



МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

ВЕТЕРИНАРНАЯ
МЕДИЦИНА



В. Г. СКОПИЧЕВ, Б. В. ШУМИЛОВ



В. Г. СКОПИЧЕВ, Б. В. ШУМИЛОВ

МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

*Допущено Министерством сельского хозяйства
Российской Федерации в качестве учебного пособия
для студентов высших учебных заведений
по специальности 311200 — «Технология
производства и переработки
сельскохозяйственной продукции»*



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ • МОСКВА • КРАСНОДАР
2005

ББК 28.66
С 44

Скопичев В. Г., Шумилов Б. В.

С 44 Морфология и физиология животных: Учебное пособие. — СПб.: Издательство «Лань», 2004. — 416 с.: ил. — (Учебники для вузов. Специальная литература).

ISBN 5-8114-0592-8

Курс «Морфология и физиология животных», представленный в данном пособии, ориентирован на изучение физиологических процессов в том комплексе их особенностей, которые связаны с реализацией продуктивного потенциала сельскохозяйственных животных, т. е. носит прикладной характер. Животное рассматривается как «биотехнологическая система», в которой физиологические процессы тесно переплетаются с «технологическими». В связи с этим авторы сочли целесообразным отказаться от изложения избыточной информации, исключить неактуальные для будущего специалиста темы, сосредоточившись на фундаментальных физиологических закономерностях и их механизмах.

ББК 28.66

Обложка
С. ШАПИРО, А. ЛАПШИН

*Охраняется законом РФ об авторском праве.
Воспроизведение всей книги или любой ее части
запрещается без письменного разрешения издателя.
Любые попытки нарушения закона
будут преследоваться в судебном порядке.*

© Издательство «Лань», 2005
© В. Г. Скопичев,
Б. В. Шумилов, 2005
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2005

ВВЕДЕНИЕ

Интересы профессиональной подготовки специалистов в сфере технологии производства и переработки продуктов животноводства во многом определяют специфические требования к решению задач образования. Возрастающие требования к подготовке специалистов требуют новых подходов к организации учебного процесса. Учебно-методические задачи, принципы отбора познавательного материала, структура и средства его организации в данном пособии акцентируют внимание на анализе физиологических процессов в том комплексе их особенностей, которые связаны с реализацией продуктивного потенциала сельскохозяйственных животных. В связи с этим представлялось целесообразным исключить избыточную информацию, неактуальные для будущего специалиста темы, одновременно усилив «технологическую мощность» программы обучения.

Необходимо уточнить, чем прикладная физиология отличается от традиционной физиологии сельскохозяйственных животных, курс которой читается в большинстве сельскохозяйственных вузов. Своеобразие прикладной физиологии заключается в изучении сельскохозяйственных животных как биотехнологических систем, «живых фабрик» для производства нужных человеку продуктов. В контексте зоотехнической физиологии животные выступают не только в качестве объектов исследования (предмет физиологии сельскохозяйственных животных), но и как компоненты крупномасштабного производства пищевых и других продуктов, как средство производства и предмет потребления.

Технологический подход к эксплуатации сельскохозяйственных животных. Переплетение биологических процессов

с технологическими при эксплуатации сельскохозяйственных животных предполагает наряду с биологическим подходом также и технологический подход. Эффективность технологии зависит от того, насколько наука овладела фундаментальными механизмами тех природных явлений, которые используются в технологическом процессе. Успехи животноводства были обусловлены оптимизацией кормления, условий содержания, повышением темпов селекции. Именно на основе знания естественных технологий (фундаментальных физиологических закономерностей и их механизмов) возможно научно обоснованное вмешательство в промышленную технологию кормления, содержания и репродукции сельскохозяйственных животных. Поскольку животноводство включает в себя как естественные, так и искусственные технологии, отбор эмпирического материала при построении курса прикладной физиологии предполагает тесную соотнесенность «физиологического», и «технологического», специфический перевод «физиологического» в «технологический».

В настоящее время явно наметился кризис «классической» физиологии. Это связано с тем, что изучение отдельных систем и органов уже достигло того критического уровня, когда получение новой информации требует особых методических условий, перехода на другой идеологический уровень. Наиболее продуктивным оказался уровень цитофизиологии, рассматривающий специфику функционирования клеток различных органов и способный выявить элементарные процессы, лежащие в основе и жизнедеятельности, и продуктивности. Естественно, что для получения полноценного образования в этом направлении принципиально важны детальные представления информации о строении клеток организма, об их макромолекулярной организации, о структуре и функции клеточных органоидов, о деятельности клеток в составе клеточного ансамбля. Именно в этом контексте в соответствии с задачами последующего изложения физиологических закономерностей представляется оправданным представление морфологических данных.

В качестве примера можно рассмотреть одну из физиологических, точнее цитофизиологических, функций. Секреция — способность клеток поглощать и накапливать определенные вещества, синтезировать новые, формировать спе-

цифический продукт и выделять его. Различные секреторные клетки для осуществления своей деятельности используют ограниченный набор внутриклеточных механизмов, отобранных в процессе эволюции. Секреторные клетки молочной железы представляют секреторный процесс наиболее выпукло, являются своеобразной модельной системой, позволяющей подробно проанализировать механизмы, составляющие секрецию. В них ярко выражены процессы проницаемости, обеспечивающие поступление в клетку предшественников секрета, необходимых для поддержания клеточного метаболизма на исключительно высоком уровне. В лактационный период синтетическим процессам этих клеток нет равных по интенсивности, причем синтезируется весьма сложный по составу секрет, состоящий из молочного жира, специфического набора белков, молочного сахара и других компонентов. В результате образуется уникальный по своему составу продукт — молоко, которое содержит все необходимые вещества, обеспечивающие рост и развитие потомства, а также являющийся незаменимым продуктом питания для населения.

Однако не только специфические свойства секрета молочной железы вызывают интерес исследователей. Сами секреторные клетки молочной железы — исключительно благодарный объект для морфологических, биофизических, биохимических и цитофизиологических исследований. Именно они способны представить обширную информацию о различных сторонах функционирования отдельных ультраструктурных клеточных компонентов. Специализация, особенности функций структур секреторной клетки в различных стадиях лактационного периода более полно раскрывают деятельность клетки как элементарной единицы живого организма. Секреторный процесс, последовательная смена этапов секреторного цикла требуют координированного во времени и пространстве участия всех компонентов клетки. Вместе с этим одно из основных условий полноценного проявления секреторной деятельности клетки заключается, очевидно, в ее пространственной ориентации, наличии межклеточного взаимодействия как в ряду себе подобных, так и с другими клеточными элементами альвеолы — основной структурно-функциональной единицы молочной железы. Альвеолярные клеточные системы объединяются в более сложные тканевые образования —

железистые дольки, формирующие железистую паренхиму органа. В молочной железе деятельность альвеолярного отдела, жировой и соединительной ткани, а также протоковой, нервной и сосудистой систем исключительно тесно взаимосвязаны. Интеграция функций различных тканевых образований, координация деятельности отдельных клеточных группировок в значительной степени обеспечиваются нервными и эндокринными влияниями, определяющими специфику эффекторных реакций органа. В свою очередь наличие собственной клеточной ритмической деятельности, обусловленной сменой этапов секреторного цикла, положение секреторной клетки в системе локальных клеточных группировок в значительной степени определяют конечный эффект регулирующих воздействий. Это обстоятельство в настоящее время оказывается решающим при разработке эффективных мероприятий, направленных на повышение молочной продуктивности — именно на молекулярном и клеточном уровне реализуются наиболее действенные приемы увеличения секреторной активности молочной железы.

При всей цитофизиологической направленности современных физиологических исследований и особом внимании, которого заслуживают клетки, скажем, молочной железы, нельзя не учитывать, что любой орган должен входить в ту или иную функциональную систему, которая, в свою очередь является неотъемлемой частью организма. Место и роль конкретного органа в стройной взаимосвязи функциональных систем во многом определяется интенсивностью его деятельности, функциональной нагрузкой. В отношении того или иного вида продуктивности животных интенсификация использования во многом связана с процессом их одомашнивания.

Влияние процесса одомашнивания животных на их физиологическое строение. Одомашнивание животных имело большое значение в развитии материальной культуры человека. Многие тысячелетия основными способами добычи пищи были охота и сбор готовых продуктов природы. Со временем люди стали ловить животных, помещать их в загоны, подкармливать, охранять от хищников и получать от них потомство.

Одомашнивание животных позволило создать регулярный и надежный источник мясной пищи. Позже домашние

животные стали верными помощниками человека и использовались им в различных целях.

Предками всех современных домашних видов были дикие животные. Человек пытался одомашнить многие виды, но выбрал из них наиболее пластичные, способные улучшать свои качества. Одомашнивание животных — сложный и длительный процесс, так как не все виды легко поддаются этому — из 8 тыс. видов млекопитающих одомашнено только 60. Одомашнивание животных было вызвано переходом людей к оседлому образу жизни. Происходило это в период каменного века (8–10 тыс. лет до н. э.). К одомашниванию животных людей подтолкнули следующие причины: истощение охотничьих угодий, объединение общин и племен, концентрация большого числа людей и возрастание их потребности в пище. Одомашнивание животных шло одновременно в нескольких регионах Земли, причем установлено несколько центров:

- китайский (Индокитай), который стал местом одомашнивания свиней, буйволов, уток, кур и гусей;
- индийский (Индия) — здесь проходило одомашнивание буйволов, зебу, павлинов, пчел;
- Малая Азия, Кавказ, Иран — здесь одомашнены крупный рогатый скот, лошади, овцы, свиньи, верблюды;
- средиземноморский — одомашнены крупный рогатый скот, лошади, овцы, козы, кролики и утки;
- андийский (Северные Анды, Южная Америка) — здесь одомашнены альпака, индейки, мускусные утки;
- африканский (Африка) — центр одомашнивания страуса, ослов, свиней, собак, кошек и цесарок.

Из азиатского или средиземноморского центров произошла большая часть основных домашних животных: крупный рогатый скот, свиньи, овцы, козы, лошади. В Европе домашние животные появились за 4–5 тыс. лет до нашей эры благодаря перемещению народов с Востока на Запад. В новых условиях животные адаптировались, видоизменялись, скрещивались с местными видами.

Процесс одомашнивания разделяют на два этапа: приручение диких животных и собственно их одомашнивание. В связи с этим различают два понятия: домашнее и прирученное животное. Домашними называют животных, приносящих человеку пользу в виде определенной продукции (мясо, молоко, шерсть, яйца и др.), размножающихся

в неволе под контролем человека и делящихся внутри вида на породы. Не одну тысячу лет проводилось совершенствование, улучшение хозяйственно полезных признаков таких животных, их телосложение, внутренние биологические особенности. В результате продуктивность домашних животных стала гораздо выше, чем у их диких предков. После первого этапа — стадии приручения — не все животные стали домашними. На прирученных животных воздействие человека не было большим и длительным. Прирученные животные в отличие от домашних сохранили все основные черты диких и размножаются только на свободе.

Процесс одомашнивания продолжается и в наше время. При этом некоторые дикие виды используются при создании новых пород. Именно таким путем выведены породы тонкорунных овец, пантовых оленей и др.

Установлено, что стадные животные одомашниваются быстрее, так как они прошли через загонную форму, которая явилась переходной к пастушьей форме животноводства. Из домашних животных первыми (не считая собаки) приручены козы, овцы, затем свиньи. Для одомашнивания свиней люди отлавливали супоросных маток, которые в неволе приносили приплод. Люди откармливали поросят, оставляя лучших на потомство. Одомашнивание крупного рогатого скота происходило в более поздний период, а лошади — еще позднее. В основе процесса одомашнивания лежала прежде всего потребность человека в этом животном. Одомашнивались лишь те животные, которые обитали в данной местности и могли быть использованы в качестве источника пищи или использовались для работы и охоты. Так, на севере олень относится к домашним животным, а, например, благородный олень — к диким. Процесс одомашнивания охватил в основном класс птиц и класс млекопитающих, ведущих наземный образ жизни. Большая часть домашних животных относится к сельскохозяйственным, разведение которых направлено на получение от этих животных различного вида продукции.

В процессе одомашнивания животные попадали в новые условия, созданные человеком. В результате этого у них происходили различные функциональные изменения, отличающие их от диких предков. Большая изменчивость домашних животных относительно диких является результатом изменения условий содержания и кормления. Челю-

век долгое время отмечал, усиливал и развивал положительные качественные изменения у животных. В результате этой эволюции у животных произошли глубокие изменения в строении костяка и черепа. Кости стали менее прочными, в них уменьшилось количество кальция, произошло укорочение лицевой части черепа, уменьшилась длина и толщина рогов у крупного рогатого скота, у свиней размер клыков, у части овец появилась горбоголовость и горбонось, увеличилось число хвостовых и грудных позвонков. Так, у дикой свиньи 13–14 грудных позвонков, у домашней 16. Изменения коснулись и строения кожи, и волосяного покрова. Появилась складчатость кожи, у домашних животных увеличился слой подкожной жировой клетчатки, особенно у пород мясного направления. У овец шерстного направления продуктивности шерсть стала тоньше, появилась извитость. У овец тонкорунных пород тонина волоса в 4–5 раз меньше, чем у диких предков, в волосяном покрове которых преобладает ость. Наблюдаются изменения и в строении мышц. У домашних животных они развиты значительно лучше; у многих мясных пород мышцы прорастают жиром («мраморное» мясо).

Произошли изменения и в строении, и в соотносительном развитии внутренних органов. Вследствие более обильного кормления увеличился размер органов пищеварения. Относительная масса сердца, почек и объем легких у домашних животных уменьшились. Одомашнивание привело к значительным физиологическим изменениям в организме животных. Современные породы крупного рогатого скота имеют не только более развитые органы молокообразования, но и значительное усиление их функций. У многих животных улучшилась воспроизводительная способность. По сравнению с дикими предками у сельскохозяйственных животных половая зрелость наступает раньше, возросла плодовитость. Следует различать первичную и вторичную плодовитость. Первичная плодовитость определяется потенциальной возможностью особей к размножению, которая обусловлена числом гамет, способных к оплодотворению. Вторичная плодовитость — это число живых детенышей, полученных от одной самки в год. Первичная плодовитость выше у диких животных, а вторичная у домашних. Дикая свинья в течение года поросится один раз, домашняя же, имея в 5 раз больший по размеру яичник с усиленной

функцией, за год может дать 2–2,5 помета. У домашних животных отсутствует сезонность в размножении. Они могут давать потомство в любое время.

Одомашнивание крупных млекопитающих не только обогатило запасы в мясной пище, но и дало новый источник питания в виде молока и молочных продуктов. Основным видом сельскохозяйственных животных, снабжающих человека молоком, является крупный рогатый скот. Кроме того, молоко получают от зебу, яков, буйволов, коз, овец, лошадей, верблюдов и северных оленей. Смена условий жизни животных, усиленное питание, доение, отбор — все эти факторы domestikации (одомашнивания) привели к существенному изменению органов животных и их продуктивности. Человек, выбрав из дикой фауны подходящие для культивирования виды животных, значительно изменил их в нужном для себя направлении. При этом домашние животные обычно мало похожи на своих диких предков, а человек продолжает выводить все новые хозяйственно полезные породы. Если дикие коровы обеспечивали молоком только своих телят и за лактационный период производили лишь 200–300 л молока, то продуктивность животных культурных пород составляет 6000–8000 л, а отдельные коровы-рекордистки дают 14 000–16 000 л. Коровы, выведенные человеком в результате направленного отбора, дают молока в 20–30 раз больше, чем их дикие родичи. Опыт зоотехнической работы показывает, что выведение новых высокопродуктивных пород крупного рогатого скота возможно лишь при условиях правильного кормления, ухода и содержания. Из этого можно сделать вывод, что создание надлежащих условий среды открывает широкие возможности в управлении изменчивостью лактационной функции и молочной продуктивности сельскохозяйственных животных. При полноценном кормлении коров 93% родившихся телочек вырастают в высокопродуктивных животных. Наоборот, при неполноценном кормлении коров до 42% полученных от них телочек вырастают в малопродуктивных животных. Таким образом, условия жизни, абиотические и биотические факторы внешней среды в сочетании с искусственным отбором и подбором являются решающими в развитии и увеличении продуктивности молочных желез домашних животных. Если проследить степень воздействия человека на молочную железу

на примере состояния современных видов сельскохозяйственных животных, то нетрудно убедиться, что в тех случаях, когда уделялось большое внимание развитию молочной продуктивности того или иного вида, происходило существенное преобразование молокообразовательного органа. Буйволиц в процессе одомашнивания, в отличие от коров, использовали в качестве молочных животных достаточно примитивно. Для них не практиковали прогрессивные методы доения, не проводилась селекция по молочной продуктивности. Следствием этого является то, что по развитию молочной железы и молочной продуктивности буйволицы значительно отстают от коров. В процессе domestikации в соске коровы произошли усиление мышечной ткани, значительное утолщение эпидермиса, потеря волос, потовых и сальных желез, а также большее развитие кровеносных сосудов и нервов. У высокоудойных животных соски обычно больше по размеру. У коров малокультурных пород с низкой молочной продуктивностью редко встречаются длинные соски. Эпидермис кожи в соске коровы не только имеет большое число слоев клеток, но и врастает в дерму соска длинными отростками. У свиней и некоторых других видов, не подвергавшихся доению и отбору в этом направлении, соски имеют относительно тонкий слой эпидермиса. Обращает на себя внимание и то, что мышечные слои в соске этих животных развиты слабее, чем у коров. То же самое можно сказать и о степени развития молочной цистерны, протоков и альвеол. У высокопродуктивных коров увеличивается количество секреторной ткани. Вымя же скота малопродуктивных пород имеет больше соединительной ткани. У коров, в отличие от других животных, в сосках обнаруживаются очень сложные и крупные чувствительные нервные окончания, имеющие большое сходство с нервными окончаниями в руке человека. Емкостная система вымени коров и коз (цистерна и протоковая часть) при заполнении молоком способна увеличиваться без особого повышения внутривыменного давления в результате расслабления мышечных элементов.

У овец, кобыл, верблюдиц и самок других видов домашних животных, в отличие от коров и коз, цистернальный отдел «не тренирован» для вмещения значительного количества молока. В интервалах между дойками основная масса молока разового удоя содержится у них в альвеолярном

отделе вымени. В связи с этим у овец, например, обнаруживается положительная связь между величиной внутрицистернального давления и количеством молока в цистерне. У кобыл, буйволиц, верблюдиц показ детеныша играет важную роль в стимуляции рефлекса молоковыведения во время доения. У этих животных инстинкт материнства развит сильнее, чем у коров. Сравнение внутрицистернального давления у овец и коз при равном промежутке времени между очередным опорожнением вымени (сосанием) показало, что давление в цистерне молочной железы у этих животных примерно одинаково. Однако цистернального молока у овец в три с лишним раза меньше, чем у коз. Известно, что раздой животных по сравнению с сосанием детенышами ведет к значительному повышению функциональной активности молочной железы. Более полное опорожнение вымени при доении благоприятно сказывается на его секреторной деятельности, значительно шире используются условно рефлекторные связи (доярка, место и время доения), чем при сосании. Все это ведет не только к функциональным изменениям молочной железы, но и вызывает значительные морфологические перестройки ее. Весьма интересны также факты, показывающие, что периодическими упражнениями (доильными и сосательными стимулами) слаборазвитых добавочных сосков у коз, овец и коров можно добиться усиленного их развития и даже выделения из них молока.

Таким образом, для получения полноценного физиолого-технологического образования принципиально важно иметь систематизированные представления о структуре организма на макро- и микроанатомическом уровне. Весьма существенным представляется и сопоставление морфологических данных с физиологическими процессами, происходящими в клетках, органах и системах организма. Именно в динамическом преобразовании клеточных и органных структур кроются потенциальные возможности реализации того или иного вида продуктивности, оцениваются факторы, снижающие интенсивность функциональной нагрузки и намечаются пути повышения продуктивности.

Особенностью преподавания курса морфологии и физиологии животных на технологическом факультете является весьма короткое время обучения — один семестр. В связи

с этим для получения достаточного объема информации изложение материала представляется в тезисном варианте.

Химический состав и физические процессы живой материи. В противоположность морфологии исследование физиологии клетки требует знания химического состава живой материи. Функции, т. е. физиология, зависят от химических составляющих. В последние годы в исследовании клетки господствует молекулярное направление. Возник новый раздел биологии — *молекулярная биология*, изучающая процессы, характерные для живых существ, на молекулярном уровне. Молекулярная биология опирается на исследования отдельных молекулярных реакций, протекающих в клетках. Приблизительный состав цитоплазмы установлен. Ее составляющие имеют следующие средние молекулярные веса: белки — 35 000, жиры и жироподобные вещества — 1000, углеводы и другие малые органические молекулы — 200, неорганические молекулы от 50 до 75. В цитоплазме каждая белковая молекула окружена примерно 20 000 молекул воды, 5 молекулами жировых веществ, 28 малыми молекулами углеводов и других органических продуктов и 50 органическими ионами.

Макромолекулы. Большая часть свойств макромолекул обусловлена пространственной конфигурацией составляющих молекул, изменением пространственного распределения активных центров макромолекул, которые могут меняться вследствие самых разнообразных и подчас весьма тонких взаимодействий. Свойства макромолекул связаны с распределением электронных плотностей, которые, как известно, обуславливают все физические и химические свойства макромолекул. Можно говорить о том, что в молекулярную биологию начинает внедряться квантовая биология.

Среди макромолекул важная роль принадлежит нуклеопротеидам. Нуклеотидные цепочки, составляющие нуклеиновые кислоты, относятся к двум типам. Рибонуклеиновая кислота (РНК) образована сахаром рибозой и 4 основаниями: 2 пуриновыми — аденином и гуанином и 2 пиримидиновыми — цитозином и урацилом. Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) образована сахаром дезоксирибозой и 4 основаниями: 2 пуриновыми — аденином и гуанином и 2 пиримидиновыми — цитозином и тиминном. Эти две нуклеиновые кислоты отличаются, следовательно, сахарами

(рибоза в РНК и дезоксирибоза в ДНК) и пиримидиновыми основаниями (урацил в РНК и тимин в ДНК). Последнее очень важно, так как позволяет обнаружить каждую из кислот при помощи тимина, меченного тритием, который включается только в ДНК. В группе полинуклеотидов рядом с нуклеиновыми кислотами находятся и другие вещества, в основном имеющие такую же структуру и играющие важную роль в клеточной физиологии.

Все эти нуклеотиды принимают участие в многочисленных клеточных реакциях. Различные нуклеиновые кислоты представляют собой полинуклеотиды, более или менее полимеризованные, с высоким молекулярным весом, превышающим миллион. Молекулы этих кислот образуют сильно вытянутую нить. Молекула ДНК представляет собой две длинные цепи, соединяющиеся между собой противоположащими основаниями таким образом, что аденин может быть связан только с тиминном, а цитозин — только с гуанином. Основания, содержащиеся внутри каждой цепочки, фиксированы углеводными и фосфатными группами. Обе цепочки молекул скручены в виде спирали вокруг общей оси. При этом наблюдается полный поворот всех 10 пар оснований. Следовательно, для того чтобы цепочки разделились, молекула должна совершить полный оборот вокруг своей оси. Цепочки, образующие двойную спираль ДНК, способны расходиться и раскручиваться. Расщепление в нормальных условиях происходит с достаточно большой скоростью, порядка 10 000 оборотов в минуту. Каким образом это происходит — еще неясно. С точки зрения энергетики это возможно для относительно коротких молекул, но не таких, длина которых превышает 1 мм. Таким образом, оказалось необходимым предположить наличие дополнительного механизма, способного повернуть молекулу и преодолеть сопротивление вязкости окружающей среды. Количество ДНК в клетках животных одного и того же вида более или менее постоянно, за исключением, разумеется, полиплоидных элементов.

Все биохимические реакции в клетке проходят в присутствии воды. Молекулы воды имеют размеры от 4 до 5 Å. Обычная жидкая вода — это вода «беспорядочная». Вероятно, ее очень мало в клетках. Она более богато представлена в межклеточных пространствах. В некоторых частях эта межклеточная сеть относительно рыхлая. В про-

межутки между белковыми цепочками и цепочками липопротеинов могут проникать молекулы воды. Более сильное набухание цитоплазмы может привести к частичному разрыву связей между цепочками. Тогда происходит переход от состояния набухания к состоянию дисперсии. Какова структура воды в водных растворах и на поверхностях макромолекул? Как ведет себя вода на уровне бесчисленных мембран клетки, на ее поверхности или внутри нее? Какую роль играет структура (складчатость) этих мембран? Как видно, проблема воды в клетке остается одной из самых неразрешенных в молекулярной цитологии, но ее важность исключительна.

В основе организации живой материи лежат структурные ансамбли и их взаимоотношения. Их составляющими являются макромолекулы, которые сгруппированы в структуры различных типов. Основная структура молекул сохраняется в последовательных поколениях и обуславливает образование цитологических, гистологических и анатомических структур.

Ведущую роль в деятельности клеток играют мембраны. Чаще всего встречаются мембраны, состоящие из фибриллярных нерастворимых белков. Наличие их было установлено при помощи электронной микроскопии, а до появления электронного микроскопа живая материя описывалась как коллоид, оптически почти пустой, лишь иногда содержащий некоторые включения. Электронный микроскоп позволил обнаружить крайнюю сложность цитоплазмы. Она представляет собой настоящую «чащу», хаос из плотных гранул, более или менее натянутых мембран, фибрилл и волокон, пузырьков, канальцев и т. д. Между этими структурами имеются промежуточные пространства, заполненные, различными диспергированными или взвешенными макромолекулами. Эта внутренняя среда обладает большей или меньшей вязкостью в зависимости от участка клетки и функционального ее состояния.

Существенным является и тот факт, что организация живой материи не постоянна — она непрерывно изменяется. Некоторые из этих изменений можно обнаружить в клетках при прижизненном наблюдении. Другие не выявляются и микроскопически, но тем не менее существуют. Это перемещения, набухания, сокращения. Жизнь на всех уровнях организации по существу является непрерывным

движением. Простое изменение одной аминокислоты в полипептидной цепи или ее замещение другой может показаться событием незначительным для системы, в которой содержатся сотни таких аминокислот. Однако эта модификация влечет за собой изменения в третичной и четвертичной структуре белка и вызывает нарушение равновесия его взаимодействий с другими белками. В своей основе это молекулярное и даже субмолекулярное движение, в конечном счете оно связано с движением электронов вокруг атомных ядер. Этот несомненный переход цитологии на квантовый уровень — дело завтрашнего дня. Пока же цитология остается все еще на уровне молекул.

Комплексирование молекул. В живой материи господствует основной принцип — комплексирование. Этот принцип выполняется для электронов в атоме, для атомов в молекуле и для молекул в клетке. Молекулы, объединяясь, образуют надмолекулярные комплексы — макромолекулы. Эти группировки не являются случайными, они имеют определенный состав и определенную пространственную конфигурацию.

Малые молекулы отличаются большой точностью строения. Однако чем сложнее структура, тем менее ясно выражена в ней точность. Таким образом, молекулярный порядок более строг, чем супрамолекулярный. Наиболее крупные макромолекулы обладают известной степенью свободы. Макромолекулы, входящие в состав клеточных органелл, могут иметь разнообразную пространственную конфигурацию. Она зависит от размера макромолекулы. Чем больше размер, тем ярче выражены возможные вариации. Супрамолекулярный порядок, менее напряженный, является не простой суммой молекулярных составных частей, а результатом взаимодействия супрамолекулярных единиц.

Макромолекулярные группировки образуются путем конденсации и полимеризации, взаимодействия различных связей, которые зависят от характера поверхности макромолекул, от природы и числа активных групп, находящихся на уровне этих поверхностей. Такие характеристики детерминированы генетически. Соединение молекул путем полимеризации представляет собой простое сложение или комбинацию обломков молекул и не требует энергетических затрат. Этим полимеризация отличается от конденсации. Последняя сопровождается потерей малых молекул

(например молекул воды или обломков молекул), требует при этом снабжение энергией. Скопления макромолекул образуют давно известные мицеллы. В настоящее время мицеллу рассматривают как комплекс макромолекул. Важность этих макромолекулярных комплексов с биологической точки зрения велика. Объяснить свойства клеток непосредственно на уровне свойств молекул невозможно. Не следует игнорировать роль крайне сложных отношений макромолекул, образующих ультраструктуры. Комплексы макромолекул поддерживаются чаще всего силами Ван-дер-Ваальса, действующими на коротких расстояниях. Иногда влияние этих сил оказывается недостаточным. В этой области остается неразрешенной проблема определения точных расстояний, на которых действуют межмолекулярные силы притяжения; например, в молекулярных цепочках малых молекул притяжение действует на расстоянии в несколько ангстрем. Но значительно более трудно бывает оценить силу притяжения между большими молекулами. Размеры макромолекул значительно превышают межмолекулярные расстояния.

Между группировками макромолекул (мицеллах) часто имеются достаточно большие промежутки (интермицеллярные пространства), в которых могут накапливаться субстанции, состоящие из малых молекул. В этих условиях последние ориентируются соответственно направлению интермицеллярных пространств. Частое образование макромолекулярных группировок объясняется тем, что в живой природе правилом является не дисперсия, а агрегация. Существенной характеристикой живой материи является способность к агрегации и образованию в результате ее специфических и отчетливо различных структур: простых и сложных мембран, фибрилл, сетей, сфер и т. п.

Наличие макромолекулярных группировок устанавливает некую связь между морфологией и биохимией. Основная задача субмикроскопических исследований заключается в том, чтобы показать, как из белковых макромолекулярных группировок образуются трехмерные структуры. Биохимия одновременно разрешает и другую задачу, изучая, каким образом соединение белковых молекул между собой, а также их соединение с липидами и углеводами приводят к образованию макромолекул, составляющих ультраструктуры живой материи.

УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ЖИВОЙ МАТЕРИИ

1.1. УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ КОМПОНЕНТЫ КЛЕТКИ

Фибриллярные ультраструктуры. Расположение макромолекул в линейном порядке приводит к образованию фибриллярных ультраструктур. Такое расположение не обязательно связано с линейной формой элементарных составляющих ее молекул. Многие волокнистые ультраструктуры образуются в результате упорядоченного линейного расположения глобулярных макромолекул, они являются уже четвертичными структурами. В связи с изучением фибриллярных структур возникает ряд физико-химических проблем, например проблемы прочности и эластичности. Устойчивость фибриллярных структур не обязательно связана с линейным расположением ее составляющих и с числом межмолекулярных связей. Между этим свойством, числом и природой валентностей составляющих существует некоторая, весьма неопределенная связь. Прочность волокна определяется не столько силами первичных связей, сколько числом и природой вторичных боковых связей, поддерживающих определенный порядок внутри филаментов. Для разрушения такой структуры необходимы разрывы определенного числа боковых связей. Прочность отдельной молекулы зависит от ее основных валентностей. Отдельные молекулы могут «сломаться»; прочность группы молекул зависит от боковых связей, препятствующих скольжению молекул в отношении друг друга.

Пластинчатые и мембранные ультраструктуры. Полимеризованные макромолекулы могут образовывать тонкие пленки на поверхностях раздела фаз, например на границе между каплями жидкости и цитоплазмой (вакуоль). Так образуются белковые или липопротеиновые пленки, обладаю-

щие особыми механическими свойствами. В клетках очень распространены мембранные ультраструктуры. Их функциональная роль крайне важна. Мы не раз будем возвращаться к их молекулярному состоянию и поведению. Встречается несколько типов таких мембран. Многие из них очень тонки, но обладают постоянной толщиной. К такому типу относятся мембраны, ограничивающие некоторые вакуоли (секреторные вакуоли). Другие мембраны асимметричны и нерегулярны по толщине. Тип мембраны определяется не только химическим составом молекул, но и их упорядоченным расположением.

Один из особенно важных типов представляют собой мембраны, состоящие из слоя липидов или фосфолипидов, имеющего упорядоченное строение, расположенного между двумя тонкими протеиновыми слоями. Примером может служить плазматическая мембрана клетки. Эти липидные или фосфолипидные пленки обладают очень большой химической устойчивостью, сочетающейся с механической устойчивостью протеиновых слоев мембраны. Липидная пленка очень устойчива к действию энзимов, но механически очень непрочна, однако она способна быстро восстанавливаться. Считается, что противоположные ферментативные реакции могут сосуществовать в клетке благодаря тому, что тонкие липидные пленки отделяют области, где протекают реакции. Именно такие липопротеиновые мембраны и обеспечивают сопротивляемость клеток по отношению к окружающей среде. Хотя они и крайне тонки (от 60 до 80 Е), они образуют очень эффективные химические и механические барьеры.

Зернистые ультраструктуры. Многие макромолекулярные образования имеют глобулярное строение, что ведет к появлению зерен различного объема. Эти гранулы могут или прикрепляться к мембранам, или оставаться изолированными в цитоплазме — в последнем случае они ведут себя как коацерваты. Находясь в жидкой среде во взвешенном состоянии, они не сливаются.

Пузырьковидные и трубчатые ультраструктуры. Подобные структуры очень часто встречаются в клетках. Их строение весьма разнообразно. Наиболее часто встречаются пузырьки. Существование пузырьков зависит от наличия ограничивающей их мембраны. Иногда вакуоли образуются путем впячивания мембраны и образования перетяжки.

Подобный механизм особенно характерен для мембраны, окружающей клетку. Как образуются каналы и трубочки, до сих пор остается неясным.

Интеграция ультраструктур в клетке. Клетка является интегрированной единицей. Все ее составляющие — части единого целого. Жизнь обусловлена динамическим равновесием между ферментативными, подчас противоположными реакциями в полифазной системе. Клетка функционирует как своего рода «федерация» относительно независимых составляющих. Ее различные части могут, по-видимому, до известной степени функционировать изолированно. Например, в определенных условиях можно изучать митохондрии *in vitro*. Можно даже удалить из клетки ядро, не нарушив при этом сразу ее жизнедеятельности. В то же время в клетке, как в федерации, все элементы взаимозависимы. Клетка также не является «абсолютной монархией». Лишь относительно примитивные части клеточного механизма обладают способностью самовоспроизведения. Клетка не является закрытым сообществом. Она может иметь симбионтов. В нее могут проникнуть элементы, которые уживаются с ней и могут войти в состав ее сообщества. Отдельные структуры клетки могут нарушаться и даже разрушаться различными агентами (например, мутагенными), в то время как остальная часть клетки сохраняет жизнеспособность и функционирует.

О живой клетке нельзя сказать, что какая-то составляющая ее часть живая, а другая нет. Есть лишь элементы, кооперирующиеся между собой. Жизнь обеспечивается этими кооперациями. Клетка представляет собой стройное целое, состоящее из молекулярных популяций, собранных в серию упорядоченных супрамолекулярных комплексов. Сгруппированные таким образом молекулярные популяции находятся в постоянном взаимодействии друг с другом и окружающей средой. Последняя постоянно меняется благодаря их метаболизму. Жизнь зависит от координированных межмолекулярных внутриклеточных реакций. Основное свойство цитоплазмы — ее структурированность. В силу этой структурированности различные реакции, производящие энергию, связаны с определенными молекулярными структурами клетки. Одним из наиболее важных следствий ультраструктурной организации клетки является ее способность тормозить и контролиро-

вать работу катализаторов. Дезорганизация клетки и нарушения ее ультраструктуры практически всегда влекут за собой ее беспорядочный автолиз. Для функционального единства клетки необходима кооперация всех клеточных ультраструктур. Объединение ультраструктур поддерживается в состоянии максимальной стабильности целым рядом физических и химических сил.

1.2. МОРФОЛОГИЯ КЛЕТКИ

Клетка состоит из сложноорганизованного живого вещества, подразделенного с помощью мембран на цитоплазму и ядро (см. рис. 1). Ядро отграничено от цитоплазмы ядерной оболочкой и состоит из кариоплазмы. Клетка отделена от внешней среды клеточной оболочкой — плазматической мембраной (плазмо- или цитолеммой). Размеры и форма клеток очень разнообразны — самые маленькие клетки не превышают нескольких микрометров (малые лимфоциты, клетки-зерна мозжечка), самые большие достигают нескольких сантиметров (яйцеклетки птиц). По форме клетки бывают шаровидные, овальные, кубические, призматические, звездчатые, дисковидные, с разнообразными отростками и т. д. Форма клеток тесно связана с их функцией и с механическим воздействием окружающей среды. Клетки, обладающие амебовидной подвижностью (лейкоциты) способны менять свою форму. Размеры ядра и цитоплазмы обычно находятся в определенных соотношениях, характерных для той или иной ткани и отражающих состояние клетки. У молодых и активно функционирующих клеток ядра бывают обычно крупнее, чем у клеток того же типа, находящихся в покое или стареющих. Электронная микроскопия показала, что ядро, цитоплазма и клеточная оболочка имеют сложное строение. Они выполняют разнообразные функции. Нормальная жизнедеятельность клетки возможна только при их сохранности и взаимодействии.

1.2.1. КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА

Клеточная оболочка — поверхностный аппарат клетки, в состав которого входят плазматическая мембрана, надмембранный комплекс и субмембранный опорно-сократительный аппарат (см. рис. 2). Плазматическая мембрана — плазмолемма или цитолемма — имеет толщину около 10 нм

фильными головками наружу. Молекулы липидов, входящие в мембраны, разнообразны и очень подвижны. Вдоль мембраны они могут перемещаться со скоростью более миллиона раз в секунду, образуя как бы вечно подвижное липидное озеро, в котором плавают молекулы глобулярных белков.

Белки мембран являются ферментными, рецепторными и структурными. Они также могут перемещаться в мембране в процессе выполнения функции, в результате чего меняются свойства мембраны и ее функциональная активность. Молекулы белков располагаются в мембране как между молекулами липидов — интегральные белки, так и под ними — периферические белки. А так как молекулы белков гораздо крупнее липидных, интегральные белки выступают наружу, образуя поверхностный слой мембраны. Такая структура плазмолеммы называется мозаичной. В электронном микроскопе она выглядит трехслойной. Два крайних электронно-плотных слоя соответствуют гидрофильным головкам липидных молекул и белковым глобулам, а средний электронно-прозрачный слой — гидрофобным концам липидных молекул. Мембраны такого строения принято называть элементарной биологической мембраной.

Надмембранный комплекс (гликокаликс) — в основном углеводной природы. Представлен он полисахаридами, образующими с белками мембраны сложные соединения — гликопротеиды, а с ее липидами — гликолипиды. Длинные ветвящиеся углеводные концы молекул гликопротеидов и гликолипидов соединены в вязкий желеобразный надмембранный чехол толщиной 3–4 нм, который служит своеобразной межклеточной смазкой, склеивающей клетки между собой. В нем снижается скорость диффузии различных веществ, определенным образом располагаются ферментные комплексы, принимающие участие во внеклеточном расщеплении высокополимерных веществ. Особенно хорошо развит полисахаридный слой в кишечном эпителии, где очень активны процессы пристеночного (внеклеточного) пищеварения и всасывания. Считается, что надмембранный комплекс выполняет рецепторную функцию, в том числе и тканевой совместимости, функцию «узнавания» клетками друг друга, так как благодаря разнообразию химических связей молекул углеводов рисунок поверхности клеток тканеспецифичен и даже индивидуален. Он может приводить в действие иммунные механизмы.

Субмембранный комплекс сосредоточен в кортикальном слое цитоплазмы, прилежащем в плазмолемме и тесно с ней связанном. Представляет собой специализированную периферическую часть опорно-сократительной системы клетки. Состоит из белков, собранных в нитевидные структуры разной величины: микрофиламенты (диаметром 5–7 нм), микрофибриллы (диаметром около 10 нм) и микротрубочки (диаметром 20–22 нм). Все они вступают друг с другом в сложные химические и структурные связи, образуя терминальную сеть. Среди белков терминальной сети основными являются актин, миозин, тубулин, динеин и некоторые другие. Они образуют системы, способные к скольжению, взаимному перемещению, в результате чего перемещаются структуры плазмолеммы, связанные с этими системами, т. е. осуществляется движение клетки и ее частей. Субмембранный комплекс принимает участие в рецепции, трансмембранном транспорте, стабилизирует белки плазмолеммы и осуществляет их направленное (координированное) перемещение.

Плазмолемма вместе с над- и субмембранными комплексами осуществляет многообразные функции: барьерную, транспортную, рецепторную, двигательную, межклеточных взаимодействий и др.

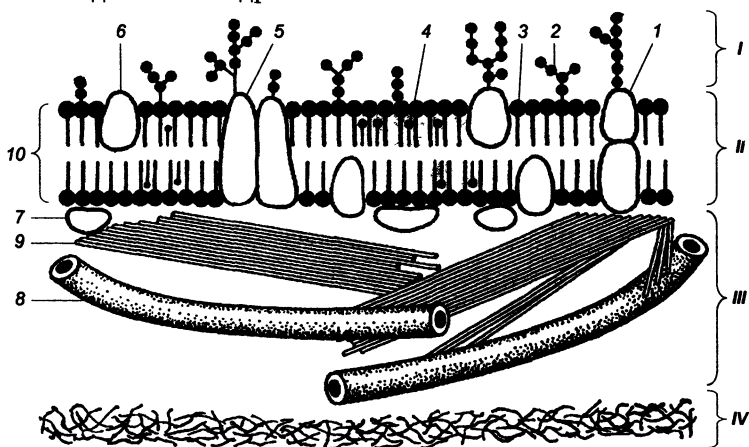


Рис. 2

Строение поверхностного аппарата клетки:

I — надмембранный комплекс (гликокаликс); II — плазмолемма; III — субмембранный комплекс; IV — цитоплазма; 1 — гликопротеиды; 2 — гликолипиды; 3 — фосфолипиды; 4 — холестерин; 5 — интегральные белки; 6 — полуинтегральные белки; 7 — периферические белки; 8 — микротрубочки; 9 — микрофиламенты; 10 — билипидный слой.

Барьерная функция, проникновение веществ в клетку. Плазмолемма, одевая клетку, отграничивает ее от внешней среды, в результате чего вещества внутрь клетки проникают избирательно. С помощью диффузии проникает в клетку и из клетки лишь вода и некоторые, растворенные в ней газы. По градиенту концентрации (пассивным транспортом) перемещаются некоторые ионы и мелкие органические молекулы, особенно жирорастворимые. Против градиента концентрации (активным транспортом) поступает большинство ионов, мелких молекул неорганических и органических веществ (соли, сахара, аминокислоты и др.). Процессы активного транспорта происходят с затратой энергии. В нем принимают участие все элементы поверхностного аппарата клетки. Макромолекулы, их агрегаты и более крупные частицы поступают в клетку благодаря *эндоцитозу*. При этом частица сначала адсорбируется на мембране клетки, затем окружается ею, и отшнуровывается от мембраны с образованием вакуоли. Содержимым вакуоли будет захваченная частица, а ее стенкой — участок плазмолеммы. Если поглощаются более мелкие частицы и растворы, говорят о пиноцитозе, если более крупные — о фагоцитозе. Процесс выведения из клетки крупных частиц, заключенных в вакуоль, называется экзоцитозом. При этом стенка вакуоли встраивается в плазмолемму и становится ее частью, а содержимое изливается наружу.

Рецепторную функцию клетка выполняет с помощью специальных белков плазмолеммы и элементов гликокаликса (надмембранного комплекса). Рецепторы клетки разнообразны и многочисленны, что позволяет клеткам осуществлять взаимные контакты, реагировать на биологически активные вещества, осуществлять иммунные реакции и т. д.

Движение плазмолеммы осуществляется с помощью субмембранного комплекса, в котором скапливаются микротрубочки и микрофиламенты. При передвижении лейкоцитов, в процессе пино- и фагоцитоза и других формах движения клетки происходит перераспределение опорно-сократительной системы субмембранного комплекса и осуществляется движение клетки и ее частей.

Межклеточные контакты — соединения клеток — особенно распространены в эпителиальных тканях, где клетки плотно прилегают друг к другу, но имеются и между клетками других тканей. В образовании межклеточных

контактов принимают участие все слои клеточной оболочки (поверхностного аппарата клетки). Межклеточные контакты неоднородны по структуре и функции. В зависимости от особенностей строения и функционального назначения различают следующие виды контактов: а) простой контакт — клетки прилегают друг к другу, но между ними сохраняется щель 15–20 нм. Такой контакт широко распространен в различных органах и тканях; б) зубчатый контакт, или контакт по типу замка — плазмолеммы клеток образуют выпячивания, входящие во впячивания соседних клеток. Этот тип соединения способствует креплению клеток в единый пласт и характерен для эпителиев; в) десмосома, или зона слипания — сложноорганизованный участок двух соседних клеток, предназначенный для плотного скрепления клеток. Десмосомы широко распространены в покровном эпителии, но имеются также в железистом, почечном, кишечном эпителиях, в гладкой и сердечной мышечных тканях; 4) плотный (замыкающий) контакт — зона плотного прилегания клеток, в которой происходит слияние их мембран. Плотный контакт обычно окаймляет апикальные полюсы клеток, изолирует внутреннюю среду организма от внешней и распространен в эпителиях, особенно в кишечном; 5) целевой контакт — особый тип соединения клеток, способствующий проведению ионов и низкомолекулярных соединений из одной клетки в другую, минуя межклеточные щели.

1.2.2. ЦИТОПЛАЗМА

Цитоплазма — сложная динамическая многокомпонентная система клетки, в которой происходят основные метаболические процессы. В цитоплазме различают гиалоплазму, органеллы и включения.

Гиалоплазма — жидкая внутренняя среда клетки, состоящая из воды, низкомолекулярных веществ, растворенных в воде, водорастворимых веществ и высокомолекулярных веществ, рассредоточенных в виде мицелл и нитей, образующих нежную трехмерную сеть, видимую в электронный микроскоп лишь при очень большом увеличении. Особенности клетки как коллоидной системы, ее осмотические и буферные свойства в основном определяются составом гиалоплазмы и процессами, происходящими в ней. Гиалоплазма содержит большое количество ферментов (до 25% белков клетки при-

ходится на гиалоплазму), участвующих в процессах гликолиза, метаболизма сахаров, азотистых оснований, аминокислот, липидов. В гиалоплазме располагаются молекулы АТФ, транспортные РНК и ферменты активации аминокислот при синтезе белка. Через гиалоплазму осуществляется большая часть внутриклеточного транспорта ионов, аминокислот, жирных кислот, нуклеотидов, сахаров и других веществ. Здесь откладываются запасные питательные вещества.

Органеллы — постоянные составные части цитоплазмы, выполняющие определенные функции. Одни из органелл присутствуют в каждой клетке организма и поэтому называются общими, другие — лишь в клетках определенного типа и называются специальными. К общим органеллам относят: митохондрии, цитоплазматическую (эндоплазматическую) сеть, пластинчатый комплекс (аппарат Гольджи), лизосомы, рибосомы, центросому, микротрубочки, микрофибриллы, а к специальным — миофибриллы, нейрофибриллы, тонофибриллы, реснички, жгутики, микроворсинки.

Большинство общих органелл имеет мембранное строение, т. е. представляет собой структуры, стенка которых образована элементарной биологической мембраной. Мембраны органелл устроены так же, как и плазмолемма, и выполняют те же функции: транспортную, разграничительную и интегрирующую. Мембранные органеллы — это эндоплазматическая сеть, комплекс Гольджи, лизосомы и митохондрии.

Эндоплазматическая (цитоплазматическая) сеть состоит из вытянутых цистерн, трубочек, мешков, узких каналов, связанных взаимными переходами, в результате чего образуется единая внутриклеточная сеть, которая как бы делит цитоплазму на отсеки, участки. Но при этом не имеет непосредственных контактов с плазмолеммой. Данная органелла очень подвижна, и ее составные части легко отшнуровываются, фрагментируются, объединяются, но содержимое при этом не изливается в гиалоплазму, а остается окруженным мембранами цитоплазматической сети. Различают агранулярную (гладкую) и гранулярную (шероховатую) эндоплазматическую сеть. Цистерны гранулярной эндоплазматической сети имеют полости шириной от 20 нм до нескольких микрометров. Со стенками гранулярной эндоплазматической сети связаны рибосомы. По-видимому, первоначально в клетке появляется именно этот вид сети, и лишь в процессе дифференцировки некоторая часть цистерн

теряет рибосомы и ветвится, превращаясь в гладкую эндоплазматическую сеть. Цитоплазматическая сеть — своеобразная транспортная система клетки, по которой перемещаются разнообразные вещества. Большая поверхность мембран сети говорит о том, что в клетке может происходить одновременно большое количество разнообразных реакций. Основная функция гранулярной цитоплазматической сети — синтез белков. На рибосомах, прикрепленных к ее цистернам, синтезируются белки секреторных гранул, ферментные белки лизосом и белки, входящие в состав мембран клетки. В гранулярной цитоплазматической сети синтезируются, кроме того, некоторые углеводные соединения и липиды, входящие в состав мембран. Синтезированные молекулы подвергаются различным воздействиям, в результате чего меняются их свойства, образуются сложные комплексные соединения. Гранулярная сеть считается местом образования мембран для всей клетки.

Гладкая цитоплазматическая сеть многофункциональна. Она является местом синтеза ряда углеводов и липидов; поглощает, накапливает и транспортирует ионы (например, ионы кальция в волокнах поперечно-полосатой мышечной ткани); осуществляет детоксикацию вредных продуктов обмена благодаря определенному набору ферментов, входящих в состав ее мембран (в печени). Этот вид цитоплазматической сети очень распространен в клетках надпочечников, семенников органах, где образуются стероидные гормоны.

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи). В данный комплекс входят цистерны, вакуоли и пузырьки. Как правило, он представляет собой стопку из 5–10 плоских мешковидных цистерн, узких в центре (7–10 нм) и расширяющихся по краям. По периферии они могут переходить в сеть канальцев и заканчиваться вакуолями, которые отшнуровываются от пластинчатого комплекса. В клетке насчитывают от одного до нескольких десятков комплексов. Расположен комплекс обычно вокруг ядра или над ним. Этот комплекс связан со всеми структурами клетки: с поверхностным и ядерным аппаратами, с цитоплазматической сетью, лизосомами. Выяснено, что в нем конденсируются и созревают продукты, синтезированные в цитоплазматической сети. При этом происходит их дальнейшая химическая перестройка с образованием секреторных гранул. В цистернах комплекса Гольджи синтезируются полисахариды и в соединении с белками об-

разуют гликозаминогликаны, мукопротеиды, протеогликаны, иммуноглобулины и другие комплексные соединения. Здесь синтезируются составные части надмембранного комплекса, которые потом без изменения входят в его состав. С помощью отшнуровывающихся вакуолей выводятся готовые секреты за пределы клетки. Сами же вакуоли встраиваются в цитолемму и становятся ее частью. Комплекс Гольджи — место образования лизосом — вакуолей, наполненных гидролитическими ферментами, и пероксисом — пузырьков, содержащих окислительные ферменты.

Лизосомы — это разнообразные вакуоли диаметром 0,1–0,4 мкм. Стенка у них образована элементарной биологической мембраной, а содержимое представляет собой скопление гидролитических ферментов. В лизосомах обнаружено около 60 различных гидролаз, действующих в кислой среде. Ферменты лизосом способны разрушать практически все природные органические полимеры (белки, углеводы в нуклеиновые кислоты), но не разрушают клетку и стенки лизосом, потому что находятся в неактивном состоянии. Выполняя гидролитическую функцию, лизосома приближается к пиноцитозной или фагоцитозной вакуоли и сливается с ней. В результате образуется единая вакуоль, содержащая ферменты к фагоцитированному материалу — вторичная лизосома, или фагосома. Лизосомы переваривают не только продукты пинопитозных и фагоцитозных вакуолей, но и разрушенные органеллы клетки (фрагменты митохондрий, цитоплазматической сети и других мембран).

Митохондрии видны в световой микроскоп в виде нитчатых, палочковидных, гантелевидных зернистых образований диаметром 0,2–2 мкм и длиной 1–10 мкм. В пределах одной клетки они могут иметь разную форму. Количество их в клетках сильно варьирует и исчисляется от единиц до тысяч. Независимо от формы и размеров общее строение у митохондрий одинаково в любых клетках. Они ограничены двумя мембранами толщиной по 7 нм. Между мембранами имеется межмембранное пространство шириной 10–20 нм. Полость митохондрии заполнена матриксом тонкозернистого строения. Мембраны различаются своими структурно-биохимическими и физическими свойствами. Наружная мембрана гладкая, не связана ни с какими другими мембранами клетки, имеет вид замкнутого мешка. Для нее характерны неспецифическая проницаемость, малое содержание

белков и большое количество липидов. Внутренняя мембрана отличается высокоспецифичной проницаемостью и высоким содержанием белков (до 75% вещества мембраны). У нее многочисленные выросты пластинчатой или трубчатой формы, направленные внутрь митохондрия — гребни, или кристы. Располагаются они как вдоль, так и поперек митохондрий, поэтому образуется подобие сети. Количество и величина крист заметно меняются в зависимости от функционального состояния и возраста митохондрии. Функция митохондрия — синтез АТФ. Она определяется набором окислительных ферментов, находящихся во внутренней мембране в матриксе. В последнем сосредоточены ферменты цикла Кребса (цикл трикарбоновых кислот) и окисления жирных кислот. Во внутренней мембране расположена цепь переноса электронов (дыхательная цепь) и многочисленные транспортные системы, а на грибовидных тельцах локализованы ферменты фосфорилирования (превращения АДФ в АТФ). Все эти ферментные системы могут синтезировать и накапливать макроэргические (высоко энергоемкие) соединения (главным образом в виде АТФ), только образуя сложные молекулярные комплексы в составе внутренней мембраны или будучи тесно с ней связанными. В местах потребления энергии АТФ легко распадается также при участии ферментов митохондрий. При этом образуется свободная энергия для выполнения механической, химической, электрохимической в осмотической работ. Поэтому митохондрии образно называют «силовыми станциями» клетки. Митохондрии имеют свой автономный аппарат для синтеза собственных митохондриальных белков. Количество митохондрий возобновляется за счет роста и деления предшествующих митохондрий перетяжкой или почкованием.

Рибосомы — это округлые образования диаметром 10–30 нм, состоящие из двух субъединиц. Обе субъединицы образованы РНК и белками примерно в равных количествах, которые связаны в виде рибонуклеопротеидов (РНП). Субъединицы неравны по величине. Большая субъединица напоминает полусферу с тремя торчащими выступами, а меньшая — короткую изогнутую палочку с выступом и несколькими полостями. Рибосома принимает участие в синтезе белка. На ней происходит сборка полипептидов и белков. При этом к малой субъединице присоединяется молекула иРНК, а к большой — молекулы тРНК. Возможно,

такое присоединение молекул диктуется формой субъединиц. Когда не происходит синтез белка, субъединицы, как правило, разобщены. Их объединение происходит под действием ионов магния. Рибосомы синтезируются в ядрышке, но функционируют в основном в цитоплазме. Здесь они располагаются в гиалоплазме (свободные рибосомы) или прикрепляются к цистернам цитоплазматической сети (связанные рибосомы). Белки, синтезированные свободными и связанными рибосомами, имеют разную судьбу. Связанные рибосомы синтезируют белки, которые, как правило, попадают в цистерны цитоплазматической сети, оттуда — в пластинчатый комплекс и в составе вакуолей покидают клетку (секреторные белки) или становятся белками лизосом.

Микротрубочки существуют во всех клетках, кроме бактерий и некоторых водорослей, как самостоятельные структуры или в составе немембранных органелл (кроме рибосом). Представляют собой длинные, тонкие, неветвящиеся полые цилиндры с диаметром 22–26 нм и стенкой, построенной из глобулярного белка тубулина. Микротрубочки очень лабильны. Под влиянием изменения внутриклеточной среды происходит постоянная их самосборка и саморазборка. В результате одновременного протекания этих процессов в разных участках цитоплазмы система микротрубочек в целом поддерживается в состоянии динамического равновесия и в интерфазной клетке имеет вид трехмерной сети. В делящейся клетке сеть микротрубочек цитоплазмы исчезает и вместо нее формируется веретено деления. В настоящее время микротрубочки относят к скелетным образованиям клетки, поскольку форма последней в значительной мере зависит от того, как в ней распределены эти органеллы. С ними связывают транспортную функцию клеточной оболочки на том основании, что в большом количестве они обнаруживаются в субмембранном комплексе. Микротрубочки — основные составные части органелл, осуществляющих движение клетки и ее частей: центросомы, ресничек, жгутиков. Однако механизм движения их неясен, так как сами микротрубочки не обладают способностью к сокращению, а движение, тем не менее, осуществляется. Возможно, своим расположением они создают систему упорядоченного движения внутриклеточных компонентов, являются для них как бы рельсами.

Центросома (клеточный центр) — состоит из центриолей и центросферы. В состав центросомы обычно входят две

центриоли (диплосома), перпендикулярно расположенные друг к другу. Каждая из них состоит из девяти триплетов (троек) микротрубочек, уложенных с помощью специальных образований в виде цилиндра шириной 0,15 мкм и длиной 0,3–0,5 мкм. Микротрубочки центриолей такого же строения, как и микротрубочки цитоплазмы и отличаются от них лишь большей стабильностью. Одна из центриолей материнская, другая — дочерняя. На материнской центриоли имеется ряд дополнительных структур: сателлиты, придатки и др., которых нет на дочерней центриоли. Центросфера — зона цитоплазмы с расходящимися нитчатыми структурами в виде лучей, окружающая центриоли. Электронная микроскопия показала, что лучистое ее сияние — это многочисленные микротрубочки, отходящие от сателлитов и радиально расходящиеся вокруг центриолей. В реснитчатых клетках центриолей гораздо больше, так как в основании каждой реснички расположена центриоль в виде базального тельца. Центриоли являются центрами сборки микротрубочек цитоплазмы, микротрубочек веретена деления, играют роль базальных телец, от которых отрастают реснички и жгутики.

Микрофибриллы и микрофиламенты — нитчатые структуры различной длины, толщиной от 5 до 10 нм, образованные белками. Располагаются по всей цитоплазме, но особенно развиты у апикального полюса клетки, где образуют терминальную сеть. Выполняют опорную и двигательную функцию, в различных тканях образуя специальные органеллы. Специальные органеллы — постоянные структуры, присущие лишь клеткам определенных тканей. К ним относятся реснички, жгутики, тонофибриллы, миофибриллы, нейрофибриллы, микроворсинки.

Реснички и жгутики — органеллы движения. Реснички развиты в клетках эпителия дыхательных путей и некоторых отделов половых трактов, а жгутики имеются у спермиев. Структура ресничек и жгутиков сходна, отличаются они лишь размерами. Реснички имеют длину 5–10 мкм, жгутики — 150 мкм. И те, и другие представляют собой длинные тонкие выросты цитоплазмы, покрытые цитолеммой, имеющие в основании базальное тельце, а по всей длине — аксонему. Базальное тельце представляет собой центриоль, у которой можно наблюдать дополнительные структуры, характерные для материнской центриоли, а иногда можно видеть и дочернюю центриоль, расположен-

ную под прямым углом к материнской. Основная нить ресничек и жгутиков — аксонема — организована подобно центриоли, но содержит девять дублетов (пар) периферических и две центральные микротрубочки. Периферические и центральные микротрубочки связаны между собой в единую подвижную систему. При движении ресничек и жгутиков происходит скольжение микротрубочек друг по другу, в результате чего органеллы изгибаются.

Тонофибриллы, миофибриллы, нейрофибриллы — разновидности микрофибрилл и микрофиламентов, характерные для клеток той или иной ткани. Тонофибриллы развиты в эпителиальных тканях, где образуют скелет клеток. Миофибриллы развиты в мышечных тканях и определяют сократимость мышечных клеток и волокон, а нейрофибриллы — в нервных клетках. Предполагается, что они участвуют в токе аксоплазмы и проведении нервного импульса.

Микроворсинки — выросты цитоплазмы, одетые цитолеммой и содержащие внутри пучок микрофиламентов. Они увеличивают всасывательную поверхность клетки. Особенно хорошо развиты в кишечном эпителии.

Включения. Это необязательные компоненты клетки, они появляются и исчезают в зависимости от интенсивности и характера обмена веществ в клетке, а также от условий существования организма. Включения имеют вид зерен, глыбок, капель, вакуолей, гранул различной величины и формы. Их химическая природа очень разнообразна. В зависимости от функционального назначения включения объединяют в группы: трофические включения, секреты и инкреты, пигменты, экскреты и др. Среди трофических включений (запасных питательных веществ) важную роль играют жиры и углеводы. Секреты и инкреты накапливаются в железистых клетках, так как являются специфическими продуктами их функциональной активности. Экскреты — конечные продукты жизнедеятельности клетки, подлежащие удалению из нее.

1.2.3. ЯДРО

Ядро — такая же необходимая составная часть клетки, как и цитоплазма. Как оформленная составная часть клетки ядро возникло не сразу. Существуют клетки, у которых ядерный материал не отделен от остальной протоплазмы. Это бактерии, некоторые водоросли. Клетки без оформленного

ядра называют прокариотическими, с оформленным ядром — эукариотическими. Для большинства эукариотических клеток характерно наличие одного ядра, но бывают и многоядерные клетки (например, мегакариоциты — специализированные клетки костного мозга, остеокласты в костной ткани и др.). Форма ядер обычно зависит от формы клетки. Встречаются ядра сегментированные (у зернистых лейкоцитов крови) и даже ветвистые (у шелкопряда). В клетках существуют определенные соотношения между размерами ядра и цитоплазмы, характерные для видовой принадлежности организма, ткани, органа. Эти соотношения непостоянные, они могут варьировать в широких пределах в зависимости от возраста в функциональной активности организма, органа, клетки. В молодых малодифференцированных клетках ядра относительно крупнее, чем в зрелых

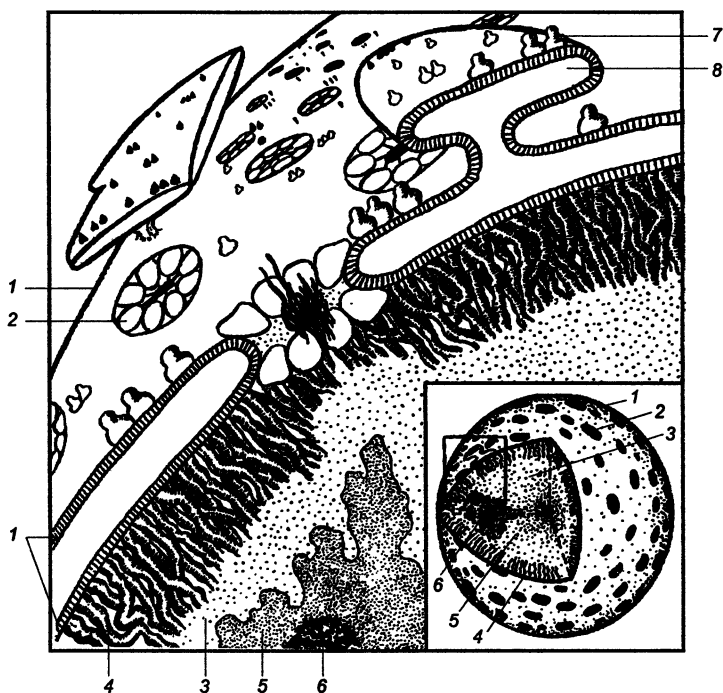


Рис. 3
Строение ядра:

1 — кариолемма; 2 — пора с поровым комплексом; 3 — кариоплазма; 4 — конденсированный хроматин; 5 — диффузный хроматин; 6 — ядрышко; 7 — рибосомы; 8 — цистерны эндоплазматической сети.

специализированных. У активно функционирующих клеток по сравнению с недействительными клетками того же типа ядра более крупные. Изменения размеров ядра и цитоплазмы диктуются особенностями внутриклеточного метаболизма. Высказывается предположение, что определенное соотношение размеров ядра и цитоплазмы, называемое критическим, является толчком к делению клетки.

Химический состав ядра заметно отличается от состава цитоплазмы. В нем содержится почти вся ДНК клетки, много основных белков типа гистонов и негистоновых глобулярных белков, РНК, а липидов меньше, чем в цитоплазме. Из неорганических веществ большую роль играют вода, ионы Са и Mg. Функции ядра определяются наличием в нем ДНК, в которой содержится вся генетическая информация.

В ядре происходит редупликация (удвоение) молекул ДНК, благодаря чему генетическая информация в полном объеме передается следующим поколениям клеток. В ДНК в виде последовательности нуклеотидов закодирована информация о первичной структуре белков, которая реализуется в процессе синтеза. В ядре синтезируются все три вида РНК: рРНК, иРНК, тРНК — и происходит образование субъединиц рибосом. Следовательно, ядро создает весь аппарат синтеза белка и регулирует этот синтез как с качественной, так и с количественной стороны. А это определяет жизнедеятельность клетки, так как практически все функции в ней обеспечиваются белками.

Строение ядра. Ядро состоит из ядерной оболочки (кариолеммы), отделяющей его от цитоплазмы, хроматина, ядрышка и кариоплазмы (рис. 3).

Кариолемма (ядерная оболочка, кариотека) состоит из двух элементарных биологических мембран толщиной 7 нм, разделенных промежутками 10–20 нм. Наружная мембрана по структурно-химической организации подобна мембранам гранулярной цитоплазматической сети. К ней присоединяются рибосомы, она может образовывать выпячивания, отшнуровываться в цитоплазму. Внутренняя мембрана гладкая, без выпячиваний. К ней прикрепляются нити хроматина.

Особенность кариолеммы — наличие пор. Это округлые участки диаметром 50–100 нм, где сливаются наружная и внутренняя мембраны; они заполнены, как пробкой, фибриллярными и глобулярными белками, образующими поровый комплекс. Размеры пор обычно постоянны, а их количество

может уменьшаться в процессе дифференцировки и функционирования клетки. В среднем приходится по 10 пор на 1 мкм поверхности ядра. Через поры осуществляется транспорт веществ между ядром и цитоплазмой, но несмотря на довольно большие размеры пор, далеко не все молекулы могут пройти через них — поровый комплекс обладает избирательной проницаемостью. Он пропускает, например, такие крупные структуры, как белки — гистоны, субъединицы рибосом, но задерживает многие мелкие неорганические молекулы.

Хроматин не виден в живом ядре, но становится заметен в фиксированной интерфазной клетке в виде глыбок, нитей, скоплений, окрашивающихся основными красителями. Химический анализ показал, что хроматин представляет собой комплексное соединение ДНК и белков — дезоксирибонуклеопротеиды (ДНП). Следовательно, хроматин — это не что иное, как хромосомы в деконденсированном состоянии. Одна молекула ДНК соответствует одной хромосоме. Длина молекул ДНК очень большая — от 0,5 мкм до 7 см. У человека длина молекул ДНК всех хромосом одной клетки равна 170 см. Чем более рыхло уложены хромосомы, тем активнее происходит на них транскрипция РНК и редупликация ДНК. Более конденсированные участки окрашены сильнее и заметны в виде глыбок хроматина (гетерохроматин). Чем заметнее хроматин в ядре, тем он более конденсирован и менее активен. Недеятельный хроматин полностью конденсирован, например, в зрелых эритроцитах птиц, где, как известно, синтетические процессы отсутствуют. Полностью конденсирован хроматин и в хромосомах во время митоза.

Наиболее активные синтетические процессы происходят в участках диффузного хроматина (эухроматин) — в полностью деконденсированных участках хромосом. Отсюда ясно, что по виду и расположению хроматина можно судить об активности синтетических процессов не только в ядре, но и в клетке. Чем диффузнее хроматин, тем выше синтез РНК, тем активнее в клетке идет синтез белка. Такой вид хроматина характерен для молодых, способных к делению клеток. В процессе дифференцировки клетки, по мере ее специализации, увеличивается количество конденсированного хроматина — происходит выключение участков молекулы ДНК из процесса транскрипции. Часто такой конденсированный хроматин накапливается в непо-

средственной близости к кариолемме. В последние годы появились данные, говорящие в пользу того, что конденсированный хроматин прочно связан с внутренней мембраной кариолеммы. В результате этого хромосомы в ядре интерфазной клетки занимают определенное пространство.

Ядрышко — наиболее плотный участок ядра округлой формы, диаметром 1–5 мкм. Общий объем ядрышек составляет около 1% ядерного объема. Находится ядрышко в непосредственной близости к определенному участку хромосомы — так называемому ядрышковому организатору, У свиньи, например, он обнаружен на 8-й и 10-й хромосомах. В области ядрышкового организатора ДНК расположены гены, на которых происходит синтез рибосомной РНК — основного вида РНК ядрышек. В области ядрышка рРНК синтезируется, накапливается и соединяется с белками, образуя рибонуклеопротеиды (РНП). Здесь же РНП объединяются в субъединицы рибосом. Ядрышко состоит на 60–90% из белков, 2–8% РНК, 5–12% ДНК. В нем различают тонкие фибриллы и гранулы, заключенные в аморфное вещество. Считают, что фибриллы — это участки молекул ДНК области ядрышкового организатора и РНП, а гранулы — субъединицы рибосом.

Расположение компонентов ядрышка может быть различным, как и его размеры. Это зависит от активности синтеза, накопления и выведения в цитоплазму рРНК. При активном синтезе рРНК ядрышко крупное, его фибриллы лежат рыхло, гранул много. При затухании синтеза рРНК размеры ядрышка уменьшаются, фибриллы лежат плотно, гранул мало или нет совсем. В период деления клетки ядрышко исчезает, его материал рассеян в содержимом ядра между хромосомами. Есть данные, что материал ядрышка входит в состав матрикса хромосом и вместе с ними передается дочерним клеткам. По окончании митоза по мере деконденсации хромосом происходит высвобождение компонентов матрикса и организация новых ядрышек.

Кариоплазма — жидкая фаза ядра, где располагаются все его структуры. В ней содержится большое количество белков, образующих так называемый ядерный матрикс — они играют важную роль в поддержании общей структуры ядра и участвуют в регулировании синтеза нуклеиновых кислот. В состав кариоплазмы входят и мелкие молекулы органической в неорганической природы.

1.2.4. ПОВЕРХНОСТЬ КЛЕТКИ И ПРОЦЕССЫ ОБМЕНА СО СРЕДОЙ

Клетку можно рассматривать как совокупность внутреннего макромолекулярного комплекса — цитоплазмы и периферического барьера — клеточной поверхности. Клетка представляет собой динамическую систему, находящуюся в неустойчивом равновесии и реагирующую на все внешние и внутренние изменения. Барьер, ограничивающий клетку на периферии, препятствует диффузии ее содержимого во внешнюю среду. Под оптическим микроскопом мембрана на периферии клетки не обнаруживается. Однако граница между цитоплазмой и средой ясно заметна. Это привело к тому, что отрицали даже наличие мембраны, считая, что на поверхности клеточной сферы находятся лишь более плотный слой цитоплазмы, не отличающийся от прочей цитоплазмы ни химическим составом, ни строением. Исследования с помощью электронного микроскопа привели к другому решению вопроса. Оказалось, что вокруг всех клеток есть тонкая, но реально существующая мембрана. Проникновение веществ в клетку и их выход зависят от ее избирательной проницаемости. Ввиду того что это свойство мембраны очень важно, ему было посвящено огромное количество работ.

Параллельно с этими исследованиями был открыт новый существенный процесс — активный захват и выброс клеткой веществ, происходящий независимо от ее проницаемости. Мечников описал процесс захвата клетками плотных частиц извне (фагоцитоз). Позднее был описан процесс активного захвата клетками жидких капель из окружающей среды (пиноцитоз). Таким образом и жидкие вещества могут проникать в клетку, минуя барьер проницаемости. Пиноцитоз особенно важен с физиологической точки зрения. Таким образом поверхность клеток непосредственно участвует в их жизнедеятельности, а именно в обмене веществ со средой, движении и перемещении в тканях, в контактах и обменных процессах между соседними клетками. Роль взаимодействия между соседними клетками все более и более привлекает внимание исследователей. Можно сказать, что клетки «переговариваются между собой». Очень важно установить, как возникают эти взаимодействия клеточных поверхностей.

Эта старая и достаточно спорная проблема обмена клеток с тканевой средой, по-видимому, должна в ближай-

шие годы претерпеть существенные изменения. Предполагают, что почти во всех клетках имеется система канальцев — эндоплазматический ретикулум, благодаря которому внешняя среда как бы переходит в цитоплазму. Если действительно будет доказано, что существует прямая связь между клеткой и внешней для нее средой, то могут возникнуть совершенно удивительные вопросы. Где в этой ситуации искать границу клетки? Где искать ее внутренние и наружные части? Образуя сложную систему складок и канальцев, клеточная мембрана продолжается во внутреннюю часть клетки и таким образом локализуется не только на ее поверхности.

1.2.5. СТРОЕНИЕ КЛЕТОЧНОЙ ПОВЕРХНОСТИ

В своей основе строение поверхности клеток у всех позвоночных сходно. Однако морфологически конфигурация этой поверхности весьма изменчива. Наблюдаемые различия тесно связаны с функциональным состоянием клеток и представляют большой интерес с физиологической и патологической точек зрения. Поверхность клеток у млекопитающих, хотя и кажется простой, имеет достаточно сложную морфологию и молекулярное строение и столь же сложные физиологические реакции.

В настоящее время известны три ее основных элемента: поверхностная часть — кортикальный слой цитоплазмы, или эктоплазма, липидная плазматическая мембрана и наружный микроскопический слой — микроокружение. Молекулярное строение этого морфологического единства регулирует физико-химическую проницаемость клеточной поверхности. Кортикальная зона клетки (эктоплазма), поверхностная часть цитоплазмы с внутренней стороны по направлению к центру клетки, нечетко граничит с собственно цитоплазмой, а также с многочисленными органеллами, содержащимися в ней (гранулами, митохондриями, эндоплазматической сетью, комплексом Гольджи и пр.).

Вязкая эктоплазма может разжижаться под влиянием высокого гидростатического давления. Калий уменьшает ригидность эктоплазмы. Кальций и магний вызывают обратный эффект. Разница между эктоплазмой и эндоплазмой зависит от наличия в эндоплазме материала, более способного к гелеобразованию, но четкой границы между ними нет.

Липидный слой плазматической мембраны. На периферии эктоплазмы, очерчивая наружную границу клетки, располагается тонкая полоса (около 75 Å), электронноплотная и способная восстанавливать осмиевую кислоту. Липидный слой располагается между двумя белковыми пленками — в виде бутерброда. Он состоит из двух мономолекулярных слоев, которые, в свою очередь, составлены из цепей. Липидный слой считают определенным образом построенной пластинкой, имеющей вид сита или мозаики. Полагали, что субстанции типа стероидов могут вклиниваться в «поры» липидного слоя, где они вытесняют собой молекулы холестерина, изменяя, таким образом, свойства самой мембраны. Какой бы ни была молекулярная ультраструктура плазматической мембраны, одно несомненно — она существует. В электронном микроскопе обнаруживается полоса шириной от 75 до 80 Å. При большем разрешении микроскопа эта линия казалась двойной. В поле зрения были две плотные линии по 25 Å, разделенные светлой полосой также шириной 25 Å.

Много остается еще неясного в отношении липидного слоя: как он изменяется при увеличении клеточной поверхности? Как он ведет себя при уменьшении поверхности клеток, например, при ретракции псевдоподий? Отчетливо видимая линия является морфологической границей клетки, физиологически это, однако, не так. Физиологическая граница создается внешним адсорбционным белковым слоем, представляющим собой микроокружение клетки.

Наружная зона клеточной поверхности — «микроокружение». С наружной стороны плазматической мембраны находится морфологически нечеткая зона, имеющая, однако, большое физиологическое значение: это адсорбционный слой, или окружающая непосредственно клетку микросреда. Липидный слой, одевающий клетку снаружи, не образует физиологической границы клетки. К границе клетки относится также тонкая зона, связанная с гидрофильными полюсами цепочек жирных кислот липидного слоя. Между этой зоной и собственно внешней средой четких границ нет. Эта зона является частью окружающей среды, но находится под функциональным контролем клетки. Следует считать, что эта зона построена из тех же липопротеиновых макромолекул, что и окружающая среда. Однако эти простые или образующие мицеллярные комплексы макромоле-

кулы располагаются не беспорядочно, как во внешней среде, а сохраняют контакт с липидным слоем, располагаясь параллельно ему.

Жесткий порядок сохраняется на уровне контакта с липидным слоем, но постепенно нарушается, переходя, наконец, в молекулярный беспорядок окружающей среды. Реальность существования подобной зоны доказана тем фактом, что в клетках или на клеточных поверхностях, контактирующих между собой, никогда не бывает плотного соединения липидных мембран друг с другом, а всегда имеется светлое пространство, которое представляет собой щель между прилегающими наружными зонами. Благодаря таким ультрамикроскопическим пространствам клетки, находясь в тесном контакте, могут скользить одна по другой.

В различных участках клеточной поверхности находятся многочисленные вещества разнообразной природы. Помимо воды, там обнаружены белки, мукопротеиды, углеводы, неорганические соли. Для понимания основного свойства клеточной поверхности, а именно ее избирательной проницаемости, необходимо знать пространственные отношения и взаимосвязи ее элементарных составляющих. Как можно объяснить процессы избирательной диффузии, переноса веществ, действия фармакологических средств? Подсчитали, что наружная поверхность стафилококка имеет около 2000 белковых молекул длиной в 1000 Å. Поверхность клетки млекопитающего содержит миллионы макромолекул. Как эти молекулы ориентированы в пространстве? Как они связаны между собой? Под влиянием каких факторов макромолекулы обретают способность занимать определенное место в слоях?

Образования клеточной поверхности. Поверхность клеток представляет собой четырехмерную динамическую систему, где четвертое измерение — это время. Различные типы неровностей имеют также и различное функциональное значение. Эти поверхностные структуры меняются во времени. Неровности клеточной поверхности классифицируются на достаточно четкие группы: ундулирующие мембраны, псевдоподии, пузыри и пузырьки, «вскипания», нитевидные цитоплазматические выросты, микроворсинки, вуали и мембраны. Жгутики и реснички относятся к особой категории выростов.

Как и зачем изменяют их расположение функциональные условия? Как регулируется количество существующих макромолекул? Рядом с макромолекулярными комплексами находится вода. Она, безусловно, играет большую роль в организации молекул. Однако эта область остается все еще мало исследованной. На поверхности клетки адсорбируются различные ионы, и от изменения ионного состава зависят изменения электрических зарядов. Из катионов в наружных слоях клеточной поверхности особую роль играют ионы кальция. Благодаря способности образовывать связи на уровне молекулярных комплексов кальций участвует в процессах проницаемости клеток и в образовании электрического потенциала.

1.2.6. РАЗЛИЧНЫЕ ВЫРОСТЫ КЛЕТОЧНОЙ ПОВЕРХНОСТИ

Лишь на ничтожно малых участках (порядка нескольких микрон) поверхность клетки выглядит плоской. Остальная же ее часть имеет самую различную конфигурацию: на срезах можно увидеть волнистые участки, выемки, полости, заострения, пузырьки, пальцеобразные выросты, вуали и пр. Несмотря на такое разнообразие ее архитектуры, общее строение поверхности клетки не меняется. Когда живую клетку изучают под оптическим микроскопом, например в культуре *in vitro*, трудно представить себе истинную поверхность клетки, так как она при этом кажется плоской. Все происходящие на поверхности изменения ускользают от наблюдателя. С введением нового метода контактной микроскопии удалось получить диаграммы строения клеточной поверхности живой клетки при толщине слоя 0,2 мкм (фибробласты в культуре). Показано, что поверхность имеет волнообразный характер и состоит из гребней и выемок. Все эти особенности поверхности вполне соответствуют статическим картинам, полученным при изучении под электронным микроскопом срезов или клеток. Волнообразные изменения наблюдаются также на поверхности клетки, прилипшей к стеклу. Образующиеся гребни оказываются ближе всего к поверхности стекла. Между гребнями и выемками расстояние в среднем от 0,05 до 0,1 мкм, что не дает возможности их обнаружить в световом микроскопе. Расстояние между двумя видимыми гребнями в среднем равно 0,8 мкм.

На живом объекте эта волнообразная поверхность все время находится в движении. Поверхность живой клетки кажется трепещущей и дрожащей. В некоторых клетках эти движения особенно хорошо видны, например, в клетках нейроглии. Все свободные клеточные поверхности производят подобные волнообразные движения. При этом под электронным микроскопом они выглядят как очень тонкие гребни. Волнистость очертаний поверхности характерна для нормальных клеток. Однако она значительно лучше выявляется в живых клетках. На вершине гребней волнообразной поверхности радиус кривизны минимален.

Образование псевдоподий. Еще первых исследованиях живых клеток под микроскопом были замечены выросты эктоплазмы в форме пальцев или куполов; эти выросты временные и обратимые. Некоторые псевдоподии образуются за несколько секунд, другие — в течение нескольких минут. Есть и очень медленно образующиеся, которым требуется для этого много часов. Одни из них тонкие, другие толстые. Некоторые псевдоподии прилипают к подложке, на которой исследуют клетки, другие, напротив, не прилипают никогда. Псевдоподии ведут себя различно в зависимости от окружающих условий и от патологических состояний. Изучались они только в культуре, *in vitro* т. е. в искусственных условиях. Предполагается затрата какого-то количества энергии на образование гранул, что в результате контакта с какой-то поверхностью или внешней частичкой приводит к образованию сигнала или неспецифической информации, которая передается энергетической системе — митохондриям для выработки энергии, необходимой при образовании псевдоподий. Однако внутриклеточное поглощение, т. е. переваривание, исследовано значительно лучше, чем сам феномен захвата, связанный с образованием псевдоподий.

Пузыри и пузырьки. На периферии клеточной поверхности живых клеток, изученных в фазовом контрасте, в отдельных случаях — с помощью микрокинематографии, наблюдается образование пузырей цитоплазмы. Иногда они распространяются по всей поверхности, иногда концентрируются в определенной части. Они очень быстро появляются на поверхности и быстро втягиваются в клетку. Их совокупность создает впечатлений вскипания, которым в основном это явление и обозначается. В нормальных

физиологических условиях подобное пузыреобразование наблюдается при митозе. Во время телофазы, перед разделением на дочерние клетки, внезапно происходит вскипание, механизм и точное значение которого неизвестны. Наблюдения в электронном микроскопе показывают, что этот процесс, видимо, соответствует образованию коротких сферических псевдоподий, подчас нанизанных друг на друга. Некоторые токсины, действующие на живую клетку, в частности стрихнин, могут вызвать внезапное пузыреобразование, что не всегда влечет за собой дегенерацию и гибель клетки. Пузыри кажутся как бы вытолкнутыми из клетки цитоплазмой. Процесс «вскипания» следует отличать от образования миелиновых выростов и других формаций при различных типах клеточной дегенерации. Эти выросты представляют собой контурированные фрагменты или располагающиеся друг за другом. Они образуются медленнее, чем пузырьки при «вскипании», и этот процесс обычно необратим.

