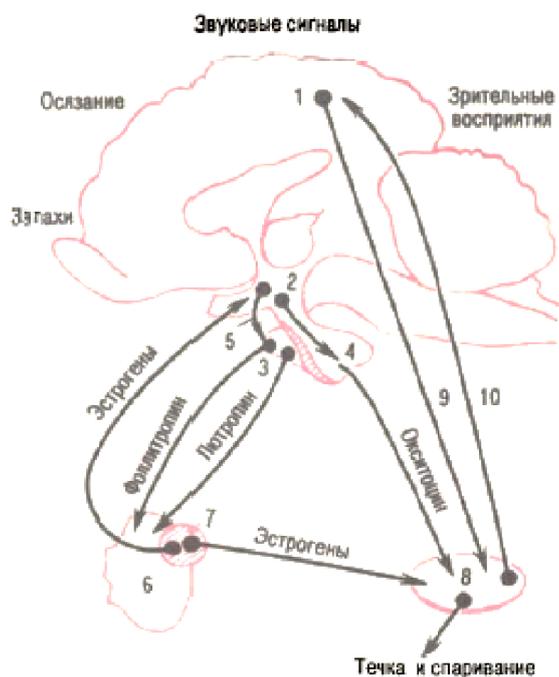


Рисунок 36 - Схема нейрогуморальной регуляции процессов воспроизведения у самок при половой доминанте:

1 – головной мозг; 2 – гипоталамус; 3 – передняя и 4 – задняя доли гипофиза; 5 – фоллиберины и люлиберины гипоталамуса; 6 - яичник; 7 – фолликул; 8 – половые органы; 9 – импульсы по нервным путям к половым органам; 10 – импульсы с рецепторов половых органов

После овуляции при образовании в яичнике желтого тела и усилении продукции гормона прогестерона наступает *материнская доминанта*, называемая также лютеальной фазой полового цикла (рис. 37). Прогестерон активирует нервные центры, связанные с материнством. В результате поведение самки меняется: течка и охота прекращаются, самка не подпускает самца для спаривания, в матке начинается подготовка к ношению и развитию плода.

Вышедшие из фолликула яйца не всегда оплодотворяются. Но образовавшееся желтое тело, выделяя прогестерон, все же вызывает материнскую доминанту, которая временно подавляет половую доминанту. Такое состояние, называемое *ложной беременностью*, снова сменяется половой доминантой.

На ритмическое проявление половой периодичности, особенно на своевременное проявление и длительность охоты, течки и процесса овуляции, в значительной мере влияют условия внешней среды: температура, кормление, содержание. В зимнее холодное время фолликулы у многих кобыл и коров развиваются медленно и охота бывает более продолжительной, чем в теплое время при хорошем пастбищном кормлении. Разнообразное кормление самок ведет к ускорению созревания фолликулов. Ослабление организма какими-

либо заболеваниями, недостаточным кормлением, чрезмерной работой и т. д. сопровождается замедлением развития фолликулов, а иногда и их атрезией.

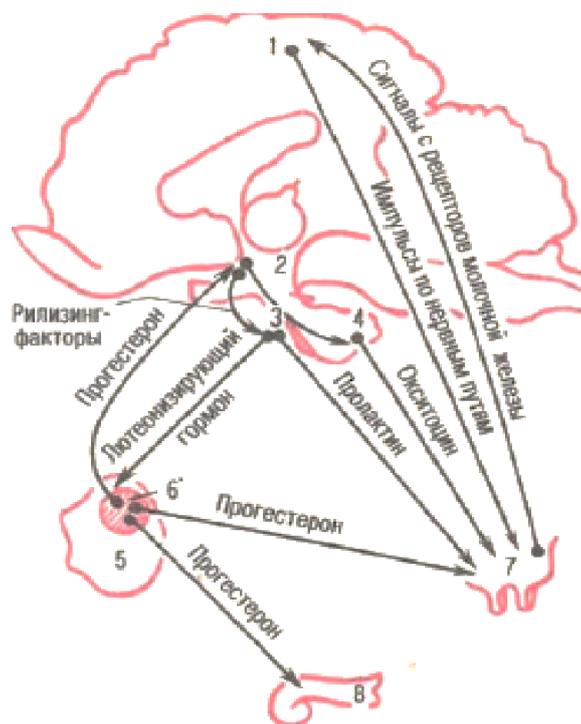


Рисунок 37 - Схема нейрогуморальной регуляции процессов воспроизведения у самок при материнской доминанте:

1 – головной мозг; 2 – гипоталамус; 3 – передняя и 4 – задняя доли гипофиза; 5- яичники; 6 – желтое тело; 7 – молочная железа; 8 – матка

*Продвижение и выживаемость спермиев в органах размножения самок.*  
 При спаривании у коров, овец и коз сперма попадает во влагалище, а у кобыл и свиней в матку. У быков, баранов и козлов эякуляция происходит очень быстро, одним импульсом. Сперма рассеивается по стенкам влагалищной части шейки матки. Перемещение спермиев через шейку, тело и рога матки происходит в результате сокращений мускулатуры этих органов. Состояние охоты у самок сопровождается резким увеличением возбудимости мускулатуры матки: повышается ее тонус и усиливаются ритмические сокращения мышц. Вследствие этого изменяется и форма матки, значительно утолщаются и укорачиваются ее тело и рога. Сильные сокращения продольных мышц тела и рогов матки одновременно сопровождаются расслаблением циркулярных мышц шейки матки и широким раскрытием ее канала. Все эти сократительные движения мускулатуры ведут к всасыванию спермиев из шейки матки и дальнейшему их перемещению к вершинам рогов и яйцепроводам. Сокращения мускулатуры матки усиливаются действием простагландинов.

Сокращения матки бывают как безусловнорефлекторного характера, при непосредственном влиянии на ее слизистую оболочку раздражителей,

связанных с введением спермы, так и условнорефлекторного, через кору головного мозга, при виде самца и пр. Манипуляция искусственного осеменения так же ведет к реактивным сокращениям матки, как и естественное спаривание.

Моторика матки зависит от функционального состояния яичников: сильные сокращения продольных мышц наблюдали у всех овец, в яичниках которых имелись зрелые фолликулы. После овуляции сокращения продольных мышц ослабевают и заменяются сокращениями циркулярных мышц, имеющими в некоторых случаях характер перестальтики. Затем наступает полное расслабление мускулатуры матки, удлинение ее рогов, перемещение всего органа в полость большого таза и полное закрытие канала шейки, делающее его непроходимым для спермы.

Сокращения матки при искусственном осеменении и естественном спаривании стимулируются выделением из задней доли гипофиза гормона окситоцина, который, действуя на гладкую мускулатуру, вызывает ее сокращения. При испуге животного, грубом и неумелом обращении с ним из надпочечников выделяется гормон адреналин, который подавляет действие окситоцина, уменьшает сокращения матки и вследствие этого снижает вероятность оплодотворения яйцеклетки.

Спермии могут достичь воронки яйцепровода коровы в течение 2-4 мин после искусственного осеменения или естественного спаривания, а у овец - через 6 мин.

У животных с маточным типом осеменения участие мускулатуры матки в продвижении спермиев более выражено. У кобыл во время охоты и «созревания фолликула матка находится в расслабленном состоянии, шейка ее раскрыта и очень чувствительна. При естественном спаривании у кобыл при виде жеребца возбуждается нервная система, отчего рефлекторно сокращается круговая мускулатура матки. Напрягается мускулатура брюшного пресса, кобыла тужится и выдавливает слизь из матки и мочу. Это сокращение бывает кратковременным, не более минуты, после чего круговая мускулатура и мускулатура брюшного пресса расслабляются, а продольные мышцы матки напрягаются, и в ней образуется полость с пониженным давлением. Такое состояние продолжается 3-5 мин; в начале этого периода происходят совокупление и эякуляция спермы. В результате всасывающего действия матки в этот момент, а также вследствие того, что эякулят жеребца выбрасывается из мочеполового канала с большой силой, сперма непосредственно попадает в полость матки и достигает вершины рогов ее в первые же секунды. Через несколько минут продольная мускулатура матки расслабляется и начинает сокращаться круговая мускулатура, что ведет к еще лучшему проникновению спермы во все складки слизистой матки, в вершины рогов; часть спермы струйкой выбрасывается через канал шейки матки во влагалище.

У свињи канал шейки матки очень длинный и сужается в передней части. На внутренней поверхности его имеются выступы, за которые при

совокуплении может удерживаться штопорообразный конец полового члена хряка. При эякуляции сперма быстро заполняет рога матки и в результате сокращений ее мускулатуры спермий уже через 10-15 мин достигают яйцепроводов.

Механизм передвижения спермиев из матки в яйцепроводы сельскохозяйственных животных менее изучен, чем перемещение их из влагалища в матку. Яйцепровод в вершине рога матки начинается очень узким отверстием. У лошади оно настолько мало, что в него с трудом проходит булавка. В связи с этим можно предполагать, что сперма перемещается в результате ее всасывания.

У овец поступление спермиев в яйцепроводы регулируется особым сфинктером, расположенным на месте впадения яйцепровода в рог матки. Расслабление этого сфинктера происходит за 10-15 ч до наступления овуляции.

В яйцепроводы попадает очень небольшое число спермиев, всего лишь десятые доли процента от общего количества, введенного при искусственном осеменении или естественном спаривании. В яйцепроводах спермий не накапливаются. Они могут присутствовать в большом числе только в шейке или рогах матки, где в течение некоторого времени сохраняются в жизнеспособном состоянии, и оттуда в период, близкий к овуляции, небольшими порциями поступают в яйцепроводы. Спермий перемещаются через яйцепроводы не сплошным потоком, а довольно разрозненно и, если не встретят яйцеклетку, попадают в брюшную полость, где и рассасываются.

Скорость продвижения спермиев зависит от состояния органов размножения самок. Чем ближе к моменту овуляции, тем выше тонус половых путей и их мышечная сократительная способность, тем быстрее спермий перемещаются через матку и яйцепроводы. Собственное, активное, направленное движение спермий проявляют только вблизи яйца.

В половых путях самок есть участки, в которых спермий могут некоторое время сохранять свою оплодотворяющую способность. У животных с маточным типом осеменения (свиньи и кобылы) - это тело и вершины рогов матки, а у животных с влагалищным типом естественного осеменения (коровы и овцы) таким участком служит шейка матки. Слизь, продуцируемая клетками эпителия матки, подавляет активность спермиев; фолликулярная жидкость способна активизировать их. Во время овуляции эта жидкость попадает в ампулу яйцепровода, а оттуда в матку и побуждает спермиев к активному движению.

В половых органах коров и овец продолжительность жизни спермиев в среднем равняется 36-48, свиней и кобыл - 24-48 ч.

Среда влагалища самок неблагоприятна для выживаемости спермиев, и они быстро гибнут, если не проникают далее вглубь половых путей.

Для выживаемости спермиев большое значение имеет общее состояние организма самок. Например, у кобыл плохой упитанности, изнуренных работой, уже через 12-24 ч после осеменения в матке находили лишь

неподвижных, погибших спермиев. Такие кобылы оставались холостыми, несмотря на повторные покрытия. У кобыл нормальной упитанности при хорошем содержании и кормлении в слизи матки выявляли подвижные спермий даже через 48 ч после осеменения.

Для длительности сохранения оплодотворяющей способности спермиев существенное значение имеет качество спермы производителей, о котором можно судить по выживаемости спермиев вне организма: чем дольше выживаемость, тем выше их оплодотворяющая способность.

### 5.3 Оплодотворение

Оплодотворением называют проникновение спермиев в цитоплазму яйца, слияние ядер спермия и яйца и образование зиготы - оплодотворенного яйца, способного расти и развиваться и дающего начало новому организму.

Яйца самок млекопитающих животных по сравнению с яйцами птиц очень малых размеров. Яйца птиц и других животных, эмбрионы которых развиваются вне организма, сохраняют запасы питательных веществ, необходимых для питания эмбриона.

Яйцо млекопитающих имеет довольно правильную шарообразную форму и называется ооцитом первого порядка; диаметр его всего 0,1-0,2 мм. Ооцит состоит из цитоплазмы с включением желточных зерен и шаровидного ядра. Он покрыт тонкой бесструктурной желточной оболочкой, над которой находится прозрачная оболочка в виде ободка. Между этими оболочками имеется околожелточное, или перивителлиновое, пространство. Прозрачную оболочку облегают лучистый венец, состоящий из нескольких слоев удлиненных мелких фолликулярных клеток. Лучистый венец обычно окружен скоплениями округлых фолликулярных клеток, оторвавшихся вместе с ооцитом от яйценосного бугорка фолликула. Фолликулярные клетки склеены между собой вязким студенистым веществом, относящимся к мукополисахаридам и содержащим гиалуроновую кислоту.

Ооциты первого порядка остаются на стадии профазы первого мейотического деления до наступления половой зрелости. При созревании того или иного фолликула прерванный процесс первого мейотического деления возобновляется, завершаясь примерно ко времени овуляции. В ядре происходит конъюгация хромосом, образование тетрад и расхождение гомологичных хромосом, а цитоплазма делится на две неравные части: образуется одна крупная клетка - ооцит второго порядка, - содержащая желток и почти всю цитоплазму, и маленькая клеточка - первый полоцит, или полярное тельце, состоящее почти исключительно из ядерного материала. При втором мейотическом делении (когда яйцо уже в яйцепроводе) ооцит снова делится на две неравные части, образуя крупную ооциду и маленький вторичный полоцит, причем обе эти клетки содержат гаплоидное число хромосом. Каждая особь получает ровно половину хромосом и генов от матери, а другую половину - от отца.

У самок сельскохозяйственных животных ооциты живут очень недолго. Если контакт со спермиями не произойдет в течение 6-10 ч после выхода их из фолликула, структура ооцитов меняется, цитоплазма сморщивается, и они гибнут.

Эффективность спаривания сельскохозяйственных животных в значительной мере зависит от своевременности их покрытия. Поскольку яйцо по выходе из яичника способно к оплодотворению всего лишь несколько часов, то спаривание животных следует проводить перед овуляцией, как можно ближе к ее началу.

Яйца млекопитающих не имеют аппарата движения и самостоятельно не перемещаются. Вышедший из фолликула ооцит вместе с окружающими его фолликулярными клетками попадает в яйцепровод. Продвижение его происходит благодаря сокращению мускулатуры стенок яйцепровода. Яйцо перемещается очень медленно, так как перистальтические сокращения мускулатуры стенок яйцепровода чередуются антиперистальтическими.

Проникшие в яйцепровод спермин окружают яйцо и внедряются в лучистый венец. Они выделяют ряд ферментов, один из которых - гиалуронидаза - вызывает распад межклеточного вещества лучистого венца, и клетки его отпадают. Спермий проникают в прозрачную оболочку и околожелточное пространство, после чего происходит второе мейотическое деление. После выделения второго полярного тела один из спермиев, внедрившихся в около желточное пространство, проникает сквозь желточную оболочку в цитоплазму яйца. Хвост у него отпадает, а головка быстро набухает, достигая размеров ядра. Затем головка спермия и ядро яйца сливаются и дают начало новому организму - *зиготе*. Последняя дробится на два бластомера (дочерние клетки), каждый из которых одновременно или последовательно снова делится на два бластомера.

Оплодотворение происходит в ближайшей к яичнику трети яйцепровода. Образовавшаяся после оплодотворения зигота постепенно продвигается по направлению к матке. Она выходит в матку у свиней на 3-4 сутки, у коров и овец на 4-5, а у лошадей - на 5-7 сутки после овуляции. Зигота достигает рога матки, находясь в стадии морулы, и представляет собой скопление бластомеров без обособленной полости. По внешнему виду она похожа на ягоду малины, а по объему почти не превышает зиготы в ее первоначальном виде, так как дробящиеся бластомеры уменьшаются в размерах.

В результате спаривания или искусственного осеменения в одном половом цикле не все самки становятся беременными. Часто беременность достигается путем многократных повторных покрытий в последующие половые циклы. Несоответствие между количеством осеменений самок и числом рожденного молодняка может быть, как вследствие отсутствия оплодотворения, так и гибели зародышей. Развитие эмбриона может быть нарушено на разных этапах и в зависимости от ряда причин. Чаще всего его гибель (*эмбриональная смертность*) происходит в первые недели

беременности, когда эмбрионы и их оболочка очень малы и могут рассосаться в матке, так что аборта (выкидыша) не возникает.

В результате у одноплодных животных отмечают лишь запаздывание повторной течки: самка приходит в охоту не через 3 нед., а спустя 30-40 дней и более. У многоплодных животных (свиней, овец) может погибнуть лишь часть эмбрионов, а остальные нормально развиваются. В таких случаях плодовитость этих животных уменьшается. Эмбриональная смертность может быть вызвана не только специфическими заболеваниями, она встречается и у здоровых самок вследствие ряда причин. К ним относят несвоевременное покрытие (спаривание после овуляции) в период течки, которое может привести к развитию нежизнеспособного приплода; спаривание в чрезмерно ранние сроки после родов. Последнее относится к коровам, у которых во время первой течки, отмечают незавершенность после отельных процессов. Первая течка может наступить через 2-3 недели после отела, но у отдельных коров слизистая матки к этому времени еще не приходит в нормальное состояние. При осеменении таких коров восстановительные процессы затрудняются, а в некоторых случаях возникают заболевания органов размножения и бесплодие.

#### Оплодотворение

яйцеклетки может наступить при раннем после отельного осеменения, так, как это происходит в яйцепроводе, но *имплантации* (прикрепления) зародыша в матке не наступает, что ведет к его гибели.

В ответ на введение спермы в матку с незаконченным процессом обновления эндометрия организм вырабатывает антитела против спермиев: спермиоагглютинины, спермиотоксины и др. Они вызывают гибель зародыша не только при первом осеменении, но, сохраняясь в крови длительное время, препятствуют оплодотворению яйцеклетки и нормальному развитию эмбриона при последующих покрытиях. Обновление структур эндометрия у большинства коров заканчивается к 40-50 - му дн. после отела.

Частые осеменения неоплодотворяющихся коров повышают титр антител в их крови против спермиев. В процессе воспроизведения в системах самка -спермий и самка - эмбрион образуются иммунные связи, которые в благоприятных условиях заканчиваются нормальным оплодотворением и эмбриогенезом, а при нарастании иммунных противоречий - пренатальной гибелью эмбриона.

На эмбриогенез отрицательно влияют слишком низкий и слишком высокий энергетические уровни питания. При голодании в крови резко снижается уровень глюкозы, что нарушает гонадотропную функцию гипофиза, вследствие этого ухудшается процесс имплантации и зародыш гибнет. У ожиревших животных оплодотворение может не произойти из-за биологической неполноценности яйцеклеток или гибели зародыша на ранних стадиях эмбриогенеза. Отрицательно влияет и белковый дефицит, а избыток концентрированных кормов в рационе при недостатке грубых и сочных резко снижает оплодотворяемость самок и жизнеспособность новорожденных. Для физиологически полноценной беременности большое значение имеет

достаточное содержание микроэлементов и витаминов (особенно витамина А) в кормах.

#### 5.4 Беременность

Беременность - это период от оплодотворения до рождения плода. У кобыл это состояние называют жеребостью, у коров - стельностью, у овец - суягностью, у свиней - супоросностью.

В зиготе млекопитающих, находящихся в стадии морулы, различают два слоя клеток: светлые и темные. Более светлые клетки образуют наружный слой, под ними располагаются массы темных клеток. Светлые клетки играют большую роль в питании зародыша, поэтому этот слой называют *трофобластом* (питательным слоем). Сам зародыш развивается из темных центральных клеток (эмбриобластов). Образующуюся полость в моруле именуют *бластоцистой* - зародышевым пузырьком.

У сельскохозяйственных животных бластоциста в первые четыре дня пребывания в матке сохраняет прозрачную оболочку; питательная функция клеток трофобласта, прилегающего изнутри к прозрачной оболочке, проявляется уже и в это время. Постепенно бластоциста увеличивается в размере, прозрачная оболочка истончается и разрывается. После этого начинает быстро расти и плодное яйцо, в котором образуется желточный пузырь, наполненный прозрачной белковой жидкостью, ассимилированной трофобластом из секрета слизистой матки.

Одновременно с образованием желточного пузыря формируются зародыш и зародышевые (околоплодные) оболочки: водная - амнион, мочева - аллантоис и сосудистая - хорион. (рис. 38). Образование этих оболочек у лошадей и коров в основном заканчивается через 2 мес. после оплодотворения яйца, а у овец и свиней - через месяц. Амнион образует околоплодный пузырь; аллантоис - пузырь, облегающий амнион; к наружной поверхности аллантоиса прилегает третья оболочка - хорион, вместе с аллантоисом формируя аллантохорион. В последнем возникает кровеносная сеть - разветвления пупочных сосудов, по которым питательные вещества поступают к органам плода и удаляются продукты обмена.

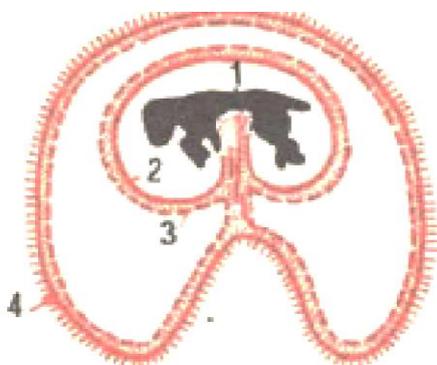


Рисунок 38 - Схема околоплодных оболочек у лошади:  
1 - плод; 2 - амнион; 3 - аллантоис; 4 - хорион

Наружная оболочка - *хорион* у большинства млекопитающих вместе со слизистой оболочкой матки образует *плаценту*, или детское место.

*Плацента* - это сложный орган, состоящий из измененной слизистой оболочки матки и хориона. При формировании плаценты поверхность хориона становится неровной на всем своем протяжении или на отдельных участках. На хорионе образуются выступы - *ворсинки*, которые входят в соответствующие углубления слизистой матки - *крипты*. У лошадей и свиней ворсинки в этих углублениях только прикасаются к эпителию слизистой матки, который выделяет питательную жидкость - *эмбриотроф*, или маточное молоко. Эмбриотроф состоит из секрета эпителия, смешанного с лимфой, трансудирующей изотечной слизистой оболочки матки. В его состав входят также остатки лейкоцитов, эритроцитов и продукты распада клеточных элементов.

Плаценту, ворсинки которой лишь прикасаются к эпителию слизистой матки, называют *эмбриотрофной* или *эпителиохориальной*. В связи с таким строением плаценты у кобыл и свиней при родах и абортах ворсинки хориона вытягиваются из углублений слизистой матки, не разрушая ее.

У жвачных плацента более сложная. Наружная поверхность хориона в большей части гладкая, и лишь в определенных местах расположены участки детской плаценты - *котиледоны*, где сгруппированы сильноветвящиеся ворсинки. У плода крупного рогатого скота бывает 80-100 котиледонов. На слизистой матки жвачных соответственно котиледонам развиваются материнские части плаценты - *карункулы*, имеющие вид грибовидных, сидящих на ножках образований с множеством углублений. В них слизистая матки утрачивает свой эпителий, ворсинки хориона проникают прямо в соединительную ткань и, следовательно, более приближены к кровеносным сосудам матери. Такую плаценту называют *десмохориальной*.

У хищников и грызунов, кроме эпителия, исчезают соединительнотканые клетки и мускульная оболочка сосудов, так что эпителий хориона непосредственно прилегает к эндотелию кровеносных сосудов матки (*эндотелиохориальная плацента*).

В эмбриональном развитии животного выделяют три периода: *зародышевый*, когда формируется бластоциста, образуется трофобласт, начинается закладка зародышевых листков, плодных оболочек; *предплодный* - переходный период от зародышевого к плодному, заканчивающийся в конце первой трети беременности, в данный период происходит закладка всех органов; *плодный* - от конца предплодного до рождения животного, в это время продолжают расти и развиваться все органы, и плод формируется в особь, сходную с родительскими организмами.

Продолжительность беременности у животных разных видов указаны в таблице 7.

На продолжительность беременности влияют в некоторой степени климатические факторы и условия питания. При плохом кормлении срок

вынашивания плода удлиняется. Плоды мужского пола развиваются несколько длительнее, чем женского. Например, жеребчики вынашиваются в среднем на 1-2 дн. дольше, чем кобылицы, а бычки - на 3-5 дней дольше, чем телочки.

Таблица 7 - Продолжительность беременности, дней

Животные	В среднем	Колебания
Лошади	340	307-412
Ослы	380	360-390
Коровы	285	240-310
Верблюды	365	335-395
Северные олени	225	195-243
Свиньи	114	110-140
Овцы и козы	150	140-160
Собаки	62	59-65
Лисицы	51	51-54
Кошки	58	55-60
Норки	42	37-80
Соболя	-	250-300
Кролики	30	28-33

*Питание плода.* Пока оплодотворенное яйцо продвигается по яйцепроводу, в матке не происходит изменений. Но как только оно попадает в матку, ее слизистая оболочка начинает изменяться: кровеносные сосуды расширяются, лимфатические узлы увеличиваются, с поверхности эпителия исчезают реснички.

У лошади и свиньи эпителий хориона не вплотную соприкасается с эпителием слизистой матки, между ними остается пространство, заполненное эмбриотрофом, который всасывается и перерабатывается хорионом. Плод в течение всей беременности питается эмбриотрофом, поэтому достаточное отделение последнего имеет большое значение для нормального развития плода.

У животных с более сложной плацентой питание зародыша вначале, до ее образования, эмбриотрофное, но по мере развития плаценты и тесного соединения хориона с тканями матки (имплантация) питательные вещества начинают поступать из крови матери.

Через ворсинки хориона эмбрион получает питательные вещества, кислород и освобождается от двуокиси углерода и ненужных продуктов обмена. Процесс питания плода через хорион состоит из ряда сложнейших биохимических реакций и ферментативных процессов. Переход различных веществ из крови матери в кровь плода осуществляется строго избирательно. Уровень различных веществ в крови плода, в частности минеральных веществ, таких, как Са, К, Na и Fe, отличается от их содержания в крови матери.

Высокомолекулярные белки крови матери при помощи ферментов расщепляются в хорионе до альбумоз, а затем вновь синтезируются в теле плода. Жиры и сложные углеводы также сначала распадаются в плаценте, а затем снова синтезируются.

Плацента способна не только усваивать и перерабатывать вещества, поступающие из крови матери, но и накапливать их, например, витамины. Через плаценту легко проходят гормоны, некоторые антитела, вырабатываемые организмом матери, но она не пропускает многие виды микроорганизмов и паразитов, предохраняя развивающийся эмбрион. Избирательная способность эпителия хориона пропускать одни вещества из крови матери в кровь плода и задерживать или подвергать биохимической обработке другие получила название *плацентарного барьера*.

Передача нервных импульсов от матери плоду происходит через плаценту посредством особых веществ - *медиаторов*. Однако не только материнский организм оказывает влияние на плод, но имеются и обратные отношения.

*Кровообращение плода.* В эмбриональный период легкие не функционируют, поэтому кровообращение у эмбриона существенно отличается от кровообращения у взрослых животных; оно связано с плацентой и называется плацентарным.

От подвздошной артерии ответвляются две пупочные артерии, которые выходят из плода через пупочное отверстие, затем разветвляются в аллантохорионе и образуют густую сеть кровеносных сосудов и капилляров, входящих в ворсинки хориона (рис. 39). Мелкие кровеносные сосуды соединяются в пупочные вены, которые через пупочное отверстие входят в тело плода. По этим венам кровь, идущая от хориона, направляется к печени, оттуда в воротную вену и далее в правое предсердие. В перегородке между правым и левым предсердиями расположено овальное отверстие с клапаном. Легочная артерия, идущая от правого желудочка, соединена с аортой временно образующимся сосудом - боталловым протоком. Из правого предсердия часть крови попадает в левое предсердие, где смешивается с венозной кровью из легочной вены. Остальная кровь поступает в правый желудочек и из него через боталлов проток примешивается к крови аорты. Система кровоснабжения плода замкнутая, и кровь матери нигде не попадает в кровеносные сосуды плода и наоборот. Все органы и ткани тела эмбриона снабжаются смешанной кровью с небольшим содержанием кислорода и с повышенным содержанием двуокиси углерода.

Гемоглобин эритроцитов плода называют утробным гемоглобином. В отличие от гемоглобина крови взрослых животных утробный гемоглобин легче соединяется с кислородом, более резистентен к кислотам и щелочам. К концу утробного периода эти свойства теряются.

С момента рождения у животного начинают функционировать легкие. Боталлов проток закрывается, и кровь из правого желудочка поступает в легочную артерию. Отверстие между правым и левым предсердиями

зарастает, и кровь в левое предсердие поступает только из легочных вен. Пупочные вены и артерии закручиваются, и из них образуются связки.