Нитевидные цитоплазматические выросты. Многие живые клетки образуют тонкие нитевидные цитоплазматические выросты, которые быстро появляются и медленно исчезают. Почти все виды клеток могут образовывать подобные нитевидные выросты, однако одни в большем количестве, чем другие (например, эмбриональные клетки мезенхимы). Можно различить два основных вида подобных нитевидных цитоплазматических выростов. Первый — это нити, образующиеся в результате сокращения клетки в том месте, где она слиплась с подстилкой. Перетекая, нити оставляют «следы», которые слипаются с подложкой. Это неподвижные фибриллы, не имеющие видимой структуры. Вторым типом нитевидных выростов, отличающихся большим разнообразием формы и функций, являются так называемые *микроприщепки*. Это маленькие быстро образующиеся на клеточной поверхности отростки. Они подвижны, движения их волнообразны и распространяются лишь на небольшой участок. Все эти выросты имеют прямолинейное направление. Длина их очень невелика, порядка долей микрона. Некоторые из них содержат твердый центральный стержень. Они могут втягиваться обратно в клетку либо путем сокращения после растворения центрального стержня, если он имеется, либо прилегая к ее поверхности. На ультратонких поперечных срезах некоторые из подобных пластинчатых выростов имеют вид тонких нитей. Микроприщепкам можно припи-

сать, по крайней мере гипотетически, две функции. Они могут служить средством прикрепления клеток к различным поверхностям. Так, у клеток в культурах выросты подобного типа образуются на стороне субстрата и клетки к нему прилипают. При отделении клеток от субстрата эти выросты остаются фиксированными на нем. Когда гистиоциты фиксируются на крупных инородных телах, которые они не могут поглотить, они выбрасывают очень тонкие псевдоподии, которые проникают в неровности поверхности инородного тела. Выросты и выбросы клеточной цитоплазмы способствуют контакту с другими клетками. Это органы исследования, нащупывания среды. Микроприщепки имеют и другое назначение — известно, что некоторые клетки обладают свойством «выбирать» из своего окружения нужные им поверхности, к которым они и прилегают. Структура и поведение таких микроприщепок кажутся достаточно адаптированными к этой функции, но, строго говоря, — предложенное объяснение остается лишь гипотезой. Эти тончайшие выросты цитоплазмы могут быть в свою очередь сближены с очень тонкими цитоплазматическими выростами, наблюдаемыми в соединительной ткани.

Микроворсинки. В большинстве клеток млекопитающих обнаружено наличие тонких удлинённых ворсинок, напоминающих «пальцы» перчаток, шириной от 100 до 500 Å и длиной от 0,05 до 0,1 мкм, расположенных в некоторых точках клеточной поверхности на значительном расстоянии друг от друга. В настоящее время есть данные, говорящие в пользу существования микроворсинок в нормальных клетках. Микроворсинки можно сопоставить с давно известной специализированной формой, находящейся в мочевых путях и в кишечном эпителии — так называемой *щеточной каемкой*. Она состоит из упорядоченных и тесно прижатых друг к другу прямолинейных микроворсинок шириной в 0,1 мкм, высотой от 1 до 1,5 мкм, которые образуют на подлежащих клетках «ковёр» — кутикулоподобную структуру, обнаруживаемую на гистологических срезах.

Содержимое ворсинок щеточной каемки — светлое и напоминает прилегающую гиалоплазму, из которой образуются ворсинки. Они ограничены тонкой мембраной, сходной с плазматической мембраной и являющейся ее продолжением. Особенностью этих каемок является наличие между ворсинками особой субстанции, состоящей из мукополисахарида,

который связывает между собой ворсинки. Таким образом, совокупность ворсинок составляет единое целое, обладающее достаточной ригидностью, причем в противоположность прежним представлениям щеточные каемки оказываются достаточно прочными. При почечных повреждениях довольно большие их фрагменты отделяются от клеток и более или менее свободно лежат в просвете почечных канальцев. Наблюдают и разветвленную микроворсинчатость. Бывает, что от верхушек ворсинок отходят тонкие филаменты, более или менее спаянные между собой и образующие как бы «мех». Эти филаменты имеют размеры от 25 до 50 Å. Их совокупность образует достаточно плотный «шерстный» покров толщиной от 0,1 до 0,2 мкм.

Очень большое функциональное значение имеют выпросты поверхности в виде *парусов* или ундулирующих мембран. Это большие псевдоподии со свободными, иногда складчатыми краями, колеблющимися в окружающей среде или прикрепленными к субстрату, так называемой вуали. Они наблюдаются у гистиоцитов и макрофагов. На одной клетке их несколько. Они имеют тенденцию к сворачиванию. Содержимое вуалей светлое. В них никогда не обнаруживается клеточных органелл, гранул или волокон. Этим они отличаются от тех мембранных образований, которые присущи жгутикам различных сперматозоидов, содержащим тонкие филаменты, подобные филаментам мерцательных ресничек. Эти мембраны активно подвижны, чего никогда не бывает с парусами гистиоцитов, колебательные движения которых связаны, вероятно, с движениями окружающей жидкой среды.

Паруса в культуре иногда могут прилипать к субстрату (лепестковидные псевдоподии). Под электронным микроскопом они выглядят как длинные и очень тонкие образования постоянной толщины порядка от 2000 до 500 Å. Паруса очень четко отграничены тонкой мембраной, идентичной плазматической клеточной мембране, являясь ее продолжением. В некоторых типах клеток (эпителиоидные клетки) на одной и той же стороне их поверхности образуются несколько парусов (иногда более 10), параллельных между собой и способных сцепляться с аналогичными образованиями соседних клеток. Это обуславливает плотное соединение клеток между собой. Однако между этими пластинками, происходящими из различных клеточных элементов, нет полного слияния. При самом сильном сжатии параллельно упакованных мембран они всегда разъединены светлыми простран-

ствами в сотни ангстрем. Таким образом, между двумя контактирующими клетками всегда остается пространство.

Под парусом, который спадает и готов слиться с поверхностью клетки, могут быть заключены мельчайшие капельки среды, своего рода мелкие пузырьки, расположенные в виде четок параллельно поверхности клетки. Каковы бы ни были действующие механизмы, один вывод безусловно верен: трудно переоценить роль, которую в физиологии некоторых клеток играют паруса, особенно в механизме пиноцитоза. Неизвестным остается еще механизм образования парусов. Как и для всех видов псевдоподий, можно предположить, что в некоторый момент времени в какой-то точке клеточной поверхности прочность клеточной мембраны уменьшается либо в связи со структурной перестройкой, либо в результате изменения поверхностного натяжения. Под влиянием внутреннего давления в клетке цитоплазма выталкивается наружу более или менее быстро на большее или меньшее расстояние в зависимости от местных физико-химических условий, еще не до конца изученных. В отношении парусов проблема особенно трудна, так как участки клеточной поверхности, где происходит уменьшение поверхностного натяжения, почти линейны. Неясна проблема обратного втягивания парусов в клетку путем распластывания, наблюдаемого часто под оптическим микроскопом. В этом процессе остается неясным механизм слияния края спадающегося паруса с поверхностью клетки. Сам факт слияния, напротив, не подлежит сомнению. Благодаря слиянию паруса с участком поверхности клетки капелька среды, окруженная парусом, включается в цитоплазму. Каков механизм слияния? Обладает ли край вуали особыми свойствами? Можно предположить, что здесь действует физический фактор, а именно загиб края вуали. Известно одно: край вуали может снова слиться с поверхностью клетки, не оставляя никакого следа. Подобное слияние края вуали с другой клеткой никогда еще не наблюдалось. Цитоплазма, следовательно, способна сама различать «свое» и «чужое».

Некоторые выросты цитоплазмы отличаются замечательной подвижностью. Это мерцательные *реснички*, маленькие по размерам, и более длинные *жгутики*. Эти специализированные образования, являющиеся принадлежностью некоторых клеток, в течение длительного периода времени были предметом многочисленных исследований.

1.2.7. ПРОЦЕССЫ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ НА УРОВНЕ КЛЕТОЧНОЙ ПОВЕРХНОСТИ

На уровне клеточной поверхности происходят весьма интенсивные процессы обмена веществ (абсорбция и выведение). В этом и проявляется основная активность поверхности клетки.

Процессы диффузии молекул. Клеточная проницаемость. Различные субстанции клетки — продукты метаболизма — диффундируют в окружающую среду. Таким образом, в цитоплазме образуется множество диффузионных токов, циркулирующих как внутри клетки, так и направленных наружу. Внутри цитоплазмы эти диффузионные токи очень сложны и не поддаются точному анализу. Изучение проницаемости мембраны с цитологической точки зрения вполне возможно. Удалось выяснить, какие силы способствуют прохождению различных субстанций через мембрану, а также механизмы, которые изменяют и контролируют этот процесс. Транспорт ионов и малых молекул неэлектролитов в некоторых биологических мембранах может осуществляться против градиента концентрации. Подобное перемещение ионов требует расхода энергии (второй закон термодинамики). Это так называемый активный транспорт ионов или неэлектролитов. Перед нами основной элемент явления, называемого «ионным насосом», для его осуществления необходимо участие особых ферментов — переносчиков, наличие которых особенно существенно при транспорте сахаров. Необходимая для активного транспорта энергия образуется в результате окислительного фосфорилирования. Источником этой энергии является АТФ.

Активная абсорбция путем инвагинаций клеточной поверхности. Важным процессом в физиологии является образование субмикроскопических складок на уровне поверхности клетки. Эти складки изолируются и превращаются в ультрамикроскопические вакуоли, переходящие затем в цитоплазму. Открытие таких инвагинаций на клеточной поверхности связано с использованием электронного микроскопа. На ультратонких срезах на поверхности клетки были обнаружены углубления ультрамикроскопической величины, в среднем около 200 Å ширины и от 500 до 800 Å глубины. Исходная складка ограничена мембраной, подобной клеточной. При достижении определенной длины

складки замыкаются сверху, образуя в глубине маленький пузырек, который оказывается в цитоплазме. Таким образом ультрамикроскопические капельки среды и их содержимое проникают в цитоплазму.

Именно благодаря этим ультрамикроскопическим складкам и происходят те множественные абсорбции веществ, необъяснимые при помощи обычных процессов диффузии и транспорта сквозь мембрану. Этот механизм в клеточной физиологии оказывается одним из наиболее важных и играет огромную роль в обмене между клетками и межклеточной средой. Какими влияниями вызвано впячивание клеточной мембраны? Таким влиянием считали появление предварительной адсорбции некоторых веществ из окружающей среды. Однако нередко наблюдалось отсутствие связи между адсорбцией и инвагинацией. В том же случае, когда в среде имелись плотные частицы, проблема оказывалась еще более сложной. Изменения клеточной поверхности, предшествующие образованию складок, могут происходить именно в силу наличия частиц. Проникновение частиц в клетку при инвагинации ее поверхности, следовательно, не является случайностью. Не существует ли на клеточной поверхности молекулярно-привилегированных мест для их образования? Не требуют ли процессы инвагинации снабжения энергией? Это еще предстоит выяснить.

Процесс инвагинации мембраны протекает, возможно, в два этапа. Первый этап представляет собой избирательную фиксацию частиц на очень тонком слое мукоиды на клеточной поверхности, т. е. в окружающей среде. Здесь возможен отбор определенных молекул. На втором этапе наблюдается инвагинация той зоны, где происходит фиксация частиц. Возможно также, что существует два типа инвагинаций: простая и селективная, возникающая после избирательной фиксации частиц. Судьба пузырьков, возникающих путем впячивания цитоплазматической мембраны, хорошо известна. Они увлекаются цитоплазмой, иногда сливаясь в более крупные пузыри. Они могут при потере воды уменьшаться в объеме и исчезать. Если собственные движения цитоплазмы и принимают участие в этом процессе, то неизвестно, при каких условиях: обнаруживается ли броуновское движение пузырьков и другими словами, может ли быть их перемещение вызвано бомбардировкой молекул (термическое возбуждение). Абсорбция веществ при помощи

активного процесса рофеоцитоза была изучена на большом числе клеток. Этот процесс одинаков повсюду. Рофеоцитоз наблюдается, в частности, очень часто в эндотелии и в органах, в которых феномены захвата очень резко выражены (щеточная каемка мочевыводящих путей).

Не следует смешивать образование пузырьков путем впячивания плазматической мембраны с противоположным процессом пузыреобразования внутри клетки. Эти пузырьки, дойдя до плазматической мембраны, открываются в окружающую межклеточную среду. Под электронным микроскопом их, однако, трудно различать. Все же при образовании пузырьков, идущих из цитоплазмы и изливающихся наружу, нет четкой картины инвагинации. Такие пузырьки, прежде чем лопнуть снаружи, находятся в непосредственном контакте с мембраной. Более того, в описанном случае эндоплазма соприкасается непосредственно с плазматической мембраной. Отсутствует светлый и гомогенный слой гиалоплазмы, или клеточной коры. Оба процесса — и образования и выбрасывания — тончайших пузырьков отличаются друг от друга направлением движения, но не результатами. В обоих случаях благодаря движению ультрамикроскопических пузырьков реализуется значительная часть обмена между клеткой и средой. Многое остается, однако, еще неясным как в области нормальной, так и патологической физиологии клетки.

Захват микроскопических капелек из окружающей среды — пиноцитоз. Захват микроскопических капелек в 1–2 мкм, видимых даже в оптический микроскоп, происходит благодаря опусканию колеблющегося паруса на тело клетки. Находящаяся в окружающей среде капелька адсорбируется при этом цитоплазмой. При измерении числа и объема вакуолей, абсорбированных макрофагом, показано, что общее количество абсорбированной жидкости в определенный отрезок времени, например за несколько часов, во многих случаях превышает полный объем клетки. Судьба пиноцитозных вакуолей в цитоплазме различна. Стенка вакуолей, происходящая из клеточной мембраны, должна быть проницаема лишь для очень малых молекул; крупные молекулы в цитоплазму пройти могут лишь при условии изменения стенок вакуоли. Неизвестно, однако, происходит ли при этом только изменение ультраструктуры или же стенка исчезает полностью. Быть может это исчезновение

следует отнести за счет протеолитического ее переваривания. Тогда встает другая фундаментальная цитофизиологическая проблема, а именно, проблема слияния мембранных структур цитоплазмы, объединения вакуоли с лизосомами, а следовательно, проблема реальности локального лизиса в цитоплазме. Не менее важен и механизм транспорта пиноцитозных вакуолей от поверхности клетки, где они образуются, в цитоплазму. Такое перемещение обычно объясняли движением самой цитоплазмы, легко наблюдаемым в культурах тканей. Такое объяснение, безусловно, очень правдоподобно. Было бы, однако, желательно уточнить детали и условия этого процесса. Известно участие внутриклеточных сократительных структур в целенаправленных перемещениях везикул и гранул в клетке.

Захват и поглощение твердых частиц — фагоцитоз. На уровне клеточной поверхности разворачивается еще один важный процесс клеточной физиологии — фагоцитоз. Отличием его от пиноцитоза является поглощение нерастворимых, а иногда и структурно оформленных (микроорганизмы) частиц. Механизмы избирательного захвата, образования «фагосомы», объединения ее с лизосомами и внутриклеточного переваривания имеют исключительное значение при организации иммунной защиты организма от чужеродных агентов.

1.2.8. РОЛЬ КЛЕТОЧНОЙ ПОВЕРХНОСТИ В МЕЖКЛЕТОЧНЫХ КОНТАКТАХ И В ОБМЕНЕ

В животных организмах существует две категории клеточных элементов. Одни подвижны сами по себе или в силу увлечения их током крови или лимфы. Другие, напротив, неподвижны и существуют группами, образуя паренхимы, железы, эпителии и т. д. Первые могут вступать во временные контакты между собой или с элементами второго типа; вторые, скрепленные прочно между собой, образуют стабильные популяции. В обоих случаях клетки вступают между собой в активный обмен субстанциями и различным образом влияют друг на друга. Однако в процессе своего существования в нормальных условиях эти клетки при обмене не сливаются своими цитоплазмами, оставаясь независимыми элементами. Исключения из этого правила очень редки. Все процессы, не относящиеся к оплодотворению, протекают без слияния клеток, если же оно и происходит,

то только в патологии. В процессах обмена и взаимодействия поверхностная плазматическая мембрана всегда сохраняется. Между всеми клетками, как подвижными, так и фиксированными, остаются светлые промежутки, размерами в сотни ангстрем. В этом межклеточном пространстве, разделяющем плазматические мембраны двух близлежащих клеток, происходят обменные процессы. Механизмы и условия, поддерживающие между клетками более или менее стойкие контакты, сводятся к следующему: когда две клетки сближаются, начинает действовать ряд сил притяжения и отталкивания. В основном это силы притяжения Ван-дер-Ваальса и силы отталкивания электростатического характера. Между ними устанавливается более или менее устойчивое равновесие, при котором сохраняются межклеточные пространства от 100 до 200 Å. Так объясняется эта своего рода физическая граница, разделяющая соседние клетки. Наоборот, если по разным причинам промежуточное пространство сокращается ниже 10 Å, тогда вступают в действие другие факторы. Возникают химические связи ионного порядка, особенно связи Ca^{2+} (кальциевые мостики), которые включаются в действие, обеспечивая более плотное примыкание клеток друг к другу.

1.3. ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕКРЕТОРНОЙ АКТИВНОСТИ КЛЕТОК

С точки зрения собственно клеточной физиологии секреция состоит в эвакуации из клетки продуктов, для нее бесполезных, но нужных сообществу клеток — организму. Для клетки продукт секреции является отбросом, который надо изъять, а для индивидуума он может оказаться полезным при условии, что его производство будет ограничено определенными пределами. Практически почти все продукты секреции представляют собой белковые комплексы, многие из которых обладают энзиматическими свойствами. Их выработка является особым случаем синтеза белков. Поэтому секреция будет рассматриваться здесь в основном с точки зрения эвакуации из клетки выработанных продуктов. Следует подчеркнуть, что выражение «выведение из клетки» необязательно означает «выведение из организма». Исходя из этого секреция экзокринная и эндокринная эквивалентны: это две формы одного и того же процесса. Каждая

клетка, выбрасывающая наружу часть выработанных ею продуктов, является, таким образом, секреторирующей клеткой. Это свойство часто обнаруживается даже в очень специализированных клетках, например мышечных, выделяющих в среду мышечный активирующий фактор — вещество полипептидной природы. С другой стороны, секреторная клетка наиболее соответствует определению «идеальная клетка», поскольку имеет все внутриклеточные процессы и ультраструктуры, вплоть до сократительных образований, предназначенных для перемещения продуктов синтеза.

1.3.1. ОБРАЗОВАНИЕ СЕКРЕТА

Выработка продуктов секреции представляет собой особый случай анаболического, т. е. конструктивного обмена. Некоторые клетки генетически дифференцированы для синтеза различных белков, сахаров или липидов. Данные процессы аналогичны процессам общего обмена, они имеют лишь количественно отличный характер, для их реализации секреторным клеткам не нужны специальные механизмы. Для осуществления секреторного процесса необходима энергия. Она нужна как для того, чтобы осуществить синтез различных веществ, так и для того, чтобы заставить ионы двигаться против градиента концентрации. В некоторых секреторирующих клетках образование секрета кажется процессом непрерывным. Продукт секреции синтезируется в базальной части клетки. Клетка проходит через различные 4 стадии секреции, которые хорошо изучены гистологией: образование секрета, накопление его, выведение его из клетки, затем цикл начинается сначала. Вся история изучения секреции связана с этими фазами и с изучением морфологического характера продуктов секреции. Эти продукты образуют пузырьки, если продукт секреции находится в растворе, зерна — если продукт плотный, интравакуолярные зерна, если зерна находятся в вакуолярной жидкости. Если продукты секреции интенсивно окрашиваются (экзокринные железы), стадии секреции отчетливо видны. Если же продукты секреции растворены и плохо различимы, стадии видны слабо.

В морфологию процесса секреции электронная микроскопия внесла многочисленные детали, правда, чисто статические. Напротив, использование радиоактивных изотопов и автордиографии снабдило нас ценными сведениями:

этот метод позволил проследить ход выработки некоторых продуктов. Если же рассматривать секрецию с гистологической точки зрения, то оказывается, что в этом процессе участвует целый ряд органелл (эргастоплазма, аппарат Гольджи, митохондрии и др.). Процесс этот чрезвычайно сложен, особенно если изучать его параллельно биохимическим явлениям. Точных результатов можно ожидать лишь в том случае, если исследование будет иметь биохимические и молекулярные основы. Но и здесь, к несчастью, имеется еще множество пробелов. Уточнение этих пробелов явится большим прогрессом. Вот почему попытки синтеза цитологического и молекулярного уровней всегда представляют интерес.

1.3.2. ВЫВЕДЕНИЕ ПРОДУКТОВ СЕКРЕЦИИ ИЗ КЛЕТКИ

Этот физиологический процесс морфологически реализуется в основном тремя способами.

1. Содержимое вакуоли через образующееся в ней отверстие выливается из клетки во внешнюю среду, это — *мерокриновая* секреция. При этом типе только часть содержимого клетки, та, которая представляет собой продукт секреции, используемый организмом, выходит наружу. Если продукт секреции состоит из очень маленьких молекул, он может путем диффузии проникать сквозь клеточную мембрану. Больше всего известна и лучше всего изучена в молекулярном плане секреция, связанная с выделением некоторых электролитов, таких, например, как соли натрия (солевые железы некоторых морских водоплавающих птиц). При другом типе секреции, гистологически наиболее изученном, вакуоли и гранулы, которые выбрасываются наружу, имеют величины микропорядка. Это классический тип секреции. Наиболее ярким примером его является экзокриновая секреция поджелудочной железы. В клетках пищеварительных желез находятся очень развитые системы внутриклеточных секреторирующих канальцев, происходящих из мембран, вокруг которых расположены вакуоли размером в 2500 \AA . Вместо относительно маленьких вакуолей на поверхности могут открываться мешки эргастоплазматического происхождения. Они изливают свое содержимое в межклеточное пространство. Отверстия такого типа наблюдаются на внешней стороне у некоторых плазмочитов, выводящих таким образом наружу выработанные ими глобулиновые антитела. Во всех

этих типах мерокриновой секреции выведенный из клетки продукт не является живым. Для клетки это отходы, от которых она освобождается, клетка обычно продолжает жить и начинает новый секреторный цикл.

2. От клеток отделяются безъядерные фрагменты и выходят в межклеточное пространство, где они дезинтегрируются, а продукты их распада используются. Это — *апокриновая* секреция. При этом типе секреции выведение наружу выработанного продукта сопровождается выбросом части окружающей цитоплазмы. Участие дегенерировавших фрагментов цитоплазмы в процессе секреции кажется значительно более распространенным, чем предполагалось. Так, в печени новорожденного были обнаружены цитоплазматические элементы такого рода. Подобный процесс наблюдается в некоторых случаях при секреции липидов. Липидные капельки, выработанные клеткой и аккумулированные в ее апикальной части, выбрасываются при помощи отрыва верхнего участка этой зоны. В случае секреции молочного жира секреторными клетками молочной железы имеет место особый случай удаления секрета липидной природы — жировая капля облекается клеточной мембраной и можно говорить о леммокриновой секреции.

3. Вся совокупность клетки превращается в секрет и выводится наружу — это *голокриновая* секреция. При этом способе секреции секретирующая клетка полностью дегенерирует, и вместе с выработанным ею продуктом в окружающую среду попадает и ее «труп». Примером, очень распространенным, могут служить кератинизированные клетки (клетки эпидермиса), клетки сальных желез и большая часть слизистых клеток. В слизистых клетках исследования последнего времени при помощи автордиографии глюкозой, меченной тритием, показали быстрое внедрение (через 5 минут) маркера в зоне аппарата Гольджи на уровне цистерн (маркер появляется через 40 минут в слизиобразующих зернах). Здесь возможно участие аппарата Гольджи.

1.3.3. МЕХАНИЗМЫ УПРАВЛЕНИЯ СЕКРЕЦИЕЙ

Одни железы секретируют непрерывно, другие вырабатывают продукты, накапливают их, но не выбрасывают немедленно. Они остаются нагруженными, и для того чтобы происходило выделение секрета из клетки, необходимо

известное возбуждение, введение секреции в действие. Это введение в действие происходит либо гуморальным, либо нервным путем, причем последний, как теперь известно, может быть сведен к первому (нейрогормоны). Гуморальными веществами, активирующими секрецию, являются в основном гормоны. Наиболее типичен «секретин», вырабатываемый двенадцатиперстной кишкой и приводящий в действие экзокриновую секрецию поджелудочной железы. Механизмы действия этих возбуждающих секрецию гуморальных веществ еще неясны. Они могут, по-видимому, оказывать влияние на проницаемость стенки клетки двумя способами. Гуморальный стимулятор увеличивает проницаемость клетки для воды. Клетка набухает, что является показателем активации транспортных процессов, призванных обеспечить следующий секреторный цикл предшественниками секрета.

Так же обстоит дело и в побуждении их нервным путем. Реальность этого пути не вызывает сомнений, но механизм его еще во многом не исследован. Нервное влияние может передаваться при посредстве вазодилатации. Нервная система может также вызвать секрецию независимо от вазомоторной реакции. На некоторых железистых клетках нервные волокна оканчиваются сплетениями. На уровне этих нервных окончаний происходит хорошо известный процесс секреции ацетилхолина или норадреналина, в результате которого наступает изменение стенки клетки.

1.4.

СТРУКТУРЫ КЛЕТОК, ОБЕСПЕЧИВАЮЩИЕ ИХ МЕХАНИЧЕСКУЮ УСТОЙЧИВОСТЬ

Клетка в целом и составляющие ее структуры всегда находятся в движении. В ней существуют цитоплазматические токи, различные по природе и интенсивности. Клетка как таковая способна перемещаться, скользя по более твердым структурам, на которые она опирается. Несмотря на подвижность и связанную с ней деформацию, клетка все же сохраняет основные черты своего строения. Этот факт указывает на существование в ней жестких структур. Функцию механического сопротивления выполняет в первую очередь сама цитоплазма, а кроме нее — различные структуры: мембраны, фибриллы, вакуоли, а также места контакта с соседними клетками.

1.4.1. МЕХАНИЧЕСКОЕ СОПРОТИВЛЕНИЕ ЦИТОПЛАЗМЫ

Сама по себе цитоплазма играет известную механическую роль, связанную с ее более или менее упорядоченной молекулярной структурой и наличием в ней внутренних мембран. О высокой степени вязкости цитоплазмы клеток млекопитающих можно судить по микрокинематографическим наблюдениям, а именно по тем усилиям, которые затрачивают сегментоядерные лейкоциты, чтобы притянуть к себе близлежащую большую и тяжелую частицу. Цитоплазма растягивается в длинное волокно. При неудачной попытке захвата частицы лейкоцит вытягивается так сильно, что происходит разрыв. Таким образом, прочность лейкоцита, так же как и любой живой клетки, имеет границы.

Сохранение формы клеток и их сопротивление внешним давлениям обеспечиваются, по-видимому, двумя путями. Во-первых, вступают в действие специальные приспособления, во-вторых, некоторую роль играет само механическое сопротивление цитоплазмы. Механическое сопротивление цитоплазмы связано прежде всего с ее молекулярной структурой. Цитоплазму рассматривают как структуру, состоящую из сети субмикроскопических волоконцев, соединенных между собой связями различной природы, химическими или обычным, простым сцеплением, временным или постоянным. Эта белковая сеть содержит в своих петлях жидкую фазу, различную по составу и вязкости. В ней и разыгрывается большая часть обменных процессов.

Цитоплазматический остов состоит из макромолекулярных цепочек, расположенных различным образом. В некоторых случаях они образуют волоконца или мембраны. Между структурными элементами макромолекулярных цепочек связи более прочные, они и придают структурам большую механическую сопротивляемость. Вне этих особых участков, о которых речь будет идти ниже, строма основной, неупорядоченной части цитоплазмы обладает известной прочностью при достаточной эластичности.

В некоторых условиях связи между макромолекулярными цепочками становятся более прочными. Тогда наблюдаются денатурация и коагуляция цитоплазмы. Может также

вступить в действие и другой механизм — тургор. Он имеет значение как для всей клетки, рассматриваемой как целое, так и для некоторых ее структур. Если клетка, имеющая механически прочную и малопроницаемую поверхность, раздута жидкостью, то она представляет собой образование определенной прочности, способное противостоять деформациям, идущим извне (тургор). Такой механизм особенно характерен для фиброзно-гиалиновой ткани. Крупные соединительнотканые клетки от 20 до 40 мкм, раздутые жидкостью до сферической формы, наблюдаются в участках трения фиброзных тканей, например в сухожилиях. Такие шаровидные и вздутые клетки, ставшие таким образом ригидными, могут стать настоящими образованиями, которые поддерживают органы благодаря своей прочности. Это относится к хорде, а также к хрящам. Во всех ригидных тканях наблюдается переполнение жидкостью клеток, имеющих прочные мембраны и зажатых в сетке волокон. До сих пор речь шла о тканевом процессе. Однако возможно, что такой же процесс существует на внутриклеточном уровне. Окруженные мембраной значительной прочности вакуоли, раздутые заполняющей их жидкостью, могут создавать вполне эффективные «ядра» механического сопротивления. Такую роль иногда играют митохондрии.

1.4.2. СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЕ КЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ МЕХАНИЧЕСКОГО СОПРОТИВЛЕНИЯ

Внутриклеточные мембраны и их механическая роль. Упорядоченное распределение молекул внутриклеточных мембран сообщает им известную механическую сопротивляемость по отношению к натяжению и давлению. Не будучи твердыми, они играют механически важную роль во многих клетках, не переставая сохранять свою собственную функциональную автономию. Их механическая роль в каком-то смысле является дополнительной. Мембраны эндоплазматической сети и мембраны митохондрий должны, очевидно, тоже играть эту роль. Мембраны более или менее деформируются в зависимости от цитоплазматических токов, создавая при этом препятствия частицам, которые несет ток цитоплазмы. Подобный тип структур, играющих механическую роль внутри клетки, по-видимому,

существует во всех клетках и помогает каждой из них сохранить специфическую форму. Механическое сопротивление коркового вещества клетки, по-видимому, достаточно велико, так как допускает набухание клетки. Прочность и эластичность мембран зависят от упорядоченности их структуры и от силы связей, существующих между составляющими их макромолекулами. Мембраны являются основой существования в клетках отделов с относительно автономным метаболизмом.

Фибриллы механического значения (тонофибриллы). С помощью оптического микроскопа уже давно обнаружено присутствие в цитоплазме многих клеток фибриллярных структур, имеющих точную и постоянную ориентацию для каждого типа клеток. В некоторых случаях ориентация этих структур была осевой — от основания к вершине; в других же случаях они были расположены параллельно поверхности в кортикальной части цитоплазмы.

Во многих эпителиях, особенно в относящихся к органам чувств, наблюдаются очень характерные фибриллы, функции которых, по-видимому, только механические. Таковы тонофибриллы, тонкие белковые фибриллы, изолированные или сгруппированные в довольно неплотные пучки. Тонофибриллы особенно обильны в клетках эпидермиса, на уровне определенных слоев. Они расположены под поверхностью клеток; здесь они образуют плотный периферический слой. Фибриллы, составляющие эти оболочки, «пропитаны» особым белком, богатым серой, кератином, обладающим особой устойчивостью против действия химических агентов.

В более молодых базальных клетках эпидермиса находятся изолированные фибриллы — тонофибриллы, прикрепленные к десмосомам. Образование и развитие этих фибрилл, их пропитывание кератином занимает большое место в истории развития эпидермиса. Вполне развитый комплекс фибрилл с кератином состоит из тонких палочек 70 \AA в диаметре — микрофибрилл, залегающих в матриксе, богатом цистином. Микрофибриллы, очевидно, состоят из еще более тонких (20 \AA) протофибрилл. Можно предположить, что каждая микрофибрилла состоит из комбинации 9 периферических протофибрилл, окружающих 2 центральные протофибриллы. Таким образом, здесь наблюдалось бы строение, типичное для ресничек.

В некоторых органах чувств тонофибриллы обладают значительной плотностью и даже ригидны. Они образуют характерные для каждого типа клеток своего рода цитоскелет, поддерживающий специфическую форму различных клеток и прежде всего опорных.

Об эластических и опорных свойствах такого скелета известно немного. Он не обладает изменчивым и подвижным характером опорных структур, присущих всей клетке в целом. С микрофибриллами сближаются микротрубочки цитоплазмы. Микротрубочки представляют собой элементы, обладающие поверхностью более плотной, чем их осевая часть. Микротрубочки немногочисленны и изолированы.

Роль межклеточных соединений в механическом сопротивлении клеток. К фибриллярным приспособлениям механического сопротивления относятся некоторые межклеточные образования — так называемые *десмосомы*. Функциональная связь между механическими фибриллами и десмосомами подтверждается структурными связями между этими образованиями.

Тонофибриллы, по-видимому, всегда вклиниваются в плотную зону десмосом. Последние образуются двумя уплотнениями поверхности соседних клеток, расположенных друг против друга. Межклеточное пространство между этими двумя уплотнениями (около $100\text{--}150\text{ \AA}$) может содержать плотную субстанцию, которая, по-видимому, цементирует эти две стенки. Понятно, что до того, как эти зоны рассмотрели в электронный микроскоп, можно было лишь предполагать, что существует между тонофибриллами соседних клеток.

В действительности хотя тонофибриллы в каждой клетке независимы, однако их закрепления в близких точках между двумя клетками функционально связывают тонофибриллы соседних клеток. Прикрепление тонофибрилл к десмосомам, с другой стороны, является условием их механического функционирования. Роль десмосом особенно ясно доказана наличием так называемых замыкающих пластинок. Эти структуры представляют своего рода клеточный скелет поверхности для целого ряда эпителиев. Они объединяют эпителиальные клетки по верхним поверхностям, закрывая с этой стороны межклеточные пространства.

1.5. ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ЦИТОПЛАЗМЫ

1.5.1. МЫШЕЧНЫЕ И МЕРЦАТЕЛЬНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ

Почти во всех клетках наблюдаются более или менее быстрые движения и внутренние токи цитоплазмы, которые перемешивают ее массу и увлекают за собой имеющиеся в ней гранулы. Среди них выделяют несколько категорий, каждая из которых имеет свою структурную основу и свои особые механизмы. Наряду с общими относительно медленными движениями всей цитоплазмы имеют место также движения фибриллярных структур, которые способны сокращаться довольно быстро и непрерывно. Это — гладкие и поперечно-полосатые мышечные волокна и мерцательные реснички. Однако здесь не рассматриваются пути функционирования специализированных тканей и описание коснется тех цитоплазматических структур, которые составляют основу этих элементов в любых, даже немышечных клетках.

1.5.2. ВНУТРЕННИЕ ДВИЖЕНИЯ ЦИТОПЛАЗМЫ

Подвижность — основное свойство цитоплазмы. Движения перемешивания, обнаруженные почти во всех клетках, разнообразны и зависят от морфологического строения цитоплазмы, от условий обмена, температуры и т. д. Прimitивными типами сократимых систем являются: движения псевдоподий (амебоидные движения), скольжение клеток по субстрату, внутриклеточные токи и течения цитоплазмы, «танец» хромосом во время митоза, сжатие некоторых цитоплазматических фибрилл (мионемы), скачкообразное движение некоторых органелл клетки. Механизмы, лежащие в основе этих движений, еще весьма неясны. В своей совокупности они обуславливают то, что можно назвать сократимостью. Сократимый материал не локализован в определенных участках клетки, он распределяется повсюду. Но сокращение может оказаться локализованным в фибриллярных структурах. Существуют ли все эти структуры до сокращения? Или они образовались в процессе сокращения благодаря упорядочению цитоплазматических молекулярных структур? Ответ на эти вопросы часто невозможен.

Цитоплазматические токи. Во всех клетках цитоплазму увлекают токи более или менее активные и ощутимые. В клетках животных с гибкими перегородками токи менее регулярны. Они часто меняют направление. Тем не менее они создают постоянное колебание цитоплазмы, которое влечет за собой движение клеточной поверхности и всей клетки.

Общие движения, исходящие из основного матрикса цитоплазмы, меняются в зависимости от участка клетки. Они направляются более плотными местными структурами, которые по-разному поддаются деформации. Происхождение токов цитоплазмы еще неизвестно. Они могут быть вызваны процессами медленного сокращения основного матрикса, за которыми следует процесс расслабления. Механизм этого сокращения пока трудно уточнить. Долгое время происхождение цитоплазматических течений приписывали переходу цитоплазмы из состояния геля в состояние золя, и наоборот. Токи цитоплазмы определяются существованием тонкого слоя, расположенного на границе экто- и эндоплазмы, а не всей толщей эктоплазмы.

Амебоидное движение представляет собой разновидность активности цитоплазмы; движущим органом при этом являются псевдоподии: они образуются, потом исчезают, что влечет или не влечет за собой перемещение клетки. Оно наблюдается не только у амеб, но и в многочисленных клетках многоклеточных (амебоциты беспозвоночных, лимфоциты, полинуклеары, макрофаги и т. д.). В осуществлении этих движений решающую роль играет внутримолекулярная структура соответствующих элементов. При амебоидном движении кажется, что поверхность клетки «течет».

Движение цитоплазмы, какова бы ни была его природа и его механизм, требует энергии. Она поступает, как обычно, в биологических процессах благодаря ферментативному расщеплению макроэргических фосфатных связей АТФ. Введение АТФ живым клеткам усиливает их цитоплазматическое движение.

Сократимые фибриллы цитоплазмы в немышечных клетках в некоторых участках цитоплазмы и белковые макромолекулы в некоторые моменты располагаются линейно. Эти молекулы способны укорачиваться благодаря сокращению и потом возвращаться к своему прежнему состоянию (расслаб-

ляться). Между медленными движениями всей массы недифференцированной цитоплазмы и быстрыми движениями поперечно-полосатых мышц существует ряд переходов. Рассматривая основные структурные и функциональные процессы, можно было предположить, что в их основе лежат общие элементы биохимического и молекулярного характера.

1.5.3. БИОХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОСНОВНЫЕ МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ СОКРАТИМЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Исследования последних лет подтвердили наличие во всех сократимых образованиях одних и тех же химических веществ — сократимых белков. В основе функциональной деятельности этих сократимых белков лежат процессы сходного характера, но различающиеся количественными характеристиками.

Биохимия сократимых белков. Во всех сократимых системах присутствует *актин*. Как правило, этот белок соединяется с миозином, составляя актомиозин, из которого он был выделен. Актин составляет 15–20% общего количества актомиозина. В полимерной форме он представляет собой отчетливо определяемые фибриллярные элементы.

Миозин является тем веществом, из которого в основном состоит поперечно-полосатая мышца (55–60% от общего количества ее структурных белков). Этот глобулин с молекулярным весом 420 000 обладает аденозинтрифосфатазной активностью.

Тропомиозин — белок, присутствующий во всех сократимых образованиях. Молекулярный вес его равен 53 000. Молекулы длиной приблизительно в 400 Å (кролик) имеют форму пластинок, содержащих 80–90% воды. Они имеют тенденцию образовывать трехмерные структуры. Когда молекула полностью вытянута, длина ее равна 680 Å.

Молекулярные механизмы сокращения. В основе современных представлений о механизмах мышечного сокращения лежат два крупных открытия: Энгельгардта и Любимовой (1939) — миозин гидролизует АТФ; Сент-Джорджи (1945) — миозин, объединяясь с актином, сокращается, при этом соединение актин-миозин находится под влиянием АТФ, носителя энергии. Прочность соединения актина и миозина находится в зависимости от концентрации в среде ионов K^+ и Ca^{2+} . Между состояниями сокращения

и расслабления равновесие оказывается неустойчивым. Миозин имеет большое сродство к АТФ, который он гидролизует, но не реагирует с АТФ, пока актин комплекса остается в состоянии глобулярной макромолекулы, не связанной с миозином. Если актин образует фибриллярные молекулы, например под влиянием ионов K^+ , то эти молекулы соединяются между собой и с миозином, чтобы дать нестойкий актино-миозино-фосфатный комплекс. Большие успехи достигнуты в изучении биохимического строения мышечных белков.

1.5.4. ДВИЖЕНИЯ, КОНТАКТЫ И АГРЕГАЦИЯ КЛЕТОК

У высших животных следует различать по подвижности две категории клеток. Одни способны к спонтанным перемещениям, они могут в процессе движения по организму вступать на короткое время в контакт с другими неподвижными или подвижными клетками. Эти контакты обычно недолговечны. Таковы контакты элементов мезенхимы, лимфы и крови. Другие клетки не способны к спонтанному движению, так как прочно соединены друг с другом. Они образуют клеточные пласты типа эпителиев, в том числе железистого, мышц и т. д. В цитоплазме клеток этого типа часто наблюдаются очень активные внутренние движения, но перемещаться своими собственными средствами эти клетки не способны.

Контраст между приведенными выше двумя категориями клеток совершенно ясен и подчеркивает значение структур, соединяющих клетки между собой. Без межклеточных сцеплений органы представляли бы собою скопление клеток, едва поддерживаемое сетью соединительных волокон. Было показано, что, как правило, у животных не происходит полного слияния клеток, как бы тесно они ни прилегали друг к другу, — клетки всегда представляют изолированные единицы. За исключением процесса оплодотворения всякое слияние клеточных тел представляет собой явление дегенеративное. Некогда допускали существование обширного мезенхимного синцития, образованного слиянием разветвленных цитоплазматических отростков соединительно-тканых клеток. При этом предполагалось, что циркуляция цитоплазмы от клетки к клетке происходит в местах слияния. Однако этого нет. Отростки фибробластов соединяются, не сливаясь. Они сохраняют свою индивидуальность. Электронный микроскоп позволил установить точные границы на уровне клеточных

соединений. Ранение, нанесенное клетке микропункцией, влечет за собой дегенерацию этой клетки, но только ее одной; дегенерация не распространяется на другие элементы.

Способность активного движения некоторых клеток представляет собой факт неоспоримый, известный уже давно. Это явление наблюдали на живых клетках в условиях, близких к естественным, а также в культуре. Несмотря на внешнее сходство, условия существования амебы и клетки млекопитающего сильно отличаются друг от друга. Клетка амебы значительно сложнее, чем лейкоцит или фибробласт млекопитающего.

Роль точки опоры в клеточных перемещениях. Подвижная клетка может перемещаться лишь в том случае, если она находит опору. Находясь в жидкости в свободном состоянии, клетки принимают сферическую форму. В этих условиях они не могут перемещаться сами по себе, но могут быть увлечены током жидкости. За исключением некоторых клеток, снабженных жгутиками или мерцательными ресничками, ни одна клетка не способна плавать. Благодаря внутриклеточному давлению, связанному с обменом, гетерогенному состоянию плазматической мембраны, на поверхности клетки, находящейся в жидкой среде во взвешенном состоянии, образуются мелкие, ультрамикроскопические, нитевидные или округлые выросты. Последние резко отличаются от истинных псевдоподий.

Помимо этого, для всякого продвижения клетки необходима точка опоры, которой является субстрат для культуры. *In vivo* определить точку опоры труднее. Предполагают, что опорой являются плотные зоны межклеточной среды, например соединительнотканые волокна или соседние неподвижные клетки. Продвижение элементов при их перемещении в значительной степени зависит от вязкости межклеточной среды, а вязкость этой среды — от расположения в ней макромолекул.

Направление клеточных перемещений. Еще сложнее решить вопрос о направлении движения перемещающейся клетки. Чисто словесное представление о таксисе, тропизме и т. д. приемлемо лишь как выражение определенного явления. Желая пойти дальше в исследовании процесса ориентации подвижных клеток, допустили возможность влияния характера расположения того субстрата, который служит необходимой для продвижения опорой. Следовательно, на направление движения клеток влияет характер

субстрата (например, присутствие волокон фибрина или коллагена), который либо благоприятствует направленным движениям клетки, либо, наоборот, мешает этому движению и благоприятствует движению других клеточных элементов. Направление движения клеток часто бывает предельно отчетливо. Исследование ориентировки движения подвижных клеток, например таких, как лейкоциты, чрезвычайно полезно для анализа движения клеток при различных патологических процессах. При перемещении подвижной клетки имеют значение не столько гипотетические силы притяжения, сколько отсутствие препятствий. В тканях подвижная клетка обычно направляется туда, где она не встречает препятствий.

Когда клетка прилегает к опоре — какой-либо поверхности или волокну, важные для ее передвижения процессы происходят на стороне, соприкасающейся с этой опорой. Однако это именно та сторона, которую трудно наблюдать при микроскопических исследованиях. И на ней можно обнаружить возникновение своего рода волн или складок, распространяющихся назад. Клетки движутся по опоре, непосредственно соприкасаясь с ней. Эти контакты сопровождаются как бы перистальтикой клеточной мембраны. Складки нижней поверхности клетки имеют иногда большую амплитуду (5 мкм в передней зоне клетки, находящейся в состоянии движения). Это своего рода волны с большой амплитудой, проходящие вдоль нижней поверхности клетки. Движущая сила, необходимая для образования таких поверхностных волн, возникает, по-видимому, в зоне, отделяющей кортикальный гель от эндоплазматического золя. Там возникают ритмические движения, которые создают складки клеточной мембраны со стороны опоры. Согласно этой концепции, перемещение клеток связано с общим движением цитоплазмы.

1.6. КОНТАКТЫ И СЦЕПЛЕНИЯ КЛЕТОК МЕЖДУ СОБОЙ

Необходимо рассмотреть два отчетливо отличающихся друг от друга случая. Некоторые подвижные клетки в ходе своего движения кратковременно контактируют с другими клетками. Другие клетки, не способные перемещаться, вступают в длительные или постоянные контакты с соседними клетками. Существование таких постоянных контактов слу-

жит основой для того явления, которое можно назвать «клеточной социологией».

Контакты между клетками в большинстве случаев носят временный характер. Тем не менее, они имеют функциональное значение. Микрокиносъемка живых клеток в фазовом контрасте выявила факты, которые если не давали решений, то, по крайней мере, выдвигали очень интересные проблемы, особенно в патологической цитологии. Некоторые факты касаются сегментоядерных нейтрофилов. В экссудате, содержащем много лейкоцитов, столкновения бывают часто. Такое столкновение влечет за собой контакт, за которым следует прекращение движения. Это прекращение движения кратковременно, если лейкоциты нормальны. Через несколько секунд обе клетки снова начинают перемещаться, но изменив направление движения. Вне зоны контакта образуется новое выпячивание цитоплазмы. Каждая из этих клеток снова начинает двигаться в противоположном направлении. Если происходит контакт с патологически измененной или мертвой клеткой, то контакт оказывается более длительным. Здесь могут даже возникать и более прочные связи.

Такие различия в поведении, еще малоизвестные, показывают, какое множество факторов принимает участие в этих процессах.

Поведение лимфоцитов и гистиоцитов труднее изучить, так как они перемещаются мало и медленнее. Эти элементы часто имеют ундулирующие «паруса». Если лимфоцит соприкасается с парусом другой клетки, то последняя теряет подвижность. Такая иммобилизация носит, по-видимому, не механический, а биологический характер. Иммобилизацию этого типа можно сравнить со стабилизацией «кипения» клетки после митоза, в момент возобновления ее прикрепления к опоре. Иммобилизуется только лишь точка прикосновения к опоре. Другие части клетки остаются подвижными, и таким образом лимфоциты не присоединяются к другим нормальным клеткам. С раковыми же клетками, клетками в состоянии митоза и с мегакариоцитами лимфоциты могут тесно соприкасаться и даже оставаться прочно прикрепленными. Лимфоциты могут также вращаться вокруг других клеток. Контакт сохраняется, но меняет место. Подвижная клетка вращается вокруг неподвижной. Они также могут проникать внутрь дегенерировавшей или

злокачественной клетки. При этом лимфоцит продолжает вращаться и внутри клетки.

Роль межклеточных пространств в контактах между клетками. Независимо от того, является ли контакт временным или постоянным, между контактирующими всегда наблюдается интервал размером от 100 до 200 Å — интерцеллюлярное пространство.

Используя электронный микроскоп для изучения агрегации клеток, предварительно дезагрегированных, можно было наблюдать зоны контакта в определенных точках клеточной поверхности. Такие точки обнаруживались, когда параллельные поверхности разделялись интервалами от 100 до 200 Å. Затем при продолжающейся агрегации, увеличивалась площадь контактирующих между собой параллельных поверхностей. Сцепление начиналось, по-видимому, на уровне выдающихся выростов и понемногу распространялось дальше.

Пока полностью не отрегулирован контакт между клетками, расстояние между их поверхностями остается неравномерным. Размер его различен в зависимости от участка поверхности. Интервалы между клетками становятся равномерными, а поверхности клеток параллельными лишь по истечении некоторого времени. Механизм этого постепенного восстановления контактов еще ускользает от исследователя. Следует отметить, что для дезагрегации клеток используется такое вещество, как трипсин, которое, возможно, изменяет кортикальную часть клеток, не лишая их, однако, жизнеспособности. Время, потраченное на восстановление контакта между клетками, возможно, соответствует тому, которое необходимо для восстановления вещества, разрушенного при дезагрегации.

Важной задачей является определение состава среды в интерцеллюлярном пространстве. Это пространство охватывает три части, неразличимых даже при самых сильных разрешениях электронного микроскопа, но которые, однако, необходимо характеризовать отдельно хотя бы теоретически: для каждой клетки следует различать *наружный покров*, соприкасающийся с *липидным слоем* цитоплазматической мембраны, и находящуюся между ними промежуточную часть. Последняя имеет различную ширину в разных случаях. Совокупность этих трех частей образует светлое пространство, чаще всего равное 100–150 Å. Это

пространство должно, как полагают, содержать вытянутые макромолекулы мукопротеинов, располагающиеся параллельно поверхности клетки. Точный состав таких макромолекул еще неизвестен, известно только, что они содержат углеводные комплексы.

Итак, в интерцеллюлярном пространстве обнаруживаются при наличии более или менее обильного количества свободной воды липопротеиновые молекулы, а также мукогликопротеины, аналогичные тем, которые характеризуют группы крови и которые содержат, как известно, глюкозу, фукозу, галактозу, глюкозамин и галактозамин. Находят там также и гиалуронаты, которым приписывают важную роль. Они действуют как ионообменные смолы, способные изменять катионное окружение клеток и изменять pH клеточной поверхности. Эти гиалуронаты способны также замедлять диффузию воды из клетки через клеточную поверхность. Мукопротеиновые субстанции могут быть удалены слабым раствором трипсина, что, как говорилось выше, способствует дезагрегации клеточных скоплений, не изменяя жизнеспособности клеток. Липогликопротеиновые макромолекулярные комплексы участвуют в различных иммунологических процессах. С этой точки зрения их ориентация по отношению к поверхности клетки играет важную роль. Тангенциальная ориентация этих макромолекул в виде длинных цепочек приводит к соответствующей ориентации прилегающих снизу молекулярных структур.

Размеры интерцеллюлярного пространства часто колеблются в значительной степени. Так, например, между цилиндрическими клетками бронхиального эпителия в норме это пространство равно 100–200 Å (иногда от 2 до 3 мкм, и тогда пространство становится видимым и под оптическим микроскопом). Интерцеллюлярное пространство может значительно варьировать по общему виду, структуре, биохимическому составу и функциональным возможностям, что сказывается на характере межклеточных сцеплений, особенно на степени вязкости содержимого интерцеллюлярного пространства и на характере электрических зарядов на клеточных поверхностях. Предполагается также, что состояние окружающей среды может оказать влияние на некоторые свойства раковых клеток и, в частности, на их способность метастазировать.

С молекулярной точки зрения интерцеллюлярное пространство можно рассматривать как пространство, заполненное популяцией протеиновых макромолекул, упорядоченных по отношению к внешнему слою плазматической мембраны. При контакте с ней макромолекулы адсорбируются и иммобилизуются. Вне этой зоны они имеют более или менее ограниченную подвижность. Это снижение подвижности макромолекулярных цепочек облегчает процессы полимеризации и образования комплексов. Оно влечет за собой увеличение вязкости межклеточной среды, так как такая вязкость зависит от расположения молекул. Кроме того контактирующие клетки не остаются неподвижными, в них наблюдаются внутренние движения, которые передаются веществу межклеточного пространства, особенно в виде сил, действующих параллельно поверхности клетки. Такие силы влечут за собой изменения вязкости, которые оказывают большое влияние на силы сцепления между клетками.

Физико-химические механизмы межклеточных контактов. Известно, что плазматическая мембрана имеет в своем составе бимолекулярный слой липидных или фосфолипидных цепочек, ориентированных перпендикулярно к поверхности клетки, с обеих сторон покрытый белковыми макромолекулами, линейными или глобулярными, ориентированными тангенциально по отношению к клеточной поверхности. Важнейшим вопросом в проблеме межклеточных сцеплений является строение внешнего слоя. Этот слой очень тонок. Однако в наши дни его уже не считают молекулярным. При контакте с бимолекулярным липидным слоем протеиновые цепочки ориентируются тангенциально. Выше эта ориентация мало-помалу ступенчато переходит к зоне неупорядоченных молекул, из которых состоит окружающая клетку среда. Молекулярная популяция этой зоны находится под влиянием обмена с клеткой. Со своей стороны, эта популяция воздействует на функционирование клетки. Область внешней среды, соединяющая две контактирующие между собой клетки, представляет собой светлое пространство, хорошо видимое в электронный микроскоп. На уровне этого пространства происходят явления, обуславливающие межклеточное сцепление. Вещество, из которого состоит эта зона, имеет различную степень вязкости. Оно может быть слабовязким,

как основное вещество соединительной ткани, но может также быть настоящим цементом. Вязкость его зависит от химического состава и особенно от расположения молекул, его составляющих. Оно может также подвергнуться влиянию тангенциальных сил разъединения, которые действуют на уровне клеточных поверхностей и также за их пределами, оказывая влияние на межклеточный материал. Эти движения разъединения связаны с движениями цитоплазмы: скольжением клеток одной по другой и т. д. Они увеличивают степень вязкости, изменяя группировку макромолекул, пространственное их расположение.

Межклеточные сцепления часто объясняли наличием цементирующего вещества. Межклеточное вещество, состоящее в основном из белков с различной степенью вязкости, во всяком случае не является цементом мукоидного типа. Поэтому для объяснения межклеточных сцеплений пришли к необходимости привлечь как физические, так и химические факторы. Из физических факторов учитываются электростатические отталкивающие силы кулоновского взаимодействия, обратно пропорциональные квадрату расстояния и силы сцепления Ван-дер-Ваальса, быстрее убывающие с расстоянием. Участие химических соединений в процессе межклеточных сцеплений опирается на тот факт, что с помощью слабых протеолитических ферментов (трипсина) оказалось довольно легко вызвать дезагрегацию клеточных масс. Таким образом, возможно, что в процессах сцепления играют роль и химические связи. С другой стороны, нужно заметить, что расстояния, на которых действуют эти химические связи, очень малы, едва достигая нескольких ангстрем. В области биологии все слишком изменчиво во времени и пространстве, чтобы в настоящее время надлежащим образом можно было бы опереться на статистически достоверные объяснения физико-химического порядка. Это касается и роли химических связей в механизме межклеточных сцеплений. Давно известна роль кальция в процессах сцепления. Отсутствие кальция или уменьшение его количества в межклеточной среде ослабляет силы сцепления или прекращает их действие. Отсутствие кальция в среде влечет за собой разрушение связей бластомеров и нарушение процессов формирования основных эмбриональных закладок. Так, двухвалентным катионам приписывали способность повышать вязкость белков и увеличивать

плотность поверхности клеток. Такую же роль играет кальций и в функционировании эндотелия. В зависимости от количества имеющегося в среде кальция вещество, соединяющее боковые поверхности эндотелиальных клеток, становится то более рыхлым, то более плотным, создаются различные условия для перехода веществ или клеток. Этим влиянием кальция объясняется его роль в сцеплении и в высокомолекулярных комплексах.

Обмен между контактирующими клетками. Несмотря на постоянное наличие интервала в 100–200 Å, контактирующие клетки обмениваются субстанциями. Если факт такого обмена не вызывает сомнений, то его природа и механизмы еще мало известны, хотя значение их очень велико. На электронно-микроскопическом уровне удастся обнаружить два явления, участвующие в обмене между контактирующими клетками. Первое наблюдается очень часто во многих гистологических элементах и состоит в открытии в интерцеллюлярные пространства пузырьков, возникающих в цитоплазме. В других случаях на поверхности одной из клеток наблюдаются инвагинации и образование пузырьков. Таким образом, на контактирующих и неконтактирующих клетках происходят сходные процессы. Эти факты позволяют предположить, что одна из клеток путем рофеоцитоза может принимать от соседних клеток вещество, изливаемое ими в интерцеллюлярное пространство.

Вместе с этим в настоящее время наиболее хорошо изученным оказалось исключительно важное явление — образование на одной из поверхностей клеток полуканалов высокой проницаемости (коннексонов). После соприкосновения поверхностей клеток полуканалы «стыкуются друг с другом» и образуют «тоннель» высокой проницаемости, по которому из одной клетки в другую перемещаются ионы, физиологически активные вещества.

Тесно связано с процессами обмена между контактирующими клетками их расположение в виде «гнезд». Клетки одного и того же гистологического типа группируются вокруг клетки другого типа. Между ними имеется тесный контакт и наблюдается обычное межклеточное пространство в 100–200 Å. Наблюдение под микроскопом с помощью фазового контраста, а также при помощи микрокинематографии за развитием этих клеточных гнезд позволяет обнаружить параллельную дифференцировку их элементов в на-

правлении определенного типа клеток (например, плазмочитов). Центральная клетка служит, по-видимому, трофическим материалом, обеспечивая это развитие. В нормальном лимфоидном узелке можно обнаружить такую же картину. Незрелые лимфоциты окружают большую клетку ретикулярного типа, которая, возможно, управляет дифференцировкой этих лимфоцитов, а также служит для них питательным материалом. Эту точку зрения высказывали уже давно. Аналогичные условия наблюдаются в процессе развития сперматозоидов. В определенный момент сперматогенеза они примыкают к вершине клетки Сертоли. Сперматозоиды находятся не внутри сертолиевой клетки, как предполагали задолго до изобретения электронного микроскопа, но примыкают к ее мембране, как животные к кормушке-яслям.

Взаимодействия клеток на уровне зон контакта. В пласте нормальных прилегающих друг к другу клеток процессы развития согласованы. Различные клетки как бы обмениваются «информацией» и таким образом дифференцируются в одном и том же направлении. Такую координацию процессов развития клеток следует отнести за счет общности их генетического происхождения, отчасти же за счет тесного сцепления клеток друг с другом. Очень подвижные клетки часто контактируют с клетками иной природы, но эти контакты кратковременны, очень ограничены в пространстве и не имеют решающего функционального значения. Могут встретиться и промежуточные случаи. Таким образом, можно различать клетки, прилегающие друг к другу, взаимно влияющие друг на друга, живущие жизнью «коллектива», и в противоположность им клетки-«индивидуалисты», взаимные контакты которых кратковременны и ограничены: такие клетки не образуют групп, имеющих координированную жизнедеятельность.

Взаимные влияния клеток составляют важную главу в клеточной биологии. Квалифицируют эти влияния как «призыв, обращенный клетками к клеткам». Реальность этих влияний неоспорима, хотя прямые доказательства еще не уточнены физически и химически. В каждой живой клетке можно различить десяток таких основных клеточных активностей, как внутренние движения, способность к перемещению, к изменению формы, к росту и воспроизведению, к митозу, а также абсорбция, секреция, возбуждение и проведение

импульсов. При переходе от эмбрионального состояния к состоянию зрелости клетки теряют некоторые из своих функций и приобретают новые, более специализированные. Эти процессы характеризуют клеточную дифференциацию и адаптацию. Примечательно, что в группе контактирующих клеток, образующих орган, клеточные элементы развиваются в одном и том же направлении. Все происходит так, как будто уже развившиеся клетки «инструктируют» клетки, собирающиеся присоединиться к ним.

Таким образом, факт взаимовлияния прилегающих друг к другу клеток установлен, однако механизмы, лежащие в основе этого явления, еще не выяснены. Можно ли объяснить удивительные взаимовлияния, установившиеся между клетками, только лишь существованием между ними контакта и к тому же неполного? Возможно, влияние осуществляется через внеклеточную среду при участии продуктов, выделившихся из какой-либо клетки и оказывающих влияние на соседние.

Внеклеточная среда воздействует на клеточную активность именно потому, что клеточная активность влияет на химический состав этой среды. Она представляет собой содержимое межклеточных пространств различных размеров и определяет обмен веществ между соседними клетками. О содержимом межклеточных пространств точно ничего неизвестно. Оно якобы состоит из более или менее концентрированного и, следовательно, более или менее вязкого раствора белков. В некоторых случаях предполагалось присутствие полисахаридов. Жидкость межклеточных пространств обладает значительной вязкостью, что безусловно затрудняет ее продвижение. Межклеточные пространства очень узки. Близость клеточных поверхностей делает ориентацию макромолекулярных цепочек ярко выраженной. Это влечет за собой увеличение вязкости и таким образом еще больше затрудняет циркуляцию в этих пространствах. Есть, однако, один фактор, который должен оказывать благоприятное действие. Клетки живые. Хотя форма их существенно не меняется, поверхность их все время находится в движении из-за дрожаний (возмущений), связанных с внутренним движением цитоплазмы. Это дрожание способствует перемешиванию жидкости в сложном переплетении канальцев и межклеточных пространств. В живой клетке нет ничего статичного, постоянно в ней лишь движение.

1.7. АГРЕГАЦИЯ И ДЕЗАГРЕГАЦИЯ КЛЕТОК. КЛЕТОЧНЫЕ КОМПЛЕКСЫ

Различные технические приемы позволяют разделить клетки, которые образуют клеточные комплексы. За этим разделением, производимым без изменения клеток, может в конечном итоге последовать их реагрегация в связи с созданием новых сцеплений. Какова бы ни была ее природа, межклеточная субстанция вступает в действие в процессе сцепления клеток друг с другом. Растворяя ее, можно разрушить сцепление и освободить клетки из образованных ими комплексов. Оказалось также возможным вызвать различными способами дезагрегацию эмбриональных тканей позвоночных. После недлительной консервации из этих клеток восстанавливалась исходная ткань. Более того, если суспензировать дезагрегированные таким образом клетки печени, сердца, почек и легких, взятых от одного и того же эмбриона, то последующая реагрегация оказывается селективной. Клетки печени плотно присоединяются лишь к клеткам печени, а не к другим, клетки легких — исключительно к клеткам легких, клетки почек — только к клеткам почек и т. д. Реагрегация происходит лишь между клетками одного и того же типа.

Наименее глубоко изучены явления взаимного опознавания одной и той же категории клеток, приводящие к избирательному сцеплению. Изолированная клетка может приближаться к элементам другого типа, но она присоединяется только к элементам себе подобным. Факты эти хорошо известны, но чем объяснить подобные избирательные свойства клеток? Были уточнены лишь некоторые их звенья. По-видимому, значительную роль играет мукоидное вещество, которое обволакивает поверхности клеток, локализуется в некоторых точках или находится на поверхности тонких нитей псевдоподиального типа, скрепляющих клетки. Если размеры межклеточного пространства меньше 10 \AA , то могут образоваться «кальциевые мосты». Такие условия возникают в участках клеточной поверхности, имеющих очень малый радиус кривизны, например, по краю наиболее тонких псевдоподий или же на гребнях неровностей поверхности. Избирательное сцепление может происходить также, если ионный состав изменяет заряд в близлежащих точках клеточной поверхности. В этих условиях

силы отталкивания снижены, что повышает эффект сил притяжения Ван-дер-Ваальса. Наблюдения над ходом избирательных реак aggregаций показывают, что вначале сцепление имеет место лишь в некоторых участках, а затем распространяется на большие пространства.

В особую категорию относится явление узнавания клеткой генетически инородных элементов, с которыми она контактирует. Это явление, возможно, имеет иммунологическую основу. Поверхность клетки покрыта мукоидным материалом типа специфических иммунологических субстанций, которые характеризуют группы крови. Эти вещества содержат различные гексозы и прочно связаны с липидами и протеинами. Они характеризуются высоким молекулярным весом, имеют асимметричную структуру (вытянуты в длину). Им посвящены многочисленные биохимические и иммунологические работы. Контакты между клетками и «опознавание» лежат в основе концепции «клеточной социологии». Эти процессы зависят от структуры клеточной поверхности. Изучение групп крови показало, что их специфичность определяется присутствием некоторого количества особых углеводов: фукозы и сиаловой кислоты. Подобный факт наблюдается и в клетках вообще. Наличие углеводов и определенных белков может служить сигналом, позволяющим клеткам опознать друг друга. Проблемы физиологии клеточной поверхности связаны, безусловно, с проблемами иммунологии.

Из клеток, разъединенных тем или иным путем, удалось в известных условиях создать культуры *in vitro*, где, благодаря спонтанной реак aggregации из них воссоздается новый комплекс клеток. В этих исследованиях постоянно отмечался процесс сцепления подобных друг другу клеток. Однако наиболее удивительной является способность клеток различать, какие элементы им подобны и с какими элементами они не могут соединяться. Все происходит так, как будто изолированные клетки способны выбирать те элементы, с которыми они соединятся вновь. В этом сложном процессе избирательной реак aggregации следует иметь в виду два этапа. Клетка должна сначала переместиться, чтобы занять определенное место в общей совокупности клеток (специфика позиции). Это явление включает движение клеток до занятия ими должного места. Во-вторых, на занятом ею месте клетка должна оконча-

тельно присоединиться к другим подобным ей клеткам данной территории (специфика сцепления).

Но каков же механизм, управляющий процессом новообразования группировки, носящий явно специфический характер? Специфическое сцепление иногда объясняли реакцией типа антиген-антитело. Это важный факт, на котором следует остановиться. Количественные и качественные изменения межклеточной активности отражают изменения антигенных свойств поверхностей. Специфические антигены поверхности были обнаружены для многих живых клеток млекопитающих и бактерий. В процессе реагрегации разобщенных клеток происходит пересортировка клеточных элементов (различающихся по характеру сцепления), контролируемая по различию сроков изменения свойств подвижности и сцепления разных типов клеток. Этот кратковременный контроль был охарактеризован как «временная специфика». Элементом такой специфики является возникновение механизма «улавливания» определенных видов клеток в тот момент, когда они занимают удобную позицию. Если в этот момент клетки обладают указанным механизмом, то в соответствующем месте происходит сцепление. Этот механизм «улавливания» связан с неньютоновской вязкостью поверхности клеток. Бесполезно предполагать существование специфической химической структуры на клеточной поверхности, которая могла бы привести к конформационным изменениям некоторых «ключевых молекул». Клетки могут в случае контакта различать не только характер субстрата, но также дифференцировать различные типы клеток. Такое избирательное сцепление связано со специфическим расположением химических группировок на поверхности клеток. Контакт химических соединений двух клеточных поверхностей приводит к сцеплению при том условии, что эти специфические группировки между обеими клетками совпадают. Эти специфические зоны, быть может, не являются постоянными, а временными. Они прилегают друг к другу более или менее плотно в зависимости от момента, движения клеток способствуют контакту соответствующих зон. Тогда сцепление при реагрегации очень прочно. В случае контакта между малоадгезивными зонами сцепление будет слабое и легко разъединимо одним лишь движением клеток. К прочным клеточным комплексам позднее присоединятся клетки с еще более прочными

зонами сцепления. Таким образом, фактор времени играет очень большую роль в процессе избирательного сцепления.

Нужно отметить аналогию между приведенной здесь концепцией специфических зон сцепления и хорошо известным в иммунологии понятием «антигенного центра». Путем деполимеризации или протеолитического разрыва некоторых белковых комплексов можно освободить замаскированные до этого антигенные центры и выявить новые антигенные свойства. Интерес к исследованиям клеточной реагрегации связан с тем фактом, что при этом обнаруживаются все новые и новые данные, не рассматривавшиеся ранее. Они составляют основу для исследований нормального и патологического морфогенеза в свете иммунологических процессов. Приведенные факты показывают, насколько интересна проблема межклеточного сцепления с точки зрения физиологии и экологии клеток, морфогенеза нормальных клеток, а также изучения патологических нарушений.

РАЗВИТИЕ ОРГАНИЗМА

2.1.
ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Результатом оплодотворения, сущность которого состоит в слиянии половых клеток (мужской и женской) или, вернее, их ядер, является неукротимое стремление к делению оплодотворенной яйцеклетки. Спермии с яйцеклеткой должны встретиться в верхней трети яйцевода. Если этого не произойдет и яйцеклетка до встречи со спермиями пройдет большой путь, она стареет и к концу яйцевода теряет способность к оплодотворению. Чтобы произошло оплодотворение, верхней трети яйцевода должно достигнуть по крайней мере несколько тысяч или десятков тысяч спермиев, так как эти клетки вступают в контакт с яйцеклеткой в результате случайного столкновения. Это следует учитывать при разбавлении спермы во время искусственного осеменения. Яйцеклетки выделяют вещества, ускоряющие движение и продлевающие период подвижности спермиев, но не выделяют специальных привлекающих веществ (хемотаксис отсутствует). Вероятность встречи увеличивается и в связи с тем, что половые клетки имеют разный электропотенциал; положительный у спермиев и отрицательный у яйцеклетки.

У большинства сельскохозяйственных животных лучистый венец яйцеклетки, попавшей в яйцевод, начинает разрушаться еще до встречи со спермиями. Однако под влиянием спермиев этот процесс совершается быстрее. На *первой стадии* оплодотворения — при контакте яйцеклетки со спермиями, в последних происходит акросомная реакция: частично разрушается цитолемма и наружная оболочка акросомы. Гиалуронидаза, заключенная в акросомах спермиев, изливается и разрушает остатки лучистого венца. Он рассыпается, блестящая оболочка яйцеклетки разрыхляется. Эта реакция неспецифическая, в ней могут участвовать и спермии других

видов животных (что используется порой в животноводстве для экономии семени особо ценных производителей при искусственном осеменении). *Вторая стадия* оплодотворения видоспецифична. В ней участвует несколько десятков спермиев своего вида. Они проходят сквозь прозрачную оболочку благодаря ферментам, связанным с внутренней мембраной акросомы. Приблизившись к поверхности яйцеклетки, один из спермиев сливается с ее цитолеммой боковой поверхностью головки — наступает третья стадия оплодотворения.

В месте контакта спермия и яйцеклетки мембраны частично расплавляются и цитоплазмы клеток сливаются. В процессе оплодотворения две высокоспециализированные клетки — спермий и яйцеклетка — взаимодействуют друг с другом специфическим образом. Функция спермия — обеспечение встречи с яйцеклеткой, побуждение ее к развитию и внесение в нее отцовского наследственного материала. Функция яйцеклетки — обеспечение активации ядра спермия, привнесение материнского наследственного материала, накопление трофического, энергетического и структурного материала, а также регуляторных факторов (пока еще не выясненной природы), необходимых для начальных этапов развития зародыша. Слияние мембран спермия и яйцеклетки служит своего рода толчком для пробуждения яйца. С этого момента снимается блокада мейоза и он продолжается с той стадии, на которой остановился во время овуляции (завершается первое и начинается второе деление созревания). Резко активизируется метаболизм яйцеклетки. Развивается кортикальная реакция. Она состоит в том, что кортикальные гранулы подходят к цитолемме и их содержимое изливается в сторону прозрачной оболочки. Образуется перивителлиновое пространство, в результате чего яйцеклетка отслаивается от прозрачной (желточной) оболочки. Часть гранул входит в состав желточной оболочки, которая при этом утолщается и преобразуется в оболочку оплодотворения. Материал кортикальных гранул видоизменяет и цитолемму яйца. Она становится плотной и непроницаемой для других спермиев, так как покрывается гиалиновым слоем. Тем самым кортикальная реакция является механизмом, предохраняющим от проникновения сверхчисленных спермиев, и образует оболочку, под которой развивается зародыш до тех пор, пока он не покидает яичковые оболочки.

Кортикальная реакция начинается от места слияния мембран спермия и яйцеклетки и распространяется отсюда по

всей поверхности яйца. У олиголецитальных яиц это происходит быстро, в результате чего обеспечивается моноспермия — только один спермий попадает в яйцеклетку. У животных с полилецитальными яйцами (птицы, рептилии) наблюдается физиологическая полиспермия (кортикальная реакция у них развивается медленно, и несколько спермиев могут за это время проникнуть внутрь яйца). Однако и в том и в другом случае *четвертая стадия* оплодотворения (слияния ядер половых клеток) протекает аналогично. С ядром яйцеклетки сливается ядро лишь одного спермия.

Дальнейшая судьба частей спермия в цитоплазме яйцеклетки различна. Одни включаются в развитие, другие дегенерируют. Ядро спермия преобразуется в *мужской пронуклеус* и проникает все глубже в цитоплазму, в нем за 20–30 минут реорганизуется и реактивируется хроматин, а его объем увеличивается в 50 раз. К моменту образования мужского пронуклеуса в ядре яйцеклетки завершается второе деление созревания, выделяется второе редукционное тельце и ядро преобразуется в *женский пронуклеус*. Пронуклеусы сближаются друг с другом. В это время в них происходит редупликация ДНК, а после ее завершения — профазы митоза. На основе центриолей centrosомы формируется веретено деления. Сблизившиеся пронуклеусы сливаются. Конечная стадия их слияния — образование единой метафазной экваториальной пластинки уже не отдельных половых клеток, а зиготы. Оплодотворение завершилось — началось развитие нового организма.

Значение оплодотворения состоит в том, что оно приводит к слиянию отцовского и материнского геномов и таким образом является средством передачи наследственных свойств новому организму. В результате в стаде, породе, популяции возникает множество новых комбинаций наследственных факторов, создается многообразный генофонд, который служит материалом для отбора в ходе хозяйственной деятельности человека.

Клетка, появившаяся в результате оплодотворения, — *зигота* — отличается от яйцеклетки своими биологическими, морфологическими и физико-химическими свойствами. Она обладает большой жизненностью, более широкой наследственной основой. Однако эти качества не абсолютны и во многом зависят как от возраста и состояния здоровья родителей, так и от сроков осеменения и оплодотворения. Близкородственное спаривание (инбридинг), как правило, приводит к появлению малочисленного слабого потомства.

С возрастом матери увеличивается количество хромосомных нарушений. Несвоевременное осеменение приводит к «старению» половых клеток и, как следствие этого, к снижению их жизнеспособности и способности к оплодотворению.

2.2. РАННИЕ ЭТАПЫ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ. ДРОБЛЕНИЕ

Сразу после образования зигота приступает к *делению митозом*. Деления быстро следуют одно за другим, митотический цикл клеток короткий, они не дорастают до размеров материнской, поэтому дочерние клетки с каждым делением становятся все мельче. Такой процесс называется *дроблением*, а клетки — *бластомерами*. Ядра бластомеров не уменьшаются, так как каждому делению предшествует редупликация ДНК. Ясно, что при каждом делении соотношение ядра и цитоплазмы в клетках изменяется. Дробление прекращается тогда, когда в бластомерах устанавливается ядерно-плазменное соотношение, типичное для соматических клеток данного вида животного. В клетках начинается активный белковый синтез, скорость деления снижается, каждая дочерняя клетка дорастает до размеров материнской, а размеры зародыша резко возрастают.

Скорость и характер дробления неодинаковы у разных животных и зависят от количества желтка в яйцеклетке. Олиголецитальные яйцеклетки (млекопитающие) привносят в зиготу мало желтка, он не мешает зиготе делиться полностью — от анимального до вегетативного полюса. Если яйца полилецитальные (рыбы, рептилии, птицы), крупные массы желтка настолько мешают дроблению, что делятся лишь клетки анимального полюса. Вся остальная масса остается в виде нераздробившегося желтка. Такой тип дробления называется *частичным* или *дискоидальным* (бластомеры в процессе дробления располагаются в форме диска).

В период дробления клетки делятся в определенном порядке. Первая и вторая борозды дробления идут от анимального к вегетативному полюсу и называются *меридианальными*. Третья борозда — *широтная*. Дальше идут чередования *меридиональных*, *широтных* и *тангенциальных* (параллельно поверхности) борозд, в результате чего правильность расположения бластомеров нарушается. До больше всего правильность их расположения сохраняется при полном равномерном дроблении. Бластомеры во время дробления тесно связаны друг с

другом, образуется как бы плотный комок из клеток — *морула*, а затем пузырек с полостью — *бластула*. Стенка бластулы называется *бластодерма*, а полость — *бластоцель*. Клетки бластодермы, расположенные на месте бывшего анимального полюса, образуют крышу, а расположенные на месте вегетативного полюса — дно бластулы. Между ними находится краевая зона. При полном неравномерном дроблении олиголецитальных яиц формируется бластула с очень маленьким бластоцелем — *стерробластула* (млекопитающие). При частичном дискоидальном дроблении полителецитальных яиц — *дискобластула*, в которой бластоцель имеет вид щели (птицы).

В формировании бластулы имеет значение не только количество желтка и интенсивность дробления, но и типы сцепления между бластомерами, размеры пространств между ними, явления взаимного скольжения, образование выростов типа псевдоподий и другие недостаточно изученные явления. На любой стадии развития зародыш представляет собой интегрированное целое. Например, на стадии двух бластомеров при их разъединении из каждого бластомера образуется полноценный организм (однойцовые близнецы). В том случае, если убить один из бластомеров (проколом), но не отделить его от другого, из оставшегося бластомера разовьется только половина зародыша. Интеграция возрастает по мере увеличения количества бластомеров, и у 8-клеточного зародыша каждая клетка теряет способность развиваться в целый организм. У подавляющего большинства животных бластула без остановки переходит в следующую стадию развития — *гаструлу*. Исключение составляют птицы, а из млекопитающих звери семейства куньих. У птиц зародыш замирает на стадии бластулы в промежутке от снесения яйца до насиживания (или инкубации). Это время не должно превышать 2–3 недель, так как жизнеспособность зародыша падает. У куньих задержка в развитии может длиться 2–3 месяца и связана с регуляцией сроков рождения щенят (весной) независимо от сроков оплодотворения.

2.3. ГАСТРУЛЯЦИЯ

Гастрuliaция — совокупность сложных процессов, приводящих к образованию гастрuly — зародыша, состоящего из нескольких пластов клеток. Она связана с активным перемещением клеточного материала, в результате чего зародыш из однослойного (бластулы) превращается в двухслойный, из

округлого становится чаще или мешкообразным. Слои называются зародышевыми листками. Наружный зародышевый листок получил название эктодерма, внутренний — энтодерма. Тот или иной тип гастрюляции редко встречается в животном мире в чистом виде. Гораздо чаще наблюдается смешанная гастрюляция, включающая в себя элементы двух, а то и трех перечисленных типов. В любом случае гастрюляция приводит к образованию одних и тех же зародышевых листков: эктодермы, энтодермы и мезодермы.

Дифференцировка зародышевых листков. Вслед за образованием двух зародышевых листков или параллельно с ними между эктодермой и энтодермой образуется третий зародышевый листок — мезодерма. При нормальном развитии зародыша, к какому бы классу и типу он ни относился, листки, взаимодействуя между собой, дифференцируются в строго определенном направлении: из каждого зародышевого листка образуются зачатки определенных гомологичных тканей (гистогенез) и органов (органогенез). В процессе органогенеза взаимосвязь и взаимопроникновение зародышевых листков настолько тесные, что в образовании практически каждого органа принимают участие клеточные элементы двух, а то и всех трех зародышевых листков. Кроме того, в период активной дифференцировки зародышевого материала широко распространено явление индукции, когда одна какая-либо закладка влияет на характер развития другой. Так, материал дорсальной губы бластопора индуцирует развитие нервной трубки, в результате нервная трубка может возникнуть в любом другом месте, куда был перенесен материал дорсальной губы. Несколько позже из мезодермы отщепляются по одиночке или группами клетки, распределяются по различным направлениям зародыша, благодаря способности их к произвольным движениям, и дают начало образованию промежуточной ткани — мезенхиме. До образования зародышевых листков клетки мало отличались друг от друга, как по форме, так и по функциям; теперь же они начинают специализироваться, готовиться к той или другой деятельности, приспосабливаясь при этом к жизненным процессам развивающегося организма и придерживаясь в своей работе принципа «разделения труда».

ТКАНИ ОРГАНИЗМА

Таким образом, одни клетки приспособляются к производству движения животного, другие — для образования покрова его с целью защитить тело от вредного влияния внешней среды. Готовясь к таким функциям, как образование скелета, органов питания, размножения и т. д., клетки приобретают соответствующие специфические особенности и собираются для этого в группы, называемые тканями. Клетки той или иной ткани соединяются между собой межклеточным или промежуточным веществом, которое образуется за счет внутриклеточного синтеза и является, таким образом, продуктом жизнедеятельности клеток. Характер промежуточного вещества может быть разный в разных тканях: то оно бесструктурно и имеется в ничтожном количестве, то его скапливается очень много при незначительном количестве клеток.

В теле животного различают четыре основных вида ткани: эпителиальную, соединительную, мышечную и нервную, которые образуются из числа указанных выше трех зародышевых листков.

Из наружного зародышевого листка строится нервная ткань и часть эпителиальной (кожа и ее производные — железы, волосы, рога и т. д.; из внутреннего листка, или энтодермы, образуется эпителиальный покров пищеварительной трубки и дыхательного аппарата; средний листок, или мезодерма, дает мышечную ткань (произвольную) тела и конечностей и костную; наконец, из клеток мезенхимы развиваются все виды соединительной ткани, а также кровь и лимфа, гладкая мускулатура, в том числе и мускулатура сердца.

3.1. ЭПИТЕЛИАЛЬНАЯ (ИЛИ ПОКРОВНАЯ) ТКАНЬ

Эпителиальная ткань состоит из клеток, тесно прилегающих друг к другу, и небольшого количества промежуточного вещества, располагающегося между клетками. Кровеносные и лимфатические сосуды в этой ткани отсутствуют; клетки ее получают питание из лимфы, которая просачивается из подлежащей ткани в межклеточные пространства (щели). Роль эпителия в организме довольно разнообразная: так, он образует непрерывный покров, выстилающий наружную поверхность тела и некоторые внутренние его полости; эпителием покрыты выводные протоки и дольки желез — особых органов тела, эпителиальные клетки которых вырабатывают те или иные вещества (секреты), удаляемые через выводные протоки наружу (желчь, слюна, слизь и др.). Наконец, из эпителия строятся для органов чувств (зрение, слух, обоняние, осязание, вкус) концевые аппараты, без которых эти органы не могут функционировать надлежащим образом. В отношении функции эпителиальная ткань делится на покровную, железистую и на эпителий органов.

Покровный эпителий состоит из плоских или цилиндрических клеток, между которыми наблюдаются и переходные формы. Клетки плоского эпителия сплюснуты, имеют вид пластинок или чешуек; клетки же цилиндрического эпителия высоки, причем высота их превышает ширину; при этом в случае приблизительно одинаковых размеров клеток эпителий получает название кубического. В некоторых органах тела, как, например, в дыхательных путях, в яйцевом, в матке, свободная поверхность цилиндрических эпителиальных клеток покрыта тончайшими ресничками, постоянно мерцающими (движущимися) в определенном направлении. Такой эпителий получает название мерцательного.

Клетки как плоского, так и цилиндрического эпителия могут располагаться то в один, то в несколько слоев, вследствие чего различают однослойный плоский, однослойный цилиндрический, многослойный плоский и многослойный цилиндрический покровы.

Однослойный плоский эпителий, или мезотелий, есть особая форма эпителиальной ткани, выстилающей серозные оболочки замкнутых полостей тела (например грудную, брюшную), внутреннюю поверхность кровеносных

и лимфатических сосудов, а также легочные пузырьки (эндотелий). Клетки эндотелия плоски, многоугольной формы.

Многослойный плоский эпителий в своих нижних слоях состоит из клеток цилиндрической формы, и лишь снаружи они становятся более плоскими и, наконец, превращаются в тонкие пластинки или чешуйки, ороговевающие на коже. Этим эпителием покрыты наружная поверхность тела (кожа) и слизистые оболочки в начале естественных отверстий (ротовая полость, пищевод, входная часть желудка лошади и свиньи, преддверие влагалища, заднепроходные отверстия и др.).

Цилиндрический однослойный эпителий выстилает более отдаленные части полостей, также сообщающихся с внешним миром: весь желудок плотоядных, сычуг жвачных, выходную часть желудка лошади и свиньи, кишечник и некоторые органы мочевого аппарата.

Цилиндрический многослойный эпителий покрывает дыхательные пути — гортань, трахею, крупные бронхи, а также некоторые части мочевого аппарата — мочевой пузырь, мочеточники, почечную лоханку. Дыхательные пути, выстланные мерцательным эпителием, волоски которого, мерцающие в сторону выхода, способствуют удалению со слизью приставших к ней пыльных частей вдыхаемого воздуха. Такого же характера эпителий выстилает слизистую оболочку яйцепроводов и матки; мерцающие волоски (в сторону влагалища) способствуют здесь продвижению женской половой клетки.

Как было сказано, железистый эпителий входит в состав желез. В теле животного существуют одноклеточные и многоклеточные железы. К числу первых относятся видоизменившиеся, принявшие форму бокала клетки эпителия, протоплазма которых превратилась в слизь. Располагаясь среди клеток эпителиального покрова кишечника, дыхательных путей, бокаловидные клетки выделяют свой секрет (слизь) на поверхность и, таким образом, приобретают характер одноклеточных желез.

Среди многоклеточных желез различают трубчатые и гроздевидные (дольчатые). Как те, так и другие по своему происхождению представляют выросты покровного эпителия в глубину подлежащей ткани. Трубчатые железы имеют форму простой или сложно разветвленной трубочки, выстланной внутри эпителиальными клетками, секрет которых выделяется сначала в трубки, а затем по ним, как по выводным протокам,

на поверхность покрова. Такие трубчатые железы имеются в коже (потовые), в кишечнике (Либеркюновы), в желудке (пепсиновые), в мужской половой железе. Дольчатые железы имеют форму одиночного пузырька (простая дольчатая железа) или целой системы пузырьков (сложная дольчатая железа, как гроздевидная), выстланных внутри эпителиальными клетками, причем те из них, которые располагаются в пузырьках, есть секреторные, или собственно железистые, клетки, выводные протоки покрыты обыкновенным эпителием. Сложные дольчатые железы иногда достигают в организме больших размеров, как например, слюнная околоушная железа, поджелудочная железа; отдельные дольки их связываются между собою соединительной тканью.

3.2. СОЕДИНИТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Соединительная ткань служит опорой организму, соединяет отдельные органы между собой, фиксирует их положение; таким образом, она имеет самое широкое распространение в теле животного и в зависимости от той или иной роли встречается здесь в виде костей, хрящей, связок нерастяжимых и эластичных; в виде сухожилий, жировых скоплений и студенистых масс. Кровь и лимфа также составляют ее разновидности. Несмотря на свои внешние резкие различия, все виды соединительной ткани имеют между собой много общего как в отношении происхождения, так и строения: источником их образования явились клетки мезенхимы, а в отношении строения всем видам соединительной ткани свойственно наличие большого количества межклеточного вещества в ущерб количеству клеток, что составляет полную противоположность строению эпителиального покрова. Различают следующие типы соединительной ткани: 1) волокнистую соединительную ткань; 2) жировую; 3) сетчатую; 4) пигментную; 5) студенистую; 6) хрящевую; 7) костную, 8) жидкую соединительную ткань (кровь и лимфа).

Волокнистая соединительная ткань состоит из волокон, в состав которых входит особое белковое вещество коллаген, при варении дающее клей и разбухающее в уксусной кислоте. Волокна располагаются или тесными волнообразными пучками, или более или менее рыхло в различных направлениях. В первом случае соединительная ткань носит название плотной, а во втором — рыхлой.

Клеточные элементы соединительной ткани кое-где расположены между волокнами; встречаются следующие виды клеток: 1) стойкие соединительнотканнные клетки, имеющие форму тонких пластинок и называемые фибробластами, т. е. образователями волокон; 2) тучные или зернистые клетки круглой формы, протоплазма которых имеет вид крупных зерен; 3) так называемые блуждающие клетки, представляющие собой популяцию лейкоцитов, выпешдших сюда из сосудов.

Плотная соединительная ткань в теле животного находится в его покровах, фиброзных оболочках различных органов, в надхрящнице, в надкостнице, в фасциях, в суставных капсулах и связках и сухожилиях. *Рыхлая соединительная ткань* имеет значительное распространение в организме и является связывающей тканью для других тканевых образований: слизистые и серозные оболочки, а также кожа связаны ею с подлежащими тканями, при этом рыхлая ткань носит соответствующие названия — подслизистой, подсерозной и подкожной клетчатки; располагаясь также между отдельными группами мышц, она обеспечивает им свободу действий и получает название межмышечной рыхлой ткани; с той же целью рыхлая соединительная ткань, называемая адвентицией, окружает сосуды, нервы и выводные протоки различных желез.

Помимо клейдающих (коллагеновых) волокон, свойственных плотной и рыхлой соединительной ткани, существуют так называемые эластические, или упругие, входящие в состав *эластической соединительной ткани*. Волокна этого вида соединительной ткани отличаются блеском, упругостью и стойкостью — при варении не дают клея и не разбухают в уксусной кислоте; имеют желтоватый цвет, почему и органы, в состав которых входит эластическая ткань, приобретают желтую окраску. Волокна в эластической ткани располагаются не пучками, а изолированно или в виде сети, при этом ткань особенно бедна клетками, так как отдельные волокна произошли из переродившихся стойких клеток соединительной ткани, вернее, из их отростков. Эластическая ткань в теле животного встречается в остисто-затылочной связке, в желтой фасции живота, в стенках кровеносных сосудов и др.

Жировая ткань относится к рыхлой соединительной ткани, в клетках которой стали появляться жировые включения сначала в небольшом количестве, а затем все больше и больше. Клетка при этом приобретает круглую или яйцевидную

форму, цитоплазма и ядро оттесняются к периферии. В теле животного жировая ткань откладывается иногда в виде больших скоплений жира в подкожной клетчатке, в межмышечной рыхлой соединительной ткани, в сальнике, брыжейках, в капсуле почек, в области внутреннего пахового кольца, в глазнице, в области коленной чашки и служит организму запасом питательного материала, который расходуется во время голодания; жир придает округлую форму животному, служит плохим проводником тепла, ослабляет вредное влияние на органы давления и сотрясения.

Сетчатая (ретикулярная) соединительная ткань представляет собой сетку тонких волоконцев, которые в узловых точках как бы содержат ядра, что и дало повод считать эту ткань образованной разветвлением отростков звездчатых клеток. В петлях сетки заложены в большом количестве круглые лимфатические клетки (лейкоциты), вследствие чего эта ткань называется также лимфоидной или аденоидной. В организме она встречается в лимфатических железах, в селезенке, в костном мозгу, в слизистой оболочке кишечника, половых каналов и др.

Пигментная соединительная ткань. Этот вид волокнистой соединительной ткани более подходит к типу рыхлой, которая содержит, кроме неокрашенных клеток, клетки разнообразной формы (веретенообразные, многогранные), содержащие в себе красящее вещество — пигмент в виде зернышек бурого или черного цвета. Эта ткань встречается как основа средней оболочки глазного яблока, в коже и других местах.

Студенистая, или, иначе, зародышевая, соединительная ткань находится у животного в зародышевом его состоянии и лишь в стекловидном теле глаза остается у взрослого организма. Эта ткань состоит из звездчатых клеток, соединенных между собой отростками, и бесструктурного промежуточного вещества.

Хрящевая ткань. Промежуточное вещество этой разновидности соединительной ткани по своему разнохарактерному строению обуславливает тот или иной вид хряща в организме животного. Так, различают гиалиновый, волокнистый и эластический хрящ. Для этой ткани характерны также клетки определенной формы и расположения, — они кругловаты или овальны, имеют одно, иногда два ядра, лежат в капсулах промежуточного вещества по 2, по 3, иногда и больше; молодой хрящ богат клеточными элементами, но

беден промежуточным веществом. Наружная поверхность хряща покрыта тонкой оболочкой, называемой *надхрящницей*, построенной из плотной волокнистой соединительной ткани. Поверхность надхрящницы, прилегающая к хрящу, богата молодыми соединительно-тканными клетками, из которых постепенно образуются хрящ и затем промежуточное вещество хряща. Таким образом происходит рост хрящевой ткани — путем наслаения ее снаружи. Хрящ может расти также и изнутри через сложное деление хрящевых клеток. Кровеносных сосудов в хряще нет; питание этой ткани происходит по законам диффузии: питательная жидкость, вышедшая из кровеносных сосудов надхрящницы, просачивается в толщу ткани и питает ее клетки.

Гиалиновый, или стекловидный, хрящ характеризуется полупрозрачным, гомогенным промежуточным веществом, придающим хрящу свойственную ему плотность и упругость. При особой обработке хряща можно обнаружить тонкое волокнистое строение этого гомогенного вещества. В старости, а также при некоторых заболеваниях хрящ вследствие отложения в нем известковых солей теряет свою упругость. Из гиалинового хряща у зародыша состоит почти весь будущий костный скелет; у взрослого животного гиалиновым хрящом покрыты суставные поверхности свободных суставов, затем из него строятся реберные хрящи и хрящевой скелет почти всех дыхательных путей. В *волокнистом* хряще промежуточное вещество состоит из коллагеновых волокон, расположенных то параллельными, то перекрещивающимися пучками. В организме из волокнистого хряща построены межпозвоночные хрящи, а также хрящи, встречающиеся внутри некоторых суставов (коленного, челюстного).

Эластический, или сетчатый, хрящ содержит в своем промежуточном веществе эластические соединительнотканые волокна, расположенные тонкой густой сетью. Этот вид хрящевой ткани отличается эластичностью, желтоватым цветом. Надгортанный хрящ, его клиновидные отростки, роговидные и голосовые отростки черпаловидных хрящей, ушная раковина и слуховая труба — все эти образования состоят из эластичного хряща.

Костная ткань имеет волокнистое промежуточное вещество, построенное из коллагеновых волокон соединительной ткани, пропитанных солями извести. В промежуточном веществе расположены костные клетки овальной формы

с многочисленными отростками, посредством которых они соединяются друг с другом. Клетки лежат в особых пещерках, неправильно называемых костными тельцами, имеющими ту же форму, что и клетки.

Промежуточное вещество кости пронизано сетью каналов, называемых гаверсовыми, в которые открываются костные каналыцы костных телец; посредством поперечно расположенных каналов продольные гаверсовы каналы соединяются между собой. Подобное строение кости дает возможность питательным веществам, поступающим с кровью в гаверсовы каналы, проникать из них в костные каналыцы и таким образом обеспечивать питание глубоко лежащих частей костной ткани. Вокруг гаверсовых каналов костная масса строится в виде концентрически расположенных костных пластинок (гаверсова система); снаружи и изнутри (со стороны мозгового канала) кости замечается группа костных пластинок, расположенных параллельно поверхности кости — это так называемые общие системы. Перекладины губчатой части костной ткани построены также из костных пластинок и клеток, причем гаверсовы каналы имеются лишь в толстых перекладах. Костная ткань свойственна исключительно позвоночным животным и благодаря своей твердости и упругости является для организма тем материалом, из которого он строит твердую основу тела — скелет.

Кровь и лимфа относятся также к разновидности соединительной ткани, так как образуются из того же источника, т. е. клеток мезенхимы, отщепившихся от среднего зародышевого листка. Особенность этих тканей состоит в строении их промежуточного вещества — оно жидкое; таким образом, форменные элементы, или клетки, находятся в нем во взвешенном состоянии. Жидкое состояние кровяной ткани тесно связано с ее функцией в организме — циркулировать по обширной сети разветвленных каналов (сосудов) разных размеров, пронизывающих все тело с целью доставки ему различных необходимых для жизни материалов (питательных веществ, кислорода, продуктов деятельности желез внутренней секреции и др.).

В кровяной ткани различают три вида клеток: а) красные кровяные тельца, или эритроциты; б) бесцветные, или белые кровяные тельца, лейкоциты; в) кровяные пластинки или тромбоциты.

Эритроциты — безъядерные клетки крови у млекопитающих и птиц; у остальных позвоночных, низших, они снабжены ядром. По форме эритроцит представляет собой у млекопитающих, за исключением верблюда и ламы, круглую пластинку с вдавливаниями в центрах обеих ее поверхностей; у верблюда и ламы он овальной формы. Цвет красного кровяного тельца желтовато-розовый, но в большом скоплении они придают крови густой красный цвет. Величина эритроцита колеблется от 4,0 до 7,5 мкм. В одном кубическом миллиметре крови лошади их насчитывают от 6 до 8 млн (колебания зависят от возраста, пола и др.); таким образом, если общее количество крови средней величины лошади составляет 28 л, то число всех эритроцитов достигает 200 млрд, что при поперечнике каждого эритроцита в 5,6 мкм образует поглощающую кислород площадь, равную 17350 м² (у человека — 3200 м²). Красящее вещество (пигмент) красного кровяного тельца носит название *гемоглобина*; он пропитывает всю основу или строму клетки и обладает способностью нестойко связываться с кислородом вдыхаемого воздуха для тканевого обмена газами. Местом образования красных кровяных телец считается красный костный мозг, где из особых ядерных клеток, так называемых эритробластов, путем постепенного изменения их (потеря ядра, формы) формируются эритроциты. Белое кровяное тельце, или *лейкоцит*, по величине больше красного, имеет бесцветную протоплазму, одно или несколько ядер и обладает способностью самостоятельно передвигаться (амебное движение), чем и объясняется выход их через тончайшие стенки капиллярных сосудов в окружающую ткань, где они носят название блуждающих клеток (соединительная ткань); кроме того, лейкоцитам присуща способность пожирать (отчего они и получают в этой роли название фагоцитов — «клеток-пожирателей) проникших в организм микробов и продукты распада тканей (фагоцитоз Мечникова). Число лейкоцитов в крови значительно меньше числа эритроцитов: так, в 1 мм³ крови здорового животного содержится от 6 до 10 тыс. лейкоцитов. Кровяные пластинки, или *тромбоциты*, составляют третью группу форменных элементов крови. Они отличаются малыми размерами (в 2–3 раза меньше эритроцитов).

Жидкое вещество крови носит название *плазмы крови*, состоит из воды и растворенных в ней органических

и неорганических веществ и особого белкового вещества — фибриногена, который при свертывании крови образует довольно плотный сгусток фибрина желтого цвета. Жидкая часть крови после удаления фибрина называется кровяной сывороткой. При разрушении красных кровяных шариков, или гемолизе, кровь получает название лаковой; при этом гемоглобин эритроцитов переходит в плазму и в ней растворяется, вследствие чего кровь становится прозрачной.

Лимфа, бесцветная жидкость, состоящая из плазмы и лимфатических клеток, образуется из крови, распределяясь, как тканевая жидкость, между клетками организма, откуда вновь поступает в кровь по лимфатическим сосудам, проходя по пути целый ряд образований, называемых лимфатическими узлами, в которых обогащается форменными элементами.

3.3. МЫШЕЧНАЯ ТКАНЬ

Мышечная ткань образует в теле животного активные органы движения — мышцы. Различают: 1) *скелетные мышцы*, деятельность которых подчинена воле животного, вследствие чего их называют также произвольными; они имеют красный цвет и располагаются главным образом на скелете животного, а также в некоторых внутренних органах; 2) *гладкие мышцы* большинства внутренних органов — пищеварительных, дыхательных, мочеполовых, кровеносных сосудов, или мышцы висцеральных органов; они бледного цвета, и деятельность их не подчинена воле животного (непроизвольные мышцы). Тому и другому виду мышечной ткани свойственна сократимость ее отдельных волокон, а следовательно, и всего мышечного пучка. Сокращения непроизвольных мышц происходит медленно и продолжительно, произвольные же мышцы сокращаются быстро и энергично.

3.4. НЕРВНАЯ ТКАНЬ

Нервная ткань заложена в центральной, периферической и симпатической нервных системах тела, назначение которых состоит в регулировании и объединении деятельности всех органов. Она также служит местом, где сосредоточены центры сознательной жизни и органов чувств, посредством которых животное познает окружающую природу.

ду. Единицей нервной ткани является **нейрон** — нервная клетка с отростками; по форме нейроны разнообразны, но большей частью можно встретить звездчатые клетки с отростками, с пузырьвидным ядром и сложного строения цитоплазмой. В цитоплазме, кроме различных включений, имеются тончайшие волокна — *нейрофибриллы*, проникающие и в клеточные отростки. В зависимости от числа отростков различают клетки с одним отростком — **униполярные**, с двумя — **биполярные** и со многими — **мультиполярные**, которые наиболее распространены в нервной ткани. Среди отростков мультиполярной клетки можно отличить два вида: дендриты и нейриты (аксоны). Дендриты, иначе называемые протоплазматическими отростками, составляют большую часть отростков клетки, являются непосредственным продолжением ее тела и обширно разветвляются в окружности самой клетки. Аксон, или осевоцилиндрический отросток, всегда один, различной длины, он непосредственно переходит в нервное волокно, являясь его осевым цилиндром. Нервная клетка с протоплазматическими отростками (с дендритами) входит в состав *серого вещества* нервной ткани (головного и спинного мозга).

Что касается нервного волокна, то оно является проводником, по которому различные ощущения от периферии тела передаются к центру (головному и спинному мозгу) или проводятся двигательные импульсы от центра к периферии. Из нервных волокон состоят периферические нервы и *белое вещество* нервной ткани. Главной частью нервного волокна является *осевой цилиндр*, т. е. нейрит одной из нервных клеток; на некотором расстоянии по выходе из клетки он окружается миелиновой оболочкой, образованной шванновской клеткой. Таким образом, нейрит как осевой цилиндр, окружается миелиновым футляром и носит название **мякотного**, или **миелинизированного** нервного волокна. Миелиновая оболочка по протяжению нервного волокна периодически прерывается, и тогда мембрана осевого цилиндра контактирует с межклеточным пространством. Эти промежутки носят название **перехватов Ранвье**. Существуют и **безмякотные** нервные волокна; они окружены одной лишь клеточной оболочкой. В своем начале (место отхождения из клетки) и вблизи своего периферического конца нервное волокно лишено и миелиновой оболочки, являясь в этих частях голым осевым цилиндром.

ОРГАНЫ И СИСТЕМЫ

4.1.

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ

Тело животного состоит из отдельных частей, имеющих определенную форму, положение, строение и функцию. Эти части носят название органов. В образовании их принимают участие ткани в различных сочетаниях, причем почти всегда какая-либо одна ткань выполняет главную функцию, характеризующую назначение данного органа в организме. Например, сердце ритмическими сокращениями своих мускульных стенок, подобно нагнетательному насосу, дает поступательное движение крови, несущей питание клеткам организма по сети кровеносных сосудов, пронизывающих все тело; в роли главной ткани этого органа выступает мышечная ткань. Среди функционирующих органов встречаются и такие, которые не несут никакой функции в настоящий период жизни данного вида животного и представляют собой остаток когда-то существовавшего и работавшего органа. Такие органы называются рудиментарными. Примером их у лошади могут служить 2-я и 4-я метатарсальные кости (грифельные) и др.

Органы одинаковой функции носят название *аналогичных*, а одинакового происхождения, иначе говоря, анатомически равнозначные называются *гомологичными*: так, жабры рыб и легкие млекопитающих животных аналогичны (одинаковая функция — дыхание); плавательный пузырь рыб и легкие млекопитающих — органы гомологичные. Несколько органов, совместная деятельность которых необходима организму для выполнения той или иной его жизненной функции, образуют собой систему. Так, например, для выполнения функции размножения организм использует целый ряд органов, а именно, у самца: половые железы, вырабатывающие мужские половые клетки; про-

токи, по которым удаляется секрет половых желез (семяпроводы); половые придаточные железы (Куперовы и предстательная), вырабатывающие секрет, разбавляющий густую сперму; мочеполовой канал, заложенный в половом члене, приспособленном для введения эякулята в родовые пути самки. Каждый из перечисленных органов несет свою определенную функцию, имеет определенное положение и строение, а в совокупности они составляют одну систему, которая служит животному для размножения.

В организме существуют следующие системы:

1) система органов движения; ее составляют кости, связки и мускулы (соматические системы);

2) система органов питания — сюда входят пищеварительные органы, дыхательные и органы кровообращения;

3) система органов выделения — почки, мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал;

4) система органов размножения — мужские (см. выше) и женские (яичники, яйцеводы, матка, влагалище, преддверие и наружная половая щель);

5) нервная система (с органами чувств) — головной и спинной мозг, периферические нервы, парасимпатическая и симпатическая нервные системы.

Тело наших домашних животных и других позвоночных построено по типу двусторонней (билатеральной) симметрии, т. е. плоскостью, называемой медиальной, проведенной в продольном направлении через середину тела, последнее делится на две равные части, при этом парные органы (почки, легкие, парные мышцы) распределяются по обе стороны медиальной плоскости; органы же непарные (желудок, сердце, селезенка и др.) пересекаются ею на две симметричные половины только лишь в первые периоды развития их у зародыша. Впоследствии такие органы смещаются целиком или большей своей частью в ту или другую сторону тела, причем медиальная плоскость или совершенно их не пересекает, или пересекает на неравные части.

В поперечном направлении (в отношении продольной оси) тело делится на отдельные участки «сегменты», при этом каждый из них по строению и по развитию походит на своих соседей. Сегментация хорошо выражена у низших представителей животного царства; у высших же она сохранилась в скелете позвоночного столба (отдельные позвонки) и отчасти в нервной системе (периферические нервы). В отношении же

мускулатуры следы сегментации заметны лишь в таких мышцах, как прямая живота, множественная головы, а также в коротких мышцах спины.

Снаружи тело покрыто кожным покровом, а внутри состоит из двух трубок, расположенных параллельно друг над другом, между ними проходит твердая опора туловища — позвоночный столб. Верхняя более узкая трубка носит название невральнoй, она служитместилищем для головного и спинного мозга. Вентральная трубка значительно шире; она окружает органы «растительной жизни» (органы питания, дыхания и т. п.) и называется висцеральной или растительной.

Передняя часть тела (голова) соединяется посредством шеи с туловищем. Туловище делится на грудь, живот и таз. Каждая из этих полостей содержит соответствующие органы. Так, в грудной полости лежат сердце, крупные кровеносные сосуды, лимфатические сосуды и железы; легкие с частью трахеи и бронхами, часть пищевода. Эта полость отделяется от кзади лежащей брюшной полости, куполообразной перегородкой — диафрагмой, или грудно-брюшной преградой. В брюшной полости располагаются органы пищеварения, незначительная часть пищевода, желудок, тонкие и толстые кишки, пищеварительные железы — печень и поджелудочная железа; все органы пищеварительной системы укреплены здесь связками как со стенками живота, так и друг с другом. В брюшной же полости находятся органы мочеотделения, большая часть органов размножения и селезенка, прикрепленная связками к желудку, почке и диафрагме. В нижней стенке живота имеется пупочное отверстие, существующее у зародыша и вскоре зарастающее у родившегося животного, и два паховых, образующих паховые каналы, через которые проходят кровеносные и лимфатические сосуды половой мужской железы (яичек), семяпроводы, нервы. Паховые каналы существуют у самцов; у самок их нет за исключением самок плотоядных, у которых эти каналы настолько развиты, что дают иногда повод к образованию у них паховых грыж.

В тазовой полости лежат конец толстой кишки — прямая кишка, часть органов размножения и мочеотделения. Тазовая полость отделяется от брюшной складками брюшины, спускающимися со стенок ее на начало прямой кишки, на часть мочевого пузыря и с него на нижнюю брюшную

стенку (у самки — с прямой кишки на часть матки, на мочевого пузырь и на брюшную стенку).

С боков к туловищу в области груди и таза прикреплены конечности: пара грудных и пара тазовых; они служат опорой для туловища и органами его поступательного движения.

Грудные конечности посредством пояска, просто устроенного у домашних животных (т. е. состоящего только из одной кости — лопатки) прикрепляются мышечными массами к туловищу. Собственно конечность состоит из отдельных звеньев — плеча, предплечья и кисти. Тазовая конечность, посредством своего пояска — таза, составленного из трех костей и соединенного с туловищем (с крестцовой костью) подвздошно-крестцовым суставом, состоит также из трех звеньев: бедра, голени и стопы. К заднему концу туловища присоединяется отдел хвоста, утративший у высших позвоночных значение снаряда движения.

Чтобы нагляднее представить себе положение того или другого органа как в отношении тела, так и своих соседей, помимо указанной выше медиальной плоскости, используются и другие плоскости. Те, что проводятся через любую часть тела параллельно медиальной, носят название *сагиттальных* плоскостей. Горизонтальные и вертикальные плоскости перпендикулярные к медиальной (а также к сагиттальным), получают название *фронтальных* (см. рис. 4).

Наконец, для большего уточнения положения органа иногда необходимо указать направление его частей (поверхностей, краев, углов и т. д.); с этой целью в анатомии применяют следующие топографические термины: *краниально* (от латинского слова «череп»), если данная часть органа лежит впереди; *каудально* (латинского слова «хвост»), если кзади; *дорсально* (от слова «спина»), если кверху, и *вентрально* (от слова «живот»), если книзу. Соответственно положению органа (или его части) кнаружи или внутри обозначают, что он лежит латерально или медиально: латерально лежат те части, которые расположены дальше от медиальной плоскости, а медиально — ближе к ней. В таких областях тела, как голова и конечности, указанная топографическая терминология несколько меняется. Так, в отношении головы выражения краниально во избежание двусмысленности заменяются терминами: *орально* (от слова «рот») для частей, лежащих ближе ко рту, и *аборально* — дальше от него.

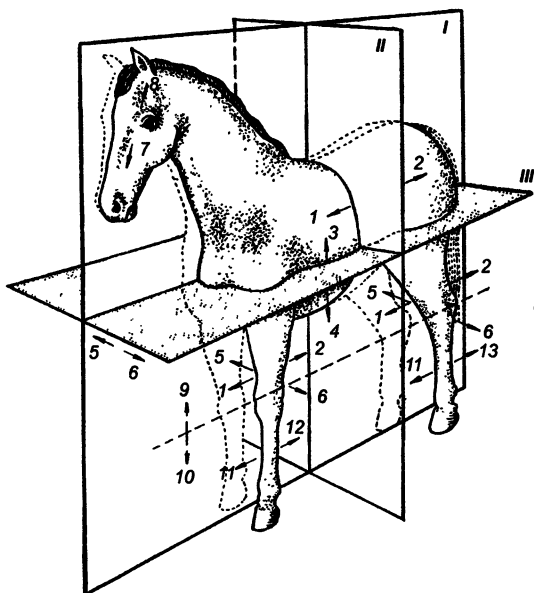


Рис. 4
Плоскости
и направления
в теле животного

Плоскости: I — сегментальная; II — сагиттальная; III — фронтальная. Направления: 1 — краниальное; 2 — каудальное; 3 — дорсальное; 4 — вентральное; 5 — медиальное; 6 — латеральное; 7 — ростральное (оральное); 8 — аборальное; 9 — проксимальное; 10 — дистальное; 11 — дорсальное (спинковое, тыльное); 12 — пальмарное; 13 — плантарное.

При описании конечностей, именно свободной их части, термины «дорсально» и «вентральное» заменяются выражениями *проксимально* (от слова «высший») и *дистально* (от слова «нижний»). Термины «краниально» и «каудально» (кпереди и кзади) заменяются для грудных конечностей выражениями *дорсально* по отношению к тем частям, которые лежат спереди, т. е. на стороне спинковой части кисти, и *волярно*, которые лежат со стороны ладонной части кисти. Для тазовой конечности термин *волярно* заменяется выражением «плантарно», что указывает на расположение данной конечности со стороны подошвы, т. е. кзади.

4.2. СОМАТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

Кожный покров, скелетная мускулатура и скелет, формируют собственно тело — *сому* животного, объединяются в группу соматических систем организма.

Аппарат движения (система органов произвольного движения) образован двумя системами; костной и мышечной. Кости, объединенные в скелет, представляют собой пассивную часть аппарата движения, являясь рычагами, на которые действуют прикрепленные к ним мышцы. Мышцы дей-

ствуют только на кости, подвижно соединенные с помощью связок. Мышечная система — активная часть аппарата движения. Аппарат движения обеспечивает движение организма: его перемещение в пространстве, поиск, захват и пережевывание пищи, нападение и защиту, дыхательные движения, движения глаз, ушей и др. Аппарат движения формирует внешний облик, поскольку на его долю приходится от 40 до 60% массы организма. Он определяет форму тела животного (пропорции, типовые особенности конституции), что имеет огромное практическое значение в зоотехнии, так как с особенностями экстерьера, типом конституции связаны выносливость, продуктивность, способность к откорму, скороспелость, половая активность, жизнестойкость и другие качества животных.

4.3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЗНАЧЕНИЕ СКЕЛЕТА

Скелет образован костями и хрящами, расположенными в теле и соединенными между собой соединительной, хрящевой или костной тканями. Прежде всего он является твердой основой тела и служит футляром для головного и спинного и костного мозга, сердца, легких и других органов. Упругие деформации (сжатие и растяжение) возникающие при движении животного, играют роль насосного механизма и этим помогают сердцу перемещать кровь. Упругость и рессорные свойства скелета обеспечивают плавность движений, предохраняют мягкие органы от толчков и сотрясения. Скелет принимает активное участие в минеральном обмене, в нем содержатся большие запасы минеральных солей кальция, фосфора и других веществ, которые постоянно обмениваются в ходе перестройки костной ткани. Скелет — наиболее точный показатель развития и роста животных. Многие прощупываемые кости являются постоянными ориентирами при проведении зоотехнических измерений животного.

Деление скелета. Скелет в соответствии с отделами тела животного делится на осевой и скелет конечностей. Осевой скелет включает скелет головы, шеи, туловища и хвоста. Скелет туловища состоит из скелета грудной клетки, пояса и крестца. Периферический скелет образован костями поясов и свободных конечностей. Количество костей у животных разных видов, пород и даже особей неодинаково. Масса

скелета составляет у взрослого животного от 6% (свиньи) до 12% (лошадь, бык); у новорожденного теленка достигает 20%, у поросенка 30% от массы тела. У новорожденных животных более развит периферический скелет. На его долю приходится 60–65% массы всего скелета, а на долю осевого 35–40%. После рождения активнее растет, особенно в молочный период, осевой скелет и у 8–10-месячного теленка отношения этих отделов скелета выравниваются, а затем осевой начинает преобладать: в 18 месяцев у крупного рогатого скота он составляет 53–55%. У свиньи масса осевого и периферического скелета примерно одинакова.

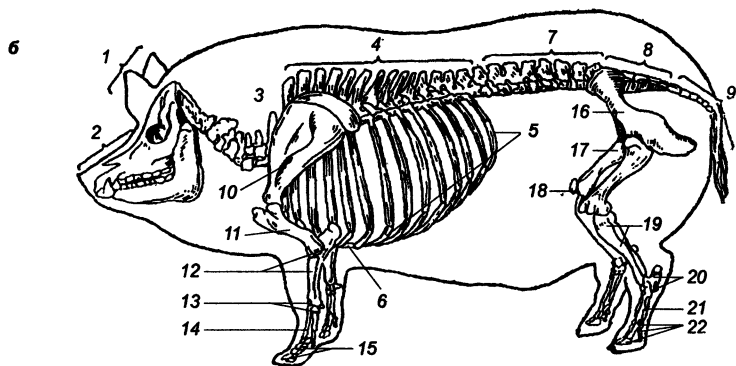
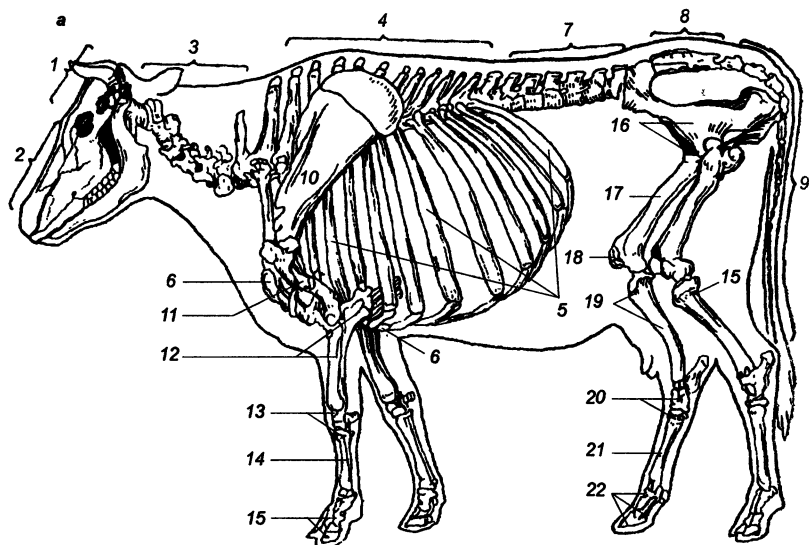
Из всех внешних условий на развитие скелета наибольшее влияние оказывает кормление и моцион. Улучшение кормления в период интенсивного роста костей ускоряет, недокорм угнетает темпы их роста, особенно в ширину, но не нарушает общих закономерностей роста скелета. У животных пастбищного содержания компактное вещество кости плотнее, в нем преобладают пластинчатые структуры. При стойловом и клеточном содержании животных замедляется рост и внутренняя перестройка костей, снижается их плотность и прочность. Добавление к рациону молодняка макро- в микроэлементов способствует образованию костей с более толстым компактным веществом и трабекулами и меньшей костной полостью. При недостатке минеральных веществ происходит деминерализация скелета, размягчение и резорбция позвонков, начиная с хвостовых.

4.3.1. ОСЕВОЙ СКЕЛЕТ

В состав осевого скелета входит скелет головы и ствола тела (см. рис. 5). **Стволовой скелет** образован костями шеи, туловища (грудной клетки, поясницы, крестца) и хвоста. Состоит он из костных сегментов, которые полностью развиты лишь в передней части грудного отдела туловища. Такой сегмент состоит из позвонка, пары ребер и сегмента грудины. В краниальном и каудальном направлениях костный сегмент подвергается редукции: отсутствуют сегменты грудины, редуцируются ребра и их остатки прирастают к позвонкам. В хвостовом и шейном отделах редуцируются и позвонки, так что у первого шейного позвонка отсутствует тело, а у большей части хвостовых — дуга. Стволовой скелет образует позвоночный столб или *позвоночник*, внутри которого, в позвоночном канале, залегает спинной мозг.

У позвоночника млекопитающих три характерных изгиба: шейный, грудной и поясничный. *Шейный изгиб* образуется между головой и двумя первыми шейными позвонками. *Грудной изгиб* — между последним шейным и первым грудным позвонками, *поясничный изгиб* находится в области поясницы. Изгибы увеличивают рессорные свойства позвоночника. Шейный и грудной изгибы, кроме того, являются приспособительными рычагами для удержания на весу головы и обеспечения более широкого обзора. Здесь нужна подвижность, которая обеспечивается особенностями позвонков. Подвижность позвоночника снижается в каудальном направлении, так как для туловища важно прежде всего удержание тяжелых внутренностей и передача энергии движения с задних конечностей на передние. Туловищный отдел позвоночника по своим механическим свойствам напоминает арку моста, противодействующую переразгибанию. Особенно большое значение для прочности туловищного отдела имеет холка. Остистые отростки позвонков области холки, налегая один на другой, удерживают позвоночник от переразгибания. Чем они длиннее и шире, тем больше и крепче оказываются рычаги, к которым прикрепляются мышцы спины и плечевого пояса. Для выполнения активной мышечной работы крестец в противоположность грудному и поясничному отделам желателен более длинный, так как на данный участок позвоночника при движении передается сила, развиваемая тазовыми конечностями. Он же является рычагом, обеспечивающим перенесение силы тяжести для облегчения передней половины тела при выносе грудных конечностей вперед. При этом скелет туловища впереди крестца считается плечом скорости, начиная с крестца — плечом силы.

Скелет грудной клетки крупного рогатого скота состоит из 13–14 грудных позвонков, такого же количества пар ребер и грудины. У свиньи 13–15 (до 17), у лошади 17–19 (чаще 18 грудных позвонков) и такое же количество пар ребер. В целом грудная клетка представляет собой конус с усеченной вершиной и широким косым основанием. На вершине, обращенной вперед, имеется краниальное грудное отверстие — вход в грудную полость, ограниченное со всех сторон первым костным сегментом грудного отдела: сверху — позвонком, сбоку — ребрами, снизу — рукояткой грудины. Через краниальное отверстие в грудную полость проходят пищевод, трахея, крупные кровеносные сосуды



и нервы, а у молодого животного тимус. Выход из грудной клетки в брюшную полость ограничен последним грудным позвонком, последними ребрами и их хрящами, образующими реберную дугу, и затянута диафрагмой, в которой имеются отверстия для прохода пищевода, сосудов и нервов.

У крупного рогатого скота на дорсальном конце ребра различают головку с суставными поверхностями для сочленения с глубокой реберной ямкой позвонков и бугорок для сочленения с поперечной реберной ямкой позвонка. Стернальных ребер 8 пар. Их хрящи сочленяются с реберными вырезками грудины. Со 2-й по 10-ю реберные кости сочленяются с реберными хрящами тугими суставами. Астер-

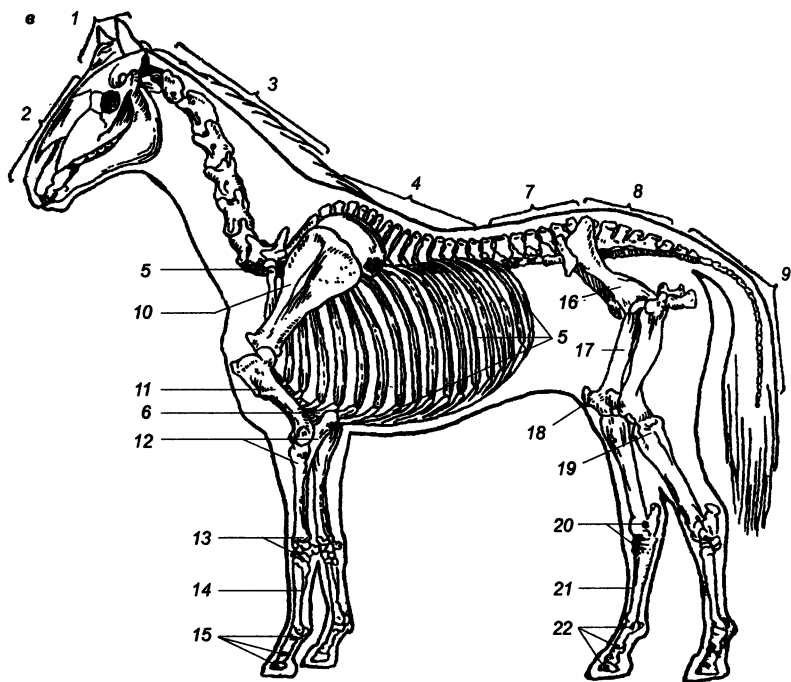


Рис. 5
Скелеты коровы (а), свиньи (б), лошади (в)

Осевой скелет: 1 — кости мозгового отдела черепа; 2 — кости лицевого отдела (лица); 3 — шейные позвонки; 4 — грудные позвонки; 5 — ребра; 6 — грудина (4-6 — грудная клетка); 7 — поясничные позвонки; 8 — крестцовая кость; 9 — хвостовые позвонки (3, 4, 7, 8, 9 — позвоночник). Скелет конечностей: 10 — лопатка; 11 — плечевая кость; 12 — кости предплечья (лучевая и локтевая); 13 — кости запястья; 14 — кости пясти; 15 — кости пальцев (13-15 — кости кисти); 16 — тазовая кость; 17 — бедренная кость; 18 — коленная чашка; 19 — кости голени (большая и малая берцовые); 20 — кости заплюсны; 21 — кости плюсны; 22 — кости пальцев (20-22 — кости стопы).

нальные ребра имеют длинные тонкие хрящи, которыми они прикрепляются к хрящам впереди лежащих ребер.

У свиньи ребра узкие, с хорошо выраженным углом, а потому имеют форму запятой. Стернальных ребер 6-8 пар. Со 2-й по 7-ю реберные кости присоединяются к хрящам с помощью суставов.

У лошади ребра узкие, равномерной ширины, почти округлые в поперечном сечении. Стернальных ребер 8 пар.

Грудина образует вентральную стенку грудной клетки и состоит из тела, рукоятки и мечевидного хряща. У крупного рогатого скота тело грудины уплощено в дорсовентральном направлении и расширяется к каудальному концу.

Образовано тело 7 грудинными сегментами, соединенными у молодых животных хрящевой тканью, у взрослых — костной. Впереди тела расположена рукоятка грудины трехгранной формы. Краниальный конец ее приподнят вверх, каудальный прикрепляется к телу с помощью сустава. У свиньи грудина состоит из 6 сегментов, рукоятка длинная, направлена вперед. У лошади тело грудины сдавлено с боков, состоит из 6 сегментов и имеет 7 пар реберных вырезов. Рукоятка срастается с телом и несет на себе хрящевой добавок — сокол, который в виде гребня продолжается по вентральной поверхности тела грудины. Мечевидный отросток очень короткий, а его хрящ — широкий.

Скелет поясничного отдела туловища. Скелет поясницы образован у рогатого скота 6, у лошади 5–6, у свиньи 5–7 поясничными позвонками. В поясничном отделе ребра редуцированы, а их дорсальные концы срослись с поперечными отростками — образовались поперечно-реберные отростки. Реберные ямки в силу этого отсутствуют. У крупного рогатого скота длина тела поясничного позвонка больше его ширины, головка и ямка плоские, вентральный гребень выражен хорошо на первых позвонках, поперечно-реберные отростки пластинчатые, длинные, расположены во фронтальной плоскости, а их концы повернуты краниолатерально. Вместо латерального позвоночного отверстия может быть глубокая каудальная позвоночная вырезка. Краниальная позвоночная вырезка пологая. Краниальные суставные отростки имеют форму дуги, каудальные — цилиндрическую. Такая форма суставных отростков способствует очень прочному соединению поясничных позвонков друг другом и с крестцовой костью. Остистые отростки широкие, пластинчатые, направлены вверх или слегка отклонены вперед.

У свиньи тело позвонка более округло в поперечном сечении — из-за развития вентрального гребня ширина его больше; у основания поперечно-реберных отростков имеется поперечное отверстие или вырезка, а концы отростков направлены вентрально.

У лошади тело позвонка короче, чем у крупного рогатого скота, в поперечнике оно клиновидной формы благодаря хорошо развитому вентральному гребню.

Скелет крестцового отдела туловища. Скелет крестца составляет крестцовая кость, сросшаяся у крупного рогатого скота и лошади из 5, у овцы и свиньи из 3–4 крестцовых

позвонков. Места сращения видны в виде поперечных линий на вентральной стороне тела крестцовой кости, образованного из тел позвонков.

У крупного рогатого скота (см. рис. 5а) тело крестцовой кости выгнуто вверх в виде дуги. Между телом и гребнем проходит крестцовый канал, сформированный позвоночными отверстиями. Поперечно-реберные отростки двух первых крестцовых сегментов срослись и образовали крылья крестцовой кости, развернутые в дорсолатеральном направлении. На них есть шероховатая ушковидная поверхность для сочленения с тазовыми костями. Поперечные отростки остальных сегментов срослись с образованием латеральных (боковых) гребней. Межпозвоночные отверстия превратились в ряд дорсальных и вентральных (тазовых) крестцовых отверстий. На краниальном конце у основания гребня крестцовой кости имеются краниальные суставные отростки дуговой формы, на каудальном — маленькие каудальные суставные отростки.

У свиньи (см. рис. 5б) тело крестцовой кости выгнуто слабо, срастается поздно. Остистые отростки отсутствуют.

У лошади (см. рис. 5в) тело крестцовой кости лежит горизонтально. Остистые отростки срастаются редко, расширены, иногда раздвоены. Крылья развернуты во фронтальной плоскости, ушковидная поверхность обращена дорсально. На краниальном крае крыльев есть суставные поверхности для сочленения с суставными поверхностями поперечно-реберных отростков последнего поясничного позвонка. Суставные отростки по форме такие же, как на поясничных позвонках.

Скелет хвоста. Костной основой хвоста являются хвостовые позвонки количество которых колеблется в широких пределах. Хвостовые сегменты сильно редуцированы. Лишь на нескольких первых хвостовых позвонках есть тело, дуга и отростки. Начиная с 3–4-го позвонка идет редукция дуги и отростков, затем редукция захватывает и тело. У крупного рогатого скота от 2-го до 5-го хвостовые позвонки имеют гемальные дуги с вентральной стороны тела для прохождения сосудов и нервов. Последний позвонок приобретает вид маленького конуса.

Скелет шеи. Скелет шеи образован у всех млекопитающих 7 позвонками. В связи с длиной и подвижностью шеи позвонки этого отдела отличаются сильно выпуклой головкой, вогнутой ямкой, значительной толщиной межпозвоночных дисков, сильным развитием всех отростков. Все

это, в том числе слабое развитие остистых отростков, способствует подвижности шеи.

Скелет головы. Скелет головы, или череп, являетсяместищем головного мозга, органов слуха, зрения и обоняния, образует стенки ротовой и носовой полостей. Кости черепа преимущественно пластинчатые, многие из них пневматизированы, т. е. имеют пазухи (синусы) — полости, заполненные воздухом. Это облегчает массу черепа, сохраняя обширные площади прикрепления мышц. Скелет головы подразделяют на мозговой и лицевой отделы, причем граница между ними проходит на уровне глазниц. Граница эта условная, так как происходит взаимное проникновение костей одного отдела в другой.

Мозговой отдел черепа (кости черепа). К костям мозгового отдела относятся 4 непарные кости (затылочная, клиновидная, решетчатая и межтеменная) и 3 парные (височная, теменная и лобная). Все они участвуют в образовании стенок черепной полости. Крыша черепной полости у рогатого скота образована лобными костями, а у свиньи и у лошади еще и теменными и межтеменной. Боковые стенки образованы теменными и височными костями, передняя стенка — решетчатой костью. В состав задней стенки у рогатого скота входят затылочная, межтеменная и теменные кости, а у свиньи и лошади только затылочная кость. Со стороны черепной полости на костях есть следы от головного мозга: передняя, средняя и задняя ямки от вдавливания частей мозга, пальцевые вдавления в местах прилегания извилин, мозговые возвышения там, где проходят борозды. В местах прохождения сосудов и нервов на костях видны борозды и отверстия.

Лицевой отдел черепа (кости лица). Кости лица образуют стенки носовой и ротовой полостей. К ним относятся непарные кости (сошник, хрящевая носовая перегородка и подъязычная кость). С ними соединены парные кости (носовая, верхнечелюстная, резцовая, слезная, скуловая, дорсальная и вентральная носовые раковины, небная, крыло-видная, нижнечелюстная). У свиньи имеется и хоботная кость. Крыша носовой полости образована лобной и носовой костями. Боковые стенки — верхнечелюстной, слезной, скуловой. Вход в носовую полость ограничен резцовой и носовой костями, выход (хоаны) — сошником, крыло-видной, небной, лобной и клиновидными костями. В носовой полости имеются внутренние перегородки, образован-

ные решетчатой костью, хрящевой носовой перегородкой, сошником, носовыми раковинами. Дно носовой и крышу ротовой полости образуют резцовая, верхнечелюстная и небная кости. Нижнечелюстная и подъязычная кости входят в состав дна ротовой полости.

4.3.2. СКЕЛЕТ КОНЕЧНОСТЕЙ (ПЕРИФЕРИЧЕСКИЙ СКЕЛЕТ)

Скелет конечностей состоит из скелета поясов и свободных конечностей. Пояса плечевой и тазовый служат для связи конечностей с туловищем. Строение плечевого и тазового поясов резко отличается, что связано с особенностями функций конечностей. Грудная конечность является основной при опоре и рычагом, размах которого определяет ширину шага при движении. Тазовая конечность основной толкатель туловища вперед при движении. При распрямлении углов тазовой конечности во время движения сила отталкивания передается через пояс конечности на ствол тела, который приподнимается и толкается вперед.

Скелет свободных грудной и тазовой конечностей состоит из основного поддерживающего столба и лапы. Поддерживающий столб включает плечо и предплечье на грудной, бедро и голень на тазовой конечности. У копытных в его состав входит и большая часть лапы. Конечности представлены одинаковым числом тождественных звеньев, соединенных суставами. Отличия заключаются в том, что углы аналогичных суставов на грудной и тазовой конечностях обращены в противоположные стороны. К тому же кости тазовой конечности несколько длиннее и массивнее костей грудной конечности и соединены друг с другом под более острыми углами. Количество костей в гомодинамичных звеньях свободных конечностей одинаково: самое верхнее звено состоит из одной кости (плечевой на грудной и бедренной — на тазовой конечности), второе — из двух костей (лучевой и локтевой на грудной, большой и малой берцовых — на тазовой конечности). Третье звено (лапа) состоит из запястья (заплюсны), пясти (плюсны) и пальцев. Здесь число костей в каждом звене, кроме запястья и заплюсны, соответствует количеству развитых пальцев и может быть от 1 до 5. Каждый палец состоит из трех фаланг. В основе каждой фаланги лежит по одной кости. Большинство сельскохозяйственных животных относятся к копытным. Это фалангоходячие

животные с частичной редукцией костей лапы и основного поддерживающего столба.

У домашних млекопитающих полностью развитой является только лопатка. Каракоидальная кость редуцировалась до небольшого бугорка, сросшегося с лопаткой. От ключицы осталась у кролика и хищных небольшая косточка в виде узкой пластинки, вправленной в плечеголовную мышцу. Плечевой пояс не сочленяется с костями осевого скелета, а присоединяется к нему с помощью мышц. Такой вид соединения называется синсаркозом.

Скелет грудной конечности. Кости пясти — длинные, трубчатые, на проксимальном эпифизе имеют суставную поверхность для костей запястья и связочные бугорки на боковых поверхностях. На дистальном эпифизе — суставной блок и по бокам связочные ямки. Количество костей пясти может быть 1–5.

У крупного рогатого скота III и IV пястные кости срослись в одну. В месте сращения проходят продольные желоба. На дистальном эпифизе — двойной суставной блок с межблоковой вырезкой и связочными ямками по бокам. У свиньи 4 пястные кости. Они короткие, массивные, II и IV кости развиты сильнее.

У лошади 3 пястные кости. Полно развита длинная мощная III пястная кость, на дистальном эпифизе которой расположен суставной блок. II и IV пястные кости — грифельовидные, сильно редуцированы, имеют вид тонких палочек, достигающих $1/2$ – $2/3$ длины III пястной кости, часто с ней срастаются. Кости пальцев состоят из трех фаланг в каждом пальце: проксимальной, средней и дистальной.

У крупного рогатого скота и овцы развиты I и IV пальцы, II и V висячие, часто не имеют костной основы, а являются лишь производными кожи. У V, III и IV пальцев по три фаланги. Проксимальная фаланга — путовая кость, длинная, трубчатая. Средняя фаланга — венечная кость, короткая, имеет те же черты строения, что и путовая. Дистальная — копытцевая кость, в форме трехгранной пирамидки. У свиньи развиты II, III, IV и V пальцы: III и IV — основные, II и V — висячие. В каждом из них по три фаланги, сходные по строению с соответствующими фалангами пальцев крупного рогатого скота.

У лошади развит лишь III палец. Путовая и венечные кости его аналогичны этим фалангам рогатого скота. Дис-

тальная фаланга — копытная кость — симметричная. Сесамовидные кости пальцев бывают проксимальные и дистальные. Проксимальные — на каждом пальце парные, лежат на поверхности пястно-путового сустава; дистальные (у лошади — челночная) — на каждом пальце по одной, лежат на поверхности копытцевого (копытного) сустава.

Скелет тазовой конечности. Скелет пояса тазовой конечности, или таз, образован двумя тазовыми, или безымянными, костями, которые соединяются друг с другом тазовым сращением — симфизом. Каждая из них, в свою очередь, образована тремя костями: подвздошной, лонной и седалищной. Они рано срастаются между собой таким образом, что подвздошная кость образует краниальный участок, седалищная — каудальный, а лонная — медиальную часть безымянной кости. В месте их сращения образуется вертлужная ямка (суставная впадина), в глубине которой видна ямка впадины. Над ней в месте слияния подвздошной и седалищной костей возвышается крупный гребень полулунной формы — седалищная ость. Между лонной и седалищной костями имеется обширное запертое отверстие. Кости таза, крестец и первые хвостовые позвонки формируют костную стенку тазовой полости. Широкий вход в тазовую полость ограничен сверху крестцовой костью, с боков — подвздошными, снизу — лонными костями. Более узкий выход обрамлен сверху четвертым хвостовым позвонком, с боков и снизу — седалищными костями.

У лошади развита полностью только III плюсневая кость. Она длиннее и массивнее пястной кости и в поперечнике почти округлая. По бокам расположены II и IV плюсневые кости в виде палочек, утолщенных на проксимальном конце. С возрастом срастаются с III плюсневой костью.

Кости пальцев имеют такое же строение и то же количество, как и на грудной конечности. Сесамовидные кости пальцев такие же, как на грудной конечности.

4.3.3. СОЕДИНЕНИЕ КОСТЕЙ СКЕЛЕТА (АРТРОЛОГИЯ)

Виды соединений. Кости в скелете соединены друг с другом с разной степенью подвижности в зависимости от выполняемой функции: являются ли они защитой для нежных органов, площадью для прикрепления мышц или рычагами при движении и опоре. Соединения костей бывают

непрерывные и прерывистые. *Непрерывные соединения*, или *синартрозы*, возникают при сращении костей или их частей друг с другом. В зависимости от того, какой тканью соединены кости, различают следующие виды синартрозов.

1. Мышечное соединение (синсаркоз) — присоединение лопатки к осевому скелету с помощью мышц, практически не ограничивающее движений.

2. Фиброзное соединение — сращение с помощью соединительной ткани. Если между соединенными костями имеются сравнительно широкие соединительно-тканые прослойки, образуются синдесмозы. Таковы соединения костей предплечья у всеядных, атланта с затылочной костью, дуг позвонков. Синдесмозы в наименьшей степени ограничивают подвижность.

3. Хрящевое соединение (синхондроз) — сращение с помощью хрящевой ткани. Подвижность синхондрозов во многом зависит от толщины и вида хряща, соединяющего кости. Волокнистый хрящ, соединяющий тела позвонков, позволяет большую подвижность, чем гиалиновый хрящ. Разновидность хрящевого соединения — симфиз — соединение тазовых костей с образованием щелевидной полости внутри хрящевой основы.

4. Костное соединение (синостоз) — полное неподвижное сращение костей с помощью костной ткани. У взрослого животного синостозами замещены многие фиброзные и хрящевые соединения: швы между костями черепа, эпифизарные хрящи в трубчатых костях, соединение костей таза в безымянную кость.

Прерывистые соединения, или *суставы (диартрозы)* — это такие сочленения, когда кости, сохраняя самостоятельность и подвижность, оказываются объединенными в иную структуру (сустав), обеспечивающую движения в том или ином участке скелета. В каждом суставе выделяют суставную капсулу, герметически отделяющую сустав от окружающих структур; суставную полость, расположенную между сочленяющимися костями и заполненную синовиальной жидкостью; суставной гиалиновый хрящ, покрывающий суставные поверхности костей. Многие суставы имеют связки — тяжёлы из плотной соединительной ткани, соединяющие кости, расположенные снаружи от капсулы.

Суставная капсула двухслойна. Наружный слой — фиброзный, внутренний — синовиальный. Фиброзный слой

образован плотной соединительной тканью, которая является продолжением надкостницы и переходит с одной кости на другую. Он выполняет функцию механической защиты. Синовиальный слой представляет собой пластинку рыхлой соединительной ткани, выстланную 1–3 слоями клеток, вырабатывающих синовиальную жидкость. В рыхлой соединительной ткани синовиального слоя проходит большое количество нервов, кровеносных и лимфатических сосудов. Синовиальная жидкость вязкая, тягучая, соломенно-желтого цвета, служит в качестве смазки суставных поверхностей костей, уменьшая трение и выполняя буферную функцию.

По строению суставы делят на простые и сложные. *Простые суставы* образованы двумя костями, между которыми нет никаких прослоек или прокладок. В *сложных суставах* между длинными сочленяющимися костями находятся прокладки в виде хрящей или коротких костей или внутрисуставные связки. Основные движения в суставах: разгибание, сгибание, отведение, приведение, вращение. Характер движения в суставе в основном определяется формой трущихся поверхностей сочленяющихся костей. Различают одно-, двух- и многоосные суставы. Для одноосных суставов характерными являются на одной стороне — цилиндрическая или блоковая поверхность, на другой стороне соответствующее ей по форме углубление. В таких суставах возможно движение по одной оси в одной плоскости: разгибание и сгибание (например, локтевой сустав). В двухосных суставах на одной стороне эллипсоидной формы выпуклость, а на противоположной стороне — такой же формы углубление. Движение в них возможно в двух плоскостях по двум осям: разгибание, сгибание, отведение, приведение (например, атлanto-затылочный сустав). В многоосных суставах на одной стороне шарообразная головка, на другой — чашеобразная ямка. В них возможны различные виды движений по многим осям во многих плоскостях, в том числе разгибание, сгибание, отведение, приведение, супинация, пронация (например, тазобедренный сустав).

Соединение костей черепа. Большинство костей черепа соединено непрерывно с помощью швов. У молодых животных швы выполнены соединительной тканью (фиброзное соединение), которая с возрастом замещается хрящевой,

а потом костной, возникает синостоз. Подвижными в течение всей жизни остаются нижнечелюстная и подъязычная кости.

Височно-нижнечелюстной сустав образован суставным бугорком чешуи височной кости и суставным отростком нижнечелюстной кости. По строению он сложный, так как между сочленяющимися поверхностями костей имеется хрящевая прокладка — суставной диск. По движению сустав двухосный, поскольку форма трущихся поверхностей эллипсоидная.

Соединение костей стилового скелета. Соединения позвонков разнообразны. Между затылочной костью и двумя первыми шейными позвонками образуются суставы. Остальные позвонки в области тел связаны друг с другом синхондрозом, в области суставных отростков — суставами. Остальные отростки связаны синдесмозами. Тела остальных позвонков связаны между собой синхондрозом в виде межпозвоночных дисков. Периферическая часть межпозвоночного диска образована волокнистым хрящом и называется волокнистым кольцом. В центре его находится пульпозное ядро — остаток хорды. Суставные отростки соседних позвонков связаны между собой капсулами. Остальные отростки позвонков связаны синдесмозами: между остистыми отростками натянуты межостистые связки.

4.4.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ЗНАЧЕНИЕ МУСКУЛАТУРЫ

Мускулатура — активная часть аппарата движения. С ее помощью осуществляется движение животного в окружающей среде — локомоция и разнообразные движения отдельных частей организма и его органов (например, головы, шеи, дыхательные, жевательные, перистальтические, сердцебиение и т. д.). В зависимости от характера двигательной функции, особенностей происхождения и иннервации мускулатуру делят на соматическую и висцеральную.

Соматическая мускулатура построена из поперечно-полосатой мышечной ткани, произвольная, иннервируется периферической (соматической) нервной системой. Основная ее масса оснащает скелет (*скелетная мускулатура*). Встречается она под кожей — подкожная мускулатура, образует грудобрюшную преграду — диафрагму, содержится

в гортани, среднем ухе, наружных половых органах, приводит в движение глазное яблоко.

Скелетная мускулатура как составная часть входит в локомоторный аппарат, или систему органов произвольного движения. На ее долю в аппарате движения приходится 68–75%, что составляет у рогатого скота 30–37% массы животного, у лошади — 35–38%, у свиньи — 30–35%. Скелетная мускулатура состоит из органов — многочисленных и разнообразных мышц. У копытных их насчитывается более 500 (250 парных и несколько непарных). Мышцы обладают раздражимостью, сократимостью и упругостью. Раздражаясь под влиянием нервного импульса, они сокращаются, а в расслабленном состоянии сохраняют упругость. Скелетные мышцы сокращаются быстро, энергично, но кратковременно.

Висцеральная мускулатура в основном построена из гладкой мышечной ткани, непроизвольная, иннервируется вегетативной нервной системой. Образует мышечные пучки слои, оболочки внутренних органов и составляет около 8% массы организма.

Функции мускулатуры. Мускулатура в своей деятельности тесно связана со многими системами организма. Наиболее тесная связь между мышечной и нервной системами. Она устанавливается с момента появления мышечной ткани в онтогенезе и никогда не нарушается. Разрыв этой связи приводит к прекращению функционирования мышц. Основная функция мускулатуры — динамическая. Сокращаясь, мышца укорачивается на 20–50% своей длины и тем самым меняет положение связанных с ней костей. Производится работа, результатом которой является движение. Двигательная функция чрезвычайно важна для жизнедеятельности организма. Другая функция мышечной системы — статическая. Проявляется она в фиксации тела в определенном положении и сохранении формы тела и его частей. Одно из проявлений этой функции — способность спать стоя, развитая у некоторых животных (лошадь). Не менее важная функция — участие мускулатуры в обмене веществ. При сокращении мышцы лишь 30% энергии превращается в механическую (движение), а 70% — в тепловую. Следовательно, работа мышц — это основной источник тепла в организме. Мышечная система играет роль жирового и водного депо. В состоянии покоя

мускулатура экономно тратит ресурсы организма: в то время как на ее массу приходится около 40% массы организма, обмен веществ в ней составляет не более 25% общего метаболизма. Во время же активной мышечной работы он возрастает до 70%.

Скелетная мускулатура сельскохозяйственных животных имеет большое значение и как источник полноценной белковой пищи для человека.

4.4.1. МЫШЦЫ ОСЕВОЙ ЧАСТИ ТЕЛА (ГОЛОВЫ, ШЕИ, ТУЛОВИЩА И ХВОСТА)

Мышцы осевой части тела делят на несколько групп, исходя из их расположения и выполняемой функции. Это дорсальные и вентральные мышцы позвоночного столба, мышцы грудной и брюшной стенок. Сюда же относятся мышцы плечевого пояса и плеча, связывающие грудную конечность с осевой частью тела. Мышцы головы делят на несколько групп: лицевые (мимические) и жевательные, короткие мышцы головы, действующие с шеи, мышцы подъязычной кости, обеспечивающие движения корня языка, глотки и гортани.

Лицевая мускулатура образует комплексы мышц, расположенные вокруг естественных отверстий: рта, ноздрей и ушей. Вокруг каждого отверстия, сформированного кожными складками головы, мышцы составляют двухслойный пласт. Более глубокий слой образуют кольцевые мышцы, выполняющие роль сфинктеров отверстий. Поверхностный слой разделяется на многочисленные, радиально расположенные пластинчатые мышцы, которые одним концом вплетаются в кольцевые мышцы, а другим закрепляются на костях черепа. Эти мышцы, сокращаясь, способствуют открыванию отверстий. Разная степень дифференцировки радиально расположенных мышц обуславливает неодинаковую подвижность губ, ноздрей, ушных раковин. Наиболее подвижны губы, ноздри и уши у лошади, менее подвижны — у рогатого скота (особенно у крупного) и у свиньи.

Жевательная мускулатура немногочисленна, но мощно развита. Ее составляют всего 4 мышцы, основной функцией которых является смыкание и размыкание челюсти, некоторое отведение и приведение и выдвигание вперед, особенно развитое у травоядных.

4.4.2. МЫШЦЫ КОНЕЧНОСТЕЙ

Основная масса мускулатуры конечностей расположена в проксимальных звеньях. Мышцы дистальных звеньев в связи с редукцией пальцев и включением лапы в основной поддерживающий столб сильно редуцированы, особенно короткие. Сохранившиеся мышцы, действующие на дистальные звенья, приобрели длинные сухожилия. В результате мускулатура конечностей напоминает треугольник с основанием на уровне поясов и вершиной, опущенной до земли. Такая форма конечностей зависит не только от неравномерного распределения массы мышц, но и от различий в их расположении. В проксимальных звеньях (в плечевом, локтевом, тазобедренном, коленном суставах) кости расположены таким образом, что мышцы действуют на них почти под прямым углом — в условиях, наилучших для функционирования. В дистальных звеньях мышцы лежат параллельно костям, и лишь около конечной точки прикрепления угол изменяется благодаря перебрасыванию через сесамовидные кости.

Основная сила мышц конечностей сосредоточена в проксимальных звеньях. Здесь же преобладают мышцы пластинчатой формы, динамического и динамо-статического типов. Мышцы, связывающие плечевой пояс с осевой частью тела, расправлены широкими веерами и покрывают собою мускулатуру шеи, грудной стенки, частично позвоночного столба.

На тазовую конечность приходится основная работа при движении животного. В связи с этим мышцы, действующие на тазобедренный сустав, достигли особенно сильного развития. Основание мышечного треугольника тазовой конечности на теле такое же широкое, как на грудной, но гораздо более мощное. Мышцы, лежащие в области крестца (крупа) действуют на многоосный тазобедренный сустав. Характер суставных поверхностей, особенности связочного аппарата и прикреплений мышц ограничивают у копытных все движения, кроме разгибания-сгибания, поэтому часть мышц с иной функцией редуцировалась. Мышцы крупа особенно многочисленны и мощны, так как именно на них падает основная нагрузка при разгибании конечности. Их разделяют на две группы по месту расположения: ягодичную и заднебедренную.

В ягодичную группу входит несколько ягодичных мышц, которые действуют на тазобедренный сустав. Заднебедренную группу составляют двуглавая мышца бедра, полусухожильная, полуперепончатая, квадратная бедра.

4.5.

СТРОЕНИЕ КОЖНОГО ПОКРОВА

Кожа — прочная, упругая оболочка, покрывающая тело животного, в области естественных отверстий переходящая в слизистую оболочку. Масса кожи у большинства взрослых животных находится в пределах 5–7% (без руна у овец) от массы тела, что составляет у крупного рогатого скота 20–40 кг, у овцы — 1,5–2,5, у свиньи — 7–10, у лошади — 8–20 кг. У млекопитающих наружный покров (эпидермис) образован многослойным плоским ороговевающим эпителием. Дерма (основная часть кожного покрова) значительно толще эпидермиса, состоит из сосочкового слоя, представленного рыхлой соединительной тканью, и сетчатого слоя — из плотной оформленной соединительной ткани. Производные кожи разнообразны по структуре и функции. На конечности — это мякиши, когти, копыта, на голове — рога. Разнообразны и железы кожи: сальные, нескольких видов потовых, а также железы, характерные только для млекопитающих.

Онтогенез. Развитие кожи. Кожный покров развивается из эктодермы и мезодермы. После отшнуровывания нервной трубки оставшаяся эктодерма становится кожной эктодермой. Из нее образуется эпидермис кожи. У эмбриона в зародышевом периоде эпидермис имеет вид однослойного эпителия. На базе дерматомов сомитов мезодермы развивается основа кожи — дерма. В зародышевый период мезодерма сомитов и частично париетального листка спланхнотомов разрыхляется, превращается в мезенхиму, которая в предплодный период начинает дифференцироваться в соединительную ткань.

В течение зародышевого и предплодного периодов кожный покров формируется довольно медленно. К концу предплодного — началу плодного периода эпидермис состоит из двух слоев клеток, дерма представлена в виде мезенхимного слоя, в котором мезенхимные клетки превращаются в фибробласты. Сосуды образуют в дерме нежную сеть. В плодный период развитие кожного покрова ускоряется: рост

кожи происходит почти в 3 раза интенсивнее роста плода в целом. Ее масса увеличивается в 240 раз. В течение плодного периода происходит нарастание слоев эпидермиса и превращение мезенхимы в соединительную ткань. У двухмесячных плодов свиней и овец, у трехмесячных плодов телят число слоев эпидермиса достигает 5–7. Он дифференцирован на базальный, шиповатый и роговой слои. В дерме видны фибробласты и тонкие, рыхло лежащие пучки коллагеновых волокон. Происходит закладка волосяных фолликулов потовых желез, несколько позже — сальных желез в виде тяжелой эпителии, опускающихся в глубь дермы. Еще через месяц эпидермис луковицы волос, потовые и сальные железы сформированы, в дерме начинают различаться по структуре сосочковый и сетчатый слои. Все слои кожи активно растут в толщину, но у разных видов животных с разной скоростью. У плодов всех животных эпидермис составляет 3–4%, сетчатый же слой у плодов телят равен 65% от толщины кожи, у овцы — 30%, у свиньи — 27%.

В период выхода зачатков волос на поверхность кожи, что наблюдается у плодов свиней в 3,5 месяца, овец — в 4, телят — в 7 месяцев, происходит сдвигивание поверхностных слоев эпидермиса, он резко истончается. К концу утробного развития все структуры кожи полностью сформированы. Эпидермис безволосых участков кожи состоит из пяти слоев, кожи с волосами из 3–4 слоев. Потовые и сальные железы уже функционируют, стержни волос отрастают за пределы корня.

Развитие волос. Закладка волос происходит в начале плодного периода, когда эпидермис трехслойный. В месте будущего волоса разрастаются клетки базального слоя эпителии. По мере размножения клеток зачаток волоса — волосяной фолликул в виде колбовидного утолщения — врастает в глубь дермы несколько под углом к поверхности кожи. Из нижней, расширенной части зачатка волоса формируется луковица — участок корня волоса, состоящий из молодых делящихся клеток. Участок фолликула выше луковицы преобразуется в два влагалища — наружное и внутреннее. В процессе дифференцировки фолликула часть клеток отмирает и стержень волоса оказывается отъединенным от окружающих его эпителиальных клеток. Соединительная ткань врастает снизу в луковицу, формируя волосяной сосочек, а вокруг образует сумку волоса. Из окружающей мезенхимы дифференцируются сосуды волосяного сосочка и мышца,

поднимающая волос. Раньше других закладываются вибриссы — синусоидные осязательные волосы, расположенные в разных местах морды. Из кроющих волос сначала закладываются так называемые первичные фолликулы, из которых развиваются грубые остевые волосы в наиболее толстых участках кожи — на боках, спине, крупе. Более тонкие пуховые волосы развиваются из вторичных фолликулов, которые закладываются позже вокруг первичного фолликула и имеют меньшие размеры. У свиней фолликулы расположены поодиночке, чаще всего группы фолликулов развиты у овец. У грубошерстных вокруг каждого первичного фолликула развивается 3–5, а у тонкорунных — 10–15 вторичных фолликулов. Потовые железы закладываются и развиваются одновременно с волосами, сальные железы — несколько позже.

Развитие молочной железы. Закладка молочных желез обнаруживается в предплодный период в виде парных утолщений эпидермиса на брюшной стороне зародыша — млечных линий. Мезенхима в области млечных линий также интенсивно нарастает, в результате чего образуется выпячивание в виде линзы, а затем колбочки. В зачатке молочной железы по мере роста идет дифференцировка эпителия, который, проникая внутрь, формирует канал соска и сосковую цистерну. Мезенхима формирует соединительнотканную оболочку соска. Под зачатком соска разрастаются сосудистые сплетения и жировые островки. Несмотря на раннюю закладку, молочные железы в утробный период отстают от роста тела и к рождению имеют вид небольших сосочков, а в коже залегают зачатки будущих цистерн. Альвеолы отсутствуют. В постнатальный период до полового созревания молочные железы развиваются медленно. Разрастаются в основном жировые островки, в меньшей степени — соединительнотканная строма и в еще меньшей — система протоков.

С наступлением половой зрелости начинают усиленно развиваться жировая ткань, железистый эпителий и сосудистая сеть вымени. Соединительнотканная строма обгоняет в развитии железистую паренхиму, и только во время беременности эпителиальная ткань растет быстрее, она дифференцируется во все элементы железистой паренхимы и к концу беременности начинает продуцировать молозиво. Наивысшей функциональной активности молочная железа достигает во время лактации.

СИСТЕМА ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

5.1. ОБЩАЯ ТОПОГРАФИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ

В стволовой части тела млекопитающих имеется три полости: грудная, брюшная и тазовая, где расположены внутренности, сердце с крупными сосудами, экстрамуральные нервные ганглии, некоторые железы внутренней секреции и серозные полости (см. рис. 6).

Грудная полость находится в грудной клетке. Сверху она отграничена грудными позвонками, с боков — ребрами и межреберными мышцами, снизу — грудиной, сзади — диафрагмой. Купол диафрагмы, обращенный в грудную полость, доходит до уровня 6–7-го ребра. Стенки грудной полости изнутри выстланы внутригрудной фасцией, снаружи — мышцами и кожей. В грудной полости находятся сердце, легкие, трахея, пищевод, тимус, сосуды, лимфатические и нервные узлы, нервы и их сплетения, серозные оболочки и полости — перикардальная и 2 плевральные.

Брюшная полость — находится в пояснично-брюшном и частично в спинно-грудном отделах тела. Сверху отграничена поясничными позвонками с мышцами, спереди — диафрагмой и последними ребрами, с боков и снизу — брюшными мышцами. Сзади переходит в тазовую полость. Границей между ними считается вход в таз. Стенки брюшной полости изнутри выстланы фасциями, снаружи покрыты кожей. В брюшной полости находятся: пищевод, желудок, кишечник, печень, поджелудочная железа, селезенка, надпочечники, почки, мочеточники, часть органов половой системы, сосуды, лимфатические и нервные узлы, нервы и их сплетения, серозная оболочка с перитонеальной полостью.

Для лучшей ориентации в расположении органов в брюшной полости ее делят на три отдела: передний, средний

и задний. Каждый отдел, в свою очередь, подразделяется на несколько областей. Передний брюшной отдел отделяется от среднего воображаемой сегментальной плоскостью, опущенной по касательной к наибольшей выпуклости последней пары ребер. Он делится на три области. Фронтальная плоскость, проведенная по реберной дуге, отделяет снизу область мечевидного хряща. Остальная часть переднего брюшного отдела делится срединной сагиттальной плоскостью на правое и левое подреберья.

Средний брюшной отдел отделяется от заднего воображаемой сегментальной плоскостью, опущенной по касательной к маклокам. Он делится на четыре области. Две боковые сагиттальные плоскости, проведенные по касательной и поперечно-

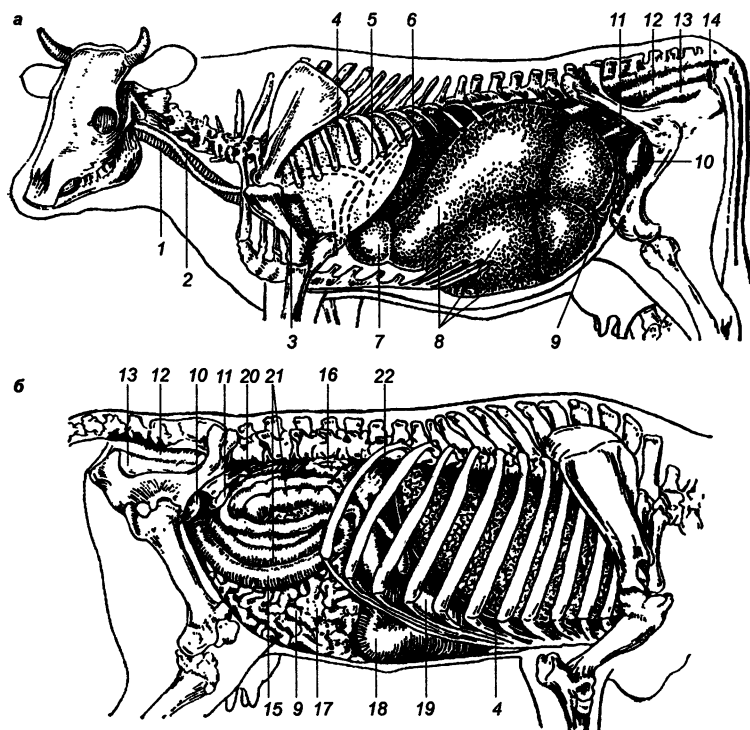


Рис. 6
Топография внутренних органов коровы:

а — вид слева; б — вид справа; 1 — трахея; 2 — пищевод; 3 — сердце; 4 — легкое; 5 — диафрагма; 6 — селезенка; 7 — сетка; 8 — рубец; 9 — тощая кишка; 10 — мочевой пузырь; 11 — матка; 12 — прямая кишка; 13 — влагалище; 14 — мочеполовое отверстие; 15 — слепая кишка; 16 — правая почка; 17 — двенадцатиперстная кишка; 18 — сычуг; 19 — книжка; 20 — яичник; 21 — ободочная кишка; 22 — печень.

реберным отросткам поясничных позвонков, отсекают правую и левую подвздошные области. Оставшаяся средняя часть делится фронтальной плоскостью, проведенной на уровне середины 1-го ребра на поясничную и пупочную области.

Задний брюшной отдел граничит с тазовой полостью. Граница проходит по подвздошным и лонным костям, ограничивающим вход в таз. Этот отдел делится на три области. Боковые сагиттальные плоскости, проведенные по касательной к поперечно-реберным отросткам поясничных позвонков, продолженные в каудальном направлении, отсекают правую и левую паховые области. Часть, оставшаяся между ними, является лонной областью.

Тазовая полость отграничена сверху крестцом и первыми хвостовыми позвонками, с боков и снизу — тазовыми костями и связками. Изнутри выстлана фасциями, а снаружи одета мышцами и кожей. В ней расположены части прямой кишки, мочевого пузыря, половых органов, сосуды и нервы. Сюда частично заходит перитонеальная серозная полость.

Серозные полости и их оболочки. Серозная полость — это замкнутое со всех сторон пространство, вдавленное внутренностями само в себя. Серозные полости появляются на ранних этапах эмбрионального развития, в период дифференцировки мезодермы из спланхнотома. Полость спланхнотома — целом — и есть серозная полость. Париетальный листок спланхнотома выстилает изнутри стенки полостей тела, а висцеральный прилежит к внутренностям, образуя их серозные оболочки. Сначала закладывается парная серозная полость — туловищно-головной целом, париетальные листки которого выстилают полость тела, а висцеральные примыкают с двух сторон к кишечной энтодерме. Соединяясь над и под кишечной трубкой, висцеральные листки правой и левой серозных полостей образуют дорсальную и вентральную брыжейки. В процессе развития зародыша единый туловищно-головной целом разделяется на головной, грудной и туловищный. Головной целом формирует вокруг сердца перикардальную полость, а его стенки образуют листки перикарда. Вместе с сердцем он перемещается в грудную полость.

Грудной целом сдавливается растущими легкими и имеет вид узкой плевральной полости. Его висцеральный листок, срастаясь с поверхностью легкого, превращается в легочную плевру, а париетальный — в реберную и диафрагмальную плевру. Часть органов грудной полости — трахея, тимус,

аорта — не соприкасаются с серозной оболочкой и лежат в так называемом средостении.

В туловищном целоме вентральная брыжейка рассасывается, правая и левая полости объединяются. Образуется брюшинная, или перитонеальная, полость. Ее париетальный листок — брюшина — выстилает стенки брюшной полости и в виде бухтообразных выпячиваний вдаётся в тазовую полость. Растущие внутренности продавливают серозный мешок на разную глубину и оказываются подвешенными в складках его висцерального листка. Складки висцерального листка, подвешивающие кишки, называются брыжейками, переходящие с одного органа на другой — связками. Складка между печенью и желудком называется малым сальником, а свешивающаяся с желудка — большим сальником.

Внутренние органы когда не заходят в полости серозных мешков, лишь сдавливают их, разрастаясь, и прирастают висцеральному листку, который при этом входит в состав серозной оболочки.

Строение систем внутренних органов. Системы органов, входящие в состав внутренностей, несмотря на специфические особенности в строении и функции каждой из них, имеют много общего: 1) все они представляют собой трубки, сообщающиеся с внешней средой; 2) стенки трубообразных органов всех систем внутренних органов имеют принципиально сходное строение; 3) в толще стенок трубообразных органов есть железы; 4) каждая система имеет хотя бы один (парный) паренхиматозный орган; 5) в стенках органов часто встречаются скопления ретикулярной ткани, образующие лимфатические узелки; 6) во внутренних органах проходят кровеносные и лимфатические сосуды; 7) иннервация внутренних органов осуществляется вегетативной нервной системой. Системы внутренних органов морфологически связаны между собой: пищеварительная и дыхательная системы имеют общий орган — глотку, а мочевыделительная и половая — общий участок — мочеполовой синус (канал).