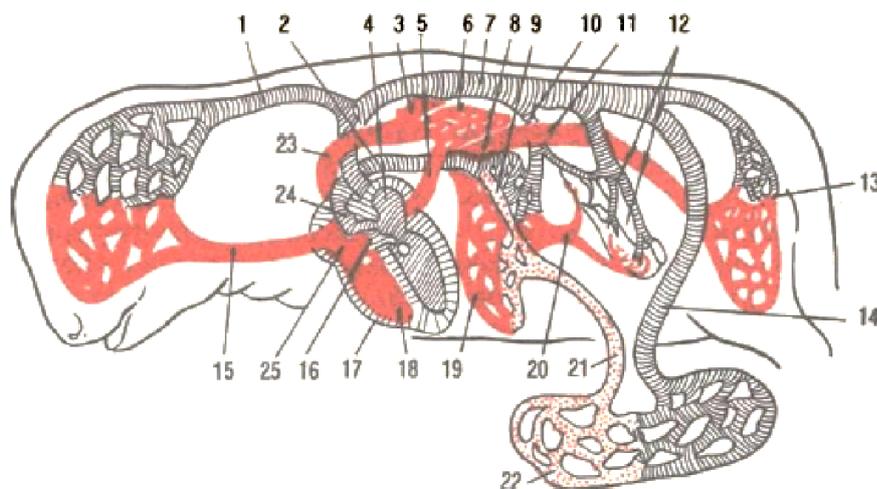


Рисунок 39 - Схема плацентарного кровообращения:

*1 – плечеголовной ствол; 2 – каудальная полая вена; 3 – артериальный проток; 4 – левое предсердие; 5 – легочная вена; 6 – капилляры в легких; 7 – аорта; 8 – печеночная вена; 9 – венозный проток; 10 – чревная артерия; 11 – брызжеечная артерия; 12 – капиллярная сеть ЖКТ; 13 – капилляры тела; 14 – пупочная артерия; 15 – краниальная полая вена; 16 – овальное отверстие; 17 – правый желудочек; 18 – левый желудочек; 19 – капиллярная сеть в печени; 20 – воротная вена; 21 – пупочная артерия; 22 – капиллярная сеть в плаценте; 23 – легочная артерия; 24 – межвенозный бугорок; 25 – правое предсердие*

*Обмен веществ у плода.* Процессы ассимиляции у плода значительно преобладают над процессами диссимиляции, что обеспечивает его быстрый рост. Плоду не нужно тратить много энергии, так как внутренние органы его, за исключением сердца, почти не работают, потери тепла нет, а двигательные реакции его органов не требуют больших затрат энергии.

Кишечник у плода начинает слабо функционировать лишь во второй половине эмбрионального развития. В нем выделяются ферменты и скапливается первородный кал (меконий), состоящий из желчи, эпидермиса и пр. Желчь вырабатывается печенью, которая начинает функционировать на довольно ранних стадиях развития. Чешуйки эпидермиса заглатываются плодом. Первородный кал отделяется в околоплодную жидкость еще до рождения и может снова заглатываться. Почки плода выделяют зародышевую мочу.

Сокращения мускулатуры плода, движение его конечностей можно проследить, начиная с середины беременности. Движение плода усиливается как от действия механических факторов (давления), так и при повышении температуры в его тканях и чрезмерного накопления двуокси углерода. Плод обладает кожной чувствительностью, и у него функционирует центр, регулирующий деятельность сердца. Усиление движения плода отмечают и при изменении состава крови матери. Таким образом, основная реакция плода в утробе матери на меняющиеся условия состоит в сокращении мускулатуры

(в основном мускулатуры конечностей). Следовательно, безусловная рефлекторная деятельность у плода довольно выражена. Однако головной мозг эмбриона находится в состоянии покоя, как бы в глубоком сне, поэтому условно-рефлекторной деятельности у него нет. У плода функционируют внутрисекреторные железы, то есть вырабатываются некоторые гормоны: инсулин, гормон роста и др.

*Влияние беременности на организм самки.* С наступлением беременности у самок изменяются функции многих органов, и в частности внутренней секреции. Механизм взаимоотношений эндокринных желез в этот период очень сложен и не вполне ясен.

Эстрогенный гормон, вырабатываемый в яичниках во время роста фолликулов, обуславливает рост (гиперплазию) мускулатуры матки и разрастание (пролиферацию) ее слизистой. Прогестерон, вырабатываемый желтым телом, способствует скреплению (нидации) плода с маткой и понижает чувствительность матки к окситоцину. В яичниках самок, как правило, прекращаются рост фолликулов и овуляция. Однако у кобыл в первые месяцы жеребости в яичниках может происходить созревание фолликулов и даже отмечается овуляция. В период беременности у всех животных плацента вырабатывает большое количество эстрогенов и прогестерона. У однокопытных животных имеются видовые особенности нейрогуморальной регуляции функции воспроизведения. У кобыл в первый месяц жеребости отмечают высокую гонадотропную активность гипофиза и недостаточную активность желтого тела. В яичниках жеребых кобыл в данный период созревают новые фолликулы, в крови увеличивается содержание производимых ими эстрогенов, и в то же время матка подвергается специфическому влиянию находящейся в ней бластоцисты. В таких сложных условиях в слизистой матке образуются специфические структуры - эндометральные чаши, выполняющие функции временных эндокринных желез (клетки их синтезируют и выделяют в кровь гонадотропины, вызывающие рост и развитие дополнительных крупных фолликулов). После овуляции на их месте формируются желтые тела, которые выделяют значительное количество прогестерона, что способствует прикреплению зародыша. Под действием прогестерона начинается дегенерация эндометральных чашевидных структур, прекращается выработка маточных гонадотропинов. К 3-3,5 мес. жеребости регулирование соотношения прогестеронов и эстрогенов осуществляется в плаценте, где эти гормоны начинают синтезироваться.

В первый период беременности самки лучше усваивают корм, становятся более упитанными, но к концу беременности некоторые из них худеют.

Во время беременности в печени накапливается гликоген, в крови повышается количество нейтральных жиров, липидов и холестерина. Увеличивается общий объем крови, но морфологический состав ее мало меняется. Количество гемоглобина остается в норме, повышается

свертываемость, скорость оседания эритроцитов (СОЭ) увеличивается. Количество кальция и фосфора в крови во вторую половину беременности уменьшается, что, по-видимому, связано с большой тратой этих веществ на формирование плода. Количество калия повышается.

Нарушение минерального обмена у беременных животных ведет к неравномерному росту рога и быстрому стиранию зубов. Увеличивающаяся потребность в крови в связи с ее большим притоком к матке ведет к некоторой гипертрофии сердечной мышцы. *Учащается дыхание, которое* становится грудным в результате повышения внутрибрюшного давления в связи с ростом плода. Усиливается деятельность почек, выделяется больше мочи, мочеиспускание и выделение кала становятся более частыми.

*Латентная стадия беременности.* У некоторых видов животных (соболя, норки, горностаи, косули и др.) зародыш длительное время находится в матке, не прикрепляясь к ее стенке. Такое состояние характерно для соболей, у которых спаривание происходит в июле, а щенение - в апреле - начале мая, но еще в феврале у них в матке присутствуют свободные, не прикрепившиеся бластоцисты. Этот период, когда не прикрепившийся зародыш задерживается в своем развитии, называют латентным периодом беременности. Его появление связывают с гормональной неактивностью желтых тел в этот период, Биологический смысл латентного периода беременности - рождение приплода в наиболее благоприятное для воспитания и кормления время - весной.

## 5.5 Роды

Рождение живого плода - сложный физиологический процесс. Нормальные роды, являющиеся результатом законченного эмбрионального развития плода, не бывают внезапными. Организм самки подготавливается к этому акту, а также к дальнейшему постэмбриональному воспитанию новорожденного. Ткани, окружающие шейку матки, вагину и вульву, набухают. За 3- 4 недели у коров и кобыл образуется отек вымени, который затем все более увеличивается. Непосредственно перед родами в вымени начинается секреция молозива. Связочный аппарат родополовых путей в последние дни расслабляется, по обе стороны хвоста формируются глубокие впадины, что особенно заметно у коров. Расслабление *связок наступает* под влиянием гормона релаксина, продуцируемого желтым телом в конце беременности.

Желтое тело, а затем и плацента вырабатывают гормон прогестерон, который понижает возбудимость мускулатуры матки, делает ее способной растягиваться под влиянием давления увеличивающегося плодного пузыря до очень больших размеров. Но к концу беременности продукция этого гормона значительно уменьшается, а возможно, и прекращается.

Взамен прекращающейся эндокринной деятельности плаценты начинает активно действовать яичник, продуцируя эстрогенные гормоны и тем самым способствуя повышению чувствительности мускулатуры матки к

ацетилхолину, образуемому в окончаниях парасимпатических нервных волокон и служащему раздражителем гладкой мускулатуры. Возрастает чувствительность и к окситоцину, который вызывает сокращения мускулатуры матки.

Таким образом, благодаря снятию блокирующего действия прогестерона и наличию возбуждающих веществ - ацетилхолина и окситоцина - матка подготавливается к родам. Для раздражения ее интерорецепторов необходимы импульсы. Они исходят от созревшего плода, который начинает усиленно двигаться. В ответ на это мускулатура матки ритмически сокращается - возникают родовые схватки.

Процесс родов делят на три фазы: раскрытия родовых путей; выведения плода; послеродовая фаза.

В первой фазе начинаются родовые схватки, или потуги, длящиеся несколько часов и приводящие к раскрытию шейки матки. Наполненные водами плодные оболочки оттесняются и способствуют расширению вагины и вульвы. Плодные пузыри разрываются, плодные воды вытекают, отчего поверхность родовых путей становится гладкой и скользкой.

Первая фаза родов переходит во вторую фазу - выведения плода. Эта фаза у коров продолжается от 20 мин до 1-2 ч, у кобыл - 5-20 мин, у овец - до 2 ч, у свиней - 4-5 ч и более.

Во время третьей фазы выходят плодные оболочки - послед. У крупного рогатого скота отделение последа происходит через 8 - 10 ч, у овец и коз - несколько ранее, а у кобыл - через полчаса - час после рождения плода. У свиней послед отделяется обычно после рождения каждого плода.

Роды у животных происходят чаще ночью, то есть в период наиболее тихой и спокойной обстановки. Вероятно, в ночное время понижается тормозящее влияние коры больших полушарий на подкорковые центры, что благоприятствует процессу родов. Внезапный шум, яркое освещение могут затормозить или даже прервать процесс родов (рис. 40).



Рисунок 40 - Роды крупного рогатого скота

*Трансплантация зигот.* В последние годы в ряде стран ведутся интенсивные исследования по трансплантации зигот у самок крупного рогатого скота. Вначале пересаживали неоплодотворенную яйцеклетку, извлекаемую из фолликулов перед овуляцией. В настоящее время проводят в

основном трансплантацию оплодотворенных яиц. Этот метод позволяет ускорить размножение животных ценных линий. При обработке доноров гормонами можно получить от них одновременно несколько зрелых яиц и пересаживать их реципиентам, менее ценным в племенном отношении. Известно два основных метода трансплантации зигот: хирургический и нехирургический. При использовании хирургического метода делают лапаротомию в подвздошной области и специальной пипеткой (можно глазной или пастеровской) зиготу в небольшом количестве физиологического раствора вводят в яйцевод или рог матки. Зародыши на стадии двух- четырех бластомеров переносят в яйцевод, а на более поздних стадиях развития - в рог матки. Нехирургический метод состоит в том, что зиготу вводят глубоко в матку при помощи прибора, напоминающего шприц для искусственного осеменения. Методика трансплантации зигот открывает большие перспективы, как для молочного, так и для мясного скотоводства.

### **5.6 Особенности размножения птиц**

Взрослые самки птиц в норме имеют только левые развитые и функционирующие яичник и яйцевод. Правые яичник и яйцевод тоже закладываются в эмбриональном периоде, но остаются недоразвитыми.

Продуктивность домашней птицы, особенно курицы-несушки, в основном связана с деятельностью органов размножения. В период яйцекладки органы размножения у кур сильно увеличиваются: яйцевод достигает 65-70 см длины при массе 75-80 г, а яичники весят почти 40 г.

В период паузы в яйцекладке, во время линьки яйцевод сокращается до 17-20 см при массе 4 г, а яичник весит всего лишь около 3 г.

Яичник представляет собой гроздь фолликулов разной величины и зрелости. Всего в яичнике курицы-несушки насчитывают от 500 до 3500 яйцеклеток, находящихся на разных стадиях развития. В самых ранних стадиях яйцеклетки очень малы - около 40 мкм. Более зрелые яйцеклетки окружены фолликулярным эпителием, от которого отделены нежной желточной оболочкой. Развиваясь и накапливая желток, яйцеклетки превращаются в большие шары — яичные желтки, достигающие 35-40 мм в диаметре.

На ранних стадиях развития яйцеклетка серо-белого цвета, более зрелая - желтоватого, а созревшая желтого, что зависит от содержания каротиноидов. В точке, где образуется латембра (колбообразный тяж), сначала формируется светлый желток, затем концентрическими слоями в течение нескольких дней откладываются слои белого и желтого желтка. Желтый слой образуется в течение дня до полуночи, а светлый - в продолжение остальной части ночи.

На поверхности желтка расположен зародышевый диск (собственно яйцеклетка) - белое пятнышко величиной 1-2 мм в диаметре.

*Процесс овуляции, формирование яйца и яйцекладка.* К признакам скорой овуляции относят увеличение полостной жидкости в области яичника и яйцевода и активную перистальтику воронки яйцевода. Овуляция

происходит быстро, в течение 1-2 мин; разрыв фолликула начинается с одного конца стигмы и продолжается по всей ее длине, яйцеклетка выходит из фолликула и попадает в брюшную полость или в воронку яйцевода. Воронка яйцевода своими широкими краями охватывает и поглощает овулированную яйцеклетку, вращая ее до тех пор, пока верхние стенки воронки не сомкнутся. Процесс поглощения яйца воронкой продолжается 5-7 мин, а прохождение его по верхней части яйцевода до белковой - около 15-18 мин. Белковая часть яйцевода представляет собой трубку длиной 30-40 см; в ней формируемое яйцо в течение 3-3,5 ч обволакивается белком и затем переходит в перешеек - узкий участок длиной 8-10 см, способный расширяться. Здесь яйцо находится 1-1,5 ч. Продолжением перешейка является матка - расширенная мускулистая, богатая железами часть яйцевода (рис. 41).

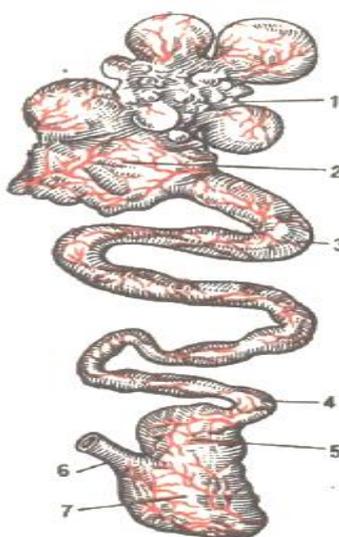


Рисунок 41 - Органы размножения курицы:

1 – яичник; 2 – воронка яйцевода; 3 – белковая часть яйцевода; 4 – перешеек; 5 – матка; 6 – прямая кишка; 7 – клоака

В матке яйцо находится довольно долго - около 20 ч, и здесь заканчивается его формирование. В белковой части яйцевода образуется лишь 40-50 % белка. Остальной белок откладывается на яйцо в перешейке и матке, пока яйцо не покроется подскорлупными оболочками. Формирование подскорлупных оболочек начинается в перешейке, но, когда яйцо попадает в матку, оно еще очень пористое, и здесь в первые 8 ч вода и соли проникают через поры в яйцо. В матке образуется известковая оболочка яйца - скорлупа.

Откладывание яиц происходит через влагалище. *Влагалище* - это мускулистое широкое образование, длина его соответствует длине яйца. При снесении яйца матка опускается, влагалище и клоака выворачиваются, и яйцо выскальзывает через верхний край влагалища наружу, почти не соприкасаясь с влагалищем и клоакой.

В скорлупе имеется много пор, через которые при развитии эмбриона осуществляются газообмен и испарение воды. Если яйца хранятся долго, часть влаги из них испаряется и увеличивается пуга - воздушная камера на тупом конце яйца.

*Закономерности овуляции у кур.* Яйцекладка у кур проходит циклично. Цикл снесения - это число дней, когда яйцекладка идет ежедневно, без перерыва. Длительность цикла зависит от продолжительности формирования яйца в яйцеводе (23-30 ч). У большинства кур-несушек овуляция происходит через 10-30 мин после снесения предыдущего яйца. Куры несутся обычно при дневном свете, и, если яйцо не снесено до темноты, оно задерживается до следующего дня. Поэтому интервалы между циклами определяются задержкой снесения яйца и последующей овуляции в связи с наступлением темноты.

*Нейрогуморальная регуляция яйцекладки.* Передняя доля гипофиза птиц выделяет в кровь гонадотропный гормон, стимулирующий созревание фолликулов в яичнике. Гипофиз синтезирует также лютеинизирующий гормон, под влиянием которого происходит овуляция. В яичнике образуются фолликулярный гормон и гормон желтого тела. Фолликулярный гормон, или эстрин, синтезируется клетками стенок фолликулов. Под влиянием этого гормона яйцевод сильно увеличивается и железы его начинают выделять секреты. Кроме того, эстрин способствует повышению обмена веществ и направляет его так, чтобы обеспечить запас веществ, необходимых для образования яйца. Гормон желтого тела, или прогестерон, образуется в овулировавшем фолликуле яичника.

Яйценоскость зависит от условий окружающей среды. Свет - наиболее важный фактор. Изменяя продолжительность светового дня, можно влиять на яйцекладку, усиливая функции гипоталамо-гипофизарной системы. Если кур освещать дополнительно искусственным светом, то можно добиться яйцекладки в любое время суток. Вероятно, тут действуют не только гормональные факторы, но и то, что при более длинном световом дне птица поедает больше корма, в ее организм поступает больше питательных веществ.

На яйцекладку влияет и воздействие на нервную систему. Так, если спугнуть несущуюся курицу с гнезда, то она снесет яйцо значительно позднее. Испуг несушек не только снижает количество яиц, но и ухудшает их качество, так как появляется много яиц с кровяными точками.

У кур овуляция и оплодотворение происходят с незначительным перерывом, не превышающим 20 мин. Если в течение этого времени оплодотворение не произошло, то яйцо остается неоплодотворенным, несмотря на присутствие спермиев в яйцеводе.

Продолжительность эмбрионального развития птиц при искусственной инкубации следующая: куры - 20-21 сут, утки и индейки - 27-28, гуси - 29-30 сут. Процесс дробления оплодотворенной яйцеклетки начинается в перешейке, через 4-5 ч после овуляции; при попадании зиготы в матку количество бластомеров достигает 4-8, а через 24 ч после начала

оплодотворения уже 256. В таком виде яйцо откладывается. При отсутствии необходимых внешних условий развитие зародыша приостанавливается, жизнеспособность его постепенно снижается и через 25-30 дн. после откладки яйца зародыш погибает. Чем раньше после снесения яйцо поступает в инкубатор, тем лучше протекает развитие эмбриона.

*Органы размножения самцов.* У самцов кур слабо развиты придатки, половой член редуцирован; у селезня и гусака он образован из складок вентральной стенки клоаки, у петуха его нет. Семенники бобовидной формы лежат у дорсальной стенки полости тела; левый крупнее правого. Весной семенники сильно увеличиваются. Спермий образуются в извитых канальцах семенников, оттуда продвигаются в спермиовыносящий канал и спермиопровод, который открывается на небольшом сосочке, расположенном на латеральной стенке клоаки. Придаточных половых желез у птиц нет (рис. 42).

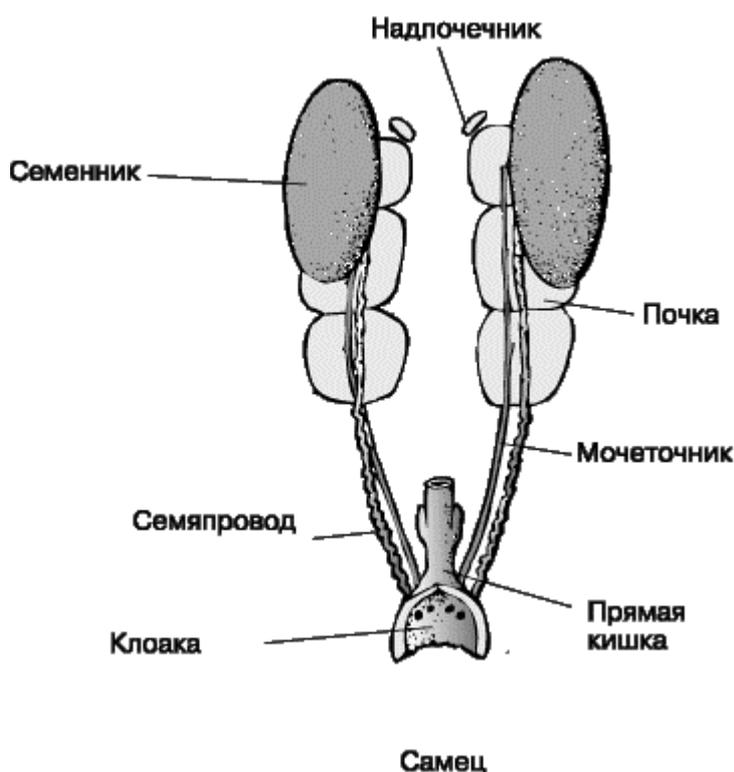


Рисунок 42 – Схема строения органов размножения у птиц (самец)

Объем эякулята петуха 0,5-0,8 мл, концентрация спермиев (количество их в 1 мл) достигает 7 млрд. Спермий длительное время могут сохранять оплодотворяющую способность в яйцевыводящих путях самок. После отсадки самцов куры несут оплодотворенные яйца до 20 дн, а индейки и гуси значительно больший срок.

При подсадке петухов к курам, которые ранее не спаривались с петухами, первые оплодотворенные яйца появляются лишь на третий день. Спермий не сразу после спаривания или искусственного осеменения

достигают воронки яйцевода, где происходит оплодотворение. После введения спермы спермии вначале находятся во влагалище и лишь через 5 ч появляются в значительном количестве и в матке.

Через сутки спермий обнаруживают в перешейке и прилегающем к нему конце белковой части, а затем и в воронке яйцевода. У кур, постоянно находящихся с петухами, все отделы яйцевода наполнены спермиями. После отсадки петухов количество спермиев в яйцеводах кур постепенно уменьшается и одновременно снижается и оплодотворенность яиц. Однако отдельные спермии находили во всех частях яйцевода даже через 75 дней после прекращения спаривания, причем они не были деформированы, хотя и не обладали оплодотворяющей способностью.

### ***Работа № 5.1 Состав спермы***

**Ход работы:** при внешнем осмотре полученных эякулятов спермы обращают внимание на соотношение между объемом спермиев и объемом секрета придаточных половых желез у разных видов животных, учитывая, что объем спермиев у жеребцов и хряков составляет 2-5 %, а у быка и барана 25 – 50 % объема эякулята.

*Изучение строения спермиев.* На предметное стекло с помощью стеклянной палочки наносят каплю, спермы и покрывают покровным стеклом. К капле спермы быка, барана добавляют 1 каплю 1 %-ного раствора хлористого натрия или лимоннокислого натрия для разбавления спермы. Капли спермы разных животных просматривают под микроскопом при большом увеличении (не менее 600 раз). Обращают внимание на то, что спермии состоят из головки, шейки, тела и хвоста.

*Изучение движение спермиев.* Ход работы тот же, что и при изучении строения спермиев. Под микроскопом просматривают капли свежеполученной спермы. При работе используют подогревательный столик или термостат для микроскопа. Наблюдают следующие движения спермиев: колебательное, поступательно - прямолинейное, манежное.

### ***Работа №5.2 Влияние осмотического давления на спермии***

**Ход работы:** на предметное стекло палочкой наносят каплю спермы, покрывают покровным стеклом и под микроскопом определяют подвижность спермиев. Таким же путем исследует сперму следующих вариантах ее разбавления:

- а) к капле спермы добавляют 2-3 капли 1%-ного раствора хлористого натрия;
- б) к капле спермы добавляют 2-3 капли 3%-ного раствора хлористого натрия;
- в) к капле спермы добавляют 2-3 капли дистиллированной или водопроводной воды.

Все указанные микроскопические исследования проводят в теплой комнате, желателно пользоваться подогревательным столиком или

термостатом для микроскопа.

### ***Работа № 5.3 Влияние температуры на спермии***

**Ход работы:** на предметное стекло стеклянной палочкой наносят каплю, спермы и под микроскопом определяют характер движения спермиев. Вначале сперму просматривают при температуре 18-25° С (температура воздуха аудитории), затем подвижность спермиев определяют при температуре 38 - 40°С, под микроскопом в термостате или на столике с теплой водой. Затем каплю, спермы быстро охлаждают, помещая на 1-2 мин предметное стекло со спермой на чашку со льдом так, чтобы вода не попала на сперму. Протирают марлевой салфеткой нижнюю поверхность предметного стекла и помещают под микроскопом. Наблюдают за движением спермиев при согревании капли спермы. Новую каплю, спермы на предметном стекле нагревают, поместив на 1-2 мин на чашку с горячей водой (температура воды 50-55°С), затем просматривают под микроскопом при температуре 38–40°С. Наблюдают за движением спермиев.

### ***Работа № 4. Влияние кислотности среды на спермии***

**Ход работы:** на предметное стекло наносят палочкой две капли спермы. К одной из них добавляют каплю 1%-ного раствора двууглекислой соды. Накрывают капли покровными стеклами. Под микроскопом сравнивают активность движения спермиев в каплях без раствора и с раствором соды. К новой капле спермы добавляют каплю 0,5%-ного раствора едкого натрия. Под микроскопом наблюдают за спермиями. К новой капле спермы добавляют каплю 0,5%-ного раствора соляной кислоты - наблюдают за спермиями.

### **Контрольные вопросы**

1. Опишите анатомо-физиологические особенности половой системы самцов.
2. Каковы физико-химические свойства спермы и условия ее хранения?
3. Опишите анатомо-физиологические особенности половой системы самок.
4. В чем заключается нейрогуморальная регуляция половых функций?
5. Опишите процессы оплодотворения и беременности.
6. Охарактеризуйте половой цикл и физиологический механизм половой охоты у животных.
7. Каковы особенности размножения птиц?
8. Опишите механизм формирования яйца у курицы.

## **Глава VI ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ. ПОВЕДЕНИЕ**

Сложная деятельность животного, направленная на удовлетворение его естественных потребностей и обеспечивающая приспособление к условиям окружающей среды. Поведение не сводится лишь к проявлениям внешней, преимущественно двигательной активности. Оно включает все процессы, благодаря которым животное «ощущает» внешний мир и внутреннее состояние своего тела, адекватно реагирует на возникающие стимулы. Некоторые из этих процессов происходят как бы внутри нервной системы, не сопровождаются заметной двигательной активностью животного и не поддаются непосредственному наблюдению. В других случаях, наоборот, животное развивает бурную активность.

Исходя из приспособительного характера поведения и его важной роли в сохранении жизни вида и индивидуума, большинство авторов выделяют такие виды поведения, как пищевое, половое, оборонительное, социальное, родительское.

Разные виды поведения взаимообусловлены и в повседневной жизни тесно переплетаются друг с другом. Целостное поведение особи – это сложная иерархическая организация, где низшие уровни представлены относительно простыми актами, а высшие – сложными цепями (ансамблями) приспособительных действий.

Согласно учению И.П. Павлова поведение животных складывается из совокупности генетически обусловленных (инстинктивных) и приобретенных (основанных на обучении) форм. Чем выше положение животных в эволюционном ряду, тем больший удельный вес занимают в его поведении элементы обучения. Обе формы поведения связаны с определенными мозговыми структурами. В настоящее время установлена важная роль в организации целенаправленного поведения таких макроструктур головного мозга, как новая кора, лимбическая система (гиппокамп, ядра миндалевидного комплекса), гипоталамус. При этом кора в большей мере ответственна за приобретенные, ассоциативные формы поведения, а подкорковые образования – за врожденные.

Экспериментально показано, что у высших представителей позвоночных после полного оперативного удаления коры поведение резко меняется: они теряют способность тонко приспосабливаться к внешней среде и самостоятельно существовать в ней. Отсутствие активных пищевых рефлексов и защитных реакций на дистантные раздражители может привести животное к гибели от голода или врагов.

В основе физиологических механизмов деятельности мозга лежит *рефлекторная теория* поведения и психики, обоснованная трудами И.М. Сеченова и И.П. Павлова.

Объяснить все поведенческие акты, особенно сложные формы поведения, в терминах рефлекторной теории не всегда легко. Дело в том, что приспособление к окружающей среде осуществляется не с помощью простых рефлексов, а в результате множества врожденных и приобретенных реакций,

образующих сложную систему. Компоненты этой системы соединены многообразными связями, а их реализация сопровождается психическими явлениями.

В настоящее время поведение животных является предметом изучения физиологии ВНД, зоопсихологии, генетики, молекулярной биологии, биохимии, этологии. Каждая из этих дисциплин изучает свои, присущие ей аспекты поведения.

Этология (от греч. *Ethos*- характер, нрав) - наука, изучающая проявление и эволюцию в основном врожденных компонентов поведения животных в естественной среде их обитания. Физиология же ВНД изучает главным образом индивидуальное обучение животных, нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе поведенческих реакций. Обе эти дисциплины взаимно дополняют друг друга, связывая феноменологию врожденных и приобретенных форм поведения с конкретными нервными механизмами.

Итак, высшая нервная деятельность - это *нейрофизиологическая основа поведения*, включающая центральные мозговые механизмы. Ее структурной основой является кора больших полушарий вместе с подкорковыми ядрами переднего мозга и образованиями промежуточного мозга. В той или иной мере ВНД присуща всем животным с развитой нервной системой. В функциональном отношении ВНД представляет собой сплав врожденных (инстинктивных) и приобретенных (условно-рефлекторных) механизмов, которые обеспечивают наиболее совершенное приспособление животных к окружающей среде.

### **6.1 Врожденные формы поведения**

Врожденные (инстинктивные) формы поведения характеризуются тем, что их составные компоненты жестко генетически детерминированы; для их осуществления животные не нуждаются в специальном обучении.

Инстинкт (от лат. *instinctus* - побуждение) представляет собой совокупность сложных врожденных стереотипных актов поведения, характерных для особей данного вида в определенных условиях. Примерами могут служить пищевой, подражательный, стадный, игровой (у молодняка), миграционный инстинкты. Каждый такой инстинкт может включать и более простые инстинктивные акты, например, освобождение птенца из яйца, клевание зерна, сосание молока детенышами, ориентировочно-исследовательскую реакцию и т. п.

Согласно учению И.П. Павлова, в физиологическом понимании инстинкты представляют собой закрепленные эволюцией цепи сложнейших безусловных рефлексов, которые включают побуждающие и подкрепляющие рефлекторные звенья. Иными словами, сложные безусловные рефлексы (например, гнездостроительный, игровой и др.) представлены не одиночной рефлекторной дугой с ее афферентным, центральным и эффекторными механизмами, а целостным поведенческим комплексом.

Этот комплекс должен включать все генетически обусловленные механизмы, необходимые для формирования соответствующих поведенческих актов: механизм образования метаболических потребностей, механизм биологических мотиваций, механизм предвидения и оценки результатов, механизм достижения цели (К.В. Судаков). Очевидно, что все эти механизмы не могут быть полностью сформированы к моменту рождения. Некоторые из них (например, половая мотивация) формируется в процессе онтогенеза, по мере морфофункционального созревания нервной и эндокринной систем. Не сразу возникают и координированные движения крыльев в полете птиц; этот навык зависит от обучения.

Ученику И.П. Павлова академику Л.А. Орбели принадлежит аргументированная концепция постнатального *дозревания* безусловных рефлексов под влиянием и при взаимодействии с условными, которая во многом предвосхитила достижения современной этологии. Стало ясно, что врожденное и индивидуально приобретенное в организации целенаправленного поведения находятся в более сложных отношениях, чем представлялось раньше. Например, строительство гнезда у крысы – врожденный цепной рефлекс, но его можно разрушить при выращивании крысы в клетке с решетчатым полом, где попытка животного собрать материал для строительства гнезда ранее оканчивалась неудачей. Врожденный цепной рефлекс насиживания яиц не проявляется в условиях клеточного содержания кур.

В настоящее время взгляд на исключительно генную природу инстинктов изменился. Гены не могут предопределять течение онтогенеза независимо от окружающей среды, следовательно, любые типы поведения представляют собой результат генетических и средовых взаимодействий. Инстинкт тоже требует «научения», что иллюстрируется наличием так называемого импринтинга. Термину «инстинкт» предпочитают в настоящее время выражение «врожденные формы поведения», подчеркивая лишь их относительную независимость от влияния окружающей среды.

В реализации поведенческих актов, основанных на врожденных реакциях животного, важную роль выполняют образования промежуточного мозга (гипоталамуса) и лимбической системы. Благодаря им поведенческие реакции носят адаптивный, приспособительный характер и способствуют поддержанию биохимического и метаболического гомеостаза. Это хорошо видно на примере механизма, обеспечивающего регуляцию потребления животным корма.

## **6.2 Приобретенные формы поведения**

Приспособление животных в процессе эволюции к относительно постоянным и периодически повторяемым событиям в окружающей среде выработало у них генетически закрепленные, врожденные формы поведения. Вместе с тем приспособление к меняющимся, нестабильным условиям среды формирует у каждого поколения животных динамические, вырабатываемые в

течение онтогенеза приобретенные формы поведения. Эти формы возникают в процессе *обучения* (научения). Обучение позволяет животному развивать приспособительные реакции с учетом прошлого опыта, а также видоизменять те из них, которые оказались непригодными в новых условиях. Поведение животных становится при этом более гибким, адаптивным, «опережающим» отражение действительности (происходит экстраполяция прежнего опыта на новые условия). Как показали исследования И.П. Павлова, в основе обучения лежит образование условных рефлексов.

*Условный рефлекс* - это приспособительная реакция животного, возникающая путем образования временной нервной связи между условным (сигнальным) раздражителем и безусловно-рефлекторным актом. Условный рефлекс является функциональной единицей деятельности высших отделов головного мозга.

Результат условно-рефлекторного научения (иногда входящий в сложные поведенческие акты в качестве скрытого, слабо выраженного компонента) может принадлежать к одному из следующих двух типов: первый тип - это павловский *классический* условный рефлекс, второй - *оперантный* (инструментальный) условный рефлекс. Оба они воспроизводятся в лабораторных условиях. В первом случае реакция животного на условный раздражитель воспроизводит безусловный рефлекс (секреторный или двигательный), во втором случае - движение, которое является необходимым условием подкрепления.

Инструментальное научение по сложности, по-видимому, отличается от выработки классического условного рефлекса, потому что животное должно отреагировать прежде, чем получит подкрепление. Однако принципиальной разницы между ними нет, ибо невозможно проводить опыт по инструментальному научению, не создавая одновременно предпосылок для выработки классического условного рефлекса.

Условно-рефлекторное обучение обоих типов - это *ассоциативное* обучение, т. е. возникающее в результате образования в головном мозгу связей, которые могут видоизменяться или разрушаться при изменении условий жизни особи. К *неассоциативным* формам обучения относятся привыкание, латентное обучение, подражание, импринтинг. В этом случае в мозгу тоже остаются следы памяти (*энграммы*), которые могут быть извлечены в последующем, но ассоциативных связей не образуется. Так, привыкание связано с безусловным ориентировочным рефлексом, реакцией на посторонний безвредный объект, которая со временем исчезает. *Латентное обучение* - это след, который остается в памяти животного, ранее бывавшего в условиях, аналогичных или тождественных экспериментальным (например, крыса в лабиринте). На *подражании* основано заучивание видовых «песен» птицами. Молодняк сельскохозяйственных животных путем подражания овладевает многими необходимыми ему навыками, например, способностью пастись.

*Импринтинг* (запечатлевание) - особая форма обучения, имеющая много общего с условно-рефлекторным обучением, хотя и настроенная не на индивидуальные, а на видовые характеристики. Формируется лишь на ранних этапах постэмбрионального развития, в течение коротких критических периодов, характеризуется длительностью и прочностью. Примером может служить реакция следования новорожденных животных (или вылупившихся птенцов) за любым представленным им одушевленным или неодушевленным объектом (например, за человеком или за макетом птицы). Возможно, импринтинг имеет значение в последующей жизни для распознавания близких родственников и предупреждения близкородственных спариваний.

Высшая ступень приобретенного поведения - это поведение, основанное на понимании (инсайте). Оно встречается только у самых высокоразвитых представителей позвоночных - приматов. Эта форма поведения проявляется при планомерных действиях, путем изготовления и использования предметов.

Сложность условных рефлексов, образующихся в естественных условиях существования, объясняется тем, что на организм действуют не отдельные стимулы, а целые группы их. Если несколько раз подряд стимулы действуют в одной и той же последовательности, то безусловные или условные реакции тоже образуют фиксированную последовательность. Она может быть настолько прочной, что отдельный рефлекс будет ответом не на свой условный стимул, а на реакцию, вызванную предыдущим стимулом.

Это говорит о том, что индивидуально приобретенный опыт не есть суммирование все новых и новых условных рефлексов и неассоциативных форм обучения. Рефлексы образуют функциональные системы более высоких порядков, описанные в литературе под названием цепных условных рефлексов, динамических стереотипов и т. д.

Обучение, как и инстинкты, обеспечивает адаптивность (приспособленность) поведения за счет отбора. В первом случае это происходит на протяжении истории вида, во втором - на протяжении истории особи (О. Меннинг).

### **6.3 Механизм образования условного рефлекса.**

#### **Виды условных рефлексов**

Условные и безусловные рефлексы имеют единую материальную основу - нервные процессы. В поведенческих актах условные и безусловные рефлексы представляют собой своеобразный сплав, единство врожденного и приобретенного. У взрослых животных «чистые» безусловные рефлексы практически не обнаруживаются. Все они как бы обрастают условными рефлексами. Различия между этими двумя группами рефлексов носят относительный характер, но они важны для понимания механизма образования условно-рефлекторных связей (табл. 8).

Рефлексы названы условными потому, что возникают (и в природе, и в лаборатории) лишь при определенных условиях. Основными из них являются:  
1) неоднократное сочетание ранее индифферентного условного раздражителя

- с действием подкрепляющего безусловного (или ранее хорошо выработанного условного) раздражителя;
- 2) некоторое опережение во времени влияния индифферентного агента действию подкрепляющего раздражителя;
  - 3) бодрствующее состояние организма;
  - 4) отсутствие других видов активной деятельности и посторонних раздражителей;
  - 5) достаточная степень возбудимости животного к действию безусловного подкрепляющего раздражителя;
  - 6) надпороговая интенсивность условного раздражителя.

Таблица 8 - Виды рефлексов

<b>Безусловные рефлексy</b>	<b>Условные рефлексy</b>
Врожденные, видовые	Приобретенные, индивидуальные
Стойкие, стереотипные, мало изменчивые	Изменчивые, могут возникать и исчезать
Имеют готовую к моменту рождения рефлекторную дугу	Дуга формируется в течение жизни с образованием временных связей
Осуществляются преимущественно низшими отделами ЦНС (подкорковыми ядрами, мозговым стволом, спинным мозгом)	Осуществляются преимущественно корой мозга с участием близлежащих подкорковых образований
Вызываются специфическими для данной деятельности раздражителями (корм, боль, свет и т. д.)	Не требуют специфического раздражителя; любой индифферентный сигнал может стать условным при его сочетании с безусловным
Примеры. Выделение слюны при попадании корма в рот; отдергивание лапы при болевом раздражителе	Примеры. Выделение слюны в ответ на световой (звуковой) раздражитель; отдергивание лапы при даче условного сигнала без подкрепления

В лабораторных условиях формирование классического условного рефлекса начинается с погашения ориентировочной реакции животного на раздражитель, который в дальнейшем должен быть условным сигналом. Так, если перед собакой зажечь лампочку, то вначале у нее возникает ориентировочный рефлекс (поворот головы, туловища, движение глаз на свет). При повторном зажигании лампочки ориентировочная реакция уменьшается, а затем угасает. Свет лампочки становится индифферентным раздражителем.

В дальнейшем этот раздражитель действует изолированно в течение 5-10 с, после чего к нему присоединяется безусловный раздражитель (корм). Совместное действие раздражителей продолжается в течение периода еды. Такое сочетание условного сигнала и безусловного раздражителя повторяют

несколько раз (за один опыт 8-10 сочетаний). Через несколько сеансов зажигание лампочки будет вызывать отделение слюны без пищевого подкрепления, что свидетельствует о выработке слюноотделительного условного рефлекса.

Аналогичным образом вырабатывается и двигательно-оборонительный условный рефлекс, когда индифферентный раздражитель сочетается с болевым раздражением конечности животного. Показателем образования рефлекса служит сгибание лапы (устранение от опасности) при действии одного условного раздражителя (рис. 43, 44).

Несколько сложнее задача у животного при выработке оперантного (инструментального) условного рефлекса. В отличие от классических условных рефлексов подкрепление здесь дается лишь после определенной двигательной реакции животного в ответ на условный раздражитель (нажатие на рычаг, дерганье зубами кольца, открывание дверцы, пробежка по лабиринту). Сначала эта реакция животных может проявиться случайно, затем становится закономерной. Оперантные условные рефлексы составляют основу двигательных навыков животных. Для изучения ВНД сельскохозяйственных животных наиболее удобной является методика двигательно-пищевых условных рефлексов, когда условия эксперимента наиболее приближены к естественным условиям содержания животного. Различают два основных варианта этой методики: свободно-двигательную, называемую еще «методикой пробежки», где условно рефлекторной реакцией является передвижение животного к корму, и локально-двигательную, когда у животного вырабатывается инструментальный (оперантный) рефлекс с регистрацией конкретного локального движения, предшествующего получению корма (например, нажатия мордой на рычаг или на дно пустой кормушки).

Таким образом, подобно-сложным безусловным рефлексам, условный рефлекс есть результат синтеза, объединения *двух или нескольких безусловных*. Благодаря совпадению по времени один из безусловных раздражителей утрачивает свой собственный безусловный эффект (например, ориентировочный) и начинает вызывать ранее не свойственную ему реакцию - пищевую, оборонительную, половую и т.д., становясь, таким образом, условным сигналом.

Условные рефлексы, образованные путем сочетания условного сигнала с безусловным раздражителем, получили название условных рефлексов *первого порядка*. Те условные рефлексы, которые образованы на основе сочетания внешнего агента с условным сигналом, уже вызывающим прочный постоянный условный рефлекс первого порядка, называются условными рефлексами *второго порядка*. Возможна выработка условных рефлексов и более высокого порядка.

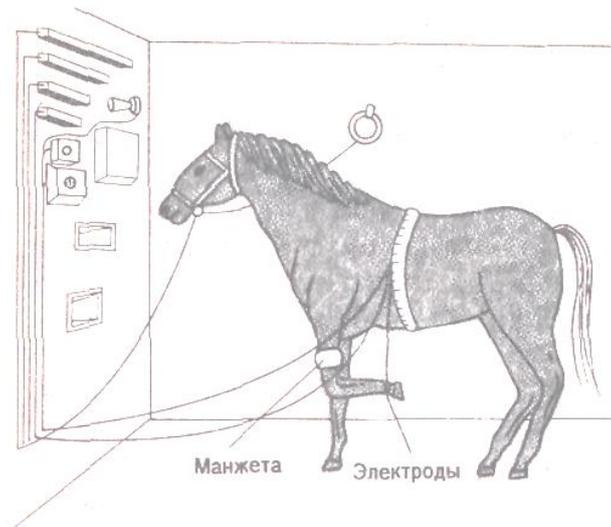


Рисунок 43 - Выработка условного двигательного-оборонительного рефлекса у лошади

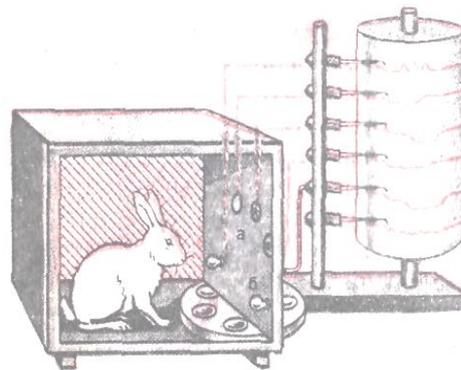


Рисунок 44 – Выработка инструментального двигательного-пищевого рефлекса у кролика. Условие получения корма – хватание зубами резинового мундштука при действии условного раздражителя

В основе условного рефлекса лежит временная нервная связь, которая имеет «горизонтальную» структуру и замыкается в пределах коры между центром сигнального раздражителя и клетками коркового представления безусловного рефлекса. Временные связи образуются, как правило, на корковом уровне, однако при исключении такой возможности, например, при разрезах коры, могут осуществляться по вертикальным путям. Особенности выработки условных рефлексов становятся понятными, если принять, что при этом формируются множественные прямые и обратные связи как в пределах коры, так и между корой и подкорковыми центрами, лимбической системой, ретикулярной формацией. При образовании инструментального условного рефлекса важную роль выполняют механизмы обратной связи между нейронами центров безусловных рефлексов и нейронами двигательной коры (рис. 45).

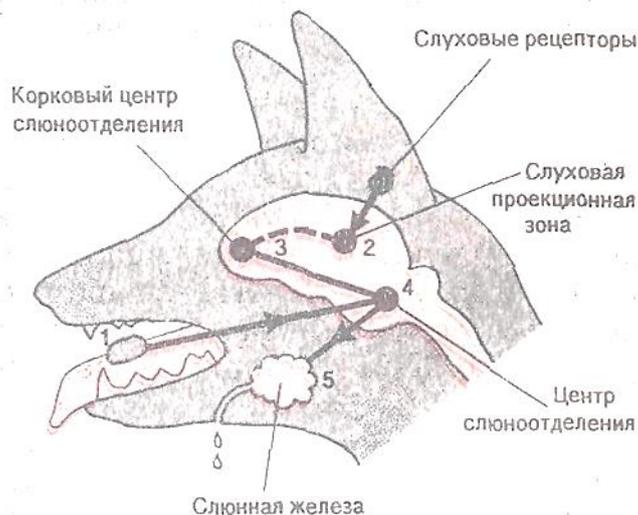


Рисунок 45 - Схема образования пищевого условного рефлекса на звуковой раздражитель: 1-4-5 - дуга безусловного слюноотделительного рефлекса; 2-3-4-5 - дуга условного слюноотделительного рефлекса. Пунктир - временная нервная связь

Что касается механизмов замыкания временных связей между нейронами ЦНС, то единого мнения на этот счет нет. Сейчас преобладает «функциональная» точка зрения, согласно которой может происходить конвергенция (схождение) условного и безусловного раздражителей на одних и тех же пирамидных полисенсорных нейронах коры, а также синхронизация активности пространственно удаленных нейронов, образующих «системную организацию» данного рефлекса.

Важным механизмом образования условного рефлекса является механизм доминанты (рис. 46). Известно, что образование условного рефлекса включает несколько стадий: ориентировочную реакцию, стадию генерализации (обобщения раздражителей, сходных с условными), стадию концентрации и упрочения. Эти стадии связаны с первоначальной иррадиацией, а затем концентрацией процесса возбуждения в соответствующем участке коры. Показано, что стадия генерализации рефлекса сходна с явлением доминанты в корковом центре сенсорной системы, связанной с условным раздражителем. Совокупность механизмов доминанты и условного рефлекса обеспечивает активный характер формируемой поведенческой реакции и ее соответствие объективной реальности.

Еще со времен работ И.П. Павлова известно, что у собак, лишенных коры больших полушарий, можно выработать простые, очень лабильные непрочные реакции на световые и звуковые стимулы, но без участия коры нельзя получить инструментальные реакции, требующие более сложной активности.

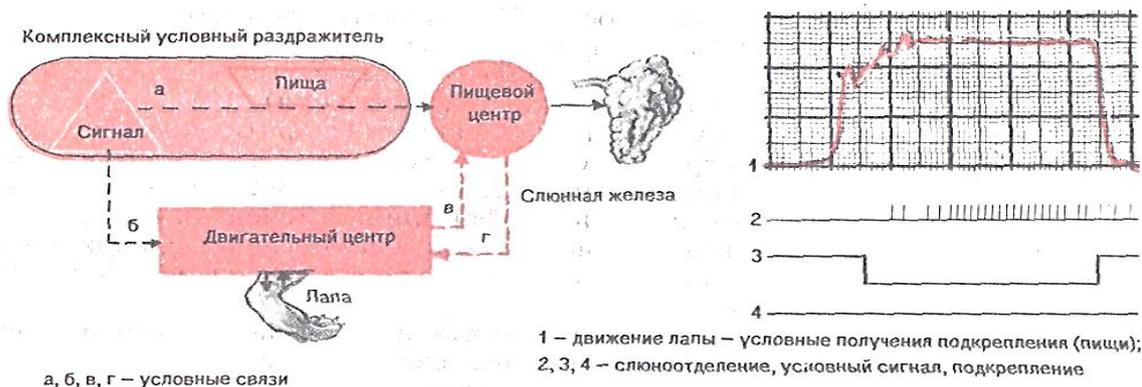


Рисунок 46 - Формирование инструментального условного рефлекса у собаки: слева — дуга рефлекса; справа — регистрация рефлекса (Э. А. Астратян)

У низших позвоночных образование условных рефлексов может осуществляться за счет подкорковых отделов головного мозга - полосатого тела (у птиц и пресмыкающихся), мозжечка и среднего мозга (у рыб).

Классификация условных рефлексов весьма разнообразна, она зависит от исходных критериев (табл. 9).

Наряду с физическими условными рефлексами, завершающимися возбуждением или торможением эффекторных органов (мышц, слюнных желез и т.д.), существует обширный класс *тонических* (настроечных) условных рефлексов, изменяющих функциональное состояние мозговых структур. Эти рефлексы формируются на базе безусловных рефлексов «саморазвития» - рефлекса свободы, рефлекса исследования, рефлекса цели и не связаны с адаптацией к имеющейся в данный момент ситуации (табл. 7).

*Память* - это способность мозга сохранять образовавшиеся в процессе обучения временные нервные связи в форме, доступной для извлечения. Память служит основой для последующего совершенствования обучения, она дает ЦНС наилучшие возможности приспособления к среде. Существует три основных вида памяти: кратковременная (краткосрочная), промежуточная и долговременная (долгосрочная). Информация, поступающая в нервную систему, сначала фиксируется в кратковременной памяти. В дальнейшем она быстро (в течение нескольких секунд) утрачивается или запечатлевается в промежуточной памяти (рис. 47).

Таблица 9 - Виды условных рефлексов

Критерии	Виды условных рефлексов
Характер сигналов	Натуральные (вид, запах пищи) Искусственные
База выработки (безусловный или условный рефлексы)	Первого порядка. Второго порядка. Третьего порядка и т. д.
Порядок следования раздражителей	Наличные. Следовые (при отставании подкрепления от сигнала)

Локализация рецепторного поля	Экстерорецептивные. Интерорецептивные	Проприорецептивные.
Характер проявления	Положительные. Отрицательные (без внешней активности)	

*Промежуточная память* - это способность к хранению информации в течение нескольких минут или часов. Затем события, имеющие важное значение и сопровождающиеся эмоциями (см. ниже), «передаются на хранение» в долговременную память, где могут храниться всю жизнь (рис. 47).

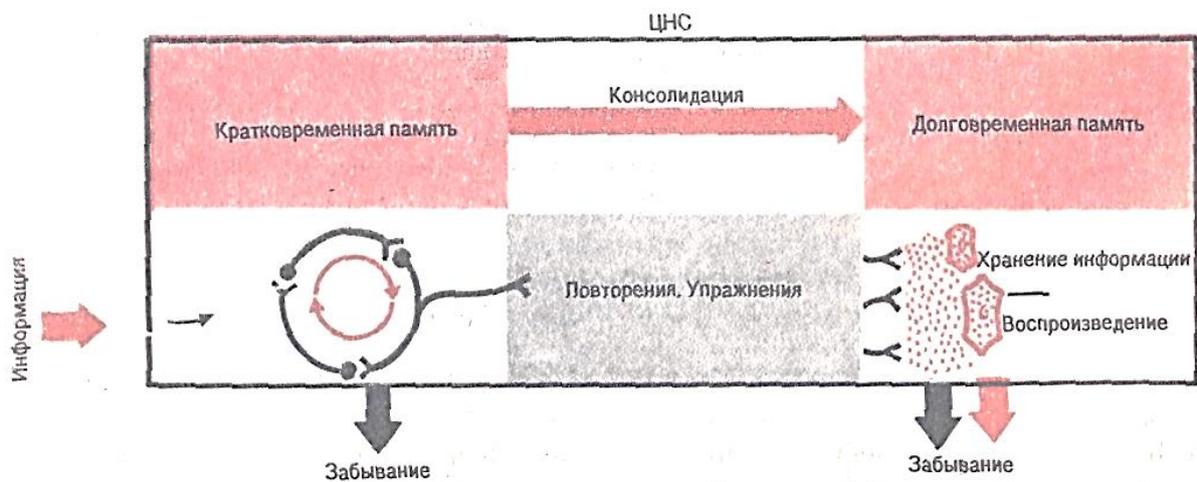


Рисунок 47 - Виды и механизмы памяти

Механизм запечатлевания следов памяти и ее физиологические основы изучены недостаточно. Видимо, структуры, связанные с фиксацией кратковременной и долговременной памяти, различны. «Запись» новой информации, сравнение ее с имеющейся и передачу в долговременную память у высших животных осуществляет гиппокамп. Хранение и извлечение следов долговременной памяти связывают с нейронами височной доли коры мозга.

Для фиксации следов памяти (энграмм), по-видимому, достаточно поступления к соответствующим нейронам одной серии импульсов, что изменяет регуляцию ионных каналов. Фиксация информации в промежуточной памяти связана с длительной, на протяжении десятков минут, реверберацией (от лат. *reverberatio* - отражение), т.е. с циркуляцией возбуждения по нейронным цепям. Наркоз прекращает реверберацию. Что касается долговременной памяти, то она связана со структурными и функциональными изменениями в центральных нейронах: усилением синаптических связей между нейронами, увеличением синаптических поверхностей, возрастанием величины ПСП, снижением порога чувствительности постсинаптической мембраны к медиатору. Формирование синапсов сопровождается усиленным синтезом белка, управляемым РНК. Блокада синтеза РНК и белков затрудняет формирование долговременной памяти. Эндогенные пептиды (пептиды памяти) неспецифически модулируют

биохимические процессы, связанные с формированием и воспроизведением памяти.

Описанные сведения получены в экспериментах на обезьянах и в наблюдениях за людьми с патологией мозга. Что касается сельскохозяйственных животных, то материал по их памяти ограничен, а аналогия с приматами рискованна. Принято считать, что крупный рогатый скот и лошади имеют устойчивую долговременную память. Выработанные и упроченные двигательные-пищевые рефлексы сохраняются у них в течение 6 и более лет. Хорошо известна способность лошадей «запоминать» дорогу к дому, ориентироваться даже в неблагоприятных условиях. Табуны, живущие на воле, всегда ходят постоянным, привычным для них (иногда длинным) путем. Вместе с тем у лошадей сохраняются длительные ассоциации, связанные с местом и характером наказания.

Всем видам сельскохозяйственных животных свойственно «чувство времени», связанное с распорядком дня. Животное активно реагирует на время кормления или доения, если эти процедуры почему-то смещаются. Табуны, пасущиеся на пастбищах, возвращаются в конюшню в определенное время. Наличие легко воспроизводимого рефлекса на время также говорит о совершенстве их памяти. У домашних птиц, наоборот, долговременная память развита слабо, образование условных рефлексов требует большого числа сочетаний; они быстро угасают без подкрепления и с трудом восстанавливаются. Птицы плохо запоминают знакомые места, быстро их забывают. Поросята воспринимают как чужаков своих сородичей, изъятых из сформированной группы и через 2–3 недели вновь посаженных туда же.

Наряду с процессами возбуждения важная роль в условно-рефлекторной деятельности принадлежит процессам торможения. Благодаря им происходит освобождение организма от ненужных, потерявших сигнальное значение условных рефлексов, достигается точное и совершенное приспособление к условиям существования, осуществляется аналитическая и синтетическая деятельность головного мозга.

Наиболее важное значение при образовании условных рефлексов имеет внутреннее, или условное торможение. Этим термином И.П. Павлов обозначал процесс торможения условных рефлексов, который возникает при неподкреплении условного раздражителя безусловным.

Внутреннее торможение ограничивает возбудительный процесс, локализует (концентрирует) его в определенных структурах, обеспечивает экономный расход энергетического потенциала нервных клеток. Этот вид торможения лежит в основе таких свойств условных рефлексов, как угасание, дифференцировка, условный тормоз и запаздывание.

*Угасание* развивается при регулярном неподкреплении условного раздражителя безусловным; *запаздывание* - при отставлении подкрепления от условного сигнала на 1-3 мин; *дифференцировка* - при использовании условного сигнала параллельно с другим, аналогичным, по неподкрепляемым (животное постепенно дифференцирует эти раздражители, проявляя на них

соответственно положительную и отрицательную реакцию); *условный тормоз* - при комбинации отрицательного условного сигнала с положительным, но без подкрепления.

Во всех случаях внутреннее торможение устраняет положительный рефлекс. Оно локализуется в корковом представительстве тормозного условного рефлекса и реализуется тормозными интернейронами мозга (предположительно звездчатыми клетками).

Взаимодействие возбуждения и торможения обеспечивает определенные закономерности в деятельности коры. К ним относятся иррадиация, концентрация и взаимная индукция корковых процессов. Физиологическая природа этих взаимодействий описана выше. Неясной пока остается природа иррадиации и концентрации процессов коркового торможения.

#### **6.4 Типы высшей нервной деятельности**

*Типом ВНД* называется совокупность врожденных и приобретенных свойств нервной системы конкретного индивидуума, которые определяют характер взаимодействия организма с внешней средой. Тип ВНД - это не чисто нервное явление, поскольку он находит отражение во всех функциях организма, а у сельскохозяйственных животных и в показателях продуктивности.

В основу деления животных на типы ВНД И.П. Павлов положил такие свойства нервных процессов, как сила, уравновешенность и подвижность. Под *силой* нервных процессов понимают способность нейронов коры сохранять адекватные реакции на сильные и сверхсильные раздражители; под *уравновешенностью* - их сбалансированность или преобладание одного над другим; под *подвижностью* - скорость перехода процесса возбуждения в торможение и наоборот. О силе нервных процессов свидетельствует, в частности, скорость выработки и прочность условных рефлексов, об уравновешенности - скорость выработки дифференцировки (внутреннего торможения), о подвижности - способность к переделке сигнального значения условных раздражителей. Разумеется, существуют и другие тесты для характеристики нервных процессов.

Сильный неуравновешенный возбудимый тип (холерик, по классификации отца медицины Гиппократ) - характеризуется сильным раздражительным процессом и отстающим по силе тормозным. Внешне - это животные с выраженной агрессивной реакцией, быстро ориентирующиеся в новой среде (рис. 48). Условные рефлексы образуются у них легко и отличаются постоянством. Торможение развивается с трудом и сопровождается «протестом» животного. Дифференцировка раздражителей долго не вырабатывается.