Все внутренние органы по характеру строения принято подразделять на два типа: трубообразные и паренхиматозные. *Трубообразные* (полые) органы — это пути для прохождения определенного содержимого (воздуха, пищи, мочи и др.). Стенки их состоят из нескольких оболочек: слизис-

той, подслизистой основы, мышечной и серозной или адвентиции.

Слизистая оболочка — внутренняя, состоит из эпителия, собственной и мышечной пластинок. Эпителий выстилает просвет органов, может быть одно- и многослойным. От подлежащего слоя он отделяется базальной мембраной. Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной и ретикулярной тканями. В ней находится большое количество сосудов и нервов, которые образуют подэпителиальные и внутрислизистые сети и сплетения, имеются лимфоидные скопления, залегают железы. Мышечная пластинка слизистой оболочки образована гладкой мышечной тканью, которая в одних органах располагается отдельными пучками, в других имеет вид одно и даже двухслойного пласта.

Слизистая оболочка выстилает полости трубкообразных органов, соприкасается с их содержимым, и это определяет особенности ее строения. Поверхность ее всегда увлажнена или покрыта слизью (муцином) — продуктом выделения бокаловидных клеток эпителия или желез, расположенных в собственной пластинке. Слизь обеспечивает скольжение содержимого и предохраняет поверхность органа от повреждения. Слизистая оболочка светло-розового цвета из-за просвечивающих сквозь эпителий кровеносных капилляров.

Подслизистая основа образована рыхлой соединительной тканью, в которой сосуды и нервы образуют подслизистые сети и сплетения. В ней залегают концевые отделы пристенных желез. В органах, где подслизистая основа хорошо развита, слизистая оболочка может собираться в крупные складки.

Мышечная оболочка в большинстве органов состоит из гладкой мышечной ткани, формирующей два слоя: внутренний (кольцевой) и наружный (продольный). Попеременное сокращение слоев — перистальтика — приводит к перемешиванию и продвижению содержимого.

Серозная оболочка состоит из собственной пластинки и мезотелия. Собственная пластинка — слой рыхлой соединительной ткани с сосудами и нервами, образующими подсерозные сплетения. Мезотелий — однослойный плоский эпителий — производное висцерального листка стенки серозной полости. Серозная оболочка предохраняет органы от срастания. Она увлажнена серозной жидкостью,

продуцируемой ею, и потому скользкая. Это имеет большое значение для движения органов в процессе их функционирования.

Если орган или его часть не соприкасается с серозными полостями или находится за пределами полостей тела, то наружной оболочкой будет адвентиция — соединительная ткань, связывающая его с соседними органами (шейная часть пищевода, аорта и др.).

Паренхиматозные (компактные) органы обычно крупные, округло-овальной или уплощенной формы. Состоят из стромы и паренхимы.

Строма — это соединительнотканый остов органа. В ней различают: 1) капсулу, покрывающую орган снаружи; 2) междольковые соединительнотканые прослойки (трабекулы), разделяющие орган на доли; 3) внутридольковые прослойки из рыхлой соединительной ткани. Строма, кроме мягкого каркаса, является местом вхождения и разветвления в органе сосудов и нервов, местом скопления лимфоидной ткани. В ней же проходят выводные протоки, если этот орган — железа внешней секреции.

Паренхима — определенным образом организованная специфическая ткань (обычно эпителий), составляющая главную массу долек и выполняющая функции, свойственные органу (газообмен, выработка секрета и др.). В состав паренхимы входит и система пронизывающих орган ходов в виде каналов: система выводных протоков желез, воздухоносные пути легких, мочевые канальцы и собирательные трубочки почек, семенные канальцы семенника и др. Паренхиматозные органы, как правило, хотя бы частично покрыты серозной оболочкой, которая тесно срастается с их капсулой.

5.2.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ (АППАРАТ ПИЩЕВАРЕНИЯ)

В основе жизненных процессов лежит обмен веществ, который совершается только при постоянном поступлении в организм питательных веществ с помощью аппарата пищеварения. Он осуществляет передвижение (моторная функция), механическую и химическую (секреторная функция) переработку, всасывание расщепленных пищевых веществ и выталкивание непереваренных твердых остатков.

Пищеварительную систему млекопитающих делят на четыре отдела: головной, передний, среднюю и заднюю кишки.

Передний отдел начинается в шее, тянется через всю грудную полость и заканчивается в брюшной полости пищеводом и желудком. Средняя кишка включает в себя тонкий отдел кишечника (двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки) и пищеварительные железы (печень и поджелудочную железу, связанные протоками с двенадцатиперстной кишкой). Все они лежат в брюшной полости. В средней кишке идут наиболее интенсивные процессы переваривания и всасывания всех питательных веществ. Задняя кишка, или толстый отдел кишечника, состоит из слепой, ободочной и прямой кишок. Лежат они в брюшной полости, а прямая кишка заходит в тазовую полость и открывается наружу заднепроходным отверстием — анусом. В задней кишке продолжаются процессы всасывания, а у некоторых животных (лошадь) и расщепления веществ, формирование и выбрасывание каловых масс.

5.2.1. ГОЛОВНАЯ ЧАСТЬ, ИЛИ РОТОГЛОТКА

Располагается в лицевом отделе головы. В нее входят рот с ротовой полостью и глотка.

У крупного рогатого скота губы безволосые, малоподвижные. Верхняя губа сливается с областью носа, образуя носогубное зеркальце. Нижняя губа короткая, толстая прикрыта верхней. Подбородок раздвоен. У овцы губы очень подвижны, покрыты волосами. Верхняя губа несколько раздвоена. У свиньи губы малоподвижные, узкие, с небольшим количеством волос. Верхняя губа переходит в хоботок, нижняя заострена. У лошади губы тонкие, длинные, очень подвижные и чувствительные, поросшие вибриссами и нежными короткими волосами.

Щеки — кожно-мышечные пластинки, образующие боковые стенки ротовой полости. Снаружи они покрыты кожей с волосами, среди которых встречаются чувствительные волосы. Под кожей расположена щечная мышца. Изнутри щеки выстланы слизистой оболочкой с многослойным плоским эпителием. У жвачных слизистая оболочка образует многочисленные выросты — ороговевшие щечные сосочки длиной до 1 см, предохраняющие слизистую от травм и способствующие удержанию корма. В собственной пластинке

слизистой и между мышечными пучками залегают пакеты щечных желез. Их протоки открываются в преддверие ротовой полости. Слизистая оболочка щеки переходит в слизистую десны. У свиньи и лошади слизистая оболочка щек гладкая.

5.2.2. ЗУБЫ

Расположены на верхней и нижней челюстях в виде зубных аркад. Количество, размеры и форма зубов у млекопитающих разных семейств резко различаются. Связано это с образом жизни животного и характером корма. Так, например, у одного из видов дельфинов насчитывается свыше 230 зубов, у рогатого скота — 32, у свиньи — 44, у лошади — 36–40 зубов. Зубы млекопитающих двухсменные, разнотипны. Среди них различают молочные и постоянные резцы, клыки и коренные.

Резцы имеют уплощенную форму и располагаются в альвеолах резцовой и нижнечелюстной костей. Их 6 пар (по 3 на каждой половине челюсти). У жвачных 4 пары резцов и только на нижней челюсти два передних резца называются зацепы, лежащие рядом с ними — средние, а крайние — окрайки.

Клыки конусовидной формы, сильно развиты. Кроме разрывания или выкапывания пищи являются орудием защиты и нападения. На каждой челюсти может быть 2 клыка, которые лежат по одному сбоку от окрайков на некотором расстоянии от них.

Коренные зубы делятся на премоляры, или малые коренные, и моляры, или большие коренные. Широкие, многобугорчатые, они приспособлены для размалывания, перетирания пищи и расположены на боковых сторонах зубных аркад. Между ними и резцами обычно имеется беззубое пространство. На каждой челюсти по 6 премоляров (по 3 с каждой стороны). Иногда впереди первого премоляра имеется дополнительный волчий зуб. Моляры — самые крупные зубы, молочных предшественников не имеют. Расположены в аборальной части челюстей, по 3 с каждой стороны. Иногда позади последнего моляра вырастает зуб мудрости.

Строение зуба. Каждый зуб образован эмалью, дентином и цементом и имеет коронку, шейку, корень и внутризубную полость, заполненную пульпой.

Эмаль — поверхностный слой коронки. Ее образуют эпителиальные клетки зубного органа — энамелобласты в пери-

од формирования зуба. В это же время эмаль пропитывается минеральными солями и приобретает свои уникальные свойства. Это самая крепкая, наиболее минерализованная ткань организма. Она состоит на 96% из неорганических веществ, в основном фосфатов и карбонатов кальция, довольно много (до 4%) фторида кальция. Органические вещества образуют матрикс эмали. Пропитанный минеральными солями, он приобретает форму эмалевых призм — S-образно изогнутых палочек толщиной 3–5 мкм, спаянных склеивающим веществом.

Дентин образует основную массу зуба. Он имеется в коронке, шейке и корне. Это разновидность костной ткани, 72% которой составляют минеральные вещества (преимущественно фосфаты кальция и магния с примесью фторида кальция) и 28% — органические, в основном коллаген. Клетки этой ткани одонтобласты расположены на границе с пульпой зуба. Продуцированное ими межклеточное вещество и есть дентин. Масса дентина пронизана многочисленными дентинными трубочками, в которых проходят отростки одонтобластов. По трубочкам осуществляется питание зуба. Между дентином и одонтобластами имеется полоска преддентина — необызвествлённого дентина. Рост дентина продолжается и у взрослого животного. Одонтобласты отступают к пульпе, преддентин, обызвествляясь, превращается в дентин, а между дентином и одонтобластами вновь накапливается преддентин, продуцируемый ими.

Цемент образуется в области корня. По химическому составу и строению напоминает грубоволокнистую костную ткань. Около 70% его массы составляют неорганические вещества. Отличие от костной ткани состоит в том, что в цементе нет сосудов — питание его диффузно.

Пульпа — рыхлая соединительная ткань, которая заполняет полость зуба и каналы корней. В пульпе проходят сосуды и нервы. Здесь же имеются малодифференцированные клетки, способные превращаться в одонтобласты.

Различают зубы короткокоронковые и длиннокоронковые. **Короткокоронковые** зубы не меняют своего положения в альвеоле. Их коронка целиком выдвинута из челюсти и покрыта эмалью толщиной 0,5–4 мм. В течение жизни по мере истирания коронка становится короче. Под эмалью в коронке расположен дентин, а в центре — полость зуба, заполненная пульпой. В области шейки зуб окружен десной. Эмаль здесь истончается и сходит на нет. На нее сверху

нарастает цемент. Корень зуба находится в альвеоле. Он образован дентином, который сверху покрыт цементом. В корне проходит канал, заполненный пульпой. У многобугорчатых зубов по несколько корней.

Длиннокоронковые зубы выдвигаются из альвеол по мере стирания, так что часть их тела, расположенная над десной, остается неизменной по высоте. В длиннокоронковом зубе различают тело и корень, в нем нет выраженной шейки. Тело зуба состоит из эмали и дентина на всем протяжении и часто поверх эмали покрыто цементом, что придает зубам желтый цвет. Корни несколько короче, чем у короткокоронковых зубов.

У рогатого скота резцы на резцовой кости отсутствуют, на нижней челюсти их 4 пары: зацепы, средние медиальные, средние латеральные, окрайки. Самые крупные из них — зацепы, самые мелкие — окрайки. Предполагают, что это видоизмененные клыки. Молочные и постоянные резцы относятся к короткокоронковым зубам. У старых животных коронки стираются до уровня десны. По размерам, форме и степени стертости резцов определяют возраст животного. Коренные молочные зубы короткокоронковые, коренные постоянные длиннокоронковые, лунчатого типа. Тело сравнительно короткое, а корни длинные, хорошо выраженные. Премоляры в 2 раза тоньше моляров.

У свиньи все зубы короткокоронковые. Среди молочных зубов отсутствуют: первый премоляр и все моляры. Постоянные коренные зубы относятся к многобугорчатым. Клыки развиты у свиней обоего пола и особенно мощны у самцов. Они глубоко сидят в альвеолах и длительно растут.

У лошади все молочные зубы короткокоронковые, все постоянные — длиннокоронковые. Тела зубов длинные, массивные, глубоко погружены в альвеолы, корни короткие. При выдвигании зубы прочно удерживаются в альвеолах. На жевательной поверхности резцов имеется углубление — зубная чашка. Нестертая зубная чашка на верхних резцах имеет глубину 14 мм, на нижних — 7 мм. По мере стирания глубина и форма чашки меняются, на чем основано определение возраста животных. Клыки имеются у самцов, у самок часто отсутствуют. Они отделены беззубым краем от резцов и от коренных, имеют конусовидную форму. Молочные клыки развиваются, но обычно не прорезываются. Коренные зубы складчатого типа.

Нёбо делится на твердое и мягкое.

Твердое нёбо, крыша ротовой полости, отделяет ее от носовой. Костной основой его являются нёбные отростки резцовых, верхнечелюстных и горизонтальные пластинки небных костей. Слизистая оболочка покрыта многослойным плоским эпителием и образует поперечные валики. Вдоль нёба проходит нёбный шов. У жвачных поперечные валики в задней части нёба на уровне моляров отсутствуют, это не мешает отрыгивать пищу во время жвачки.

Мягкое нёбо, или нёбная занавеска, складка слизистой оболочки, являющаяся продолжением слизистой оболочки твердого нёба. Задний свободный конец мягкого нёба называется нёбной дугой (дужкой). Она формирует выход из ротовой полости в глотку — зев. На мягком нёбе различают ротовую поверхность, выстланную многослойным плоским эпителием, и глоточную поверхность, выстланную мерцательным эпителием. В толще мягкого нёба имеются мышцы, железы и скопления лимфоидной ткани — миндалины.

У рогатого скота и свиньи мягкое нёбо короткое, зев широкий; у лошади оно длинное, довольно плотно закрывает вход в глотку, соприкасаясь с надгортанным хрящом. Поэтому лошади практически не могут дышать ртом.

Миндалины — крупные скопления лимфоидной ткани в складках слизистой оболочки в виде множества лимфатических фолликулов на границе ротовой полости и глотки. Различают непарную нёбную миндалину — в слизистой оболочке мягкого нёба, парные нёбные миндалины на границе нёбной занавески и корня языка справа и слева, непарную глоточную — между входами в глоточно-барабанные (евстахиевы) трубы и непарную язычную — на корне языка. В совокупности они образуют лимфоэпителиальное глоточное кольцо, выполняющее функцию защитного барьера.

Дно ротовой полости выстлано слизистой оболочкой с многослойным плоским эпителием. Оно почти целиком занято языком. Между языком и деснами имеются боковые щелевидные пространства. От переднего участка дна ротовой полости к языку тянется складка слизистой оболочки — уздечка языка. По бокам от нее у рогатого скота и лошади видны два возвышения — подъязычные или голодные бородавки. В них открываются протоки подчелюстной

слюнной железы, а у рогатого скота и свиньи также протоки однопротоковой подъязычной слюнной железы. По бокам языка в дне ротовой полости открываются выводные протоки многопротоковой подъязычной слюнной железы.

5.2.4. ЯЗЫК

Язык — массивный подвижный мышечный орган, служащий для захвата, перемешивания, продвижения и определения вкуса корма. У языка различают верхушку, тело и корень, а также спинку, боковые и вентральную поверхности.

Основная масса языка образована поперечно-полостной мышечной тканью, пучки волокон которой расположены не только вертикально и горизонтально, но также вдоль и поперек языка, что позволяет ему осуществлять сложные движения. Кроме того к языку подходят мышцы от подъязычной кости и подбородка, обеспечивающие движения вперед, назад и вбок. Сверху язык покрыт слизистой оболочкой с многослойным плоским эпителием. Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью с большим количеством сосудов и нервов. В ней залегают сложные альвеолярные и альвеолярно-трубчатые слюнные железы, вырабатывающие серозный, слизистый и смешанный секрет. Концевые отделы желез заходят и в мышцу языка, располагаясь между мышечными пучками. В определенных местах (у корня) слизистой оболочки имеются крупные скопления лимфоидной ткани, формирующие миндалины. На спинке и боковых поверхностях слизистая оболочка образует выросты — механические и вкусовые сосочки.

Механические сосочки — нитевидные и конические — покрыты многослойным плоским ороговевшим эпителием. Особенно толстый роговой слой на вершине сосочка, что придает сосочку жесткость, языку шероховатость и предохраняет слизистую от повреждения. Соединительно-тканная основа сосочка является продолжением собственной пластинки слизистой внутри сосочка.

Вкусовые сосочки, грибовидные, валиковидные (желобоватые), листовидные, имеют сходное гистологическое строение, различаясь формой, размерами и количеством вкусовых почек (луковиц). Каждый вкусовой сосочек представляет собой определенной формы складку слизистой

оболочки. У *грибовидных* сосочков складка слизистой расширена сверху и сужена внизу. У *валиковидных* сосочков такая же складка, но в глубине слизистой. Она окружена кольцевидными бороздой (рвом) и валиком. *Листовидные* сосочки состоят из ряда продольных складок, разделенных бороздами.

Эпителий сосочков многослойный, плоский, неороговевающий. На боковых сторонах сосочков в слое эпителия залегают *вкусовые почки (луковицы)* — хеморецепторы, реагирующие на вкус корма. На дне борозд (рвов) желобоватых и листовидных сосочков открываются протоки вкусовых желез. Вкусовые железы, разветвленные, трубчатые, выделяют жидкий серозный секрет, омывающий эпителий сосочков и вкусовых луковиц и удаляющий раздражающие вещества.

Вкусовая луковица (почка) — яйцевидное (у жвачных), веретеновидное (у свиньи), овальное (у лошади) тельце, состоящее из плотно уложенных вытянутых клеток, расположенное поперек эпителиального пласта. От подлежащей соединительной ткани она отделена базальной мембраной. На поверхности эпителия вкусовая почка открывается отверстием — вкусовой порой, которая ведет в небольшое углубление — вкусовую ямку. С помощью электронной микроскопии в почке различают несколько видов клеток, функции которых окончательно не разграничены. Основную массу (до 70%) составляют более темные клетки с удлиненными ядрами и микроворсинками на апикальном конце. По-видимому, они выполняют опорную, защитную и фагоцитарную функции.

Рецепторные вкусовые клетки составляют 10–15% от общего количества дифференцированных клеток вкусовой почки. Их апикальный конец электронно-плотный снабжен микроворсинками, ядра овальные, смещены базально, у базального полюса можно видеть типичные синаптические связи с нервными окончаниями. Жизненный цикл клеток вкусовой почки составляет в среднем 10 дней. Затем они погибают и фагоцитируются. Их место занимают молодые клетки, дифференцирующиеся из так называемых базальных клеток — коротких, не достигающих вкусовой ямки, лежащих на дне вкусовой почки. В каждую почку входит 50–60 нервных окончаний — это разветвления чувствительных нервов, идущих к головному мозгу.

У рогатого скота несколько заостренная верхушка языка занимает переднюю часть ротовой полости, упираясь в резцовые зубы. На ней различают все четыре поверхности. К вентральной поверхности прикрепляется двойная уздечка языка. Тело языка расположено между коренными зубами. На нем различают спинку и две боковые поверхности. Корень простирается от конца коренных зубов до надгортанника. Он прикреплен к подъязычной кости, от которой в язык заходит язычный хрящ, глубоко лежащий в ротовой полости, так что свободной оказывается лишь спинка. Вентральная поверхность языка гладкая, спинка — шероховатая, так как усеяна многочисленными сосочками. Механические сосочки выполняют функцию осязания и способствуют удержанию и слизыванию корма. Нитевидные сосочки длинные, сильно ороговевшие, наиболее густо расположены на верхушке. Среди них встречаются и мелкие конические сосочки. Спинка корня гладкая.

Вкусовые грибовидные сосочки разбросаны на верхушке и теле между нитевидными сосочками. Мелкие, округлые, диаметром около 1 мм, они слегка напоминают грибок на толстой ножке, содержат вкусовые луковичцы. Желобоватые (валиковидные) сосочки содержат большое количество вкусовых луковичц. В дне рва открываются протоки вкусовых желез, секрет которых, растворяя частицы пищи, увеличивает возможности ее вкусового анализа. Лежат валиковидные сосочки позади подушки: у коров — по 8–17, у овец — по 18–28 сосочков с каждой стороны. Каждый сосочек имеет диаметр 2–5 мм.

У свиньи язык относительно узкий с длинной верхушкой. На теле подушки нет. Язычный хрящ хорошо выражен. Нитевидные сосочки мягкие и тонкие. На корне языка многочисленные крупные конические сосочки, направленные вершинами назад. Грибовидные сосочки есть не только на спинке, но и по бокам тела, где они особенно многочисленны. Два валиковидных сосочка диаметром до 5 мм расположены около корня языка. По бокам от них, на боковых поверхностях тела, имеется по одному вкусовому листовидному сосочку. Листовидный сосочек овальной формы, до 1 см длиной, представляет собой комплекс складок слизистой оболочки, расположенных друг около друга наподобие листков книги, и содержит наибольшее количество вкусовых луковичц (до 7 тыс.).

У лошади язык подвижный, с закругленной верхушкой и длинным телом без подушки. Уздечка языка одинарная. Язычкового хряща нет. Нитевидные сосочки длинные, мягкие и тонкие. Конических сосочков нет. Валиковидных сосочков два — около корня языка. Два крупных листовидных сосочка (1,5–2 см) лежат по сторонам корня языка.

5.2.5. СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Слюнные железы вырабатывают секрет — слюну, основное назначение которой — увлажнение корма. У крупного рогатого скота за сутки выделяется до 60 л слюны, у лошади — 40 л, у свиньи — 15 л. По составу секрет может быть серозным, слизистым и смешанным. Слюнные железы располагаются как в стенках полости, так и за ее пределами — околоушные, нижнечелюстные, подъязычные — парные компактные органы.

Гистологическое строение слюнных желез. Слюнные железы — компактные органы, состоят из стромы и паренхимы. Строма образована соединительной, паренхима — эпителиальной тканью. В состав стромы входят: капсула, одевающая железу снаружи; отходящие от капсулы широкие междольковые прослойки; разветвляющиеся в дольках нежные тонкие внутريدольковые прослойки. В соединительно-тканной строме проходят выводные протоки железы, сосуды и нервы вегетативной нервной системы (симпатической и парасимпатической), регулирующие приток крови к железе и ее секреторную деятельность. Паренхима состоит из концевых отделов и выводных протоков. Концевые отделы — это замкнутые конечные структуры в виде трубочек и мешочков (альвеол), образованных однослойным железистым эпителием, который секретирует слюну. Выведение секрета из клеток осуществляется по мерокринному типу. Из просвета концевых отделов секрет удаляется при сокращении миоэпителиальных (корзинчатых) клеток, покрывающих снаружи железистый эпителий. Миоэпителиальные клетки — это специализированные отростчатые клетки, функцией которых является сокращение. Соединяясь друг с другом отростками, они образуют нечто вроде сетчатой корзинки вокруг железистого эпителия. Концевые отделы составляют основную массу долек, друг от друга они отделены тончайшими прослойками рыхлой

соединительной ткани. Из концевых отделов секрет поступает в систему выводных протоков. Несколько концевых отделов, объединенных общим выводным протоком, называется ацинусом.

Самые мелкие вставочные протоки представляют собой узкие трубочки из уплощенного или кубического эпителия, покрытого снаружи миоэпителиальными клетками: диаметр вставочных протоков меньше диаметра концевых отделов. Вставочные протоки переходят в исчерченные протоки. Исчерченный проток имеет больший диаметр, стенка его построена из цилиндрического эпителия, клетки которого имеют ацидофильную цитоплазму и содержат секреторные гранулы. Исчерченные протоки называются так потому, что плазмолемма базальных частей их эпителия образует глубокие впячивания внутрь клеток, а между складками плазмолеммы располагаются митохондрии. Такая структура говорит об их секреторной деятельности. Исчерченные протоки, как и вставочные, являются внутридольковыми выводными протоками. Они объединяются в междольковые выводные протоки, те — в главный выводной или выводные протоки железы. Различия между тремя железами заключаются в основном в строении концевых отделов и начальных участков системы выводных протоков.

Околоушная железа — альвеолярная, вырабатывает серозный (белковый) секрет, который у свиньи и лошади содержит ферменты диастазу и амилазу, расщепляющие крахмал. Одета плотной соединительнотканной капсулой. Соединительнотканная строма хорошо развита, отчего паренхима железы четко разделена на дольки, дольки образованы концевыми отделами альвеолярной формы и системой внутридольковых протоков. Эпителий альвеол однослойный призматический. Ядра в клетках эпителия округлые, содержат глыбчатый хроматин, лежат в середине клетки или несколько сдвинуты к базальному полюсу. Цитоплазма умеренно базофильная в базальной части, где расположена хорошо развитая цитоплазматическая сеть и оксифильна в апикальной части при накоплении секреторных гранул. Просвет альвеол небольшой. Вставочные протоки хорошо развиты. Главный околоушной выводной проток выходит за пределы железы, одет плотной соединительной тканью.

Нижнечелюстная железа альвеолярно-трубчатая, вырабатывает серозно-слизистый секрет. Одета капсулой. Стро-

ма менее развита, чем в околоушной железе, дольчатость выражена. Концевые отделы нескольких типов: альвеолярные — серозные, трубчатые — слизистые, альвеолярно-трубчатые — смешанные. Строение альвеолярных концевых отделов такое же, как в околоушной слюнной железе. Трубчатые концевые отделы имеют вид одиночных или разветвленных коротких и широких трубок, стенка которых образована цилиндрическим или высокопризматическим эпителием. Просвет трубок сравнительно широкий. Слизистые клетки со светлой пенистой цитоплазмой, уплощенным ядром, сдвинутым к базальному полюсу. Альвеолярно-трубчатые концевые отделы содержат как серозные, так и слизистые клетки. В большинстве случаев серозные клетки лежат в глубине, на самом дне альвеоло-трубки. Вставочные протоки короче и встречаются реже. По-видимому, происходит их ослизнение и превращение в трубчатые концевые отделы. Остальные участки протоковой системы развиты хорошо.

Подъязычная железа не имеет общей капсулы, разделена на дольки. Подъязычная однопротоковая слюнная железа по строению и характеру секрета подобна нижнечелюстной железе. Подъязычная многопротоковая слюнная железа чисто слизистая, состоит из трубчатых концевых отделов. Вставочные протоки отсутствуют.

5.2.6. ГЛОТКА

Глотка — трубкообразный орган конической формы, расположенный на перекрестии пищеварительного и дыхательного путей. Спереди глотка граничит с ротовой и носовой полостями, сзади — с гортанью и пищеводом. Пограничное расположение глотки наложило отпечаток на ее строение: глотку делят на пищеварительную (ротовую) и дыхательную (гортанную) части, различающиеся характером эпителия слизистой оболочки. В пищеварительной части он многослойный, плоский, в дыхательной — многорядный, мерцательный.

Основу глотки образуют мышцы, расширяющие и сужающие ее просвет. Снаружи глотка покрыта фасциями и рыхлой соединительной тканью, связывающей ее с соседними органами.

В глотку ведут три отверстия: спереди и сверху из носовой полости — хоаны (парные), спереди и снизу из ротовой

полости — зев. Из глотки ведут четыре отверстия: назад и вниз — в гортань, назад и вверх — в пищевод, по бокам и вверх — к среднему уху по глоточно-барабанным трубам. Во время глотания нёбная занавеска (мягкое нёбо) напрягается и закрывает хоаны. Нёбно-глоточная дужка, напрягаясь, отделяет ротовую часть глотки от гортанной. Мышцы подъязычного аппарата, гортани и языка, сокращаясь, двигают язык и гортань навстречу друг другу. Корень языка при этом надавливает на надгортанник, вход в гортань закрывается и пищевой ком эвакуируется в пищевод.

5.3. ПИЩЕВОДНО-ЖЕЛУДОЧНЫЙ ОТДЕЛ

5.3.1. ПИЩЕВОД

Пищевод — трубкообразный орган, который обеспечивает перемещение пищевого кома из ротоглотки в желудок. Максимальная ширина пищевода в растянутом состоянии у крупного рогатого скота — 17 см, у овцы — 9, у свиньи — 7 см, лошади — 6,5 см. В нем различают шейную, грудную и брюшную части. *Шейная часть пищевода* начинается сверху от трахеи, затем на уровне 5-го шейного позвонка опускается в вентральную сторону трахеи, образуя петлю. Петля пищевода обеспечивает его расправление при движении шеи. *Грудная часть пищевода* проходит в средостении. В брюшную полость пищевод проходит через пищеводное отверстие диафрагмы. *Брюшная часть пищевода* проходит по тупому краю печени, образуя на нем пищеводное вдавление, и входит с левой стороны в желудок. У рогатого скота пищевод входит в преддверие рубца, причем перед входом в желудок образуется расширение — приспособление для облегчения отрыгивания корма при жвачке. У свиньи и лошади пищевод входит в кардиальную часть желудка. У свиньи перед входом в желудок он несколько расширяется, у лошади, наоборот, просвет пищевода сужается, а стенка утолщается, формируя сфинктер, препятствующий рвотным движениям.

Иннервируется пищевод блуждающим нервом и постганглионарными волокнами каудального шейного и звездчатого ганглиев, васкуляризируется общими сонными и пищеводной артериями.

Слизистая оболочка пищевода у млекопитающих после рождения покрыта многослойным эпителием. У копытных

степень ороговения эпителия прямо пропорциональна качеству корма: чем он грубее, тем больше ороговение. Наибольшее ороговение наблюдается у лошади и крупного рогатого скота, наименьшее — у свиней. Ороговение эпителия уменьшается, а его толщина увеличивается в каудальном направлении. Собственная пластинка слизистой образована рыхлой соединительной тканью. Она вдаётся сосочками в слой эпителия. Сосочки гуще расположены в начальной части пищевода. Содержит ретикулярную ткань со скоплениями лимфоцитов. Мышечная пластинка слизистой образована продольно расположенными пучками гладкой мышечной ткани. Утолщается в каудальном направлении, так что в брюшной части пищевода толщина ее составляет 1 мм. Наличие мышечной пластинки позволяет слизистой оболочке собираться в собственные складки. У рогатого скота и лошади она развита на всем протяжении пищевода, у свиньи — в дистальных 2/3 органа.

Подслизистая основа пищевода образована рыхлой соединительной тканью с большим количеством сосудов и нервов, которые образуют здесь сплетения. В ней залегают сложные трубчато-альвеолярные железы, содержащие преимущественно слизистые клетки и вырабатывающие слизистый секрет у рогатого скота, смешанный — у свиньи. Располагаются железы у рогатого скота и лошади лишь в начальном участке пищевода — около глотки, у свиньи — в передней половине органа.

Мышечная оболочка пищевода у животных, способных к частому отрыгиванию — жвачных и хищных — на всем его протяжении образована поперечно-полосатой мышечной тканью, которая обеспечивает быстрое расширение пищевода. У лошади и свиньи в передней половине поперечно-полосатая мышечная ткань постепенно переходит в гладкую. В мышечной оболочке различают два слоя: внутренний — кольцевой и наружный — продольный. В обоих слоях мышечные пучки располагаются спирально, но во внутреннем в виде крутой спирали, а в наружном — пологой. Попеременное сокращение мышечных слоев приводит к перистальтическим движениям органа, что и продвигает пищу. Наружной оболочкой шейной и частично грудной частей пищевода является *адвентиция* — рыхлая соединительная ткань. Задний участок грудной и брюшной части пищевода снаружи покрыты *серозной оболочкой* с толстой собственной

пластинкой из рыхлой соединительной ткани, покрытой снаружи однослойным плоским эпителием — мезотелием. Нервы вегетативной нервной системы и сосуды образуют несколько сплетений: в слизистой, в подслизистой основе, мышечной и наружной оболочках.

5.3.2. ЖЕЛУДОК

Желудок — мешковидной формы полостной орган, в котором корм задерживается и частично переваривается. По количеству камер различают желудки однокамерные — у большинства млекопитающих (из сельскохозяйственных животных — у лошади, свиньи) и многокамерные — у жвачных. В зависимости от характера слизистой оболочки желудка делят на безжелезистые, или пищеводного типа, железистые, или кишечного типа, и смешанные, или пищеводно-кишечного типа.

Однокамерные желудки. Желудок *свиньи* — крупный, пищеводно-кишечного типа. Он имеет две поверхности: париетальную, или диафрагмальную — обращенную к диафрагме и печени, и висцеральную — обращенную к кишечнику. Влево, назад и вниз желудок направлен выпуклой большой кривизной, вправо, вперед и вверх — вогнутой малой кривизной. В желудке различают вход из пищевода в желудок — кардиальное отверстие — с левой стороны желудка; выход из желудка в двенадцатиперстную кишку — пилорическое отверстие. Воронкообразное расширение вокруг кардиального отверстия является кардиальной частью желудка. Область желудка вокруг пилорического отверстия — пилорическая часть. Область между ними — тело желудка, вентральная часть которого называется дном. В кардиальной области имеется слепое выпячивание — дивертикул желудка. В пилорической части при переходе в двенадцатиперстную кишку имеется сфинктер пилоруса. Слизистая пищеводного типа занимает небольшой участок от кардиального отверстия до дивертикула желудка. Она более светлая и жесткая на ощупь по сравнению со слизистой кишечного типа, выстлана многослойным плоским эпителием и не содержит желез. Иннервируется желудок блуждающим нервом и нервными волокнами солнечного сплетения. Васкуляризируется желудочной артерией, отходящей от чревной артерии. Расположен желудок кардиальной ча-

стью в левом подреберье, пилорической — немного заходит в правое подреберье, а дно лежит в области мечевидного отростка, достигая с левой стороны брюшной стенки.

Желудок лошади относительно небольшой, емкостью 6–15 л, пищеводно-кишечного типа. В нем различают те же части, что и в желудке свиньи. Правда, отсутствует воронкообразное расширение в кардиальной части. Вместо него в стенке желудка формируется мощный мышечный кардиальный сфинктер, охватывающий вход пищевода в желудок. Чем больше наполняется желудок, тем сильнее мышечная петля сфинктера сжимает пищеводное отверстие, препятствуя рвотным движениям. В кардиальной части желудка имеется большое выпячивание — слепой мешок, который занимает весь левый конец желудка и имеет слизистую пищеводного типа. Она резко отделяется от слизистой кишечного типа складкой и более светлым цветом. Расположен желудок почти целиком в левом подреберье, с небольшим заходом в правое.

Слизистая оболочка в смешанных желудках двух типов: пищеводного и кишечного. Она имеет неровный рельеф из-за складок и ямок. Слизистая оболочка пищеводного типа покрыта многослойным плоским эпителием. Собственная пластинка слизистой состоит из рыхлой соединительной ткани. Желез в ней нет. Там, где мышечная пластинка развита, слизистая оболочка образует мелкие складки. У свиньи данная оболочка занимает небольшой участок в кардиальной части желудка, идущий от кардиального отверстия до дивертикула. У лошади она выстилает всю кардиальную часть желудка, включая слепой мешок.

Слизистая оболочка покрыта однослойным цилиндрическим эпителием, клетки которого вырабатывают слизь. Слизь находится на всей поверхности слизистой оболочки, предохраняя ее от повреждений. Рельеф слизистой оболочки неровный, образует складки и ямки. Собственная пластинка слизистой оболочки толстая, сплошь занята железами, которые вырабатывают желудочный сок. В зависимости от расположения, особенностей строения и вырабатываемых секретов железы делятся на кардиальные, фундальные и пилорические. Мышечная пластинка слизистой оболочки из гладкой мышечной ткани, хорошо развита. Ее сокращение способствует выведению секрета из желез.

Фундальные (собственные) железы, наиболее распространенные, расположены в теле и дне желудка. Это простые

разветвленные или неразветвленные трубчатые железы длиной 1,5–2,5 мм. В них различают перешеек (шейку), тело и дно. Тело и дно железы являются ее секреторными отделами, а перешеек — выводным протоком, открывающимся в дно желудочной ямки. У свиньи и лошади в одну желудочную ямку открывается по несколько желез. Просвет железы очень узкий, а стенки образованы однослойным эпителием, в состав которого входит несколько разновидностей клеток: главные, париетальные (обкладочные), слизистые (добавочные), эндокринные. Главные клетки кубической или несколько удлиненной (в период накопления секрета) формы, с округлым ядром, лежащим ближе к базальному полюсу. У этого же полюса расположена хорошо развитая гранулярная цитоплазматическая сеть, определяющая его базофилию. Апоикальный полюс занят крупными (до 3 мкм) гранулами секрета, содержащими пепсиноген — фермент в неактивной форме, который под влиянием соляной кислоты превращается в пепсин — ключевой фермент, участвующий в расщеплении белков. Экструзия секрета происходит мерокринным способом через апоикальный полюс клетки. Главные клетки расположены в теле и дне железы, составляя здесь 60–70% всей поверхности. Париетальные (обкладочные) клетки крупнее остальных, яйцевидной или пирамидной формы с резко оксифильной цитоплазмой и округлым ядром. Благодаря крупным размерам они выпячиваются из единого пласта эпителия. Цитоплазма богата крупными митохондриями с многочисленными микроворсинками. Париетальные клетки вырабатывают хлориды, которые в просвете желудка превращаются в соляную кислоту и активизируют пепсиноген, превращая его в пепсин. Располагаются париетальные клетки преимущественно в теле, но встречаются и в других участках железы. Слизистые (добавочные) клетки имеют кубическую или цилиндрическую форму, вытянутое уплотненное ядро лежит у основания клетки. Апоикальный полюс имеет пенистый вид в результате накопления секреторных гранул, содержащих слизистые (мукоидные) вещества. Считается, что наряду с выработкой слизи, предохраняющей поверхность железы от воздействий соляной кислоты и пепсина, эти клетки выполняют камбиальную функцию — являются источником клеток покровного и железистого эпителия желудка в процессе его физиологического изнашивания. Средняя продолжительность жизнен-

ного цикла клеток эпителия желудка — несколько дней. Эндокринные клетки очень разнообразны по образуемым ими биологически активным веществам. Располагаются в теле и на дне желудка и во всех видах его желез. Продуцируемые ими гормоноподобные вещества участвуют в регуляции не только деятельности желудка, но и всей пищеварительной системы. Среди эпителия пилорических желез встречаются и эндокринные клетки. Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью. Состоит из 2–3 слоев: внутреннего — косо­го, среднего — кольцевого и наружного — продольного. Слои неодинаково развиты в разных участках желудка. В межпучковых прослойках рыхлой соединительной ткани проходят сосуды и нервы межмышечного сплетения.

Серозная оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани и однослойного плоского эпителия (мезотелия). Перекидываясь с малой кривизны желудка на печень, серозная оболочка формирует малый сальник, а спускаясь с большой кривизны желудка, образует большой сальник.

Многокамерный желудок жвачных пищеводно-кишечного типа, большого объема — у крупного рогатого скота до 100–300 л. Состоит из четырех камер: рубца, сетки, книжки и сычуга. Первые три камеры имеют слизистую оболочку пищеводного типа и называются преджелудком. Собственно желудок — сычуг имеет слизистую оболочку кишечного типа. Преджелудок является резервуаром для временного хранения и предварительной обработки грубого корма. Поступившая в рубец и сетку слабо пережеванная и смоченная слюной пища мацерируется и частично расщепляется под действием ферментов корма и микрофлоры, обитающей в преджелудке (инфузории, целлюлозолитические и другие микроорганизмы). Корм после отрыгивания и вторичного пережевывания поступает в последующие камеры — книжку и сычуг.

Рубец — начальная, у взрослых животных самая крупная камера. На нем различают: париетальную поверхность — прилежащую к левой стенке брюшной полости, висцеральную поверхность — обращенную к внутренностям, дорсальную и вентральную кривизны, краниальный и каудальный концы. Рубец сплюснен с боков и состоит из двух сообщающихся между собой мешков — вентрального и дорсального, отграниченных друг от друга правым и левым продольными желобами. Слизистая оболочка рубца образует многочисленные листовые выросты — сосочки. В разных

участках рубца они имеют разную толщину и высоту — от 3 до 12 мм. Рядом с преддверием в дорсальном мешке рубца имеется широкое отверстие, ведущее в сетку. От кардиального отверстия вдоль правой стенки преддверия рубца по его внутренней поверхности к сетке проходит лоб желудка (пищеводный) или желоб сетки, книжки и сычуга отграниченный губами — двумя близко лежащими, спирально изогнутыми складками слизистой оболочки. Он продолжается от сетки и книжки до сычуга. По нему большая часть жидкости, особенно у молодняка, стекает в сычуг, минуя преджелудок.

Сетка — самая маленькая округлая камера у рогатого скота, третья по величине и овальная по форме — у овцы. Лежит впереди рубца и открывается в него широким отверстием в области преддверия. С книжкой связана узким отверстием. По правой стенке сетки проходит желоб желудка. Слизистая оболочка сетки образует выступы разной высоты, создающие характерный рельеф в виде ячеек разного размера. Функцией сетки является перемешивание и сортировка корма, поступающего в нее из рубца. Более крупные частицы, видимо, вновь возвращаются в рубец, измельченные поступают в книжку. Предполагают, что сортировка корма осуществляется с помощью ячеек разного размера.

Книжка — вторая или третья по величине камера округлой формы у крупного рогатого скота и самая маленькая овальная у овец. Имеет два отверстия — одно из сетки, другое — в сычуг. Между ними по дну книжки идет желоб желудка. При входе в сычуг мышечная оболочка желоба утолщается, образуя сфинктер. Слизистая оболочка книжки образует большое количество складок — листочков четырех размеров, закономерно чередующихся и подвижных, что позволяет дополнительно перемешивать и перетирать пищу перед поступлением ее в сычуг. Поверхность листочков покрыта мелкими грубыми сосочками, которые при движении листочков работают как терка.

Сычуг — камера грушевидной формы у взрослого крупного рогатого скота. В молочный период — самая крупная камера. На нем различают вогнутую — малую кривизну и выпуклую — большую кривизну. Краниальным расширенным концом направлен к книжке, каудальным суженным концом (пилорусом) к двенадцатиперстной кишке. При переходе его в двенадцатиперстную кишку образуется сфинктер пилоруса. Слизистая оболочка кишечного типа нежно-

розового цвета, образует продольные нерасправляющиеся складки. Иннервируется и снабжается кровью желудок жвачных из тех же источников, что и однокамерный желудок: ветвями блуждающего нерва, нервами солнечного сплетения, ветвями чревной артерии. Сычуг — собственно желудок со слизистой оболочкой кишечного типа. Строение его стенки подобно строению стенки однокамерного желудка кишечного типа. В сычуге также различают зоны кардиальных, фундальных и пилорических желез. Зона кардиальных желез имеет вид узкой полосы у краниального края сычуга. Пилорические железы лежат в пилорической части сычуга. Отличия от желудка свиньи и лошади в том, что желудочные ямки в сычуге узкие. В каждую ямку открывается только по одной железе. У фундальных желез длинная шейка и сравнительно короткое тело. Пилорические железы длиннее, чем у других сельскохозяйственных животных.

5.4. ТОНКИЙ КИШЕЧНИК

Средняя кишка (тонкий кишечник) имеет большую длину (свыше 40 м у крупного и около 30 м у мелкого рогатого скота и лошади, свыше 20 м у свиньи) и состоит из двенадцатиперстной, тощей, подвздошной кишок и желез, связанных с двенадцатиперстной кишкой, — печени и поджелудочной железы. Диаметр тонкого кишечника относительно небольшой. В тонком кишечнике происходят наиболее активные процессы переваривания и всасывания пищи.

Двенадцатиперстная кишка крупного рогатого скота располагается в основном в правом подреберье и лишь немного заходит в поясничную область. Начинаясь от сычуга, она направляется вперед до печени. Около ворот печени в правом подреберье делает S-образный изгиб, поднимается каудо-дорсально, доходит до правой почки, отсюда направляется назад до подвздошной кости, после чего поворачивает налево и вперед и без резких границ переходит в тощую кишку. Примерно на середине длины в двенадцатиперстную кишку впадает желчный проток, а несколько дальше его — проток поджелудочной железы. Иннервируется кишка ветвями блуждающего нерва и чревного сплетения. Кровь получает от ветвей чревной артерии.

У свиньи кишка длиной 40–80 см лежит в правом подреберье и поясничной области. Направляясь назад, не доходит

до подвздошной кости, делает поворот около правой почки и возвращается к печени. Желчный проток открывается в начале кишки, а поджелудочный — ближе к середине.

У лошади кишка имеет длину около 1 м, лежит в правом подреберье и поясничной области. Начальный участок ее несколько расширен. Позади правой почки кишка поворачивает налево, где и переходит в тощую кишку. Протоки желчный и проток поджелудочной железы впадают рядом на расстоянии 10–12 см от пилоруса.

Тощая кишка — самая длинная и узкая кишка. У крупного рогатого скота ее длина равна 37–39 м, у овцы — около 25 м. Висит на брыжейке, образуя множество петель и завитков. Располагается в виде гирлянды вокруг лабиринта ободочной кишки преимущественно в правой половине брюшной полости: в подреберье, подвздошной и паховой областях. Без резких границ переходит в подвздошную кишку. Иннервируется ветвями брыжеечного сплетения, васкуляризируется краниальной брыжеечной артерией.

У свиньи кишка длиной 15–20 м висит на длинной брыжейке, легко смещается, занимает все свободные пространства в брюшной полости между печенью и ободочной кишкой. У лошади кишка длиной 20–30 м, шириной 6–7 см. Висит на длинной брыжейке (до 50 см), располагаясь в чашеобразном углублении, образованном большой ободочной и слепой кишками. Обследовать лучше в подреберьях и левой подвздошной области.

Подвздошная кишка короткая, лежит в правой подвздошной области. У сельскохозяйственных животных ее длина составляет около 50 см. Подвешена на короткой брыжейке. Начинается от последнего витка тощей кишки и заканчивается при впадении в толстый кишечник на границе слепой и ободочной кишок. У лошади впадает в головку слепой кишки. Иннервируется ветвями брыжеечного сплетения, васкуляризируется ветвями краниальной брыжеечной артерии.

5.4.1. ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ТОНКОГО КИШЕЧНИКА

Кишки тонкого отдела — трубкообразные органы. Их стенка образована слизистой оболочкой, подслизистой основой, мышечной и серозной оболочками.

Слизистая оболочка состоит из трех слоев: эпителия, собственной пластинки и мышечной пластинки. *Эпителий*,

выстилающий просвет кишок, однослойный, цилиндрический. В состав его входит несколько разновидностей клеток. Наиболее распространенными являются каемчатые — всасывающие и бокаловидные, вырабатывающие слизь.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой волокнистой соединительной и ретикулярной тканями с большим количеством разнообразных клеток. В ней распространены как клетки фибробластического ряда (фибробласты, гистиоциты), так и клетки крови (лимфоциты и другие лейкоциты). В ней разветвляется большое количество кровеносных и лимфатических сосудов, образующих сети, и нервных волокон, а также расположены общекишечные железы (крипты). В собственной пластинке много лимфоцитов и лимфатических фолликулов имеются одиночные или солитарные лимфатические фолликулы микроскопических размеров и скопления лимфатических фолликулов — лимфатические (пейеровы) бляшки — выпуклые макроскопические образования, имеющие длину от нескольких сантиметров до нескольких метров.

Мышечная пластинка слизистой оболочки состоит из гладкой мышечной ткани, пучки которой образуют два слоя: кольцевой и продольный.

Рельеф слизистой оболочки негладкий. Она собирается в складки в результате сокращения мышечной пластинки и мышечной оболочки, которые расправляются при прохождении пищи. Образуются нерасправляющиеся складки и многочисленные выпячивания — ворсинки, во много раз увеличивающие поверхность слизистой, что очень важно для интенсификации процессов переваривания и всасывания.

Ворсинка — выпячивание слизистой оболочки, образованное всеми ее слоями, у крупного рогатого скота листовидной, у остальных сельскохозяйственных животных — пальцевидной формы. На площади в 1 мм располагается 25–40 ворсинок высотой 0,4–0,5 мм. Каждая ворсинка покрыта эпителием, в состав которого входят каемчатые, бокаловидные и эндокринные клетки. Основной вид клеток — каемчатые (энтероциты с исчерченной каемкой) — цилиндрической формы, плотно присоединены друг к другу замыкающими (плотными) контактами, чем изолируется внутренняя среда организма от полости кишки. Удлиненное ядро сдвинуто к базальному полюсу. На апикальном полюсе имеется несколько сотен микроворсинок, которые в совокупности

с надмембранным комплексом клетки (гликокаликсом) формируют исчерченную (щеточную) каемку. Она почти в 30 раз увеличивает всасывающую поверхность клетки. Кроме того в ней обнаружено большое количество ферментов, участвующих в расщеплении и транспорте всасывающихся веществ (фосфатазы, аминопептидазы, глюкозидазы и др.), благодаря чему эти процессы наиболее активно идут на микроворсинках исчерченной каемки. Такое пищеварение называется пристеночным в отличие от полостного, протекающего в просвете кишки. В каемчатых энтероцитах хорошо выражен субмембранный комплекс из микрофиламентов и микрофибрилл. Он вероятно способствует транспортировке всосавшихся веществ вглубь клетки. В более глубоких частях цитоплазмы хорошо развита гранулярная цитоплазматическая сеть, много лизосом. Митохондрии локализуются в основном в базальной части клетки. Бокаловидные клетки имеют типичное строение — они вырабатывают слизь, которая увлажняет внутреннюю поверхность кишечника и тем способствует продвижению пищевых масс. Количество бокаловидных клеток увеличивается от двенадцатиперстной к подвздошной кишке.

Эндокринные (аргентаффинные) клетки распределены неравномерно и встречаются по всему эпителиальному слою слизистой оболочки. Они бывают нескольких типов: секретирующие серотонин, энтерогастрин, холецистокинин и другие биологически активные вещества, регулирующие деятельность пищеварительной системы.

Эпителий ворсинки отделен от подлежащей стромы базальной мембраной. Строма ворсинки образована рыхлой соединительной и ретикулярной тканью. Под эпителием находится сосудистая сеть, в капилляры которой поступают вещества из каемчатых энтероцитов. В строме вдоль ворсинки проходят пучки гладкомышечных клеток, а в ее середине лимфатический капилляр — синус (у овцы их несколько). При сокращении мышечных клеток ворсинка меняет свою форму, в результате чего перемешивается пищевая масса, и новые ее порции вступают в контакт с исчерченной каемкой, а также проталкивается в капиллярах кровь и лимфа, вынося поступившие в них питательные вещества за пределы ворсинки.

Кишечные крипты (общекисечные железы) — углубления эпителия слизистой оболочки в виде простых трубчатых, иногда разветвленных желез. Вокруг одной ворсинки может располагаться несколько крипт. Общее число их в

тонком кишечнике превышает 100 млн. Эпителиальный слой слизистой оболочки единый для ворсинок и крипт. В криптах встречаются те же виды клеток, что и в ворсинках. В верхних участках крипт преобладают каемчатые и встречаются бокаловидные клетки. Глубже расположены бескаемчатые недифференцированные клетки, среди которых часты митозы. Эти клетки являются камбиальными для клеток ворсинок и крипт, так как жизненный цикл кишечного эпителия не превышает 2–3 дня. На дне крипт залегают эндокринные (аргентаффинные), апикальнозернистые, клетки с ацидофильной зернистостью (Панета).

Подслизистая основа образована рыхлой волокнистой соединительной тканью, в которой наряду с коллагеновыми встречаются и ретикулярные волокна, образующие трехмерную сеть, и много сосудов, развито подслизистое нервное сплетение. В подслизистой основе начального участка тонкого кишечника залегают железы двенадцатиперстной кишки — дуоденальные (подслизистые) железы. У крупного рогатого скота и лошади они развиты на протяжении 4–5 м, у овцы 60–70 см, у свиньи — 3–5 м, т. е. находятся в стенках двенадцатиперстной кишки и в начале тощей кишки. Это сложные трубчатые (у жвачных — альвеолярно-трубчатые) железы, вырабатывающие слизистый (у жвачных — смешанный) секрет. У жвачных железы расположены отдельными пакетами, у свиньи образуют сплошной слой из плотно лежащих концевых отделов. Концевые отделы могут быть светлыми и темными, из высоких и низких клеток в зависимости от фазы секреции. Протоки желез открываются на поверхность слизистой либо самостоятельно, либо в дно крипт.

Мышечная оболочка из гладкой мышечной ткани образует кольцевой и продольный слой, разделенные соединительнотканной прослойкой с межмышечным нервным сплетением.

Серозная оболочка состоит из рыхлой соединительной ткани и мезотелия, переходит в брыжейки и связки кишок.

5.5. ПЕЧЕНЬ

Печень — самая крупная железа организма, особенно в эмбриональный период, когда она является органом кроветворения и занимает большую часть брюшной полости. Функции печени разнообразны. Как пищеварительная железа она вырабатывает желчь, которая эмульгирует жиры,

омыляет жирные кислоты, усиливает действие ферментов поджелудочной железы. Печень выполняет барьерную функцию, обезвреживая экзогенные и эндогенные токсины, попадающие в кровь из желудочно-кишечного тракта, в том числе ядовитые продукты белкового метаболизма, превращая их в мочевины. В печени депонируются углеводы, витамины А, Е, К, кровь (до 20%), синтезируются важнейшие белки плазмы крови (фибриноген, глобулины, альбумины, протромбин), фосфопротеины, витамин В₁₂. В общей сложности печень в организме выполняет свыше 500 функций.

Печень крупного рогатого скота массивна, буро-красного цвета, слабо поделена на доли (правую и левую). На ней различают выпуклую диафрагмальную поверхность, и вогнутую — висцеральную поверхность, обращенную к внутренностям. Желудок, кишечник и правая почка образуют на ней вдавления. Почти в центре висцеральной поверхности имеется углубление — ворота печени. В области ворот в печень входят печеночная артерия, воротная вена, нервы, выходят печеночный проток и лимфатические сосуды. Здесь же располагаются лимфатические узлы. Вентральнее ворот лежит желчный пузырь. От него отходит пузырный проток, при слиянии которого с печеночным протоком образуется желчный проток, впадающий в двенадцатиперстную кишку.

Иннервируется печень ветвями блуждающего нерва и солнечного сплетения, васкуляризируется печеночной артерией, отходящей от чревной артерии. Печень расположена в правом подреберье, доходя справа до 2–3-го поясничного позвонка, а слева до грудины. К диафрагме, почке, двенадцатиперстной кишке печень присоединена связками. С желудком связана малым сальником.

У свиньи печень относительно крупнее, чем у рогатого скота, желтоватого цвета. Правая и левая доли отделены друг от друга глубокой вырезкой.

У лошади левая доля разделена вырезкой на левую латеральную и левую медиальную доли. У лошади, как и у других непарнокопытных (а также верблюда, оленя, многих грызунов и др.), отсутствует желчный пузырь. Желчь поступает в двенадцатиперстную кишку по печеночному протоку.

Гистологическое строение печени. Печень — компактный орган. Состоит из соединительнотканной стромы и паренхимы, образованной эпителием энтодермального происхождения. В печени чрезвычайно развито сосудистое русло,

так как практически все функции печени выполняются в тесном контакте с кровью. Тонкая соединительнотканная капсула печени сверху одета серозной оболочкой. В области ворот соединительная ткань капсулы проникает внутрь органа и разветвляется, деля его на доли. Из сельскохозяйственных животных дольчатость печени хорошо видна у свиньи, у остальных животных ее прослеживают благодаря своеобразному закономерному расположению междольковых сосудов: междольковые артерия, вена и желчный проток лежат рядом, образуя триаду. Располагаются триады на границе между долями. Внутривенная соединительная ткань отсутствует. Доли печени полигональной формы, на срезе имеют вид 5–6-угольников диаметром 0,7–2 мм. Образованы они печеночными **пластинками**, состоящими из клеток печени — гепатоцитов. Печеночные пластинки разделены широкими кровеносными капиллярами — синусоидами, образованными в результате слияния артериальных и венозных капилляров. В центре доли находится центральная вена доли, куда стекает кровь из синусоидных капилляров. Печеночные пластинки состоят из двух рядов клеток и имеют радиальное направление. На всем протяжении от периферии доли к ее центру печеночные пластинки анастомозируют друг с другом, образуя сеть, но при этом каждый гепатоцит обязательно контактирует с синусоидным капилляром хотя бы одной своей стороной.

Внутри печеночных пластинок проходят желчные капилляры. У них нет собственных стенок, ими являются желобки, образованные плазмолеммой соседних гепатоцитов. Соединяясь друг с другом, желобки образуют тончайшие трубочки, видимые только в электронный микроскоп. Участки плазмолеммы гепатоцитов, образующие стенки желчного капилляра, отграничены зоной слияния и плотной зоной, что исключает контакт желчи с кровью. Желчные капилляры слепо начинаются в центре доли. Желчь по ним течет на периферию доли, где попадает в междольковый желчный выводной проток, выстланный кубическим эпителием. Междольковые выводные протоки объединяются и образуют печеночный проток.

Тесный контакт, существующий между паренхимой печени и ее сосудистым руслом, выражается в особенностях их структуры. Между гепатоцитами и эндотелием капилляров отсутствует базальная мембрана и имеется вокруг

синусоидное пространство Диссе, заполненное тканевой жидкостью. Здесь происходит обмен веществ между кровью и гепатоцитами. В него направлены многочисленные микроворсинки гепатоцитов, достигающие эндотелия.

В состав эндотелия синусоидных капилляров, кроме обычных эндотелиальных клеток, входят отростчатые звездчатые ретикуло-эндотелиоциты (купферовские клетки) — видоизмененные макрофаги крови, вошедшие в состав стенки капилляра. Они являются макрофагами печени. С ними прежде всего контактируют микробы, токсины, чужеродные вещества, попавшие в кровь. Фагоцитируя их, они затем передают гепатоцитам (через пространство Диссе) продукты их переработки для дальнейшей утилизации или использования в процессах обмена. Активизируясь, звездчатые клетки увеличиваются в размерах, вычленяются из эндотелиального пласта, их отростки глубоко проникают в просвет капилляра и пространство Диссе.

Гепатоциты — полигональные клетки с крупным круглым ядром, лежащим в центре. Встречаются и двухъядерные клетки. У рогатого скота и лошади их количество невелико, у свиньи достигает 40%. С возрастом количество двухъядерных и полиплоидных гепатоцитов увеличивается до 80%. В цитоплазме развиты все органеллы общего значения. Особенно многочисленны митохондрии, количество которых доходит до 2500, свободные и связанные рибосомы, цистерны цитоплазматической сети. В гепатоцитах накапливаются различные включения: гликоген, жир, витамины и др. Существует определенный цикл функциональной активности и направленности: днем преобладает выделение желчи, ночью — синтез гликогена; гликоген откладывается сначала в центре дольки, а затем на периферии, а жир — наоборот. В гепатоцитах различают два функциональных полюса: желчный, обращенный к желчному капилляру, и сосудистый, контактирующий с синусоидным кровеносным капилляром. На обоих полюсах имеются микроворсинки.

Кровообращение в печени. В печень входят и в ней параллельно разветвляются *воротная вена*, несущая кровь от органов пищеварения и селезенки, и *печёночная артерия*. Между дольками их ветви образуют междольковые вены и артерии. Вместе с междольковыми желчными протоками они образуют триады. От междольковых сосудов на

разных уровнях отходят вокругдольковые артерии и вены, разветвляющиеся на капилляры. Капилляры входят внутрь долек и сливаются друг с другом, образуя широкие синусоидные капилляры, несущие смешанную кровь.

Кровь медленно движется от периферии дольки к ее центру. При этом состав ее меняется, а печень выполняет свои многочисленные функции. В центре кровь сливается в центральную вену дольки. Таким образом, в печени капилляры оказываются между двумя венами. Это явление называется чудесной сетью печени. Из центральной вены дольки кровь стекает в поддольковую вену. Последние объединяются, и через ряд сосудов впадают в печеночные вены, открывающиеся в каудальную полую вену.

В сосудах печени имеются сфинктеры, которые регулируют ток крови в них. Ток крови от вен кишечника, желудка, поджелудочной железы и селезенки через печень до каудальной полой вены называется воротным кровообращением.

5.6. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА

Поджелудочная железа относится к железам с двойной секрецией — внешней и внутренней. Как железа внешней секреции она вырабатывает поджелудочный (панкреатический) сок, содержащий трипсин, хемотрипсин, карбоангидразу, рибонуклеазу, липазу и другие ферменты, расщепляющие белки, жиры и углеводы корма. Как железа внутренней секреции она вырабатывает гормоны (инсулин, глюкагон, липокаин), регулирующие углеводный обмен, участвующие в регуляции белкового и жирового обмена. Внешнесекреторная часть железы составляет 97% ее массы и поэтому определяет ее размеры и форму.

У крупного рогатого скота железа желто-бурого цвета, имеет бугристую поверхность и состоит из тела (средней части), левой и правой долей. Расположена она в правом подреберье и в правой части поясничной области. Тело и правая доля лежат вдоль двенадцатиперстной кишки. Левая доля отходит влево и прилегает к рубцу. Выводной проток открывается в конце двенадцатиперстной кишки. Между долями проходит каудальная полая вена. Иннервируется железа блуждающим и симпатическими нервами. Кровь получает от ветвей чревной артерии.

У свиньи правая доля тянется по двенадцатиперстной кишке до правой почки, левая прилегает к селезенке и левой почке, так что железа лежит в обоих подреберьях и заходит в поясничную область. Выводной проток открывается в двенадцатиперстную кишку на расстоянии 15–25 см от пилоруса.

У лошади железа серовато-розового цвета. Лежит в обоих подреберьях. Тело расположено в 8-образном изгибе двенадцатиперстной кишки. Правая доля слабо отделена от тела, левая лежит на малой кривизне желудка. Главный выводной проток открывается в двенадцатиперстную кишку вместе с печеночным протоком. Иногда встречается добавочный выводной проток, который открывается отдельно.

Гистологическое строение. Поджелудочная железа — компактный орган, сложная альвеолярная железа. Экзокринная паренхима образована эпителием энтодермального происхождения и состоит из концевых отделов и выводных протоков. Концевые отделы имеют форму альвеол, образованы однослойным призматическим эпителием. Обычно в самый мелкий выводной проток, который называется вставочным протоком, открывается несколько альвеол. Такая структура называется *ацинусом*. Экзокринная часть железы, состоящая из ацинусов, носит название ацинозной паренхимы, а клетки, ее составляющие, — ацинозными.

Ацинозная клетка имеет четко выраженную апикальную дифференцировку. Ее базальная, более расширенная часть заполнена массой плоских мешочков гранулярной цитоплазматической сети, воспринимает основные красители, за что называется базофильной, или гомогенной, зоной. Круглое ядро сдвинуто к базальной части клетки. Над ним расположен комплекс Гольджи. В апикальном полюсе клетки накапливаются крупные округлые гранулы секрета — зимоген, в который входят разнообразные ферменты в неактивной форме. Гранулы окрашиваются кислыми красителями, за что эта часть клетки названа оксифильной, или зимогенной, зоной. Секрет выделяется через апикальный полюс мерокринным способом и попадает в систему выводных протоков.

Выводной проток наименьшего диаметра назван *вставочным*, так как вдавливается на разную глубину в альвеолы. В результате клетки его стенки оказываются как бы

вставленными в центр ацинуса и потому называются центро-ацинозными. На срезах их удлиненные светлые ядра можно видеть лежащими внутри альвеол. Диаметр вставочных протоков меньше альвеол. Их стенка образована уплощенными клетками со светлой цитоплазмой, бедной органеллами. Вставочные протоки объединяются сначала в мелкие внутридольковые выводные притоки, затем в более крупные внутридольковые протоки и, наконец, в междольковые выводные протоки. Последние образуют общий выводной проток поджелудочной железы, идущий к двенадцатиперстной кишке. По мере увеличения диаметра протока высота его эпителия увеличивается, а окружающие их прослойки соединительной ткани утолщаются и уплотняются.

Эндокринная паренхима составляет около 3% массы поджелудочной железы, представлена панкреатическими островками (островки Лангерганса). Они имеют неправильно-округлую эллипсоидную или отростчатую форму, хорошо снабжаются кровью. В островке обычно можно видеть несколько капилляров. Состоят островки из клеток нескольких типов, вырабатывающих разные гормоны, друг от друга отличаются только при специальной обработке. Островковые клетки мельче ацинозных и светлее. Все они содержат мелкие митохондрии, хорошо развитый комплекс Гольджи и секреторные гранулы, характерные для каждого вида клеток.

Самые многочисленные — до 70–75% — В- или β -клетки. Вырабатываемый ими инсулин способствует утилизации глюкозы тканями и превращению ее в гликоген, чем снижает уровень глюкозы в крови. А- или α -клетки составляют 20%. Эти клетки вырабатывают глюкагон — гормон, противоположный по действию инсулину. Он способствует расщеплению гликогена до глюкозы и выведению ее в кровь. Среди остальных клеток различают еще несколько типов, вырабатывающих гормоны, по-видимому, регулирующие белковый и липидный обмены. Предполагают, что среди этих клеток находятся и камбиальные элементы. Вместе с тем на границе островков найдены переходные формы клеток — островково-ацинозные. В них есть как зимогенные гранулы, так и гранулы, характерные для эндокринных клеток. Возможно, эти клетки также являются источником пополнения клеток островков. У островков нет оболочек, отделяющих их от экзокринной паренхимы.

5.7. ЗАДНЯЯ КИШКА, ИЛИ ТОЛСТЫЙ КИШЕЧНИК

Толстый кишечник у сельскохозяйственных животных в среднем в 4 раза короче тонкого. У крупного рогатого скота его длина достигает 11 м, у овцы — 7 м, у лошади — 9 м, у свиньи — 4 м. На всем протяжении он имеет неодинаковый диаметр. В его состав входят слепая, ободочная и прямая кишки. В толстом кишечнике происходит всасывание в основном воды и растворенных в ней солей, а также формирование каловых масс. У некоторых травоядных с объемистым кишечником (лошадь) идут и процессы расщепления корма с участием обитающей здесь микрофлоры. Слепая кишка — у крупного рогатого скота имеет длину 30–70 см и наибольший по сравнению с другими кишками диаметр. Она гладкая, цилиндрической формы, лежит в правой подвздошной и поясничной областях. Иннервируется ветвями блуждающего нерва и краниального брыжеечного сплетения. Васкуляризация осуществляется краниальной брыжеечной артерией. У свиньи слепая кишка короткая и широкая. От ее стенки отходят три продольных мышечных тяжа, которые собирают стенку в поперечные складки и карманы. У лошади кишка в форме запятой огромных размеров.

Ободочная кишка у крупного рогатого скота длиной 6–9 м, гладкая, небольшого диаметра, имеет форму диска. В ней различают начальную петлю, спиральный лабиринт и конечную петлю. Расположена кишка в правой половине брюшной полости, в правом подреберье. Иннервируется брыжеечными сплетениями, содержащими ветви симпатических и парасимпатических нервов. Васкуляризируется ветвями краниальной брыжеечной артерии, а конечный участок — каудальной брыжеечной артерией. У свиньи ободочная кишка расположена в левой половине брюшной полости, основанием прикрепляется к поясничной мускулатуре. У лошади ободочная кишка самая крупная по своим размерам, в форме двойной подковы. Она имеет 2 тени и 2 ряда карманов, висит на длинной брыжейке и занимает свободное пространство в поясничной, левой подвздошной, лонной и левой паховой областях.

Прямая кишка — короткий прямой участок толстого кишечника, расположенный в тазовой полости. Краниальная часть кишки подвешена на короткой брыжейке, кау-

дальняя одета адвентицией, соединяющей ее с окружающими органами. В конце прямой кишки у свиньи и лошади есть ампулообразное расширение. Заканчивается прямая кишка анусом — заднепроходным отверстием. Прямая кишка и анус соединены мышцами с костями таза. В стенке ануса имеются мышцы, образующие его сфинктер. Иннервируется тазовым сплетением, васкуляризируется артериями прямой кишки, отходящими от брюшной аорты и внутренней подвздошной артерии.

Гистологическое строение толстого кишечника. Стенка состоит из слизистой оболочки, подслизистой основы, мышечной и серозной оболочек. Основная особенность слизистой оболочки — отсутствие ворсинок. Эпителий у нее однослойный, цилиндрический, каемчатый, за исключением конечного участка прямой кишки, где он становится многослойным, плоским, и происходит из эктодермы. Кишечные крипты глубже и лежат чаще, чем в тонком кишечнике. Они построены из таких же видов клеток, но преобладают бокаловидные. Вырабатываемая ими слизь способствует эвакуации более плотных масс, заполняющих толстый кишечник. В собственной пластинке слизистой оболочки располагаются большие скопления лимфоидной ткани в виде пейеровых бляшек. Мышечная пластинка представлена кольцевым и продольным слоями.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ

Система органов дыхания состоит из воздухоносных путей (нос с носовой полостью, гортань, трахея и бронхи легкого) и респираторных отделов (ацинусы легкого и альвеолы). Она осуществляет газообмен между организмом и окружающей средой — так называемое внешнее дыхание. В процессе дыхания происходит поступление кислорода из окружающей среды в кровь, и углекислый газ движется в обратном направлении. Кроме газообмена, аппарат дыхания выполняет и другие функции: очищает вдыхаемый воздух от пыли, микроорганизмов, согревает и увлажняет его; участвует в терморегуляции, водно-солевом обмене, иммунологической защите. В гортани расположен голосовой аппарат, в носовой полости — орган обоняния.

6.1. ДЫХАТЕЛЬНЫЕ ПУТИ

Нос — начальный участок дыхательных путей. В нем воздух согревается, увлажняется, анализируется на запах. Снаружи нос покрыт кожей с волосами, лишь на кончике носа их нет (кроме лошадей). Кожа здесь толстая, пигментированная, влажная и прохладная от секрета серозных желез, расположенных в дерме. Этот участок называется носовым зеркальцем у мелкого рогатого скота, носогубным зеркальцем у крупного рогатого скота, хоботковым зеркальцем у свиньи. У свиньи в кончике носа — пяточке — заключена хоботковая кость.

Носовая полость имеет четыре входных отверстия — ноздри и два выходных — хоаны. К стенкам ноздрей прикреплены хрящи, благодаря которым ноздри остаются от-

крытыми. Подвижность ноздрей обеспечивается специальными мышцами, которые хорошо развиты у лошадей. Внутри полость носа разделена продольной хрящевой носовой перегородкой, которая является продолжением перпендикулярной пластинки решетчатой кости. В каждой половине носовой полости имеется по две носовые раковины: более узкая — дорсальная и более широкая — вентральная. В заднем верхнем участке носовой полости расположен лабиринт решетчатой кости. Стенки носовой полости, носовые раковины, лабиринт решетчатой кости и носовая перегородка покрыты слизистой оболочкой.

У входа в носовую полость — в преддверии носовой полости слизистая оболочка выстлана многослойным плоским эпителием, в области лабиринта решетчатой кости — обонятельным эпителием, в остальных участках — многорядным мерцательным эпителием.

В собственной пластинке слизистой оболочки разветвляется большое количество сосудов, что способствует лучшему согреванию воздуха. Пройдя носовую полость, воздух попадает в глотку, оттуда — в гортань.

Гортань лежит под глоткой и проводит воздух в трахею, не допускает попадания пищи в дыхательные пути и содержит голосовой аппарат. Состоит гортань из пяти хрящей: надгортанника, щитовидного, двух черпаловидных и кольцевидного. Надгортанник, закрывающий вход в гортань при прохождении пищевого кома, и частично черпаловидные хрящи состоят из эластического хряща, остальные — из гиалинового хряща, обеспечивая зияние гортани. В полости гортани между черпаловидными и щитовидными хрящами расположены две голосовые складки с голосовой щелью между ними. В основе голосовой складки лежат эластическая голосовая связка и голосовая мышца.

Трахея — трубка, в стенке которой заключены незамкнутые хрящевые кольца, обеспечивающие ее зияние. Хрящи соединены друг с другом кольцевидными связками. Их края соединены трахейными мышцами, которые могут уменьшить просвет трахеи. Место деления называется бифуркацией. У рогатого скота трахея содержит 46–50 хрящей. У свиньи в трахее 32–36 колец, у лошадей 48–60 колец. В грудной полости на уровне 4–6-го ребра трахея делится на два главных бронха. Иннервируется трахея блуждающим нервом, васкуляризируется ветвями общей сонной артерии.

Гистологическое строение. Стенка трахеи состоит из слизистой оболочки, подслизистой основы, фиброзно-хрящевой оболочки и адвентиции. Эпителий *слизистой оболочки* одноклеточный, мерцательный. В его состав входят реснитчатые, слизистые и эндокринные (энтерохромаффинные) и базальные клетки. Реснитчатые клетки цилиндрической формы, высокие, на апикальном полюсе несут 250–300 ресничек, продвигающих слизь в сторону глотки. Бокаловидные клетки вырабатывают слизь, увлажняющую поверхность эпителия. Эндокринные клетки вырабатывают пептидные гормоны и биогенные амины: норадреналин, дофамин, серотонин, регулируют тонус мышечных элементов трахеи. Базальные клетки лежат на базальной мембране. Считается, что они выполняют камбиальную функцию. От собственной пластинки слизистой оболочки эпителий отделен хорошо выраженной базальной мембраной.

Собственная пластинка слизистой оболочки образована слоем рыхлой волокнистой соединительной ткани. В ней встречаются скопления лимфоцитов и лимфатические фолликулы. *Подслизистая основа* образована рыхлой волокнистой соединительной тканью. В ней залегают сложные серозно-слизистые железы, их секрет увлажняет поверхность слизистой. В подслизистой основе расположены сосудистые и нервное сплетения. *Фиброзно-хрящевая оболочка* образована соединительной тканью с правильно расположенными в ней хрящевыми кольцами, которые образованы гиалиновым хрящом. Между незамкнутыми концами хрящей лежит поперечная мышца трахеи из гладкой мышечной ткани.

Адвентиция покрывает трахею на всем протяжении, так как в грудной полости она проходит в средостении.

6.2. ЛЕГКИЕ

Легкие — крупный парный орган дыхания, в котором осуществляется газообмен между вдыхаемым воздухом и кровью. Легкие имеют форму конуса и заполняют собой практически всю грудную клетку, повторяя ее форму, за исключением средостения, в котором находятся сердце, пищевод, трахея и крупные сосуды.

Главный бронх, нервы и сосуды образуют корень легкого. На каждом легком различают краниальную (верхушечную), среднюю (сердечную) и каудальную (диафрагмаль-

ную) доли. У свиньи легкие более округлые. У лошади легкие очень крупные, длинные, слабо разделенные на доли.

Сосуды легких. Все функции легких теснейшим образом связаны с кровью. Этим объясняется чрезвычайно обильное кровоснабжение органа. Функциональные сосуды легких образуют легочный (малый) дыхательный круг кровообращения. Начинается он легочной артерией, которая несет венозную кровь в легкие. Здесь она разветвляется до капилляров, где и происходит газообмен. Артериальная кровь собирается в легочные вены, несущие кровь к сердцу. Сосудом, питающим ткань легкого, является бронхиальная артерия, отходящая от грудной аорты.

Плевра — парная серозная оболочка грудной полости. Ее париетальный листок прирастает к внутригрудной фасции и в зависимости от расположения называется реберной и диафрагмальной плеврой. Ее висцеральный листок прирастает к легким, образуя легочную плевру, с легких переходит на средостение — средостенная плевра и на сердце — сердечная плевра. Между париетальным и висцеральным листками сохраняется щелевидная, герметично замкнутая парная плевральная полость, имеющая отрицательное давление и небольшое количество плевральной жидкости, достаточное для смазывания ее стенок. При расширении грудной клетки под действием мышц-инспираторов легкие растягиваются благодаря присасывающему действию отрицательного давления в плевральных полостях. В легкие засасывается воздух — происходит вдох. Выдох осуществляется пассивно при расслаблении мышц-вдыхателей и под воздействием эластической ткани легкого.

Легкое — компактный орган, покрытый снаружи серозной оболочкой — легочной плеврой. Соединительнотканная строма легкого развита слабо. Она образует тонкую, но плотную капсулу, междольковые прослойки, в которых проходят сосуды, нервы и бронхи и нежный остов долек. Паренхима легкого образована воздухоносными путями — бронхиальным деревом и респираторными (дыхательными) отделами — альвеолярным деревом. В состав бронхиального дерева входят крупные, средние, мелкие бронхи и бронхиолы.

Крупные бронхи по строению своей стенки похожи на трахею. Эпителий слизистой оболочки многорядный, мерцательный с теми же видами клеток, что и в трахее. В собственной пластинке слизистой оболочки имеются пучки

гладкомышечных клеток. В подслизистой основе имеются сложные трубчато-альвеолярные слизисто-серозные железы. С уменьшением диаметра бронхов видоизменяется и их структура. В **средних бронхах** эпителий многорядный, мерцательный, но высота его меньше, чем в крупных. Уменьшается толщина слизистой оболочки и подслизистой основы. Увеличивается количество мышечных элементов и желез. Сохраняется сеть эластических волокон. Стенка **малых бронхов** гораздо тоньше. Эпителий однорядный. В его состав входят наряду с другими безреснитчатые и специальные секреторные клетки. Мышечная пластинка слизистой хорошо развита и может регулировать просвет бронха. Большая часть бронхиального дерева разветвляется за пределами долек легкого. В дольку легкого вступает **бронхиола** или дольковый бронх и разветвляется на несколько терминальных бронхиол.

Терминальная бронхиола является конечным звеном воздухоносного пути. Каждая терминальная бронхиола разделяется на респираторные бронхиолы. От каждой респираторной бронхиолы идут два респираторных (альвеолярных) хода, оканчивающиеся альвеолярными мешками. В стенках респираторных бронхиол, ходов и мешков есть тонкостенные пузырьки с широким отверстием — *альвеолы*. Участок респираторного отдела, связанный с одной терминальной бронхиолой, называется ацинус. В состав дольки обычно входит несколько (10–20) ацинусов. Количество альвеол в ацинусе увеличивается от его начальных участков к конечным. Альвеола — пузырек, стенка которого образована двумя видами клеток альвеолярного эпителия, расположенного на базальной мембране. Поверхность альвеолы покрыта респираторными альвеолоцитами — очень тонкими (0,2–3 мкм в высоту) и обширными по площади клетками, несколько утолщенными (5 мкм) лишь около ядра. Клетки эти покрыты сурфактантом — веществом, препятствующим слипанию альвеол. Другой тип клеток — большие альвеолоциты — крупные клетки с большим ядром, секреторными гранулами в цитоплазме и микроворсинками. Они вырабатывают сурфактант. Все эти структуры имеют малую толщину, так что воздушно-гематический барьер не превышает 0,3–0,5 мкм и газообмен совершается путем диффузии благодаря разности парциальных давлений O_2 и CO_2 в крови и в воздухе альвеол.

СИСТЕМА ОРГАНОВ ВЫДЕЛЕНИЯ

В состав системы органов мочевыделения входят почки, мочеточники, мочевой пузырь, мочеиспускательный канал, мочеполовой синус (у самок) или мочеполовой канал (у самцов).

7.1. ПОЧКИ

Типы почек. В процессе филогенеза животных разных семейств и родов образовалось несколько типов дефинитивной почки в зависимости от степени срастания ее участков: множественная, бороздчатая многососочковая, гладкая много- и однососочковая. Множественная почка наиболее раздробленная. Она состоит как бы из отдельных почечек (до 100 и более), соединенных прослойками соединительной ткани и капсулой в единый компактный орган. Каждая почечка состоит из коркового и мозгового вещества и соединена с собственной чашечкой. От каждой чашечки отходит стебелек. Стебельки объединяются в мочеточник, отводящий мочу от почки. Такая почка присуща медведю, выдре, китообразным. В бороздчатой многососочковой почке отдельные почечки (дольки почки) соединены друг с другом средними участками. Корковое вещество долек отграничено бороздами друг от друга, а мозговое образует большое количество сосочков, каждый из которых опущен в свою чашечку. Такие почки у крупного рогатого скота. В гладких многососочковых почках корковое вещество почечных долек слилось, а мозговое образует отдельные сосочки. Такие почки у свиньи, человека. В гладких однососочковых почках слилось не только корковое, но и мозговое

вещество с образованием одного крупного сосочка. Такие почки у большинства млекопитающих, а из домашних животных у лошади, мелкого рогатого скота, собаки.

Почка в большинстве случаев бобовидной формы, буро-красного цвета. На медиальном крае есть углубление — ворота почки, ведущие в почечную ямку — синус. В ворота почки входят артерии, выходят вены и мочеточник. В синусе расположена лоханка и другие разветвления мочеточника. На продольном разрезе в почке видны три зоны: корковая, мозговая и промежуточная. Корковая зона лежит на периферии, буро-красного цвета и является мочеотделительной, так как в основном состоит из нефронов. Мозговая зона лежит в центральных участках органа, буровато-желтоватого цвета и является мочеотводящей. Пограничная зона, расположенная между корковой и мозговой зонами, темно-красного цвета, содержит большое количество крупных сосудов.

Почки крупного рогатого скота овальные, относятся к типу бороздчатых многососочковых. Корковая мочеотделительная зона почки разделена на доли. Пограничная зона хорошо выражена. Мозговая зона в каждой доле имеет форму пирамиды, основанием направленной к корковой зоне, а вершиной, называемой сосочком, — в чашечку. В почке крупного рогатого скота насчитывается 16–35 почечных пирамид. Вершины почечных сосочков испещрены сосочковыми отверстиями, через которые моча стекает в почечные чашечки — конечные разветвления мочеточника. Из чашечек моча стекает по стебелькам в 2 протока, которые в области ворот объединяются в один мочеточник. Иннервируется симпатическими нервами. Васкуляризуется почечной артерией.

У свиньи почки гладкие многососочковые, бобовидные. Пирамид 10–12, столько же сосочков. Некоторые сосочки могут слиться. К сосочкам подходят чашечки, открывающиеся непосредственно в почечную лоханку, расположенную в синусе почки.