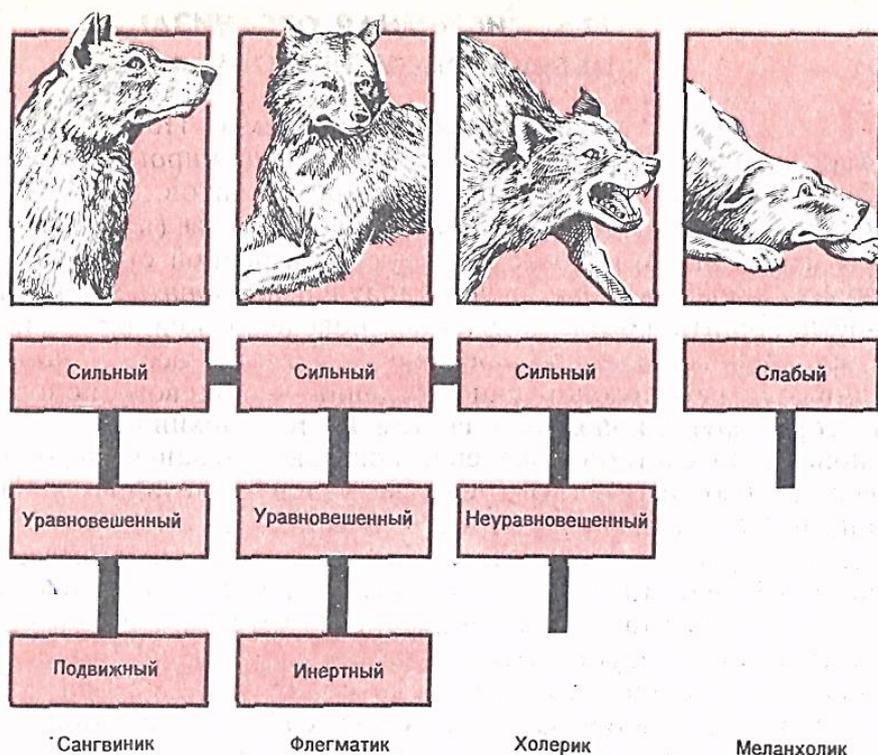


Рисунок 48 - Типы высшей нервной деятельности у собак

Сильный уравновешенный подвижный тип (сангвиник) имеет одинаково сильные процессы возбуждения и торможения, с хорошей их подвижностью. Условные рефлексy образуются быстро, прочно удерживаются, но легко переделываются. Внешне животные любопытные, но уравновешенные. Быстро и безболезненно реагируют на изменения среды соответствующей переменной поведения. Наиболее желательный тип для тренинга, дрессуры, комплектования крупных животноводческих комплексов.

Сильный уравновешенный инертный тип (флегматик) имеет сильные процессы возбуждения и торможения, с плохой подвижностью. Испытывает большие затруднения при переключении с одного вида деятельности на другой. Внешне - поведение солидное, спокойное, движения деловые. К человеку подходит, но особой доверчивости не проявляет. С другими животными «ладит», но при нападении не уступает.

Слабый тормозной тип (меланхолик) характеризуется слабостью и возбудимого и тормозного процесса. Плохо приспособляется к условиям среды, имеет резко выраженную пассивно-оборонительную реакцию, всего боится, избегает, подвержен невротическим расстройствам. Тип, непригодный для дрессуры и промышленной эксплуатации.

Для практики животноводства учение о типах ВНД представляет интерес в двух аспектах:

а) особенности поведения животных разных типов ВНД влияют на осуществление процессов по обслуживанию скота;

б) типологические особенности ВНД связаны с проявлением вегетативных функций, оказывают влияние на стрессоустойчивость и

скорость адаптации животных, а, следовательно, на реализацию генетически обусловленного потенциала продуктивности (Э.П. Кокорина).

Иначе говоря, тип ВНД, определяя мощность приспособительных механизмов, косвенно влияет на функционирование генетического аппарата. Так, коровы сильного уравновешенного подвижного типа полнее реализуют свой генетический потенциал, сохраняют равномерно высокие удои на протяжении лактации, более рационально используют энергию на образование продукции, имеют более высокую скорость и полноту молокоотдачи. Однако вряд ли есть необходимость выделять критерий типа ВНД как обязательный в селекционной работе. Опыт показывает, что там, где ведется планомерный отбор и подбор животных по общепринятым показателям (происхождению, продуктивности, форме вымени, скорости молокоотдачи), «стихийно» происходит отбор животных средних типов ВНД в ущерб типам крайним. Вместе с тем индивидуальные, особенности ВНД должны постоянно учитываться при обслуживании животных, их тренинге, и дрессировке. Особенно это относится к коневодству и собаководству.

### **6.5 Системная организация целенаправленного поведения**

Поведение животных является всегда целенаправленным, т.е. запрограммированным на получение тех или иных полезных для организма результатов.

Поведение включает отдельные поведенческие акты (или «кванты» поведения, по К. В. Судакову), которые могут быть разной степени сложности, иметь разную морфофункциональную основу и реализоваться в разной последовательности. Понять и объяснить любой поведенческий акт - простой или сложный, врожденный или приобретенный, а также весь комплекс актов, формирующих соответствующий тип поведения - пищевого, полового и т. д., позволяет теория функциональных систем П.К. Анохина.

Функциональная система поведенческого акта независимо от его сложности имеет единую архитектуру, единые узловы механизмы. Начальной стадией поведения является афферентный синтез (возникновение ведущей биологической потребности, формирование на ее основе биологической мотивации, взаимодействие мотивационного возбуждения с обстановочными раздражениями и механизмами долговременной памяти, возникновение пускового стимула). Далее следует стадия принятия решения и формирования программы действия с одновременным образованием акцептора результатов действия, и, наконец, стадия взаимодействия со средой обитания для получения результатов, удовлетворяющих исходную потребность (согласованное взаимодействие соматических, вегетативных и гуморальных исполнительных механизмов). Контроль за ходом событий, постоянная оценка реально полученного результата в сравнении с запрограммированным в акцепторе действия осуществляется путем обратной афферентации (рис. 49). Таким образом, видимый поведенческий эффект,

чаще всего двигательный, рассматривается здесь как активное внешнее звено саморегулируемой системы.

Концепция функциональных систем не противоречит ни рефлекторной теории, ни теории систем управления, ни концепции постоянства внутренней среды. Она их дополняет и синтезирует, исходя из принципа целостности организма.

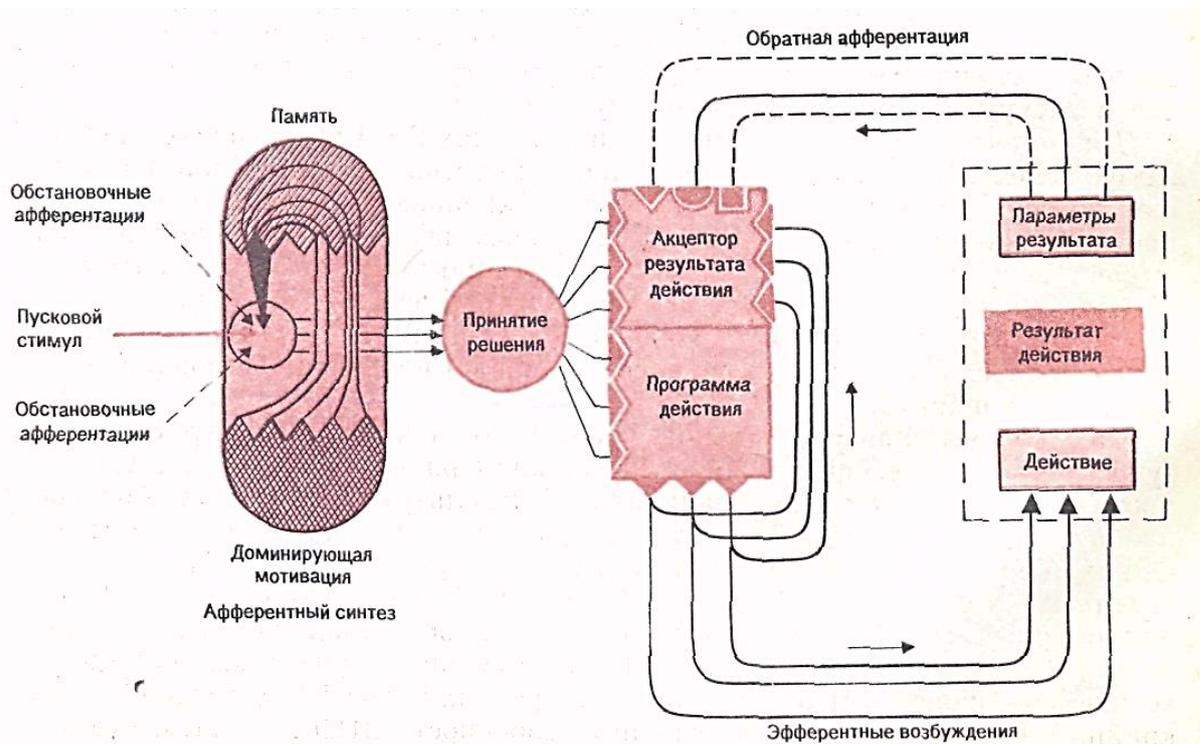


Рисунок 49 - Общая схема функциональной организации сложного поведенческого акта

Ответственными звеньями целенаправленного поведения животных являются мотивации, эмоции, память, которые вместе с понятиями - ощущение, восприятие, мышление - относятся к категории психических процессов.

Биологическая мотивация (от лат. *motivus* - побуждение) субъективное состояние, возникающее на основе активации мозговых структур и побуждающее животных совершать действия, направленные на удовлетворение своих ведущих биологических потребностей (пищевых, оборонительных, половых и др.).

Биохимические сдвиги во внутренней среде организма и действие внешних стимулов трансформируются через центральные хеморецепторы в процесс возбуждения, который активирует специальные мотивационные центры гипоталамуса (пищевой, питьевой; мотивации страха). Отсюда возбуждение распространяется на лимбические и ретикулярные образования и кору больших полушарий, где формируется программа целенаправленного поискового поведения. Мотивационное возбуждение способствует

извлечению из мозга энграмм памяти, изменяет эндокринный статус организма, активизирует эмоциональные структуры мозга.

Эмоция (от лат. *emoveo* - потрясаю, волну) - субъективная реакция животного на воздействие внутренних и внешних раздражителей, проявляющаяся в виде удовольствий или неудовольствий, страха, радости, ярости. Эмоции возникают в акцепторе результатов действия при сравнении эффекта действия с запрограммированным результатом. При совпадении данных – эмоции положительные, при несовпадении - отрицательные. Эмоции первично формируются в структурах лимбической системы (особенно гиппокампе) и гипоталамусе, имеют «представительство» в лобных долях новой коры.

Для формирования целенаправленного поведения необходим высокий уровень активности мозга, что имеет место в состоянии бодрствования. Признаками бодрствования у человека являются мышление и сознание, у животных – условно-рефлекторная и элементарная рассудочная деятельность. Во время бодрствования активность высших центров усиливается, а их порог возбуждения снижается (рис. 50).

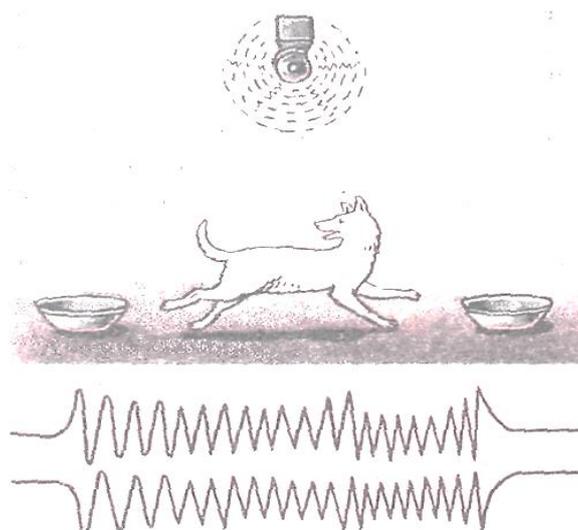


Рисунок 50 - Роль лобных долей в ассоциативных реакциях:  
*оперированная собака не различает кормушки, связанной с определенным условным раздражителем. Внизу - механограмма маятникообразных движений собаки*

Поддержание бодрствующего состояния коры осуществляется за счет восходящих неспецифических влияний активирующей ретикулярной системы (АРС), представленной ретикулярными структурами среднего и промежуточного мозга, неспецифическими ядрами таламуса и лимбических образований. Разрушение системы АРС у животных приводит к сноподобному коматозному состоянию. При раздражении же АРС у спящего животного оно немедленно просыпается. Активность самой АРС поддерживается процессами самовозбуждения, а также за счет импульсов, поступающих к ней по коллатералиям от всех специфических сенсорных путей. Сон — это состояние, характеризующееся угнетением сознания и восприятия окружающей действительности. Считается, что сон играет роль восстановительного

процесса. Во сне снижены многие функции организма, в том числе мышечный тонус, частота сокращений сердца, интенсивность обмена веществ, дыхание, симпатический тонус и температура тела (рис. 51).

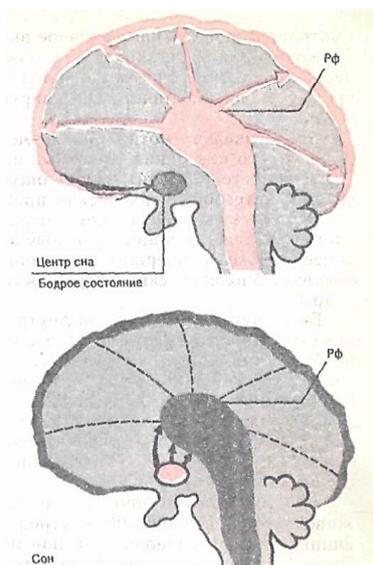


Рисунок 51 - Соотношение структур мозга во время сна и бодрствования:  
*РФ — ретикулярная формация (П. К. Анохин)*

Развитие сонного состояния можно проследить по изменению электроэнцефалограммы (ЭЭГ), которая отражает колебания биопотенциалов мозга. ЭЭГ можно зарегистрировать непосредственно через черепную коробку с помощью электродов, наложенных на кожу головы. ЭЭГ отражает уровень синаптической активности внешних слоев коры головного мозга. В ней различают альфа-, бета-, тета- и дельта-ритмы, которые возникают поочередно при постепенном переходе от бодрствования ко сну. Бета-ритм характерен для нормального бодрствующего животного. В сонном состоянии происходит смена ритмов, причем это зависит от фазы сна - *медленноволнового и быстро волнового*, или *парадоксального* сна. В первой фазе преобладают высокоамплитудные низкочастотные дельтаволны при снижении амплитуды бета-ритма, во второй фазе - низкоамплитудные бета-подобные волны (возможно, связанные со сновидениями и движениями глаз). В этой фазе сон более глубокий.

Причины сна остаются недостаточно выясненными. Современные электрофизиологические исследования позволяют утверждать, что смену сна и бодрствования следует рассматривать как проявление внутренних циркадианных (околосуточных) ритмов. Что касается непосредственных физиологических механизмов сна как чередований различных функциональных состояний мозга, то к ним предположительно относят следующие: снижение активности системы АРС вследствие утомления ее нейронов и активацию нейрохимических систем ствола мозга (серотонической, ответственной за медленноволновой сон, и норадреналиновой, ответственной за парадоксальный сон). Хирургическое

разрушение определённых участков ствола ведёт к выпадению соответствующей фазы сна.

### **6.6 Сложные формы поведения сельскохозяйственных животных**

Промышленная технология изменила условия содержания и эксплуатации животных. Изменились конструкции животноводческих помещений, уровень механизации производственных процессов, плотность размещения животных, технология их кормления. С концентрацией и специализацией производства возник ряд новых проблем зоотехнического и ветеринарного характера. Известно, что многие обычные компоненты технологических режимов промышленного животноводства являются естественными стрессорами для животных. К их числу относятся: пониженный физиологический комфорт (уплотненное содержание, ограничение движений, гиподинамия), механизированная раздача кормов и уборка навоза, ранний отъем животных, транспортировка, формирование групп и перегруппировка, массовые ветеринарно-профилактические мероприятия. Все эти факторы могут оказывать отрицательное влияние на воспроизводительные и продуктивные качества животных: оплодотворяемость, эмбриональную смертность, плодовитость, приросты живой массы, продуктивность. Частыми спутниками промышленного животноводства стали нарушения функций, первопричина которых лежит в аномалиях поведения животных: анорексия, извращения аппетита, язвенная болезнь, каннибализм, агрессивность, неврозы, половые извращения, импотенция и т. д.

У сельскохозяйственных животных выделяют следующие формы поведения, или типы поведенческой активности: метаболическое (пищевое), комфортное, оборонительное, социальное, половое, родительское, исследовательское. Что касается коммуникационного, поискового, подражательного, эмоционального поведения, то эти виды не имеют самостоятельного значения, а входят в качестве составных элементов в перечисленные выше формы, отражающие основные биологические потребности животных.

Под *метаболическим* (пищевым) поведением понимают все виды активности животных, направленные на отыскивание и потребление корма и поддержание метаболического гомеостаза. Сюда относят механизмы, регулирующие потребление корма и воды, быстроту поедания корма при разных условиях содержания (стойловом, пастбищном, групповом, индивидуальном), характер и продолжительность жвачки. К этой же группе относят выделение животными мочи и фекалий, характер мочеиспускания и дефекации в течение суток.

На примере пищевого поведения хорошо прослеживается архитектура конкретной функциональной системы, определяющей оптимальный для организма уровень питательных веществ (рис. 52).

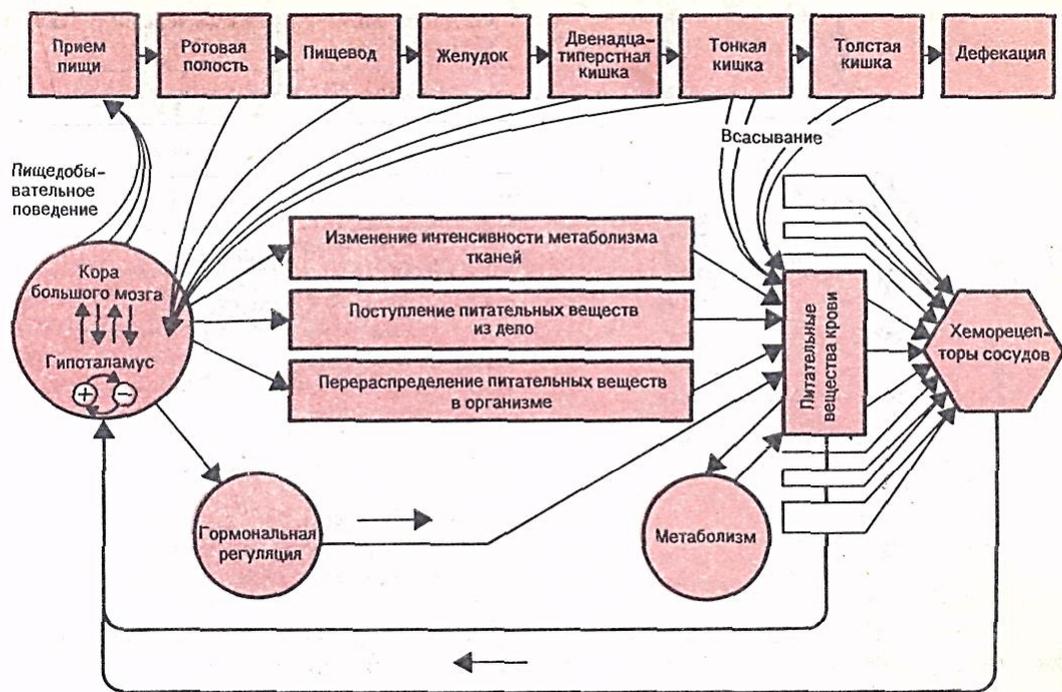


Рисунок 52 - Функциональная система, обеспечивающая потребность животных в питательных веществах (К.В. Судаков)

Возникшая вследствие метаболических сдвигов и сигналов с пищеварительных органов пищевая потребность включает через гипоталамус внутреннее звено саморегуляции, временно поддерживающее гомеостаз за счет эндогенных механизмов (мобилизации питательных веществ из депо, их перераспределения и т.п.). Поскольку, эти резервы ограничены, в высших отделах мозга возникает пищевая мотивация и формируется внешнее звено саморегуляции - пищедобывательное поведение. Последнее заканчивается приемом корма, восполнением питательных веществ в организме и восстановлением нарушенных гомеостатических показателей.

*Комфортное* поведение предполагает комплекс реакций животного, направленных, на создание благоприятного режима существования. Чаще всего это связано с поведенческой терморегуляцией (изоляция, нахождение зоны комфорта, повышение или снижение теплопродукции и теплоотдачи). Сюда же относятся и реакции на нарушения важности и газового состава среды, на раздражающее действие кожных паразитов или насекомых.

*Оборонительное* поведение - как форма защиты может быть пассивным и активным; нередко оно является выражением «выяснения взаимоотношений» в группе между особями. Чаще проявляется при наличии в группе животных с повышенной агрессивностью или при грубом обращении человека с животным.

*Социальное* поведение определяет формы взаимоотношения между особями одного вида в сообществе (стаде, группе, стае). Сюда относят установление иерархического ранжирования («субординации»), обычно после периода ожесточенных схваток; определение животных-доминантов и

животных-изгоев; особые формы близости и доброжелательности между особями, образующими небольшие отдельные группы; определенное расположение (в зоне видимости) животных относительно друг друга при пастьбе или отдыхе; соблюдение порядка следования (дистанции) при передвижении стада. По-видимому, сюда же можно отнести и игровое поведение молодняка, обеспечивающее не только физическое развитие, но и приобретение навыков групповых взаимоотношений.

При иерархическом ранжировании формы связи между животными не обязательно бывают абсолютно прямолинейными; взаимоотношения отдельных особей могут выходить за рамки линейного иерархического ряда, без нарушения общей системы взаимоотношений. Антагонистические взаимодействия иногда проявляются и в относительно сложившемся социальном сообществе как «напоминание» низкоранговым животным об их подчиненном положении.

*Половое и родительское* поведение - мощный двигатель эволюции в сообществах диких животных. В условиях одомашнивания и культурного животноводства эти формы поведения резко видоизменились. Самки часто в продолжение жизни приносят приплод, вообще не контактируя с самцом. Родительские инстинкты (привязанность к новорожденным, насиживание яиц и др.) заторможены или подавлены. В большей мере они проявляются при косячном (табунном) выращивании лошадей, пастбищном нагуле и откорме скота, вольерном содержании птиц. Однако и в новых условиях следует учитывать эволюционно сложившиеся формы взаимоотношений между животными и создавать необходимые условия для успешного спаривания.

Составной частью любой формы поведения сельскохозяйственных животных являются *эмоции*, обычно уравновешенные, но при определенных условиях доходящие до крайних пределов (страх, ярость). Эмоции проявляются в форме сенсорных, двигательных, вегетативных реакций, во всем внешнем облике животного. На рисунке 53 изображены поза, положение головы и хвоста у свиней, коров, лошадей и коз при разном «эмоциональном настрое», вызванном воздействием со стороны других животных или человека. Это напоминает о том, что этические нормы взаимоотношений человек - животное не должны быть на последнем плане.

### ***Работа №6.1 Механизмы образования условного и безусловного рефлекса***

**Ход работы:** для выработки условных рефлексов к животным применяют слюноотделительную, двигательную-пищевую и двигательную-оборонительную методики.

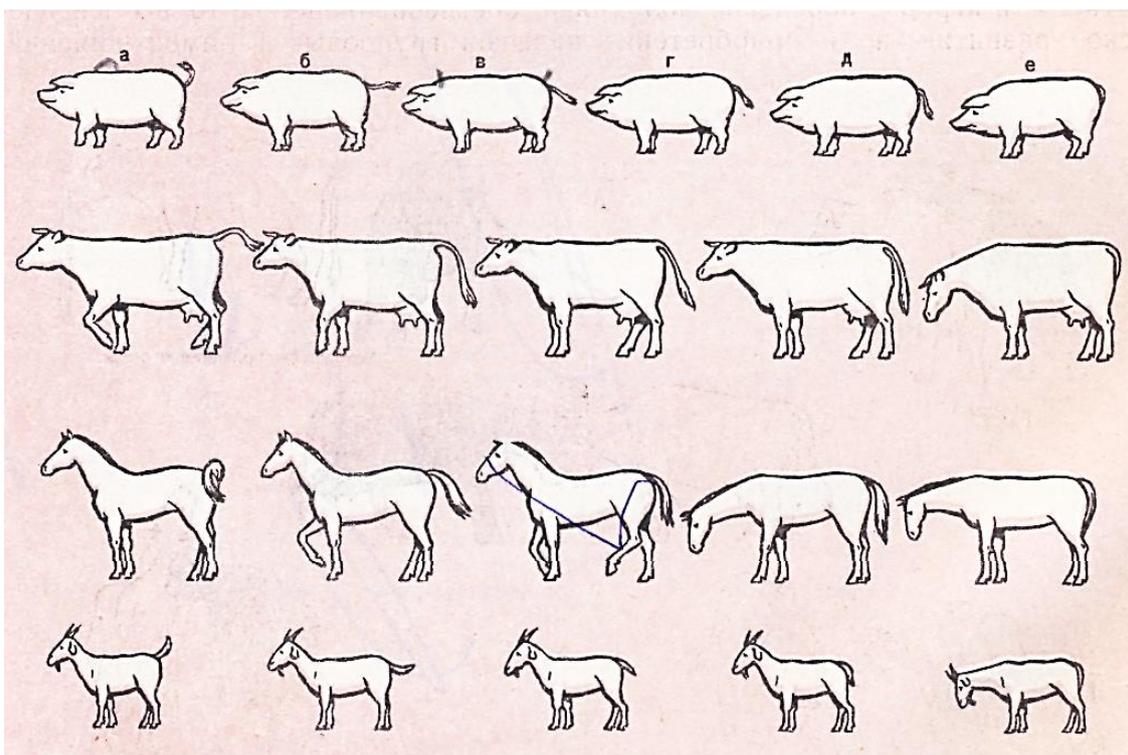


Рисунок 53 - Различные положения головы и хвоста животных в зависимости от «эмоционального настроения»: а-б - возбуждение, проявление «твердости»; в-г - комплекс подчинения

### Контрольные вопросы

1. Опишите понятие о высшей нервной деятельности и методы ее изучения.
2. Что такое условные рефлексы, какова их классификация, методики выработки у животных, механизм образования и биологическое значение?
3. В чем суть взаимоотношения возбуждения и торможения в коре больших полушарий?
4. В чем заключается аналитико-синтетическая деятельность коры головного мозга?
5. Что такое сон и гипноз.
6. Опишите две сигнальные системы действительности.
7. Какие формы поведения животных вам знакомы?
8. Какова роль И.М. Сеченова и И.П. Павлова в изучении физиологии коры больших полушарий головного мозга?
9. В чем заключается сущность различия безусловных и условных рефлексов?
10. Опишите процесс образования условного рефлекса.
11. Какие виды торможения условных рефлексов вам известны, дайте им их характеристику?
12. Как осуществляется анализ и синтез раздражений в коре больших полушарий? Что значит динамический стереотип?
13. Перечислите типы высшей нервной деятельности по И.П. Павлову.
14. Укажите связь типа высшей нервной деятельности с продуктивностью животных.

## Глава VII ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

На животное постоянно влияют множество раздражителей: свет различной силы и спектра, всевозможные звуки, запахи, колебания температуры, давления, прикосновения. Ощущения возникают в результате воздействия внешнего мира на органы чувств, имеющих свои особенности, субъективные качества. Но ощущения - это лишь первичные источники познания окружающей действительности. Воспринимающая способность органов чувств ограничена, и информация, доставляемая ими, проверяется и дополняется опытом, накапливаемым в процессе жизни. Чем совершеннее анализатор, тем полнее и объективнее будут познаваться явления внешнего мира. Органы чувств многих животных, способны более совершенно, чем у человека, воспринимать информацию из окружающей среды.

Разнообразнейшие воздействия внешнего мира воспринимаются органами чувств, благодаря которым и осуществляется связь организма с окружающей его средой. Но органы чувств дают информацию не только о внешнем мире, но и о состоянии мышц, суставов, внутренних органов, о положении тела в пространстве.

### 7.1 Общие свойства анализаторов

И.П. Павлов предложил название «орган чувства» заменить термином «анализатор», так как укоренившиеся понятия: глаз - орган зрения, ухо - орган слуха и прочие - не соответствуют действительности. Ведь глаз или ухо - это лишь воспринимающая, или рецепторная часть, кроме которой существует еще проводящая часть (центростремительный нервный путь), передающая информацию от рецепторов в кору больших полушарий головного мозга, где и происходит переработка нервных сигналов в ощущения зрительные, слуховые, обонятельные и пр. Таким образом, каждый анализатор представляет собой систему, состоящую из трех звеньев: рецепторного, или периферического, отдела, проводящего и центрального, или коркового, отделов.

Механизм возникновения возбуждения рецепторов следующий. Внешний фактор, действуя на рецептор, вызывает деполяризацию его поверхностной мембраны - рецепторный, или генераторный, потенциал. Рецепторный потенциал зависит от силы раздражителя, способен суммироваться при влиянии быстро действующих друг за другом раздражений. Наличие рецепторного потенциала составляет сущность начальной стадии возбуждения.

Развитие анализаторов тесно связано с образом жизни животных. Так, губки, неподвижно прикрепленные на одном месте, имеют лишь контактные рецепторы, действующие только при непосредственном соприкосновении с раздражителем. Животные, свободно плавающие в воде, обладают и дистантными анализаторами, воспринимающими удаленные раздражители: свет, звук, запах. Водная среда не препятствует развитию обонятельного

аппарата. Например, у акул сильно развиты обонятельные доли переднего мозга. Некоторые рыбы способны обнаруживать миллиардную часть грамма пахучего вещества в 1 л воды. У животных, ведущих наземный образ жизни, дистантные анализаторы достигают большого совершенства.