У лошади почки гладкие, однососочковые. Правая почка сердцевидной формы, левая — бобовидная. Пограничная зона широкая, хорошо выражена. Количество почечных пирамид достигает 40–64.

Гистологическое строение. Почка — компактный орган. Паренхима образована эпителием, структуры которого мо-

гут функционировать лишь в тесном контакте с кровеносной системой. *Нефрон* — основная структурно-функциональная единица почки. В почках крупного рогатого скота до 8 млн нефронов. Нефрон образован однослойным эпителием и состоит из капсулы нефрона, проксимального отдела, петли нефрона (петля Генле) и дистального отдела. Капсула нефрона имеет вид двустенной чаши, ее внутренняя стенка (внутренний листок) тесно связана с кровеносными капиллярами. Наружный листок капсулы построен однослойным плоским эпителием. Между листками капсулы имеется щелевидная полость капсулы. Капилляры анастомозируют друг с другом, образуя сосудистый клубочек из 50–100 петель. Кровь к сосудистому клубочку поступает по приносящей артериоле. Капилляры клубочка объединяются в выносящую артериолу. Расположение капилляров между двумя артериолами называется чудесной артериальной системой почки.

В эндотелии капилляров имеются щели и многочисленные фенестры — подобия очень мелких пор, что способствует просачиванию (фильтрации) плазмы. Эпителий внутреннего листка капсулы тесно прилежит к эндотелию капилляров, повторяя все их изгибы, отделяясь лишь базальной мембраной. Он образован своеобразными плоскими отростчатыми клетками диаметром 20–30 мкм — подоцитами. В результате образуется биологический *почечный фильтр*, обладающий избирательной способностью. В норме через него не проходят клетки крови и крупные молекулы белков. Остальные части плазмы могут войти в состав первичной мочи, которая поэтому мало отличается от плазмы крови. Количество первичной мочи — клубочкового фильтрата — у крупных животных составляет несколько сотен литров в сутки.

Клубочковый фильтрат попадает в каналец нефрона. В нем происходит обратное избирательное всасывание в кровоток (*реабсорбция*) составных частей клубочкового фильтрата. Во вторичной моче в 90 раз меньше воды, натрия, в 50 раз меньше хлоридов, в 70 раз больше концентрация мочевины, в 30 раз — фосфатов, в 25 раз — мочевой кислоты. Сахар и белок в норме отсутствуют. Реабсорбция начинается и активнее всего протекает в проксимальном отделе нефрона. *Проксимальные извитые канальцы* имеют диаметр около 60 мкм, лежат в корковом веществе, изгибаясь

в непосредственной близости от почечного тельца. Клетки проксимального извитого канальца на апикальном полюсе, обращенном в просвет канальца, несут большое количество микроворсинок, формирующих щеточную каемку — приспособление для активного всасывания веществ. Округлое ядро сдвинуто к базальному полюсу. Плазмолемма базального полюса образует глубокие впячивания в виде складок внутрь клетки. Между этими складками рядами лежат удлиненные митохондрии. Клетки активно всасывают глюкозу, аминокислоты, воду и соли. На протяжении проксимального отдела реабсорбируется все количество сахара, аминокислот и мелких белковых молекул, попавших в клубочковый фильтрат, 85% воды и натрия.

В петле нефрона различают нисходящую и восходящую части. В нем происходит всасывание солей и выведение их в тканевую жидкость. В стенках дистального извитого канальца — в нем происходит реабсорбция воды и солей. Дистальный извитой каналец расположен в корковом веществе и одним своим участком соприкасается с почечным тельцем между приносящей и выносящей артериолами. В этом месте, называемом *плотным пятном*, клетки дистального извитого канальца высокие и узкие. Предполагают, что они улавливают изменение содержания натрия в моче. Во время нормальной работы почек активно функционирует 30% нефронов. При введении мочегонных средств—95–100%.

7.2.

МОЧЕТОЧНИКИ, МОЧЕВОЙ ПУЗЫРЬ И МОЧЕИСПУСКАТЕЛЬНЫЙ КАНАЛ

Мочеточники — длинные узкие трубочки, идущие от ворот почек до мочевого пузыря вдоль боковых стенок брюшной полости, входят в дорсальную стенку мочевого пузыря, некоторое время идут косо в толще его стенки между мышечной и слизистой оболочками и открываются в его полость в области шейки. Из-за этого при растяжении мочевого пузыря поступающей мочой мочеточники ущемляются и поступление мочи в мочевой пузырь прекращается. Благодаря перистальтическим сокращениям (1–4 раза в минуту) моча прогоняется по мочеточнику к мочевому пузырю.

Мочевой пузырь — полый орган грушевидной формы. В нем различают тело и суженную каудально направленную шейку. Шейка мочевого пузыря переходит в мочеис-

пускательный канал — короткую трубку, отходящую от мочевого пузыря и впадающую в каналы половых путей. У самок открывается щелевидным отверстием в вентральной стенке влагалища, после чего общий участок мочевыделительных и половых путей называется мочеполовым преддверием или синусом. У самцов недалеко от начала мочеиспускательного канала в него впадают семяпроводы, после чего он называется мочеполовым каналом и открывается на головке полового члена. Мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал являются трубкообразными органами. Их слизистая оболочка выстлана многослойным переходным эпителием. Собственная пластинка слизистой образована рыхлой соединительной тканью. Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью, хорошо развита, особенно в мочеточниках, мочевом пузыре, где она образует три слоя. Снаружи мочеточники и краниальная часть мочевого пузыря покрыты серозной оболочкой.

СИСТЕМА ОРГАНОВ РАЗМНОЖЕНИЯ

Половая система плацентарных млекопитающих включает в себя половые железы — семенники у самцов и яичники у самок, в которых развиваются половые клетки и вырабатываются половые гормоны; половые пути — семяпроводы у самцов и яйцеводы самок, по которым проходят половые продукты; органы совокупления — половой член у самцов, влагалище у самок — для оплодотворения самок; кроме того, у самок развивается орган внутриутробного развития плода — матка. Половая система обеспечивает передачу жизни от родителей потомству из поколения в поколение, т. е. является системой, обеспечивающей существование вида. Половые гормоны участвуют в регуляции белкового, липидного обменов, являются анаболическими гормонами и определяют развитие вторичных половых признаков.

8.1.

ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМЦА

Семенник — парный орган эллипсоидной формы, в котором у половозрелых животных происходит сперматогенез и вырабатываются половые гормоны. Семенник — компактный орган, снаружи одетый серозной или собственной влагалищной оболочкой. Под ней расположена белочная оболочка, образованная плотной соединительной тканью. В области головчатого конца соединительная ткань от белочной оболочки проникает в центр семенника, формируя средостение семенника. От средостения во все стороны отходят тонкие соединительнотканые перегородки — септы, или трабекулы, которые делят семенник на дольки. Белочная оболочка, средостение и септы — это *строма семенника*. Каждая долька образована 2–3 извитыми семенными канальцами и располо-

женной между ними интерстициальной тканью с небольшим количеством рыхлой соединительной ткани. Каждый извитой семенной каналец имеет длину до нескольких десятков сантиметров и ширину 0,1–0,2 мм, покрыт тонкой собственной соединительнотканной оболочкой. Его стенка состоит из сперматогенного эпителия на разных стадиях развития и поддерживающих клеток. Сперматогенез идет волнообразно, поэтому на протяжении извитого канальца можно увидеть его разные стадии. В интерстициальной ткани находятся группы эндокринных клеток. Эти крупные светлые клетки с крупными круглыми ядрами вырабатывают мужские половые гормоны — андрогены (тестостерон). По выходе из долек в средостение извитые канальцы переходят в прямые семенные канальцы. Эти канальцы переплетаются друг с другом, образуя сеть семенника. Васкуляризация семенника осуществляется семенниковой (внутренней семенной) артерией. Иннервация — нервами вегетативной нервной системы.

Придаток семенника — часть семявыносящих путей. Состоит из головки, тела и хвоста. Головка придатка образована 12–20 выносящими канальцами, в которые вливаются канальцы сети семенника. В придатке семенника происходит накопление и созревание спермиев. Продвижение спермиев по придатку осуществляется благодаря сокращению гладкомышечных клеток его стенки. Сами спермии неподвижны. Семенники с придатками подвешены на семенных канатиках и заключены в семенниковый мешок.

Семенниковый мешок — выпячивание брюшной стенки со всеми ее слоями, последовательно одевающими семенники. Внутренние слои, непосредственно прилежащие к семеннику и придатку, образованы серозными оболочками. Наружные слои семенникового мешка образуют мошонку. Опускаясь из брюшной полости в мошонку, семенники увлекают за собой висцеральный листок серозной (перитонеальной) оболочки. Тесно прилегая к семеннику и придатку, она становится специальной влагалищной оболочкой семенника и придатка семенника. Париетальный листок серозной оболочки выстилает изнутри семенниковый мешок и образует общую влагалищную оболочку семенника и придатка. Между влагалищными оболочками имеется щелевидная влагалищная полость. Небольшое количество серозной жидкости, находящейся в полости, способствует скольжению семенников и уменьшает возможность их ущемления. Снаружи

к общей влагалищной оболочке прикрепляется мышца — подниматель семенника, которая отходит от внутренней косой брюшной мышцы. Общая влагалищная оболочка рыхло соединена с мошонкой и при разрезе мошонки во время кастрации легко от нее отделяется вместе с заключенными в нее семенником и придатком.

Мошонка состоит из кожи и мышечноэластической оболочки, сросшихся между собой. Внутренний слой мошонки — мышечноэластическая оболочка — образован за счет фасции, подкожного слоя и гладкой мышечной ткани. Он образует перегородку мошонки, разделяющую полость мошонки на две камеры. В каждой камере заключено по одному семеннику с придатком. *Семенной канатик* — это складка брыжейки семенника в виде сплющенного конуса, куда заключены сосуды, нервы, мышца — внутренний подниматель семенника и семяпровод. Семенной канатик отходит от придатка семенника и через паховый канал проникает в брюшную полость.

Семяпровод отходит от хвоста придатка, идет в составе семенного канатика, достигнув брюшной полости и впадает в мочеиспускательный канал, который с этого места называется мочеполовым. Семяпровод — парный узкий трубкообразный орган. Его стенка состоит из слизистой, мышечной и серозной оболочек. Спермии передвигаются по семяпроводу благодаря сокращению его мышечной оболочки. Конечный участок семяпровода у быка, барана и жеребца утолщен. Это железистая часть или ампула семяпровода. В ее стенке развиваются железы, секрет которых, добавляясь к семени, питает спермии.

Мочеполовой канал служит для выведения мочи и спермы. Начинается он с впадения семяпроводов в мочеиспускательный канал и заканчивается на головке полового члена. В нем различают тазовую и половочленную части. В тазовую часть мочеполового канала открываются добавочные половые железы. Их секрет вместе со спермиями составляет сперму. Половочленная часть проходит в вентральной части полового члена. Конец мочеполового канала у быка и хряка не выходит за пределы головки полового члена, у барана образует мочеполовой отросток, выходящий за пределы головки. Стенка мочеполового канала образована слизистой оболочкой, кавернозным телом и мышечной оболочкой. Слизистая оболочка покрыта многослойным эпителием. Кавернозное тело представляет собой соединительнотканную оболочку с

большим количеством коллагеновых и эластических волокон. В этом слое заложено густое венозное сплетение с расширениями — лакунами. При их наполнении кровью расширяется просвет мочепоолового канала.

Добавочные половые железы: пузырьковидные, предстательная, луковичные. *Пузырьковидная железа* — парная, сложная, трубчато-альвеолярная. Железа вырабатывает густой клейкий секрет. Высказывается мнение, что он служит для питания спермиев, а также может образовывать влагалищную пробку в половых путях самки, препятствующую вытеканию спермы. *Предстательная железа* — сложная, альвеолярно-трубчатая, протоки ее открываются в мочепооловой канал. Ее секрет поддерживает двигательную активность спермиев и, по некоторым данным, нейтрализует кислую среду влагалища. *Луковичная (бульбоуретральная) железа* парная, сложная, альвеолярно-трубчатая, расположена на конце тазовой части мочепоолового канала. У быка и жеребца имеет размеры 3–4 см, у барана — 2–3 см. Секрет ее, вероятно, предохраняет спермии от остатков мочи в мочепооловом канале.

Половой член — орган совокупления. В нем различают корень, тело и головку. На всем протяжении он построен из плотной соединительной ткани и кавернозных тел и содержит *мочепооловой канал*. Плотная соединительная ткань формирует белочную оболочку, от которой отходят перегородки — трабекулы. Между трабекулами образуются ходы и расширения, выстланные эндотелием — каверны. Обильный приток крови к кавернам во время полового возбуждения приводит к увеличению и напряжению полового члена — эрекции. В дорсальной стороне пениса проходят сосуды. На вентральной его стороне имеется желобок, в котором залегает мочепооловой канал. Корень и тело полового члена закрыты снаружи кожей туловища. В области головки кожа образует складку — *препуций*, или *крайнюю плоть*, складку кожи, закрывающую передний конец пениса.

8.2. ПОЛОВАЯ СИСТЕМА САМКИ

В половую систему самки входят яичники, яйцеводы, матка, влагалище, мочепооловое преддверие (синус), наружные половые органы.

Яичник — парный орган, в котором у половозрелых животных происходит оогенез и вырабатываются половые

гормоны (см. рис. 7). Яичник — компактный орган. Сверху покрыт поверхностным эпителием, под ним залегает слой плотной соединительной ткани — белочная оболочка яичника. За исключением белочной оболочки, строма яичника образована рыхлой соединительной и ретикулярной тканями и упаковывает корковое вещество, или фолликулярную зону, и мозговое вещество, или сосудистую зону.

Корковое вещество у большинства животных лежит под белочной оболочкой по периферии яичника, у кобылы — в центре яичника, лишь в области овуляционной ямки выходит на периферию. Строма коркового вещества образована соединительной тканью с незначительным количеством волокон и большим количеством крупных веретеновидных клеток. Основную массу коркового вещества составляют *фолликулы* на разных этапах стадии роста. Ближе к белочной оболочке залегают примордиальные и первичные фолликулы. Примордиальны фолликулы — мелкие округлые структуры, в которых ооцит I порядка окружен одним слоем низких фолликулярных клеток. Число примордиальных фолликулов у половозрелых животных постоянно уменьшается, так как часть их вступает в рост и становится первичными фолликулами. В первичных фолликулах ооцит I порядка окружен одним слоем кубических или цилиндрических фолликулярных клеток. Последние размножаются и одевают ооцит I порядка несколькими слоями. Они питают половую клетку и вырабатывают гормон *эстроген*. Образуется вторичный (растущий) фолликул. Эти фолликулы и их ооциты I порядка крупнее первичных и располагаются в корковом веществе глубже.

В процессе деятельности фолликулярных клеток между ними накапливается жидкость. Образуется пузырчатый (третичный) фолликул, имеющий крупные размеры и сложное строение. В момент овуляции созревающая половая клетка выпадает в просвет яйцевода, а полость фолликула заполняется кровью. В нее прорастают клетки текальной оболочки, видоизменяются фолликулярные клетки, они превращаются в лютеоциты — клетки, вырабатывающие гормон *прогестерон*, появляется *желтое тело* — временная железа внутренней секреции. Если беременность не наступила, желтое тело редуцируется, а если наступила — желтое тело развивается и поддерживает развитие плаценты.

В корковом веществе яичника наряду с ростом фолликулов происходит и обратный процесс — их гибель, или

атрезия. Сочетанным действием гормонов эстрогенов и прогестерона под регулирующим влиянием гонадотропных гормонов гипофиза осуществляются процессы роста и созревания половых клеток, рост и атрезия фолликулов, овуляция.

В мозговом веществе разветвляется большое количество сосудов, проникающих в яичник со стороны брыжейки. Их ветви из мозгового вещества проникают в корковое, принося к фолликулам питательные вещества.

Яйцепровод (яйцевод) — парный трубкообразный орган, в котором женские половые клетки завершают стадию созревания, происходит оплодотворение и начинается дробление зиготы. Он имеет вид извилистой трубки, расположенной между яичником и маткой, длиной у коровы 20–30 см, овцы — 15–20 см, свиньи — 15–30 см, кобылы — 10–30 см с двумя отверстиями: яичниковым и маточным. На яичниковом конце имеется воронкообразное расширение — воронка яйцевода с изрезанными краями — бахромкой воронки. В него из яичника в момент овуляции попадает *яйцеклетка*. Маточное отверстие яйцевода открывается в конце рога матки. Яйцепровод лежит в брыжейке яйцевода, которая является частью широкой маточной связи.

Стенка яйцевода образована слизистой, мышечной и серозной оболочками. Слизистая оболочка выстлана однослойным мерцательным эпителием. Он состоит из реснитчатых и безреснитчатых секреторных клеток, вырабатывающих слизистый секрет. Собственная пластинка слизистой оболочки образована рыхлой соединительной тканью с многочисленными продольными складками. Мышечная оболочка образована гладкой мышечной тканью и состоит из двух слоев. Кольцевой слой развит хорошо, продольный слой лучше развит у маточного конца яйцевода. Серозная оболочка имеет типичное строение. Движение яйцеклетки по яйцеводу осуществляется током слизи, движением ресничек эпителия и сокращением мышечной оболочки.

Матка — непарный орган для внутриутробного развития зародыша и плода. У сельскохозяйственных животных относится к типу двурогих. Она состоит из рогов, тела и шейки. *Рога* и *тело* матки содержат полость матки, которая переходит в канал *шейки* матки. Шейка толстостенная, длиной 7–11 см. Канал шейки обрамлен продольными складками, что способствует замыканию канала. В шейке имеется внутреннее маточное отверстие, открывающееся в тело,

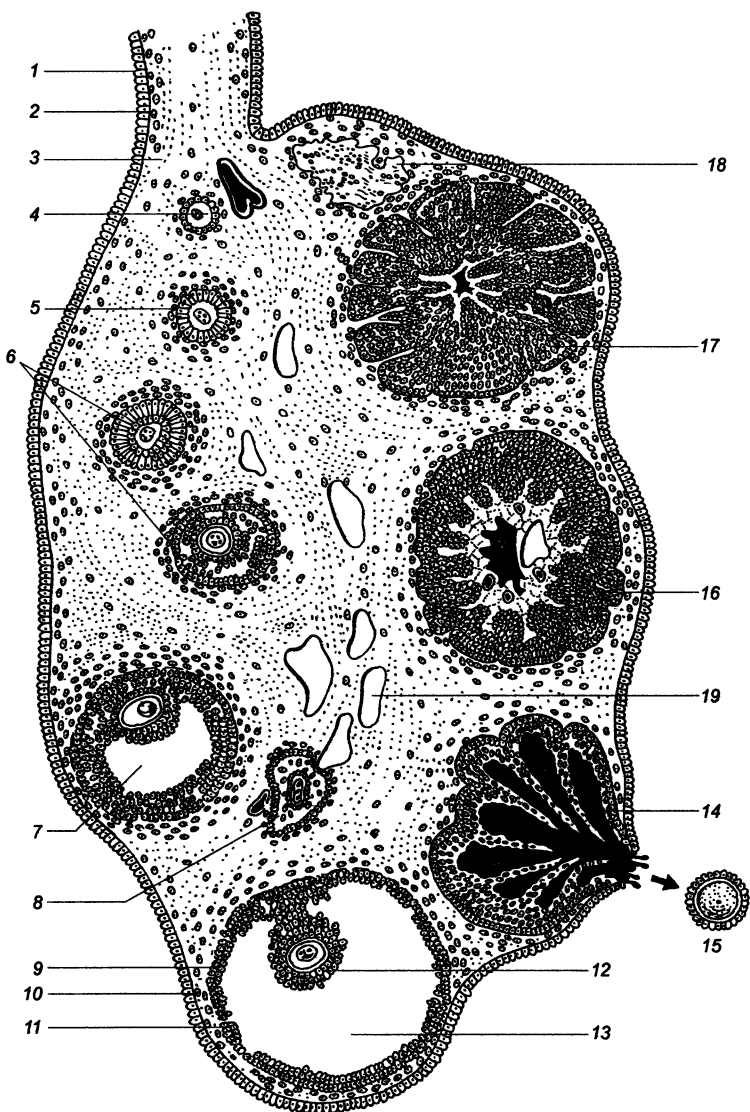


Рис. 7
Схема строения яичника:

1 — связка яичника; 2 — поверхностный эпителий; 3 — белочная оболочка; фолликулы: 4 — примордиальный, 5 — первичный, 6 — растущий и 7 — пузырчатый; 8 — атретическое тело; 9 — зрелый фолликул; 10 — тека; 11 — гранулеза; 12 — яйценосный бугорок с ооцитом I порядка; 13 — полость фолликула; 14 — овулировавший фолликул; 15 — ооцит II порядка; 16 — желтое тело в стадии формирования и 17 — расцвета; 18 — беловатое тело; 19 — кровеносные сосуды мозгового вещества.

и наружное маточное отверстие, открывающееся во влагалище. Шейка несколько выступает во влагалище, образуя влагалищную порцию матки. Матка подвешена на маточной брыжейке или широкой маточной связке, которая краниально продолжается в брыжейку яичника и яйцепровода. Матка расположена в лонной области. При беременности распространяется в правую половину брюшной полости. Иннервируется тазовыми нервами подчревного сплетения, васкуляризируется передней, средней и задней маточными артериями.

Матка — трубкообразный орган. Ее стенка образована слизистой, мышечной и серозной оболочками. Слизистая оболочка — эндометрий — выстлана у большинства млекопитающих однослойным цилиндрическим эпителием, вырабатывающим слизь. В определенные периоды цикла эпителий может меняться на многорядный или многослойный. Встречаются в нем и реснитчатые клетки, особенно в рогах матки. Собственная пластинка слизистой образована соединительной тканью с большим количеством разнообразных клеток. В области рогов и тела залегают простые разветвленные трубчатые железы. Секрет желез используется для питания зародыша на ранних этапах развития. У жвачных стенка слизистой образует выпячивания — карункулы, богатые кровеносными сосудами, но не содержащие желез. В период беременности они становятся крупными макроскопическими образованиями и как шапочками покрываются выростами хориона — котиледонами. Слизистая оболочка шейки образует многочисленные крупные и мелкие складки, продольные у крупного рогатого скота и лошади, волнообразные у свиньи. В ее эпителии много слизистых клеток.

Мышечная оболочка — миометрий — образована гладкой мышечной тканью, расположенной в два слоя. Гладкие миоциты миометрия имеют крупные размеры. Внутренний кольцевой слой развит лучше продольного. В области шейки кольцевой слой особенно мощный, формирует сфинктер, удерживающий канал шейки в закрытом состоянии. Открывается канал во время охоты и при изгнании плода. Между кольцевым и продольным слоями у хищных, а из сельскохозяйственных животных у жвачных, особенно в области рогов, замечен средний сосудистый слой, в котором разветвляется большое количество сосудов. У свиньи этот слой не выражен, у кобылы замечен плохо. Мышечная оболочка матки сильно утолщается во время беременности.

Серозная оболочка — периметрий — состоит из собственной пластинки и мезотелия. Собственная пластинка, построенная из рыхлой соединительной ткани, утолщается и перестраивается в период беременности.

Влагалище — непарный трубкообразный орган длиной у коровы 22–28 см, у свиньи — 10–12 см, располагается в тазовой полости каудальнее матки. Оно сообщается с шейкой матки, каудально переходит в мочеполовое преддверие. Стенка влагалища образована мышечной, слизистой оболочками и адвентицией. Слизистая оболочка влагалища выстлана многослойным плоским эпителием, не имеет желез и образует продольные складки. Мышечная оболочка состоит из кольцевого и продольного слоев, адвентиция — из рыхлой соединительной ткани, удерживает орган в его положении.

Мочеполовое преддверие — продолжение влагалища после впадения в него мочеиспускательного канала. Отверстие *мочеиспускательного канала* открывается в вентральной стенке мочеполового преддверия, которое каудально граничит наружными половыми органами — *вульвой*. Стенка его образована теми же слоями и тканями, что и у влагалища. В слизистой оболочке преддверия содержатся лимфатические узелки и залегают преддверные железы. У коровы вентральные, или малые, преддверные железы слабо выражены, их отверстия открываются в каудальную часть преддверия по бокам от клитора. Латеральные, или большие, преддверные железы открываются крупными отверстиями между складками слизистой оболочки. Мышечная оболочка в каудальной части преддверия дополняется кольцевым слоем поперечно-полосатых волокон, формирующих сжиматель преддверия.

Тело клитора погружено в стенку преддверия.

Наружные половые органы самки состоят из половых губ, соединенных комиссурами, половой щели и клитора. Вульва расположена ниже ануса. Расстояние между ними называется промежностью. *Половые губы* — складки кожи, в основе которых залегает мышца — сжиматель половой щели. Между половыми губами вход в мочеполовое преддверие — *половая щель*. Места соединения половых губ называют вентральной и дорсальной комиссурой, или спайкой. У вентральной комиссуры выступает головка *клитора*, который является гомологом пещеристого тела пениса.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ФУНКЦИИ И ОБЩИЕ МЕХАНИЗМЫ ИХ РЕГУЛЯЦИИ

Физиологические функции — это различные проявления жизнедеятельности организма (обмен веществ и энергии, раздражимость, рост, развитие, старение, пищеварение, кровообращение, дыхание, размножение и пр.). Физиологические функции реализуются согласованной работой систем организма — пищеварительной, дыхательной, сердечно-сосудистой, репродуктивной и др.

9.1. ПОНЯТИЕ О ВНУТРЕННЕЙ СРЕДЕ ОРГАНИЗМА И ГОМЕОСТАЗЕ

Подавляющее большинство клеток, тканей и органов, кроме наружных покровов, не соприкасаются с внешней (окружающей) средой, а окружены тканевой, межклеточной, или интерстициальной, жидкостью. Из этой жидкости в клетки поступают все необходимые для них вещества, и в нее выделяются продукты их жизнедеятельности.

Тканевая жидкость образуется путем выпотевания (транссудации) плазмы крови из кровеносных капилляров. От плазмы крови тканевая жидкость отличается меньшим содержанием белков. После обмена веществами между клетками и тканевой жидкостью ее состав изменяется: в ней уменьшается количество кислорода, питательных веществ и увеличивается количество продуктов обмена веществ, а также появляются новые вещества, синтезированные клетками.

Отток тканевой жидкости осуществляется двумя путями: она либо всасывается в венозную часть капилляров, либо в лимфатические капилляры и превращается в лимфу. Лимфа движется по лимфатическим сосудам, собирается

в более крупные и через шейный и грудной протоки поступает в переднюю полую вену, где смешивается с венозной кровью. Сколько тканевой жидкости образуется, столько же возвращается обратно в кровь.

К внутренней среде организма относятся: тканевая (межклеточная) жидкость, кровь и лимфа. В узком понимании внутренняя среда организма — это только тканевая жидкость. Несмотря на непрерывный обмен между клетками и тканевой жидкостью ее количество и состав остаются постоянными. Постоянство химического состава и физико-химических свойств внутренней среды организма называется *гомеостазом*. В более широком понимании понятие гомеостаз включает также механизмы поддержания постоянства внутренней среды, т. е. различные регуляторные механизмы.

Основные параметры гомеостаза (физиологические константы):

- ионный состав плазмы крови (особенно натрий, калий, кальций, хлор);
- концентрация общего белка и глюкозы крови;
- содержание кислорода и углекислого газа;
- коллоидно-осмотическое давление плазмы крови;
- температура крови;
- кислотно-щелочное равновесие крови (рН).

Сохранение гомеостаза — главное условие благополучия и здоровья организма. Гомеостаз осуществляется благодаря высокоразвитым механизмам, изменяющим физиологические функции при различных воздействиях внешней среды (сезонные и климатические факторы, наличие или отсутствие воды, корма, при внешней угрозе и пр.), или при изменении физиологического состояния животных (спячка, сон, бодрствование, физическая нагрузка, беременность, лактация и пр.). Во всех подобных случаях изменения гомеостатических констант носят приспособительный, или адаптивный, характер и не являются патологией.

9.2.

НЕЙРОГУМОРАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ

Физиологической регуляцией называется активное изменение функций организма, направленное на обеспечение оптимальных условий жизнедеятельности, а также сохранение гомеостаза.

Особенности регуляторных механизмов

Гуморальная система	Нервная система
Диффузное, неспецифическое влияние, т. е. БАВ оказывают одновременное влияние на различные органы и ткани организма	Обеспечивает локальное воздействие на иннервируемый орган
Значительный латентный, или скрытый, период, так как БАВ образуются, проходят через ряд биологических мембран, попадают в кровь, в тканевую жидкость и только после этого взаимодействуют с клетками-мишенями	Быстрое, иногда мгновенное действие на орган вследствие большой скорости передачи возбуждения в нервах
Длительное влияние, определяющееся периодом распада БАВ или прекращением их выработки	Кратковременное влияние, ограниченное периодом возбуждения нервных структур

Физиологические функции регулируются двумя системами — нервной и гуморальной (табл. 1).

Гуморальная система (гумор — жидкость) — самая древняя, имеется и у растений, и у животных. Она осуществляется биологически активными веществами (БАВ), образующиеся в организме или поступающими извне.

К таким веществам относятся:

- электролиты (катионы и анионы);
- кислород и углекислый газ;
- глюкоза, органические кислоты, мочевины и другие метаболиты;
- нервные медиаторы (вещества, образующиеся в нервных окончаниях и являющиеся посредниками между нервом и органом);
- цитомедины (вещества, передающие информацию от одних клеток другим);
- гормоны, нейропептиды.

Нервная, или рефлекторная регуляция — более молодая, появилась на более позднем этапе эволюции.

По строению нервная система подразделяется на центральную и периферическую. *Центральная нервная система* — это головной и спинной мозг, где находятся нервные центры и основная масса нервных клеток. *Периферическая нервная система* — это отростки нервных клеток, формирующие нервы, которые идут к органам.

По функциям нервная система подразделяется на соматическую и вегетативную. *Соматическая, или двигательная*

нервная система иннервирует органы движения — скелетные мышцы. *Вегетативная* нервная система иннервирует внутренние органы пищеварения, кровообращения и др.

Вегетативная нервная система включает два отдела — *симпатический* и *парасимпатический*, и их влияние на органы обычно бывает противоположным.

Основная форма деятельности нервной системы — рефлекторная. *Рефлекс* — это ответная реакция (ответ) организма на раздражение при участии нервной системы. *Рефлекторная дуга* — путь, по которому проходит возбуждение, или импульс, или потенциал действия (синонимы) от места раздражения до исполнительного органа.

Схема рефлекторной дуги.

1. Рецепторы, или чувствительные нервные окончания, воспринимающие раздражение из внешней среды (экстерорецепторы) или из внутренней среды (интерорецепторы) организма.

2. Центrostремительный, или афферентный, или чувствительный нерв.

3. Нервный центр.

4. Центробежный, или эфферентный, нерв.

5. Исполнительный орган, или эффектор.

9.3.

ЕДИНСТВО НЕРВНОЙ И ГУМОРАЛЬНОЙ РЕГУЛЯЦИИ

Гуморальная и нервная системы тесно взаимосвязаны, поэтому принято говорить о единой нейрогуморальной регуляции функций.

Единство нервной и гуморальной регуляции доказывалось следующими положениями.

Гуморальные агенты (например, гормоны) могут действовать либо непосредственно на клетки, либо на нервные окончания, иннервирующие данную ткань, либо на нервные центры. Гормоны могут встраиваться в рефлекторную регуляцию. В этом случае рефлекторная дуга выглядит так: рецепторы—афферентный нерв—нервный центр—эфферентный нерв—железа внутренней секреции—гормон—ткань-мишень.

Большую роль в такой взаимосвязи играют *нейропептиды* (гормоны, нейросекрет) гипоталамуса — отдела промежуточного мозга. Эти вещества образуются в нервных

клетках и влияют на выработку гормонов железами внутренней секреции.

Передача возбуждения с нервного окончания на другую клетку осуществляется через синапс с помощью гуморального компонента — *медиатора*. Синапс — место контакта аксона с другой клеткой (нервной, мышечной или секреторной). Медиаторами могут быть адреналин, норадреналин, ацетилхолин и многие другие. В некоторых синапсах возбуждение передается с помощью электрического тока, в них нет гуморального звена.

Таким образом, нервная и гуморальная регуляция физиологических процессов находятся в тесной взаимосвязи, но общий контроль осуществляет центральная нервная система.

На более простых уровнях организации живой материи — молекулярном, внутриклеточном, тканевом — большую роль играет химическая, или гуморальная, регуляция. Чем сложнее система — на уровне систем органов, целого организма — тем большее значение приобретает нервная регуляция. Центральная нервная система объединяет системы органов в единое целое и осуществляет взаимодействие организма с внешней средой.

Для любой регуляторной реакции в организме необходимо:

- наличие «датчиков», реагирующих на любые изменения во внешней или внутренней среде организма. Ими являются чувствительные нервные окончания (рецепторы) или же особые молекулы, встроенные в мембраны клеток и обладающие избирательной чувствительностью к биологически активным веществам — гормонам, нервным медиаторам; эти молекулы также называются рецепторными, или рецепторами;
- наличие механизма «сличения» или сравнения полученной от рецепторов информации с теми гомеостатическими константами, которые свойственны данному организму;
- наличие механизмов, которые предотвращают изменения гомеостаза или возвращают его показатели в физиологические границы.

ФИЗИОЛОГИЯ ВОЗБУДИМЫХ ТКАНЕЙ

10.1. ПОНЯТИЕ О ВОЗБУДИМОСТИ

Любая живая ткань (животного или растения) способна отвечать на какие-либо воздействия (раздражители) изменением функционирования клеток, обмена веществ и т. д.

Раздражители — это любые факторы, действующие на клетки. Раздражители могут быть внешними (из внешней среды) и внутренними (из внутренней среды организма). Они различаются по энергетической природе — могут быть физическими, химическими, физико-химическими (рН, коллоидно-осмотическое давление), биологическими (микробы, вирусы). По силе раздражители бывают пороговыми (минимальные, вызывающие ответ клетки или ткани), подпороговыми (меньше пороговой силы) и сверхпороговыми (больше порога). Ответная реакция ткани на раздражение зависит от силы воздействия: чем сильнее воздействие, тем сильнее (до определенного предела) ответная реакция (закон силы

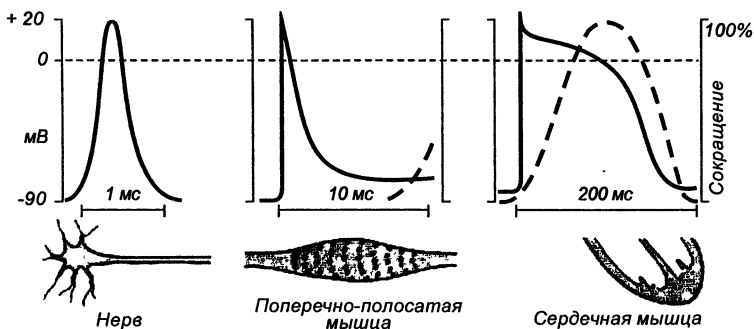


Рис. 8

Соотношение процессов возбуждения, генерации потенциалов действия и сокращения в различных возбудимых тканях

раздражения). Для развития реакции раздражитель должен быть определенной силы — равной или превышающий критическую величину (порог раздражения). Если раздражение превышает пороговую величину, то ответная реакция возрастает, но не беспредельно. Чем дольше продолжается воздействие раздражителя, тем сильнее (до определенного предела) ответная реакция ткани (закон длительности раздражения). Для возникновения возбуждения непременным условием является определенная крутизна нарастания силы действующего раздражителя (закон градиента) (рис. 8).

Возбудимость — особая форма раздражимости, способность клеток воспринимать изменения среды и отвечать на эти изменения реакцией возбуждения, присущая только особым тканям: нервной (включая рецепторы) и мышечной. Возбуждение — активный физиологический процесс ответа особых возбудимых клеток на внешние воздействия, сопровождающийся освобождением различных видов энергии. Возникновению возбуждения предшествуют процессы, преобразующие внешнее раздражение в электрический импульс (потенциал действия).

Для каждой возбудимой клетки раздражители делятся на две группы.

1. Адекватные — соответствующие данному типу клеток, вызывающие возбуждение при очень малой энергии воздействия (свет для фоторецептора, звук для слухового рецептора). Для нервных и мышечных клеток адекватными раздражителями являются электрические токи и некоторые химические агенты, продуцируемые другими клетками.

2. Неадекватные — все прочие раздражители, в том числе электрический ток от внешних источников.

Признаки возбуждения:

- специфические — сокращение мышечной клетки, проведение нервного импульса по нервному волокну;
- неспецифические — усиление обмена веществ, теплообразования, генерация потенциала действия.

Возбудимые ткани могут находиться в трех состояниях: физиологического покоя, возбуждения и торможения. *Физиологический покой* — состояние клеток при отсутствии раздражителей, при котором сохраняется необходимый уровень обмена веществ, обеспечивающий ткани возможность перехода в состояние возбуждения. *Возбуждение* — активное (деятельное) состояние ткани. *Торможение* — реакции клеток

с отрицательным знаком (уменьшение метаболизма, снижение возбудимости по отношению к раздражителям), приводящие к угнетению или предупреждению возбуждения.

История открытия электрических явлений в возбудимых тканях. Классическими опытами, впервые продемонстрировавшими связь возбуждения в нервах и мышцах с их электрической активностью, явились эксперименты, проведенные в конце XVIII в. итальянским ученым Л. Гальвани. Он показал наличие электрического потенциала между внешней и внутренней поверхностью клеточной оболочки. Результаты экспериментов его ученика К. Маттеучи показали, что ток, как от внешнего источника, так и возникающий во время возбуждения (потенциал действия) является эффективным раздражителем для этих тканей. В середине XIX в. Дюбуа-Реймон с помощью весьма чувствительного гальванометра подтвердил положение Л. Гальвани о том, что нервы и мышцы способны сами по себе генерировать электродвижущие силы. Результаты работ Аррениуса, Оствальда, Нернста позволили Ю. Бернштейну в начале XX в. сформулировать мембранную теорию биоэлектрических явлений, которая была значительно переработана в конце 30-х гг. XX в. А. Ходжкином, А. Хаксли и Б. Катцем.

10.1.1. УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КЛЕТОЧНОЙ МЕМБРАНЫ

Под электронным микроскопом мембрана имеет вид трехслойной структуры — два темных слоя по краям и один светлый в середине — «прозрачный» для электронов. Толщина мембраны составляет около 10 нм. Мембрана состоит главным образом из липидов и белков с примесью углеводов. Липиды представлены *фосфолипидами*, которые имеют полярные «головки» и неполярные «хвосты», т. е. на одном конце молекулы имеются заряженные ионные группы, а другой конец является электронейтральным. Полярные головки молекул стремятся контактировать с водой, а неполярные хвостовые части избегают таких контактов и притягиваются друг к другу. В результате образуются пленки, состоящие из двух слоев липидных молекул. Мембранные белки делят на две группы в зависимости от характера взаимодействия с бислоем липидов. Первая группа — это периферические *белки*, вторая груп-

па — *интегральные белки*, которые взаимодействуют с гидрофобной внутренней областью двойного слоя мембраны (т. е. хвостами липидов). Возможны различные варианты расположения интегральных белков в мембранах.

10.1.2. ПОТЕНЦИАЛ ПОКОЯ

Электрические явления в тканях обусловлены неравномерным распределением ионов натрия, калия, кальция внутри клетки и в окружающей их жидкости и избирательной проницаемостью мембраны. В перемещениях ионов через мембрану участвуют ионные каналы и белки-переносчики.

Ионные каналы — это тончайшие поры, образованные молекулой гликопротеида. В канале различают внутреннюю и наружную пору (отверстие), которые могут открываться и запираются с помощью воротного механизма, и селективный фильтр — самую узкую часть канала. Имеются отдельные каналы для калия, натрия, кальция и некоторых других ионов. Они отличаются диаметром: самые узкие каналы — калиевые, для натрия каналы имеют больший диаметр. В состоянии физиологического покоя в мембране открыты только калиевые каналы, каналы для натрия и кальция закрыты.

Среди многочисленных белков-переносчиков в мембранах имеются энергозависимые транспортные системы, содержащие фермент АТФазу и называемые ионными насосами (например, калий-натриевый, кальциевый насосы и др.).

С помощью ионных насосов происходит перемещение ионов через мембрану из области низкой концентрации в область более высокой, т. е. против концентрационного или электрохимического градиента. Так, К-Na насос выкачивает из клетки Na^+ и закачивает в клетку K^+ . В результате концентрация калия внутри клетки оказывается в 10–30 раз больше, чем во внеклеточной жидкости, а концентрация натрия — в 10 раз меньше. Поэтому калий считается внутриклеточным катионом, а натрий — внеклеточным.

Поскольку концентрация K^+ внутри клетки больше, чем снаружи, и в состоянии физиологического покоя калиевые каналы свободно пропускают его, то K^+ диффундирует из клетки, электростатически удерживается на внешней поверхности мембраны и внутренняя поверхность мембраны становится электроотрицательной по отношению к наружной. Разность потенциалов между наружной и внутренней

поверхностями клеточной мембраны в состоянии покоя называется **потенциалом покоя**. В разных клетках организма он колеблется в пределах 60–90 мВ, а в некоторых тканях даже ниже.

Выходящий калиевый ток ограничен, так как вышедшие из клетки K^+ своими зарядами препятствуют выходу новых катионов. Натрий не имеет существенного значения в генерации потенциала покоя: если небольшое количество Na^+ случайно пройдет внутрь клетки, то мембранный потенциал немного снизится, но К-На насос снова восстановит ионную асимметрию.

Потенциал покоя имеется у всех живых клеток. Он имеет значение для транспорта веществ через мембрану, для поддержания постоянства состава цитоплазмы, для структурной организации белковых молекул в мембране.

Уменьшение мембранного потенциала вплоть до его исчезновения называется *деполяризацией*, увеличение — *гиперполяризацией*.

10.1.3. МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕРАЦИИ ПОТЕНЦИАЛА ДЕЙСТВИЯ

Потенциал действия возникает в нервных и мышечных клетках при действии на них каких-либо раздражителей. Значение раздражающего стимула заключается в кратковременном открытии (активации) натриевых каналов, что вызывает пассивное движение Na^+ из окружающей жидкости через мембрану внутрь клетки, вследствие чего вначале снижается отрицательный заряд на внутренней поверхности мембраны, а затем происходит инверсия или перезарядка мембраны: внутренняя ее поверхность заряжается положительно, а наружная — отрицательно.

Если раздражитель оказался меньше пороговой величины, то потенциал действия не возникает из-за того, что число открывшихся каналов ничтожно мало и входящий натриевый ток существенно не изменяет величину потенциала действия, она лишь немного уменьшается, а открывшиеся натриевые каналы сразу запираются (инактивируются). Если раздражитель действовал однократно, то мембранный потенциал быстро восстанавливается за счет работы ионного насоса, который выкачивает из клетки ионы натрия в обмен на калий. Если же наносится раздражение подпороговой силы, но с большой частотой, в мембране

открываются новые натриевые каналы и натриевый ток в мембрану увеличивается. Когда мембранный потенциал достигнет критического уровня (15–30 мВ для разных тканей), тогда начинается лавинообразная активация большого числа натриевых каналов и возникает возбуждение, или перезарядка мембраны.

Деполаризация мембраны с возникновением потенциала действия при подпороговом раздражении, но наносимом с большой частотой или на большую поверхность клеточной мембраны, называется *суммацией возбуждения*.

В потенциале действия различают пять фаз.

1. Местная деполаризация. Очень кратковременный период, когда начинают активироваться натриевые каналы в месте раздражения. Мембранный потенциал начинает снижаться.

2. Фаза деполаризации. При действии раздражителя пороговой или сверхпороговой силы мембранный потенциал сразу достигает порогового уровня. Через активированные натриевые каналы поток Na^+ устремляется внутрь клетки, это вызывает активацию новых натриевых каналов, вследствие чего деполаризация приобретает самоускоряющийся (регенеративный) характер. Одновременно на краткий момент закрываются калиевые каналы. В результате ток Na^+ внутрь мембраны становится больше, чем выход K^+ из клетки, мембранный потенциал вначале снижается до 0, т. е. исчезает, а затем увеличивается на 10–30 мВ, но с противоположным знаком. Теперь внутренняя поверхность мембраны имеет положительный знак заряда, а наружная — отрицательный. Так возникает пик потенциала действия. Максимальная величина потенциала действия составляет 110–130 мВ (от уровня потенциала покоя 60–90 мВ до 0 и сверх того на 10–30 мВ).

3. Фаза реполяризации. При достижении пика деполаризации начинаются восстановительные процессы: закрываются (инактивируются) натриевые каналы, открываются дополнительные калиевые. Увеличивается выход калия из клетки через каналы (пассивно), а ионный насос восстанавливает в клетке концентрацию калия и натрия с использованием энергии АТФ.

4. Фаза следового отрицательного потенциала, или следовой деполаризации. Это — продолжение реполяризации, но несколько замедленное. Часть натриевых каналов

инактивирована, а часть уже готова проводить ионы и происходит остаточный ток натрия в клетку; в межклеточной жидкости еще высоко содержание калия, поэтому внутренняя поверхность мембраны приобретает отрицательный заряд, но величина потенциала меньше первоначальной и близка к критическому уровню деполяризации.

5. Следовый положительный потенциал, или фаза гиперполяризации. Эта фаза потенциала действия связана с усилением активности К-Na насоса и усиленным выведением K^+ из клетки. Мембранный потенциал становится на 5–15 мВ больше потенциала покоя. В большинстве случаев главными потенциалообразующими в состоянии покоя являются ионы калия с равновесным потенциалом — 100 мВ. Вследствие того что для ионов натрия соотношение вне- и внутриклеточной концентрации является противоположной таковому для ионов калия, равновесный потенциал для них будет со знаком плюс и составит 60 мВ. Однако из-за низкой проницаемости мембраны к ионам натрия они смещают мембранный потенциал в положительную сторону (деполяризуют) в пределах 10 мВ. При возбуждении мембранный потенциал на короткое время становится положительным, т. е. имеет знак равновесного потенциала для ионов натрия.

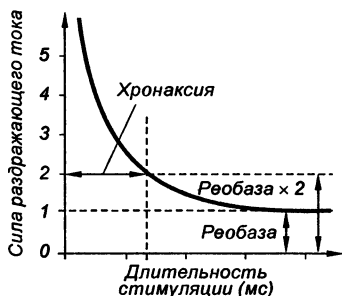
Роль ионных каналов. Потенциалзависимый канал представляет собой гликопротеид, находящийся в липидном бислое мембраны. Канал структурно связан с другими мембранными белками и элементами цитоскелета клетки. В канале выделяют внутреннее и наружное устья, пору, которая с помощью специального механизма может открываться и закрываться и селективный фильтр, являющийся самой узкой частью поры для прохода ионов. Механизм, ответственный за открывание канала, получил название воротного и является заряженной структурой. В покое потенциалзависимый канал (например, натриевый) закрыт этой заряженной структурой. При деполяризации мембраны размеры или расположение этой структуры изменяются так, что канал открывается. Деполяризация на 40–50 мВ обычно приводит к открыванию большей части каналов, расположенных в мембране. Среднее время нахождения канала в открытом состоянии составляет менее 1 мс и зависит от величины мембранного потенциала. В начале развития потенциала действия открытые натриевые каналы пропускают примерно 6000 ионов натрия за 1 мс. Общий натриевый

ток равен сумме тысяч очень слабых импульсных токов, обусловленных открытием отдельных натриевых каналов. Найдены химические вещества, которые избирательно могут блокировать натриевый и калиевый ток — натриевые и калиевые каналы. Так, тетродотоксин способен входить в натриевые каналы и блокировать их, причем каждая молекула тетродотоксина связывается с одним каналом. Механизм действия местных анальгетиков (обезболивающих веществ — новокаина и его аналогов) также заключается в блокаде ионной проводимости. Для калиевых каналов избирательный ингибитор — тетраэтиламмоний.

Аккомодация. При медленном нарастании силы тока возбуждение не наступает. Это явление получило название аккомодации и связано с тем, что повышение мембранного потенциала к пороговому уровню вызывает открывание натриевых каналов и соответственно возникновение входящего натриевого тока. Однако если этот процесс происходит с недостаточной скоростью, часть натриевых каналов успевает закрыться. В то же время происходит активация калиевых каналов, у которых, в отличие от натриевых, инактивации со временем не происходит. Таким образом, ослабляется входящий натриевый ток и усиливается выходящий калиевый ток, что замедляет или блокирует развитие регенеративного процесса (закон градиента).

Закон длительности раздражения. Показано, что порог возбуждения не достигается, если раздражение длится очень долго, но сила его мала, или сила раздражения велика, но длится очень короткий промежуток времени (рис. 9). Начиная с пороговой силы, время становится значимым (полезным) для раздражения. По существу «полезное время» — это критическая длительность действия наименьшего тока, способного вызвать возбуждение. Для того чтобы импульс

Рис. 9
Кривая «сила-время», описывающая зависимость времени наступления реакции при возрастании силы раздражения от пороговой (реобазы) в два раза (хронаксия) и более



тока мог изменить мембранный потенциал и вызвать возникновение потенциала действия, через нее должно пройти некоторое минимальное количество электричества (Q), которое, как известно, измеряется как произведение силы тока (I) на время (t): $Q = It$. Из соотношения следует, что по мере сокращения длительности тока необходимо увеличить его силу, чтобы он сохранял эффективность в качестве раздражителя.

Для импульсов большой длительности существует некоторая минимальная сила тока, достаточная для возбуждения. Более слабый ток из-за того, что мембрана в покое имеет определенную проводимость для ионов калия, не сможет вызвать необходимое смещение трансмембранной разности потенциалов. Чем короче полезное время, тем более возбудимыми являются ткани и быстрее реагируют на раздражитель. Точное измерение полезного времени затруднительно, поскольку в этой части кривой значительные изменения времени соответствуют очень малым изменениям порога раздражения.

В качестве порога времени принято измерять минимальную длительность раздражителя при его силе, равной двум порогам, и при условии, что сила порогового раздражителя измерена при длительностях времени больших, чем полезное время. Пороговая сила была обозначена как *реобаза*, а необходимое время раздражения при силе раздражения равной двум реобазам — *хронаксия*.

Хронаксия — величина переменная и зависит от многих факторов: от структуры ткани, ее функционального состояния и всего организма в целом. Кривые «сила-длительность» для разных тканей и органов подобны по форме, но разные по масштабам. Например, у лошади и жвачных животных хронаксия двигательных нервов колеблется от 0,09 до 0,2 мс, а скелетных мышц от 0,2 до 0,4 мс. Самая большая хронаксия, измеряемая не в миллисекундах, а в десятках и сотнях миллисекунд, у гладких мышц желудка, кишечника и матки.

10.1.4. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Нервные клетки способны передавать возникшее в них возбуждение другим клеткам (рис. 10). Несмотря на большое разнообразие нервных клеток в организме, сообщаются они между собой с помощью лишь двух основных типов электрических сигналов: 1) медленно изменяющихся; 2) им-

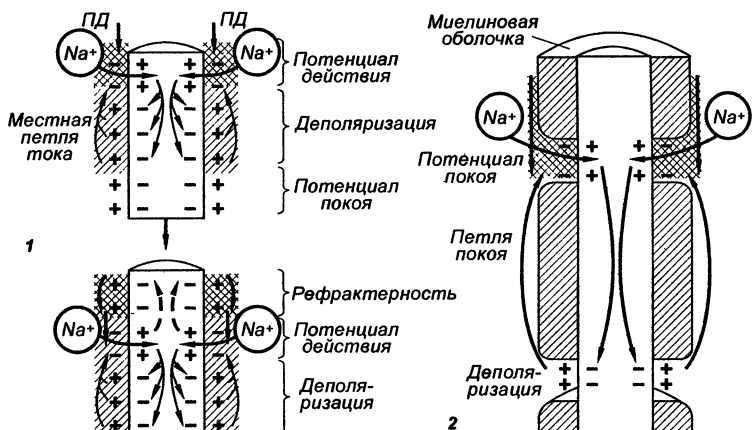


Рис. 10

Механизм распространения возбуждения в немиелинизированном и миелинизированном нервном волокне

пульсных потенциалов с определенной амплитудой, возникающих по закону «все или ничего» — потенциалов действия. Распространение возбуждения в нервных клетках происходит по их отросткам — нервным волокнам (аксонам или дендритам). Немиелинизированные нервные волокна покрыты мембраной, которая проводит электрический ток значительно хуже — аналог изолирующей оболочки кабеля. Идеальным изолятором является миелиновая оболочка мягкотных волокон, но она прерывается участками проводящей клеточной мембраны через 0,9–2 мм (перехваты Ранвье). При подаче электрического сигнала на нервное волокно электрический ток распространяется по нему в соответствии с его электрическим сопротивлением ионному току цитоплазмы и мембраны. Для миелинизированного нервного волокна сопротивление волокна на участке, покрытом миелином, имеет очень большую величину по сравнению с сопротивлением мембраны перехвата Ранвье.

Электрический ток будет распространяться с меньшими потерями вдоль миелинизированного нервного волокна, поскольку изолирующие свойства миелиновой оболочки снижают утечку тока через поверхность волокна. В этих случаях клетки используют для распространения возбуждения регенеративный механизм генерации электрического возбуждения.

В результате воздействия какого-либо внешнего или внутреннего источника раздражения определенный участок

нервного волокна возбуждается и лавинообразно увеличивается проводимость для ионов натрия, а внутренняя поверхность мембраны становится на время положительной. Ионный ток будет распространяться от положительного полюса к отрицательному, а петли тока будут проходить вдоль нервного волокна по цитоплазме и через мембрану невозбужденных участков. В результате мембранный потенциал будет сдвигаться к пороговому значению и в случае его превышения проницаемость ионов натрия начнет регенеративно увеличиваться с последующим возникновением потенциала действия.

Появление потенциала действия в новом участке вызывает местные токи, деполяризующие и возбуждающие следующие участки нервного волокна. В миелинизированном волокне он будет несколько отличаться. В частности, из-за того что участки мембраны между перехватами Ранвье покрыты миелином, весь возбуждающий местный ток будет воздействовать только на мембрану в области перехвата Ранвье, и возникновение очередного потенциала действия будет происходить только в последующем перехвате. Если распространение в безмякотном нервном волокне происходит плавно и напоминает движение горящего участка в бикфордовом шнуре, то в мякотном волокне возбуждение будет распространяться скачкообразно (часто используют термин «сальтаторно») от перехвата к перехвату. Таким образом, распространяющийся по нервному волокну сигнал постоянно усиливается и поддерживается на одинаковом уровне.

Порог деполяризации для возбуждения мембраны составляет около 20 мВ, тогда как обычная деполяризация мембраны при максимальной амплитуде потенциала действия равна 100–120 мВ. Следовательно, при генерации потенциала действия происходит усиление сигнала в 5–6 раз.

Скорость проведения возбуждения зависит от диаметра волокна, а также от наличия у нервного волокна миелиновой оболочки. У высших позвоночных животных наименьшая скорость проведения — 0,5–2 м/с. была зарегистрирована в тонких немиелинизированных волокнах диаметром 0,5–1,0 мкм. Как правило, это вегетативные нервные волокна. Наибольшей скоростью (70–120 м/с) обладают самые толстые миелинизированные волокна диаметром 15–25 мкм. К ним относятся, например, чувствительные во-

локна, передающие болевые раздражения и иннервирующие ряд скелетных мышц. Миелинизированные нервные волокна при равных диаметрах с немиелинизированными имеют большую скорость проведения. Плотность натриевых каналов в мембране перехвата Ранвье в несколько раз выше, чем в мембране немиелинизированных волокон. Это дополнительно способствует более быстрой деполяризации мембраны в области перехвата Ранвье и соответственно увеличивает скорость проведения сигнала по волокну.

Рефрактерность. После окончания возбуждения в нервных или мышечных клетках, или, другими словами, после окончания в них потенциала действия, наступает временное состояние невозбудимости — рефрактерности. После сокращения сердца очередное сокращение нельзя было вызвать в течение периода, равного десятым долям секунды независимо от амплитуды и длительности раздражающего стимула. В нервных клетках период невозбудимости оказался значительно короче.

При уменьшении интервала раздражения между двумя раздражающими электрическими стимулами величина потенциала действия в ответ на второй стимул становится все меньше и меньше. А если повторный стимул наносится во время генерации потенциала действия или сразу же после его окончания, второй потенциал действия не генерируется. Период, в течение которого потенциал действия на второй раздражающий стимул не возникает, получил название *абсолютного рефрактерного периода*. Он составляет для нервных клеток позвоночных животных 1,5–2 мс.

После периода абсолютной рефрактерности наступает *относительный рефрактерный период*. Он характеризуется: 1) повышенным порогом раздражения по сравнению с исходным состоянием (т. е. для того чтобы возник повторный потенциал действия, необходим ток большей величины); 2) снижением амплитуды потенциала действия. По мере окончания периода относительной рефрактерности возбудимость повышается до исходного уровня, и величина порогового раздражения уменьшается также до первоначального значения. В период абсолютной рефрактерности наблюдается повышенная калиевая проводимость за счет открывания дополнительных калиевых каналов и снижение натриевой проводимости за счет инактивации натриевых каналов. Поэтому даже при больших значениях деполяризующего тока

не удастся активировать такое количество натриевых каналов, чтобы выходящий натриевый ток мог бы превысить увеличенный выходящий калиевый ток и снова запустить регенеративный процесс. Во время относительного рефрактерного периода деполяризующий сигнал достаточно большой амплитуды может активировать воротный механизм натриевых каналов так, что несмотря на большое число открытых калиевых каналов натриевая проводимость увеличивается и вновь возникает потенциал действия. Вместе с тем из-за увеличенной проводимости мембраны к ионам калия и остаточной натриевой инактивации повышение мембранного потенциала не будет уже столь близко к значению равновесного натриевого потенциала. Поэтому потенциал действия будет меньшим по амплитуде.

Далее следует фаза *экзальтации* — повышенной возбудимости, возникающей в результате наличия следовой деполяризации. В дальнейшем при развитии следовой гиперполяризации наступает фаза *субнормальности*, характеризующаяся снижением амплитуды потенциалов действия.

Наличие рефрактерных фаз обуславливает прерывистый (дискретный) характер нервной сигнализации, а ионный механизм генерации потенциала действия обеспечивает стандартность нервных импульсов. Вследствие этого изменения внешних сигналов кодируются изменением частоты потенциалов действия.

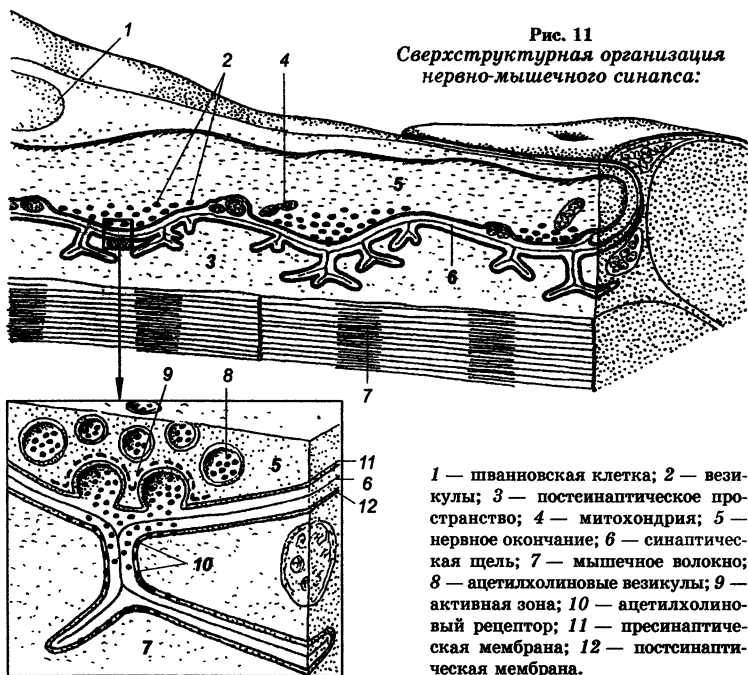
Максимально возможный ритм активности, лимитированный длительностью абсолютной рефрактерной фазы, обозначают как *лабильность* (функциональную подвижность). У нервных волокон лабильность составляет 200–400 Гц, а у некоторых чувствительных нервных волокон достигает 1 кГц. В случае, когда новый раздражающий импульс приходится на фазу экзальтации, реакция ткани становится максимальной — развивается оптимум частоты. При попадании последующего стимулирующего импульса на фазу относительной или абсолютной рефрактерности реакция ткани ослабляется или прекращается вовсе, развивается пессимальное торможение.

Передача нервного возбуждения между клетками. Представление о синапсах. Если клеточная мембрана нервного отростка примыкает к мембране другой нервной клетки или к мембране мышечного волокна, то от этого участка через мембрану отростка и мембрану другой клетки будут

пассивно распространяться петли тока, деполяризуя мембрану соседней клетки. При достижении порогового значения в ней начнется процесс повышения проводимости к ионам натрия и возникнет потенциал действия. Такое соединение получило название *электрического синапса*. Для того чтобы передача функционировала более эффективно, необходимо увеличить площадь соприкосновения двух мембран, а также плотнее приблизить сами мембраны. Электрическая передача возбуждения имеет определенные преимущества, поскольку ионный ток при такой передаче течет непосредственно из передающей (пресинаптической) клетки в воспринимающую (постсинаптическую) клетку без каких-либо промежуточных этапов, задержка при проведении возбуждения минимальная и быстро охватывается возбуждением нескольких нервных клеток.

В большинстве синапсов используются специальные химические вещества-посредники (*медиаторы*). После возникновения потенциала действия в пресинаптическом окончании мембрана его деполяризована. При этом помимо натриевых и калиевых каналов активируются (открываются)

Рис. 11
Сверхструктурная организация
нервно-мышечного синапса:



1 — шванновская клетка; 2 — везикулы; 3 — постесинаптическое пространство; 4 — митохондрия; 5 — нервное окончание; 6 — синаптическая щель; 7 — мышечное волокно; 8 — ацетилхолиновые везикулы; 9 — активная зона; 10 — ацетилхолиновый рецептор; 11 — пресинаптическая мембрана; 12 — постсинаптическая мембрана.

кальциевые каналы и в окончание из внешней среды входят ионы кальция. Повышение внутриклеточной концентрации кальция вызывает выброс медиатора из везикул. Медиатор поступает во внеклеточное пространство, диффундирует к постсинаптической мембране и связывается со специальными (рецепторными) участками этой мембраны. В результате происходит активация хемичувствительных ионных каналов и возникает постсинаптический ток, под действием которого развивается потенциал действия мышечной клетки. Так, в нервно-мышечном синапсе функционирует ацетилхолин (АцХ) — активируемый канал. Это интегральный белок мышечной мембраны, который состоит из пяти белковых субъединиц, образующих трубчатую структуру с общей молекулярной массой около 250 000. Рецепторный участок канала состоит из двух белковых субъединиц и располагается на наружной поверхности мембраны. АцХ каналы и связанные с ними АцХ рецепторы сосредоточены в постсинаптической мембране концевой пластинки, и плотность их весьма велика — около $10^4/\text{мкм}^2$.

Проведение в химическом синапсе из-за наличия химического звена происходит медленнее, чем в электрическом. Однако химическая передача более гибкая, чем электрическая, поскольку с ее помощью легко может осуществляться как возбуждающее, так и тормозное действие. Кроме того, при активации постсинаптических каналов химическими агентами может возникать достаточно сильный ток, способный деполяризовать до порогового уровня крупные клетки. В связи с этим при химической передаче тонкие пресинаптические волокна могут возбуждать большие постсинаптические клетки. После окончания действия медиатора он разрушается специальными ферментами. В случае холинэргических синапсов медиатор гидролизуеться холинэстеразой.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА МЫШЦ

Мышцы являются важнейшими исполнительными органами — эффекторами. По морфологическим и по функциональным характеристикам мышцы разделяют на два типа — поперечно-полосатые и гладкие. Поперечно-полосатые мышцы, в свою очередь, принято подразделять на скелетные и сердечную мышцы.

11.1. ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТЫЕ МЫШЦЫ

Мышцы состоят из отдельных цилиндрических многоядерных клеток или, как чаще всего их называют, волокон, которые расположены в общем соединительнотканном футляре. Диаметр волокон поперечно-полосатых мышц варьируют от 5 мкм до 100 мкм, а длина может достигать у крупных животных более 10 см. Каждое мышечное волокно состоит из множества параллельно расположенных субъединиц — миофибрилл, включающих в себя повторяющиеся в продольном направлении блоки — саркомеры, отделенные друг от друга Z-пластинками. Z-пластинка содержит α -актин — один из белков, который обнаружен у всех клеток, обладающих подвижностью. В обоих направлениях от Z-пластинки тянутся многочисленные тонкие нити (филаменты), состоящие главным образом из белка актина. Они контактируют с толстыми нитями, состоящими из белка миозина. Миозиновые филаменты образуют наиболее плотную часть саркомера — А-диск (в световом микроскопе он выглядит темной полосой). По периметру каждой миофибриллы на уровне Z-пластинки идет окруженная мембраной поперечная трубочка (Т-трубочка) диаметром около 0,1 мкм.

В дополнение к системе Т-трубочек в мышцах есть система, получившая название саркоплазматического ретикулума. Она обволакивает подобно полый манжете отдельно каждую миофибриллу от одной Z-пластинки до другой. Концевые цистерны саркоплазматического ретикулума вступают в тесный контакт с Т-трубочкой. Мембрана мышечного волокна образует регулярные впячивания (трубки диаметром 50 нм) приблизительно на уровне границы А- и I-дисков, куда открываются Т-трубочки.

Ультраструктура филаментов. Актиновый филамент по своему строению напоминает две нитки бус, закрученных в двойную спираль. Каждая бусинка — это мономерная молекула G-актина. Молекулы G-актина, полимеризуясь, образуют длинную двойную спираль F-актина. Актиновые филаменты имеют длину 1 мкм и диаметр 8 нм и прикрепляются одним концом к компонентам, образующих Z-линию. В продольных бороздках актиновой спирали лежат нитевидные молекулы белка тропомиозина. К каждой молекуле тропомиозина прикреплен комплекс молекул глобулярных белков, получивших название тропонина. Тропоминовые комплексы содержат выступы вдоль актинового филамента с интервалом около 40 нм.

Миозиновый филамент образуют при полимеризации мономеры, имеющие около 150 нм в длину и диаметр 2 нм. На одном конце миозиновых молекул образуется двойная глобулярная головка. Длинная тонкая часть молекулы состоит из двух пептидных цепей, закрученных относительно друг друга на всем протяжении и подразделяющихся на «шейку» и «хвост». Мономеры собираются в филамент так, что их головки, получившие название мостиков, выступают на его поверхности и располагаются вдоль его оси в виде двухнитчатой спирали. Расстояние между соседними мостиками вдоль оси спирали составляет около 14 нм, а угол их смещения вокруг филамента 120° .

11.1.1. ТЕОРИЯ СКОЛЬЖЕНИЯ НИТЕЙ

Было установлено, что саркомеры изменяют свою длину при сокращении или растяжении мышцы благодаря скольжению тонких (актиновых нитей) относительно толстых (миозиновых) нитей. Скольжение филаментов относительно друг друга происходит под действием силы, которая возникает

при последовательном связывании нескольких центров миозиновой головки с определенными участками на актиновых филаментах. Механизм сокращения состоит в перемещении (протягивания) актиновых нитей вдоль миозиновых к центру саркомера за счет «гребных» движений головок миозина, периодически прикрепляющихся к актиновым филаментам, т. е. за счет поперечных актомиозиновых мостиков. Амплитуда движений составляет около 20 нм, а частота 5–50 кол/с. Каждый мостик то соединяется и тянет нить, то отсоединяется и ждет «условий» для нового прикрепления. В покоящейся мышце мостик обладает определенной энергией, запасенной в результате фосфорилирования миозина, но он не может соединиться с актиновой спиралью, поскольку между ними в продольных бороздках спирали находятся нити белка тропомиозина с глобулой тропонина. При возбуждении мышцы во внутриклеточном пространстве увеличивается концентрация ионов кальция, который в присутствии АТФ вызывает изменения в конформации тропонина, в результате чего нить тропомиозина смещается и головка миозина получает возможность соединиться с актином. Соединение головки фосфорилированного миозина с актином приводит к сгибанию головки и перемещению нити актина на один шаг (20 нм) с последующим разрывом мостика. Энергию на такой единичный акт дает разрыв макроэргической фосфатной связи. Затем происходит уменьшение концентрации ионов кальция в миоплазме. Тропомиозин снова блокирует актин, а миозин, в свою очередь, фосфорилируется за счет АТФ. Здесь важно отметить, что АТФ наряду со снабжением энергией системы для ее дальнейшей работы способствует временному разобщению нитей и делает возможным растяжение мышц под влиянием внешних сил.

11.1.2.

ЭЛЕКТРОМЕХАНИЧЕСКОЕ СОПРЯЖЕНИЕ

Необходимым условием для передвижения актиновой нити вдоль миозиновой является наличие в миоплазме ионов кальция. Основным источником ионов кальция — саркоплазматический ретикулум. Т-трубочки способны возбуждаться потенциалом действия, возникающим в поверхностной мембране мышечного волокна и генерировать свой потенциал действия, который распространяется внутрь мышечного волокна. При деполяризации мембраны Т-трубочек

освобождается химический посредник (инозитол-1,4,5-трифосфат), который вызывает открытие кальциевых каналов в мембране саркоплазматического ретикулума и освобождение запасенных там ионов кальция. Концентрация свободных ионов кальция в миоплазме увеличивается в 10 раз. Кальций, соединяясь с тропонином, вызывает в молекуле этого белка конформационные изменения, в результате чего устраняются препятствия для присоединения поперечных мостиков к актиновым филаментам и перемещение нити актина на один шаг. Затем происходит ферментативное разрушение посредника и кальциевые каналы закрываются. Далее, с помощью активного транспорта (Ca^{++} -насос) ионы кальция возвращаются в каналы саркоплазматического ретикулума.

11.2. МЕХАНИКА МЫШЦЫ

Сокращение мышцы может происходить в двух режимах: изотоническом и изометрическом. В первом режиме мышца укорачивается при неизменном внутреннем напряжении, что, например, бывает при небольшой величине поднимаемого груза или сокращении мышцы без груза. При изометрическом режиме длина мышцы не меняется, а развивается внутренне напряжение. Скорость, с которой мышца укорачивается при данной нагрузке, линейно зависит от числа последовательных саркомеров в мышце. Величина усилия, развиваемого при сокращении, ограничена числом миофибрилл, а точнее, числом миозиновых и актиновых филаментов, работающих параллельно. Известно, что по мере увеличения нагрузки на мышцу удлиняется время (латентный период), которое мышца затрачивает на отрыв груза от поверхности опоры, поскольку мышце необходимо время для того, чтобы поперечные мостики, активируясь, развили усилие. Чем больше груз, тем продолжительнее время, требуемое на растяжение эластических компонентов и создания необходимого усилия. С активацией поперечных мостиков связана и зависимость скорости укорочения мышцы от нагрузки. Скорость укорочения падает по мере увеличения силы, которую должна развить мышца для поднятия груза. Это обусловлено склонностью актиновых филаментов «пробуксовывать» под влиянием силы, возникающей при активации поперечных мостиков.

В функциональном отношении мышцу можно представить как сократительный компонент, соединенный параллельно с первым эластическим компонентом (сарколемма, соединительная ткань и т. д.) и последовательно со вторым эластическим компонентом. В последовательно включаемый компонент входят сухожилия, соединительная ткань, прикрепленная к сухожилиям. Активное скольжение сначала должно вызвать растяжение последовательного эластичного элемента, прежде чем начнет развиваться укорочение всей мышцы.

В зависимости от частоты раздражения у мышц различают два вида сокращений: одиночное и тетаническое. Одиночное сокращение возникает при возбуждении мышечных волокон одним потенциалом действия. Во время одиночного сокращения прикрепления миозиновых мостиков к активным филаментам быстро устраняются вследствие того, что ионы кальция возвращаются в саркоплазматический ретикулум. При этом филаменты не успевают втянуться друг в друга достаточно глубоко, чтобы растянуть ткани, входящие в последовательный эластичный компонент, развив в мышце полное напряжение. Поэтому напряжение, на которое способна сократительная система, не реализуется полностью в одиночном мышечном сокращении. Если второй потенциал действия последует за первым, прежде чем в саркоплазматический ретикулум возвратятся ионы кальция, активное состояние сократительных компонентов будет продлено. При генерации трех, четырех и т. д. потенциалов состояние изометрического напряжения мышцы продолжает нарастать. От частоты следования мышечных потенциалов действия возникают разные степени слияния одиночных сокращений и развиваются разные формы тетанического напряжения (зубчатый и гладкий тетанус).

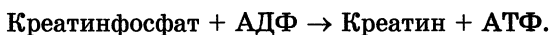
11.3. ЭНЕРГЕТИКА МЫШЦЫ

Источником энергии для сократительного процесса служит АТФ.

$$\text{АТФ} \rightleftharpoons \text{АДФ} + \text{Ф} + \text{свободная энергия.}$$

Во время сокращения АТФ быстро регенерирует за счет фосфорилирования АДФ, при этом высокоэнергетическая фосфатная группа поставляется за счет ферментативного

расщепления богатого фосфором соединения — креатинфосфата. Этот процесс катализирует фермент креатинфосфокиназа.



Сокращение мышц происходит с потерей энергии в форме тепла. Коэффициент полезного действия (КПД) мышцы как своеобразной механической машины вычисляется по формуле:

$$\text{КПД} = (A/A + Q) \cdot 100\%,$$

где A — механическая работа; Q — тепловой выход мышцы, который включает в себя теплообразование, связанное с электрическим возбуждением и механической активацией мышцы, а также теплоту сокращения, пропорциональную величине укорочения мышцы. Энергия, освобождающаяся в виде тепла, приблизительно в 5 раз превышает энергию, затраченную на выполнение механической работы. Обычно КПД мышцы не превышает 20–30%. Один моль АТФ при распаде дает 48 кДж энергии, и для синтеза одного моля АТФ в организме животного необходимо три моля кислорода. В условиях интенсивной мышечной работы запасов кислорода не хватает для быстрого синтеза АТФ. В итоге в организме накапливается много недоокисленных продуктов (молочной кислоты и др.) Создается так называемая кислородная задолженность. Этот долг погашается после работы за счет автоматического усиления дыхания и кровообращения. Если же работа, несмотря на наличие кислородного долга, продолжается, то наступает утомление мышцы.

11.3.1. МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТЫХ МЫШЦ

Выделено четыре основные группы мышечных волокон, которые в разном соотношении входят в различные по своему назначению мышцы скелетной мускулатуры.

1. Быстрые фазические окислительные волокна. Эти волокна реагируют быстрым одиночным сокращением, причем утомление у них наступает медленно. Они содержат большое количество митохондрий, и АТФ в них интенсивно образуется за счет окислительного фосфорилирования.

2. Быстрые фазические гликолитические волокна. Волокна данной группы также быстро сокращаются, но устают быстрее, чем волокна первой группы. АТФ образуется в них за счет процессов гликолиза, и волокна бедны митохондриями.

3. Медленные фазические волокна. Как и у всех фазических волокон сокращение у них происходит по закону «все или ничего», но длительность реакции продолжительнее, чем у первых двух групп. Усталость в этих волокнах наступает довольно медленно. Это происходит благодаря наличию в них большого числа митохондрий и использования АТФ с относительно низкой скоростью.

4. Тонические волокна. Они сокращаются медленно и не делают одиночных сокращений. Обусловлено это тем, что наружная мембрана не генерирует потенциалов действия по закону «все или ничего». Распространение возбуждения вдоль волокна выполняют многочисленные синапсы, которые образуют разветвления аксона. Одиночный нервный импульс, поступивший в пресинаптическое окончание, вызывает незначительное сокращение. Серия импульсов приводит к суммации постсинаптических потенциалов по времени, что создает плавно возрастающую деполяризацию мембраны мышечного волокна. Это, в свою очередь, вызывает градуальное движение миофиламентов в саркомерах волокна. Тонические волокна слабее, чем фазические, и соответственно мало тратят энергии. Поэтому при небольшом энергетическом обеспечении (в них относительно мало гликогена и митохондрий) они могут долго работать, не утомляясь.

11.4. ГЛАДКИЕ МЫШЦЫ

Данный тип мышц получил свое название в противоположность названию поперечно-полосатых мышц, поскольку они не содержат упорядоченных слоев актиновых и миозиновых филаментов, формируемых в саркомеры. Внутри миоплазмы филаменты гладкой мышцы распределены в какой-то степени случайным образом. Гладкие мышцы, образующие стенки внутренних органов: пищевода, мочевого пузыря, артерий, артериол и др. — состоят из мелких одноядерных веретенообразных клеток диаметром 2–20 мкм, который увеличивается в 10–100 раз при сокращении мышцы.

Клетки объединены друг с другом через плотные контакты, которые обеспечивают, подобно электрическим синапсам, распространение электрического тока от клетки к клетке. Иннервация гладкой мышцы сильно отличается от иннервации скелетной мышцы. Аксоны не образуют синапсов с мышечными волокнами. Освобождение медиатора происходит из многочисленных расширений, располагающихся по длине аксона, находящегося в гладкомышечной ткани. Медиатор диффундирует на некоторое расстояние, встречая на своем пути мышечные клетки и возбуждая их. Ионные каналы с рецепторами к медиатору на поверхности мембраны гладкомышечных волокон имеют низкую плотность. Гладкие мышцы сокращаются и расслабляются значительно медленнее, чем поперечно-полосатые мышцы. Саркоплазматический ретикулум представлен всего лишь гладкими плоскими пузырьками, расположенными вблизи внутренней поверхности клеточной мембраны. Поэтому поверхностная мембрана гладкомышечных клеток способна выполнять кальцийрегулирующую функцию, которую осуществляет система Т-трубочек в отношении мембраны саркоплазматического ретикулума в поперечно-полосатых мышечных волокнах. Ионы кальция с помощью активного Ca^{++} -насоса постоянно выводятся через мембрану, в результате чего внутриклеточная концентрация этого иона в покое мышце сохраняется на достаточно низком уровне. Потенциалы действия вызывают сильный входящий ток ионов кальция и, следовательно, наиболее сильные сокращения гладкомышечной клетки, поскольку интенсивность мышечного напряжения находится в градуальной зависимости от внутриклеточной концентрации ионов кальция.

Механизм регуляторной функции ионов кальция в сокращении гладкой мышцы отличается от такового в поперечно-полосатой мышце. В гладкой мышце отсутствует белок тропонин, но имеется другой белок, напоминающий по строению тропонин, получивший название кальмодулин. Ионы кальция соединяются с кальмодулином. Это соединение образует комплекс с протеинкиназой, активируя ее. В свою очередь, активированная протеинкиназа фосфорилирует участок, расположенный на миозиновой головке. Фосфорилированная миозиновая головка присоединяется к актину, и благодаря поперечным мостикам актиновые и миозиновые нити скользят друг относительно друга.

ФИЗИОЛОГИЯ СИСТЕМЫ КРОВИ

12.1.

ЗНАЧЕНИЕ И КОЛИЧЕСТВО КРОВИ

Кровь состоит из форменных элементов (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов) и межклеточного вещества — плазмы. Объем форменных элементов, главным образом эритроцитов, составляет в среднем 40–45%, эта величина называется гематокритом или гематокритной величиной. Объем плазмы в цельной крови 55–60%.

Значение крови — обеспечение образования и оттока тканевой жидкости и сохранение гомеостаза, участие в гуморальной регуляции функций.

Функции крови:

1) транспортная (питательные и минеральные вещества, газы, продукты обмена веществ, биологически активные вещества);

2) защитная — в крови находятся лейкоциты, обеспечивающие клеточные и гуморальные механизмы иммунитета;

3) кровь участвует в терморегуляции путем переноса тепла от более нагретых органов к менее нагретым и в регуляции рассеивания тепла с поверхности тела;

4) экскреторная — удаление конечных продуктов обмена веществ;

5) коррелятивная — кровь обеспечивает связь между всеми органами.

Т а б л и ц а 2

Количество крови у животных в процентах к массе тела

Вид животного	Объем крови	Вид животного	Объем крови
Лошадь	9,8	Собака	6,4–6,7
Корова, овца	8,0–8,2	Кошка	5,7
Свинья	4,6	Кролик	5,45
Северный олень	15,0	Кура	8,5

В состоянии физиологического покоя по кровеносным сосудам движется около половины всей крови (см. табл. 2). Остальная кровь находится в расширенных капиллярах и венах некоторых органов и практически не участвует в циркуляции. Такая кровь называется депонированной, а органы, в которых она находится — кровяными депо. Кровяными депо являются: печень 20%, селезенка 16%, подкожная клетчатка 10%, легкие.

Депонированная кровь необходима для повышения кровяного давления при различных нагрузках (физических, эмоциональных), а также для восполнения объема крови при кровопотерях. Выход крови из депо регулируется симпатической нервной системой и адреналином, переход крови в депо — парасимпатической нервной системой.

12.2.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА КРОВИ

Кровь представляет собой суспензию, состоящую из жидкой фракции — плазмы и взвешенных в ней форменных элементов.

Состав плазмы крови.

Вода: 90–92%.

Белки: альбумины, глобулины, фибриноген. Общее количество белка — 6–8%. Свободные аминокислоты, полипептиды, продукты их обмена — креатин, креатинин, мочевины и др.

Липиды: свободные жирные кислоты, моно-, ди- и триглицериды, холестерин, фосфолипиды и др.

Углеводы: глюкоза, фруктоза и их метаболиты.

Пигменты: каротиноиды, желчные пигменты — билирубин, биливердин.

Газы: кислород и углекислый газ.

Минеральные вещества: макро- и микроэлементы, бикарбонаты, хлориды, сульфаты, фосфаты. Общее количество минеральных веществ — до 1%.

Биологически активные вещества: витамины, гормоны, ферменты, нервные медиаторы и др.

Вязкость: сила внутреннего трения, обусловленная сцеплением частиц крови. Относительная вязкость крови (относительно воды) 4–6. Зависит от содержания в крови эритроцитов и белков, особенно глобулинов и фибриногена. Вязкость плазмы 2,2–2,4.

Плотность, или удельная масса, удельный вес крови 1,045–1,060. Плотность эритроцитов 1,09, плотность плазмы 1,025–1,035.

Осмотическое давление: 7,6 атм. Это сила, вызывающая перемещение воды или растворенных веществ через полупроницаемые мембраны. Участвует в регуляции водного обмена клеток, образовании тканевой жидкости и различных секреторных процессах. Зависит от содержания электролитов и других веществ, растворенных в плазме крови. Основные осмотически активные вещества — натрий, калий, кальций, бикарбонаты, хлориды, фосфаты, глюкоза.

Онкотическое (коллоидное) давление: 15–35 мм рт. ст. (0,02–0,04 атм). Это давление создается коллоидами крови, главным образом белками. Белки удерживают воду внутри кровеносных сосудов, препятствуют выходу ее в ткани. Участвует в образовании тканевой жидкости и различных секретов.

Сумму осмотического и онкотического давления называют коллоидно-осмотическим.

Растворы, имеющие осмотическое давление, равное осмотическому давлению крови, называются изотоническими или физиологическими (табл. 3). Только такие растворы можно вводить внутривенно. Гипотонические растворы вызывают гемолиз эритроцитов, набухание клеток тканей. Гипертонические растворы вызывают сморщивание эритроцитов и обезвоживание тканей.

Таблица 3

Состав наиболее распространенных физиологических растворов

Физиологические растворы	NaCl	KCl	CaCl ₂	NaHCO ₃	MgCl ₂	Na ₂ HCO ₃	Глюкоза
Простейший для холодокровных	0,65	—	—	—	—	—	—
Простейший для теплокровных	0,95	—	—	—	—	—	—
Жидкость Рингера для теплокровных	0,85	0,02	0,02	0,01	—	—	—
Жидкость Локка для теплокровных	0,90	0,02	0,02	0,015	—	—	0,1
Жидкость Тироде для теплокровных	0,8	0,02	0,02	0,01	0,01	0,005	0,1

Сложные физиологические растворы не только изотоничны крови, но и имеют рН, близкий к рН крови. Более близкие к составу крови плазмозамещающие растворы содержат низкомолекулярные белки, создающие онкотическое давление.

В регуляции коллоидно-осмотического давления крови участвуют следующие механизмы: а) перераспределение воды между кровью, тканевой жидкостью и органами; б) выделение из организма излишних количеств воды или солей либо поступление их в кровь из тканей или из внешней среды (жажда). Эти механизмы реализуются с участием осморецепторов тканей и сосудов, отделов гипоталамуса, где расположены центры регуляции обмена веществ, и выделительных органов — почек, потовых желез, легких и желудочно-кишечного тракта.

Поверхностное натяжение крови: сила молекулярного сцепления поверхностного мономолекулярного слоя. Оно меньше, чем у воды, за счет присутствия в крови поверхностно-активных веществ — низкомолекулярных жирных кислот, желчных кислот, солей кальция и др. Имеет значение в транспорте веществ через мембраны, в движении крови по сосудам.

Кислотно-щелочное равновесие крови: соотношение кислот и щелочных элементов в крови рН крови 7,35–7,40 — один из самых «жестких» констант организма, сохраняется на постоянном уровне благодаря следующим механизмам.

Щелочной резерв крови — это запас щелочных солей в плазме крови — бикарбонатов, щелочных фосфатов. Кислотный резерв крови — кислые фосфаты, органические кислоты. Щелочной резерв во много раз больше кислотного. Они нейтрализуют попадающие в кровь либо кислые, либо щелочные вещества.

Буферные системы крови: карбонатная (угольная кислота и бикарбонат натрия), фосфатная (одно- и двузамещенные фосфаты натрия и калия), белковая (белки — амфотерные вещества) и гемоглобиновая (оксигемоглобин и восстановленный гемоглобин). В каждой из четырех буферных систем имеются два компонента, реагирующие с кислотами или щелочами.

Работа выделительных органов: с мочой, потом, выдыхаемым воздухом, с пищеварительными соками из крови удаляются излишние кислые или щелочные вещества.

Таким образом, рН крови регулируется как на молекулярном уровне (кислотный и щелочной резервы, буферные системы), так и на уровне целого организма. В последнем случае интерорецепторы тканей и кровеносных сосудов реагируют на изменения рН крови, тканевой жидкости или ликвора и рефлекторно, через отделы головного мозга, изменяется работа выделительных органов.

Сдвиг кислотно-щелочного равновесия в кислую сторону называется ацидозом, в щелочную сторону — алкалозом.

По происхождению ацидозы и алкалозы бывают газовыми и негазовыми (метаболическими). Газовый ацидоз — при избытке углекислого газа в крови, газовый алкалоз — при его недостатке (гипервентиляция легких). Метаболический или негазовый ацидоз возникает при накоплении в крови кислых веществ — продуктов метаболизма. Негазовый алкалоз — увеличение щелочного резерва крови.

По величине сдвига ацидозы и алкалозы могут быть компенсированными (без изменения рН) и некомпенсированными (с изменениями рН) крови. Физиологические компенсированные ацидозы и алкалозы обычно кратковременны и не требуют лечения. Если же компенсаторные механизмы исчерпаны и начинается сдвиг рН — это признак патологического состояния.

12.3. ГЕМОСТАЗ

Гемостаз — остановка кровотечения и одновременно сохранение крови в жидком состоянии, обеспечивающее ее движение по сосудам. Это — динамическое единство свертывающей и противосвертывающей систем крови.

12.3.1. СВЕРТЫВАЮЩАЯ СИСТЕМА КРОВИ

Свертывание крови — физиологический механизм, благодаря которому организм предотвращает кровопотерю при травме сосудов. В основе свертывания крови лежит ферментативный процесс выпадения в осадок белка крови — фибриногена и образование фибринового тромба.

Свертывание крови (гемокоагуляция) имеет предфазу — образование тромбоцитарного тромба, и послефазу — ретракцию кровяного сгустка и фибринолиз.

Образование тромбоцитарного тромба, или микроциркуляционный гемостаз. Это способ борьбы с кровопотерей

при травме мелких или микроциркуляторных сосудов (капилляров, прекапиллярных артериол и посткапиллярных венул). В этих сосудах низкое кровяное давление и маленькая скорость кровотока.

Микроциркуляторный гемостаз включает следующие процессы:

- ✱ спазм кровеносных сосудов (уменьшает приток крови);
- ✱ прилипание (адгезия) тромбоцитов к поврежденной стенке сосуда;
- ✱ образование вначале рыхлой, затем плотной тромбоцитарной массы (агрегация тромбоцитов), которая закрывает дефект сосуда.

Если тромбоцитарный тромб не устраняет кровотечения, начинается процесс свертывания крови.

Свертывание крови — сложный ферментативный каскадный процесс, в котором участвуют вещества (факторы) свертывания. Они находятся в плазме крови (плазменные факторы), в форменных элементах крови, главным образом в тромбоцитах (тромбоцитарные факторы) и в клетках, окружающих сосуды (тканевые факторы). В основном это ферменты, они всегда имеются в организме, но в неактивном состоянии. Активация происходит только при свертывании крови, причем количество активированных факторов лавинообразно нарастает.

Фазы свертывания крови.

1 фаза — образование протромбиназы.

Протромбиназа — комплекс активных ферментов кровяного и тканевого тромбопластина. Может образовываться двумя путями — внешним и внутренним.

Внешний путь образования протромбиназы (внешний по отношению к кровеносному сосуду) начинается с нарушения целостности сосуда. Из разрушенных эндотелиоцитов выделяется тканевой тромбопластин (фактор III). Он взаимодействует с плазменными факторами — проконвертином (фактор VII), глобулином-акцелератором (фактор V, VI), фактором Стюарта-Прауэра (фактор X) и ионами кальция (фактор IV). Образованный активный комплекс называется тканевой протромбиназой. Она образуется за 5–10 секунд.

Внутренний путь образования протромбиназы начинается с разрушения тромбоцитов, когда они прилипают к измененной внутренней поверхности сосуда без нарушения его целостности (шероховатость, отложение на внутренней стен-

ке сосуда холестериновых бляшек, потеря мембранами электрического заряда). Из разрушенных тромбоцитов выделяется тромбоцитарный тромбопластин (фактор XI), он взаимодействует с фактором Хагемана (XII), или контактным фактором, антигемофильными глобулинами А и В (факторы VIII, IX), глобулином-акцелератором (V, VI) и ионами кальция. Образовавшийся комплекс называется кровяным компонентом протромбиназы. Он образуется за 5–10 минут.

2-я фаза — образование тромбина.

Тромбин — активная форма фермента протромбина. В реакции активирования протромбина участвуют: протромбиназа, проконвертин, фактор Стюарта–Прауэра и ионы кальция. Тромбин образуется в течение 2–5 секунд.

3 фаза — образование фибрина из фибриногена.

Фибриноген (фактор I) постоянно находится в плазме крови. Выпавший в осадок, он называется фибрином. Катализатором реакции является тромбин, и обязательным участником — ионы кальция. Нити фибрина вначале нежные, тонкие (фибрин-мономер), затем они уплотняются (фибрин-полимер). Между нитями фибрина остаются форменные элементы крови. Так образуется фибриновый тромб.

Послефаза свертывания крови — ретракция кровяного сгустка и фибринолиз.

Ретракция кровяного сгустка — это уменьшение его в объеме и уплотнение, одновременно из сгустка крови отделяется прозрачная желтого цвета жидкость — сыворотка крови. В отличие от плазмы крови она не содержит фибриногена. Ретракция — ферментативный процесс, он идет с участием тромбоцитарных факторов (тромбастенин). Биологическое значение ретракции: уплотнение сгустка, непроницаемость для жидкостей, сближение краев травмированного сосуда.

Фибринолиз — растворение фибрина с помощью фермента плазмина. Значение — восстановление движения крови через закупоренный тромбом сосуд. Плазмин образуется из плазминогена (неактивная форма фермента) под воздействием различных активаторов, например адреналина, никотиновой кислоты, фактора Хагемана и др. В крови есть и ингибиторы превращения плазминогена в плазмин. Очень высока концентрация плазминогена в легочной ткани, в матке, в предстательной железе. В совокупности плазминоген со своими активаторами и ингибиторами составляет фибринолитическую систему крови.

12.3.2. ПРОТИВОСВЕРТЫВАЮЩАЯ СИСТЕМА КРОВИ

Противосвертывающая система крови — это механизмы, способствующие сохранению крови в сосудах в жидком состоянии, т. е. препятствующие активации факторов свертывания крови.

Эндотелий кровеносных сосудов гладкий, мембраны эндотелиоцитов имеют электрический потенциал одноименный с клетками крови, поэтому форменные элементы не прилипают к стенкам сосудов и не разрушаются.

Эндотелиоциты синтезируют вещества (например, простагландины), препятствующие агрегации тромбоцитов.

Непрерывное движение крови по сосудам обуславливает распределение в кровяном русле форменных элементов: они двигаются по оси сосудов, не касаясь (по крайней мере в крупных сосудах) его стенок. Это предотвращает прилипание тромбоцитов к поверхности сосудов с последующим их разрушением.

Внутренняя поверхность сосудов покрыта тонким слоем фибрина, в котором «прячутся» и факторы свертывания крови, и противосвертывающие вещества.

Фибринолитическая система, разрушающая образующийся фибрин. Противосвертывающие вещества — естественные антикоагуляторы, образующиеся в разных органах и тканях организма. К ним относятся:

- **антитромбопластины** (блокируют образование протромбиназы);
- **антитромбины** (блокируют превращение протромбина в тромбин);
- **антифибрины** (блокируют образование фибрина из фибриногена).

Регуляция свертывания крови. Скорость свертывания крови — видовой признак: у лошади — 10–14 минут, у крупного рогатого скота — 6–8 минут, у собак — 2–4 минуты. Ускорение свертывания крови — гиперкоагуляция — имеет место при действии на организм различных чрезвычайных раздражителей: стресс, боль, состояние угрозы, условно-рефлекторные раздражители.

В этих случаях рефлекторно в кровь выбрасывается большое количество факторов свертывания крови, а также адреналин, свободные жирные кислоты. Наблюдается спазм артериальных сосудов. Организм таким образом готовится к воз-

можной травме и кровопотере. Одновременно с увеличением концентрации тромбина в крови так же рефлекторно повышается активность противосвертывающей системы, в крови увеличивается количество естественных антикоагулянтов, что предупреждает свертывание крови, если оно нежелательно.

Замедление свертывания крови — гипокоагуляция — явление вторичное, результат израсходования факторов свертывания крови в процессе коагуляции.

12.4. ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ

12.4.1. ЭРИТРОЦИТЫ

Значение эритроцитов: транспорт кислорода и углекислого газа в крови, поддержание рН крови, участие в водно-солевом обмене, транспорт глюкозы и других питательных веществ, адсорбированных на поверхности эритроцитов; адсорбция и транспорт токсинов, участие в свертывании крови.

Количество эритроцитов и гемоглобина в крови зависит от вида животных (табл. 4), пола, возраста, продуктивности, условий кормления и содержания.

Эритроцитоз: увеличенное содержание эритроцитов в крови. Эритроцитозы могут быть патологическими и физиологическими. Виды физиологических эритроцитозов:

- ✱ перераспределительный — механизм срочной мобилизации эритроцитов из депо крови, пассивное вымывание эритроцитов из костного мозга. Наблюдается во время физической работы или психо-эмоционального напряжения, а также при вдыхании газовой смеси с пониженным содержанием кислорода;

Т а б л и ц а 4

Количество эритроцитов, гемоглобина и скорость оседания эритроцитов у животных

Вид животных	Эритроциты, Т/л или млн/мкл*	Гемоглобин, г/л	СОЭ, мм/час
Лошади	6–12	90–150	40–70
Крупный рогатый скот	5–7,5	100–130	0,5–1,5
Мелкий рогатый скот	7–12	80–120	0,5–2,0
Свиньи	6–7,5	100–120	2,0–10,0
Собаки	5,3–10,2	80–180	2,0–10,0
Кошки	5,0–12,0	90–180	2,0–10,0
Куры	3,0–4,0	90–130	2,0–4,0

* Т/л — 10^{12} элементов в 1 л крови.

- истинный — механизмы перехода костного мозга на новый, более высокий уровень работы, т. е. образование новых эритроцитов (усиленный эритропоэз). Имеет место в результате длительных тренировок или длительного нахождения в условиях пониженного барометрического давления или недостатка кислорода;
- относительный эритроцитоз — при большой потере воды в крови уменьшается объем плазмы и соответственно увеличивается объем эритроцитов.

Пониженное содержание эритроцитов в крови называется эритропенией, наблюдается при патологиях.

Формы гемоглобина в крови: оксигемоглобин, восстановленный (редуцированный) гемоглобин, карбогемоглобин, карбоксигемоглобин, метгемоглобин, гемоглобин А (у молодняка и взрослых животных), гемоглобин F (у плодов).

Цветовой показатель крови — степень насыщения каждого эритроцита гемоглобином. У здоровых животных он равен $1,00 \pm 0,15$ и вычисляется по формуле:

$$\text{Цветовой показатель} = \frac{\text{Количество гемоглобина} \times 6}{\text{Первые 2 цифры количества эритроцитов}}$$

СОЭ (РОЭ): скорость оседания эритроцитов или реакция оседания эритроцитов в крови, находящейся в пробирке или пипетке.

Причины оседания эритроцитов: плотность эритроцитов больше, чем плотность плазмы крови; потеря зарядов на мембранах эритроцитов вызывает их агрегацию; наличие на мембранах эритроцитов агглютиногенов, вызывающих их склеивание.

СОЭ зависит от количества эритроцитов и заряда их мембраны, кислотно-щелочного равновесия крови, от содержания в плазме крови белков и других веществ. У здоровых животных СОЭ ускоряется во время беременности, замедляется после напряженной физической работы.

Гемолиз: разрушение эритроцитов и выход из них гемоглобина. Кровь, в которой эритроциты разрушены полностью или частично, называется гемолизированной или лаковой. Виды гемолиза: механический, термический, осмотический, химический, токсический, биологический.

Осмотический гемолиз — разрушение эритроцитов в среде пониженной концентрации солей. *Осмотическая резистентность эритроцитов* — устойчивость эритроцитов

Распределение агглютиногенов и агглютининов в системе АВО, или системе 1–4 групп крови у человека и животных

Группы крови	Агглютиногены (на эритроцитах)	Агглютинины (в плазме крови)
1 (0)	—	Альфа, бета
2 (A)	A	бета
3 (B)	B	альфа
4 (A, B)	A, B	—

к гипотоническим растворам. Ширина резистентности эритроцитов — это границы концентрации хлорида натрия, при которых начинается и заканчивается гемолиз, обычно находится в пределах 0,6–0,5% хлорида натрия.

Группы крови (табл. 5) определяются по наличию на мембранах эритроцитов (и других клеток организма) специфических антигенов — агглютиногенов. У крупного рогатого скота обнаружено более 90 антигенных факторов, они вошли в 11 систем групп крови, у свиней — более 30 антигенов на эритроцитах и 14 групп крови.

В плазме (сыворотке) крови могут находиться антитела к данным антигенам — агглютинины. В крови одного животного не содержатся одноименные агглютиногены и агглютинины, иначе произойдет агглютинация (склеивание) эритроцитов, закупорка ими капилляров с последующим разрушением — гемолизом.

Для определения групп крови используются стандартные сыворотки крови с известными агглютинидами.

12.4.2. ЛЕЙКОЦИТЫ

Лейкоцитарная формула (лейкограмма) — это соотношение всех классов лейкоцитов крови (см. табл. 6). У животных с однокамерным желудком в крови преобладают нейтрофилы (нейтрофильный тип лейкограммы), у жвачных животных в крови преобладают лимфоциты (лимфоцитарный тип лейкограммы). У телят до 1 месяца жизни кровь имеет нейтрофильный характер.

Функции лейкоцитов.

Гранулоциты:

Базофилы. Секреция гистамина, гепарина, серотонина. Участвуют в воспалительных и аллергических реакциях.

Количество лейкоцитов и лейкоцитарная формула крови животных (по И. П. Кондрахину и др., 1985)

Вид животных	Количество лейкоцитов*	Лейкоцитарная формула (лейкограмма) в %						
		Базофилы	Эозинофилы	Юные	Палочкоядерные	Сегментоядерные	Лимфоциты	Моноциты
Лошадь	7–12	0–1	2–6	0–0,5	3–6	45–62	25–44	2–4
Корова	4,5–12	0–2	3–8	0–1	2–5	20–35	40–75	2–7
Свинья	8–16	0–1	4–12	0–2	3–6	25–35	40–50	2–5
Собака	8–10	0–1	2–10	—	1–6	43–72	21–40	1–5
Кошка	10–15	0–1	2–8	0–1	3–9	40–45	36–51	1–5

* В тысячах на 1 мкл крови или в Г/л (гига = 10^9) крови.

Эозинофилы. Антагонисты базофилов, фагоцитируют гепарин и гистамин, ограничивают воспалительные и аллергические реакции. Участвуют в нейтрализации токсинов. Обеспечивают противопаразитарный иммунитет.

Нейтрофилы (юные, палочкоядерные, сегментоядерные). Фагоцитоз чужеродных тел, в том числе микробных и собственных отмерших клеток. Нейтрофилы — самые активные микрофаги. Синтезируют различные БАВ — бактерицидные, антитоксические, пирогенные, повышающие проницаемость капилляров, стимулирующие кроветворение и регенерацию тканей.

Агранулоциты:

Лимфоциты. Центральная клетка иммунной системы. Т-лимфоциты (киллеры, хелперы, супрессоры) обеспечивают клеточный иммунитет — распознавание антигена, его уничтожение (цитотоксичность), стимуляция В-лимфоцитов, ограничение действия В-лимфоцитов, сохранение памяти о встрече с антигеном. Секретируют лимфокины — медиаторы иммунного ответа. В-лимфоциты, превращаясь в плазматические клетки, синтезируют антитела — иммуноглобулины, обеспечивающие гуморальный иммунитет.

Моноциты. Фагоцитоз (макрофаги), распознавание антигена, презентация антигена Т-лимфоцитам, секреция интерлейкина-1.

Лейкоцитоз — увеличение количества лейкоцитов в крови. Может быть патологическим — при болезнях, и физиологическим — у здоровых животных.

Виды физиологического лейкоцитоза: алиментарный (после приема корма), миогенный (после мышечной работы), лейкоцитоз новорожденных, лейкоцитоз беременных, психо-эмоциональный лейкоцитоз, условно-рефлекторный лейкоцитоз.

По механизму развития лейкоцитозы могут быть перераспределительными (временными) и истинными, или реактивными.

Лейкопения — пониженное содержание лейкоцитов в крови, обычно является патологией.

Патологические лейкоцитозы и лейкопении обычно сопровождаются изменением лейкоцитарной формулы крови. Физиологические лейкоцитозы о кратковременны, протекают без существенных изменений лейкограммы и не требуют лечения.

12.4.3. ТРОМБОЦИТЫ

Тромбоциты — кровяные пластинки. Количество в крови варьируемое в пределах 200–700 Г/л.

Возрастает количество тромбоцитов после приема корма, во время голодания, после мышечной нагрузки, в дневное время.

Функции тромбоцитов.

1. Участие в образовании тромбоцитарного тромба.
2. Участие в свертывании крови.
3. Участие в ретракции кровяного сгустка.
4. Участие в регенерации тканей (тромбоцитарный фактор роста).
5. Участие в сосудистых реакциях и трофике эндотелиоцитов.

12.5. РЕГУЛЯЦИЯ КРОВЕТВОРЕНИЯ

Основной кроветворный орган — красный костный мозг, находящийся в плоских костях (грудная кость, ребра, кости черепа, отростки позвонков). У молодых животных кроветворный костный мозг имеется и в трубчатых костях, но здесь он постепенно, начиная с диафиза, замещается желтым — жировым костным мозгом.

Во внутриутробном периоде кроветворение происходит в желточном мешке, затем в печени, селезенке и в костном мозге.

В красном костном мозге осуществляется образование и дифференцировка всех клеток крови на основе самоподдерживающейся популяции стволовой клетки, а также антигеннезависимая дифференцировка В-лимфоцитов.

Источником развития всех классов форменных элементов крови является единая полипотентная стволовая клетка. Регуляция содержания количества клеток в крови осуществляется нейрогуморальными механизмами.

Нервная система оказывает рефлекторное влияние на кроветворный аппарат через вегетативные нервы. В костном мозге имеется очень большое количество нервных окончаний. Симпатические нервы стимулируют кроветворение и увеличение числа клеток в крови, парасимпатические нервы — тормозят эти процессы. Вегетативные нервы влияют и на перемещение зрелых клеток из синусов костного мозга в кровеносное русло.

Гуморальная регуляция кроветворения осуществляется через гемопоэтины — гормоны, образующиеся в эндокринных клетках почек и некоторых других органов — печени, селезенке, эндотелиальных клетках капилляров. *Гемопоэтины* (эритропоэтины, лейкоцитопоэтины, тромбоцитопоэтины) с током крови попадают в красный костный мозг и определяют пролиферацию стволовых клеток в соответствующем направлении. Лимфоциты и моноциты выделяют *интерлейкины* — вещества, стимулирующие образование определенных клонов лимфоцитов в первичных органах иммунной системы.

Гормоны эндокринных желез — гипофиза, тимуса, надпочечников, щитовидной железы, половые гормоны — также влияют на гемопоэз. Так, мужские половые гормоны стимулируют эритропоэз, женские — угнетают. Адренокортикотропный гормон (АКТГ) гипофиза снижает содержание эозинофилов в крови и увеличивает количество нейтрофилов. Гормоны тимуса оказывают влияние на развитие лимфоцитов.

Значение кормовых факторов: для полноценного кроветворения необходимо достаточное содержание в кормах белков, аминокислот, минеральных веществ (особенно железа, меди, цинка, кобальта), витаминов. *Фактор Боткина-Кастла:* витамин B_{12} — внешний фактор кроветворения; *гастромукопротеид*, находящийся в желудочном соке — внутренний фактор, он защищает молекулы витамина B_{12} от разрушения микрофлорой кишечника и способствует их всасыванию.

12.6. МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ ТКАНЕВОЙ ЖИДКОСТИ И ЛИМФЫ

В образовании тканевой (интерстициальной) жидкости участвуют следующие факторы:

- ✦ гидростатическое давление крови, или давление крови на стенку сосуда;
- ✦ онкотическое давление крови, или давление коллоидов, удерживающих воду внутри сосуда;
- ✦ проницаемость сосудистых стенок.

Если гидростатическое давление больше онкотического, то при достаточной проницаемости капилляров происходит выпотевание, или транссудация плазмы крови за пределы сосуда. Такие условия имеют место в артериальной части капилляров, здесь гидростатическое давление равно 35–40 мм рт. ст., а онкотическое 25–35 мм. Образующийся трансудат называется тканевой жидкостью. От плазмы крови тканевая жидкость отличается меньшим содержанием белков — до 3% вместо 6–8% в плазме. После обмена веществами между клетками ткани и тканевой жидкостью последняя частично всасывается в венозные отделы капилляров и венулы, а частично — в лимфатические капилляры.

В венозной части капилляров гидростатическое давление крови, равное 15–20 мм рт. ст. оказывается меньше онкотического, которое осталось прежним. В венозное русло всасывается вода и вещества с небольшой молекулярной массой. Макромолекулы всасываются не в кровеносные капилляры, а в лимфатические, имеющие большую порозность.

Лимфа — это та часть тканевой жидкости, которая отводится от тканей через лимфатическую систему. По сравнению с плазмой крови в лимфе меньше питательных веществ, нет кислорода, значительно больше продуктов жизнедеятельности клеток — не только конечных продуктов метаболизма, но и веществ, синтезированных клетками для организма (белки, гликопротеины, липопротеиды, полисахариды). В лимфе, оттекающей от лимфоидных органов, содержатся лимфоциты.

Значение лимфы: дренаж тканей, отвод от тканей белков и других макромолекул, возврат лимфоцитов.

Вся лимфа, оттекающая от органов, собирается в два крупных лимфатических протока — грудной и шейный, которые впадают в переднюю полую вену, где лимфа смешивается с венозной кровью.

ФИЗИОЛОГИЯ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

Иммунитет — (от лат. *immunitas* — освобождение, избавление от чего-либо) — невосприимчивость организма к инфекционным агентам и чужеродным веществам антигенной природы, несущим чужеродную генетическую информацию. Наиболее частым проявлением иммунитета является невосприимчивость организма к инфекционным заболеваниям.

Иммунитет включает два механизма — неспецифическую резистентность и высокоспециализированную иммунную систему.

13.1.

НЕСПЕЦИФИЧЕСКАЯ РЕЗИСТЕНТНОСТЬ

Неспецифическая резистентность — разнородная группа веществ, клеток, органов, задачами которых является создание барьера и борьба с инфекцией.

Факторы неспецифической резистентности.

1. Естественные барьеры: кожа, слизистые оболочки, которые первыми вступают в контакт с возбудителем инфекций.

2. Система фагоцитов, включающая нейтрофилы и макрофаги.

3. Система комплемента (совокупность сывороточных белков), тесно взаимодействующих с фагоцитами.

4. Интерфероны — антивирусные агенты. Существует по крайней мере 14 α -интерферонов, которые продуцируются лимфоцитами, а β -интерферон — фиброфластами. Конечный результат действия интерферона составляет образование барьера из неинфицированных клеток вокруг очага вирусной инфекции, чтобы ограничить ее распро-

странение. Интерфероны играют большую роль в борьбе с вирусами, но не в предотвращении вирусных инфекций.

5. Различные вещества, чаще всего белковой природы, участвующие в реакциях воспаления, фибринолиза и свертывания крови. Некоторые из них (лизозим) обладают прямым бактерицидным действием.

6. Система естественных (нормальных) киллеров, не обладающих антигенной специфичностью (Т- и К-киллеры).

7. Пропердин — обладает антибактериальным действием в отношении многих патогенных и условно патогенных микроорганизмов.

8. Фибронектин — один из факторов опсонизации, белок, который способен присоединяться к чужеродным клеткам, микроорганизмам, в результате чего облегчается последующий этап инактивации этих чужеродных тел — фагоцитоз. Продуцируется макрофагами, эндотелием, гладкомышечными клетками, астроглией, шванновскими клетками, энтероцитами, гепатоцитами. Обладает высоким сродством к фибрину, актину, гепарину.

13.2. ИММУННАЯ СИСТЕМА

Иммунная система — функциональная система организма позвоночных, состоящая из лимфоидных клеток и органов, ответственных за специфические защитные механизмы.

Значение иммунной системы: поддерживает контроль целостности и индивидуальности организма, основанный на способности клеток иммунной системы отличать структурные компоненты своего организма от генетически чужеродных и уничтожать последние.

Функции иммунной системы.

1. Распознавание и уничтожение различных форм инфекционного начала (бактерии, вирусы, грибы, паразиты, простейшие); продуктов их метаболизма; чужеродных белков; полисахаридов; т. е. антигенов.

Антигены — это генетически чужеродные вещества, как правило, с крупными молекулами (белки, полисахариды и др.), взаимодействующие своими антигенными детерминантами (эпитопами) со специфическими рецепторами Т- и В-лимфоцитов, способные вызывать иммунный ответ организма при помощи образования антител и эффекторов клеточного иммунитета.

Антитела — высокоспециализированная группа белков, построенных из полипептидных цепей двух основных типов (легких и тяжелых); имеют второе название — *иммуноглобулины*.

2. Надзор за собственными клетками организма; уничтожение своих генетически измененных клеток (мутантных), отмерших, излишних клеток.

13.2.1. ОРГАНЫ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ

К органам иммунной системы относятся красный костный мозг, тимус, селезенка, лимфатические узлы, диффузная лимфоидная ткань слизистых оболочек пищеварительной, дыхательной, мочеполовой системы, кожи. Все органы топографически разобщены, но образуют единую систему благодаря постоянной миграции и рециркуляции клеток через кровь, лимфу, тканевую жидкость и единой нейрогуморальной системе.

Главной клеткой иммунной системы является *лимфоцит*. В состав иммунной системы входят миллионы различных клонов (семейств клеток, образованных делением одной клетки) Т- и В-лимфоцитов. Все клетки одного клона имеют на своей поверхности одинаковые белки-рецепторы, позволяющие им связывать какую-то одну антигенную детерминанту (определенную группу атомов в молекуле антигена). Один клон узнает только один антиген.

Органы иммунной системы делятся на две группы.

Центральные (первичные) — тимус, красный костный мозг. Первичные, так как здесь происходит первый, антигеннезависимый этап дифференцировки лимфоцитов.

Периферические: лимфоузлы, селезенка, диффузная ткань слизистых оболочек. Здесь происходит вторичный этап — антигензависимая дифференцировка лимфоцитов.

Кожу относят и к центральным, и к периферическим органам.

В *центральных органах* развитие лимфоцитов не зависит от контакта с антигеном. На этом этапе клетки приобретают специальные рецепторы-маркеры и становятся иммунокомпетентными (способными различать разные классы чужеродных структур). Эта способность заложена в геноме, не требует присутствия антигена. Теоретически формируется способность клеток реагировать в будущем на чужеродные структуры. Один лимфоцит — один антиген.

В *периферических органах* образуются эффекторные лимфоциты, способные не только различать, но и уничтожать чужеродные структуры (Т-киллеры, плазмоциты, Т- и В-клетки памяти). Образование этих клеток зависит от наличия антигенов, проникших в организм.

Периферические органы расположены на путях возможного проникновения антигена в организм: на пути циркуляции крови — селезенка. Этот орган ответствен за гуморальный иммунитет (выработка антител). На пути циркулирующей лимфы — лимфоузлы, они осуществляют контроль оттока лимфы от органов. На путях возможного контакта с внешней средой через воду, пищу, воздух — защитный слой слизистых оболочек, диффузная лимфоидная ткань слизистых оболочек (наиболее развита в пищеварительном тракте) и мочеполовых путей. В миндалинах, пейеровых бляшках кишечника, аппендикса, солитарных фолликулов толстой кишки секретируются иммуноглобулины группы А. Их синтез происходит при участии эпителиальных клеток соответствующих структур (пищеварительной, дыхательной, мочеполовой систем). Иммуноглобулины группы А попадают в полость органа или на поверхность слизистой оболочки и способствуют уничтожению чужеродных структур до их попадания во внутренние среды.

Костный мозг. В костном мозге существуют несколько категорий лимфоцитов.

1. Предшественники лимфоцитов не имеют рецепторов.
2. Пре-Т-лимфоциты имеют поверхностные Т-рецепторы и мигрируют в тимус.
3. Пре-В-лимфоциты содержат на поверхности В-рецептор (иммуноглобулин). Проходят первый этап антигеннезависимой дифференцировки. Лимфоциты, прошедшие этап дифференцировки, имеют рецепторы для избирательной миграции в лимфатические органы.

4. В-супрессоры препятствуют взаимодействию антигена с В-лимфоцитами.

Тимус (вилочковая железа) — центральный орган иммунопоэза. Его функции:

- контроль процесса избирательной миграции пре-Т-лимфоцитов из красного костного мозга в тимус;
- пролиферация и антигеннезависимая дифференцировка Т-лимфоцитов с образованием их субклассов (пре-Т-киллеры, пре-Т-хелперы, пре-Т-супрессоры);

- отбор и уничтожение потенциально опасных Т-лимфоцитов, агрессивных в отношении белков собственного организма — негативная селекция (в тимусе погибает 90% образованных лимфоцитов);
- контроль миграции созревающих лимфоцитов из тимуса в Т-зависимые зоны лимфоузлов, селезенки, периферических органов;
- эндокринная функция. Образует гормоны и биологические активные вещества, действующие местно и дистантно. Регулирует пролиферацию и дифференцировку Т-лимфоцитов во всех структурах, где они есть.

Максимального развития тимус достигает в раннем детском возрасте. Наиболее активно функционирует в начале периода полового созревания. Затем происходит постепенная атрофия и частичное замещение жировой тканью — возрастная инволюция. В стрессовых ситуациях, при тяжелых заболеваниях происходит временная быстрая атрофия тимуса — акцидентальная инволюция. Причина этого — выделение большого количества гормонов, которые угнетающе действуют на лимфоидную ткань. При тяжелых воздействиях имеет место массовая гибель клеток путем апоптоза — генетически запрограммированная смерть клетки.

Дифференцировка Т-лимфоцитов и их обучение реализуются постепенно, под влиянием последующего выделения гормонов из ткани тимуса.

Фабрициева сумка. У птиц имеется еще один центральный орган иммунной системы — фабрициева сумка (бурса). Этот орган расположен в клоаке, и в нем происходит антигеннезависимая дифференцировка В-лимфоцитов и, вероятно, селекция В-лимфоцитов.

13.3. ЛИМФОЦИТЫ И МАКРОФАГИ. ИММУНОГЛОБУЛИНЫ

13.3.1. ЛИМФОЦИТЫ

Популяции лимфоцитов могут быть поделены на оседлые и блуждающие лимфоидные клетки. Большая часть лимфоцитов циркулирует с током крови и лимфы. Между этими двумя популяциями происходит постепенное перераспределение. Место перехода — посткапиллярные вены.

Субпопуляции лимфоцитов.

Среди клеток иммунной системы выделяют два типа с принципиально различной функциональной активностью: эффекторные и регуляторные.

Регуляторные клетки:

- Т-хелперы;
- Т-супрессоры;
- Т-дифференцирующие лимфоциты, регулирующие процесс миграции, пролиферации и дифференцировки кроветворных стволовых клеток;
- В-хелперы.

Эффекторные клетки:

- клетки памяти (Т_h и В-лимфоциты);
- Т-киллеры;
- короткоживущие;
- долгоживущие лимфоциты (обеспечивают в ряде случаев пожизненную иммунологическую память).

Т-лимфоциты образуются в красном костном мозге и мигрируют в результате контакта с его стромальными элементами. Т-клетки обладают большим набором поверхностных антигенов, чем В-клетки.

Среди Т-клеток выделяют две субпопуляции:

Т1-лимфоциты:

- клетки, проявляющие в основном супрессорную активность;
- короткоживущие;
- малоциркулирующие;
- содержащиеся преимущественно в тимусе и селезенке;
- высокочувствительные к действию облучения и глюкокортикоидов;
- малочувствительные к антилимфоцитарной сыворотке.

Т2-лимфоциты:

- в основном хелперные и киллерные лимфоциты;
- содержащиеся преимущественно в лимфатических узлах, периферической крови и лимфе грудного протока;
- малочувствительные к облучению и глюкокортикоидам;
- высокочувствительные к действию антилимфоцитарной сыворотки.

В-лимфоциты образуются в красном костном мозге. Место «обучения» В-лимфоцитов спорно. У птиц это фабрициева сумка, у человека, как предполагают, красный

костный мозг, либо лимфатические узлы (ЛУ) кишечника, возможно, миндалины и даже кожа. После запуска иммунного ответа В-лимфоциты созревают в антителообразующие клетки (плазмоциты). Последние вырабатывают иммуноглобулины (антитела).

13.3.2. ИММУНОГЛОБУЛИНЫ (АНТИТЕЛА)

Антитела, в зависимости от вызываемого ими действия, называются агглютинидами, преципитинами, бактериолизинами, антитоксинами, опеоинами. Они вызывают агглютинацию (склеивание) и лизис (растворение) микробов, преципитацию (осаждение), инактивируют токсины и готовят микробы к фагоцитозу. В определенных случаях могут образоваться аутоантитела — антитела, направленные против собственных тканей и клеток организма и являющиеся причиной аллергии.

В организме животных имеются следующие классы иммуноглобулинов: IgA, IgM, IgG, IgD и IgE.

Свойства антител.

1. Специфичность — способность Ig реагировать только с определенным антигеном, что обусловлено наличием у них антидетерминант, контактирующих с соответствующими детерминантами.

2. Валентность — количество антидетерминант в молекуле антитела. Чаще всего они бывают бивалентны, но существуют 5- даже 10-валентные антитела.

3. Аффинность, аффинитет — прочность соединения между детерминантами (эпитопом) антигена и антидетерминантами (паратопом) антигена.

4. Авидность характеризует прочность связи антигена с антителом. Благодаря поливалентности антигена связь между двумя антигенами осуществляется при помощи нескольких антител.

5. Гетерогенность — неоднородность, обусловленная наличием трех видов антигенных детерминант:

- а) изотипические, характеризующие принадлежность Ig к определенному классу;
- б) аллотипические, соответствующие аллельным вариантам иммуноглобулина;
- в) идиотипические, отражающие индивидуальные особенности иммуноглобулина.

IgA. Иммуноглобулины А составляют лишь 10–15% всех иммуноглобулинов сыворотки. Большая часть IgA в слюне, слезах, пищеварительных соках, секретах слизистой носа находится в виде секреторного IgA (SIgA), т. е. полимерной формы, состоящей из двух IgA-мономеров, соединяющей молекулы гликопротеина, называемого секреторным компонентом.

IgM. Этот класс иммуноглобулинов является самым «древним» в филогенетическом отношении. В ходе иммунного ответа вначале также появляются антитела IgM-класса. У новорожденных первые антитела принадлежат к IgM. В сыворотке молекулы IgM существуют в виде пентамера с молекулярной массой 950 000.

IgG. Иммуноглобулины класса G оказывают сильное нейтрализующее действие на токсины и вирусы, а также способны к преципитации, обладают опсонизирующим действием, усиливая фагоцитоз. IgG существуют в виде мономера с молекулярной массой 160 000.

IgD. Иммуноглобулины D — это мономеры; их содержание в крови составляет 0,03–0,04 г/л или до 1% от общего количества иммуноглобулинов. В сутки их синтезируется от 1 до 5 мг/кг, а период полураспада колеблется в пределах 2–8 дней. IgD участвуют в развитии местного иммунитета, обладают антивирусной активностью, в редких случаях активируют комплемент. Плазматические клетки, секретирующие IgD, локализуются преимущественно в миндалинах и аденоидной ткани. IgD выявляются на В-клетках и отсутствуют на моноцитах, нейтрофилах и Т-лимфоцитах. Кроме того, IgD участвуют в дифференцировке В-клеток, способствуют развитию антиидиотипического ответа, участвуют в аутоиммунных процессах.

IgE. Иммуноглобулины E — это мономеры, содержание которых в сыворотке крови ничтожно мало — 0,00005–0,0003 г/л или 0,002% от общего количества Ig. За сутки синтезируется 0,02 мг/кг, а период их полураспада в сыворотке крови составляет 2–3 дня, а в коже — 9–14 дней. К классу IgE относится основная масса аллергических антител-реагинов. Уровень их значительно повышается у организмов, страдающих аллергией и зараженных гельминтами. IgE связываются с Fc-рецепторами тучных клеток и базофилов. При контакте с аллергеном образуются

мостики «IgE-антиген-IgE», что сопровождается поступлением ионов кальция в клетку-мишень, активацией в ней биохимических процессов и выделением биологически активных веществ, вызывающих аллергические реакции немедленного типа.

13.3.3. МАКРОФАГИ (МОНОЦИТЫ)

Моноцит — самая большая клетка крови, диаметр ее — около 19 мкм. Выход моноцитов в кровь осуществляется в среднем за 72 ч. Общее количество циркулирующих моноцитов составляет 1–6% от всей популяции лейкоцитов. При этом только около 1% моноцитов крови пролиферируют и обладают выраженной фагоцитарной активностью.

Некоторые моноциты покидают кровь случайными, невыясненными путями, а большинство — путем адгезии на стенках синусов в печени, селезенке, ЛУ и железах внутренней секреции. Данная популяция моноцитов взаимодействует с подлежащими эпителиальными клетками и является идеальным «стражем» этих органов от патогенов. Моноцит проходит стенку капилляров путем диапедеза и устремляется в очаги поражения. Моноциты трансформируются в макрофаги, увеличиваясь в размерах в диаметре до 25–50 мкм. В тканях резидентные макрофаги могут находиться до нескольких месяцев и вынуждены выбирать между двумя возможностями: либо стать «фиксированными», либо вновь трансформироваться в блуждающую клетку.

В целом моноциты и макрофаги образуют жесткую устойчивую систему, часто называемую *мононуклеарно-фагоцитарной системой* или *РЭС* (ретикулоэндотелиальной системой).

Производные моноцитов.

Миграция моноцитов в лимфатические узлы и селезенку приводит к образованию макрофагов лимфатических узлов и селезенки (литторальные клетки селезенки).

Миграция макрофагов в костный мозг приводит к формированию костно-мозговых макрофагов.

Миграция моноцитов в печень приводит к формированию клеток Купфера (купферовские клетки).

Вокруг мышц и под кожей образуются гистиоциты (блуждающие клетки в покое).

В головном мозге — микроглиальные клетки.

В легких — альвеолярные макрофаги.

В эритропоэтических островках костного мозга — «клетки-няньки».

В костях — остеокласты.

В серозных пространствах — перитонеальные макрофаги.

Функции макрофагов.

1. Фагоцитоз стареющих клеток, тканевых структур, микробов (микробицидная функция), эритроцитов в селезенке. Макрофаги быстро «расползаются» по организму в ответ на инфекцию, травму или поступление пищи. В кислой среде макрофаги обладают большей активностью, чем нейтрофилы. Различают фагоцитоз заверченный и незаверченный. Фагоцитарная реакция осуществляется поэтапно.

Заверченный фагоцитоз, заканчивающийся полным разрушением микроба, проходит в четыре этапа:

а) положительный таксис, или приближение фагоцита к микробу;

б) адгезия, или прилипание фагоцита к микробу;

в) впячивание наружной мембраны фагоцита с последующим образованием фагосомы и ее слияние с лизосомой;

г) инактивация и разрушение микробов в фаголизосоме, проявляющиеся набуханием, фрагментацией и лизисом с полной деградацией до аминокислот и низкомолекулярных соединений. Если микробные антигены разрушаются частично, вслед за фагоцитозом начинается антителообразование.

2. Внешнее «переваривание»:

■ грибов, туберкулезной палочки. Микробицидная функция реализуется через кислородные радикалы (дыхательный взрыв);

■ в очаге острого воспаления среда закисляется, происходит скопление нейтрофилов, отложение фибрина, разрушенного внеклеточного матрикса, погибших микроорганизмов и пр. Макрофаги стимулируются содержимым очага и начинают секретировать урокиназу, коллагеназу, стромелизин, эластазу, катепсин L, которые разрушают остатки очага.

3. Участие в неспецифической защите:

■ фагоцитоз (см. выше);

■ продукция факторов комплемента, лизоцима;

- продукция интерферонов (неспецифических факторов защиты). Интерлейкин-1 (ИЛ-1) макрофагов индуцирует естественные клетки-киллеры;
- секреция ИЛ-1, интерферонов (ИФ), нейтральных протеиназ и других молекул, обладающих выраженной киллинговой активностью в отношении некоторых опухолевых клеток и противовирусной активностью.

4. Активация иммунного ответа (презентация антигена).

Макрофаги осуществляют захват и переработку антигена («процессинг») и представление («презентацию») его Т-хелперам; фагоцитоз микробов и погибших собственных клеток.

Макрофаги представляют активность, сходную с естественными клетками-киллерами.

ИЛ-1 макрофагов способен запускать пролиферацию и секрецию иммуноглобулина зрелыми В-клетками. При этом стимулированные макрофаги секретируют В-клеточный стимулирующий фактор, идентичный ИЛ-6 и α -ИФ.

ИЛ-1 индуцирует естественную киллерную активность.

ИЛ-4 и γ -ИФ стимулируют экспрессию рецепторов ГКГ II на макрофагах; ТФР- β ингибирует этот процесс.

Связь между Т-хелпером и макрофагом осуществляется с помощью адгезивной молекулы ICAM, синтез которой зависит от действия цитокинов.

5. Участие в морфогенезе.

Моноциты и макрофаги принимают активное участие в заживлении повреждений различного генеза и в неоваскуляризации. Макрофаги выделяют молекулы протеиназ, индуцирующие продукцию коллагеназы такими клетками, как фибробласты, хондроциты, эндотелиальные и синовиальные клетки. В процессе разрешения воспаления клетки эндотелия и фибробласты мигрируют в очаги поражения и пролиферируют, образуя через неделю сеть новых капилляров. Для стимуляции роста фибробластов моноциты (макрофаги) секретируют фибронектин, бомбезин и др.

Моноциты и макрофаги оказывают существенное влияние на регенерацию нервных волокон, поскольку в разрушенных волокнах они фагоцитируют остатки миелина, а также секретируют аполипопротеин Е, стимулирующий рост глиальных клеток.

6. Регуляторная функция (монокины).

Фибринолитическая активность реализуется через активатор плазминогена (ПЗГ), простациклин и β -2-макроглобулин.

Участие в гемостазе реализуется через фактор некроза опухоли — α -ИФ и ИЛ-1, которые стимулируют выброс тканевого фактора и могут вызвать тромбозы, некрозы и внутрисосудистое свертывание крови.

13.4. ИММУННЫЙ ОТВЕТ

Иммунный ответ (адаптивный иммунный ответ) — выработка и активация защитных механизмов иммунной системы организма против чужеродных агентов — антигенов, например, возбудителей инфекционных заболеваний — бактерий, вирусов, патогенных грибов — или опухолевых клеток. Иммунная система распознает не «патогенность» этого агента, а именно «чужеродность», поэтому она способна реагировать на безвредные вещества, например на пыльцевые аллергены — пыльцу растений или на ткани трансплантата, например донорской почки. В результате иммунного ответа развивается *иммунитет*, организм приобретает иммунологическую память. Различают клеточный и гуморальный иммунный ответ.

Иммунный ответ — биологический феномен, необходимый для обеспечения и поддержания жизнедеятельности организма.

Взаимодействие иммунокомпетентных клеток и подключение антигенспецифического звена иммунной системы могут осуществляться только в ее специализированных органах.

Пути попадания антигенов в лимфоидные органы.

1. Антиген циркулирует по организму и с током лимфы или крови попадает в ЛУ или селезенку. В том случае антиген связывается и презентруется макрофагами и В-лимфоцитами:

- *корпускулярный антиген* (в составе клеток, фрагментов клеток, агрегатов) поглощаются и *презентируются макрофагами*;
- *растворимый антиген*, вероятно, преимущественно презентуются В-лимфоцитами, поскольку условием проникновения антигена в эти клетки является его связывание с антиген-распознающим рецептором BCR. Это

происходит в наружных слоях коры лимфатических узлов, вокруг фолликулов. В результате на поверхности этих клеток вскоре появляются молекулы HLA II класса, многие из которых несут пептидные фрагменты антигена HLA (human leukocyte antigens) (HLA I, HLA II).

2. Антиген попадает в лимфатические узлы с лимфоцитами (после контакта с антигеном в кровеносном русле часть лимфоцитов оседает в лимфоидных органах).

3. Антиген попадает в лимфоидные органы через дендритные клетки. В этом случае антиген связывается белыми отростчатыми эпидермоцитами (клетками Лангерганса), подвергается процессингу с образованием комплекса с продуктами HLA II класса. Под действием цитокинов, выделяемых активированными кератиноцитами, белые отростчатые эпидермоциты поступают в эфферентную лимфу и достигают регионарного лимфоузла. В процессе перемещения они дифференцируются через стадию вуалевой клетки в зрелые дендритные (интердигитальные) клетки, экспрессирующие вспомогательные молекулы (цитокины) и, следовательно, способные эффективно представлять антигенный пептид Т-хелперу. Клетки локализуются исключительно в тимусзависимых зонах (в лимфатических узлах — в паракортикальной зоне). К этому времени завершается обработка (процессинг) антигена и его экспрессия в составе молекулы HLA II класса. В такой форме пептид презентуется Т-хелперам.

Через несколько минут после проникновения антигена в лимфатический узел развивается процесс, обозначаемый как *улавливание лимфоцитов*. Афферентная лимфа доставляет в ЛУ клоны лимфоцитов разной специфичности. Лимфоциты, способные распознать поступивший в лимфатический узел антиген, задерживаются, тогда как лимфоциты, принадлежащие другим клонам, продолжают рециркуляцию. Продолжительность процесса улавливания (рекрутирования) лимфоцитов — несколько часов.

Основой процесса служат ранние проявления локального воспаления (в лимфатическом узле). Активированные макрофаги и клетки стромы выделяют «коктейль» воспалительных цитокинов и хемокины, что обуславливает развитие сосудистых и клеточных реакций, свойственных воспалению. Повышается интенсивность кровотока через лимфатический узел и рециркуляция через него лимфоцитов.

Описано развитие неответчаемости на антиген после удаления регионарного лимфатического узла через несколько часов после введения этого антигена: практически все клетки, способные обеспечить специфический иммунный ответ, оказались «сосредоточенными» к этому моменту в удаленном узле.

Собственно иммунный ответ имеет два параллельно протекающих механизма: гуморальный иммунный ответ и клеточный иммунный ответ.

13.4.1. ГУМОРАЛЬНЫЙ ИММУННЫЙ ОТВЕТ

Как правило, иммунный ответ проходит в три этапа.

В *латентной фазе* отмечается циркуляция в крови лишь свободных антигенов, а антитела отсутствуют, поскольку все образующиеся в эту фазу антитела связываются с антигенами, образуя иммунные комплексы, которые элиминируются (выводятся) организмом. Эта фаза длится около 1 недели.

Далее следует *log-фаза*. Она характеризуется синтезом специфических антител и нарастанием их количества в сыворотке крови. По достижении максимального уровня (*пик-фаза*) синтез антител может прекратиться, а вследствие катаболизма Ig их общая концентрация начинает снижаться.

13.4.2. КЛЕТОЧНЫЙ ИММУННЫЙ ОТВЕТ

Иммунный ответ клеточного типа базируется на активности Т-лимфоцитов. Часть из них оказывает непосредственное воздействие на антиген (например, клетки-киллеры), а другие влияют опосредованно через медиаторы иммунного ответа (лимфокины).

Т-лимфоциты так же, как и *В-клетки*, несут на мембране антигенспецифические рецепторы, принципиально отличные от иммуноглобулиновых рецепторов В-клеток. Наиболее вероятной представляется следующая структура. В- и Т-клеточные рецепторы аналогичны в V-участке тяжелых цепей, легкие цепи у Т-рецепторов, вероятно, отсутствуют, а С-участки тяжелых цепей имеют иммуноглобулиновый характер. Однако эти иммуноглобулины образуют особый класс и не могут выступать в качестве антител.

Таким образом, рецепторы представляют собой димеры из двух тяжелых цепей.

В индукции клеточного иммунного ответа важную роль (как и в реакциях гуморального типа) играют макрофаги, перерабатывающие антиген, который затем активирует Т-лимфоцит. Кроме того, макрофаг выделяет медиаторы, стимулирующие пролиферацию и дифференцировку Т-клеток. Если Т-лимфоцит присоединил соответствующий антиген, то в присутствии необходимых факторов (факторы макрофагов, кооперация клеток и т. д.) начинается пролиферация, в результате которой возникает клон специфических Т-клеток. Параллельно с этим продолжается клеточная дифференцировка в *Т-эффекторы* или в *Т-клетки памяти*.

Иммунизацию, вызванную контактом с антигеном и связанную с развитием иммунного ответа клеточного типа, принято называть *сенсibilизацией*. Этот термин используется как для обозначения самого процесса, так и для характеристики обусловленного им состояния.

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

14.1. СУЩНОСТЬ ПРОЦЕССА ПИЩЕВАРЕНИЯ

Сущность процесса пищеварения заключается в механической и химической обработке пищи, необходимой для усвоения организмом питательных веществ. При пищеварении три основных органических компонента пищи — углеводы, белки и жиры — подвергаются ферментативному гидролизу, распадаясь на составляющие их структурные блоки. Белки расщепляются ферментами желудочно-кишечного тракта до составляющих их аминокислот, углеводы — до глюкозы, жиры — до жирных кислот и моноацилглицеролов. Этот процесс необходим для нормального усвоения питательных веществ, поскольку клетки, выстилающие кишечник, способны всасывать и транспортировать в кровь и лимфу только относительно небольшие молекулы.

Основные функции пищеварительного тракта.

1. Секреторная — выработка и выделение железистыми клетками пищеварительных соков (слюны, желудочного сока, поджелудочного сока, желчи, кишечного сока).

2. Моторная (двигательная) — измельчение пищи, перемешивание ее с пищеварительными соками и передвижение по отделам желудочно-кишечного тракта.

3. Всасывательная — перенос конечных продуктов переваривания, воды, солей и витаминов через эпителий пищеварительного тракта в кровь и лимфу.

4. Экскреторная — выделение из организма в составе пищеварительных секретов продуктов обмена веществ (мочевина, мочевая кислота, креатинин), воды, минеральных веществ, лекарственных веществ, вводимых в организм.

5. Эндокринная — синтез и выделение биологически активных веществ (гормонов) осуществляется диффузной

эндокринной системой — специальными эндокринными клетками, расположенными в подслизистом слое желудка и кишечника.

6. Защитная — защита организма от вредных агентов (бактерицидное, бактериостатическое и дезинтоксикационное действие).

7. Участие в процессах кроветворения — в желудке вырабатывается особый гликопротеин, так называемый внутренний фактор Боткина–Кастля, обеспечивающий нормальное усвоение организмом витамина В₁₂ (внешнего фактора Боткина–Кастля).

Основные ферментные системы пищеварительного тракта:

- амилалитические ферменты — расщепляют углеводы пищи (амилаза, мальтаза и др.);
- протеолитические ферменты — расщепляют белки (пепсин, трипсин, гастриксин и др.);
- липолитические ферменты — расщепляют жиры (липаза).

Основные типы пищеварения.

Классификация в зависимости от источников ферментов:

- собственное — ферменты вырабатываются самим организмом;
- симбионтное — ферменты вырабатываются симбиотными микроорганизмами (бактериями и простейшими), обитающими в пищеварительном тракте;
- аутолитическое — гидролиз питательных веществ под действием ферментов самой пищи (важное значение имеет для травоядных животных и для новорожденных детенышей).

Классификация в зависимости от места локализации гидролиза:

- внутриклеточное;
- внеклеточное (полостное);
- пристеночное (или мембранное);
- внешнее;
- коллективное.

14.2.

ПИЩЕВАРЕНИЕ В РОТОВОЙ ПОЛОСТИ

Пищеварение в ротовой полости включает в себя:

- прием корма;
- собственно ротовое пищеварение;
- глотание.

В ротовой полости осуществляются:

- апробация корма;
- механическая обработка пищи;
- смачивание пищи слюной;
- формирование пищевого кома;
- начальные этапы гидролиза питательных веществ (углеводов);
- экскреция ряда веществ в составе слюны;
- ограниченное всасывание некоторых веществ.

14.2.1. СЛЮНА

Слюна — секрет трех парных слюнных желез (околоушной, подчелюстной, подъязычной) и мелких желез, расположенных по всей слизистой оболочке ротовой полости. РН слюны 7,2–7,4, у жвачных — до 8,5.

Состав слюны:

Неорганические вещества — вода, натрий, калий, кальций, магний; бикарбонаты, сульфаты, хлориды, роданиды, аммиак в следовых количествах.

Органические вещества — белки, ферменты (амилаза и мальтаза), лизоцим, ингибан, муцин, мочевины и др.

Кроме того, в состав слюны входят слущенные эпителиальные клетки и лейкоциты.

Муцин — гликопротеид, придающий слюне слизистые свойства. Муцин участвует в склеивании пищевых частиц в единый пищевой ком, облегчает его проглатывание, а также защищает слизистую оболочку ротовой полости от механических повреждений.

Лизоцим и ингибан — белки, обладающие ярко выраженной бактерицидной активностью.

Ферменты слюны. В слюне человека, свиней и птиц содержатся ферменты, расщепляющие углеводы. α - и β -амилазы расщепляют полисахариды (крахмал, гликоген) до дисахаридов. Гидролиз дисахаридов до моносахаров (глюкозы, мальтозы) осуществляется под воздействием α -глюкозидазы (мальтазы). Оптимальными условиями для действия этих ферментов является температура среды около 37–40°C и слабощелочная реакция среды. У крупного рогатого скота, собак и лошадей амилалитические ферменты в слюне обнаруживаются только в следовых концентрациях и не имеют существенного значения для пищеварения.

Функции слюны:

- пищеварительные: смачивание и размягчение корма; растворение вкусовых веществ; начальные этапы гидролиза крахмала; формирование и обволакивание пищевого кома;
- непищеварительные: терморегуляторная; экскреторная; поддержание кислотно-щелочного равновесия внутренней среды организма; защитная.

Регуляция слюноотделения происходит сложнорефлекторным путем, благодаря комплексу безусловных и условных рефлексов.

Рефлекторная дуга безусловного рефлекса (при попадании корма или других предметов и веществ в ротовую полость):

- хемо- и механорецепторы ротовой полости;
- афферентные волокна — язычная ветвь тройничного нерва, языкоглоточный нерв, верхнегортанная ветвь блуждающего нерва;
- нервный центр, включающий первичный центр слюноотделения в продолговатом мозге;
- восходящие нервные пути;
- таламус, гипоталамус и кора больших полушарий;
- секреторные нервы — парасимпатические и симпатические;
- слюнные железы.

При стимуляции симпатических нервов слюна выделяется в небольшом количестве, но с высокой концентрацией органических веществ. Слюна, выделяющаяся при раздражении парасимпатических нервов, является более обильной и содержит меньше органических веществ.

Рефлекторная дуга условного рефлекса (на вид, запах корма или предметов, когда-либо сопровождавших прием корма):

- рецепторы анализаторов (зрительный, обонятельный и др.);
- афферентные нервы;
- нервный центр, включающий соответствующие зоны коры больших полушарий головного мозга, передние и задние группы ядер гипоталамуса;
- нисходящие нервные пути;
- слюноотделительный центр продолговатого мозга;
- секреторные нервы;
- слюнные железы.

Запах, вид пищи и другие условные раздражители будут вызывать выделение слюны только в том случае, если ранее они действовали совместно с раздражением рецепторов ротовой полости.

Глотание — рефлекторная двигательная реакция, благодаря которой пищевой ком переводится из полости рта по пищеводу в желудок. Акт глотания делится на две фазы: произвольную и непроизвольную. До поступления пищи за нёбные дужки все процессы сокращения мышц являются произвольными. С момента поступления пищи за нёбные дужки процесс не зависит от коры головного мозга. Обязательным условием глотания является возбуждение рецепторов мягкого нёба. Центр глотания находится в продолговатом мозгу.

14.3. ПИЩЕВАРЕНИЕ В ЖЕЛУДКЕ

Пищеварительными функциями желудка является депонирование пищи, ее механическая и химическая обработка и постепенная порционная эвакуация в кишечник. В желудке происходит всасывание в кровь некоторых веществ.

По сложности желудок может быть простой — *однокамерный* и сложный — *многокамерный*. Стенка однокамерного желудка состоит из серозного, мышечного, слизистого и подслизистого слоев. По строению слизистой оболочки и железистых клеток в желудке выделяют три секреторные зоны: кардиальную, фундальную и пилорическую.

Классификация желудочных желез.

Кардиальные железы содержат добавочные клетки, вырабатывающие слизь.

Фундальные железы содержат главные клетки, вырабатывающие ферменты; обкладочные клетки, вырабатывающие соляную кислоту, и добавочные клетки, вырабатывающие слизистый секрет.

Пилорические железы содержат главные и добавочные клетки. Не содержат обкладочных клеток, образующих соляную кислоту.

14.3.1. СОСТАВ ЖЕЛУДОЧНОГО СОКА

Неорганические вещества: вода, соляная кислота (HCl), катионы калия, натрия, аммония, магния, кальция, анионы хлора, небольшое количество сульфатов, фосфатов и бикарбонатов.

Органические вещества: белки, в том числе ферменты, молочная кислота, глюкоза, креатинфосфорная кислота, мочеви́на, мочева́я кислота, аминокислоты, муцин.

рН желудочного сока 0,8–1,0. Содержание свободной соляной кислоты 0,1–0,5%.

Кислотность желудочного сока измеряется количеством миллилитров 0,1 н раствора едкого натра (NaOH), пошедшего на титрование 100 мл желудочного сока. Различают свободную кислотность и общую кислотность. В общую кислотность входят свободная и связанная соляная кислота, другие кислоты и соли, имеющие кислую реакцию.

Значение соляной кислоты:

- создание оптимум рН для действия пепсинов;
- активация пепсиногенов;
- участие в регуляции секреции желудочных и поджелудочных желез (стимулирует образование гастрина и секретина);
- денатурация и набухание белков;
- створаживание молока;
- регуляция пилорического рефлекса;
- регуляция секреции фермента энтерокиназы энтероцитами слизистой двенадцатиперстной кишки;
- стимуляция моторной активности желудка;
- бактерицидное действие;
- растворение кальциевых солей (деминерализация солей).

Ферменты желудочного сока.

Протеолитические ферменты пепсины гидролизуют белки до высокомолекулярных соединений — полипептидов (пептонов). Вырабатываются главными клетками слизистой желудка в виде неактивных пепсиногенов, которые в кислой среде переходят в свою активную форму — пепсины. В настоящее время известно 8–11 различных пепсинов, подразделяемых по своим функциональным особенностям на несколько групп:

- пепсин А (собственно пепсин) — группа ферментов, активных при рН 1,5–2,0;
- пепсин С (гастриксин), оптимум рН 3,2–3,5;
- пепсин В (парапепсин, желатиназа) разжижает желатину, расщепляет белки соединительной ткани. Оптимум рН до 5,6;
- пепсин D (реннин, химозин, сычужный фермент) превращает белок молока казеиноген в казеин.

Липолитические ферменты (липаза) оказывают слабый гидролизующий эффект на жиры, максимальный эффект оказывают на эмульгированные жиры, например жир молока.

Регуляция секреции желудочного сока.

I фаза — сложнорефлекторная — результат действия сложного комплекса безусловных и условных рефлексов. Она начинается при действии вида и запаха пищи на рецепторы соответствующих анализаторов (условные раздражители) или при действии корма на рецепторы ротовой полости (безусловные раздражители). Афферентный путь от рецепторов ротовой полости тот же, что и при слюноотделительном рефлексе. Нервный центр желудочного сокоотделения располагается в продолговатом мозге. Из нервного центра продолговатого мозга возбуждение к желудочным железам передается по секреторным нервным волокнам блуждающих нервов.

II фаза — желудочная нейрогуморальная — начинается через 30–40 минут после начала приема корма. Раздражители — пищевой ком, раздражающий механорецепторы желудка, биологически активные вещества (гастрин, гистамин, ацетилхолин), экстрактивные веществ корма (продукты неполного гидролиза питательных веществ).

III фаза — кишечная гуморальная — начинается при попадании частично переваренного корма в двенадцатиперстную кишку. Раздражители — промежуточные продукты гидролиза белков, тканевые гормоны (мотилин, энтерогастрин).

Тормозят желудочную секрецию гастрон, энтерогастрон, секретин, бульбогастрон, желудочный тормозной полипептид (GIP), холецистокинин, вазоактивный кишечный пептид (VIP), симпатическая нервная система, адреналин, жирная пища, соли кальция.

14.3.2. ДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ЖЕЛУДКА

В наполненном пищей желудке возникают два основных типа сокращений: *тонические* (создание давления в желудке, перемещение содержимого в пилорическую часть) и *ритмические* (перемешивание и передвижение пищи).

Усиливают сокращения желудка: парасимпатические нервы, соляная кислота, гастрин, гистамин, ацетилхолин, мотилин, холецистокинин, простагландины.

Тормозят сокращения желудка — симпатические нервы, адреналин, бульбогастрон, секретин, вазоактивный кишечный пептид и желудочный тормозной полипептид.

Пилорический рефлекс регулирует поступление содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку. Связан с разными реакциями среды в полостях желудка (кислая) и двенадцатиперстной кишки (щелочная). Соляная кислота раздражает рецепторы пилорического сфинктера со стороны желудка, вызывая его расслабление и прохождение через него корма. Порция химуса, имеющего кислую реакцию, при поступлении в двенадцатиперстную кишку оказывает чрезвычайно сильное раздражающее действие на ее хеморецепторы. В результате рефлекторно сокращается круговая мышца пилорического сфинктера (запирательный пилорический рефлекс) и прекращается дальнейшее поступление химуса в полость двенадцатиперстной кишки, пока ее содержимое полностью не нейтрализуется.

14.4. **ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У ЖВАЧНЫХ**

Желудок жвачных состоит из четырех отделов: рубец, сетка, книжка, сычуг. Из них только сычуг является истинным желудком, имеющим секреторные железы, продуцирующие желудочный сок. Рубец, сетка, книжка являются преджелудками, пищеварение в них происходит за счет симбионтной микрофлоры рубца. В преджелудках происходит механическая, химическая, биологическая обработка корма, расщепление и синтез питательных веществ.

14.4.1. **ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ РУБЦА**

Рубец представляет собой большую бродильную камеру. В рубце переваривается до 50% сухого вещества рациона. Характерной особенностью рубца является наличие богатой симбионтной микрофлоры.

Переваривание углеводов в рубце. Переваривание клетчатки в рубце происходит с помощью целлюлозолитической активности симбионтных микроорганизмов. Промежуточным продуктом расщепления клетчатки является целлюбиоза, которая, в свою очередь, расщепляется до глюкозы.

Крахмал в рубце может расщепляться до ди- и моносахаридов. Простые сахара (глюкоза и др.) в рубце сбраживаются до летучих жирных кислот (ЛЖК) — молочной, уксусной, пропионовой и масляной кислоты, и жидких нелетучих жирных кислот. Поэтому концентрация глюкозы в крови у жвачных намного ниже, чем у моногастричных животных. Однако поступившие в кровь рубцовых вен ЛЖК замещают функции глюкозы.

Переваривание белка в рубце. Белки, поступившие в рубец с кормом и слюной, расщепляются под действием протеолитических ферментов микроорганизмов до пептидов, аминокислот, а затем до аммиака. Пептиды, аминокислоты и аммиак используются бактериями для синтеза бактериального белка, имеющего для жвачных значительную питательную ценность. В процессе синтеза большая часть белка корма (40–80%) превращается в белок микроорганизмов, а остальной белок в неизменном виде поступает в сычуг и кишечник. В сутки коровы получают до 100 г микробного белка, который содержит все незаменимые аминокислоты, т. е. является биологически полноценным.

Переваривание липидов в рубце. Липиды гидролизуются до глицерина и жирных кислот. Непредельные жирные кислоты превращаются в предельные. Идет синтез микробного жира и новых жирных кислот. Низкомолекулярные жирные кислоты всасываются в преджелудках, высшие жирные кислоты переходят в сычуг и затем в кишечник.

В сычуге происходит дальнейший гидролиз питательных веществ корма за счет собственных (протеолитических и липолитических) ферментов сычужного сока.

14.4.2.

МОТОРИКА ПРЕДЖЕЛУДКОВ

Сокращения отдельных частей преджелудков координированы между собой.

Сокращения рубца — 2–5 раз в 2 минуты. Происходит поочередное сокращение его отделов: преддверие рубца, дорсальный мешок, ventральный мешок, каудо-дорсальный слепой выступ, каудо-ventральный слепой выступ. Затем снова происходят сокращения дорсального и ventрального мешков. При сокращении дорсального мешка возможно отрыгивание газов. При сокращении ventрального мешка

более жидкая пищевая масса попадает в сетку. Благодаря моторике рубца его содержимое медленно перемешивается, что способствует созданию оптимальных условий для жизнедеятельности бактериальной флоры и размельчения корма.

Сокращения сетки — 1–2 раза в минуту, протекают в две фазы. 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.

Книжка и сычуг сокращаются согласованно: книжка сокращается — сычуг расслабляется, благодаря этому жидкая масса насасывается из книжки в сычуг.

Регуляция сокращений преджелудков — рефлекторная. Нервный центр находится в продолговатом мозге. Парасимпатические нервы усиливают, а симпатические тормозят сокращения преджелудков. Отделы преджелудков рефлекторно влияют на моторику друг друга.

14.4.3. ЖВАЧНЫЙ ПРОЦЕСС

Жвачный процесс включает отрыгивание части плотно-го содержимого рубца и его повторное пережевывание и проглатывание.

Жвачный период начинается через некоторое время после приема корма, в сутки бывает 6–8 жвачных периодов, каждый из которых длится по 40–50 минут.

Механизм отрыгивания. В начале отрыгивания возникает дополнительное сокращение сетки и пищеварительного желоба, в результате чего жидкое содержимое сетки поднимается к кардиальному отверстию пищевода. Одновременно происходит остановка дыхания в фазе выдоха, а затем следует попытка вдоха при закрытой гортани. В связи с этим давление в грудной полости резко падает, что приводит к насасыванию разжиженной массы в пищевод. Затем дыхание восстанавливается, и антиперистальтические сокращения пищевода способствуют продвижению пищевого комка по пищеводу в ротовую полость. После попадания отрыгиваемой массы в ротовую полость животное мелкими порциями глотает жидкую часть, а плотную оставляет в ротовой полости и тщательно пережевывает.

Нервный центр, регулирующий жвачный процесс, находится в продолговатом мозге. Стимулирует отрывание жвачки раздражение рецепторов преддверия рубца, сетки и пищевода желоба грубыми частями корма. Раздражение рецепторов книжки и сычуга при заполнении их вторично пережеванным кормом прекращают жвачный процесс.

Особенности желудочного пищеварения у молодняка жвачных (в возрасте до 1 месяца):

- преджелудки недостаточно развиты, рубец не заселен микрофлорой, (в связи с этим содержание глюкозы и летучих жирных кислот в крови молодняка жвачных, питающихся молоком, аналогично таковому у животных с однокамерным желудком);
- молоко, минуя рубец, переходит из пищевода в книжку по пищеводному желобу, образованному складками слизистой оболочки;
- отсутствие жвачных периодов в первые две-три недели жизни;
- важную роль в гидролизе питательных веществ играют ферменты материнского молока;
- у телят, получающих молочную пищу, в сычужном соке преобладают химозин и липаза, отсутствует свободная соляная кислота.

14.5. ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОНКОЙ КИШКЕ

Пищеварение в тонком кишечнике обеспечивает расщепление сложных питательных веществ до тех форм (в основном мономеров), в которых они могут всосаться из кишечника в кровь и лимфу. В кишечнике происходит окончательный гидролиз пищевых веществ под действием секретов поджелудочной железы, кишечного сока и желчи и всасывание продуктов гидролиза.

Для эпителия, выстилающего полость кишечника, характерна складчатая поверхность, проявляющаяся на разных уровнях организации кишечными складками, ворсинками и микроворсинками апикальной мембраны эпителиальных клеток.

Основной структурной единицей слизистой тонкой кишки является ворсинка, имеющая свой сосудистый, мышечный и нервный аппарат.

14.5.1. ПОДЖЕЛУДОЧНЫЙ СОК

Состав поджелудочного сока.

Неорганические вещества — вода, натрий, кальций, калий, хлориды, бикарбонаты, фосфаты.

Органические вещества — белки, в том числе ферменты, аминокислоты, жирные кислоты.

Ферменты поджелудочного сока:

- амилолитические — амилаза, мальтаза, лактаза, инвертаза;
- протеолитические — трипсин, химотрипсин, полипептидазы, дипептидазы, эластаза;
- липолитические — липаза;
- нуклеазы.

Регуляция секреции поджелудочной железы.

I фаза — сложнорефлекторная — обусловлена параллельным действием условных и безусловных раздражителей. Бесусловные рефлексы начинаются с рецепторов ротовой полости. Афферентные пути от этих рецепторов аналогичны афферентным путям слюноотделительного рефлекса и рефлекса желудочной секреции. Эфферентные пути рефлексов поджелудочной секреции от центра, расположенного в продолговатом мозгу, проходят в составе блуждающих и симпатических нервов. Раздражение блуждающего нерва оказывает слабое стимулирующее влияние на секрецию поджелудочной железы, однако при этом секрет железы существенно обогащается ферментами.

II фаза — нейро-гуморальная — обусловлена действием гормонов и экстрактивных веществ корма.

Стимулируют выработку поджелудочного сока гастрин, секретин, холецистокинин (или панкреозимин), серотонин, инсулин, вазоактивный интестинальный пептид, соли желчных кислот, ацетилхолин.

Тормозят выработку поджелудочного сока глюкагон, простагландины, желудочный тормозной полипептид, кальцитонин.

14.5.2. ЖЕЛЧЬ

Образование желчи в печени идет непрерывно. В желчном пузыре происходит реабсорбция из желчи некоторых солей и воды, в результате чего из печеночной желчи (рН 7,5) образуется более густая, концентрированная, так называемая

мая пузырная желчь (рН 6,8). В ее состав входит слизь, выделяющаяся клетками слизистой оболочки желчного пузыря.

Состав желчи.

Неорганические вещества — натрий, калий, кальций, бикарбонаты, фосфаты, вода.

Органические вещества — желчные кислоты (гликохолевая, таурохолевая, литохолевая), желчные пигменты (билирубин, биливердин), жиры, жирные кислоты, фосфолипиды, холестерин, аминокислоты, мочевины.

Ферментов в желчи не содержится!

Регуляция желчевыведения — сложнорефлекторная и нейрогуморальная.

Парасимпатические нервы вызывают сокращение гладких мышц желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока, в результате происходит выведение желчи.

Симпатические нервы вызывают сокращение сфинктера желчного протока и расслабление мышц желчного пузыря, что ведет к накоплению желчи в желчном пузыре.

Стимулируют желчевыведение — прием пищи, особенно жирной, раздражение блуждающего нерва, холецистокинин, секретин, ацетилхолин, сама желчь.

Значение желчи: эмульгирование жиров, усиление действия пищеварительных ферментов, образование водорастворимых комплексов желчных кислот с жирными кислотами и их всасывание; усиление моторики кишечника; экскреторная функция (желчные пигменты, холестерин, соли тяжелых металлов); дезинфекция и дезодорация, нейтрализация соляной кислоты, активация просекретина.

14.5.3.

КИШЕЧНЫЙ СОК

Кишечный сок вырабатывается клетками слизистой оболочки кишечника, рН 8,2–8,7.

Состав кишечного сока.

Неорганические вещества — вода, бикарбонаты и хлориды, натрий.

Органические вещества — белки, в том числе ферменты, муцин; слущенные эпителиальные клетки.

Ферменты кишечного сока (только в тонком кишечнике):

- **амилолитические** — амилаза, мальтаза, инвертаза, лактаза;
- **протеолитические** — аминопептидазы, дипептидазы, энтерокиназа;

- ❖ липолитические — липаза;
- ❖ нуклеазы, фосфатазы.

Регуляция выделения кишечного сока. Секреция непрерывная.

Усиливают секрецию химус (полупереваренное содержимое кишечника), раздражение блуждающего нерва, вазоактивный кишечный полипептид, энтерокинин, холецистокинин, гастрин.

Тормозят секрецию раздражение симпатических нервов, желудочный тормозной полипептид, секретин.

Мембранное (пристеночное) пищеварение осуществляется ферментами, расположенными на границе вне- и внутриклеточной среды — на поверхности специфических выростов плазматической мембраны эпителиальных клеток кишечника — микроворсинок, которые образуют так называемую щеточную каемку. Источник ферментов — химус и секреторная активность эпителиальных клеток кишечника.

Отличия мембранного пищеварения от полостного:

- ❖ промежуточные продукты гидролиза расщепляются до мономеров;
- ❖ ферменты зафиксированы на мембране, что облегчает взаимодействие молекул субстрата с их активными центрами;
- ❖ процессы гидролиза сопряжены с процессами всасывания мономеров;
- ❖ происходит в стерильных условиях.

14.5.4.

ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОЛСТОЙ КИШКЕ

Кишечный сок толстого отдела кишечника не содержит ферментов. В его составе много воды, слизи (муцин), неорганических веществ, слущенных клеток; рН 8,5–9,0. Сокоотделение постоянное, усиливается при механических раздражениях толстой кишки. Гидролитическое расщепление непереважившихся веществ идет за счет ферментов, поступивших вместе с химусом из тонкого кишечника, и симбионтной микрофлоры. Происходит гидролиз ранее непереважившихся белков, липидов, клетчатки, брожение углеводов, гниение белков, синтез аминокислот, жирных кислот, витаминов (К, Е и группы В). Происходит всасывание значительного количества воды и невсосавшихся ранее мономеров и минеральных солей, за счет чего резко уменьшается объем химуса, происходит его уплотнение и образование каловых масс.

Каловые массы содержат непереваренные остатки корма, пигменты желчи, холестерин, нерастворимые соли, бактерии, продукты гниения белка, клетки пищеварительного тракта.

Дефекация — выведение кала. Регуляция рефлекторная (условные и безусловные рефлексы). Безусловный рефлекс начинается с раздражения механорецепторов слизистой оболочки ампулы прямой кишки. Центр — в пояснично-крестцовой части спинного мозга. Внутренний сфинктер (из гладких мышц) иннервируется парасимпатическими и симпатическими нервами (непроизвольное расслабление и сокращение), наружный сфинктер (из поперечно-полосатых мышц) иннервируется соматическими нервами (произвольное расслабление и сокращение). Центры условного рефлекса дефекации расположены в коре больших полушарий головного мозга.

14.5.5. **МОТОРИКА КИШЕЧНИКА**

Моторная деятельность кишечника обеспечивает смену пристеночного слоя химуса, повышает внутриполостное давление, усиливает всасывание пищеварительных веществ и передвижение содержимого по пищеварительному тракту. Моторика кишечника осуществляется благодаря координированным сокращениям и расслаблениям наружного продольного и внутреннего циркулярного слоев мышц. Волокна гладкой мускулатуры кишечника обладают автоматией, т. е. свойством ритмически сокращаться в отсутствие внешних раздражителей.

Типы кишечных сокращений:

- ритмическая сегментация — перемешивание химуса, повышение давления в кишке;
- перистальтические сокращения — перемещение химуса в каудальном направлении; в толстом кишечнике наблюдаются также антиперистальтические сокращения, задерживающие химус в кишечнике;
- маятникообразные движения — перемещение химуса «вперед-назад», перемешивание химуса, смешивание химуса с пищеварительными соками;
- тонические сокращения обусловлены определенным тонусом гладких мышц тонкой кишки. Они являются основой перистальтического, маятникообразного сокращений и ритмической сегментации;

- сокращение и расслабление ворсинок кишечника способствуют всасыванию мономеров в кровь и лимфу и оттоку лимфы.

Регуляция моторики кишечника:

- автоматия — сокращение без участия центральной нервной системы и гуморальных факторов. Обеспечивается наличием интрамуральных нервных сплетений (мейснерово и ауэрбахово), а также автоматией гладкой мускулатуры;
- рефлекторная регуляция — парасимпатические нервы усиливают сокращения, симпатические — тормозят. Условно-рефлекторная регуляция: местное механическое раздражение кишечника усиливает моторику ниже места раздражения и тормозит — выше;
- гуморальная регуляция — ацетилхолин, энтерокинин, серотонин, желчные кислоты, экстрактивные вещества, соли кальция и магния усиливают моторику. Тормозят моторику секретин, вазоактивный пептид, желудочный ингибирующий пептид.

14.6.

ВСАСЫВАНИЕ

Всасывание — это процесс транспорта компонентов корма из полости желудочно-кишечного тракта во внутреннюю среду организма, его кровь и лимфу.

В *полости рта* эффективность всасывания ничтожно мала. Всасываются только некоторые вещества (алкоголь, яды, лекарства).

В *желудке* всасывается очень незначительное количество аминокислот, глюкозы, несколько больше воды и растворенных минеральных солей, алкоголь.

В *преджелудках* жвачных интенсивно всасываются ЛЖК, аминокислоты, глюкоза, газы (аммиак, углекислый газ), минеральные соли.

В *тонком кишечнике* интенсивно всасываются все мономеры питательных веществ — аминокислоты, жирные кислоты, глицерин, глюкоза, а также вода и минеральные вещества.

В *толстом кишечнике* всасываются вода, соли, небольшое количество питательных веществ и витаминов, продукты распада желчных пигментов и гниения белков.

Первостепенная роль в осуществлении процессов всасывания принадлежит клеткам кишечного эпителия — энтероцитам.

14.6.1. МЕХАНИЗМЫ ВСАСЫВАНИЯ

Различают два основных пути транспорта веществ в эпителиальные клетки слизистой оболочки кишечника — через клетку (трансцеллюлярный) и через плотный контакт по межклеточным пространствам (парацеллюлярный). Посредством последнего переносится очень небольшое количество веществ.