Информация, воспринимаемая издалека, позволяет лучше приспособиться к постоянно меняющимся условиям среды, получить сигналы о наличии воды или корма, приближении врага и пр.

По своему морфологическому строению и функциональной организации рецепторы делят на две группы:

- первично чувствующие (первичные);
- вторично чувствующие (вторичные).

В первичных рецепторах восприятие и трансформация энергии раздражителя в энергию возбуждения происходит в самом чувствительном (сенсорном) нейроне. К первично чувствующим рецепторам относят обонятельные, тактильные и проприорецепторы. Во вторичных рецепторах между раздражителем и чувствительным нейроном расположены высокоспециализированные рецепторные клетки, то есть сенсорный нейрон возбуждается не непосредственно, а через рецепторную клетку. К вторично чувствующим рецепторам принадлежат рецепторы вкуса, зрения, слуха, вестибулярного аппарата. В первичных рецепторах под действием раздражителя изменяется проницаемость мембраны для ионов натрия и возникает местный процесс начальной деполяризации - образуется рецепторный, или генераторный, потенциал. Если генераторный потенциал достигает определенного порогового уровня, то в афферентном нервном волокне, являющемся продолжением первичного рецептора, образуются распространяющиеся потенциалы действия.

Во вторичных рецепторах процессы трансформации осуществляются в рецепторной клетке, где и возникает рецепторный потенциал (РП). Под влиянием РП из рецепторной клетки выделяются кванты медиатора, которые действуют на нервные окончания чувствительного нейрона и вызывают в них локальные электрические ответы - постсинаптический потенциал, названный генераторным потенциалом (ГП). Если последний оказывает деполяризационное воздействие на отходящее нервное волокно, в нем образуются импульсы возбуждения. Во вторичных рецепторах локальная деполяризация возникает дважды: в рецепторной клетке и в сенсорном нейроне. Общие свойства анализаторов: чувствительность, специфичность, способность к ответу на дрящееся раздражение, сенсбилизация, воспроизведение последовательных образов, адаптация.

Важнейшее свойство рецепторов - их чрезвычайная чувствительность, то есть очень низкий порог раздражения, определяемый минимальной энергией, необходимой для возникновения ощущения. Однако этот порог будет низким не для всех раздражителей, а только для адекватных, соответствующих данному рецептору. Например, глаз человека, находящегося в темноте, может воспринять очень слабый свет. Рецепторы глаза могут

реагировать и на другие, неадекватные раздражители. Применяя неадекватный для глаза раздражитель, например, электрический ток или удар, можно вызвать ощущение света. Но в данном случае для получения эффекта берется значительно более сильное воздействие, а полученный эффект будет весьма слабым, так как не возникнет какой-либо зрительный образ в цвете и перспективе, а только, как говорится, «искры из глаз посыплются». Следовательно, второе свойство рецепторов, непосредственно связанное с первым их специфичность, избирательность, дифференцированный ответ на энергию определенного вида.

И еще одно важное свойство есть у рецепторов - это их способность к ответу на длительное раздражение. Нервное волокно отвечает на раздражение лишь однократным возбуждением, а рецептор посылает сигналы до прекращения действия раздражителя. Это свойство информирует о длительности воздействия на анализатор, о том, что данный раздражитель все еще воздействует на организм.

К общим свойствам анализаторов относится также *сенсбилизация* - повышение возбудимости под влиянием многократных раздражителей.

*Последовательные образы* - это явления, образующиеся в анализаторе вслед за прекращением действия раздражителей. Например, после того как оркестр перестал играть, звуки слышны еще некоторое время.

Восприятие определенного вида энергии свойственно не только рецепторной части анализатора, но и мозговой. При операциях на мозге под местным наркозом подводили электрический ток к его различным областям. Если раздражение наносили на затылочную долю коры, то испытуемый видел мелькающие пятна света, при раздражении височной доли он слышал короткие монотонные звуки.

Ощущения, возникающие в ответ на действие раздражителя, имеют четыре свойства: качество, интенсивность, протяженность и длительность.

Например, свет красный - это его качество. Но красный свет может различаться по интенсивности. Протяженность - объем ощущения будет неодинаковым, если смотреть на освещенный кружок величиной с копеечную монету или на круг, диаметр которого едва уместится на большом киноэкране. Если в горячую воду опустить палец, то ощущение ожога будет меньше, чем при опускании всей руки, то есть протяженность ощущения в обоих последних случаях будет больше. Вспышка света, короткий звук, укол вызовут кратковременное ощущение; солнце на безоблачном небе, непрестанный ветер, долгий звук повлекут за собой длительное ощущение. Качество ощущения связано с родом физического стимула. Электромагнитные волны в зависимости от их длины вызывают ощущение того или иного цвета, механические колебания в диапазоне от 20 до 20000 в секунду воспринимаются человеком как тон той или иной высоты. Интенсивность ощущения зависит от энергетической величины раздражителя. Протяженность и длительность ощущения зависят от пространственной величины раздражителя и его длительности. Однако бывают исключения.

Например, белый квадрат на черном фоне кажется больше, чем черный на белом фоне, это так называемые обманы зрения.

Раздражения неодинаковой силы вызывают и разной силы ощущения. Величина, на которую необходимо изменить силу раздражения, чтобы вызвать заметное увеличение ощущения, связана с первоначальной силой раздражителя (закон Вебера - Фехнера), то есть прирост должен составлять определенную долю раздражителя. Например, если на кожу руки давит груз массой 100 г, то для усиления ощущения веса давления нужно прибавить гирию массой 3 г, а если на кожу давит груз в 200 г, то для ощущения увеличения груза надо добавить 6 г. Важное свойство анализаторов - *адаптация* - привыкание (приспособление) к определенным раздражителям. Адаптация может быть положительной в том случае, когда привыкание понижает порог раздражения для данного анализатора. Например, при переходе из света в темноту световая чувствительность повышается, то есть порог раздражения понижается. При отрицательной адаптации, наоборот, порог увеличивается, а чувствительность рецептора понижается. например, посетитель зоопарка, подойдя к клеткам с хищниками, ощущает резкий, неприятный запах; постояв некоторое время у клетки, он уже не так сильно чувствует его, а служитель, ежедневно убирающий клетки, может совсем не ощущать этот запах.

## 7.2 Кожный анализатор

Кожа представляет собой чувствующую поверхность, посредством которой животное контактирует с внешней средой, ощущая температурные, тактильные и болевые раздражения. Роль кожи как органа чувств у животных обычно недооценивается, так как у человека по сравнению с другими анализаторами она занимает второстепенное место, и лишь у слепых, и особенно у слепоглухонемых, кожное осязание развивается чрезвычайно сильно. Однако иногда и у зрячих встречается необыкновенное развитие этого анализатора.

В коже находится ряд рецепторов, воспринимающих различные раздражения. Различают четыре типа кожной чувствительности: тепловую, холодную, тактильную (подразделяющуюся на чувство прикосновения и чувство давления) и болевую. Осязанием называют весь комплекс ощущений, возникающих при соприкосновении кожи с различными телами. Восприятие различных кожных ощущений осуществляется разными проводящими путями. Нервные волокна рецепторных клеток, воспринимающих прикосновение и давление, идут по дорсальным столбам спинного мозга без перерыва до продолговатого мозга, откуда второй нейрон проходит к зрительным буграм. Нервные волокна рецепторов, связанных с болевой и температурной чувствительностью, входят в серое вещество задних рогов спинного мозга. Здесь начинаются вторые нейроны, аксоны которых переходят через переднюю комиссуру на противоположную сторону спинного мозга, вступают в белое вещество боковых столбов и в составе спинно-таламического латерального тракта идут к таламусу, где лежат тела третьих

нейронов, аксоны которых направляются в кору больших полушарий. У животных корковый конец кожного анализатора совпадает с двигательной областью.

Распределение различных рецепторов в коже неравномерно. Так, на 1 см<sup>2</sup> кожи приходится 12-13 холодовых точек и лишь 1-2 тепловых. На чувствительность кожного анализатора влияют температура кожи и состояние кровообращения в ней.

*Тактильная чувствительность.* Механорецепция обеспечивается четырьмя видами рецепторов: нервными сплетениями, осязательными тельцами Мейсснера, дисками Меркеля и тельцами Пачини (рис. 54). Прикосновение к волосам кожи вызывает раздражение нервных сплетений вокруг волосяных луковиц, причем волос служит рычагом, усиливающим раздражение рецептора. У животных имеются специальные осязательные волоски - вибриссы, очень упругие и толстые. Обычно они расположены на морде, а у лазающих животных - на брюхе. У лошадей и коров вибриссы - это длинные, торчащие волосы на морде, а у кошек, собак и у прочих хищников их называют усами. Осязательные тельца Мейсснера имеют овальную форму и покрыты оболочкой из плоских клеток. К тельцу подходит нервное волокно, образующее внутри него большое число волоконцев. Диски Меркеля в большом числе имеются на губах. Тельца Пачини овальной формы, но они значительно крупнее мейсснеровых, и, кроме нервного волокна, в каждое из них входит артерия. Эти тельца воспринимают самую незначительную деформацию кожи при соприкосновении с различными предметами и почвой.

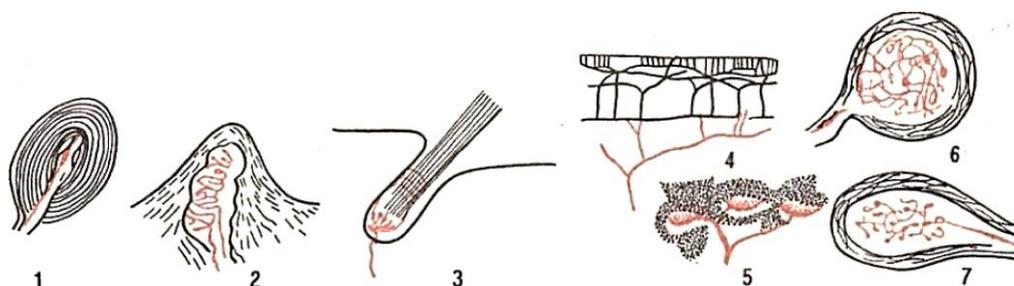


Рисунок 54 - Рецепторы кожи:

*1 - тельца Пачини и 2 - тельца Мейсснера; 3 - нервное сплетение вокруг волосяной луковицы; 4 - свободные нервные окончания; 5 - тельца Меркеля; 6 - колба Краузе; 7 - тельца Фатера - Пачини*

Механизм тактильной рецепции можно представить следующим образом: механический стимул (давление) ведет к деформации свободного нервного окончания и других видов механорецепторов, сопровождающейся растяжением поверхностной мембраны и увеличением ее проницаемости для ряда ионов ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  и др.). В результате образуются ионные токи и возникают потенциалы действия, передаваемые к нервным центрам. Тактильный раздражитель вызывает ощущение прикосновения или давления лишь в том случае, если он деформирует поверхность кожи. Различные

участки кожи обладают неодинаковой тактильной чувствительностью, так как рецепторы этого вида распределены неравномерно. Чувствительность кожи к тактильным раздражителям не всегда одинакова, она увеличивается при нагревании и уменьшается при охлаждении. При тактильных раздражениях воспринимается не только прикосновение или давление, но также и место воздействия раздражителя.

Способность к локализации тактильных раздражений определяют особым циркулем с тупыми концами. Ощущение двух прикосновений можно получить в том случае, когда ножки циркуля раздвинуты на определенное расстояние, причем это расстояние неодинаково на различных частях тела. Выше всего чувствительность на кончике языка, где раздельно воспринимаются точки, находящиеся на расстоянии 1,1 мм одна от другой, и наименьшая чувствительность на спине, где для ощущения двух раздельных касаний ножки циркуля нужно развести на 65-70 мм. Тактильные рецепторы могут быстро адаптироваться, поэтому ощущается только изменение давления, а не само давление. Наиболее быстро адаптируются рецепторы, расположенные у корней волос, и тельца Пачини.

*Температурная рецепция.* Информация о температуре окружающей среды воспринимается двумя видами терморецепторов. Для восприятия холодных раздражений в коже имеются особые тельца - колбы Краузе, а для восприятия тепловых раздражений - сосочковые кисти Руффини. Однако существует и другое мнение, что отдельных рецепторов кожи для ощущения тепла и холода не существует.

Различия температурных ощущений обусловлены различной глубиной залегания в толще кожи единых температурных рецепторов. Холодовые рецепторы находятся ближе к поверхности. На интенсивность ощущения тепла или холода влияет величина раздражаемого участка. Эффект температурного раздражителя тем сильнее, чем больше раздражаемый участок кожи.

Рецепторы кожи обладают способностью к адаптации. При раздражителях небольшой силы тактильные рецепторы адаптируются чрезвычайно быстро и ощущение легкого прикосновения или надавливания исчезает. Адаптацию к теплу и холоду можно проследить в простом опыте: в три сосуда наливают воду с температурой 15, 30 и 45 °С. Одну руку опускают в воду с температурой 15 °С, а другую - в воду с температурой 45 °С. Подержав руки некоторое время в разных сосудах, погружают их одновременно в один, содержащий воду, нагретую до 30 °С. При этом, одной рукой вода ощущается как горячая, а другой - как холодная. Этот опыт показывает, что на температурные ощущения влияет не только температура сама по себе, но и адаптация к ней.

*Болевая рецепция.* Болевое ощущение имеет большое биологическое и клиническое значение. Животные стремятся избегать раздражений, приносящих боль, и тем самым охраняют себя от повреждений. К болевым

раздражениям наиболее чувствительны кожа и слизистые оболочки рта, носа, глаз, половых органов.

Рецепторы, воспринимающие болевые раздражения, представляют собой свободные нервные окончания. Порог их возбуждения довольно высок, ощущение боли возникает лишь при значительно большей интенсивности раздражения. Свободные, неинкапсулированные - нервные окончания, воспринимающие болевые раздражения, находятся в поверхностных и глубоких слоях кожи и в определенных внутренних органах, таких как надкостница, стенки артериальных сосудов, перикард и т. д.

Болевые импульсы передаются по волокнам групп А и С. Волокна группы А, ответственные за передачу боли, проводят возбуждение со скоростью около 20 м/с, а болевые волокна группы С передают импульсы со скоростью 0,6-2 м/с. Соответственно разной скорости проведения нервных импульсов в волокнах групп А и С возникает двойное ощущение боли (феномен двойной боли): вначале четкая по локализации и короткая, а затем более длительная, разлитая и сильная (жгучая).

Боль может появиться при действии самых разных факторов (температурных, механических, химических, электрических). Она ощущается и при воздействии на другие рецепторы, если раздражители чрезмерно сильны, например, боль в ушах при очень громких звуках, боль в глазах при чрезмерно ярком свете и т. д. При заболевании внутренних органов ощущение боли может локализоваться не в самом пораженном органе, а в другой части тела, например, на поверхности кожи. Такие боли называют отраженными.

*Боль* - это результат центральных суммационных процессов, возникающих при интенсивных раздражениях рецепторов. Возбудителями болевых ощущений могут быть химические реагенты, образующиеся в самом организме при нарушении тканевого обмена. К таким веществам относят гистамин, ацетилхолин, серотонин, ионы калия и др.

Центральные процессы играют исключительную роль в восприятии болевых раздражений. Кора больших полушарий влияет на интенсивность восприятия болевых ощущений. В результате длительного раздражения рецепторов, воспринимающих боль, может наступить их адаптация.

### **7.3 Обонятельный анализатор**

Обонятельный анализатор реагирует на находящиеся в воздухе молекулы летучих веществ. Поскольку адекватным раздражителем для него являются химические вещества, его называют также химическим анализатором. Обонятельный анализатор филогенетически один из наиболее древних, он есть уже у низших позвоночных. У высших позвоночных обоняние имеет очень большое значение, с его помощью животное на расстоянии может обнаружить других особей, когда это невозможно сделать при помощи слуха или зрения. У большинства животных обоняние развито очень хорошо, и для многих из них оно играет роль важнейшего дистантного анализатора, так как именно благодаря ему животное получает значительную

часть информации об окружающем мире. Затаившегося врага, не выдающего себя ни звуком, ни движением, животное может обнаружить при помощи обоняния. Обонянием пользуются животные, идущие по следу, разыскивающие корм, воду и т. д.

Животных с хорошо развитым обонянием называют *макросоматиками*. К ним принадлежат почти все млекопитающие. Слабо развито обоняние у птиц, а из млекопитающих - у китов, обезьян и человека - это *микросоматики*. Периферическая часть обонятельного анализатора находится в носовой полости, в области верхнего носового хода и в задней верхней части носовой перегородки. Слизистая оболочка обонятельной области утолщена и окрашена в более темный цвет: от желто-бурого до темно-коричневого. Обонятельная область выстлана эпителием, состоящим из опорных и обонятельных клеток.

Рецепторы обоняния, или обонятельные клетки, представляют собой биполярные нейроны диаметром 5-10 мкм, расположенные вокруг цилиндрических опорных клеток. У немецкой овчарки число таких нейронов достигает - 224 млн., у человека - 10 млн. На поверхности периферического конца каждого нейрона найдено большое количество тонких ресничек, или выростов, диаметром 0,1 и высотой 1-2 мкм, за счет чего во много раз увеличивается возможность соприкосновения пахучего вещества с обонятельной клеткой. Опорные клетки выполняют не только поддерживающую функцию, но и участвуют в обмене веществ рецепторных клеток. В глубине эпителия лежат базальные клетки. Они обеспечивают клеточный резерв, из которого образуются рецепторные и опорные клетки (рис. 55). Поверхность эпителия обонятельной области покрыта слизью, которая защищает эпителий от высыхания у наземных животных и от излишнего смачивания - у водных. Кроме того, слизь служит источником ионов, необходимых для возникновения потенциалов действия, а также участвует в удалении остатков пахучих веществ по окончании их действия. *Слизь* - это среда, где происходит взаимодействие пахучих веществ с обонятельными рецепторными клетками.

Другой конец рецепторной клетки, выполняющий функцию аксона, объединяется с другими такими же аксонами, образуя нервные нити, которые проходят через отверстия решетчатой кости и несут полученную информацию в обонятельную луковицу, играющую роль обонятельного центра. Небольшая часть нервных путей направляется в аммонов рог и в одну из извилин височной доли.

*Механизм обоняния.* Запаховые вещества проникают в обонятельную область при вдыхании воздуха через нос или через хоаны при попадании воздуха через рот. При спокойном дыхании почти весь воздух проходит через нижний носовой ход и мало соприкасается со слизистой обонятельной области, расположенной в верхнем носовом ходу. Обонятельные ощущения при этом являются лишь результатом диффузии между вдыхаемым воздухом и воздухом обонятельной области. Слабые запахи при таком дыхании не ощущаются. Для того чтобы запаховые вещества достигли обонятельных

рецепторов, необходимо более глубокое дыхание или несколько коротких дыханий, быстро следующих одно за другим. Именно так животные принохиваются, увеличивая ток воздуха в верхнем носовом ходе. Во время еды рецепторы обонятельного анализатора раздражаются воздухом, проходящим через хоаны.

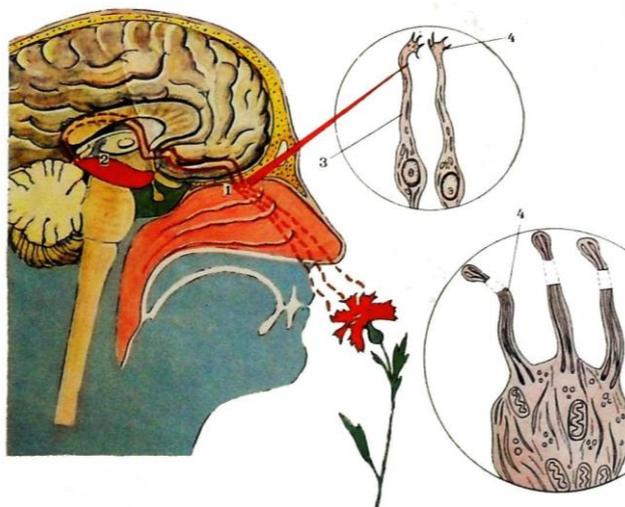


Рисунок 55 - Обонятельный анализатор:

*1 – волоски обонятельных клеток; 2 – обонятельный центр; 3 – схема строения обонятельных клеток; 4 – волоски обонятельных клеток при разном увеличении*

Ощущение запаха вызывают молекулы вещества, непрерывно отделяющиеся от различных пахучих тел. Эти частицы чрезвычайно летучи и специфичны для каждого вещества. Проникая в верхний носовой ход, они действуют на обонятельные клетки, которые благодаря своей специфичности позволяют животному отличить один запах от другого и даже уловить какой-либо определенный запах в смеси нескольких запахов. Запаховые вещества с током воздуха могут далеко распространяться от их источника. Животные способны уловить источник запаха на большом расстоянии от него. Интенсивный запах воспринимается обонятельными клетками сильнее и подавляет более слабые запахи. Молекулы пахучего вещества соприкасаются и взаимодействуют с клетками обонятельного эпителия. Они адсорбируются на небольшом участке мембраны обонятельного рецептора, изменяя ее проницаемость для отдельных ионов. Это ведет к развитию генераторного потенциала, и рецептор возбуждается. Ответы разных рецепторных клеток неодинаковы. Выявлена совокупность обонятельных рецепторов, обладающих различными спектрами чувствительности, что позволяет производить анализ запахов.

Характер ответов клеток луковицы более многообразен, чем просто возбуждение и торможение. Установлена определенная специфичность ответов на разные запахи. У млекопитающих выявлены разнообразные центробежные влияния на активность луковицы. Полагают, что центробежные сигналы участвуют в переработке луковицей сенсорной импульсации. У

обонятельного анализатора имеется ряд особенностей по сравнению с другими сенсорными органами. У млекопитающих отсутствует переключение обонятельной афферентации в таламусе и не обнаружено специального представительства в новой коре. Ранее считали, что высший центр обоняния расположен в группе структур переднего мозга. В последующем было установлено, что роль этих структур не ограничивается собственно обонятельной функцией и связана с соматовегетативными реакциями, управлением эмоциональным состоянием, мотивацией поведения и т. п. Обонятельная луковица - единственный отдел мозга, двустороннее удаление которого всегда приводит к полной потере обоняния. Обонятельный тракт, выходящий из обонятельной луковицы, включает несколько пучков, которые направляются в разные отделы переднего мозга: переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, препериформную кору, периамигдаллярную кору и ядра миндалевидного комплекса.

*Чувствительность обоняния.* Порог раздражения определяется минимальным количеством запахового вещества, необходимого для ощущения запаха. На чувствительность обонятельного анализатора влияют факторы внешней среды: во влажном воздухе порог раздражения снижается так же, как и в чистом, содержащем незначительное количество молекул других пахучих веществ. Повышаются пороги раздражения в жаркий сухой день и сильный мороз. При насморке набухание слизистых оболочек препятствует прониканию молекул к рецепторным клеткам, в связи с чем порог раздражения резко повышается и обоняние временно исчезает. При длительном раздражении рецепторных клеток одним и тем же запаховым раздражителем обонятельный анализатор адаптируется к данному запаху, и он более не ощущается. Способность воспринимать другие запахи при этом не нарушается.

Изменение порога чувствительности обычно связано с процессами, происходящими в мозговом отделе анализатора, а не в рецепторном. Домашние животные - макросоматики, они обладают хорошим обонянием. Лошади не выносят резких и дурных запахов. Они отказываются поедать корм и пить воду, если от кормушки пахнет дезсредствами. Рогатый скот тонко различает запахи трав и издалека чует хищников. Но наибольшего развития обоняние достигло у собак. Путем направленного подбора и отбора созданы породы охотничьих собак с чрезвычайно сильно развитым обонятельным анализатором.

#### **7.4 Зрительный анализатор**

*Зрительный анализатор* состоит из трех основных частей: периферической (глаз), проводниковой (зрительные нервы и все промежуточные центры) и корковой (затылочный отдел коры больших полушарий).

*Глаз* - это орган, способный воспринимать световые волны. При помощи зрения животное ориентируется в окружающем мире, воспринимая силу света,

цвет, форму предметов, расстояние до них и перемещение предметов в пространстве. Фоторецепторы (рецепторы, чувствительные к свету) имеются почти у всех животных. У низших позвоночных, фоторецепторы представляют собой отдельные, содержащие пигмент клетки, расположенные на поверхности тела. Иногда они объединяются в группы и образуют так называемые глазные пятна. У млекопитающих глаза (глазные яблоки) расположены в углублении костей черепа - глазнице и имеют форму, близкую к шару. Глаз состоит из оптической и фоторецепторной частей и имеет оболочки: белочную, сосудистую и сетчатую. Оптическая система глаза состоит из роговицы, передней и задней камер глаза, зрачка, хрусталика и стекловидного тела (рис. 56). Световые лучи, прежде чем попасть на фоторецепторные клетки, проходят через сложную оптическую систему прозрачных сред. Роговица - это часть белой наружной оболочки глаза - склеры. Роговица напоминает слегка выпуклое часовое стекло; в отличие от склеры она лишена кровеносных сосудов и совершенно прозрачна. Пройдя через роговицу, луч света попадает в переднюю камеру глаза - в пространство между роговицей и хрусталиком. Оно заполнено жидкостью, называемой камерной или водянистой влагой. К внутренней части склеры прилегает вторая оболочка глаза - сосудистая, богатая артериальными и венозными кровеносными сосудами. В передней части глаза сосудистая оболочка переходит в радужную, содержащую пигмент, придающий цвет глазу: у крупного рогатого скота он темно-коричневый, у лошади - темно- и светло-коричневый, у овцы - желто-бурый, у козы - голубоватый или желтый, у собаки - от темно-коричневого до желтого, иногда голубого цвета, у кошки - желтый или зеленый, иногда голубой. У пегих животных глаза часто бывают разного цвета. Лишь у альбиносов, в организме которых пигмент вообще отсутствует, радужная оболочка не окрашена, сквозь нее просвечивают кровеносные сосуды, и поэтому зрачок кажется красным.

Радужная оболочка регулирует количество света, попадающего в глаз. В середине радужной оболочки находится отверстие - зрачок, сквозь которое луч света проникает в заднюю часть глаза. Зрачок окружают два вида мышц: кольцевые и радиальные. Кольцевые мышцы иннервируются парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, а радиальные - симпатическими нервами. Пройдя через зрачок, луч света попадает в хрусталик - прозрачное тело, похожее на маленькое, двояковыпуклое увеличительное стекло. Передняя поверхность хрусталика более плоская, чем задняя. По краю всей окружности хрусталика к нему прикреплена связка, называемая цинновой. Хрусталик заключен в капсулу и с помощью цинновой связки крепится к ресничной мышце. Изменение размеров зрачка и выпуклости хрусталика обеспечивается сложным механизмом при помощи симпатических и парасимпатических нервных волокон. Повышение тонуса парасимпатических нервов ведет к сокращению циркулярно-расположенных мышечных волокон, отчего зрачок сужается. При этом сокращаются гладкие мышечные волокна ресничного тела, что сопровождается ослаблением

цинновых связок, снижением давления на хрусталик и увеличением его выпуклости. При возбуждении симпатических нервов, иннервирующих радиально расположенные клетки мышц радужной оболочки, происходит расширение зрачка и уменьшение выпуклости хрусталика вследствие снижения тонуса ресничного тела. Пройдя через хрусталик, световой луч попадает в стекловидное тело глаза, которое в основном заполняет глазное яблоко. Оно прозрачное, образовано тончайшими волокнами, составляющими его остов, между которыми находится жидкость.

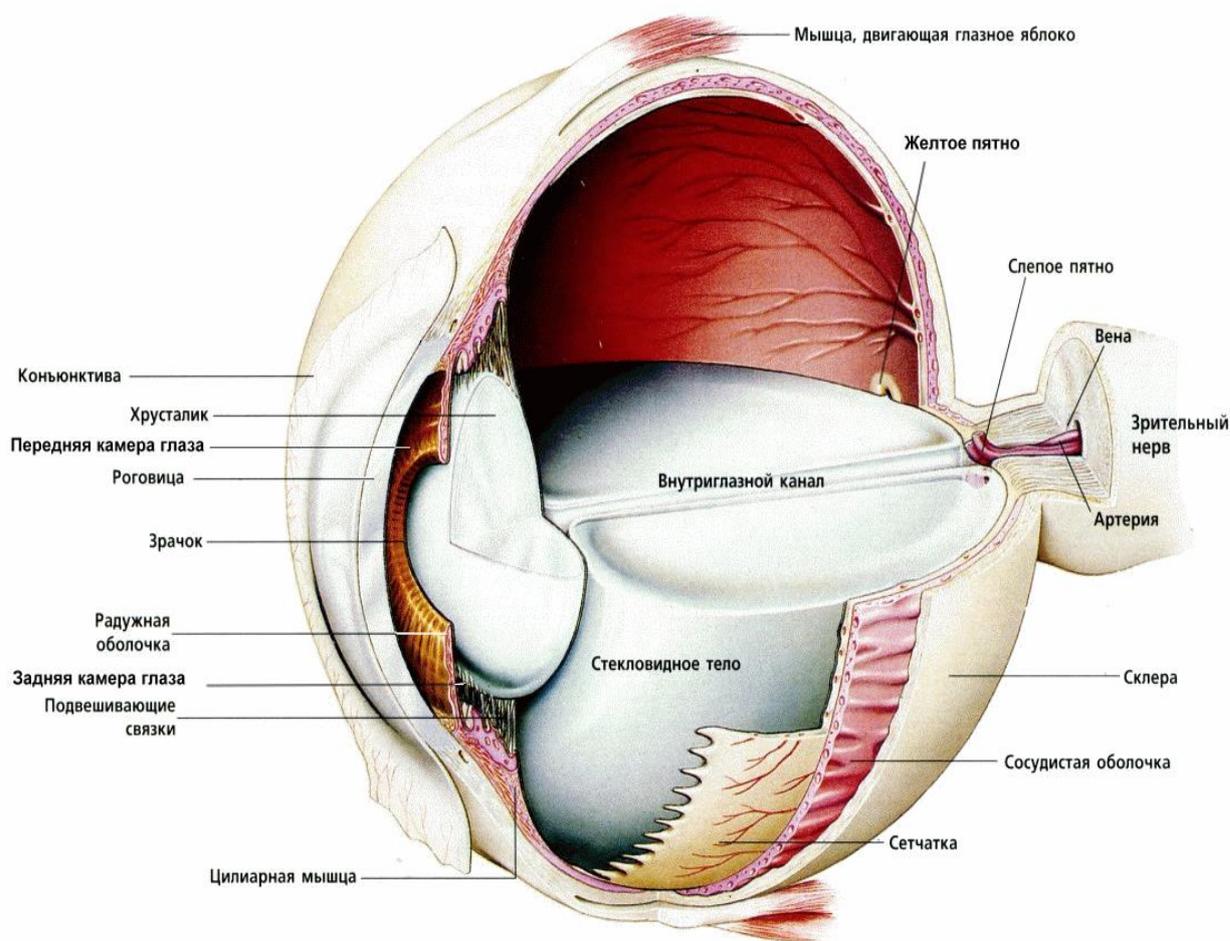


Рисунок 56 - Зрительный анализатор

*Механизм аккомодации.* В нормальном глазу, находящемся в покое, то есть при расслаблении ресничной мышцы и натяжении цинновой связки, хрусталик имеет более плоскую форму и попадающие в него лучи фокусируются на сетчатке. При таком состоянии глаз хорошо видит предметы, находящиеся вдали, но предметы, расположенные на близком расстоянии, кажутся расплывчатыми. При фиксировании глазами близких предметов напрягается ресничная мышца, тяга цинновой связки ослабляется и хрусталик вследствие своей упругости приобретает более выпуклую форму, в связи с чем изменяется его показатель преломления. Данное свойство глаза, позволяющее одинаково хорошо видеть предметы, находящиеся вблизи и вдали, называется *аккомодацией*. У различных животных механизм аккомодации может быть

различным, но сущность его одинаковая: обеспечение фокусировки световых лучей, проникающих в глаз, на сетчатке. У рыб глаз в покое установлен на ясное видение предметов, находящихся вблизи. При необходимости видеть далекие предметы хрусталик отодвигается назад сокращением специальной мышцы. Величину, на которую изменяется преломляющая сила глаза при наибольшей аккомодации по сравнению с состоянием покоя, называют *силой аккомодации*, а пространство между дальней и ближней точкой ясного видения - *областью аккомодации*. Сила аккомодации не всегда одинакова: она изменяется в зависимости от общего состояния организма и при утомлении уменьшается. Острота зрения зависит и от возраста. У старых животных хрусталик теряет свою эластичность и его выпуклость при расслаблении связок почти не увеличивается. В результате развивается дальновзоркость, то есть способность ясно видеть удаленные предметы и хуже различать предметы, находящиеся вблизи. Это объясняется сокращением переднезаднего диаметра глазного яблока, в связи с чем параллельные лучи после преломления в глазу сходятся не на сетчатке, а позади нее. Для того чтобы они сошлись на сетчатке, глаз должен аккомодировать, причем ближняя точка ясного видения все же будет находиться дальше, чем для нормального глаза. Иногда дальновзоркость бывает вследствие недостаточной преломляющей силы глаза. При обратном явлении, близорукости, происходит увеличение переднезаднего диаметра глазного яблока, и параллельные лучи сходятся раньше, чем достигают сетчатки. В некоторых случаях близорукость может быть вызвана чрезмерной преломляющей силой глаза. Близорукость и дальновзоркость довольно часто наблюдают у лошадей, но наиболее близорукими могут быть овцы, особенно культурных пород.

*Структура и функции сетчатки.* К стекловидному телу прилегает третья оболочка - сетчатая, в которой расположены фоторецепторы - палочки и колбочки, воспринимающие световые лучи, и нервные клетки с многочисленными отростками. Наружный слой сетчатки, прилегающий к сосудистой оболочке, состоит из пигментных клеток, содержащих пигмент фусцин, который, препятствуя отражению и рассеиванию световых лучей, способствует четкости зрительного восприятия. От внутренней поверхности пигментного слоя в глубину примыкающего слоя фоторецепторов отходят отростки (борода), окружающие светочувствительные клетки. При сильном освещении зерна пигмента перемещаются из эпителиальных клеток и заслоняют палочки и колбочки от яркого света. Считают, что пигментные клетки участвуют в обмене веществ фоторецепторов при синтезе зрительных пигментов. У ночных животных между пигментными клетками и фоторецепторами расположен слой, отражающий свет и состоящий из особых кристаллов или нитей. В результате отражения света от кристаллов у ночных животных при внешнем освещении светятся глаза. В этом случае на фоторецепторы действуют не только прямые лучи, но и отраженные, что в условиях слабой освещенности повышает возможность восприятия света. Палочки и колбочки состоят из двух члеников - наружного и внутреннего.

Наружный членик содержит зрительный пигмент, чувствительный к действию света, а внутренний имеет ядро и митохондрии, обеспечивающие энергетические процессы в клетке. Светочувствительные членики фоторецепторов обращены в сторону, противоположную свету. Светочувствительный членик каждой палочки представляет собой стопку тонких пластинок и дисков (от 400 до 800) диаметром 6 мкм. Каждый диск - это двойная мембрана, состоящая из двух мономолекулярных слоев липидов, помещающихся между двумя слоями молекул белка. С этими молекулами белка связан ретинен, входящий в состав зрительного пигмента - родопсина, или зрительного пурпура. Наружный сегмент фоторецепторной клетки отделен от внутреннего слоя - мембраной, через которую проходит пучок из 16-18 тонких фибрилл.

Внутренний сегмент оканчивается отростком, по которому возбуждение передается с фоторецептора на контактирующую с ним биполярную клетку. К слою биполярных клеток примыкает слой ганглиозных нервных клеток, отростки которых составляют волокна зрительного нерва. Свет, проникающий через стекловидное тело и внутренние слои сетчатки, не оказывает на них действия и воздействует только тогда, когда доходит до палочек и колбочек. В результате возникает нервный импульс, передающийся через цепь клеток, которые миновал луч света, и по зрительному нерву направляется в головной мозг. Наибольшее возбуждение от действия света наблюдают в тех случаях, когда направление луча совпадает с длинной осью палочки или колбочки. Возбуждение от фоторецепторов передается на волокна зрительного нерва через два слоя нервных клеток - биполярных и ганглиозных, контактирующих при помощи синапсов. Передача импульса с клеток одного слоя на другой совершается посредством выделения ацетилхолина, а механизм передачи возбуждения с фоторецептора на биполярную клетку выяснен пока недостаточно. Некоторые биполярные нейроны связаны со многими палочками, а ганглиозные клетки контактируют со многими биполярными клетками. В результате группа фоторецепторов, соединенных с одной ганглиозной клеткой, образует рецептивное поле для этой клетки. Кроме того, в сетчатке имеются еще горизонтальные (звездчатые) и амикриновые клетки с ветвящимися отростками, соединяющими по горизонтали биполярные и ганглиозные клетки. Одна ганглиозная клетка может быть связана с десятками тысяч фоторецепторов, причем рецептивное поле этой клетки составляет площадь диаметром 1 мм. Иначе происходит передача импульса в мозг с колбочек. Каждая колбочка передает сигнал биполярной клетке, связанной только с ней одной. Следовательно, если импульсы от рядом находящихся палочек сливаются, то сигналы от двух рядом расположенных колбочек передаются отдельно.

При рассматривании задней стенки глазного яблока, так называемого глазного дна (что можно сделать при помощи вогнутого зеркала - офтальмоскопа), виден бледно окрашенный участок, от которого расходятся кровеносные сосуды. Этот участок называют слепым пятном, так как в нем нет

светочувствительных клеток. Со всей сетчатки к слепому пятну сходятся нервные волокна, образующие зрительный нерв. У сельскохозяйственных животных зрительные нервы перекрещиваются на вентральной поверхности головного мозга, причем нерв от правого глаза идет к левому полушарию, а от левого - к правому. Однако некоторое количество волокон не перекрещивается. Биполярные нейроны сетчатки и ганглиозные клетки, образующие своими аксонами зрительный нерв, выполняют функции проводникового аппарата. Волокна зрительного нерва идут без перерыва к ядрам наружного (латерального) коленчатого тела, а также к ядрам передних бугров четверохолмия, где расположены центры ориентировочной реакции на зрительные раздражители. В наружные коленчатые тела передаются импульсы, точно соответствующие реакциям фоторецепторов сетчатки. Отсюда по аксонам последнего нейрона зрительного пути импульсы идут в затылочную область коры больших полушарий - корковый центр зрительного анализатора. По направлению к наружному краю глаза от слепого пятна на оптической оси сетчатки находится центральное поле, имеющее вид светлой полоски - место наилучшего видения. В середине полоски расположено углубление, называемое центральной ямкой, в которой светочувствительные клетки состоят почти исключительно из колбочек. По мере удаления от нее количество палочек возрастает, колбочек же становится все меньше.

*Световая чувствительность и острота зрения.* Фоторецепторы сетчатки могут реагировать на очень малую величину света с чрезвычайно экономным расходом зрительных пигментов. Палочки более чувствительны (в 1000 раз), чем колбочки. При малой интенсивности освещения восприятие света происходит при помощи палочек. Они расположены в основном по периферии сетчатки, и поэтому в сумерки лучше видны предметы, расположенные по сторонам. При ярком освещении восстановление родопсина не поспевает за его распадом в палочках и восприятие света осуществляется колбочками.

Способность к ясному различию мелких предметов и их деталей свойственна больше колбочкам, чем палочкам. Максимальную способность различать отдельные предметы называют остротой зрения. Ее определяют по наименьшему расстоянию между двумя точками, которые глаз видит отдельно, а не слитно. Максимальной остротой зрения обладает желтое пятно, к периферии от него острота зрения значительно ниже.

*Бинокулярное зрение.* Зрительный орган - парный, глаза расположены симметрично. Одновременное видение предметов двумя глазами - бинокулярное зрение - значительно увеличивает поле зрения, то есть ту область, которую можно видеть при определенном положении глаз. У животных с боковым расположением глаз (лошадь, заяц) поле зрения больше, чем у животных, глаза которых находятся на передней поверхности головы (кошка). При бинокулярном зрении изображение предмета возникает на сетчатках обоих глаз, причем одна и та же точка поля зрения падает на определенные точки в обеих сетчатках. Такие точки называются

*соответствующими или идентичными.* Клетки, расположенные на идентичных участках сетчатки, тесно связаны между собой функционально и находятся в одинаковом состоянии возбуждения, в связи, с чем и возникает один образ предмета. Если же изображение падает на *неидентичные, или диспаратные*, точки сетчатки, то предмет начинает двоиться. Поскольку между глазами есть расстояние, каждый глаз видит предмет несколько сбоку и изображение на сетчатке получается не совсем одинаковым. Чем ближе находится предмет, тем больше будет разница в изображении, и в мозге, получающем соответствующие сигналы, создается представление о том или ином расстоянии до предмета.

*Цветовое зрение.* У животных, ведущих ночной образ жизни, в сетчатке преобладают палочки (летучая мышь, сова, крот, кошка, еж), а у дневных животных - колбочки (голуби, куры, ящерицы). На основании этих наблюдений был сделан вывод, что колбочки связаны с дневным зрением, а палочки в основном приспособлены для сумеречного зрения и не воспринимают цвета. Однако кошки прекрасно видят днем, а содержащиеся в неволе ежи легко приспосабливаются к дневному образу жизни; змеи, в сетчатке которых находятся главным образом колбочки, хорошо ориентируются в сумерках. Функции палочек и колбочек у разных животных мало изучены. Лошади и рогатый скот хорошо различают цвета, в отношении собак имеются противоречивые данные. Цветовое зрение у животных изучено крайне недостаточно. Можно предположить, что животные обладают высокоразвитым цветовым зрением, иначе невозможно объяснить широко распространенное в природе явление мимикрии, или покровительственной окраски,- один из видов приспособления животных к окружающей среде. Она жизненно необходима для них. Хищнику трудно поймать добычу, если он резко выделяется на фоне окружающей местности; многие животные спасаются от опасности, затаиваясь в полной неподвижности, так как именно движение делает их заметными на фоне, с которым сливается. Цвет их шкуры (горные козлы и бараны, пятнистые олени, выводковые птицы и т. д.). Общепринята так называемая трехкомпонентная теория цветового зрения. Впервые идею о «трех материях дна ока» высказал М. В. Ломоносов еще в 1751 г. На эту мысль его навел тот факт, что при смешении в определенном соотношении трех цветов спектра - красного, синего и зеленого - можно получить любой цвет. В середине XIX в. Г. Гельмгольц развил идею М. В. Ломоносова. Он предположил, что в сетчатке имеются три вида колбочек: одни высокочувствительны к красным лучам, другие - к зеленым, третьи - к фиолетовым. Лучи различных частей спектра неравномерно возбуждают различные виды колбочек, в связи, с чем возникает ощущение цвета. Однако эта теория не получила практического подтверждения. Считают, что в колбочках содержатся три различных светочувствительных вещества. Одно из них распадается при действии главным образом красного цвета, другое - зеленого, а третье - синего. Следовательно, в каждой колбочке имеется три приемника света и каждый из трех компонентов цветоощущения передается

по своей системе сигналов (коду), отличной от других компонентов. Комбинацией излучений этих основных цветов можно получить все оттенки спектра, воспринимаемого зрением. Если одновременно и в одинаковой степени раздражаются все три типа цвета-воспринимающих элементов колбочек, то возникает ощущение белого цвета.

*Защитный аппарат глаза.* У млекопитающих животных глаз защищен веками, верхним и нижним, которые рефлекторно закрываются при раздражении роговицы (рис. 57). По краям век расположены железы, выделяющие глазную смазку, которая при мигании расплывается по главному яблоку и предохраняет его от высыхания. У копытных животных есть еще мигательная перепонка, или третье веко. У млекопитающих животных в углу глаза имеется слезный бугорок, выделяющий слезы, которые увлажняют глаз, омывают его от пыли.

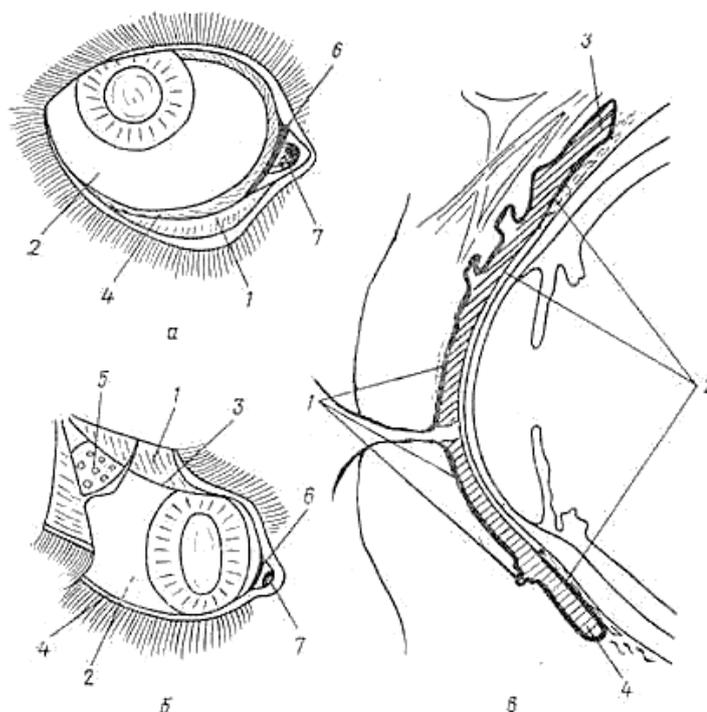


Рисунок 57 – Строение защитного аппарата глаза:

*а - вид спереди (нижнее веко оттянуто книзу); б - вскрыт латеральный угол глазной щели; в - сагиттальный разрез конъюнктивального мешка; 1 - конъюнктивка век; 2 - конъюнктивка глазного яблока; 3, 4 - своды (верхний 3 и нижний 4) конъюнктивы. Своды конъюнктивы - это складки конъюнктивы, необходимые для движения глаз и век. В верхний свод конъюнктивы у латерального угла глазной щели открываются выводные протоки слезной железы; 6- слезная железа; 7- полулунная складка конъюнктивы (третье веко); 7 - слезное мяско - небольшой бугорок, снабженный многочисленными слизистыми железами, является производным конъюнктивы*

В слезах содержится фермент лизоцим, обладающий бактерицидным действием и охраняющий глаз от попавших на роговицу микробов. На глаз воздействуют не только внешние неблагоприятные факторы, но и внутренние. Нарушение питания глаза ведет к расстройству зрения, а питание его осуществляется иначе, чем других тканей организма. К клеткам других тканей

питательные вещества доставляются кровью, но, если бы светопреломляющий аппарат глаза, то есть роговица, хрусталик и стекловидное тело, был снабжен кровеносными сосудами, он был бы непрозрачным и, следовательно, зрение было бы невозможно.

Указанные питательные вещества к указанным частям глаза поступают из водянистой влаги передней и задней камер глаза. В радужной оболочке и ресничном теле, богатых кровеносными сосудами, питательные вещества из крови переходят в камеры глаза.

Но через стенки сосудов проникают лишь те вещества, которые входят в состав водянистой влаги, а состав ее отличается от состава крови. Например, аскорбиновой кислоты в водянистой влаге в несколько раз больше, чем в крови, белков же нет совсем. Данное свойство стенок кровеносных сосудов глаза пропускать одни вещества и задерживать другие называется гематофтальмическим или глазным барьером. Этот барьер осуществляет защитную функцию глаза от вредных для него веществ, которые могут попасть в него изнутри. Белки, яды, микробы, клетки крови в норме не проникают через барьер. Водянистая влага постоянно пополняет камеры глаза, она появляется в виде мельчайших капелек на поверхности радужной оболочки и ресничного тела.

## 7.5 Слуховой анализатор

В процессе эволюции у животных появился высокочувствительный орган, воспринимающий и анализирующий звуковые излучения, - слуховой анализатор. Периферический отдел слухового анализатора у млекопитающих и человека состоит из наружного, среднего и внутреннего уха.

*Функции уха.* У млекопитающих имеется звукоулавливающий аппарат, или наружное ухо, состоящее из ушной раковины и наружного слухового прохода. У многих животных ушная раковина подвижна, что дает возможность лучше улавливать звук; для этого животное направляет ушную раковину в сторону источника звука. Очень подвижны ушные раковины у лошадей, у некоторых пород собак (лаек) и у кошек. У некоторых домашних животных ушные раковины достигают больших размеров и опущены вниз, например, у некоторых пород свиней, овец, кроликов и собак. Наружный слуховой проход представляет собой узкую, несколько искривленную трубку, по которой звуковые волны проникают вглубь уха. В коже, покрывающей наружный слуховой проход, и у основания ушной раковины находятся железы, выделяющие так называемую ушную серу. Этот секрет предохраняет ухо от загрязнения и препятствует высыханию барабанной перепонки, которая отделяет наружное ухо от среднего. Она образована из кольцевых и радиальных волокон.

Барабанная перепонка крепится на внутреннем костном конце наружного слухового прохода, толщина ее равна 0,1-0,2 мм. Назначение барабанной перепонки - передавать дошедшие до нее по наружному слуховому проходу звуковые волны, точно воспроизводя их силу и частоту

колебаний. Для этого необходимо, чтобы барабанная перепонка не имела собственных колебаний и не резонировала в ответ на дошедшие до нее колебания. Поэтому отдельные участки барабанной перепонки натянуты неодинаково; она поставлена косо, и середина ее конусообразно втянута внутрь. За барабанной перепонкой находится среднее ухо - барабанная полость, в которой расположены три слуховые косточки, образующие систему рычагов,- молоточек, наковальня, стремечко. Ручка молоточка прикреплена к барабанной перепонке, а стремечко - к овальному окну, открывающемуся в полость преддверия (внутреннее ухо). Колебания барабанной перепонки передаются через косточки. Благодаря специальному сочленению косточек давление на мембране овального окна сильнее в 20 раз и больше, чем на барабанной перепонке. Сила звуковых колебаний увеличивается еще и потому, что поверхность основания стремечка намного меньше поверхности барабанной перепонки. В общем, сила звуковых колебаний увеличивается приблизительно в 40-60 раз. При очень сильных звуках мышцы барабанной полости сокращаются, натяжение барабанной перепонки возрастает, в связи, с чем сила передаваемого звука уменьшается. В случае повреждения барабанной перепонки или даже полного удаления ее слух лишь снижается, но не утрачивается полностью. Это объясняется тем, что мембрана круглого окна способна воспринимать звуковые колебания воздуха, находящегося в барабанной полости, и передавать их во внутреннее ухо. Барабанная полость не замкнута, она сообщается с наружным воздухом через слуховую, или евстахиеву, трубу, наружное отверстие которой расположено в стенке носоглотки. Обычно оно закрыто и открывается только во время глотания.

Евстахиева труба имеет очень большое значение для предохранения барабанной перепонки от повреждения при значительной разнице давления в барабанной полости и в окружающем воздухе. Такая разница может возникнуть при попадающей в ухо сильной звуковой волне (например, при близкой артиллерийской стрельбе) и при быстром изменении давления (при взлете и посадке самолета). Раскрытие евстахиевой трубы способствует выравниванию давления, снимает неприятные ощущения и предупреждает разрыв барабанной перепонки. Стенки барабанной полости, слуховые косточки и евстахиева труба выстланы слизистой оболочкой, покрытой мерцательным эпителием. У однокопытных эта оболочка в области евстахиевой трубы образует воздухоносный мешок (емкость 450 см<sup>3</sup>). В костной перегородке, отделяющей среднее ухо от внутреннего, кроме овального окна, имеется также круглое окно, или окно улитки. Оно затянуто тонкой соединительнотканной мембраной и может служить как бы дублирующим, аварийным приспособлением в случае повреждения барабанной перепонки и слуховых косточек. Мембрану круглого окна называют вторичной барабанной перепонкой, имеющей большое значение в передаче звуковых колебаний во внутреннее ухо.

Внутреннее ухо - орган, воспринимающий звуки. Оно состоит из костного и перепончатого лабиринтов. Перепончатый лабиринт заключен в

костный, который по форме тождествен перепончатому и служит как бы его футляром. Между перепончатым лабиринтом и костным находится пространство, заполненное жидкостью - перилимфой. Перепончатый лабиринт также заполнен жидкостью - эндолимфой. Звуковые колебания воздействуют на слуховой нерв следующим образом. Через наружный слуховой проход звуковая волна достигает барабанной перепонки и вызывает ее колебания. Молоточек, укрепленный на барабанной перепонке, передает эти колебания на наковальню, затем на маленькую чечевицеобразную косточку и на стремечко, основание которого укреплено в овальном окне. Стремечко колеблется подобно язычку колокольчика, оно то вдавливаясь в окно, то оттягивается назад, вызывая колебания в жидкости внутреннего уха. Но поскольку все жидкости несжимаемы, колебания эти были бы невозможны, если бы не мембрана круглого окна, которая выпячивается при надавливании основания стремечка на овальное окно и принимает исходное положение при прекращении давления. В лабиринте, или внутреннем ухе, расположены два органа различного физиологического назначения. Один из них, состоящий из преддверия и улитки, выполняет слуховую функцию, а другой, состоящий из двух мешочков преддверия и трех полукружных каналов, - орган равновесия, или вестибулярный аппарат, - ответствен за равновесие тела. Преддверие находится в каменистой кости и представляет собой небольшую полость, наружная стенка которой обращена к барабанной полости. Передняя часть преддверия сообщается с улиткой, а задняя - с полукружными каналами. На медиальной стенке преддверия есть два небольших углубления, в которых расположены два мешочка преддверия: овальный и круглый. В овальный мешочек открываются отверстия полукружных каналов, которые относятся к вестибулярному аппарату. Круглый мешочек связан с каналом органа слуха - улиткой - костным каналом, спирально изогнутым вокруг оси и имеющим несколько завитков. В средней части улитки на основной мембране расположен рецептор слухового анализатора - кортиев орган, содержащий рецепторные волосковые клетки, которые трансформируют звуковые колебания в процесс нервного возбуждения. К слуховым клеткам подходят концевые волокна слухового нерва и образуют вокруг них тончайшую сеть. Над кортиевым органом расположена покровная пластинка, прикрепленная одним краем к костной пластинке. Второй ее край омывается эндолимфой. В соответствии с частотой и силой звуковых волн изменяется давление, воспринимаемое перилимфой. В результате изменения давления происходят колебания основной пластинки вместе с расположенными на ней слуховыми клетками. Волоски слуховых клеток воспринимают изменение давления со стороны покровной пластинки, в связи с чем возникает возбуждение, которое передается на окончания нервных волокон.

К слуховым клеткам подходят отростки (дендриты) нервных клеток, которые располагаются в спиральном нервном ганглии улитки и имеют здесь тончайшие нервные сплетения. Аксоны биполярных чувствительных клеток спирального ганглия образуют улитковую (кохлеарную) часть слухового

нерва и заканчиваются у кохлеарных ядер в продолговатом мозге. Здесь лежат тела нейронов второго порядка слухового пути. Клетки третьего нейрона слухового пути находятся в задних буграх четверохолмия (центры ориентировочных реакций на звук) и в медиальном (внутреннем) коленчатом теле таламической области. Корковая часть слухового анализатора расположена в височной доле больших полушарий, где воспринимаются и анализируются звуки, идущие от обеих ушей.

*Механизм восприятия звуков различной частоты.* Костный канал улитки широкий у основания, постепенно суживается по направлению к вершине улитки, а основная пластинка, наоборот, наиболее широкая на уровне вершины и постепенно суживается к основанию улитки. Таким образом, поперечные волокна, из которых состоит основная пластинка, у основания короче и натянуты сильнее, чем в вершине улитки, где они длиннее и натянуты слабее. В связи с этим основная пластинка не реагирует на звуки как единое целое. В ее отдельных участках возникают колебательные движения в зависимости от частоты воспринимаемых звуков. Г. Гельмгольц пришел к заключению, что поперечные волокна основной пластинки отвечают на звуки неодинаковой частоты по принципу резонанса. Различные участки основной пластинки резонируют в зависимости от периода колебаний воспринимаемого звука, причем при низких тонах резонируют более длинные и менее натянутые волокна верхней части улитки, а при высоких - короткие и сильно натянутые волокна в нижней части улитки.

Высказанная Г. Гельмгольцем в 1863 г. резонансная теория слуха долгое время была общепринята. Впоследствии в эту теорию были внесены существенные изменения и дополнения. Установлено, что при действии тонов определенной частоты колеблется не одно волокно основной мембраны, а целый участок ее. Резонирующим субстратом служит не волокно основной мембраны, а столб жидкости определенной длины: чем выше звук, то есть чем больше частота колебаний, воспринимаемых ухом, тем меньше длина колеблющегося столба жидкости в каналах улитки и тем ближе к основанию улитки и овальному окну максимальная амплитуда колебания. При звуках низкой частоты столб колеблющейся жидкости удлиняется, а максимальная амплитуда колебания приходится на вершину улитки. При колебаниях жидкости в каналах улитки реагируют не отдельные волокна основной мембраны, а большие или меньшие ее участки и, следовательно, возбуждается разное количество рецепторных клеток, расположенных на мембране (рис. 58).

*Слуховая чувствительность.* Высота звука зависит от числа колебаний в секунду: чем чаще колеблется звучащее тело, тем выше издаваемый им звук. Ухо человека воспринимает от 16 до 20 000, ухо собаки - до 80000 Гц. Слух лошадей и рогатого скота острее, чем у человека, но у домашних овец слух, как правило, понижен. Чувствительность к звукам возрастает в условиях полной тишины. Если же длительное время раздается звук неизменной высоты и силы, то он воспринимается ухом как менее громкий. Этот механизм приспособления чувствительности к звукам различной силы и высоты носит

название адаптации слуха. Такое временное повышение или понижение чувствительности слуха - нормальное физиологическое явление.

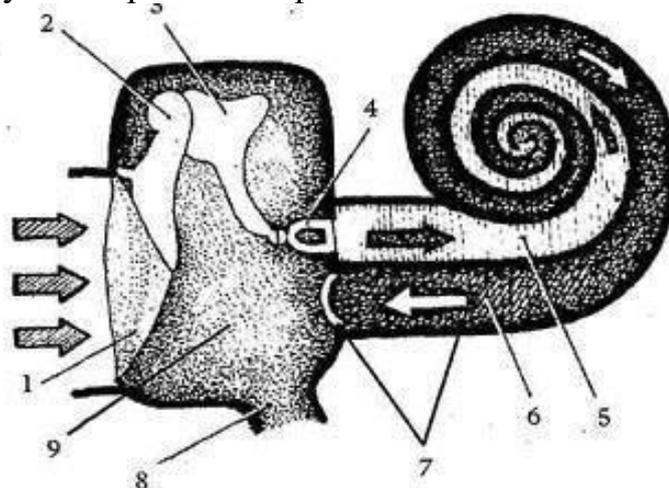


Рисунок 58 - Схема распространения звуковой волны:

1 - барабанная перепонка; 2 - молоточек; 3 - наковальня; 4 - стремечко; 5 - верхний коридор улитки; 6 - нижний коридор улитки; 7 - преддверие; 8 - слуховая труба; 9 - барабанная полость

Через 10-15 с после прекращения звучания восстанавливается прежняя чувствительность. Если же звуковой раздражитель действует на слух длительное время (часами), то слуховая чувствительность понижается в связи с перенапряжением слуховых клеток. В этом случае наступает утомление, то есть временное функциональное нарушение чувствительности слухового анализатора.