Трансцеллюлярный путь осуществляется посредством двух основных механизмов — трансмембранного переноса и эндоцитоза. Эндоцитоз (пиноцитоз и фагоцитоз) — это транспорт с помощью образования эндоцитозных инвагинаций апикальной мембраны между основаниями микроворсинок энтероцита. Играет важную роль в усвоении питательных веществ новорожденными животными (всасывание иммуноглобулинов).

Основной транспортный механизм у взрослых животных — **трансмембранный перенос**. Трансмембранный перенос может осуществляться с помощью пассивного и активного транспорта.

Пассивный транспорт осуществляется по градиенту концентрации и не требует затрат энергии. К нему относятся:

- диффузия — переход ионов из более концентрированного раствора в менее концентрированный;
- осмос — переход воды из раствора с меньшей концентрацией в раствор с большей концентрацией;
- облегченная диффузия — переход вещества по градиенту концентрации, но с участием переносчика.

Активный транспорт — это перенос веществ через мембраны против электрохимического или концентрационного градиента с затратой энергии и при участии специальных транспортных систем — мембранных переносчиков и транспортных каналов.

Источником энергии для трансмембранного переноса субстрата является градиент Na^+ , т. е. постоянный поток ионов через мембрану, который создается за счет откачки этих ионов из клетки с затратой энергии Na^+ , K^+ , АТФ-азой, локализованной в базолатеральной мембране. Поэтому транспорт большинства веществ через апикальную мембрану энтероцитов является Na^+ -зависимым. Низкая концентрация Na^+ в растворе приводит к снижению активного транспорта субстрата.

Всасывание углеводов происходит путем облегченной диффузии только в виде *моносахаридов* в основном в тонком кишечнике. Небольшое их количество может также всасываться в толстом кишечнике. Всасывание глюкозы активизируется всасыванием ионов натрия. Всасывание глюкозы не зависит от ее концентрации в химусе. Парасимпатические нервные волокна усиливают, а симпатические угнетают процесс всасывания моносахаридов в тонком кишечнике. Всасывание глюкозы усиливают гормоны надпочечников, гипофиза, щитовидной железы, серотонин, ацетилхолин. Гистамин, соматостатин тормозят этот процесс.

Всасывание белков. Белок, поступающий с пищей, всасывается в виде аминокислот. Поступление аминокислот в эпителиоциты происходит активно с участием переносчиков и с затратой энергии. Из эпителиоцитов в межклеточную жидкость аминокислоты транспортируются по механизму облегченной диффузии. Некоторые аминокислоты могут ускорять или замедлять всасывание других. Транспорт ионов натрия стимулирует всасывание аминокислот.

Всасывание жиров. Жиры в желудочно-кишечном тракте под воздействием ферментов расщепляются на глицерин и жирные кислоты. *Глицерин* хорошо растворим в воде и легко всасывается в эпителиальные клетки. *Жирные кислоты* являются нерастворимыми в воде и могут всасываться только в комплексе с желчными кислотами. Липиды наиболее активно всасываются в двенадцатиперстной кишке и проксимальной части тощей кишки. Из моноглицеридов и жирных кислот с участием солей желчных кислот образуются мельчайшие мицеллы (диаметром около 100 нм), которые через апикальные мембраны транспортируются в эпителиоциты. В эпителиоцитах происходит ресинтез триглицеридов. Из триглицеридов, холестерина, фосфолипидов, глобулинов в цитоплазме эпителиоцитов образуются хиломикроны — мельчайшие жировые частицы, заключенные в белковую оболочку. Они покидают эпителиоциты через латеральные и базальные мембраны, проходя в строум ворсинок, где попадают в центральный лимфатический сосуд ворсинки. Низкомолекулярные жирные кислоты в виде тонкой эмульсии всасываются в кровь.

Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы усиливает, а симпатический замедляет всасывание липидов. Всасывание жиров усиливают гормоны коры надпо-

чечников, щитовидной железы, гипофиза, а также дуоденальные гормоны — секретин и холецистокинин.

Всасывание воды и солей. Всасывание воды происходит на всем протяжении желудочно-кишечного тракта. Большая часть жидкости поглощается в тонком кишечнике. Оставшаяся часть воды вместе с растворимыми солями всасывается в толстом кишечнике.

Всасывание воды происходит по законам *осмоса*. Решающая роль в переносе воды через эпителиальный слой принадлежит неорганическим ионам, особенно ионам натрия. Поэтому все факторы, влияющие на его транспорт, влияют и на транспорт воды. Кроме того, транспорт воды сопряжен со всасыванием аминокислот и сахаров. Вода лучше всасывается из гипотонических растворов.

Ионы натрия, калия и кальция в основном всасываются в тонком кишечнике. Ионы натрия переносятся в кровь как через кишечные эпителиоциты, так и по межклеточным пространствам. Всасывание ионов натрия усиливают гормоны надпочечников и гипофиза, угнетают гастрин, секретин и холецистокинин.

Всасывание основного количества ионов калия происходит в тонкой кишке посредством активного и пассивного транспорта (по электрохимическому градиенту). Ионы хлора начинают всасываться уже в желудке, наиболее интенсивен их транспорт в подвздошной кишке.

Двухвалентные ионы всасываются из полости желудочно-кишечного тракта очень медленно, путем активного транспорта.

14.7. ГОЛОДНАЯ ПЕРИОДИКА

Голодная периодика — периодическая деятельность желудочно-кишечного тракта натошак, у голодного животного. Более отчетливо выражена у моногастричных животных, сохраняется в течение первых 2–3 дней голодания.

Проявления голодной периодики:

- периодическая секреция всех пищеварительных соков (в отличие от обычных условий нет свободной соляной кислоты, энтерокиназы, неактивны пепсиногены, трипсиноген, химотрипсиноген);
- периодическое усиление моторики желудка и кишечника;

❖ появление чувства голода, поиск корма — «голодная доминанта».

Продолжительность этих явлений 15–25 минут, потом фаза покоя, длящаяся 1,5–2 часа.

Причины голодной периодики:

- ❖ пустой желудок и двенадцатиперстная кишка;
- ❖ кровь, обедненная питательными веществами;
- ❖ накопление в крови продуктов обмена, не выделившихся в составе пищеварительных желез.

Значение голодной периодики — поддержание гомеостаза внутренней среды в первые дни голодания, т. е. переход на эндогенное питание. Во время покоя в ЖКТ поступают в составе пищеварительных соков белки, жиры, аминокислоты, глюкоза. Они всасываются обратно в кровь, обогащая ее питательными веществами. Одновременно кровь освобождается от продуктов обмена. Кроме того, благодаря голодной периодике поддерживается нормальная микрофлора кишечника и нормальное состояние слизистой оболочки кишечника.

ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

15.1. ФИЗИОЛОГИЯ СЕРДЦА

Сердечный цикл и клапанный аппарат сердца. Сердце птиц и млекопитающих состоит из двух предсердий и двух желудочков. В предсердия кровь поступает из вен: в правое предсердие — из краниальной и каудальной полых вен, в левое — из легочных вен.

Между предсердиями и желудочками имеются атрио-вентрикулярные отверстия, прикрытые атриовентрикулярными (створчатыми) клапанами. Створчатые клапаны пропускают кровь только из предсердий в желудочки и не пропускают ее из желудочков в предсердия.

Из левого желудочка кровь изгоняется в аорту, из правого желудочка — в легочную артерию. В самом начале аорты и легочной артерии находятся полулунные, или кармашковые, клапаны. Они пропускают кровь только из желудочков в кровеносные сосуды и препятствуют обратному току крови.

Сокращение отделов сердца называется систолой, расслабление — диастолой. В норме не бывает одновременного сокращения предсердий и желудочков. Сердечный цикл — это период от одной систолы предсердий до следующей.

Сердечный цикл состоит из трех фаз. Перед началом цикла предсердия полностью заполнены кровью, а желудочки — на 70%.

Первая фаза — систола предсердий и диастола желудочков. При сокращении предсердий давление в них увеличивается до 5–15 мм рт. ст. и кровь через открытые атриовентрикулярные отверстия нагнетается в желудочки. Обратно в вены кровь не уходит из-за сокращения кольцевых мышечных волокон, пережимающих отверстия вен. Продолжительность первой фазы составляет 12,5% всего сердечного цикла.

Вторая фаза — диастола предсердий и систола желудочков. При сокращении желудочков давление в их полостях увеличивается и захлопываются атриовентрикулярные клапаны, поэтому из желудков в предсердия кровь не поступает. Полулунные клапаны в начале систолы желудочков еще закрыты, поэтому желудочки сокращаются при закрытых и створчатых, и полулунных клапанах — это фаза изометрического сокращения. Раскрытие полулунных клапанов и выход крови из желудочков происходит только тогда, когда давление в полостях желудочков окажется больше, чем остаточное давление в аорте и легочной артерии. Это — фаза изгнания крови. Давление в полостях желудочков нарастает до 130–150 мм рт. ст. в левом и до 15–30 мм — в правом. Одновременно в предсердиях давление падает до нуля; расслабляются мышечные волокна, зажимавшие вены, и кровь свободно из вен перетекает в предсердия. Продолжительность второй фазы составляет 37,5% от всего времени цикла.

Третья фаза — общая диастола предсердий и желудочков. При расслаблении желудочков давление в них снижается до нуля, это вызывает, во-первых, захлопывание полулунных клапанов из-за относительно высокого давления в аорте и легочной артерии, и, во-вторых, раскрытие створчатых клапанов, так как давление в предсердиях в это время немного больше, чем в расслабленных желудочках. В эту фазу происходит заполнение всех камер сердца кровью. Продолжительность третьей фазы — примерно 50% всего сердечного цикла.

15.1.1. СВОЙСТВА СЕРДЕЧНОЙ МЫШЦЫ

Основными физиологическими свойствами сердца являются: автоматия, возбудимость, сократимость и проводимость.

Автоматия сердца. Под автоматией понимают способность сердца ритмически сокращаться и расслабляться без каких-либо внешних по отношению к сердцу воздействий, т. е. без участия нервной системы или гуморальных (химических) раздражителей, приносимых к сердцу кровью.

У позвоночных животных автоматия сердца объясняется наличием в сердце специализированных атипических мышечных клеток — пейсмекеров, составляющих проводящую систему сердца. Эти мышечные волокна не способны к со-

кращению, их функция — генерация потенциала действия (ПД) и передача его на сократительные мышечные волокна. Проводящая система сердца включает в себя синусный узел, атриовентрикулярный узел, пучок Гиса, ножки пучка Гиса и тончайшие разветвления — волокна Пуркинье. Ведущую роль в автоматии играет синусный, или атриальный узел, или узел Кейта-Флака. Его называют водителем ритма сердца первого порядка. В клетках этого узла спонтанно периодически возникает ПД, он распространяется на предсердия, атриовентрикулярный узел, пучок Гиса и далее — до сократительных волокон сердца. Та частота сокращения сердца, которая обусловлена ритмическим возбуждением синусного узла, называется синусным ритмом.

Если синусный узел оказывается изолированным от сердца, тогда водителем ритма становится атриовентрикулярный узел, но его возбудимость меньше, и он задает более редкий ритм сердечных сокращений. Этот узел называют водителем ритма сердца второго порядка.

Пучок Гиса — водитель ритма сердца третьего порядка, так как он обладает еще меньшей возбудимостью и задает свой ритм только в тех случаях, когда первые два узла бездействуют. Атриовентрикулярный узел и пучок Гиса называют скрытыми, или латентными, пейсмекерами, они становятся водителями ритма сердца только в условиях патологии.

Волокна Пуркинье не обладают автоматией, их значение заключается в передаче ПД на сократительные волокна миокарда.

Возбудимость — свойство сердечной мышцы переходить в состояние возбуждения под влиянием различных раздражителей. В естественных условиях этим раздражителем является ПД, возникающий в синусном узле и распространяющийся по проводящей системе до сократительных мышечных волокон. Во время возбуждения в сердечной мышце происходят физико-химические, биохимические и морфологические изменения, которые завершаются сокращением. Наиболее ранним признаком возбуждения является генерация потенциала действия.

Потенциал покоя в сердце имеет величину 80–90 мВ, наружная поверхность мембран имеет положительный заряд. Под влиянием электрического импульса, поступающего от проводящей системы сердца, начинается активация

натриевых и кальциевых каналов. Входящие через мембрану ионы Na^+ и Ca^{2+} снижают мембранный потенциал до критического уровня, и возникает ПД; его величина 110–120 мВ, причем теперь снаружи мембрана заряжена отрицательно, а внутри — положительно (фаза деполяризации). Затем начинаются восстановительные процессы: открываются калиевые каналы и увеличивается ток K^+ из клеток; одновременно кальциевые и натриевые каналы закрываются, ионные насосы выкачивают Na^+ и Ca^{2+} из клетки и закачивают в клетку K^+ (фаза реполяризации). В результате мембранный потенциал возвращается к уровню покоя. ПД в пейсмейкерах (синусных узлах) имеет важную особенность: здесь почти не бывает потенциала покоя, а после окончания ПД сразу спонтанно начинается медленная деполяризация мембраны, приводящая к новому ПД. В этом механизме и заключается уникальное свойство сердца — автоматия.

Изменения возбудимости сердца во время возбуждения. Во время фазы деполяризации сердце находится в состоянии абсолютной рефрактерности (невозбудимости). Это объясняется тем, что все натриевые и кальциевые каналы «заняты» проведением ионов, поэтому на любое раздражение в данное время сердце не ответит. В отличие от других возбудимых тканей, фаза абсолютной рефрактерности в сердце очень продолжительная, по времени она совпадает с периодом систолы (предсердий или желудочков). Благодаря этому сердце не способно к непрерывному (тетаническому) сокращению. Во время реполяризации, которая совпадает с началом диастолы, возбудимость сердца постепенно восстанавливается; хотя натриевые и кальциевые каналы инактивированы, но часть их уже способна пропустить новый поток ионов. Это — фаза относительной рефрактерности, если в этот момент на сердце будет действовать новый раздражитель, то в сердце возникает внеочередное возбуждение и сокращение, которое называется экстрасистолой (рис. 12).

После желудочковой экстрасистолы, т. е. возникшей при нанесении внеочередного раздражения на желудочек, имеет



Рис. 12
*Запись сокращений
желудочков сердца*

Восходящая часть — систола желудочков, нисходящая — диастола. Стрелками показано нанесение раздражения. Если раздражение совпадает с систолой, то сердечный цикл не меняется, а если с началом диастолы — возникает экстрасистола.

место более длительная пауза, она называется компенсаторной. Экстрасистолы рассматриваются как нарушения сердечного ритма, но у молодых животных вследствие несовершенства регуляторной системы возможны редкие единичные экстрасистолы, не требующие лечения. В конце диастолы имеется очень кратковременный период экзальтации, или повышенной возбудимости.

Проводимость — свойство сердечной мышцы проводить возбуждение, т. е. передавать ПД на соседние участки. Заходясь в синусном узле, ПД распространяется вначале по предсердиям. Здесь очень мало волокон проводящей системы, поэтому возбуждение распространяется и по ним, и по поверхности сократительных волокон — с одного мышечного волокна на другое. В предсердиях скорость передачи возбуждения невелика — до 1 м/с.

Когда возбуждение распространится по предсердиям, они сокращаются, а желудочки находятся еще в диастоле. Это объясняется задержкой возбуждения в атриовентрикулярном узле, где скорость возбуждения самая маленькая в сердце — 2–4 см/с. По проводящей системе желудочков возбуждение передается с очень большой скоростью — до 4–5 м/с, поэтому, несмотря на большую массу желудочков, возбуждение охватывает их практически мгновенно, что вызывает синхронное сокращение миокардиоцитов желудочков.

Сократимость. Под сократимостью понимают способность миокардиоцитов сокращаться под воздействием потенциала действия. Это — функция миофибрилл. Как и в мышцах других типов — гладких, поперечно-полосатых — сокращение миофибрилл происходит за счет скольжения актиновых протофибрилл между миозиновыми. Большое значение в процессе мышечного сокращения имеет Ca^{2+} : помимо участия в генерации потенциала действия, он регулирует положение молекул тропомиозина. Это — белок, расположенный между актиновыми и миозиновыми нитями, от его конформации зависит возможность взаимодействия между актином и миозином.

Сердечная мышца — функциональный синцитий, и сокращается она как единое целое. Поэтому сердце на раздражение реагирует так же, как одиночное мышечное волокно, по закону «все или ничего». Этот закон называется законом Бюидича: на подпороговое раздражение сердце не

реагирует («ничего»), а на раздражение пороговой силы отвечает максимальным сокращением («все»). Закон Франка—Старлинга: сила сокращения сердца зависит от первоначальной длины мышечных волокон, т. е. от их растяжения кровью во время диастолы. Чем больше крови попадает в сердце во время расслабления, тем с большей силой оно сокращается. Этим объясняется, что при физической нагрузке увеличивается кровенаполнение сердца и возрастает сила его сокращения.

15.1.2. МЕХАНИЧЕСКИЕ, ЗВУКОВЫЕ И ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ ПРОЯВЛЕНИЯ СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Сердечный толчок — удар сердца о грудную клетку, совпадает с систолой желудочков. У мелких животных сердечный толчок верхушечный, у крупных — боковой. Исследуют методом пальпации, определяют его топографию, силу, болезненность.

Тоны сердца — звуки, возникающие при работе сердца. Методом аускультации (прослушивания) исследуют два тона.

Первый, или систолический тон — длинный, низкий, протяжный, глухой. Он совпадает с систолой желудочков. Его компоненты: захлопывание атриовентрикулярных клапанов, вибрация сухожильных струн; шум крови, изгоняемой из желудочков в сосуды (вихревые движения). Второй, или диастолический тон — короткий, высокий, звонкий, отрывистый. Он слышен во время диастолы желудочков, когда захлопываются полулунные клапаны.

При регистрации звуковых явлений в сердце (*фонокардиография*) выделяют дополнительные тоны, их называют третьим и четвертым. Третий тон регистрируется во время заполнения желудочков кровью в начале их расслабления, а четвертый — при нагнетании крови в желудочки в начале систолы предсердий. При аускультации эти звуки сливаются с основными тонами и в отдельности не прослушиваются.

Аускультацию проводят в определенных точках на грудной клетке, их называют точками наилучшей слышимости (*puncta optima*). Тоны сердца изучают главным образом для диагностики болезней клапанного аппарата сердца, так как при патологии клапанов (пороки сердца) тоны могут изменяться и к ним присоединяются дополнительные звуки — шумы.

Частота сокращения сердца (ЧСС) — количество сердечных циклов в минуту. Частоту сокращения сердца мож-

но определить по сердечному толчку, по тонам сердца или же по артериальному пульсу. ЧСС — видовой признак. В покое у лошадей ЧСС 28–42, у крупного и мелкого рогатого скота и свиней — 60–80, у собак — 70–80 (у крупных собак — меньше, у мелких — больше), у кошек и кроликов — 120–140, у кур — до 300, а у певчих птиц — 700–1000.

У молодых животных ЧСС больше, чем у взрослых (у поросят, щенков в недельном возрасте — до 200). У плодов ЧСС больше, чем у новорожденных и не зависит от ЧСС матери.

Увеличение ЧСС называется тахикардией, урежение — брадикардией.

Ритм сердечной деятельности — это правильное согласование сердечных циклов и их фаз по длительности. Для оценки сердечного ритма обычно анализируют работу сердца в течение хотя бы минуты, обращая внимание на интервалы между одинаковыми фазами цикла. Нарушения сердечного ритма называются аритмиями. У здоровых животных ЧСС во время вдоха больше, чем во время выдоха — это так называемая дыхательная аритмия.

Систолический и минутный объемы сердца. Объем крови, выбрасываемый из желудочка за одну систолу, называется систолическим. Систолические объемы правого и левого желудочка одинаковы, только в этом случае выравнивается приток крови к сердцу и отток в артериальное русло.

Объем крови, выбрасываемый желудочком за минуту, называется минутным объемом. У лошадей этот объем равен 20–30 л, у крупного рогатого скота — до 35 л, у овец — 4 л, у собак среднего размера — 1,5 л. При физической нагрузке увеличиваются и систолический, и минутный объемы крови. У нетренированных животных или имеющих ослабленное сердце минутный объем крови увеличивается исключительно за счет тахикардии, что крайне неэффективно, так как укорочение сердечного цикла достигается путем сокращения диастолического периода (отдыха).

Электрокардиография — регистрация биотоков сердца. Способы наложения электродов на тело животных называются отведениями потенциалов. Обычно используются отведения с конечностей или с грудной клетки. Чаще всего применяют три отведения с конечностей. Первое отведение: палец правой — плюсна левой конечностей; второе: палец левой — плюсна левой; третье: пальцы правой и левой конечностей.



Рис. 13
Схема электрокардиограммы

Зубец P — сумма потенциалов действия предсердий, его продолжительность совпадает с периодом распространения возбуждения от синусного узла на оба предсердия; интервал P—Q — атриовентрикулярная задержка возбуждения, время прохождения возбуждения от предсердий к пучку Гиса; зубцы Q, R, S, T — желудочковый комплекс. Зубцы отражают последовательное распространение импульсов по обоим желудочкам; зубец T — период реполяризации желудочков; интервалы P—P (или R—R) соответствуют полному циклу сердечной деятельности.

Электрокардиограмма (ЭКГ) состоит из ровной изопотенциальной линии, которая соответствует потенциалу покоя, и пяти зубцов — P, Q, R, S и T (рис. 13). Эти зубцы отражают процессы возбуждения (потенциалы действия) в разных отделах сердца.

15.2. РЕГУЛЯЦИЯ СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Сердечная деятельность регулируется внутрисердечными и внесердечными механизмами.

К **внутрисердечным** механизмам относятся следующие.

1. Внутриклеточные механизмы, обеспечивающие в каждой клетке сердечной мышцы биохимические процессы и контроль за сохранением морфологических структур и их функций. Внутриклеточные процессы ответственны за рабочую гипертрофию сердца (утолщение миокардиоцитов, увеличение в них количества миофибрилл).

2. Механизмы межклеточного взаимодействия, обеспечивающие быстрое распространение возбуждения по обоим предсердиям или обоим желудочкам.

3. Внутрисердечные периферические рефлексy. Рефлекторные дуги их короткие, они замыкаются не в ЦНС, а в нервных ганглиях внутри сердца. В этих узлах находятся афферентные, вставочные и эфферентные нейроны.

Афферентные нейроны возбуждаются при растяжении предсердий кровью в случае венозного застоя. Результатом становится усиление сокращения левого желудочка и перекачивание большего объема крови из вен в аорту. Но так происходит только при нормальном давлении в аорте. Если же давление в аорте повышено, то растяжение предсердий угнетает сокращения сердца, чтобы аорта не оказалась переполненной кровью.

15.2.1.
**ВНЕСЕРДЕЧНАЯ,
ИЛИ ЭКСТРАКАРДИАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ
СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

Это более высокий уровень приспособления сердца к потребностям организма. Она осуществляется рефлекторными и гуморальными механизмами при участии центральной нервной системы.

Центробежные нервы сердца относятся к вегетативной нервной системе. Эти нервы — симпатические и парасимпатические — состоят из двух нейронов — преганглионарных и постганглионарных.

Симпатические нервы сердца начинаются из грудного отдела спинного мозга (Т1–Т6) и заканчиваются главным образом в шейном звездчатом ганглии, они называются преганглионарными. В шейном звездчатом ганглии находятся постганглионарные нейроны, их отростки идут к сердцу, они иннервируют миокардиоциты предсердий и желудочков.

Парасимпатические нервы начинаются в продолговатом мозге, преганглионарные волокна идут в составе вагуса (блуждающего нерва) и заканчиваются в интрамуральных ганглиях сердца. Из этих узлов начинаются постганглионарные волокна, которые иннервируют узлы проводящей системы сердца (синусный и атриовентрикулярный).

Таким образом, вегетативные нервы сердца — симпатические и парасимпатические — оказывают воздействие на разные структуры сердца: симпатические нервы влияют на сократительные волокна, а парасимпатические контролируют проводящую систему сердца.

Центробежные нервы влияют на все свойства сердца: на возбудимость (батмотропное влияние), скорость распространения возбуждения (дромотропное), силу сокращения (инотропное), частоту сокращений (хронотропное), обмен веществ миокарда (трофическое влияние). Симпатические нервы оказывают стимулирующее, или положительное влияние на все указанные свойства сердца, парасимпатические — тормозящее, или отрицательное.

При сильном раздражении блуждающего нерва сердце может остановиться, но если раздражение продолжается, то сердце снова начинает сокращаться, это явление называется «ускользанием сердца из-под влияния вагуса». Причиной «ускользания» может быть компенсаторное увеличение

тонуса симпатических нервов или же в связи с отрицательным влиянием вагуса на автоматию синусного узла проявление автоматии атриовентрикулярного узла.

Центры, регулирующие работу сердца, расположены во многих отделах ЦНС. В продолговатом мозге находится сосудо-двигательный центр, частью которого является центр сердечной деятельности. Отсюда возбуждение передается к сердцу либо по вагусу (его ядра расположены в продолговатом мозге), либо через проводящие пути спинного мозга на симпатические нервы. Центры более высокого уровня находятся в среднем, промежуточном мозге, мозжечке, лимбической системе. В этих отделах происходит координация работы сердца с другими системами организма, осуществляется приспособление сердечной деятельности к потребностям всего организма, что реализуется посредством изменения тонуса вегетативных нервов или включением гуморальной регуляции.

В состоянии физиологического покоя и во время сна преобладает тонус парасимпатического отдела нервной системы, поэтому в покое сердце работает на $1/5$ – $1/6$ своей мощности. При нагрузках — физических, эмоциональных — в большем тонусе находится симпатическая нервная система и сердце усиливает работу в 5–6 раз. Поэтому их не считают антагонистами, между этими отделами имеются реципрокные отношения. Это понятие означает согласованность в работе нервных центров, когда возбуждение одного из них автоматически приводит к торможению другого. Кора больших полушарий осуществляет наиболее тонкое приспособление работы сердца к секундным потребностям организма. Здесь находятся центры всех анализаторов, оценивающих внешние воздействия на организм, состояние внутренней среды и физиологические потребности всех его органов и тканей. Информация от анализаторов перерабатывается в нервных центрах, ответственных за работу сердца, и по симпатическим и парасимпатическим нервам передается к сердцу. Кроме безусловных, врожденных, рефлексов на сердце в течение жизни у животных приобретаются индивидуальные, или условные, рефлексы. Они возникают при обязательном участии коры. Так, у спортивных лошадей тахикардия начинается до начала забега, раздражителями становятся все события на ипподроме перед скачками.

Рецепторные поля, раздражение которых вызывает изменения работы сердца. Сердце может отвечать на раздражение любых экстеро- или интерорецепторов. Примерами экстероцептивных сердечных рефлексов могут быть рефлекс Ашнера (надавливание на глазное яблоко), рефлекс Гольца (механическое раздражение брюшной стенки или органов брюшной полости — желудка, кишечника). Оба рефлекса дают отрицательные инотропный и хронотропный эффекты.

Большое значение в регуляции физиологических функций имеют *сосудистые рефлексогенные зоны* — участки в крупных кровеносных сосудах, где находятся скопления различных рецепторов. Обратите внимание на эти жизненно важные зоны, так как они участвуют в рефлекторной регуляции многих других функций, например сосудистого тонуса, дыхания.

Зона дуги аорты. Находящиеся в дуге аорты механорецепторы, их называют прессо- или барорецепторами, реагируют на растяжение аорты при повышении в ней давления. Импульсы от рецепторов передаются по аортальному нерву, или нерву депрессору, в продолговатый мозг и оттуда по блуждающему нерву — к сердцу. Работа сердца уменьшается.

Зона каротидного синуса, или синокаротидная зона. Она находится в разветвлениях сонных артерий на наружные и внутренние ветви. Прессорецепторы синокаротидной зоны также реагируют возбуждением на повышенное давление в сонных артериях и рефлекторно, через продолговатый мозг и блуждающий нерв тормозят работу сердца.

При уменьшении артериального давления прессорецепторы обеих зон не раздражаются и тонус парасимпатических нервов снижается, что приводит к реципрокному увеличению тонуса симпатической системы и восстановлению давления. Поскольку давление в аорте и в сонных артериях увеличивается при каждой систоле желудочков, то постоянное раздражение указанных рецепторов поддерживает постоянно высокий тонус парасимпатических нервов сердца, поэтому сердце и не работает с полным усилием в состоянии покоя. Однако при физическом или психическом напряжении преобладает тонус симпатической системы, и указанные рецепторные зоны не реагируют на повышение артериального давления.

Третья зона расположена в устье полых вен. Прессорецепторы этой зоны возбуждаются при повышении давления в полых венах, при венозном застое крови. От рецепторов устья полых вен возбуждение передается по спинномозговым нервам в спинной мозг, оттуда по симпатическим нервам — к сердцу. Сердце сильнее сокращается, перекачивает кровь из вен в артерии и давление в полых венах нормализуется. Этот рефлекс называется по имени автора — рефлекс Бейнбриджа.

Таким образом, сосудистые рефлексогенные зоны регулируют работу сердца при колебаниях артериального или венозного давления, способствуют их нормализации.

Учащение и усиление работы сердца наблюдается также при повышении температуры крови, при болевых симптомах, во время физической нагрузки, при сильных эмоциях — страхе, гневе, радости.

15.2.2.

ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ СЕРДЕЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Гуморальная регуляция осуществляется физиологически активными веществами, образующимися в самом организме.

Нервные медиаторы — ацетилхолин, норадреналин.

Ацетилхолин образуется в окончаниях парасимпатических нервов сердца. Ацетилхолин взаимодействует с холинорецепторами постсинаптических мембран, что повышает проницаемость клеточных мембран для K^+ . В результате увеличивается выход K^+ из клетки, происходит гиперполяризация мембраны и увеличивается порог возбуждения. Вследствие этого уменьшается ответ миокардиоцитов на импульсы тока, наблюдаются отрицательные инотропные и хронотропные эффекты.

Норадреналин — медиатор симпатических адренергических нервов. Норадреналин взаимодействует с бета-адренорецепторами сердечных волокон, что приводит к деполяризации мембран и повышает возбудимость сердечной мышцы. Одновременно норадреналин вызывает расширение коронарных артерий и улучшает питание сердца.

Гормоны — адреналин, тироксин, глюкагон. Все эти гормоны усиливают работу сердца. *Адреналин* — гормон мозгового слоя надпочечников, а также медиатор адренергических нервов, подобно норадреналину. Адреналин —

очень сильный стимулятор, именно адреналин ответствен за эмоциональную реакцию сердца. *Тироксин* — гормон щитовидной железы, он улучшает обменные процессы в сердце и повышает чувствительность сердца к симпатическим воздействиям. *Глюкагон* улучшает питание сердечной мышцы, повышая уровень глюкозы в крови.

Электролиты оказывают существенное влияние на работу сердца. *Кальций* повышает возбудимость клеток миокарда, активизирует фосфоорилазу. Ионы кальция участвуют и в процессах генерации потенциалов, и в сократительных механизмах. При большой концентрации кальция в крови сердце может остановиться из-за нарушения разобщения актиновых и миозиновых нитей в миофибриллах.

Калий при небольшом превышении концентрации в крови уменьшает потенциал покоя, это приводит к деполяризации мембран главного пейсмекера (синусного узла). Увеличивается выход ацетилхолина из парасимпатических нервных окончаний, и работа сердца снижается. Однако высокое содержание калия уменьшает, замедляет работу сердца и может вызвать его остановку в фазе диастолы. Снижение же содержания калия в крови ниже физиологической нормы активизирует автоматию сердца, но при этом активизируются и латентные пейсмекеры сердца, что может привести к нарушению сердечного ритма — аритмиям.

Уменьшение содержания кислорода в крови, увеличение углекислого газа, ацидоз угнетают сократительную активность миокарда.

15.3.

ФИЗИОЛОГИЯ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

15.3.1.

КРУГИ КРОВООБРАЩЕНИЯ

Кровь движется в замкнутой сосудистой сети по двум кругам кровообращения — большому и малому.

Большой круг кровообращения: левый желудочек, аорта, артерии, артериолы, капилляры, вены, две крупные вены, краниальная и каудальная, впадают в правое предсердие. Значение большого круга кровообращения — доставка кислорода и питательных веществ к тканям и перенос от них продуктов обмена.

Малый, или легочной круг кровообращения: правый желудочек, легочная артерия, артериолы, капилляры, вены;

несколько крупных легочных вен впадают в левое предсердие. Значение малого круга кровообращения — оксигенация венозной крови.

К большому кругу кровообращения относятся несколько добавочных кругов, отражающих особенности сосудистой системы в печени, почках и сердце.

Система воротной вены: в печень поступает артериальная кровь по печеночной артерии и венозная кровь по воротной вене от органов брюшной полости, главным образом от желудка и кишечника. В печени эти крупные сосуды разветвляются на капилляры, затем из капилляров венозная кровь собирается в печеночные вены, которые впадают в каудальную полую вену.

В *почках* кровь дважды проходит через капилляры. В первый раз — через капилляры мальпигиева тельца в капсуле Шумлянско-Боумана, это артериальные капилляры («чудесная сеть»). Из капсулы Шумлянско-Боумана отводящая артериола направляется в мозговое вещество почки, где снова разветвляется на капилляры, и через них венозная кровь оттекает в почечные вены.

В *сердце* артериальная кровь поступает по двум коронарным артериям — правой и левой. Во время систолы эти артерии почти полностью пережимаются, кровь к миокарду практически не поступает, и в сердце происходят анаэробные процессы. Во время диастолы приток крови к сердечной мышце увеличивается и начинается аэробный гликолиз. Венозная кровь от сердца оттекает в венозный синус в правом предсердии и через сосуды Тибезия — непосредственно в полость предсердий.

15.3.2. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНЫ ГЕМОДИНАМИКИ

Кровь течет из области более высокого давления в область более низкого, т. е. от желудочков по артериальным сосудам в венозные. Самое высокое давление — в желудочках, самое низкое — в устьях вен.

Единственный источник энергии для движения крови — работа сердца. Получив от сердца запас энергии, кровь тратит ее для преодоления сопротивления сосудов, собственной вязкости и трения о стенки сосудов.

Объемная скорость кровотока — это количество крови, протекающее через поперечное сечение сосуда за еди-

ницу времени, она измеряется в мл/мин или в мл/с. Объем крови, выбрасываемый сердцем из желудочков, равен объему крови, притекающему в предсердия. Поэтому систолические объемы правого и левого желудочка одинаковы, и количество крови, протекающее через поперечное сечение всех сосудов одного калибра за минуту, тоже одинаково. Следовательно, объем крови, протекающей за одно и то же время через аорту, все артерии, все капилляры и все вены, одинаков.

Однако в отдельных органах кровотоков может существенно различаться, что зависит от их функционального состояния. В условиях интенсивной нагрузки приток крови к работающим органам увеличивается за счет других органов, функционально неактивных. Так, при мышечной работе усиливается кровоснабжение работающих мышц, но уменьшается в регионе пищеварительной системы.

Линейная скорость кровотока — это путь, пройденный частицей крови за секунду, измеряется в мм/с или в м/с. Линейная скорость кровотока зависит от суммы поперечного сечения кровеносных сосудов в какой либо области организма. Когда сосуд разветвляется на более мелкие, то сумма площади сечения новых сосудов всегда больше, чем первого. Когда венозные сосуды соединяются в более крупный, то поперечное сечение нового сосуда всегда меньше, чем нескольких предыдущих.

Чем больше суммарная площадь сечения сосудов, тем меньше линейная скорость кровотока. Исходя из того, что объемная скорость течения крови одинакова в аорте и, например, в капиллярах, но площадь сечения всех капилляров в 800–900 раз больше сечения аорты, то линейная скорость тока крови в капиллярах во столько же раз меньше, чем в аорте. В венах линейная скорость тока крови постепенно возрастает по сравнению с капиллярами и в полых венах линейная скорость примерно в половину меньше, чем в аорте.

Кровяное (гидростатическое) давление — это давление движущейся крови на стенки кровеносных сосудов. В разных сосудах оно различно, поэтому принято уточнять, о каком давлении идет речь — артериальном, венозном или капиллярном.

В большом круге самое высокое давление — в аорте, самое низкое — в полых венах, где падает до нуля, а иногда

может быть отрицательным — ниже атмосферного (например, при сильном вдохе). Кровяное давление зависит от следующих факторов.

1. Работа сердца. Увеличение систолического объема крови, учащение и усиление сокращений сердца приводят к увеличению артериального давления.

2. Объем и вязкость крови. Чем больше крови в сосудах и чем больше ее вязкость — тем выше давление крови. Имеет значение и характер течения крови: при ламинарном (послойном) движении давление меньше, чем при турбулентном (вихревом). Турбулентное движение крови наблюдается при выходе из сердца в районе полулунных клапанов, а также в тех участках, где ответвляются сосуды под очень острым или очень тупым углом. Вихревые движения также возможны при неполном сдавливании сосуда.

В крупных сосудах кровь движется послойно, причем форменные элементы располагаются ближе к оси сосуда и движутся быстрее, а вдоль стенок струится плазма с меньшей вязкостью, чем цельная кровь и с меньшей скоростью, чем в центре. В капиллярах вязкость крови также меньше: форменные элементы двигаются по отдельности, друг за другом, а между ними находится столбик плазмы. При увеличении гематокрита кровяное давление возрастает.

3. Тонус кровеносных сосудов. Поскольку объем крови немного больше, чем объем сосудистого русла, кровь растягивает стенки сосудов и это вызывает сокращение гладких мышц сосудов. Кроме того, мышцы сосудов сокращаются под воздействием нервных и гуморальных стимулов. При сокращении сосудов давление в них увеличивается, при расслаблении — уменьшается.

15.3.3. ОСОБЕННОСТИ ДВИЖЕНИЯ КРОВИ В РАЗНЫХ СОСУДАХ

Артерии бывают эластического и мышечного типов. *Артерии эластического типа* в среднем слое содержат плотную эластическую соединительную ткань, они легко растягиваются кровью. К таким сосудам относятся аорта и легочная артерия. Гладкомышечных клеток в этих сосудах нет, поэтому они сокращаются только пассивно, вследствие растяжения кровью. По ходу этих артерий в них начинают появляться гладкомышечные волокна, они замещают соединительнотканые, и артерии постепенно становятся

мышечного типа. Это — средние и мелкие артерии и артериолы. Артерии эластического типа превращают систолический выброс сердца в непрерывный ток крови по сосудам: они растягиваются во время выброса крови из желудочков, и сокращаются во время диастолы желудочков, проталкивая кровь дальше.

Артерии мышечного типа — это та часть сосудистого русла, на которую в основном влияют вазомоторные (сосудодвигательные) нервы и химические раздражители. Артерии называют «резистивными» сосудами, т. е. создающими сопротивление.

При сокращении артериол давление в вышележащих сосудах увеличивается, а приток крови в капилляры уменьшается. Напротив, при расширении артериол увеличивается кровенаполнение капилляров, но снижается давление в более крупных сосудах. В связи с этим артериолы называют «кранами сосудистой системы».

Давление крови в артериях зависит от фазы сердечного цикла: оно наибольшее во время систолы желудочков, и называется максимальным или систолическим, и наименьшее — во время диастолы желудочков, называется минимальным или диастолическим. Разница между систолическим и диастолическим давлением называется пульсовым давлением. Кроме того, давление меняется во время дыхательного цикла: оно больше к концу вдоха и меньше — к концу выдоха.

В разных артериях кровяное давление различно. Для клинических целей артериальное давление измеряют в одних и тех же сосудах. У лошадей артериальное давление в хвостовой артерии составляет 110–120/35–50 мм рт. ст., у крупного рогатого скота — 110–140/30–50 мм рт. ст., у собак в бедренной или плечевой артериях — 120–140/30–40 мм рт. ст.

Артериальный пульс — это ритмические колебания стенок артерий вследствие систолического выброса крови. Растяжение и последующее сужение аорты передается дальше по сосудам и затухает в артериолах. Пульсовая волна опережает движение крови по сосудам; у старых животных вследствие склеротизации и потери эластичности сосудов артериальный пульс распространяется быстрее.

Запись пульсовой волны называется сфигмограммой (см. рис. 14). На сфигмограмме различают восходящую часть — анакрота (1), нисходящую — катакрота (2). На



Рис. 14
Сфигмограмма

катакрате имеется повторная дикротическая волна (3), отделенная инцизурой — вырезкой. Дикротическая волна возникает вследствие кратковременного обратного тока крови в аорте во время захлопывания полулунных клапанов и отражения от них волны крови.

Свойства пульса. *Частота* — в норме соответствует частоте сокращений сердца. *Быстрота* — скорость, с которой наполняется сосуд кровью и спадает, это свойство зависит от того, с какой скоростью выбрасывается кровь из желудочков и от состояния эластичности аорты. *Ритмичность* — правильное чередование по времени анакраты и катакраты — отражает ритм сердечной деятельностью. *Наполнение* — объем крови, проходящий по сосуду. Это качество пульса связано и с объемом циркулирующей по сосудам крови, и с работой сердца, систолическим объемом. *Напряжение* — сила, с которой надо сдавить сосуд до прекращения в нем кровотока, показывает степень эластичности кровеносных сосудов.

У лошадей пульс исследуют на наружной челюстной артерии, у коров — на лицевой или на хвостовой артериях, у мелких животных — на бедренной или плечевой артериях.

Микроциркуляторное русло. К микроциркуляторному руслу относятся приносящие артериолы (метартериолы), капилляры и отводящие вены (метавены), а также лимфатические капилляры. Это — важнейшая часть сосудистой системы, здесь образуется тканевая жидкость и осуществляется обмен веществами между кровью и тканями организма.

Различают следующие типы микроциркуляционного русла. *Капиллярные сети* — конечные разветвления артериол, соединенные между собой последовательно и параллельно. Соединясь в более крупные сосуды, капилляры образуют *вены*. *Артериовенозные анастомозы (шунты)* — кратчайшие соединения артериол и венул. Такие анастомозы предохраняют капиллярную сеть от переполнения. *Плазматические капилляры* — в них нет форменных элементов, только плазма крови. Отделение плазмы от эритроцитов происходит в тех участках, где капилляры отходят под очень большим или очень маленьким углом от артериол.

Диаметр капилляров — от 4 до 20 мкм, в среднем 7–8 мкм. Скорость течения крови в капиллярах — самая низкая среди всех сосудов: 0,5–1 мм/с. В большинстве артериовенозных капилляров давление снижается с 20–40 мм рт. ст. на артериальном конце и до 15–20 мм рт. ст. — на венозном. Суммарно во всех капиллярах содержится немного крови — всего около 6% от общего объема, но зато площадь соприкосновения с тканями здесь самая большая, до 1500 м² на 100 г ткани, что и обеспечивает обмен веществ. Стенка капилляра состоит из однослойного эндотелия и базальной мембраны. Переход веществ через стенку капилляров может происходить: а) посредством диффузии, через поры (каналы) в мембране; б) с помощью активного транспорта с использованием белков-переносчиков; в) путем пиноцитоза; г) через слившиеся участки наружной и внутренней мембраны клеток (фенестры); д) через межклеточные контакты — щели.

Проницаемость капилляров различна в разных органах, наибольшая — в кроветворных органах, в почечных клубочках, наименьшая — в сосудах мозга.

В состоянии покоя кровь циркулирует только через небольшую часть капилляров. Периодически они закрываются, и кровоток осуществляется через соседние капилляры (игра капилляров). При увеличении функциональной активности ткани или органа открывается больше капилляров и увеличивается давления в них.

Величина капиллярного кровотока регулируется следующими механизмами.

1. Изменением тонуса прекапиллярных артериол: при их сужении приток крови в капилляры уменьшается, при расширении — увеличивается.

2. Изменением тонуса прекапиллярных сфинктеров — циркулярно расположенных гладкомышечных волокон на границе артериолы и капилляра. При сокращении прекапиллярных сфинктеров приток крови в капилляр уменьшается или вообще прекращается, при расслаблении — увеличивается.

3. Изменением объема эндотелиальных клеток капилляров. При их набухании просвет капилляров уменьшается и уменьшается кровоток.

4. Изменением тонуса венул. При увеличении венозного тонуса капилляры расширяются и вмещают больше крови.

Движение крови в венах. Вены называют «емкостными» сосудами, в них слабо развит гладкомышечный слой, и они легко растягиваются, вмещая в себя большой объем крови. В венах находится около 75% всей крови организма. Линейная скорость кровотока в венах постепенно возрастает по мере слияния в более крупные сосуды. В полых венах она достигает 20 см/с, тогда, как в периферических колеблется от 6 до 14 см/с.

Давление крови в венах постепенно снижается до нуля в предсердиях. Разница давления между капиллярами и полостями предсердий — основная причина движения крови в венах. Поскольку венозное давление мало, то существуют дополнительные механизмы, способствующие одностороннему движению крови в венах. К ним относятся следующие факторы.

1. Наличие кармашковых клапанов в крупных венах, кроме воротной и полых вен.

2. Ритмические сокращения скелетных мышц, «выжимающих» кровь из вен. Напротив, статические, длительные сокращения скелетных мышц препятствуют венозному кровотоку и вызывают застой крови в венах.

3. Присасывающее действие сердца и грудной клетки, особенно при вдохе.

4. Давление диафрагмы при вдохе на органы брюшной полости, выжимающее кровь из вен брюшных органов в воротную вену.

Венный пульс (рис. 15) — ритмические колебания стенок крупных вен вследствие работы сердца. Во время систолы предсердий кровь задерживается в полых венах и растягивает их, при диастоле предсердий кровь уходит в них, на флебограмме — записи пульсовой волны в вене (зубец *a*). Следующий зубец *c* — это ундуляция, «вздрагивание» яремных вен вследствие пульсации сонной артерии. Третий зубец — *v* — совпадает с концом систолы желудочков, когда предсердия растянуты кровью и она задерживается на этот момент в венах.

Венный физиологический, или отрицательный венный, пульс можно наблюдать в яремных венах.



Рис. 15
Схема записи венного
пульса (флебограмма)

15.3.4. РЕГУЛЯЦИЯ СОСУДИСТОГО ТОНУСА

Кровеносные сосуды постоянно находятся в состоянии небольшого сокращения — базального тонуса. Базальный тонус сосудов — небольшое постоянное сокращение гладких мышц сосудов, сохраняющееся даже после их денервации. Причиной этого является растяжение кровеносных сосудов кровью, которое является адекватным раздражителем гладких мышц. Базальный тонус может изменяться под воздействием нервных или гуморальных раздражителей, и это ведет к изменению кровяного давления.

Сосудистый тонус регулируется рефлекторными и гуморальными механизмами.

Рефлекторная регуляция сосудистого тонуса. Кровеносные сосуды иннервируются вегетативными нервами, их называют вазомоторными или сосудодвигательными.

Как правило, симпатические нервы при раздражении вызывают сокращение гладкомышечных клеток, повышают тонус сосудов, и давление крови в крупных сосудах увеличивается такие нервы называются вазоконстрикторами или сосудосуживающими нервами. В окончаниях симпатических вазоконстрикторов выделяется норадреналин, он и вызывает ответную реакцию сосудов. В некоторых органах в окончаниях симпатических нервов синтезируется ацетилхолин, эти волокна вызывают расширение сосудов, т. е. являются дилататорами — они иннервируют кровеносные сосуды скелетных мышц и некоторых органов.

Таким образом, симпатические вазомоторные нервы в зависимости от медиаторов могут быть и вазоконстрикторами (адренергические волокна) и вазодилататорами (холинергические волокна). Парасимпатические нервы содержат в своем составе вазодилататоры — сосудорасширяющие волокна, при их раздражении тонус сосудов снижается, давление в них падает. Все парасимпатические сосудодвигательные нервы являются холинергическими.

В продолговатом мозге расположен *сосудодвигательный центр*.

В нем различают две группы нейронов, формирующие прессорный центр, повышающий артериальное давление, и депрессорный — понижающий. От этого центра импульсы передаются на ядра вагуса и на центры спинного мозга, из

грудного отдела спинного мозга выходят все симпатические сосудодвигательные волокна, а из пояснично-крестцового отдела — парасимпатические.

Сосудодвигательный центр продолговатого мозга получает информацию от рецепторов, находящихся в различных участках тела, и от вышележащих отделов головного мозга: мозжечка, среднего и промежуточного мозга, лимбической системы и коры больших полушарий. Каждый из этих отделов оказывает влияние на работу сердца и тонус кровеносных сосудов, приспособлявая их к потребностям организма. Так, средний и промежуточный мозг регулируют сердечно-сосудистую систему в условиях физической нагрузки, при различных поведенческих актах.

В коре больших полушарий расположены центры всех анализаторов, анализ этой информации дает представление как обо всех внешних воздействиях на животное, так и о состоянии его внутренней среды и отдельных органов и систем. В зависимости от конкретных обстоятельств осуществляется изменение кровотока в отдельных органах и тканях, изменяется работа сердца и кровяное давление. В коре больших полушарий замыкаются временные связи между любыми раздражителями, действующими на животное, и сосудодвигательным центром, передающим возбуждение на сердце и кровеносные сосуды. Таким образом формируются условные рефлексы — например, повышение артериального давления у спортивных животных на старте, до начала забега.

Сосудистые рефлексы могут быть собственными, сопряженными и местными, или аксон-рефлексами. *Собственные сосудистые рефлексы* начинаются при раздражении рецепторов, находящихся в самих кровеносных сосудах; *сопряженные сосудистые рефлексы* начинаются с любых других рецептивных зон. Важное значение в регуляции как работы сердца, так и сосудистого тонуса имеют синокаротидная зона и зона дуги аорты. При повышении давления в сонных артериях или аорте раздражаются прессорецепторы указанных зон. Возбуждение передается по синусному и аортальному нервам в продолговатый мозг, оттуда к сердцу и кровеносным сосудам. Сердце уменьшает силу и частоту сокращений, а артериальные сосуды расширяются, и давление в крупных сосудах уменьшается. Если же давление в начале артериальной системы низкое, то возбужде-

ние прессорецепторов уменьшается и ослабляется их влияние на сосудодвигательный центр, и тонус сосудов возрастает, увеличивается и давление крови в них.

Собственные сосудистые рефлексy могут возникать при раздражении рецепторов в различных органах — легких, селезенки, кишечника и др. Например, при повышении давления в легочной артерии рефлекторно расширяются сосуды большого круга кровообращения, что устраняет застой крови в легких.

Раздражение хеморецепторов сосудистых рефлексогенных зон приводит обычно к противоположным эффектам. Сосудистые хеморецепторы чувствительны к содержанию в крови O_2 , CO_2 , другим продуктам обмена, pH. Они находятся не только в дуге аорты и синокаротидной зоне, но и в сосудах различных органов. Здесь они вызывают местные изменения сосудистого тонуса и локального кровотока.

Сопряженные сосудистые рефлексy сопровождают реакцию различных органов и тканей на раздражение. Так, при охлаждении кожи наблюдается местное сужение сосудов, при согревании — расширение. При мышечной работе импульсы от проприорецепторов мышц передаются в сосудодвигательный центр, а оттуда — к сердцу и кровеносным сосудам. Артериальное давление в крупных сосудах немного возрастает, а кровеносные сосуды работающих мышц расширяются, и приток крови к мышцам увеличивается.

Артериальное давление повышается при болевых синдромах, оно обусловлено как усилением сердечной деятельности, так и сужением артериальных сосудов.

Местные или аксон-рефлексy осуществляются без участия ЦНС. Они имеют локальный характер и регулируют тонус мельчайших артериол и капилляров. Раздражение рецепторов продуктами метаболизма вызывает небольшое возбуждение, и оно не доходит до тела нейрона, а переключается на другую веточку того же аксона, и сосуд расширяется, увеличивается приток крови в данный участок ткани. В результате ЦНС не перегружается излишней информацией, но в то же время обеспечивается нужный уровень кровотока в органе.

Гуморальная регуляция сосудистого тонуса. По влиянию на гладкомышечные волокна сосудов физиологически

активные вещества делят на две группы — сосудосуживающие и сосудорасширяющие, хотя это деление условное, вещества могут по-разному влиять на разные сосуды.

Сосудосуживающие вещества.

Катехоламины (адреналин, норадреналин, допамин) имеют различное происхождение. Они являются медиаторами адренергических нервов, медиаторами в ЦНС, а также гормонами мозгового слоя надпочечников. Влияние катехоламинов на кровеносные сосуды в разных органах различно и по направленности, и по величине. Это зависит от наличия на мембранах гладкомышечных клеток двух типов адренорецепторов — α и β . При взаимодействии катехоламинов с α -адренорецепторами сосуды суживаются, с β -адренорецепторами — расширяются.

Норадреналин действует преимущественно на α -адренорецепторы, т. е. суживает сосуды, а адреналин — на оба типа рецепторов. В большинстве кровеносных сосудов имеются и те, и другие рецепторы, но их количество и соотношение может быть различным. Если в сосудах больше α -адренорецепторов, то адреналин вызывает их сужение, а если больше β -адренорецепторов, то их расширение.

Порог возбудимости β -адренорецепторов ниже, чем α -адренорецепторов. Поэтому в малых дозах адреналин вызывает расширение сосудов, а в больших — сужение.

При высоком уровне адреналина в крови артериальное давление в крупных сосудах увеличивается. При этом усиливается работа сердца и повышаются систолический и минутный объем крови, суживаются сосуды кожи и органов брюшной полости (но одновременно расширяются сосуды сердца, скелетных мышц и мозга) и увеличивается объем циркулирующей крови за счет кровяных депо. Норадреналин суживает артерии и немного повышает артериальное давление, но он также уменьшает работу сердца путем воздействия на сосудистые рефлексогенные зоны.

Ренин-ангиотензин-альдостероновая система. Ренин — гормон, синтезирующийся постоянно в юктагломерулярном аппарате почек, но его уровень увеличивается при снижении кровотока или кислородном голодании почек. Поэтому первичное значение ренина — усиление кровообращения в самой почке. Однако через кровь он действует и на сосуды других органов.

По механизму действия ренин является ферментом, он активизирует сосудосуживающее вещество, находящееся в плазме крови — ангиотензиноген, и превращает его ангиотензин-1. В легких ангиотензин-1 превращается в ангиотензин-2, и его активность увеличивается в 50 раз. Ангиотензин-2, во-первых, сам является мощным сосудосуживающим веществом в отношении артериол и венул, а во-вторых, он вызывает выделение из надпочечников *альдостерона*. Альдостерон повышает уровень натрия в крови и увеличивает объем крови, что также способствует увеличению кровяного давления.

Вазопрессин, или антидиуретический гормон — гормон задней доли гипофиза. В небольшой концентрации вазопрессин стимулирует обратное всасывание воды в почечных канальцах, тем самым повышает объем крови. В более высоких концентрациях вазопрессин суживает артериолы, капилляры и венулы и не только в почках, но и в других органах.

Серотонин образуется в различных органах — в слизистой кишечника, в головном мозге при разрушении тромбоцитов. Важное значение имеет местный сосудосуживающий эффект серотонина при травмах и кровотечениях. Однако при высоком тоне гладких мышц сосудов серотонин является дилататором.

Сосудорасширяющие вещества.

Ацетилхолин — медиатор парасимпатических нервов. Выделяясь из окончаний парасимпатических нервов, ацетилхолин взаимодействует с М-холинорецепторами (мускариновые холинорецепторы), в результате чего происходит расслабление гладких мышц сосудов. Ацетилхолин быстро разрушается ферментом ацетилхолинэстеразой, поэтому он обладает местным и кратковременным эффектом.

Кинины (калликреин, каллидин, брадикинин) образуются в различных тканях и вызывают местную дилатацию. Так, они увеличивают приток крови к пищеварительным железам, к потовым железам при потоотделении, расширяют кожные сосуды при повышении температуры.

Гистамин секретируется базофилами и тучными клетками. Он вызывает местное сосудорасширяющее действие на артериолы, капилляры и венулы, увеличивает тем самым приток крови к участку ткани. Гистамин повышает проницаемость капилляров, увеличивает образование тканевой

жидкости. В большой концентрации гистамин может вызвать перераспределение крови в организме, тогда за счет переполнения капиллярного русла снижается артериальное давление.

Медуллин — гормон почек, в небольших дозах расширяет сосуды почек, при более высокой концентрации — и сосуды других органов.

Простагландины, тканевые гормоны — производные арахидоновой кислоты, действуют на многие функции организма; некоторые простагландины являются сосудосуживающими веществами.

Вазодилататорами являются также кислые продукты обмена веществ (молочная, фосфорная, угольная кислоты и др., и их соли), АТФ, ионы натрия, магния, ртути, кадмия.

Тонус сосудов зависит от *газового состава крови*: снижение концентрации O_2 и увеличение CO_2 вызывают расширение сосудов.

15.3.5. МЕХАНИЗМЫ ПЕРЕРАСПРЕДЕЛЕНИЯ КРОВИ В ОРГАНИЗМЕ

Распределение крови в организме при мышечной работе. Кровоснабжение мышц при мышечной нагрузке увеличивается за счет других систем организма, и в этом участвуют следующие механизмы.

1. Увеличивается тонус симпатической нервной системы.

2. Импульсы от рецепторов мышц, сухожилий, связок во время мышечной работы стимулируют сосудодвигательный центр, что вызывает увеличение артериального давления за счет усиления работы сердца и повышения тонуса артерий и крупных артериол.

3. Рецепторы сосудистых рефлексогенных зон становятся нечувствительными к повышению артериального давления; одновременно в крови накапливаются кислые продукты обмена веществ и раздражаются хеморецепторы сосудов, что вызывает увеличение систолического и минутного объема крови.

4. Расширяются мелкие артериолы и капилляры работающих мышц вследствие накопления в них продуктов обмена; в неработающих мышцах, в коже, органах брюшной полости сосуды суживаются, и приток крови к ним уменьшается.

5. Гладкие мышцы кровеносных сосудов мышц становятся нечувствительными к сосудосуживающим веществам.

Влияние пищеварения на распределение крови. После приема корма увеличивается кровенаполнение органов пищеварения за счет уменьшения притока крови к другим системам, прежде всего к мышцам и головному мозгу. Причиной этого являются следующие.

1. Уменьшается тонус симпатической нервной системы и увеличивается — парасимпатической.

2. Симпатические вазоконстрикторы уменьшают влияние на сосуды, а парасимпатические дилататоры — увеличивают. Поэтому увеличивается приток крови к пищеварительным железам (кроме печени, в ней всегда высокий уровень кровотока).

3. Местным сосудорасширяющим действием обладают гормоны, образующиеся в пищеварительном тракте — гастрин, гистамин, секретин, холецистокинин.

Влияние температуры на кровераспределение. При повышении внешней температуры или температуры крови кожные сосуды расширяются, приток крови к кожным покровам увеличивается, усиливается теплоотдача. Вазодилатацию вызывают следующие механизмы: а) раздражаются симпатические холинергические нервы кожных сосудов; б) раскрываются артерио-венозные анастомозы; в) в коже образуются гистамин, простагландины и кинины, обладающие сосудорасширяющими свойствами. При понижении наружной температуры сосуды кожи суживаются, приток крови к поверхности тела уменьшается и ограничивается отдача тепла. В обоих случаях происходит перераспределение крови между регионами, в результате чего системное давление крови в крупных сосудах почти не изменяется.

15.4. **ДВИЖЕНИЕ ЛИМФЫ И ЕЕ РЕГУЛЯЦИЯ**

Лимфа образуется из тканевой жидкости путем всасывания ее в лимфатические капилляры. Далее лимфа движется по лимфатическим сосудам, мелкие сосуды впадают в более крупные, и в конце концов два крупных лимфатических протока — грудной и шейный — впадают в переднюю полую вену, где лимфа смешивается с венозной кровью.

Основная причина движения лимфы — это разница давления в начале лимфатического русла и в конце. Образование лимфы идет непрерывно, что и создает более высокое давление в лимфатических капиллярах. По мере передвижения по сосудам давление лимфы снижается.

Дополнительными факторами, способствующими движению лимфы, являются: ритмичные сокращения скелетных мышц, присасывающее действие сердца и грудной полости и наличие в лимфатических сосудах кармашковых клапанов. Известно также, что крупные лимфатические сосуды ритмически сокращаются с частотой от 10 до 22 раз в минуту.

Центр регуляции лимфообращения является частью сосудодвигательного центра. Лимфатические сосуды иннервируются симпатическими нервами, при их раздражении происходит сокращение лимфатических сосудов вплоть до спазма и прекращения течения лимфы.

ФИЗИОЛОГИЯ ДЫХАНИЯ

Для жизни животного постоянно необходима энергия. Она требуется в различных формах: химической, электрической, механической, тепловой и др. Главным же источником энергии в животном организме является биологическое окисление органических веществ (белков, жиров, углеводов), которое невозможно без кислорода. В случае остановки дыхания наступает «клиническая смерть», переходящая через 5–6 минут (столько могут «обходиться» без кислорода высокодифференцированные нервные клетки коры больших полушарий головного мозга) в смерть необратимую, или «биологическую». Таким образом, дыхание — жизненно важная саморегулирующаяся функция, представляющая собой совокупность процессов, обеспечивающих газообмен между клетками организма и внешней средой. Различают пять этапов дыхания.

1. Внешнее дыхание — обмен (вентиляция) воздуха между внешней средой и альвеолами легких (осуществляется посредством актов вдоха и выдоха).

2. Газообмен в легких — диффузия кислорода из воздуха легочных альвеол в кровь капилляров малого круга кровообращения, а углекислого газа из крови в альвеолы.

3. Транспорт газов кровью.

4. Газообмен в тканях — диффузия кислорода из капилляров большого круга кровообращения в клетки, а углекислого газа — из клеток в кровь.

5. Тканевое дыхание — окислительные процессы в митохондриях клеток.

Так как для реализации первых двух этапов дыхания необходим важнейший орган дыхательной системы — легкие,

рассмотрим более подробно физиологические механизмы их работы. При этом необходимо отметить, что, кроме процесса дыхания, легкие имеют отношение и к негазообменным функциям организма:

- метаболической (участвуют в жировом, белковом и водно-солевом обменах);
- терморегулирующей;
- выделительной (удаление из организма вредных летучих веществ);
- фильтрационной (удаляют из системы кровообращения мелкие тромбы, разрушенные клетки, микробы).

Внешнее дыхание складывается из вдоха и выдоха. Для того чтобы разобраться в механизмах этих процессов, необходимо обратиться к анатомическим особенностям дыхательного аппарата животных, важнейшей составной частью которого являются *легкие*. Последние находятся в герметически замкнутой грудной полости и отделены от реберной стенки *плевральным пространством*, в котором давление несколько ниже атмосферного — отрицательное (измеряется в миллиметрах ртутного столба и определяется по разнице между атмосферным и истинным давлением в плевральной полости). Плевральное пространство — это узкая капиллярная щель между двумя листками серозной оболочки плевры — париетальной и висцеральной. Париетальный листок выстилает реберную часть грудной клетки, а висцеральный — покрывает поверхность легких. Ширина межплевральной щели составляет всего 5–10 мкм и заполнена серозной жидкостью.

Легкие млекопитающих состоят из пористой ткани — дыхательной паренхимы, образованной множественными разветвлениями *бронхов* и системой легочных пузырьков — *альвеол*. Именно в альвеолах происходит газообмен. Поэтому их справедливо считают основной функциональной единицей этого органа. Альвеолы отделены друг от друга соединительной тканью, которую пронизывают капилляры. Изнутри альвеолы выстланы респираторным эпителием, покрытым особым веществом, состоящим из фосфолипидов, белков и гликопротеидов — *сурфактантом*. Сурфактант, имеющий низкое поверхностное натяжение, играет важную роль в предотвращении спадения альвеол при выдохе и облегчает их растяжение при вдохе. При этом необходимо отметить, что обмен газов через стенку альвеол происходит лишь при условии их растворения в сурфактанте.

16.1. МЕХАНИЗМ РАБОТЫ ЛЕГКИХ

Физиологическая роль отрицательного давления в грудной полости. Отрицательное давление служит неперменным условием работы легких. Когда и при каких обстоятельствах давление в грудной полости становится ниже атмосферного? Это происходит при первом вдохе новорожденного. Дело в том, что у плода ребро фиксировано только в одной точке — головка ребра находится в суставной ямке тела позвонка, а у новорожденного (после первого вдоха) к этой точке добавляется вторая — бугорок ребра при этом раз и навсегда входит в суставную ямку позвонкового поперечно-реберного отростка. Именно поэтому при первом выдохе, следовавшем за первым вдохом, ребра уже никогда не возвращаются в исходное положение и грудная полость остается в несколько растянутом состоянии. В дальнейшем, вследствие неравномерного роста легких и грудной клетки (легкие растут медленнее) отрицательное давление еще более увеличивается. Оно постоянно изменяется при дыхании: при вдохе возрастает, а при выдохе — уменьшается. Так, например, у лошади эти значения соответственно колеблются от 30–35 до 8–10 мм рт. ст. Благодаря отрицательному давлению в грудной полости, легкие, несмотря на их эластическую тягу, в норме никогда не спадаются.

Механизм вдоха и выдоха. Прежде всего необходимо отметить, что *легкие сами по себе не могут обеспечить эти два взаимосвязанных процесса*. Осуществление вдоха и выдоха находится в прямой зависимости от функциональной деятельности дыхательной мускулатуры (инспираторов и экспираторов).

При вдохе сокращается группа вдыхательных мышц, основными из которых являются наружные межреберные мышцы и диафрагма. Работа их приводит к увеличению объема грудной полости и снижению в ней давления. В результате этого легкие расширяются (они пассивно следуют за изменениями объема грудной полости). Увеличение объема легких, в свою очередь, сопровождается снижением давления внутри альвеол. Наступает момент, когда оно становится несколько ниже атмосферного (всего на 2–3 мм рт. ст.). Но этой разницы вполне достаточно для того, чтобы атмосферный воздух стал засасываться в легкие. Таким образом, вдох — акт исключительно активный. Так, например, при

Частота дыхательных движений у животных в минуту

Виды животных	Частота дыхательных движений	Виды животных	Частота дыхательных движений
Лошадь	8–16	Собака	70–120
Корова	10–30	Кошка	10–25
Свинья	8–18	Кролик	50–60
		Морская свинка	100–150

«выключении» из работы мышц-инспираторов вследствие применения в ветеринарной практике миорелаксантов (фармакологические препараты, вызывающие расслабление скелетной мускулатуры) вдох становится невозможным. Невозможен он и при попадании воздуха в плевральное пространство (пневмоторакс), так как с «исчезновением» отрицательного давления легкие спадаются (ателектаз).

Выдох начинается с расслабления мышц-инспираторов и включения в работу мышц-экспираторов (в основном внутренних межреберных мышц и мышц живота), вследствие чего грудная клетка возвращается в исходное положение. Давление в грудной полости при этом повышается, что приводит к уменьшению объема легких и, соответственно, к повышению внутриальвеолярного давления. Наконец, при достижении последним уровня больше атмосферного (разница может составлять лишь несколько миллиметров ртутного столба) — воздух выходит из легких. Движение грудной клетки при вдохе и выдохе можно записать графически. Такая кривая называется пневмограммой. Она отражает частоту и глубину дыхания. Частота дыхательных движений у животных в 1 минуту представлена в таблице 7.

По преимущественному сокращению мышц грудной клетки, диафрагмы или стенок живота дыхание делят на три типа: грудной (реберный), брюшной (диафрагмальный) и реберно-брюшной (смешанный). Последний тип дыхания является основным у животных при обычных физиологических условиях.

Значение верхних и нижних воздухоносных путей. К *верхним воздухоносным путям* относят носовую полость, носоглотку и гортань (до голосовой щели), к *нижним* — трахею, бронхи и бронхиолы. Так как дыхательные пути не принимают участия в газообмене, их иногда называют вредным

пространством. Однако с этим полностью нельзя согласиться. Помимо основной их функции (проведение воздушных потоков из внешней среды в альвеолы легких и наоборот) они согревают холодный воздух или охлаждают горячий, очищают его от механических примесей, увлажняют его (большая роль в этом принадлежит мерцательному эпителию, слизи и макрофагам, имеющимся на внутренней поверхности дыхательных путей). Здесь же находятся многочисленные рецепторы, обеспечивающие защитные рефлексы (раздражение их в носовой полости вызывает рефлекс чихания, а если раздражаются рецепторы гортани, трахеи, бронхов — возникает кашель).

Жизненная емкость и вентиляция легких. В обычных условиях дыхания животные вдыхают и выдыхают сравнительно небольшое количество воздуха, именуемое *дыхательным (респираторным) объемом*: у лошади и коровы он составляет 5–6 л, у крупных собак — около 0,5 л. При максимальном вдохе животное может еще вдохнуть дополнительный объем (у крупных животных он колеблется от 10 до 12 л, у крупных собак равняется 1 л), а после спокойного выдоха — дополнительно столько же выдохнуть (*резервный объем*). Сумма дыхательного, дополнительного и резервного объема называется *жизненной емкостью легких*. Определяют эту величину, характеризующую потенциальные возможности и состояние дыхательного аппарата животных, с помощью прибора — спирометра. В ветеринарной практике сложность определения жизненной емкости легких у животных связана с проблемой необходимости «заставить» животное сделать глубокий форсированный вдох и точно «поймать» выдыхаемый воздух (для этого используют специальные маски).

Следует отметить, что жизненная емкость легких у одного и того же вида животного может изменяться в зависимости от разных причин — возраста, степени тренированности (например, у лошадей), физиологического состояния и др. При нормальном выдохе в легких еще остается достаточно много воздуха — это альвеолярный объем. Он состоит из упомянутого выше резервного объема и остаточного воздуха, который выдохнуть из легких не представляется возможным (он навсегда остается в легких после первого вдоха новорожденного). Это обстоятельство даже используется в судебно-ветеринарной экспертизе в случаях, когда

нужно установить, был ли плод мертворожденным или он погиб после рождения (в первом случае — в легких нет воздуха, во втором — новорожденный дышал перед смертью и воздух попал в легкие). Отношение дыхательного объема к альвеолярному называется коэффициентом легочной (альвеолярной) вентиляции. У лошади он, например, равняется 1 : 6 (это означает, что при каждом спокойном вдохе вентилируется 1/6 часть общего количества альвеол). Можно рассчитать количество воздуха, проходящего через легкие за минуту — *минутный объем* легочной вентиляции.

16.2. ГАЗООБМЕН В ЛЕГКИХ И ТКАНЯХ

Газообмен между альвеолярным воздухом и кровью, а также между кровью и тканями происходит по физическим законам, прежде всего — по закону диффузии. Вследствие разницы парциальных давлений (давление одного газа в смеси газов) газы диффундируют через полупроницаемые биологические мембраны из области с более высоким в область с более низким давлением. Для газов, растворенных в жидкости (крови) при этом употребляется другой термин — *напряжение*.

Переход кислорода из альвеолярного воздуха в венозную кровь капилляров легких и далее — из артериальной крови в ткани обусловлен этой разницей (она составляет, соответственно, в первом случае — 100 и 40 мм рт. ст., во втором — 90 и около 0 мм рт. ст.). Такова же причина, приводящая в движение углекислый газ: он диффундирует из венозных капилляров легких в просвет альвеол и из тканей в кровь (величина парциальных давлений углекислого газа при этом равняется, соответственно, 47 и 40 мм рт. ст.; 70 и 40 мм рт. ст.).

Для расчета парциальных давлений газов необходимо знать газовый состав (в процентах) в разных порциях воздуха. Так, например, содержание кислорода во вдыхаемом (атмосферном) воздухе в норме составляет 21%, углекислого газа — 0,03%; в выдыхаемом, соответственно, 16% и 4%; в альвеолярном — 14% и 6%. Увеличение содержания кислорода в выдыхаемом воздухе связано с тем, что при выдохе альвеолярного воздуха из легких он смешивается с атмосферным воздухом, заполняющим вредное пространство и не принимающим участия в газообмене.

Транспорт кислорода. Основной транспортной формой кислорода в крови является оксигемоглобин (14–20 мл в 100 мл крови). Он образуется в результате оксигенации, т. е. насыщения гемоглобина крови кислородом. Установлено, что 1 г гемоглобина (при условии полного его насыщения) может присоединить не более 1,34 мл кислорода (этот показатель относится ко всем млекопитающим и человеку). В связи с этим в физиологии было введено понятие *кислородной емкости крови*, которая определяется количеством миллилитров кислорода, находящегося в 100 мл крови при максимальном насыщении гемоглобина кислородом. Понятно, что величина этого показателя прямо пропорциональна концентрации гемоглобина в крови. Кроме того небольшая часть кислорода может транспортироваться кровью в растворенном состоянии (0,3 мл газа в 100 мл крови).

Транспорт углекислого газа кровью осуществляется в трех формах: в виде бикарбонатов натрия и калия (основная форма), в соединении с гемоглобином (карбогемоглобин) и в растворенном состоянии: соответственно доля каждой из форм в процентах составляет — 80, 18 и 2%.

Механизм образования бикарбонатов следующий. Поступающий из тканей в кровь углекислый газ проникает в эритроциты и при участии клеточного фермента карбоангидразы преобразуется в угольную кислоту, которая легко диссоциирует с образованием ионов H^+ и HCO_3^- . Увеличение концентрации HCO_3^- способствует диффузии этих ионов из эритроцитов в плазму крови, так как мембрана эритроцита проницаема для них. Взамен ионов HCO_3^- в эритроциты входят ионы хлора. В результате в плазме крови высвобождаются из соединений ионы натрия и калия, которые связывают поступающие из эритроцитов HCO_3^- , образуя бикарбонаты натрия или калия.

16.4.

МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ДЫХАНИЯ

16.4.1.

ДЫХАТЕЛЬНЫЙ ЦЕНТР

Как отмечалось ранее, дыхание — саморегулирующийся процесс. Во главе регуляции функции дыхания стоит *дыхательный центр*. Он представлен совокупностью нейронов в различных отделах ЦНС, структурно и функционально

связанных между собой. «Ядро» дыхательного центра, открытое отечественным физиологом Миславским, находится в области ретикулярной формации продолговатого мозга. Оно состоит из двух отделов: *центров вдоха и выдоха*. При повреждении этой области мозга дыхание становится невозможным и наступает смерть животного.

Нейроны, входящие в состав вышеуказанного ядра, обладают *автоматией*, т. е. способны к спонтанной (самопроизвольной) деполяризации — возникновению возбуждения. Автоматизм этих нейронов обычно проявляется при наличии возбуждающих влияний с хеморецепторов. Вместе с тем известны случаи автоматической деятельности дыхательного центра и на фоне полной деафферентации (перерезки или выключения афферентной импульсации от различных рецепторов). Природа автоматии в последнем случае до сих пор не выяснена. Однако высказывается предположение, что спонтанное зарождение новых импульсов возбуждения может быть связано с особой спецификой обмена веществ в нервных клетках дыхательного ядра. Следует добавить, что стимулирующее влияние на автоматию оказывают нейроны ретикулярной формации.

К дыхательному центру относится также *пневмотаксический центр* варолиева моста, непосредственно прилегающего к продолговатому мозгу. Он уже не обладает автоматией, но обеспечивает четкое чередование вдоха и выдоха, другими словами, ритмичность работы основного дыхательного центра. В грудном отделе спинного мозга находятся мотонейроны, иннервирующие мышцы инспираторы и экспираторы (главным образом межреберные), а в шейной области спинного мозга на уровне 3–5-го позвонка расположен центр диафрагмального нерва. В состав основного дыхательного центра также входят нейроны среднего и промежуточного отдела головного мозга. И, наконец, кора больших полушарий является высшей инстанцией данного центра, контролирующей работу всех ранее перечисленных структурных образований и обеспечивающей произвольное дыхание.

Саморегуляция вдоха и выдоха. В обеспечении саморегуляции принимают участие механорецепторы легких, раздражающиеся при изменении объема этого органа. Рефлекторная зависимость деятельности дыхательного центра от объема легких была впервые установлена немецкими физиологами Герингом и Брейером. Этот рефлекс, впоследствии названный их именем, выражается в следующем: увеличе-

ние объема легких тормозит инспираторную активность, а уменьшение легочного объема, наоборот, ее усиливает.

Рассмотрим подробнее *механизм саморегуляции дыхания*. Так, во время вдоха увеличивается объем грудной полости и начинают растягиваться легкие. Вследствие этого растяжения возбуждаются механорецепторы легких, и возникший в них поток импульсов устремляется по веточкам блуждающего нерва в центр вдоха, тем самым поддерживая активность последнего. По мере растяжения легких поток афферентной импульсации стремительно нарастает. И, наконец, наступает момент, когда центр вдоха не может принять такой чрезвычайно высокий ритм (частота импульсов превышает рамки лабильности центра) и вместо возбуждения в этом центре развивается пессимальное торможение. Благодаря этому вдох заканчивается еще до максимального растяжения легких. При этом центр вдоха, «погрузившийся» в состояние торможения, индуцирует (наводит) возбуждение в центре выдоха. После перерезки блуждающих нервов рефлекс Геринга-Брейера исчезают. То же самое происходит и при разрушении пневмотаксического центра варолиевого моста.

Кроме вышеупомянутых рецепторов в регуляции функции дыхания большое значение играют ирритантные и юстакapulлярные рецепторы. Первые располагаются в эпителиальном слое дыхательных путей и легких. Они реагируют на пыль, действие ядовитых газов, табачного дыма, изменения свойств самой легочной ткани (например, при воспалении легких, его отеке). Импульсы с этих рецепторов способствуют расправлению легких и предотвращению их спадения (ателектаза). На практике их раздражение сопровождается глубокими вдохами («вздохами»). Вторые находятся вблизи капилляров малого круга кровообращения. При их раздражении возникает одышка. Это происходит обычно при интенсивной мышечной работе, когда повышается кровяное давление в легочных капиллярах.

Гуморальная регуляция дыхания. Важнейшим гуморальным раздражителем дыхательного центра является *углекислый газ*. Изменение его концентрации в артериальной крови неизменно ведет к изменению частоты и глубины дыхания: увеличение — к усилению, уменьшение — к ослаблению дыхательной функции. Происходит это в результате раздражения им через кровь дыхательного центра или непосредственно, или через хеморецепторы синокаротидной и аортальной сосудистых рефлексогенных зон. Другим

адекватным раздражителем дыхательного центра является *кислород*. Правда, его влияние проявляется в меньшей мере. При этом оба газа влияют на дыхательный центр одновременно. Так, например, недостаток кислорода в организме (гипоксия) повышает чувствительность дыхательного центра к повышенному содержанию углекислого газа (гиперкапния).

Рассмотрим значение гуморальной регуляции дыхания при первом вдохе новорожденного. Во время родов (особенно при передавливании пуповины) в организме быстро нарастает концентрация углекислого газа и одновременно развивается кислородная недостаточность. Это приводит к возбуждению дыхательного центра, и новорожденный делает свой первый в жизни вдох.

Активное участие в механизме регуляции дыхания принимает *молочная кислота*. Эта кислота, являясь более сильной, чем угольная, вытесняет из бикарбонатов крови углекислый газ, вызывая состояние гиперкапнии, что, в свою очередь, приводит к повышению возбудимости дыхательного центра.

16.4.2.

ОСОБЕННОСТИ ДЫХАНИЯ У ПТИЦ

Физиологические особенности дыхания у птиц определяются анатомическими особенностями строения их дыхательного аппарата (прежде всего наличием воздухоносных мешков, отсутствием диафрагмы) и касаются только механизмов внешнего дыхания. Благодаря воздухоносным мешкам у птиц, в отличие от млекопитающих, возможно двойное дыхание. Смысл его заключается в том, что при вдохе воздух, проходя через легкие, в первый раз отдает кислород и принимает углекислый газ. Далее он поступает в воздухоносные мешки, которые выполняют роль обычных резервуаров. При выдохе воздух, выходя из воздухоносных мешков, во второй раз проходит через легкие, где опять происходит газообмен.

Акт вдоха у птиц совершается при сокращении мышци-инспираторов. При этом грудная, коракоидная кости, ключицы и ребра выдвигаются вперед и вниз, увеличивая угол между позвоночником и грудными частями ребер. В результате этого грудная клетка значительно расширяется, способствуя растяжению легких. Что же касается диафрагмы, она у птиц развита слабо и не имеет такого значения, как у млекопитающих.

Частота дыхательных движений у птиц за 1 минуту составляет: у кур — 12–45, у индеек — 13–20, у уток — 30–70, у голубей — 15–32, у гусей — 12–40.

ФИЗИОЛОГИЯ ОРГАНОВ ВЫДЕЛЕНИЯ

В процессе метаболизма образуются конечные продукты обмена веществ, которые должны быть выведены из организма. В противном случае наступает самоотравление и гибель животного. Конечные продукты обмена веществ, выделяемые из организма, называются *экскретами*, а органы, их удаляющие, называются *экскреторными* или *выделительными*.

К органам выделения у животных относятся: почки, потовые железы, легкие, желудочно-кишечный тракт. У птиц в выделении могут участвовать солевые железы. Ту же функцию выполняют ректальные железы, а также жабры у рыб.

Почки экскретируют воду, продукты азотистого обмена (мочевину, мочевую кислоту, креатинин, аммиак и др.), продукты неполного окисления органических веществ (молочную кислоту, ацетоновые и кетоновые тела), минеральные соединения, пигменты, лекарственные вещества, краски.

За счет наличия в коже потовых и сальных желез из организма выделяется вода, продукты белкового обмена, липиды, летучие жирные кислоты (ЛЖК), витамины, минеральные вещества.

С помощью легких из организма выводятся углекислый газ, вода, летучие вещества (пары эфира и хлороформа при наркозе).

Желудочно-кишечный тракт выделяет из организма воду, продукты обмена веществ, минеральные вещества, кислые и щелочные элементы, желчные кислоты, пигменты, холестерин, лекарственные вещества, соли тяжелых металлов (железо, марганец, кадмий), инородные предметы.

Значение органов выделения не сводится только к выведению конечных продуктов обмена веществ. Органы выделения участвуют в процессах осморегуляции, т. е. сохранении постоянства осмотического давления (изоосмия), в сохранении постоянства ионного состава внутренней среды организма; в поддержании постоянства концентрации водородных ионов; в процессах терморегуляции участвуют потовые железы и легкие.