### 7.6 Вестибулярный аппарат

Вестибулярный аппарат позволяет организму ориентироваться в пространстве и сохранять равновесие. Формой пространственного равновесия, ориентировки служит сохранение нормального положения тела относительно гравитационного поля земли. Импульсы от рецепторов вестибулярного аппарата поступают в центральную нервную систему и обуславливают образование рефлексов, необходимых для установления равновесия тела. Полости полукружных каналов лабиринта внутреннего уха расположены в трех плоскостях, примерно под прямым углом друг к другу, что позволяет осуществлять контроль за различными поворотами головы в любой плоскости. Полукружные каналы соединяются с полостью преддверия, которое сообщается с улиткой (рис. 59).

В каждом мешочке преддверия имеются возвышения - пятна, где размещены рецепторные клетки. Одна половина каждой клетки цилиндрическая, другая сужена и снабжена одним подвижным и 60-80 склеенными неподвижными волосками. Они находятся в студенистой массе, покрывающей все рецепторное пятно.

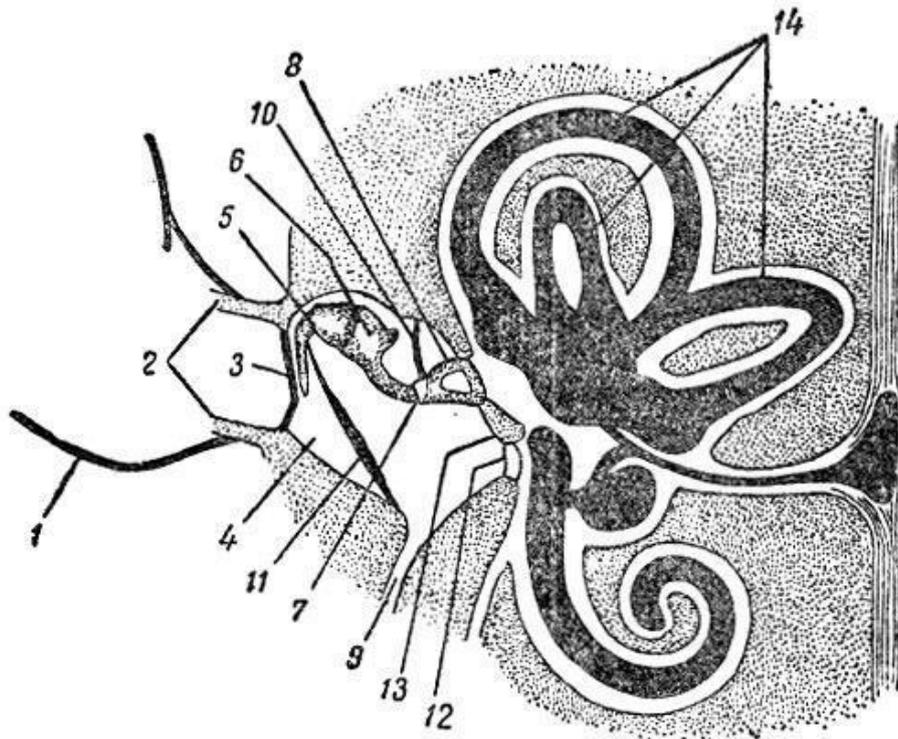


Рисунок 59 - Схема органа равновесия и слуха:

1 - часть ушной раковины; 2 - наружный слуховой проход; 3 - барабанная перепонка; 4 - барабанная полость; 5 - молоточек; 6 - наковальня; 7 - чечевицеобразная косточка; 8 - стремечко; 9 - евстахиева труба; 10 - стременной мускул, 11 - напрягатель барабанной перепонки; 12 - окно улитки; 13 - мыс; 14 - перепончатые полукружные каналы в костных каналах

Эта масса названа покровной или отолитовой перепонкой. Она имеет вид войлокообразной студенистой ткани, в петлях которой расположено большое количество микроскопических кристаллов шестиугольной формы из фосфорно-углекислого кальция, называемых отолитами. Отолитовый слой, или отолитовая мембрана, тяжелее остальной ткани и может оказывать давление на волоски рецепторных клеток. Рецепторный аппарат преддверия раздражается при ускоряющемся или замедляющемся прямолинейном движении тела, тряске, наклоне тела или головы. В таких случаях отолитовая мембрана своей тяжестью либо растягивает волоски, либо давит на них. Изменения в натяжении волосков воспринимаются рецепторными клетками и передаются в центральную нервную систему. Таким образом, отолитовый аппарат воспринимает как раздражения от ускорения или замедления прямолинейного движения, так и изменения в положении головы, вызывающие смещение отолитовой мембраны.

В перепончатых полукружных каналах рецепторные клетки находятся только в одном конце каждого канала, в его расширении - ампуле. В ней расположен так называемый гребешок, состоящий из опорных и рецепторных клеток с длинными волосками. Клетки погружены в полупрозрачную студенистую массу, которая так же, как отолитовая мембрана, покрывает весь гребешок. Но воспринимающий прибор полукружных каналов не содержит

отолитов, и механизм его действия иной. Эндолимфа, заполняющая внутренний канал полукружных каналов, оказывает равномерное влияние на покровную перепонку, если голова находится в покое или если животное движется равномерно и прямолинейно. Если же голова поворачивается в сторону, то давление эндолимфы на стенки полукружных каналов меняется. Вследствие инерции эндолимфа в канале смещается и сильнее давит на сторону, противоположную движению. Воспринимающие клетки реагируют на это изменение и посылают в мозг соответствующую информацию. Следовательно, воспринимающие клетки полукружных каналов реагируют на угловое ускорение, то есть на перемену направления движения, если даже скорость его остается постоянной. Они воспринимают также вращательное ускорение и замедление. К рецепторным клеткам вестибулярного аппарата подходят отростки нервных биполярных клеток, образующих вестибулярный ганглий. Между рецепторной клеткой и дендритом биполярного нейрона имеется синапс. Передача возбуждения в нем происходит посредством ацетилхолина. Вторые отростки биполярных нейронов образуют вестибулярную ветвь слухового нерва. По его волокнам импульсация передается в вестибулярные ядра продолговатого мозга. Здесь осуществляется первичная обработка поступившей информации о движении и положении тела и головы в пространстве. Пройдя вестибулярный комплекс продолговатого мозга, афферентные пути вестибулярного аппарата перекрещиваются на уровне трапецевидного тела и направляются к вентро-базальному комплексу таламуса, откуда афферентная импульсация идет к височной области коры больших полушарий. Вестибулярный аппарат функционирует во взаимодействии с другими сенсорными системами и имеет большое значение для движения животного. При сильном раздражении полукружных каналов у животных возникает ряд вегетативных рефлексов, проявляющихся потоотделением, рвотой, изменением деятельности сердечнососудистой системы. Эти реакции могут быть выражены в различной степени, и, если организм обладает высокой чувствительностью вестибулярного аппарата, они настолько сильны, что ведут к болезненному состоянию (морской болезни). При двустороннем разрушении вестибулярного аппарата у животных развиваются глубокие двигательные расстройства, которые через некоторое время могут компенсироваться за счет других анализаторов. При космических полетах в условиях невесомости сила притяжения земли уравновешена центробежной силой, направленной от земли. Невесомым становится весь организм человека или животного, в том числе и его отолиты. Невесомые, отолиты перестают давить на рецепторные клетки, и мозг не получает информации о том, где верх и низ. Оtolиты отстают от движения головы и при резких ее поворотах вызывают необычные раздражения чувствительных клеток, что ведет к сильной головной боли, рвоте и пр.

## 7.7 Вкусовой анализатор

Органы вкуса информируют животных о характере веществ, поступающих в рот с кормом. Вкусовой анализатор, так же, как и обонятельный, является контактным. Рецепторы вкуса - хеморецепторы - расположены в сосочках языка, мягком нёбе, задней стенке глотки, миндалинах и надгортаннике. Они представляют собой особые образования - вкусовые луковицы (вкусовые почки). Сосочки имеют различную форму и разделяются на: грибовидные, желобовидные и листовидные (рис. 60).

*Грибовидные* сосочки выступают над поверхностью языка и по форме напоминают гриб, желобовидные погружены в толщу слизистой и отделены от нее кольцевидным желобком;

*Листовидные* состоят из нескольких вертикальных складок, расположенных параллельно, в виде листочков. Вкусовые луковицы достигают поверхности эпидермиса, проникая через всю его толщу, и открываются наружу небольшим отверстием - вкусовой порой. Вкусовые луковицы овальной формы и состоят из веретенообразных вкусовых клеток, поддерживаемых опорными клетками цилиндрической формы. Верхушка вкусовой клетки имеет микрореснички. В каждом сосочке расположено несколько вкусовых луковиц, причем их больше всего в желобовидных сосочках. Сосочки разных видов находятся на различных участках языка.

*Желобовидные* лежат ближе к основанию языка, на его спинке. У жвачных их много - 8 - 17; у лошади, свиньи и собаки всего 2-4. Грибовидные сосочки присутствуют на спинке языка и по его краям; больше всего их у жвачных. Листовидных сосочков у жвачных нет, у собак они развиты очень слабо. В слизистой оболочке языка имеются также рецепторы, воспринимающие температуру, боль, прикосновение, давление.

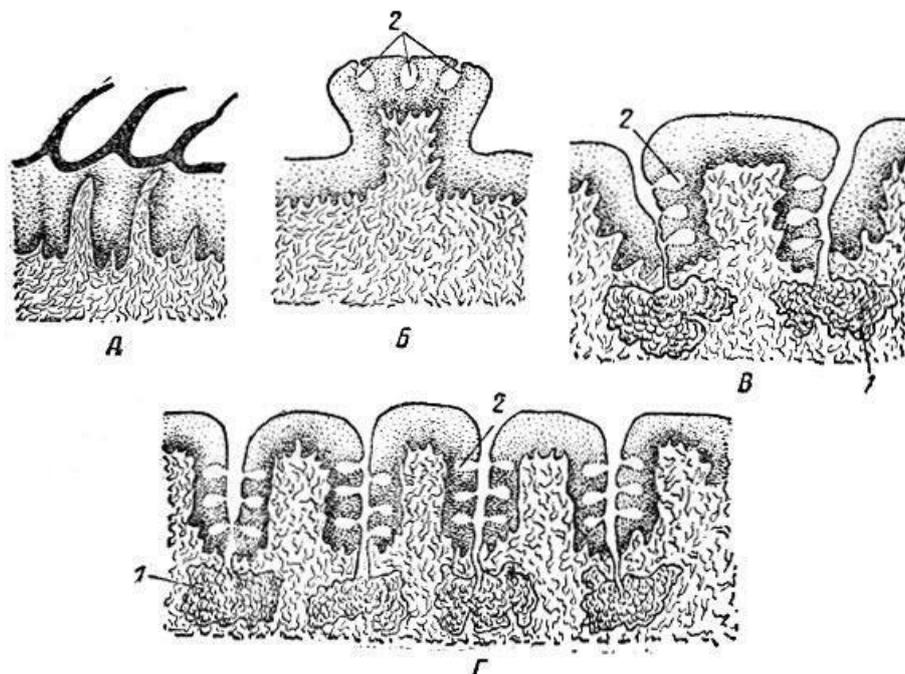


Рисунок 60 - Схема сосочков языка:

*А* - нитевидные; *Б* - грибовидные; *В* - валиковидные; *Г* - листовидные; *1* - железы;  
*2* - вкусовые луковицы

## 7.8 Интерорецептивный и двигательный анализаторы

Регуляция функции внутренних органов и сосудов осуществляется при помощи расположенных в них рецепторов, сигнализирующих в центральную нервную систему о состоянии внутренней среды организма. Интерорецепторы имеются в пищеварительном тракте, в сердечнососудистой и дыхательной системах, в почках, печени и в других органах. Висцеро-рецепторы обладают большой чувствительностью, специфически реагируют на различные раздражители и играют большую роль в поддержании гомеостаза организма и саморегуляции вегетативных функций. В соответствии с воспринимаемыми раздражениями интерорецепторы делятся на барорецепторы, механорецепторы, хеморецепторы и осморецепторы. Рецепторные клетки представляют собой свободные нервные окончания, колбы Краузе, тельца Фатера - Пачини, в некоторых случаях они имеют очень сложную структуру.

Импульсы от рецепторов внутренних органов вызывают рефлекс, регулирующие кровообращение, дыхание, пищеварение и пр. Химические раздражители влияют на сульфгидрильные группы белков, изменяя белковый обмен.

На раздражение интерорецепторов можно выработать условные рефлексы, из чего следует, что импульсы от них доходят до коры. Однако сигналы, поступающие в кору от внутренних органов, не формируют дифференцированных ощущений. Здоровый организм не чувствует своего сердца, желудка, печени. Но сигналы, поступающие от интерорецепторов, несмотря на свою определенность, влияют на кору, определяют ее тонус и отражаются на общем самочувствии. Двигательный анализатор постоянно получает информацию о положении тела в пространстве, степени сокращения мышц и о передаче этой информации в центральную нервную систему. Все многообразие движений координируется посредством двусторонних связей между центральной нервной системой и мышцами тела. Большую роль в этом играет мозжечок.

В мышцах, сухожилиях, связках и на поверхности суставов находятся проприорецепторы, при помощи которых воспринимаются пассивные и активные движения отдельных частей тела и осуществляется координация движений.

Координация движений осуществляется разными путями. В различных отделах нервной системы, начиная со спинного мозга, возбуждение может переходить через промежуточные нейроны с афферентных путей на эфферентные. Проводниковый отдел двигательного анализатора может посылать импульсы в различные скопления серого вещества и вызывать двигательные реакции различной сложности. Импульсы, идущие от проприорецепторов, непрерывно и точно сигнализируют о степени сокращения или расслабления каждой мышцы, о степени натяжения каждого сухожилия. Все эти импульсы, взятые вместе, сообщают о малейшем изменении положения тела или любой его части. Данное чувство положения частей тела в пространстве И. М. Сеченов назвал «темным». И действительно,

можно точно охарактеризовать раздражители экстерорецепторов, например, зрительного (свет - яркий, слабый; цвет - красный, желтый) или слухового (звук - высокий, низкий) и прочих, но возбуждение проприорецепторов вызывает лишь смутное неопределенное ощущение. Однако это ощущение позволяет животному даже в темноте, без контроля зрительного анализатора, принять любую позу, прикоснуться лапой к кончику носа, уху и т. д. В продолговатом мозге и в других пунктах головного мозга происходит взаимодействие не только между различными участками двигательного анализатора, но и между разными анализаторами. У животных слуховой анализатор тесно связан с двигательным. Например, у лошадей движения легко согласуются с ритмичным звуковым раздражителем, причем для этого не нужно никакого специального обучения. Данные связи возникают легко потому, что такие движения, как ходьба и бег, сами по себе являются ритмичными.

### **7.9 Взаимодействие анализаторов**

Все рецепторы имеют представительство в коре головного мозга, где и возникает ощущение воспринятого и переданного раздражения. Для каждого анализатора в коре существует собственная зона. Однако эти зоны нечетко отграничены одна от другой, они соприкасаются, заходят друг на друга, перекрещиваются. В зрительном центре головного мозга обнаружены клетки двух родов. Одни из них отвечают только на раздражение светом, другие воспринимают сигналы и от других анализаторов, и с них даже в полной темноте можно снять электрический импульс, причем на свет эти клетки реагируют неодинаково, а в зависимости от того, какие еще рецепторы в данный момент посылают сигналы в мозг. Предполагают, что и в других нервных центрах имеются клетки двух родов. Свойство рецептора реагировать лишь на адекватные раздражители отнюдь не препятствует действию анализаторов друг на друга. Организм получает сигналы от всех анализаторов одновременно и реагирует на них целесообразными действиями. Сложные акты поведения у высших млекопитающих осуществляются в результате взаимодействия разных корковых анализаторов. Условные рефлексy, выработанные на зрительные раздражители, протекают с участием ядра коркового зрительного анализатора и других проекционных и ассоциативных полей. То же происходит и при проявлении условных рефлексов, образующихся на звуковые и другие раздражители.

Примеров взаимодействия анализаторов можно привести очень много. Известно, что зрение связано с работой вестибулярного аппарата. Человек, стоящий на краю пропасти и смотрящий в нее, испытывает головокружение, но, если этого же человека подвести к краю пропасти с завязанными глазами - голова у него не закружится. На вестибулярный аппарат может влиять желтый цвет. Если человек продолжительное время находится в комнате, где все желтое: стены, потолок, мебель, окна,- то у него появляются головокружение и тошнота, то есть развивается морская болезнь, которая является

характерным нарушением функций вестибулярного аппарата. Многие люди теряют равновесие в красных очках. Такой же эффект можно получить при взаимодействии анализатора равновесия и слухового; высокие звуки заставляют человека пошатываться. Факт взаимосвязи звукового и зрительного анализаторов хорошо демонстрируется в следующем опыте: если на экране в кино показать неподвижный световой круг и затем включить вибрирующий звук, то многие зрители увидят, что круг то увеличивается, то уменьшается. Известно также, что при воздействии на глаза, зеленым светом слуховой порог понижается. Чувствительность зрения в темноте повышается, если перед выходом из освещенной комнаты в темноту сделать зарядку или несколько глубоких вдохов и выдохов или обтереть лицо и шею холодной водой. Влияние обонятельного анализатора на вкусовую - общеизвестно.

Приятно пахнущее блюдо кажется вкуснее, а дурно пахнущая еда - невкусной. Но вкусовой анализатор связан также и со зрительным: при ярком свете на языке работает больше вкусовых клеток. Бывают случаи, когда раздражители, казалось бы, адекватные для одного рецептора, воздействуют на другой. Так, ультразвук, лежащий вне пределов восприятия звукового анализатора, влияет на зрительный. У человека, находящегося возле источника ультразвука, повышается острота зрения, то есть снижается порог восприятия зрительных раздражителей. Ультрафиолетовые лучи, которые лежат за пределами порогов рецепторов человека, понижают способность различать цвета, причем не нужно воздействовать этими лучами на глаза. Способность различать цвета понижается и в том случае, если пучок ультрафиолетовых лучей направить на кожу в любом месте тела. Все вышеприведенные примеры касаются человека. Вопросы взаимодействия анализаторов у животных изучены мало. Поскольку у них пороги раздражения некоторых анализаторов значительно ниже, чем у человека, выяснение этих явлений позволит получить много интересных данных. Это удастся сделать методом условных рефлексов. От животного можно получить сведения о том, что оно видит, слышит, обоняет, нужно лишь подобрать соответствующую методику. Если у человека с очень хорошим слухом порог раздражения лишь в 2-4 раза выше средней силы давления, вызываемого движением молекул воздуха, и если эти колебания, эти флюктуации находятся почти на уровне порога его слуха, то кошка или собака, у которых слух много тоньше, вероятно, могут слышать непрерывный шорох, вызываемый колебаниями частиц воздуха. Пороги раздражения некоторых анализаторов животных точно еще не установлены, так же как нет и достаточных данных об их способности к тонким дифференцировкам. Между тем посредством анализаторов осуществляется связь организма с внешней средой. Анализаторы определяют реакцию на то или иное воздействие, благодаря им происходит уравнивание организма со средой, иными словами, анализаторы играют большую роль в эволюции животного мира.

### ***Работа №7.1 Определение цвета кожи***

У здоровых животных цвет кожи бледно-розовый, который определяют путем ее осмотра на непигментированных участках. Раздвинуть волосы большим и указательным пальцами до основания волос и рассмотреть цвет кожи. У птиц, овец, белых свиней, белых собак и кошек кожа лишена пигмента и окрашена в бледно-розовый цвет. У птиц гребень и борода красные. Наиболее распространенные изменения цвета кожи — бледность, покраснение, синюшность, желтушность.

### ***Работа №7.2 Определение температуры кожи***

**Ход работы:** чтобы определить температуру кожи, у лошадей пальпируют ушные раковины, конечности, грудную клетку; у жвачных — ушные раковины, основания рогов, венчик копытец и в целом конечности; у собак, кошек и свиней — носовое зеркальце, ушные раковины и конечности. Пальпировать нужно одновременно двумя руками на симметричных участках тела. У здоровых животных в спокойном состоянии кожа умеренно-теплая. Ее температура одинакова на симметричных участках.

### ***Работа №7.3 Определение влажности кожи***

**Ход работы:** показатель оценивают методами осмотра и пальпации. При повышенной влажности (потение, гипергидроз) пальцы после поглаживания кожи становятся влажными и даже мокрыми. Остающийся на мякишах пальцев солевой налет свидетельствует об умеренной влажности кожи животного, а осыпавшиеся при поглаживании чешуйки эпидермиса и отсутствие солевого налета на пальцах — о сухости (ангидроз). Влажность кожи зависит от функциональной способности потовых желез и испарения.

Носовое зеркальце у крупного рогатого скота, пяточок у свиней, кончик носа у собак в здоровом состоянии холодные и влажные. При исследовании лошадей обращают внимание на закрытые участки кожи (под гривой, челкой), а также на область основания ушных раковин, подгрудка, наружных половых органов, где влажность выражена сильнее, чем на открытых местах.

Влажность кожи повышается при перегревании, лихорадочных состояниях, усилении основного обмена, острой сердечно-сосудистой недостаточности. Общее потение наблюдают во время критического падения температуры при лихорадке, а также при болезнях, сопровождающихся сильными болями (например, колики). Выделение холодного и липкого пота — признак тяжелого состояния при разрывах желудка у лошадей, развитии коллапса.

### ***Работа №7.4 Исследование волосяного покрова кожи***

**Ход работы:** волосяной покров и кожа служат своего рода зеркалом, отражающим состояние организма. Исследование волосяного покрова включает в себя определение длины волос, их направления, блеска, прочности, удержания в коже, эластичности. Основные методы исследования кожи —

осмотр и пальпация, иногда используют перкуссию и пробный прокол. При паразитарных и инфекционных болезнях кожи нередко прибегают к микроскопии, аллергическим пробам и определению флуоресценции. Волосяной покров и кожу животного осматривают при естественном освещении. Вначале определяют их физиологические свойства (цвет, влажность, запах, температуру и эластичность кожи). Затем отмечают патологические изменения. При оценке кожных покровов необходимо учитывать условия содержания, кормления, регулярность чистки и породность животного.

Прочность удержания волос определяют следующим образом: захватывают указательным и большим пальцами пучок волос и пытаются его выдернуть. Если выдергивается небольшое количество волос, то принято считать, что волосы удерживаются в коже достаточно прочно, а если целый пучок — то слабо, что бывает в период линьки (весной и осенью) и при различных заболеваниях кожи.

Эластичность волос может нарушаться при ряде заболеваний. Чтобы определить эластичность, захватывают волос и, согнув его дугой, отпускают один конец. Эластичный волос быстро распрямляется. При трихофитии волосы становятся хрупкими и ломкими, а участки кожи напоминают выстриженную поверхность.

### ***Работа №7.5 Последовательные зрительные образы***

**Ход работы:** прикрепить на гладкой белой стене или экране один из кругов (из плотной бумаги или картона красного, зеленого, синего и желтого цветов диаметром 30-40 см) и смотреть на него с расстояния 2-3 м в течение 50-60 с. Перенести взгляд на белую поверхность (или убрать круг). Через несколько секунд на ней появляется образ с неясными контурами, имеющий другую цветность, дополнительную по теории цветов. Красный круг оставляет впечатление зеленого круга (и наоборот), желтый - синего и т. д. Можно для демонстрации взять и более сложные раздражители, например, красный круг на зеленом фоне.

Повторить тот же опыт, закрыв левый глаз и фиксируя зрительный образ правым глазом. Переведя взор на белую поверхность, открыть глаз и закрыть правый. Последовательный образ также появляется, но несколько позже (сетчатки обоих глаз связаны в своей функции.) Для каждого из цветов спектра можно найти другой цвет, при смешении с которым в определенном соотношении получается белый цвет. Такую пару цветов называют дополнительными цветами. Дополнительными цветами являются следующие: красный и голубовато-зеленый, оранжево-желтый и голубой, зеленовато-желтый и синий, желто-зеленый и фиолетовый.

### **Контрольные вопросы**

1. Учение И. П. Павлова об анализаторах и современные представления.
2. Общие свойства анализаторов.

3. Кожный анализатор, температурная и болевая реакции.
4. Обонятельный анализаторы механизм обоняния.
5. Зрительный анализатор, цветовое зрение и мимикрия.
6. Слуховой анализатор.
7. Вестибулярный аппарат.
8. Вкусовой анализатор.
9. Взаимодействие анализаторов.

## Глава VIII АДАПТАЦИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

Под физиологической адаптацией (от лат. *adaptatio* — приспособление) понимают совокупность морфофизиологических процессов в организме, лежащих в основе его приспособления к конкретным условиям существования во внешней среде. В результате адаптации повышается устойчивость организма к низкой и высокой температуре воздуха, недостатку воды, освещения, виду корма и многим другим факторам, связанным с экологическими условиями обитания и поведения разных видов животных. Изменение условий среды, естественно, вызывает функциональные сдвиги в организме, которые при определенных условиях могут переходить в состояние болезни.

По эколого-генетической классификации физиологическую адаптацию подразделяют на видовую - унаследованную, индивидуальную, характеризующую отдельную особь и популяционную. Последняя характеризует группу организмов данного вида (породы), развивающуюся в определенных условиях среды.

Условия, в которых существуют и развиваются сегодня животноводческие и фермерские хозяйства, характеризуются обилием внедряемых технологий, процессов, которые требуют от животных способности к адаптации. Последнее неизбежно сопровождается регулярным напряжением их отдельных физиологических систем. Следствие – развитие стрессового состояния. Вопрос стресса – особенно актуальный. Речь касается не только теоретической, но и практической областей исследований и трудов в ветеринарии. Различные негативные последствия стрессовых состояний приводят к тому, что в разрезе функциональных незаразных заболеваний на такую категорию приходится более 90% потерь животноводства. Ко всему прочему, именно стресс влияет на живые организмы чаще негативно, чем позитивно. Это касается повышения защитных функций и развития защитных систем, что позволяет животным без труда справляться с болезнями. Но при исключительно негативных последствиях, истощение защитных ресурсов при условии воздействия факторов стресса на организм нередко приводит к пагубным патологическим последствиям, худшее из которых – гибель животного. Селье Г., ученый родом из Канады, в 1936 г. опубликовал свой труд под названием «Синдром, вызываемый различными повреждающими воздействиями». Исследователем было рассмотрено понятие «стресс», а также описаны механизмы его возникновения и последующего развития. Анализируя и изучая различные болезни, Г. Селье отметил, что почти каждая сопровождается неспецифическими, общими для большинства из них симптомами. Во время пика трудовой активности в университете Монреаля ученый выявил закономерность, согласно которой в результате введения животным различных препаратов обнаруживаются изменения различных органов и систем, например, утолщение коры надпочечников, наблюдается сокращение селезенки, снижение уровня лимфоцитов в крови и т. п. В

настоящем понятие часто употребляется в случаях, когда организм подвергается определенным нагрузкам, вследствие которых происходит активация защитных механизмов: Тревога или мобилизация сопровождается активизацией защитных функций, усилением катаболизма. При этом происходит снижение мышечного, а также сосудистого тонуса, а вместе с тем возрастает проницаемость мембран. Могут проявляться гипохлоремия, ацидоз, эозинопения, гиперкальциемия, и гипергликемия. Увеличивается секреция надпочечниками адреналина и кортикостероидов. Стадия также характеризуется снижением в крови холестерина и липидов, она длится не более двух суток. Результат – гибель организма или же переход на вторую фазу. Резистентность или адаптация обусловлена повышением влияния стрессового фактора на организм, она сопровождается усилением функции надпочечников. При этом общая резистентность организма возрастает. Также в течение фазы синтез веществ преобладает над распадом. Все структурные физиологические и биохимические особенности организма приходят в норму. Длительность не превышает нескольких дней, в отдельных случаях может достигать нескольких недель. Есть нюанс: при условии длительного влияния стрессового фактора резистентность будет снижаться. Следствие – переход на новую стадию. Истощение возникает, когда адаптивная активность надпочечников и других систем организма угнетается. Симптомы напоминают аналогичные для стадии тревоги, разница лишь в их обострении. Следствие – расстройства различного характера. Вместе с тем набирают интенсивность процессы распада, а признаки заболеваний могут отсутствовать или маскироваться атрофическими, дистрофическими и другими патологиями. Эффект – деструктивный стресс, искусственный «выбор» организма заболевания, наиболее неблагоприятного для животного. Изменения необратимы: жизненные силы истощаются, организм погибает. Чаще у крупного рогатого скота встречаются следующие виды стресса. 1. Сезонный. Воздействует на репродуктивную систему и обусловлен сменой окружающих условий. Особенным значением обладают такие факторы, как температура, влажность, фотопериодизм. 2. Ранговый. Причинами появления рангового стресса являются изменения в составе группы, реформирование групп, недостаточный фронт кормления, разнообразный возрастной и породный состав групп. 3. Климатический стресс. Микроклимат, а именно температурно-влажностный режим помещений. Результаты исследований показали, что снижение температуры и увеличение относительной влажности воздуха кардинально влияют на живую массу животных, а организм реагирует на изменения окружающей среды. 4. Применение новой технологии, что связано с применением новой технологии – это аппараты доения, техника для кормления. Необходимо обратить внимание, что при стрессе в организме в возбуждённом состоянии находится только симпатическая нервная система, что способствует стимуляции только катаболизма, угнетает функцию органов пищеварительной системы. Этим организм истощается и в конечном итоге

может погибнуть. Поэтому, необходимо своевременно обратить на это внимание и устранить причины вызывающие стрессы.

Одни виды животных приспособились к холодному климату, другие - к умеренному, третьи - к высокогорным условиям (яки, ламы), а некоторые - к тропическому климату. Имеются различия и в приспособляемости животных к обитанию в умеренной зоне. Одни животные при относительно оптимальных условиях хорошо используют скудные кормовые средства, но обладают низкой продуктивностью, другие нуждаются в высококачественных кормах и наиболее эффективно превращают их в продукты, потребляемые человеком. В полупустынных районах разводят обычно высоконогих, сухих по телосложению животных, а в районах влажных низменностей, наоборот, животных рыхлой конституции.

Влияние среды на организм может иметь решающее значение. Живой организм - это в высшей степени саморегулирующаяся система, сама себя поддерживающая, восстанавливающая, направляющая и даже совершенствующая. Однако организм подчинен периодически повторяющимся изменениям внешней среды: смене дня и ночи, сезона года, приливов и отливов в прибрежных зонах морей и океанов, температурным перепадам и многим другим экологическим и климатогеографическим явлениям, которые необходимо учитывать при определении особенностей адаптации сельскохозяйственных животных.

Предложена классификация адаптации, учитывающая природные и технологические факторы, встречаются в промышленном животноводстве.

*Механизм адаптации.* В процессе адаптации организм животных реагирует как единое целое при участии всех его систем и при ведущей роли коры полушарий мозга. Но первым с различными условиями соприкасается рецепторный аппарат анализаторов, которые, реагируя на силу раздражителя, передают сигналы в соответствующие нервные центры. При действии на организм неблагоприятных факторов («чрезвычайных раздражителей» по И. П. Павлов у или «стрессоров» по Г. Селье), таких, например, как холод, травмы, эмоциональное возбуждение, высокие уровни шумов, токсины (яды), физическая чрезмерная нагрузка и др., в организме возникают реакции двойкой направленности. Один вид реакций - специфические, связанные с качеством действующего фактора, другой вид - неспецифические, общие при действии различных стрессоров. Такие реакции прежде всего имеют защитно-приспособительный характер и направлены на приспособление (адаптацию) организма к новым условиям, на выравнивание тех изменений, которые И.П. Павлов называл физиологической мерой против болезни.

Л.А. Орбели установил важное значение симпатической нервной системы в адаптации организма, ее адаптационно-трофическую роль. С помощью симпатической нервной системы происходит мобилизация энергетических ресурсов, стимулируется функция сердечно-сосудистой системы, усиливается работоспособность мышц, активизируются иммунологические процессы. Г. Селье доказал, что в развитии общей

адаптации организма большое значение имеет гипофизарно-надпочечниковая система, и назвал эту реакцию общим адаптационным синдромом. Эта реакция проходит три стадии развития.

Первая стадия - «реакция тревоги» - характеризуется активацией надпочечников и выбросом в кровь катехоламинов и глюкокортикоидов, что способствует повышению устойчивости организма к неблагоприятным факторам. Во вторую стадию - «стадию резистентности» - повышается устойчивость организма к ряду чрезвычайных раздражителей. Увеличивается количество циркулирующей крови, возрастает артериальное давление, усиливается глюконеогенез. Глюкокортикоиды активизируют иммунологические процессы защиты, образование антител, фагоцитоз и др. Третья стадия - «стадия истощения» - возникает тогда, когда действие стрессоров продолжается, надпочечники истощаются, особенно их корковая часть, и в этот период может наступить гибель организма. Симпатический отдел вегетативной нервной системы активизирует процессы, связанные с расходом энергии (диссимиляция), а парасимпатический - процессы, связанные с ее накоплением в организме. Антагонизм между этими двумя системами заключается в том, что симпатические влияния активизируют процессы, связанные с деятельностью организма, а парасимпатические влияния способствуют восстановлению тех ресурсов, которые были потрачены при этой деятельности. Симпатическая нервная система действует с надпочечниками и гипоталамусом, что объясняет возникновение симптомокомплекса первой стадии стресс-реакции.

Теория гипофизарно-надпочечниковой системы в механизме защиты организма и приспособления его к неблагоприятным факторам объясняет многое, однако она не учитывает роли всей нервной системы.

Поскольку адаптационные процессы начинаются на уровне рецепторов, центростремительный поток импульсов, идущий от рецепторов к высшим чувствительным центрам, преобразуется под контролем центральной нервной системы. Этот контроль затрагивает все без исключения функции анализаторов. У животных особенно важно влияние тепловых и холодовых рецепторов кожи, чувство боли.

Анализатор функционирует как единая система, все звенья которой взаимосвязаны и регулируют друг друга. Особую роль играет способность анализаторов приспособить все звенья к перемененно действующей интенсивности раздражителя.

К важнейшим внешним проявлениям начинающейся адаптации относят изменения в деятельности сердечно-сосудистой и дыхательной систем (учащение частоты работы сердца и дыхания). Наряду с этим изменяется температура тела и наружных покровов, морфологический состав крови, функции желудочно-кишечного тракта, водно-солевой обмен, в частности соотношение внутриклеточной и внеклеточной воды и др. Различные воздействия, например холод, тепло, эмоциональное возбуждение, мышечная работа, токсические вещества и возбудители инфекции, вызывают выделение

кортикотропина (АКТГ), катехоламинов, глюкокортикоидов, что и дало основание называть совокупность всех этих реакций общим адаптационным синдромом.

*Приспособление животных к разной температуре.* Для каждого возрастного периода имеется свой температурный оптимум. Например, для новорожденных телят в первые дни жизни он равен 16—18 °С, от года до двух лет 3-5°С, а для продуктивных коров ниже 0°С.

Температурный гомеостаз у телят от рождения до пяти месяцев удерживается преимущественно за счет физической терморегуляции. Поросята до 10-дневного возраста в условиях как высоких, так и низких температур не способны поддерживать температурный гомеостаз вследствие слабых механизмов терморегуляции. Только к месячному возрасту терморегуляция достигает уровня взрослых животных.

У взрослых животных европейских пород в условиях жаркого климата значительно ускоряется частота дыхания и пульса, повышается температура тела по сравнению с местными породами Средней Азии. При адаптации животных к условиям пустыни уменьшаются испарение воды легкими и слюноотделение, увеличиваются выделение пищеварительных соков в тонких кишках и всасывание воды в толстом отделе кишечника, повышается концентрация мочи и усиливается процесс реабсорбции в почечных канальцах, возрастает концентрация мочевины в крови, снижается потребление кислорода тканями.

Животные некоторых видов приспособились к недостатку воды. Например, верблюды и курдючные овцы имеют хорошо развитые жировые ткани. В горбах верблюдов хранится до 100 кг жира, который в условиях водного голодания животных, окисляясь, может выделить до 40—50 л воды. Верблюды могут обойтись без питья в течение 10—12 дн. При ограниченном приеме воды температура тела у них может повышаться на 5 °С и более без видимых нарушений в функциональных отправлениях. Лошади, крупный рогатый скот, не курдючные овцы при таком повышении температуры погибают. При питании сочной растительностью верблюд может совершенно не пить воды. Летом на сухом подножном корме верблюд подходит к воде не чаще одного раза в четыре дня. В самое жаркое время года он способен находиться на безводной диете без серьезных нарушений физиологического состояния и работоспособности около семи дней, но теряя почти четверть веса.

В поддержании температурного гомеостаза при действии на животных солнечной энергии определенное значение имеет окраска покрова. Белый залусский скот в среднем поглощает солнечной радиации до 49 %, красный африканский — 78%. По другим данным, при белой окраске покрова поглощается только 20 % видимой радиации, а при черной — 100 %. Животным, хорошо адаптированным к жаркому климату, свойственна более светлая окраска шерсти при пигментированной коже. Крупный рогатый скот с довольно длинной шерстью хуже переносит длительное пребывание на солнце, чем животные с короткой шерстью. Терморегуляционные свойства

кожи присущи всем видам животных, но особенно ярко они выражены у животных, не имеющих шерстного покрова.

Животные в определенной степени адаптируются и к низким температурам. При минусовой температуре воздуха у молодняка наблюдается мышечная дрожь (холодовая дрожь) — своеобразный согревательный механизм, усиливается рост шерсти.

У свиней при низких температурах воздуха кожа бледнеет, и ее температура понижается. Сужение сосудов может снизить потери тепла на 70 %. При очень низких внешних температурах кожа становится синюшной в результате застоя крови в кожных капиллярах. В такой крови содержится мало кислорода, и скорость кровотока ее резко замедляется. Например, температура кожи ушей, пальцев, конечностей, хвоста более низкая, чем на остальной поверхности тела. При наружной температуре 5 °С температура выступающих участков тела на 18—20 °С ниже ректальной температуры, в то время как для остальной поверхности тела эта разница достигает только 10—12 °С. Меньший перепад температур способствует сохранению тепла в организме, и свиньи сравнительно хорошо приспособливаются к изменениям внешней температуры.

На изменения внешней температуры реагирует сосудистая система ушной раковины и конечностей у телят, сосков вымени у коров. Температура кожи уха при повышении температуры воздуха с 12 до 18 °С скачкообразно изменяется от 21 до 35 °С. Такое изменение температуры кожи уха возможно при увеличении притока крови к нему приблизительно в 20 раз. Значительный приток крови к ушам в определенной степени способствует регулированию теплоотдачи.

В поддержании температурного гомеостаза у жвачных животных важную роль играют преджелудки, особенно рубец, который служит температурной рефлексогенной зоной. Температура в рубце постоянно высокая, что связано с высоким уровнем обменных реакций, которые сглаживают влияние окружающей среды.

*Адаптация к высокогорным условиям.* Процессы приспособления животных к горным условиям, то есть к разреженной газовой среде, могут проходить по двум направлениям: включение физиологических механизмов, увеличивающих доставку кислорода к тканям, и приспособление самих тканей к существованию в обедненной кислородом среде или ограничение кислородного потребления путем снижения жизнедеятельности организма или отдельных его систем. Степень выраженности реакций адаптации зависит от высоты местности над уровнем моря.

Согласно международной классификации среднегорье начинается с высоты 1000 м, а высокогорье — с 2000 м над уровнем моря. Адаптация к пониженному содержанию кислорода у животных продолжается в течение 20—25 дн. В этом процессе выделяют три стадии: первая характеризуется усилением легочной вентиляции, увеличением кровотока, полицитемией, повышением активности ферментов крови, изменением кислотно-щелочного

равновесия; вторая стадия проявляется увеличением содержания гемоглобина и активностью тканевых ферментов; в третьей отмечают усиление анаэробного гликолиза, снижение потребления кислорода и повышение общей резистентности организма. В первый период так называемой функциональной адаптации организм затрачивает относительно большое количество энергии. В последующем происходит перестройка обменных процессов на более низкий уровень.

Не все системы организма одинаково реагируют на снижение парциального давления кислорода в горной местности. Наиболее чувствительны к гипоксии нейроны коры полушарий мозга, сосудодвигательного и дыхательного центров, рецепторный аппарат сетчатки. Почки, печень и сердечная мышца менее чувствительны к недостатку кислорода. Скелетная и гладкая мускулатура сохраняют жизнеспособность относительно долго. С подъемом в горы у овец насыщение крови кислородом закономерно снижается. Однако увеличиваются содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови, ускоряется дыхание и повышается газообмен. После 1,5—2-месячного пребывания в условиях высокогорья эти показатели стабилизируются.

Интенсивность окислительно-восстановительных процессов у овец разных пород изменяется в зависимости от парциального давления кислорода, физиологического состояния и сезона года. Адаптация к пониженному парциальному давлению кислорода у овец мясошерстных, полутонкорунных пород проявляется в увеличении кислородной емкости крови и вентиляции легких, повышенном потреблении  $O_2$ , выделении  $CO_2$  и увеличении энергетических затрат. Незначительное увеличение частоты дыхания играет вспомогательную роль и имеет значение лишь при подъеме на значительные высоты.

В первые дни содержания в горных условиях животные затрачивают много энергии на приспособление. В этот период прирост их очень низкий. Приспособление животных в зависимости от возраста проходит по-разному. Легче и быстрее на тканевый тип адаптации переходит молодняк. Лактирующие коровы приспособляются в результате увеличения легочной вентиляции и повышения потребления кислорода. При постоянном содержании животных в горах преобладают механизмы тканевой адаптации, а транспортные механизмы активизируются слабо. Такая форма адаптации отмечается у ягнят и телят, родившихся на высоте 2500—3000 м над уровнем моря. В первые десять дней жизни у них повышается содержание гемоглобина в крови и усиливается газообмен.

Во время физической нагрузки в горных условиях на организм лошади влияет пониженное парциальное давление кислорода. Если в состоянии покоя на высоте 2000 — 3000 м над уровнем моря относительно небольшая кислородная недостаточность не вызывает заметных изменений в организме, то при выполнении физической работы организм испытывает значительную

гипоксемию. Восстановление дыхания после стандартной нагрузки быстрее идет на относительно меньших высотах.

В процессе тренировки лошадей в организме возникают нейрогуморальные сдвиги, характерные для реакции адаптации (первая и вторая стадии).

*Адаптация животных в промышленных комплексах.* У лактирующих коров в искусственно созданных условиях микроклимата сохраняется обычное физиологическое состояние, но частота дыхания, работа сердца, температура и кровяное давление чаще находятся на верхних границах нормы. Отмечают реакции, свидетельствующие о нарушении обмена веществ. В зимне-весенний период у коров истощаются щелочные буферные системы организма. Щелочно-кислотное равновесие изменяется в сторону ацидоза, снижается содержание Са и повышается Р. С введением в летний рацион сочных кормов этот показатель нормализуется.

Скученное размещение животных в производственных зонах комплекса не обеспечивает физиологически необходимую для них двигательную активность. Гиподинамия и высокий уровень ненормированного кормления создают условия для ожирения коров, которое служит одним из предрасполагающих факторов в развитии кетоза, яловости и другой патологии, что указывает на неполную физиологическую адаптацию в данных, хотя внешне и хороших, условиях и на необходимость совершенствования системы содержания с учетом физиологического состояния животных. В частности, нормальный уровень обмена веществ и рождение полноценного приплода обеспечиваются при содержании стельных коров в течение 50—60 дн. до отела на хорошо сбалансированных рационах. Такие рационы обеспечивают оптимальное соотношение протеина и сахара, кальция и фосфора, кислых и щелочных эквивалентов, витаминов и других биологически активных веществ (И. П. Кондрахин). Кроме того, в коровниках в стойловый период должен быть оптимальный световой режим за счет искусственного освещения. Интенсивность освещенности в течение 16 ч должна составлять 50—100 лк на уровне кормушки, дежурное освещение (8 ч) — 5 лк.

Для поддержания нормальных физиологических функций и профилактики нарушений обмена веществ в помещении для коров и нетелей рекомендуется поддерживать следующий микроклимат: температура воздуха зимой 5—16°C, летом не выше 25 °C, влажность воздуха 70—85 %, содержание двуокси углерода не более 0,25 об%, аммиака — 0,01—0,02 мл/л, сероводорода — 0,005—0,1 мг/л. Кроме того, лактирующие и стельные сухостойные коровы должны постоянно пользоваться активным моционом. Для этого организуют прогулки животных в загонах или на расстояние 3—5 км.

Изменение кратности доения или перевод коров с доения в ведра на машинное доение отражаются на функциональном состоянии гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы. Самый высокий уровень выделения

кортикостероидов с мочой и увеличение их концентрации в крови наблюдают в первые дни после изменения режима или способа доения. Адаптация коров к новым условиям машинного доения происходит в течение 5—10 сут и зависит от индивидуальных особенностей организма и молочной продуктивности. Быстрому развитию приспособительных реакций в организме при изменении кратности или способа машинного доения способствуют полноценное, сбалансированное кормление и соблюдение технологии машинного доения коров.

Установлена зависимость между электрофизиологическими показателями работы сердца и эмоциональным стрессом у коров-первотелок, который широко распространен в условиях промышленного животноводства. В группу факторов, вызывающих напряжение симпатoadреналовой системы, относят адаптацию к машинному доению, отел и становление лактационной функции, перевод животных в дойное стадо, шумы от механических агрегатов и др. У лактирующих коров выявлена гипертрофия левого желудочка сердца, а при завышенном режиме пульсатора появляется экстрасистолия. Последнее нарушение связано с теми случаями, когда частота работы пульсатора превышает частоту работы сердца коровы, и напротив, если работа пульсатора настроена в резонанс с ритмом сердца или реже его, то сердечный ритм в процессе доения не нарушается. Отсюда следует, что величина работы пульсаторов должна быть в резонансе с сердечным ритмом или ниже его на 10—11 %. Правильный подбор данных показателей способствует более полной молокоотдаче и ускоряет адаптацию коров к режиму машинного доения.

Работа сердца плода может служить показателем для оценки силы раздражающего действия вакуума. В первой половине доения отмечен положительный хронотропный эффект до 223 сокращений в минуту по сравнению с исходным фоном — 149,6. Выделено новое понятие «плодное напряжение», когда сердце плода испытывает перегрузки вследствие чрезвычайного раздражения рецепторного аппарата вымени и плацентарного комплекса матери. Оптимальный режим вакуума может быть установлен электрокардиографически, он не должен превышать 42,5 кПа.

### **Контрольные вопросы**

1. Каковы особенности приспособления животных к жаркому и холодному климату?
2. В чем сущность адаптации животных к высокогорным условиям?
3. В чем сущность адаптации животных в промышленных комплексах?
4. Каковы особенности адаптации стельных коров и их плодов к стрессорным ситуациям?
5. В чем сущность адаптации коров к разным режимам доения?
6. Опишите сходство и различие понятий: адаптация, акклиматизация и стресс.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В представленном учебном пособии дается материал, который позволит логически и последовательно изучить сущность и закономерности деятельности органов и систем организма животных.

Изучение функциональных особенностей млекопитающих, позволяет познать процессы жизнедеятельности в норме у здорового организма, выяснить механизмы регуляции и приспособления к действию непрерывно меняющихся условий внешней среды.

Понимание функциональных особенностей организма важны для последующего изучения патологических процессов, клинической диагностики, терапии и других дисциплин, изучающих закономерности возникновения и развития патологических процессов, которые можно понять, зная функции органов и систем здорового организма. Достижения физиологии всегда использовались в клинических дисциплинах, которые, в свою очередь, также оказывают положительную роль для более глубокого понимания и объяснения многих физиологических процессов, протекающих в организме.

В учебное пособие включены методические разработки к проведению лабораторных и самостоятельных работ. Лабораторные занятия предусматривают познания жизнедеятельности органов и систем организма у животных путем проведения наблюдений и постановки опытов. Составлены вопросы для самоконтроля, что позволит выявить полноту знаний у студентов. Учебное пособие рекомендуется для использования в учебном процессе студентами очной и заочной форм обучения биологического, ветеринарного, зоотехнического, сельскохозяйственного направлений, аспирантами, преподавателями, специалистами медико-биологического профиля, а также слушателями курсов повышения квалификации.

Учебное пособие «Функциональные системы организма» будет способствовать формированию биологического и врачебного мышления, а также решению вопросов, связанных с разрешением экологической и продовольственной проблем в агропромышленном комплексе региона.

## Список использованных источников

1. Веремеева, С. А. Анатомо-гистологическая характеристика двенадцатиперстной кишки бройлеров при воздействии стресс-фактора в зависимости от пола / С. А. Веремеева, С. В. Козлова, Е. П. Краснолобова, К. А. Сидорова. – Текст: непосредственный // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета, 2021. - № 3 (66). - С. 117-122.
2. Георгиевский, В. И. Физиология сельскохозяйственных животных / В.И. Георгиевский. – Москва: Агропромиздат, 1990. - 511 с. – Текст: непосредственный.
3. Герунова, Л. К. Физиология сердечно-сосудистой системы и лекарственная регуляция ее функций у животных: учебное пособие / Л. К. Герунова, В. И. Максимов. – Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2013. – 160 с. – Текст: непосредственный.
4. Голиков, А. Н. Физиология сельскохозяйственных животных: учебник / А. Н. Голиков. – Москва: Агропромиздат, 1991. - 432 с. – Текст: непосредственный.
5. Давлатова, А. Ф. Стресс-факторы у кур-несушек / А.Ф. Давлатова, С. А. Пашаян. - Текст: непосредственный // В сборнике: Актуальные вопросы науки и хозяйства: новые вызовы и решения. Сборник материалов LV Студенческой научно-практической конференции. – Тюмень: ГАУ Северного Зауралья, 2021. - С. 75-83.
6. Драгич, О. А. Закономерности морфофункциональной изменчивости организма студентов юношеского возраста в условиях Уральского Федерального округа: специальность 03.00.13 «Физиология»: диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук / Драгич Ольга Александровна; Тюменская государственная сельскохозяйственная академия. - Тюмень, 2006. – 298 с. - Текст: непосредственный.
7. Зайцев, В. В. Физиология животных : методические указания / В. В. Зайцев, А. Л. Акимов. - Самара: Сам ГАУ, 2021. - 56 с. - Текст: непосредственный.
8. Иванов, И. И. Сравнительная физиология животных: учебник / А. А. Иванов, О. А. Войнова, Д. А. Ксенофонтов, Е. П. Полякова. — 2-е изд., стер. — Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2015. — 416 с. Текст: непосредственный
9. Иванов, А. А. Сравнительная физиология животных: учебник / А. А. Иванов, О. А. Войнова, Д. А. Ксенофонтов, Е. П. Полякова. - Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2015. - 416 с. - Текст: непосредственный
10. Кузнецов, А. И. Стресс. Влияние на физиологическое состояние и продуктивные качества животных, способы определения и пути профилактики: монография / А. И. Кузнецов, А. В. Мифтахутдинов. - Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2021. - 292 с. - Текст: непосредственный

11. Любин, Н. А. Физиология животных : учебное пособие / Н. А. Любин, С. В. Дежаткина, В. В. Ахметова. - Ульяновск: УлГАУ им. П. А. Столыпина, 2020. - 179 с. - Текст: непосредственный.
12. Магнер, С. Н. Физиология иммунной системы: учебное пособие / С. Н. Магнер, Е. С. Дементьева, О. М. Горшкова. - Новосибирск, Новосибирский ГАУ; Томский СХИ, 2010. - 247 с. - Текст: непосредственный.
13. [Максимов, В. И. Основы физиологии и этологии животных : учебник для вузов / В. И. Максимов, В. Ф. Лысов. – 3-е изд., стер. – Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2022. – 504 с. - Текст: непосредственный.](#)
14. Максимов, В.И. Основы физиологии: учеб. пособие / В. И. Максимов, И. Н. Медведев. - Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2013. - 192 с. - Текст: непосредственный.
15. Максимюк, Н. Н. Физиология кормления животных: теории питания, прием корма, особенности пищеварения: учебное пособие / Н. Н. Максимюк, В. Г. Скопичев – Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2004. - 256 с. - Текст: непосредственный.
16. Мистюкова, О. Н. Физиологические аспекты питания: учебное пособие / О. Н. Мистюкова. - Воронеж: Воронежский ГАУ, 2010. - 145 с. - Текст: непосредственный.
17. Морфофункциональные основы двигательной активности организма: монография / О. А. Драгич, К. А. Сидорова, Е. А. Ивакина, Т. А. Юрина. - Тюмень: ТИУ, 2021. - 160 с. - Текст: непосредственный.
18. Петрова, М. В. Видовые особенности эритроцитов верблюдов / М. В. Петрова, Пашаян С. А. - Текст: непосредственный // В сборнике: Инновационное развитие агропромышленного комплекса для обеспечения продовольственной безопасности Российской Федерации. Сборник материалов Международной научно-практической конференции. – Тюмень: ГАУ Северного Зауралья, 2020. - С. 394-399.
19. Сидоров, А. В. Основы нейробиологии. Клетки и контакты нервной ткани: учебное пособие / А. В. Сидоров. - Минск: БГУ, 2019. - 139 с. - Текст: непосредственный.
20. Сидорова, К. А. Гепатопатии животных: монография / К. А. Сидорова, Е. П. Краснолобова, Н. А. Череменина, С. В. Козлова, И. Ф. Хазимухаметова, Е. Н. Маслова. - Тюмень: ГАУ Северного Зауралья, 2019. – 159 с. - Текст: непосредственный.
21. Сидорова, К. А. Методические указания для самостоятельной работы студентов очного и заочного отделений по специальности 110041 – «Зоотехния» // К. А. Сидорова, С. А. Пашаян, Н. А. Череменина, М. В. Калашникова. - Тюмень: ТГСХА, 2009. – 92 с. - Текст: непосредственный.
22. Сидорова, К. А. Морфология, физиология и патология органов кровообращения и дыхания животных: учебник / К. А. Сидорова, С. А. Веремеева, Л. А. Глазунова, С. В. Козлова, Е. П. Краснолобова, С. А. Пашаян, Н. А. Череменина. - Тюмень: ГАУ Северного Зауралья, 2021. – 242 с. - Текст: непосредственный.

23. Сидорова, К. А. Морфология, физиология и патология органов пищеварения жвачных животных : учебное пособие / К. А. Сидорова, С. А. Веремеева, Л. А. Глазунова, С. В. Козлова, Е. П. Краснолобова, С. А. Пашаян, Н. А. Череменина. - Тюмень: ГАУ Северного Зауралья, 2021. – 289 с. - Текст: непосредственный.

24. Сидорова, К. А. Основы гепатологии: морфология, физиология, патология: учебное пособие / К. А. Сидорова, С. А. Веремеева, Л. А. Глазунова, О. А. Драгич, Е. П. Краснолобова, С. В. Козлова, Н. А. Череменина. - Тюмень: Издательство «Вектор Бук», 2019. – 148 с. - Текст: непосредственный.

25. Сидорова, К. А. Печеночный лимфатический узел: антропогенные факторы воздействия: монография / К.А. Сидорова. - Тюмень: ТГСХА, 2007. – 286 с. - Текст: непосредственный.

26. Сидорова, К. А. Физиология и этология животных: методические указания для самостоятельной работы студентов очного и заочного отделений по специальности 110401 «Зоотехния» / К. А. Сидорова, С. А. Пашаян, М. В. Калашникова. – Тюмень: ТГСХА, 2009. – 92 с. - Текст: непосредственный.

27. Сидорова, К. А. Лейкоцитарная формула и ее значение для клиники: методические рекомендации / К.А. Сидорова, О. А. Драгич, С. А. Пашаян, Т. В. Качалкова [и др.]. – Тюмень: ТГСХА, 2009. – 39 с. - Текст: непосредственный.

28. Скопичев, В. Г. Зоотехническая физиология / В.Г. Скопичев. - Санкт-Петербург: ООО «Квадро», 2015. – 360 с. - Текст: непосредственный.

29. Скопичев, В. Г. Морфология и физиология животных: учеб. пособие / В. Г. Скопичев, В. Б. Шумилов. - Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2005. – 416 с. - Текст: непосредственный.

30. Скопичев, В. Г. Физиология репродуктивной системы млекопитающих: учебное пособие / В. Г. Скопичев, И. О. Боголюбова // Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2007. – 512 с. - Текст: непосредственный.

31. Скопичев, В. Г. Физиолого-биохимические основы резистентности животных: учебное пособие / В. Г. Скопичев, Н. Н. Максимюк. – Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2009. – 352 с. - Текст: непосредственный. Текст: непосредственный.

32. Скопичев, В. Г. Экологическая физиология / В.Г. Скопичев, И. О. Боголюбова, Л. В. Жичкина, Н. Н. Максимюк. – Санкт-Петербург: ООО «Квадро», 2014. – 480 с. - Текст: непосредственный.

33. Смолин, С. Г. Физиология и этология животных: учебное пособие для вузов / С.Г. Смолин. – Санкт-Петербург: Издательство «Лань», 2016. – 628 с. - Текст: непосредственный.

34. Уразова, А. А. Морфофункциональные особенности желудка птиц / А. А. Уразова, С. А. Пашаян. - Текст: непосредственный // В сборнике: Актуальные вопросы науки и хозяйства: новые вызовы и решения. Сборник материалов LIV Студенческой научно-практической конференции. – Тюмень: ГАУ Северного Зауралья, 2020. - С. 255-261.

35. Физиология возбудимых тканей: учебно-методическое пособие / составители З. К. Вымятина, А. С. Семенцов. - Томск: ТГУ, 2017. – 92 с. - Текст: непосредственный.

36. Физиология регуляторных систем: практикум / составители П.Н. Смирнов, Н. А. Ефанова, Л. М. Осина, С. В. Баталова. - Новосибирск, ИЦ НГАУ «Золотой колос», 2015. – 139 с. - Текст: непосредственный.

37. Эндокринная система животных: учебное пособие / К.А. Сидорова [и др.]. - Тюмень: ТГСХА, 2007. – 110 с. - Текст: непосредственный.

Размещается в сети Internet на сайте ГАУ Северного Зауралья  
<https://www.gausz.ru/nauka/setevye-izdaniya/2024/sidorova.pdf>,  
в научной электронной библиотеке eLIBRARY, РГБ, доступ свободный

Издательство электронного ресурса  
Редакционно-издательский отдел ФГБОУ ВО «ГАУ Северного Зауралья».  
Заказ № 1238 от 11.11.2024; авторская редакция  
Почтовый адрес: 625003, Тюменская область, г. Тюмень, ул. Республики, 7.  
Тел.: 8 (3452) 290-111, e-mail: rio2121@bk.ru

ISBN 978-5-98346-177-2



9 785983 461772 >