Основные термины:

- диурез — процесс образования и выделения мочи из организма;
- анурия — прекращение мочеобразования и мочеотделения;
- протеинурия — появление белка в моче;
- глюкозурия — выведение глюкозы с мочой;
- гематурия — появление эритроцитов в моче;
- полиурия — усиление мочеотделения;
- олигурия — уменьшение мочеотделения.

17.1. ПОЧКИ

17.1.1. АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧЕК

Почки у млекопитающих имеют бобовидную форму, за исключением крупного рогатого скота. В почке имеется выпуклый наружный край и вогнутый внутренний край, в центре которого находятся ворота почки. В этом месте в почку входят артерия, нервы, выходят вена, лимфатические сосуды и мочеточник. На продольном разрезе почка делится на две большие зоны: наружную — корковое вещество почки и внутреннюю, мозговое вещество почки. Основной структурно-функциональной единицей почки является нефрон.

Нефрон состоит из нескольких последовательно соединенных отделов, располагающихся в корковом и мозговом веществе почки (рис. 16):

Почечное тельце состоит из компактного пучка переплетенных капиллярных петель, окруженных двухслойной полой капсулой Шумлянско-Боумана. Внешний листок капсулы переходит в проксимальный сегмент нефрона, состоящий из извитой и прямой частей.

Особенностью клеток *проксимального извитого канальца* является наличие щеточной каймы из большого количества микроворсинок, покрытых гликокаликсом. Следующий за проксимальным прямым канальцем сегмент — нисходящая тонкая часть петли Генле. Она заканчивается шпилькообразным коленом петли, и каналец дальше поднимается параллельно нисходящей части. Тонкая восходящая часть петли Генле переходит в толстую восходящую часть, клетки которой лишены микроворсинок. Вблизи от клубочка толстый восходящий отдел петли переходит в *дистальный извитой каналец*. За дистальным извитым канальцем следует *связующий каналец*, затем *собираательные трубочки* и система беллиниевых протоков.

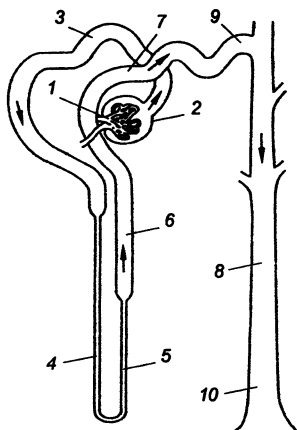


Рис. 16
Строение нефрона:

1 — мальпигиев клубочек; 2 — капсула Шумлянско-Боумана; 3 — проксимальный извитой каналец; 4 — нисходящая тонкая часть петли Генле; 5 — восходящая тонкая часть петли Генле; 6 — толстая восходящая часть петли Генле; 7 — дистальный извитой каналец; 8 — собирающая трубочка; 9 — связующий каналец; 10 — сосочковый проток.

17.1.2. ТИПЫ НЕФРОНОВ

По особенностям локализации клубочков в коре почек, строения канальцев и особенностям кровоснабжения различают три типа нефронов:

- 1) суперфициальные — имеют поверхностно расположенные в коре клубочки, короткую петлю Генле;
- 2) интракорткальные — клубочки расположены в средней части коры почки. Наиболее многочисленны и выполняют основную роль в ультрафильтрации мочи;
- 3) юкстамедуллярные — клубочки расположены на границе коркового и мозгового вещества почки. Выносящие артериолы шире приносящих. Петли Генле самые длинные и спускаются до вершины сосочка пирамид.

Юкстагломерулярный аппарат (ЮГА).

Располагается между афферентной и эфферентной артериолами в воротах почечного тельца собственного нефрона. Эта зона известна как юкстагломерулярный аппарат

(не путать с юкстамедуллярным нефроном). ЮГА состоит из трех типов клеток.

1. Гранулярные клетки, которые представляют собой дифференцированные гладкомышечные клетки в стенках артериол, особенно афферентных.

2. Экстрагломерулярные мезангиальные клетки.

3. Клетки плотного пятна дистального извитого канальца.

Основные функции юкстагломерулярного аппарата — синтез биологически активных веществ, которые участвуют в регуляции водно-солевого обмена, постоянства артериального давления, эритропоэза, свертывания крови:

- ренин;
- медуллин;
- эритропоэтины;
- витамин D₃;
- урокиназа;
- брадикинин.

Особенности кровообращения в почке. Для почек характерно наличие двух сетей капилляров. Первая — мальпигиево тельце. Афферентная (приносящая) артериола распадается на множество (до 50) капиллярных петель, образуя капиллярную сеть. Сливаясь, капилляры образуют эфферентную (выносящую) артериолу. По афферентной и эфферентной артериолам течет артериальная кровь. Диаметр приносящей артериолы в два раза больше, чем выносящей. Выносящая артериола распадается на капилляры, оплетающие канальцы того же самого нефрона (вторая сеть капилляров). Капилляры собираются в венулы, в междольковые, дуговые и междольковые вены, они образуют почечную вену, впадающую в нижнюю полую вену.

17.2.

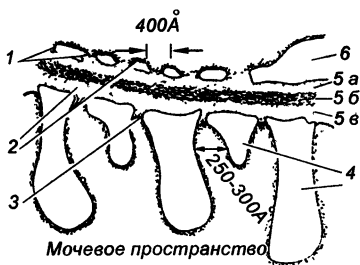
МЕХАНИЗМ ОБРАЗОВАНИЯ МОЧИ

Процесс мочеобразования включает в себя фильтрацию в почечных клубочках, реабсорбцию в почечных канальцах, секрецию и синтез.

Клубочковая фильтрация состоит в том, что в полость капсулы Шумлянско-Боумана из плазмы крови капилляров мальпигиева клубочка фильтруется вода и все растворенные в плазме вещества за исключением высокомолекулярных белков и форменных элементов. Образующийся ультрафильтрат плазмы называется первичной (проvisorной) мочой.

Рис. 17
Строение фильтрационного барьера нефрона:

1 — фенестры; 2 — клубочковый полианон; 3 — эпителиальная щелевая мембрана; 4 — педикулы эпителиальных клеток; 5 — клубочковая базальная мембрана: а — внутренняя прозрачная пластинка; б — плотная пластинка; в — наружная прозрачная пластинка; 6 — эндотелиальная клетка.



Процесс фильтрации осуществляется через структуры гломерулярного фильтра, находящегося на пути выхода жидкости из просвета капилляров клубочка в полость капсулы. Фильтрационный барьер состоит из трех слоев: эндотелия капилляров, базальной мембраны и эпителия висцерального листка капсулы или подоцитов (рис. 17).

В цитоплазме клеток *эндотелия* имеются поры, которые занимают до 30% поверхности клетки, что позволяет свободно проходить через них воде с растворенными в ней веществами, включая белки (кроме за исключением форменных элементов крови).

Базальная мембрана — это гелеподобное, бесклеточное ячеистое образование, состоящее из гликопротеинов и протеогликанов. Она является основной частью фильтра, препятствующей проникновению из плазмы крови крупномолекулярных соединений (белков). Поры базальной мембраны изнутри содержат анионные локусы (отрицательные заряды), которые препятствуют вхождению отрицательно заряженных частиц. Базальная мембрана быстро «изнашивается», и ее элементы непрерывно восстанавливаются с помощью мезангиальных клеток, при этом в течение года происходит полная замена ее основного вещества.

Подоциты имеют осьминогopodobное строение. Щелевидные пространства между подоцитами представляют собой проходы, по которым фильтрат проникает в боуменово пространство. Но в то же время не все вещества могут пройти через щелевидные пространства. Препятствием служит, во-первых, то, что пальцевидные отростки покрыты сиалогликопротеином и, во-вторых, тонкие диафрагмы перекрывают щелевидные пространства в виде мостиков базальной мембраны. Щелевая диафрагма формирует решетку с диаметром пор около 10 нм, поры покрыты гликокаликсом, имеющим отрицательный заряд и оставляющим отверстия

радиусом около 3 нм. Поэтому вещество, имеющее молекулярную массу больше 80 000, не проходит через фильтрационную поверхность.

Итак, в процессе фильтрации вместе с водой фильтруются все низкомолекулярные вещества, которые свободно проходят через фильтрационную поверхность, за исключением большей части белков и форменных элементов крови.

Поэтому *первичная моча* (клубочковый ультрафильтрат) по содержанию аминокислот, глюкозы, мочевины, креатинина, пептидов и ионному составу идентична плазме крови.

Процесс фильтрации обуславливается давлением, создаваемым в мальпигиевом клубочке.

Фильтрационное давление — это сила, обеспечивающая движение жидкости с растворенными в ней веществами из плазмы крови капилляров клубочка в просвет капсулы. Кровяное давление в капиллярах клубочка является фильтрующей силой, а онкотическое давление и давление первичной мочи в капсуле — силами, противодействующими фильтрации.

Следовательно, давление (P_{Φ}), обеспечивающее клубочковую фильтрацию, представляет собой разность между гидростатическим давлением крови в капиллярах (P_r) и суммой онкотического давления (P_o) и давления первичной (проvisorной) мочи (P_m).

$$P_{\Phi} = P_r - (P_o + P_m).$$

P_r — давление крови в капиллярах клубочка (70–90 мм рт. ст.). Чем выше артериальное давление, тем больше фильтрация и, следовательно, больше образуется первичной мочи.

Все факторы, повышающие в организме кровяное давление, увеличивают образование ультрафильтрата плазмы крови.

P_o — онкотическое давление плазмы крови (давление, создаваемое белками — 20–30 мм рт. ст.). При увеличении онкотического давления снижается образование первичной мочи, так как вода удерживается белками в крови.

P_m — давление первичной мочи в капсуле Шумлянско-го-Боумена и в почечных канальцах (около 20 мм рт. ст.). Чем выше это давление, тем меньше фильтрация. Следовательно, P_{Φ} составляет в среднем:

$$70 - (30 + 20) = 20 \text{ мм рт. ст.}$$

Падение артериального давления или повышение онкотического давления белков плазмы приводит к уменьшению фильтрационного давления вплоть до полного прекращения первичной мочи.

Процесс фильтрации характеризуется скоростью клубочковой фильтрации (СКФ) и определяется объемом ультрафильтрата, образованным за единицу времени (мин).

СКФ зависит от объема протекающей через почки крови, фильтрационной поверхности, фильтрационного давления, количества функционирующих нефронов.

СКФ определяется при сопоставлении концентрации вещества в плазме (например, инулин) и конечной моче, не реабсорбируемое в почечных канальцах. По концентрации инулина в плазме ($\Pi_{ин}$) и концентрации его в определенном объеме (V) конечной мочи ($M_{ин}$) рассчитывают коэффициент очищения или «клиренс» инулина по формуле:

$$\text{СКФ (мл/мин)} = \frac{M_{ин} \times V}{\Pi_{ин}},$$

показывающей, какой объем плазмы крови в единицу времени «очистился» от инулина, где $M_{ин}$ — концентрация инулина в конечной моче; $\Pi_{ин}$ — концентрация инулина в плазме крови; V — объем мочи; СКФ (мл/мин) — скорость клубочковой фильтрации.

В клинической практике, когда говорят об очищении плазмы крови от какого-либо вещества, употребляют термин «клиренс». В клинике для определения клиренса используют вещество эндогенного происхождения креатинин, концентрация которого в плазме крови стабильна. Клиренс эндогенного креатинина называется пробой Роберга.

Количество образующейся первичной мочи очень велико. По разности концентрации некоторых веществ в первичной и конечной моче можно определить, какое количество воды всосалось обратно в кровь. Например, концентрация сульфатов в конечной моче 0,18%, а в первичной — 0,002%, т. е. концентрация возрастает в 90 раз. Следовательно для образования 1 л вторичной мочи необходимо, чтобы через канальцы прошло 90 л первичной мочи.

Количество первичной мочи у разных животных и человека: крупный рогатый скот — 630 л, лошади — 450 л, свиньи — 360 л, собаки — 56 л, человек — 150–170 л.

Канальцевая реабсорбция — это процесс обратного всасывания воды и растворенных в ней веществ из почечных канальцев в кровь.

Основная функциональная значимость структур, обеспечивающих обратное всасывание в канальцах, состоит в том, чтобы вернуть в кровь все жизненно важные вещества и в необходимых концентрациях.

В зависимости от локализации отдела канальцев различают проксимальную и дистальную реабсорбцию, а в зависимости от механизма транспорта выделяют пассивную, первично- и вторичноактивную реабсорбцию.

В *проксимальном извитом канальце* из ультрафильтрата почти полностью реабсорбируются: глюкоза, низкомолекулярные белки, жирные кислоты, аминокислоты, пептиды, витамины, микроэлементы, Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} , Mg^{2+} , бикарбонаты, фосфаты, мочевины. К концу проксимального отдела в его просвете остается только $1/3$ объема ультрафильтрата. И хотя его состав отличается от плазмы крови, осмотическое давление первичной мочи остается таким же, как и в плазме, так как вслед за всасываемыми веществами реабсорбируется вода. В проксимальном отделе нефрона имеют место два механизма всасывания воды и электролитов.

1. Активный транспорт натрия с пассивной реабсорбцией бикарбоната и воды.

2. Пассивный транспорт хлоридов с пассивной реабсорбцией натрия и воды.

Всасывание воды происходит пассивно, по градиенту осмотического давления и зависит от реабсорбции натрия и хлора. Ионы натрия реабсорбируются как по активному так и по пассивному транспорту. Через апикальную мембрану в клетки эпителия натрий входит пассивно по натриевым каналам, а выводится через базолатеральные мембраны эпителиальных клеток с помощью натрий-калиевых насосов, использующих энергию АТФ. Наряду с ионами натрия всасываются бикарбонаты.

Реабсорбция вещества против градиента концентрации называется активным транспортом. Различают два вида активного транспорта: первичноактивный и вторично-активный. *Первичноактивный транспорт* происходит за счет энергии клеточного метаболизма, например, транспорт ионов натрия через натриевые каналы при участии фермента Na^+ , K^+ ,

АТФ-азы, использующей энергию АТФ. *Вторично-активный транспорт* — это перенос веществ против градиента концентрации с помощью белков-переносчиков, но без затрат энергии клетки непосредственно на этот процесс. При помощи такого транспорта переносятся глюкоза, аминокислоты. Обратное всасывание этих веществ зависит от концентрации их в крови, а также от деятельности цилиндрического эпителия почечных канальцев. В результате деятельности последнего возможно всасывание веществ против градиента концентрации. Реабсорбция осуществляется с помощью специальных переносчиков, локализованных в щеточной каемке апикальной мембраны эпителиальных клеток. Переносчики транспортируют глюкозу или аминокислоты совместно с ионами натрия. Этот комплекс (переносчик + органическое вещество + ион Na^+) способствует перемещению вещества через мембрану щеточной каемки и его поступлению внутрь клетки. Движущей силой этого процесса служит меньшая по сравнению с просветом канальца концентрация натрия в цитоплазме клетки, что обеспечивается энергозависимой работой натрий-калиевого насоса базальной мембраны. В мембране создается мощное электрическое поле, которое «втягивает» переносчик к внутренней поверхности мембраны, где он отделяет глюкозу и натрий. Переносчик вместе с глюкозой и натрием пересекает плазматическую мембрану и входит внутрь клетки, где комплекс распадается на составные компоненты. Внутри почечного эпителия создается высокая концентрация глюкозы. По градиенту концентрации она переходит в интерстиций (за счет облегченной диффузии) и далее уходит в кровоток, а натрий активно с помощью ионного насоса удаляется из клетки. Затем белок-переносчик вновь проходит через жидкую липидную мембрану на поверхность, где захватывает новые молекулы глюкозы и натрия. Таким образом, мембранный потенциал используется всеми клетками для электрического транспорта разных веществ. При избытке глюкозы происходит полная загрузка всех молекул-переносчиков, и глюкоза уже не может реабсорбироваться в кровь и появляется в конечной моче. В соответствии с этим существует понятие «почечный порог выведения».

Порог выведения — это такая концентрация вещества в крови и в первичной моче, при которой оно не может быть полностью реабсорбировано в канальцах и попадает в конечную мочу. Различают пороговые и беспороговые вещества.

Пороговые вещества — это вещества, которые до определенной концентрации всасываются из первичной мочи обратно в кровь (глюкоза, витамины, аминокислоты, натрий, калий, кальций, хлор, вода). Например, глюкоза при содержании 150–180 мг% в крови полностью реабсорбируется в проксимальном извитом канальце. Если концентрация глюкозы повышается, а все молекулы-переносчики заняты, то наблюдается глюкозурия. Увеличение содержания глюкозы в моче приводит к повышению объема выделяемой мочи (полиурия).

Беспороговые или непороговые вещества не реабсорбируются в почечных канальцах и выделяются с мочой при любых, даже очень небольших концентрациях их в крови (креатинин, инулин, сульфаты, маннитол).

17.2.1. **ПОВОРОТНО-ПРОТИВОТОЧНЫЙ МЕХАНИЗМ ПЕТЛИ ГЕНЛЕ**

Стенка нисходящего канальца проницаема для воды, которая по градиенту концентрации уходит в гипертоническую среду межклеточника и способствует активной реабсорбции натрия и хлора из восходящего канальца, особенно в толстой восходящей части колена. Ионы натрия и хлора повышают осмотическое давление вокруг канальцев, что усиливает реабсорбцию воды.

Большую роль в концентрировании мочи играют **капиллярные петли**, идущие параллельно петлям Генле. Эти капилляры проницаемы для воды и растворенных в ней веществ. Поэтому у поворота петли концентрация растворенных веществ в капиллярах такая же, как в канальцевой жидкости и интерстиции. Онкотическое давление белков плазмы способствует поступлению воды в кровяное русло. Излишек воды переносится в венозную систему. В итоге почка извлекает из крови концентрированную жидкость (т. е. мочу), венозная кровь вследствие этого становится более разбавленной, чем притекающая артериальная кровь.

В дистальном извитом канальце происходит активная реабсорбция натрия. Хлор всасывается пассивно вслед за натрием. Активно всасывается в дистальном отделе канальцев калий, магний, кальций и фосфаты.

Собираательные трубочки проницаемы для воды, натрия (активный транспорт), мочевины.

Мочевине принадлежит важная роль в функции почки, в частности, в механизмах концентрирования мочи. Мочевина свободно попадает в первичную мочу. В проксимальном извитом канальце увеличивается концентрация мочевины вследствие реабсорбции воды. Повышение концентрации мочевины в просвете канальца вызывает ее пассивную диффузию в интерстициальную жидкость и затем в кровь. Следовательно, реабсорбция мочевины полностью зависит от реабсорбции воды, что создает концентрационный градиент. Около 50% мочевины реабсорбируется в проксимальном извитом канальце. Вся нереабсорбированная мочевина задерживается в канальце по мере того, как жидкость протекает по петле Генле, дистальному извитому канальцу до собирательных трубочек мозгового вещества. В собирательных трубочках мочевина реабсорбируется в интерстиций. Из интерстиция по градиенту концентрации мочевина вновь попадает в восходящую часть петли Генле. Таким образом совершается внутривнепочечный круговорот мочевины. Избыток мочевины покидает почки с мочой.

17.2.2. КАНАЛЬЦЕВАЯ СЕКРЕЦИЯ В ПОЧКАХ

Это активный транспорт в мочу веществ, содержащихся в крови или образуемых в самих клетках канальцевого эпителия, минуя капсулу Шумлянско-Боумана. Путем канальцевой секреции из крови выделяются ионы калия, водорода, органические кислоты и основания эндогенного происхождения, антибиотики, красители, рентгенконтрастные препараты. Способностью к секреции обладают клетки эпителия проксимального и дистального отдела канальцев. В проксимальном отделе секретируются органические кислоты (парааминогиппуровая кислота, диодраст, фенолрот, пенициллин). В дистальном отделе — органические основания (гуанидин, пиперидин, тиамин, холин, серотонин, хинин, морфин). Канальцевая секреция является одним из механизмов обеспечения гомеостаза.

17.2.3. СИНТЕЗ ВЕЩЕСТВ В ПОЧКЕ

В клетках почечных канальцев синтезируются гиппуровая кислота. Гиппуровая кислота синтезируется в клетках канальцев из бензойной кислоты и гликокола. Секреция и синтез в почечных канальцах являются результатом

Соотношение веществ в плазме крови и дефинитивной моче

Название вещества	Содержание, в %		Как отличается содержание данного вещества в моче от его содержания в плазме крови
	в плазме крови и первичной моче	в моче, выделяемой в мочеточники	
Мочевина	0,03	2,0	В 65 раз больше
Мочевая кислота	0,004	0,05	В 12 раз больше
Глюкоза	0,1–0,15	—	Отсутствует в моче
Калий	0,02	0,15	В 7 раз больше
Натрий	0,32	0,35	Примерно равно
Фосфаты	0,009	0,15	В 16 раз больше
Сульфаты	0,002	0,18	В 90 раз больше

активной деятельности клеток канальцев и требуют затраты энергии.

Пиноцитоз — захват белковых молекул клетками почечных канальцев из первичной мочи. Под действием ферментов белки распадаются до аминокислот и поступают в кровь. Из аминокислот в клетках синтезируются новые белки, свойственные данному организму. В процессе мочеобразования с мочой выделяются из организма вещества, концентрация которых значительно отличается от концентрации их в крови (табл. 8).

17.3.

РОЛЬ ПОЧЕК В ГОМЕОСТАЗЕ

1. **Экскреторная функция почек.** Через почки выделяются из организма: мочевина, мочевая кислота, креатинин, молочная кислота, ацетоновые и кетоновые тела, минеральные соли, многие чужеродные и ядовитые вещества, лекарственные вещества, краски.

2. **Участие в обмене белков, липидов, углеводов, пептидов.** Внутри клетки белок расщепляется ферментами до отдельных аминокислот, которые через базолатеральную мембрану возвращаются в кровоток и идут на построение новых белков. Таким же образом почка расщепляет и пептидные гормоны.

Процесс глюконеогенеза происходит в коре почки, а наибольшая активность гликолиза характерна для мозгового вещества почки. При длительном голодании в почках

образуется половина общего количества глюкозы, поступающей в кровь. В этом процессе используются органические кислоты, которые превращаются в глюкозу.

Роль почки в липидном обмене состоит в том, что в ее ткани свободные жирные кислоты включаются в состав триацилглицеринов и фосфолипидов и в виде этих соединений поступают в циркуляцию на различные нужды организма. В тканях почки синтезируется один из компонентов биомембран — фосфатидилинозитол.

3. Регуляция водного баланса и, соответственно, объем вне- и внутриклеточных водных пространств, поскольку почки меняют количество выводимой с мочой воды. Уровень секреции антидиуретического гормона (АДГ) зависит от раздражения осморецепторов, натриорецепторов и концентрации натрия, волюморецепторов, реагирующих на изменение объема внутрисосудистой и внеклеточной жидкости. Раздражение барорецепторов левого и особенно правого предсердий большим количеством крови способствует выработке натрийуретического гормона, под действием которого повышается экскреция натрия и воды.

4. Регуляция постоянства осмотического давления крови. При увеличении осмотического давления крови возбуждаются осморецепторы, стимулируются нейроны супраоптического ядра, усиливается секреция АДГ, возрастает реабсорбция воды в дистальных извитых канальцах и собирательных трубочках, уменьшается мочеотделение и выделяется концентрированная моча.

При понижении осмотического давления активность центральных осморецепторов уменьшается. Это способствует снижению секреции АДГ нейрогипофизом и натрийуретического пептида в предсердиях, что приводит к возрастанию осмотического давления и выделения воды почкой (полиурия).

5. Регуляция кислотно-щелочного равновесия крови.

При *ацидозе* под действием фермента карбоангидразы происходит гидратация двуокиси углерода и образование угольной кислоты, которая распадается с образованием ионов водорода и бикарбоната в клетках почечных канальцев:



В просвет канальца секретируются ионы водорода. Это способствует реабсорбции вместе с бикарбонатом эквивалентного количества ионов натрия. В просвете канальца ионы

водорода связываются не только с бикарбонатом, но и с двузамещенным фосфатом натрия (Na_2HPO_4), превращая его в NaH_2PO_4 , который покидает почку и выносит избыток ионов водорода.

В результате бикарбонаты возвращаются в кровь, а кислые вещества (NaH_2PO_4 , NH_4) вместе с ионами водорода выводятся с мочой; pH мочи — кислая, до 5,0 у плотоядных.

При *алкалозе* в результате накопления в организме большого количества бикарбонатов (Na_2HCO_3) и других щелочных элементов (Na_2HPO_4) происходит сдвиг pH в щелочную сторону. Излишек щелочных элементов выводится с мочой. В итоге — pH мочи — щелочная, до 8,7 у крупного рогатого скота.

Когда в организме накапливаются ионы водорода, моча приобретает кислую среду (при мясной пище), а при потреблении растительной пищи pH мочи сдвигается в щелочную сторону.

6. Регуляция баланса Na^+ , K^+ , Cl^- , Ca^{2+} осуществляется за счет почек, гуморальных факторов, натриевых, калиевых, кальциевых и хлорных рецепторов, которые располагаются в печени, гипоталамусе, в дистальном извитом канальце и в макуле денса. Гипоталамические рецепторы улавливают содержание ионов плазмы крови, прошедшей через почки. Сигналы от рецепторов идут в центры регуляции, далее команда поступает к соответствующим железам внутренней секреции.

7. Регуляция свертывания крови. В почках синтезируются гуморальные регуляторы свертывания крови (урокиназа, тромбопластин, тромбоксан и простаглицлин). Так, фермент урокиназа является мощным активатором плазминогена — одного из основных участников фибринолиза.

8. Регуляция артериального давления крови.

а) Синтез ренина в ЮГА.

При снижении артериального давления ренин активирует ангиотензиноген (белок плазмы крови) и переводит его в ангиотензин I. В легких от ангиотензина I отщепляются две аминокислоты и образуется активное соединение ангиотензин II, который способствует сужению кровеносных сосудов и повышению кровяного давления.

б) Синтез медуллина в мозговом веществе почки. Медуллин или простаглицлин A2 вызывает расширение кровенос-

ных сосудов и снижение кровяного давления. В почке образуются кинины. Почечные кинины (например, брадикинин) являются сильными вазодилататорами, участвующими в регуляции почечного кровотока и выделении натрия.

9. Регуляция эритропоэза.

При уменьшении напряжения кислорода в почках, в ЮГА, синтезируются эритропоэтины, которые стимулируют эритропоэз в красном костном мозге.

10. Регуляция уровня сахара в крови.

Появление сахара в моче (глюкозурия) при повышении его в крови выше порога выведения (выше 170–200 мг%). В почках синтезируется глюкоза (глюконеогенез) из органических кислот.

11. Синтез витамина D₃.

Почки извлекают из крови прогормон 2,5-ОН — витамин D₃, который образуется в печени и затем подвергается гидроксилированию в митохондриях и превращается в 1,25-(ОН)₂ витамин D₃ (активный стероидный гормон). Он стимулирует образование кальцийсвязывающего белка в клетках кишечника, что необходимо для всасывания Ca²⁺. Этот же гормон способствует высвобождению Ca²⁺ из кости.

Из вышеизложенного можно сделать вывод, что почки — это полифункциональный орган.

17.3.1.

РЕГУЛЯЦИЯ МОЧЕОБРАЗОВАНИЯ

Мочеобразование регулируется нервными и гуморальными механизмами.

Нервный механизм регуляции мочеобразования. Центр мочеобразования располагается на дне IV мозгового желудочка продолговатого мозга. Процессы клубочковой фильтрации и канальцевой реабсорбции регулируются нейрогуморальным путем.

Регуляция клубочковой фильтрации осуществляется вазоконстрикторами, обеспечивающими изменение соотношения тонуса приносящих и выносящих артериол клубочков. Симпатическая нервная система через β-адренорецепторы стимулирует секрецию ренина клетками ЮГА, реализующего ангиотензинный механизм регуляции фильтрации (спазм выносящих или приносящих артериол). Вместе с системой ренин-ангиотензин регуляцию клубочковой фильтрации осуществляет вазопрессин.

Канальцевая реабсорбция регулируется посредством влияния симпатической нервной системы и выражается в активации процессов реабсорбции глюкозы, натрия, воды и фосфатов, так как катехоламины обеспечивают включение аделатциклазной системы и повышают внутриклеточное содержание вторичных посредников (цАМФ). Аналогичное повышение цАМФ вызывает антидиуретический гормон.

Гормональная регуляция мочеобразования (табл. 9). Антидиуретический гормон или вазопрессин (синтезируется в задней доле гипофиза) в дистальных канальцах активирует фермент гиалуронидазу, который выходит из клеток, расщепляет гликозаминогликаны межклеточного вещества и обеспечивает пассивный транспорт воды по осмотическому градиенту. В результате образование мочи уменьшается.

Альдостерон (образуется в коре надпочечников) увеличивает реабсорбцию натрия и секрецию калия в проксимальных извитых канальцах (калий выводится из организма с мочой), стимулирует синтез компонентов натриевого насоса (Na^+ , K^+ -АТФ-азы), ферментов цикла Кребса и натриевых каналов. В дистальном отделе канальцев альдостерон активирует транспорт натрия, а простагландины и атриопептид — угнетают его.

Паратгормон (гормон паращитовидной железы) стимулирует реабсорбцию кальция в проксимальных почечных

Таблица 9

Основные гормональные влияния на процессы мочеобразования

Процессы	Увеличивают	Уменьшают
Клубочковая фильтрация	Простагландины Атриопептид Прогестерон Глюкокортикоиды Окситоцин Глюкагон Трийодтиронин (Т-3) и тироксин (Т-4) Паратирин Хорионический гонадотропин	Вазопрессин Ангиотензин-II Норадреналин Адреналин Лейкотриены
Канальцевая реабсорбция воды	Вазопрессин Пролактин Ангиотензин-II Инсулин Эстрогены Хорионический гонадотропин	Простагландины Атриопептид Кинины Паратирин Кальцитриол Трийодтиронин (Т-3) и тироксин (Т-4) Эпифизарный экстракт

канальцах (прямой отдел) и выведение фосфатов с мочой. Всасывание кальция под влиянием паратирина усиливается в дистальном извитом канальце и корковой части собирательных трубочек. Активирует реабсорбцию магния в корковой части восходящего колена петли Генле и тормозит проксимальную реабсорбцию бикарбоната и натрия.

Тиреокальцитонин (гормон щитовидной железы) способствует увеличению выведения фосфатов с мочой и подавляет реабсорбцию кальция в почечных канальцах.

Соматотропин (гормон передней доли гипофиза) усиливает всасывание фосфата в канальцах почки. Усиливают проксимальную канальцевую секрецию органических веществ соматотропин аденогипофиза, йодсодержащие гормоны щитовидной железы и андрогены.

Адреналин (гормон мозгового слоя надпочечников) влияет на тонус приносящих и выносящих артериол в мальпигиевых клубочках, что приводит к уменьшению или увеличению мочеобразования. Сужение отводящих артериол способствует повышению давления в мальпигиевых капиллярах и увеличению фильтрационного давления. Сужение приносящих артериол уменьшает фильтрационное давление и, как следствие, мочеобразование уменьшается или совсем прекращается.

Механизм болевой анурии.

1. При болевом раздражении импульсы поступают в гипоталамус, где вырабатывается нейросекрет (вазопрессин или АДГ). Антидиуретический гормон гипофиза влияет на дистальные извитые канальца и собирательные трубочки, увеличивая их проницаемость и, как следствие, реабсорбцию воды.

2. Выброс адреналина из надпочечников и норадреналина из окончаний симпатических нервов. В результате наступает резкое сужение приносящих артериол, уменьшение клубочковой фильтрации, мочеобразования и мочеотделения.

17.3.2. МЕХАНИЗМ И РЕГУЛЯЦИЯ ВЫВЕДЕНИЯ МОЧИ

Моча, образующаяся в почке, накапливается в мочевом пузыре и затем удаляется из организма. По мере наполнения мочевого пузыря мочой растягиваются его стенки, но при этом напряжение стенок пузыря не повышается до определенной величины растяжения. При наполнении мочевого пузыря развивается значительное напряжение

гладкомышечных стенок и отмечается повышение давления жидкости в его полости. Раздражение механорецепторов мочевого пузыря определяется растяжением его стенок, а не увеличением давления. При этом возникает мотивация к мочеиспусканию.

Мочеотделение — сложнорефлекторный акт. При раздражении барорецепторов мочевого пузыря импульсы по центростремительным нервам поступают в крестцовые отделы спинного мозга, во II–IV сегментах которого находится рефлекторный центр мочеиспускания. Спинальный центр мочеиспускания находится под влиянием импульсов, приходящих из продолговатого и среднего мозга. Эфферентная иннервация мочеточников, мочевого пузыря и сфинктеров осуществляется симпатическими и парасимпатическими нервами. При возбуждении симпатической нервной системы мышцы стенки мочевого пузыря расслабляются, а сфинктер шейки пузыря и сфинктер мочеиспускательного канала сокращаются. Происходит наполнение мочевого пузыря мочой.

Возбуждение парасимпатической нервной системы ведет к сокращению мышц мочевого пузыря, увеличению давления в нем до 15–16 см вод. ст., сокращению мышц брюшной стенки и расслаблению сфинктеров шейки пузыря и мочеиспускательного канала. Движение мочи по мочеиспускательному каналу рефлекторно стимулирует сокращение мочевого пузыря. Кора больших полушарий регулирует произвольное мочеотделение или его задержку, а также участвует в выработке условно-рефлекторного мочеотделения. Гипоталамус и передний отдел моста мозга имеют возбуждающее влияние.

У птиц мочевой пузырь отсутствует. Моча по мочеточникам из почек поступает в клоаку, где смешивается с калом, образуя помет в виде белой жидкой хлопьевидной массы, состоящей в основном из мочевой кислоты, мочевины, аммиака, гуанина, креатина.

17.3.3. ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МОЧИ

В состав мочи входит 96% воды и около 4% сухих веществ.

В моче содержатся мочевины, мочевая кислота, аммиак, пуриновые основания (аденин, гуанин, ксантин, гипоксантин), креатинин, индикан, гиппуровая кислота, эфирно-

серные кислоты, хлорид натрия, хлорид калия, сернокислые соли, фосфорнокислые соли, аминокислоты (следы), витамины (аскорбиновая кислота, тиамин), биогенные амины, гормоны (эстрогены и их метаболиты, АДГ), ферменты (амилаза, липаза, трансаминаза и др.), пигменты (уробилин, урахром), определяющие цвет мочи. В небольшом количестве в мочу поступают некоторые производные продуктов гниения белков в кишечнике — индол, скатол, фенол, которые обезвреживаются в печени. С мочой в разных концентрациях выделяются практически все неорганические катионы и анионы, в том числе широкий спектр микроэлементов. В осадке мочи могут присутствовать малое количество эритроцитов (результат разрыва мельчайших капилляров), лейкоцитов (проникают в просвет канальцев между латеральными мембранами соседних клеток), слущенного эпителия, а также кристаллы мочевой кислоты, ураты и оксалаты кальция (в кислой моче) или кристаллы мочекислого аммония, фосфорнокислого и углекислого кальция (в щелочной моче). При патологии в моче обнаруживаются такие вещества, как ацетон, желчные кислоты, гемоглобин, повышенное количество лейкоцитов, эритроцитов и др.

Состав мочи может изменяться в зависимости от количества принятой жидкости, состава корма, физиологического состояния животного, времени суток, температуры окружающей среды (табл. 10).

Таблица 10

Основные физико-химические показатели мочи
у разных видов животных

Вид животного	Количество мочи в сутки, л	pH мочи	Удельный вес мочи
Крупный рогатый скот	6–20	7,7–8,7	1,030
Лошадь	5–10	7,2–8,7	1,040
Овца	0,5–2	7,2–8,0	1,035
Кролик	0,04–0,1	7,2–8,0	1,025
Собака	0,5–2	5,2–7,0	1,025
Кошка	0,05–0,2	5,0–7,2	1,032
Курица	0,2–0,25	6,2–6,5	1,005
Свинья	2–5	кислая или щелочная	1,015

Реакция суточной мочи колеблется в зависимости от характера питания. При растительной пище моча приобретает щелочную реакцию, а при белковой становится более кислой. У разных видов животных и птиц рН мочи колеблется от 5,0 до 8,5.

Цвет мочи зависит от величины диуреза и уровня экскреции пигментов. Он может изменяться от светло-желтого до темно-зеленого. У однокопытных моча темно-зеленая, мутная и слизистая, а у остальных домашних животных — прозрачная, жидкая, желтого цвета.

17.4. ФИЗИОЛОГИЯ КОЖИ

Кожа — это орган, образующий плотную и очень прочную наружную оболочку тела животного. Производные кожного покрова: потовые, сальные, молочные и слюнные железы, чешуйки, волосы, перья, мякиши, когти, ногти, копыта, копытца, рога, а также различные складки, роговые оболочки и другие образования. В кожном покрове различают три слоя: эпидермис, дерму и подкожную клетчатку. Кровеносные и лимфатические сосуды кожи располагаются в четыре яруса. Между подкожным пластом и фасциями тела находятся крупные сосуды; второе сплетение — под ретикулярным слоем на уровне потовых и сальных желез; на границе сетчатого и ретикулярного слоев находится третье сплетение, состоящее из тонкостенных сосудов; под эпидермисом около сосочкового слоя дермы заложен четвертый ярус, богатый капиллярами. Лимфатические сосуды кожи начинаются из субэпидермального слоя. Они образуют поверхностную, среднюю и глубокую подкожную сети, из которых по лимфатическим сосудам лимфа собирается в регионарные лимфатические узлы. Кожа получает богатую афферентную и эфферентную иннервацию через спинномозговые нервы, в составе которых проходят волокна из симпатического отдела нервной системы для сосудов и гладкой мышечной ткани.

В состав кожи входят collagen, липиды (2%), нейтральные жиры и жирные кислоты (5%), холестерин, вода (70–72%), присутствует значительное количество щелочных металлов — калий, натрий, магний, кальций; металлоидов — бром, фтор, йод, фосфор, мышьяк, 1/3 хлористого натрия от общего объема в организме. Толщина кожи и ее масса зависят от вида, породы, возраста, продуктивно-

сти, кормления и содержания животных. Так, у тонкорунных овец кожа более тонкая, чем у мясошерстных пород.

Кожа обладает односторонней и двусторонней проницаемостью. Легко проникают внутрь пептоны, полипептиды и аминокислоты, а сахара — наружу. Краски проникают в обоих направлениях. Трудно проникают электролиты, а вода почти не проникает. Кожа проницаема для спирта, эфира, хлороформа, ацетона, кислорода, сероводорода. Ультрафиолетовые лучи и ионы калия повышают проницаемость кожи, а рентгеновское излучение и ионы кальция понижают.

Цвет кожи и волос зависит от наличия двух видов пигментов: гемосидерина (красный пигмент) и меланина (черный пигмент). В стержне волос нечерного цвета предполагают наличие красного пигмента. От концентрации и распределения этих пигментов зависит окраска меха. На процесс пигментации влияют возраст, функциональное состояние нервной и эндокринной систем. У молодых животных пигментация кожи менее интенсивна, чем у взрослых. При гипофункции коры надпочечников развивается так называемая бронзовая болезнь. Истощение, воспалительные процессы, расстройства нервной системы, нарушение обмена веществ способствуют потемнению кожи. Пигмент кожи поглощает лучи солнечного спектра, предохраняя животное от вредного воздействия ультрафиолетовых лучей. У альбиносов пигментов нет, поэтому эти животные с рождения совершенно белые.

Волосы как производное кожи располагаются на всей поверхности тела, кроме твердых кожных образований. Густота и длина волос зависят от породы животного, его индивидуальных особенностей, условий содержания, климата, питания (особенно содержания в корме белков и аминокислот, микро- и макроэлементов). У молодых животных волосы растут интенсивнее, чем у старых. Летом и осенью рост интенсивнее, чем зимой. Гормональная регуляция осуществляется с помощью гормонов щитовидной железы и гипофиза.

Для всех животных характерна периодическая смена кожных покровов. У амфибий и рептилий одновременно сбрасывается вся кожа (линька).

Различают линьку постоянную, сезонную и возрастную:

■ постоянная — незначительное выпадение волос на протяжении всего года;

- сезонная — старые волосы заменяются новыми за короткий срок;
- возрастная — происходит у молодняка независимо от времени года.

17.4.1.

ФУНКЦИИ КОЖИ

1. В коже располагаются многочисленные чувствительные окончания, которыми она воспринимает холодовые, тепловые, механические, тактильные и болевые раздражения.

2. Экскреторная функция осуществляется благодаря хорошо развитой сосудистой системе разнообразными железами внешней секреции (потовые и сальные железы). Через кожу выводятся вода, соли, продукты белкового обмена, летучие жирные кислоты, витамины.

3. Защитная функция кожи состоит в непроницаемости ее для микроорганизмов и ядов в глубже лежащие ткани, а также в устойчивости против набухания при действии влаги.

4. Подкожная клетчатка осуществляет депонирование крови (свыше 10%) за счет сильно развитых в ней кровеносных сосудов.

5. В результате испарения воды и излучения тепловой энергии кожа является основным органом терморегуляции.

6. Дыхательная функция кожи осуществляется благодаря проницаемости кислорода, диоксида углерода, водяных паров. У водоплавающих животных дыхательная функция кожи проявляется в большей степени.

7. Кожа является периферическим органом иммунной системы, т. е. выполняет защитную функцию против различных инфекционных заболеваний. Она обладает бактерицидными свойствами за счет веществ, содержащихся в секретах потовых и сальных желез, например, молочной и жирных кислот, образования перекиси водорода.

17.4.2.

ОБРАЗОВАНИЕ И ОТДЕЛЕНИЕ ПОТА

Пот — секрет потовых желез. По строению они относятся к трубчатым железам. Встречаются во всех участках кожного покрова, располагаясь в дерме, а выводные протоки их открываются самостоятельно на поверхности кожи. Хорошо развиты потовые железы у лошадей и овец, они располагаются по всему телу. У крупного рогатого скота и свиней потовые железы развиты в основном в области головы. Соба-

ки, обезьяны, ежи, кошки имеют слабо развитые потовые железы, которые встречаются на бесшерстной поверхности ступней. У коз, грызунов потовые железы расположены на губах. Количество потовых желез у лошади около 1500 на см², у крупного рогатого скота от 1000 до 2500 потовых желез, у овец приблизительно 352 на см², у поросят на 1 см² приходится 450–1000 желез, у взрослых особей — 25 желез.

Пот образуется в клетках секреторного эпителия потовых желез. Секреция может осуществляться: а) по мерокриновому типу, т. е. без потери вещества клетки; б) по апокриновому типу, когда в просвет альвеол отторгаются верхушечные части секреторных клеток.

Пот выделяется непрерывно, хотя внешне это незаметно. Количество пота увеличивается: а) в условиях высокой температуры; б) при поступлении большого количества жидкости в организм; в) при некоторых эмоциональных состояниях — страх, боль.

Большую роль играет кожа в процессах теплоотдачи. При незначительном потоотделении, т. е. когда выделяющийся пот моментально испаряется и кожа остается сухой, происходит неощутимая кожная перспирация. Клеточные механизмы секреции пота включают в себя выход межклеточной жидкости по межклеточным пространствам и активный транспорт ионов через клетки эпителия потовых желез. Стимуляция выделения пота способствует существенному изменению конфигурации межклеточных пространств, содержащих межклеточную жидкость, причем предполагается активная роль межклеточного контакта в перемещении этой жидкости в просвет протока железы. При значительных размерах потоотделения, т. е. при наличии капель пота на поверхности кожи, происходит ощутимая кожная перспирация. В данном случае, помимо обычной секреторной деятельности потовых желез, происходит раздражение нервных окончаний симпатической нервной системы и, как следствие, выделяется ацетилхолин, который совместно с Са-ионофором А 23187 является сильным стимулятором потовой секреции. Помимо секреции потовыми железами, большое количество воды под действием ацетилхолина через латеральные мембраны клеток устремляется на поверхность кожи. Отсюда и обильное потоотделение. У животных с ограниченным количеством потовых желез теплоотдача происходит главным образом через дыхательные пути или через слизистую ротовой полости.

Потовые железы имеют значение:

- для выделения продуктов распада, образующихся в процессе обмена;
- для терморегуляции, так как испарение пота с поверхности кожи является фактором теплоотдачи;
- для осморегуляции, т. е. в поддержании постоянства осмотического давления путем выделения воды и солей;
- пот смачивает волос и эпидермис кожи, предохраняя их от высыхания.

Пот — водянистый секрет с плотностью 1,005–1,021, реакция пота слабокислая, рН 6,7–6,8. Состав пота: вода, хлориды, фосфаты, сульфаты, белки, мочевины, мочевиная кислота, креатинин, аммиак, ЛЖК, пигменты, витамины.

Цвет пота может приобретать разную окраску в зависимости от вида животного. Обычно он бесцветен, а у бегемота и красного кенгуру окрашен в красный цвет. У лошадей секрет красновато-желтый. У одной из африканских антилоп пот имеет голубой оттенок.

17.4.3.

РЕГУЛЯЦИЯ ПОТООТДЕЛЕНИЯ

Регуляция потоотделения — рефлекторная. Раздражителями являются изменение температуры кожи, крови и химического состава крови.

Главный центр потоотделения располагается в продолговатом мозгу, который связан с высшими вегетативными центрами обмена веществ, расположенными в гипоталамусе. Потовые железы каждого участка тела иннервируются от определенного сегмента спинного мозга (от IV до X грудных позвонков).

О влиянии коры больших полушарий мозга на потоотделение указывает усиление последнего при психическом возбуждении — гневе, страхе, боли. При повышении содержания катехоламинов в крови развивается сокращение миоэпителиальных клеток и на поверхность кожи выходит ранее образованный пот. Отсюда выражение «холодный пот» — происходит сужение кровеносных сосудов и охлаждение поверхности кожи.

Секреторными нервами потовых желез являются симпатические нервы. В их окончаниях выделяется ацетилхолин.

Сальные железы относятся к типу альвеолярных желез. Распологаются вблизи волос, их протоки открываются

ся в волосяной мешок. Секреция осуществляется по голокриновому типу, т. е. сопровождается гибелью и отторжением части клеток. Кожное сало состоит из ненасыщенных глицеридов, эфиров холестерина, ЛЖК. В момент выделения кожное сало представляет собой жидкость, но она быстро густеет.

Значение потоотделения:

- предохраняет кожу от высыхания, повреждения и смазывает волосяной покров и кожу;
- защищает кожу и волосы от проникновения воды;
- препятствует избыточному испарению воды.

Водоплавающие птицы клювом выдавливают из копчиковой железы сало и смазывают свои перья, что предохраняет их от пропитывания водой.

Регуляция сальных желез осуществляется симпатическими нервами, а также гормонами гипофиза и тестостероном.

Смесь пота и кожного сала называют жиропотом.

Жиропот имеет большое значение для сохранения качества шерсти у овец:

- предохраняет шерстинки от смачивания водой;
- делает их более гибкими, прочными и сохраняет витки;
- способствует склеиванию шерстинок в пучки, формируя руно;
- жиропот непроницаем для грязи.

Количество жиропота зависит от породы, климата, условий кормления. В большем количестве он содержится у тонкорунных овец.

Состав жиропота: пальмитиновая, цератиновая, олеиновая и другие кислоты, эфиры холестерина.

Очищенный жиропот — ланолин. Восковое вещество, состоящее из холестерина и изохолестерина, используют для изготовления мазей в фармацевтической промышленности.

Пахучие железы представляют собой видоизмененные потовые или сальные железы. Они располагаются компактно в определенных местах тела. К их числу относятся анальные железы (американская вонючка), мускусные железы (кабарга, выхухоль, бобр, ондатра и др.), хвостовые железы (олени) и др. Функциональное значение этих желез самое разнообразное (защита от врагов, распознавание особей своего вида и т. д.) и в большинстве случаев связывается с половой активностью животных.

ФИЗИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

Способность к воспроизведению потомства — важнейшая функция живых существ, обеспечивающая сохранение вида, но она проявляется у млекопитающих и птиц не сразу после рождения, а только при достижении ими половой зрелости. Наступлению половой зрелости предшествует период полового созревания. Сроки наступления половой зрелости зависят прежде всего от вида, породы, пола животных, климата, условий кормления, ухода и содержания, продолжительности светового дня, температуры окружающей среды, наличия нейросексуальных раздражителей (общение между разнополыми животными, контакт с самцом-пробником).

Следует помнить, что половая зрелость проявляется всегда раньше, чем заканчивается основной рост и развитие животного, поэтому ее наступление еще не свидетельствует

Таблица 11

Сроки наступления половой и физиологической зрелости

Животные	Сроки наступления половой зрелости	Сроки наступления физиологической зрелости
Кобылы	18 месяцев	3–4 года
Овцы	7–8 месяцев	12–18 месяцев
Свиньи	5–8 месяцев	9–11 месяцев
Крупный рогатый скот	8–12 месяцев	16–18 месяцев
Кошки	4–6 месяцев	10–15 месяцев
Собаки	6–12 месяцев	18–24 месяца

о готовности организма к воспроизводству потомства. Обычно сельскохозяйственных животных используют для воспроизводства потомства значительно позднее наступления половой зрелости, в период так называемой физиологической зрелости, когда в основном завершается формирование организма (табл. 11).

18.1. ФИЗИОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ

К органам размножения самцов сельскохозяйственных животных относят семенники с придатками, семяпроводы, мочеполовой канал, придаточные половые железы и половой член (см. рис. 18).

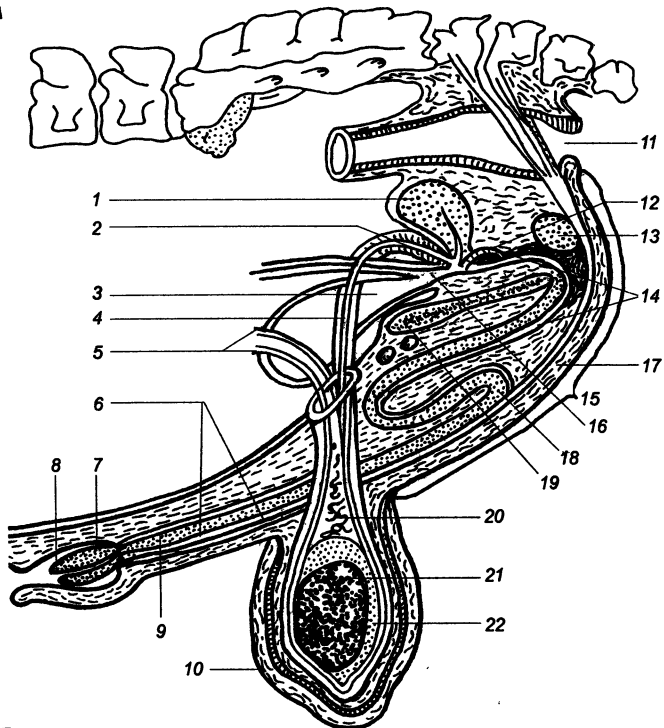
Семенники — парные половые железы, в которых образуются половые клетки — спермии (сперматозоиды) и синтезируется мужской половой гормон — тестостерон. Во время эмбрионального развития семенники закладываются в поясничной части брюшной полости плода. В последние месяцы эмбриогенеза или непосредственно после рождения плода они опускаются в паховую область и затем в мошонку. Температура в мошонке ниже, чем в брюшной полости, что имеет большое значение для процессов образования мужских половых клеток. В случае задержки семенников в брюшной полости (так называемом крипторхизме) самцы полностью теряют плодовитость (при двустороннем крипторхизме) или же она несколько снижается (при одностороннем крипторхизме).

Следует отметить существование специального барьерного механизма, защищающего половые клетки от внешних воздействий, так называемого гематотестикулярного барьера, по степени проницаемости сопоставимого с гематоэнцефалическим. Благодаря этому барьеру существуют определенные различия в составе плазмы крови и жидкости в семенных канальцах (семенной плазмы).

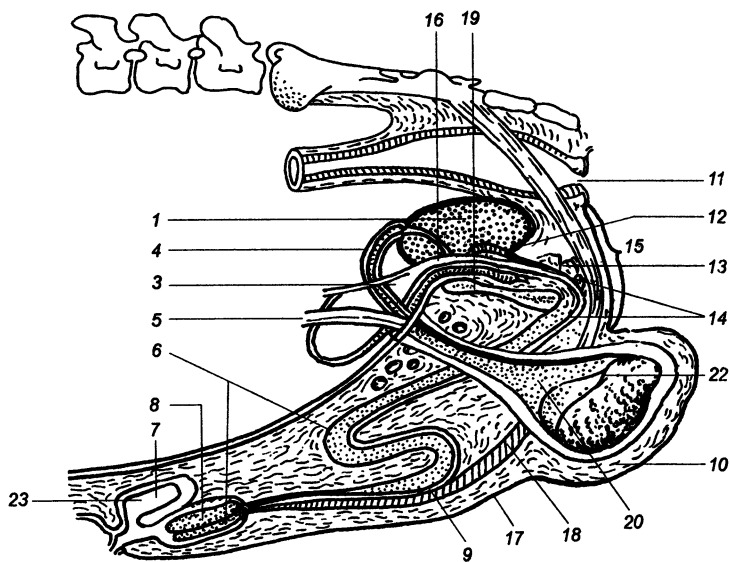
Важная роль в процессах нормального функционирования семенников и в процессах сперматогенеза принадлежит фолликулярным клеткам Сертоли, выполняющим целый ряд функций:

- участие в формировании гематотестикулярного барьера;
- трофическая функция (питание клеток сперматогенного эпителия);
- опорная функция;

A



Б



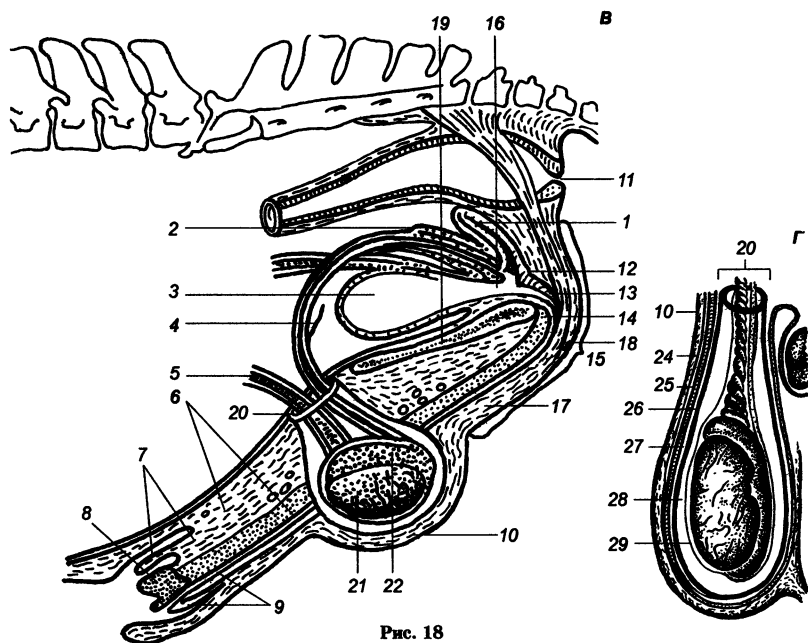


Рис. 18
Половая система:

А — быка; Б — хряка; В — жеребца; Г — семенной мешок быка; 1 — пузырьковидная железа; 2 — ампула семяпровода; 3 — мочевой пузырь; 4 — семяпровод; 5 — сосуды и нервы семяного канатика; 6 — пенис; 7 — препуций; 8 — головка пениса; 9 — мочеполовой канал; 10 — кожа мошонки; 11 — анальное отверстие; 12 — предстательная железа; 13 — луковичная железа; 14 — тазовая часть мочеполового канала; 15 — промежность; 16 — мочеиспускательный канал; 17 — кожа пениса; 18 — ретрактор пениса; 19 — лонная кость; 20 — семенной канатик; 21 — семенник; 22 — придаток семенника; 23 — дивертикул препуция; 24 — мышечно-эластическая оболочка мошонки; 25 — фасция мошонки; 26 — наружный подниматель семенника; 27 — общая влагалищная оболочка; 28 — влагалищная полость; 29 — специальная влагалищная оболочка.

■ синтез андрогенсвязывающего белка;

■ регуляция выработки фолликулстимулирующего гормона (синтез ингибина ФСГ).

Процесс образования мужских половых клеток — спермиев, или сперматозоидов происходит в стенках семенных канальцев. В результате процесса сперматогенеза из диплоидных сперматогониев образуются гаплоидные спермии. Зрелые спермии состоят из головки, где находится ядро, и хвоста, обеспечивающего их подвижность. Часть цитоплазмы с аппаратом Гольджи концентрируется на апикальном конце головки спермия, и из нее формируется акросома. Этот органоид играет важную роль при проникновении головки спермия в яйцо. Для каждого вида животных время,

необходимое для превращения сперматогония в зрелый спермий (включая время пребывания в придатке) постоянно, хотя различия между видами существенны. Продолжительность спермиогенеза составляет в среднем: у быка — 54 дня, у барана — 49 дней, у хряка — 34 дня, у кобеля — 56 дней, у жеребца — 42 дня, у петуха — 25 дней. Сформировавшиеся спермии продвигаются в просвет канальца, где в слабощелочной среде приобретают подвижность и поступают в прямые канальцы, и далее в извитой канал придатка семенника.

Продвижение спермиев через придаток происходит в основном за счет сокращения его мышечного аппарата. Сокращения усиливаются при инъекции окситоцина. В естественных условиях усиленное выделение окситоцина из задней доли гипофиза происходит при половом возбуждении производителей.

Во время прохождения через придаток спермии претерпевают морфологические и цитохимические преобразования. Они приобретают способность к поступательному движению, в них существенно возрастает уровень АТФ. На хвостах спермиев концентрируются свободные кислотные группы, за счет чего здесь отмечается повышенный отрицательный заряд. Наличие этого заряда предотвращает агглютинацию спермиев. Таким образом, в процессе продвижения через придатки в спермиях происходят изменения, повышающие их устойчивость к внешним воздействиям и способность к оплодотворению яйцеклетки. В хвосте придатка спермии могут сохранять оплодотворяющую способность до 2–3 месяцев.

Семяпроводы, куда далее поступают спермии, представляют собой длинные тонкие трубки с двумя слоями гладкой мускулатуры, выстланные цилиндрическим эпителием. Семяпроводы открываются в тазовую часть мочеполового канала. Сюда же открываются отверстия **придаточных половых желез** — пузырьковидных, предстательной, куперовых и многочисленных уретральных.

Различия в развитии придаточных половых желез у разных видов животных соответствуют имеющим место типам осеменения. У самок крупного и мелкого рогатого скота сперма при естественном осеменении попадает во влагалище, а затем в шейку матки, а у кобыл и свиной эякулируется непосредственно в матку. Поэтому жеребцы и хряки с развитыми придаточными половыми железами выделяют

эякулят значительно больший по объему, чем быки и бараны, но с меньшей концентрацией спермиев.

Значение секретов придаточных половых желез:

- промывание и подготовка мочеполового канала к прохождению спермы;
- увеличение объема эякулята;
- положительное влияние на метаболизм спермиев;
- проталкивание спермиев через мочеполовой канал;
- проталкивание спермиев к вершине рогов матки.

Половые рефлексы у самцов. Функция размножения у самцов млекопитающих животных представляет собой сложный комплекс рефлексов. Половое влечение, или половой инстинкт проявляется в результате восприятия анализаторами самца (слуховым, зрительным, обонятельным, тактильным) раздражений, исходящих от самки, при одновременном воздействии на его организм внутренних факторов, основным из которых является половой гормон — *тестостерон*, вырабатываемый клетками Лейдига в семенниках.

Раздражения экстеро- и интерорецепторов передаются в кору полушарий, а оттуда в гипоталамус, что ведет к усилению выделения гипофизом фолликулстимулирующего и лютеинизирующего гормонов, возбуждающих деятельность семенников. Семенники, выделяя в кровь тестостерон, действуют на центральную нервную систему, усиливая возбуждение полового центра и устанавливая в нем господствующий очаг возбуждения — половую доминанту. Возбуждение подкоркового центра гормонами является силой, действующей на кору головного мозга и определяющей поведение животного при проявлениях половых функций. Выполнение половых функций происходит при наличии условных рефлексов, вырабатывающихся на основе безусловных в течение жизни животного.

Половой рефлекс у самцов является цепным рефлексом, т. е. он состоит из ряда взаимосвязанных реакций, причем завершение одной из них является сигналом для возникновения последующей.

Стадии полового рефлекса у самцов:

- 1) рефлекс приближения (общего полового влечения);
- 2) обнимательный рефлекс;
- 3) эрекция полового члена;
- 4) совокупление;
- 5) эякуляция.

18.2. ФИЗИОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ САМОК

Женские половые клетки образуются в яичниках, здесь же синтезируются гормоны, необходимые для осуществления процессов воспроизводства. К моменту полового созревания у самок в корковом слое яичников присутствует большое количество развивающихся фолликулов. Развитие фолликулов и яйцеклеток является циклическим процессом. Одновременно развивается один или несколько фолликулов и соответственно одна или несколько яйцеклеток.

Стадии развития фолликула.

1. Первичный фолликул состоит из половой клетки (ооцита первого порядка), окружающего ее одного слоя фолликулярных клеток и соединительнотканной оболочки — теки.

2. Вторичный фолликул формируется в результате размножения фолликулярных клеток, которые на этой стадии окружают половую клетку в несколько слоев.

3. Граафов пузырек — в центре такого фолликула имеется наполненная жидкостью полость, окруженная зоной фолликулярных клеток, располагающихся в 10–12 слоев.

Из растущих фолликулов только часть развивается полностью. Большинство из них погибает на разных стадиях развития. Это явление носит название атрезии фолликулов. Этот процесс является физиологическим явлением, необходимым для нормального течения циклических процессов в яичниках.

После созревания происходит разрыв стенки фолликула и находящаяся в нем яйцеклетка вместе с фолликулярной жидкостью попадает в воронку яйцепровода. Процесс выделения яйцеклетки из фолликула называется овуляцией. В настоящее время считается, что овуляция связана с определенными биохимическими и ферментативными процессами в стенке фолликула. Перед овуляцией в фолликуле возрастает количество гиалуронидазы и протеолитических ферментов, которые принимают существенное участие в лизисе оболочки фолликула. Синтез гиалуронидазы происходит под влиянием лютеинизирующего гормона. После овуляции яйцеклетка через воронку яйцевода попадает в его полость.

Различают рефлекторную и спонтанную овуляцию. Рефлекторная овуляция характерна для кошек и кроликов.

У этих животных разрыв фолликула и выход яйцеклетки происходит только после полового акта (или реже после сильного полового возбуждения). Спонтанная овуляция не требует совершившегося полового акта, разрыв фолликула происходит при достижении им определенной степени зрелости. Спонтанная овуляция характерна для коров, коз, кобыл, собак.

После выделения яйцеклетки с клетками лучистого венца полость фолликулов заполняется кровью из разорвавшихся сосудов. Клетки оболочки фолликула начинают размножаться и постепенно замещают кровяной сгусток, образуя желтое тело. Различают циклическое желтое тело и желтое тело беременности. Желтое тело представляет собой временную железу внутренней секреции. Его клетки выделяют прогестерон, а также (особенно во второй половине беременности) релаксин.

Половой цикл. Под половым циклом следует понимать совокупность структурных и функциональных изменений, происходящих в половом аппарате и всем организме самки от одной овуляции до другой. Период времени от одной овуляции (охоты) до другой составляет продолжительность полового цикла.

Животные, у которых в течение года половые циклы (при отсутствии беременности) повторяются часто, называют полициклическими (коровы, свиньи). Моноциклическими называют тех животных, у которых половой цикл на протяжении года отмечается только один-два раза (например, кошки, лисицы). Овцы являются примером полициклических животных с ярко выраженным половым сезоном, у них отмечается несколько половых циклов один за другим, после чего цикличность долго отсутствует (см. табл. 12).

Английский исследователь Хипп на основании морфофункциональных изменений, происходящих в половом аппарате самки, выделил следующие стадии полового цикла.

1. Проэструс (предтечка) — начало быстрого роста фолликулов. Развивающиеся фолликулы вырабатывают эстрогены. Под их влиянием усиливается кровоснабжение половых органов, слизистая влагалища приобретает вследствие этого красноватый цвет. Происходит ороговение ее клеток. Возрастает секреция слизи клетками слизистой влагалища и шейки матки. Матка увеличивается, слизистая оболочка ее становится кровенаполненной, маточные железы —

**Особенности половых циклов у разных видов
сельскохозяйственных животных**

Животное	Длительность полового цикла	Длительность половой охоты	Время овуляции	Начало регрессии желтых тел
Корова	18–23 дня	около 16 ч	через 22–36 ч от начала охоты	с 17–18 дня от начала цикла
Кобыла	20–23 дня	96–168 ч (в среднем около 6 дней)	72–140 ч от начала охоты	с 20 дня от начала цикла
Свинья	19–21 день	40–60 ч	через 30–36 ч после начала охоты	с 18 дня от начала цикла
Овца	16–17 дней	24–40 ч	через 31–32 ч после начала охоты	с 15 дня от начала цикла

активными. У сук в это время наблюдаются кровянистые выделения из влагалища.

2. Эструс (течка) — половое возбуждение занимает господствующее положение. Животное стремится к спариванию и допускает садку. Кровоснабжение полового аппарата и секрета слизи усиливаются. Расслабляется канал шейки матки, что приводит к вытеканию из него слизи (отсюда название — «течка»). Завершается рост фолликула и происходит овуляция — его разрыв и выход яйцеклетки.

3. Метэструс (послетечка) — эпителиальные клетки вскрывшегося фолликула превращаются в лютеиновые, формируется желтое тело. Разрастаются кровеносные сосуды в стенке матки, возрастает активность маточных желез. Канал шейки матки закрывается. Уменьшается приток крови к наружным половым органам. Половая охота прекращается.

4. Диэструс — последняя стадия полового цикла. Доминирование желтого тела. Маточные железы активны, шейка матки закрыта. Цервикальной слизи мало. Слизистая влагалища бледная.

5. Анэструс — длительный период полового покоя, в течение которого функция яичников ослаблена. Характерен для моноциклических животных и для животных с выраженным половым сезоном в период между циклами. Развитие фолликулов в этот период не происходит. Матка

мала и анемична, ее шейка плотно закрыта. Слизистая влагалища бледная.

Российским ученым Студенцовым была предложена другая классификация стадий полового цикла, отражающая особенности состояния нервной системы и поведенческих реакций самок сельскохозяйственных животных. Согласно взглядам Студенцова, половой цикл — это проявление жизнедеятельности всего организма в целом, а не только половой системы. Этот процесс включает в себя следующие стадии.

1. Стадия возбуждения характеризуется наличием четырех феноменов: течки, полового (общего) возбуждения самки, охоты и овуляции. Стадия возбуждения начинается с созревания фолликула. Завершает стадию возбуждения процесс овуляции. Овуляция у кобыл, овец и свиней происходит через несколько часов от начала охоты, а у коров (в отличие от самок других видов) через 11–26 ч после угасания рефлекса неподвижности. Рассчитывать на успешное осеменение самки можно только во время стадии возбуждения.

2. Стадия торможения — в этот период наблюдается ослабление и полное прекращение течки и полового возбуждения. В половой системе преобладают инволюционные процессы. Самка уже не реагирует на самца или других самок в охоте (ареактивность), на месте овулировавших фолликулов начинают развиваться желтые тела, которые выделяют гормон беременности прогестерон. Если оплодотворения не произошло, то процессы пролиферации и секреции, начавшиеся в период течки, постепенно прекращаются.

3. Стадия уравновешивания — в этот период полового цикла отмечается отсутствие признаков течки, охоты и полового возбуждения. Данная стадия характеризуется уравновешенным состоянием животного, наличием в яичнике и желтых тел и фолликулов. Примерно через две недели после овуляции секреторная деятельность желтых тел прекращается при отсутствии беременности. Вновь активируются процессы созревания фолликулов, и наступает новый половой цикл.

Нейро-гуморальная регуляция половых функций самок. Возбуждение половых процессов происходит через нервную систему и ее высший отдел — кору головного мозга.

В кору головного мозга поступают сигналы о действии внешних и внутренних раздражителей. Оттуда импульсы поступают в гипоталамус, нейросекреторные клетки которого выделяют специфические нейросекреты (рилизинг-факторы). Последние воздействуют на гипофиз, который в результате выделяет гонадотропные гормоны: фолликулостимулирующий, лютеинизирующий и лактотропный (ФСГ, ЛГ и ЛТГ). Поступление в кровь ФСГ обуславливает рост, развитие и созревание в яичниках фолликулов. Зреющие фолликулы продуцируют фолликулярные (эстрогенные) гормоны, вызывающие у животных течку (эструс). Наиболее активным эстрогеном является эстрадиол. Под действием эстрогенов матка увеличивается, эпителий ее слизистой оболочки разрастается, набухает, усиливается секреция всех половых желез. Эстрогены стимулируют сокращения матки и маточных труб, повышая их чувствительность к окситоцину, развитие молочной железы, обмен веществ. По мере накопления эстрогенов усиливается их действие на нервную систему, что вызывает у животных половое возбуждение и охоту.

Эстрогены в большом количестве воздействуют на систему гипофиз—гипоталамус (по типу отрицательной связи), в результате чего секреция ФСГ затормаживается, но в то же время усиливается выделение лютеинизирующего и лактотропного гормонов. Под влиянием ЛГ в сочетании с ФСГ происходит овуляция и формирование желтого тела, функцию которого поддерживает лютеинизирующий гормон. Образовавшееся желтое тело вырабатывает гормон прогестерон, обуславливающий секреторную функцию эндометрия и подготавливающий слизистую оболочку матки к имплантации зародыша. Прогестерон способствует сохранению у животных беременности на начальной стадии, тормозит рост фолликулов и овуляцию, препятствует сокращению матки. Высокая концентрация прогестерона (по принципу отрицательной связи) тормозит дальнейшее выделение лютеинизирующего гормона, стимулируя при этом (по типу положительной связи) секрецию ФСГ, в результате чего образуются новые фолликулы и половой цикл повторяется.

Для нормального проявления половых процессов необходимы также гормоны эпифиза, надпочечников, щитовидной и других желез.

Оплодотворение — слияние мужской (сперматозоида) и женской (яйцеклетка) половых клеток, имеющих гаплоидный набор хромосом, в результате чего образуется новая клетка — зигота с диплоидным набором хромосом, дающая начало развитию нового организма, обладающего двойной наследственностью (матери и отца).

При коитусе спермии вводятся в краниальную часть влагалища (крупный и мелкий рогатый скот, кролики, приматы) или проталкиваются через канал шейки непосредственно в матку (свиньи, лошади, собаки). В дальнейшем продвижение спермиев к месту оплодотворения осуществляется как за счет собственной их подвижности, так и благодаря мышечным антиперистальтическим сокращениям стенок полового тракта самки, создающим в нем отрицательное давление и эффект засасывания. Стимуляция сократительных механизмов гладкой мускулатуры матки и яйцепроводов осуществляется за счет простагландинов группы Е, присутствующих в сперме самцов, и окситоцина, выбрасываемого из задней доли гипофиза во время полового акта.

Продолжительность жизни и сохранение оплодотворяющей способности спермиев, находящихся в яйцепроводах крупного и мелкого рогатого скота, свиней исчисляется 24–48 ч, а у лошади она может составлять до 6 суток. Несмотря на это старение мужских половых клеток, отмечаемое в процессе длительного их пребывания в половом тракте самки (более 24 ч) может отрицательно сказаться на развитии и выживании зародыша, на общей плодовитости животных.

18.3. БЕРЕМЕННОСТЬ

Беременностью называется особое физиологическое состояние организма самки, связанное с оплодотворением и развитием плода в матке. Беременность у коровы называют стельностью, у кобылы, ослицы, верблюдицы — жеребостью, овцы и козы — суягностью, свиньи — супоросностью, крольчихи — сукрольностью, собаки — щенностью, кошки — сукотностью.

В зависимости от количества вынашиваемых плодов различают одноплодную и многоплодную беременность. При одноплодной беременности в матке развивается один плод, при многоплодной — несколько плодов.

Продолжительность беременности в днях: корова — 270–300; овца, коза — 145–157; кобыла — 320–355; свинья — 110–118; крольчиха — 29–33; собака — 58–66; кошка — 56–60.

Начальные стадии развития эмбриона проходят, как правило, в яйцепроводах, которые благодаря перистальтическим сокращениям своей мускулатуры, колебаниям ресничек мерцательного эпителия и обильной секреции слизистой оболочки обеспечивают постепенное передвижение зародыша к рогам матки. В процессе дробления образуются два вида бластомеров: более мелкие и светлые располагаются по периферии, прилегая к прозрачной оболочке, они образуют трофобласт (питающий листок), а более крупные и темные группируются в центре и формируют эмбриобласт (зародышевый узелок). В ходе дальнейшего развития трофобласт берет на себя функцию наружной питающей оболочки зародыша и играет важную роль в процессе имплантации — оседания и прикрепления зародыша к стенке матки. Происходит этот процесс у крольчих на 7–9-й день, у свиноматок на 11–13-й день, у овцематок на 13–15-й день, у коров 15–17-й и у лошадей на 35–37-й день. Из эмбриобласта в дальнейшем образуются три зародышевых листка — эктодерма, энтодерма и мезодерма, из которых развиваются все органы и ткани организма. Из эктодермы развиваются кожа, рецепторы, нервная система, начальный и конечный участки желудочно-кишечного тракта. Из энтодермы — эпителий пищевода, желудка, кишечника, печень, поджелудочная железа, щитовидная железа, паращитовидная, зубная железы, эпителий трахеи, бронхов, легких, эпителий мочевого пузыря, мочеиспускательного канала. Из мезодермы — гладкая мускулатура, скелетные мышцы, сердечная мышца, дерма, соединительная ткань, хрящи, сосуды, почки, семенники, яичники.

Важную роль в процессах эмбриогенеза играют плодные оболочки, поддерживающие, защищающие эмбрион и обеспечивающие его питание:

- амнион (водная оболочка) — формируется складка из эктодермы и мезодермы;
- хорион (сосудистая оболочка) — формируется из трофобласта и мезодермы;
- аллантоис (мочевая оболочка) образуется из выпячивания первичной кишки.

Значение околоплодных вод (амниотической жидкости):

- способствуют обмену веществ между организмами матери и плода;
- обладают бактериостатическими свойствами;
- на ранних стадиях развития плода участвуют в его питании;
- обеспечивают равномерное давление на все ткани развивающегося организма;
- создают плоду возможность осуществлять движения;
- во время родового акта способствует расширению шейки матки и увлажнению родовых путей.

В конце внутриутробного развития количество амниотической жидкости у овец и коз до 0,5–1,2 л, коров 3–5 л, кобыл до 3–7 л.

Внутриутробный период развития разделяют на три основных фазы. Зародышевая фаза (до имплантации эмбриона) продолжается 7–15 дней, эмбриональная фаза — фаза закладки органов продолжается с 13 по 38 у свиноматок, с 13 по 60 у коров и с 15 по 97 день у кобыл. Плодная фаза — фаза структурного и физиологического совершенствования органов продолжается с 39 по 114 день у свиноматок, с 61 по 284 день у коровы и с 98 по 335 день у кобыл.

18.3.1. ПЛАЦЕНТА

Плацента представляет собой комплекс тканевых образований матери и плода. Материнская часть ее представлена измененной оболочкой матки, а плодная часть плаценты состоит из трех оболочек: сосудистой (хорион), водной (амнион), мочевой (аллантоис). Основная функция плаценты — связь плода с материнским организмом и осуществление обмена веществ между ними. Плацента является уникальным образованием, выполняющим одновременно функцию легких, кишечника, печени, почек и эндокринной железы.

Классификация плацент по характеру связи плодной и материнской части.

1. Эпителиохориальная (кобылы, свиньи). Ворсинки хориона входят в просвет маточных желез и контактируют со слизистым эпителием матки, не разрушая материнские ткани.

2. Десмохориальная (жвачные). Ворсинки хориона разрушают эпителий и железы эндометрия и внедряются

в соединительную ткань стенки матки на особых участках — карункулах.

3. Эндотелиохориальная (хищники). Ворсинки хориона разрушают не только эпителий и соединительную ткань эндометрия, но и стенки кровеносных сосудов, за исключением эндотелия.

4. Гемохориальная (грызуны, приматы). Ворсинки хориона разрушают ткани и кровеносные сосуды эндометрия и омываются непосредственно кровью матери.

Классификация плацент по расположению ворсинок: диффузная (кобылы, свиньи, ослицы); множественная, или котиледонная (жвачные); зональная, или поясковидная (хищники); дискоидальная (грызуны, приматы).

Функции плаценты: трофическая; дыхательная; выделение продуктов обмена; транспортная; барьерная; эндокринная (синтез эстрадиола, прогестерона и некоторых других гормонов); иммунная (биологически активные вещества, синтезируемые плацентой, оказывают влияние на различные отделы иммунной системы матери, подавляют активность лимфопоэза, блокируют рецепторы воспринимающих клеток).

18.3.2. ОСОБЕННОСТИ ПЛАЦЕНТАРНОГО КРОВООБРАЩЕНИЯ

Питание плода при плацентарном кровообращении происходит через сосуды пуповины, идущие от матери к плоду через плаценту. Это кровообращение устанавливается в период 28–50-го дней жизни зародыша (в зависимости от вида животного).

Обмен веществ происходит между материнской кровью, циркулирующей в сосудах слизистой оболочки матки (материнская плацента), и кровью плода, циркулирующей в капиллярах его сосудистой оболочки (плодная плацента). Кровообращение плода представляет собой замкнутую систему, изолированную от кровеносной системы матери. Кровеносные сосуды матери и плода между собой не общаются.

Особенности кровообращения плода:

- отсутствие малого круга кровообращения;
- питание плода смешанной артериально-венозной кровью (с небольшим содержанием кислорода и с повышенным содержанием углекислоты);

- наличие аранциева протока, по которому кровь поступает из пупочных вен сразу в заднюю полую вену, минуя печень (у жвачных и плотоядных);
- наличие овального отверстия между правым и левым предсердием;
- наличие боталлова протока, по которому кровь поступает непосредственно в аорту, минуя легкие.

Физиологические изменения в организме самки во время беременности. Во время беременности происходят изменения не только в половой системе самки, но и в деятельности других органов:

- изменение гормонального фона, повышение концентрации эстрогенов и прогестерона, снижение выработки гонадотропинов;
- изменение поведенческих реакций, «доминанта беременности»;
- повышение пищевой мотивации;
- усиление секреторной деятельности желез пищеварительного аппарата;
- преобладание процессов ассимиляции в обменных процессах;
- повышение основного обмена;
- уменьшение количества кальция и фосфора в крови, извлечение их из костей;
- усиление кроветворения;
- повышение работы сердца, физиологическая гипертрофия левого желудочка;
- гипертрофия мышц брюшной стенки;
- увеличение передней доли гипофиза, гипертрофия надпочечников, щитовидной железы;
- развитие молочных желез;
- усиление деятельности почек.

18.4. РОДЫ

Роды — сложный физиологический процесс, возникающий в связи с завершением развития плода и выражающийся в выведении из матки плода и плодных оболочек.

Родам предшествуют определенные структурно-физиологические изменения в организме самки. Эти изменения являются предшественниками родов, они начинают проявляться за 1–3 дня до родов. Предшественниками родов

являются: расслабление связочного аппарата таза (крестцовые кости приобретают возможность смещаться вверх и вниз); опухание и увеличение половых губ; отвисание живота; укорочение шейки матки; разжижение густой, липкой слизи влагалища, слизистой пробки, закрывающей канал шейки матки и выделение этой слизи из наружных половых органов; увеличение молочной железы и выделение молозива. Меняется поведение самок, животные проявляют некоторое беспокойство.

Роды протекают в три последовательных стадии: подготовительная, выведения плода и выведения последа (табл. 13).

В подготовительной стадии начинаются сокращения матки, называемые схватками, чередующиеся с расслаблениями. Раскрывается канал шейки матки. Изменяются позиции и расположение плода (плод поворачивается на 90–180°). Разрываются плодные оболочки, околоплодная жидкость изливается, увлажняя родовые пути и подготавливая их к прохождению плода.

Во время стадии выведения плода начинаются активные сокращения матки, мышц брюшного пресса и спинных мышц. Сокращения мышц брюшного пресса и спинных мышц, связанные с выведением плода из матки, называются потугами. За счет схваток и потуг плод выводится через родовые пути.

После рождения плода наступает стадия выведения последа. Благодаря схваткам и потугам плодная часть плаценты отделяется от материнской части и выводится через родовые пути.

Послеродовым периодом называется отрезок времени с момента выделения последа до завершения инволюции по-

Таблица 13

Длительность родов у различных животных

Животные	Подготовительная стадия	Стадия выведения плода	Стадия выведения последа
Коровы	4–6 ч	0,5–4 ч	7–12 ч
Овцы	4–6 ч	0,5–1,5 ч	1–2 ч
Свиньи	2–6 ч	2–6 ч	послед выводится непосредственно вслед за выделением плода
Кобылы	до 12 ч	10–30 мин	5–30 мин

ловых органов, возвратных изменений деятельности половых и других органов.

Продолжительность послеродового периода у коров — 15–27 дней, у овец — 18–20 дней, у свиней — 15–17 дней, у кобыл — 8–12 дней.

Регуляция родового процесса представляет собой сложную цепную реакцию.

1. Повышение глюкокортикоидов в крови плода.

2. Глюкокортикоиды плода стимулируют образование эстрогенов в плаценте.

3. Повышенное количество эстрогенов сенсibiliзирует матку к воздействию окситоцина.

4. Эстрогены стимулируют выработку в плаценте и матке простагландинов.

5. Простагландины обуславливают регрессию желтых тел и снижение уровня прогестерона; способствуют секреции релаксина желтыми телами, а также выделению окситоцина из гипофиза.

6. Релаксин способствует расслаблению связок сочленений подвздошных и крестцовых костей и расширению родового канала, а также снимает тормозящее влияние прогестерона на сокращение мускулатуры матки.

7. В конечном итоге становится возможной стимуляция миометрия окситоцином.

У многоплодных животных максимальные количества окситоцина выделяются из гипофиза после выведения первого плода, что связано с нервными импульсами, вызванными механическим раздражением родовых путей.

18.5. ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПТИЦ

В отличие от млекопитающих животных развитие эмбрионов птиц происходит вне организма матери. В связи с этим яйца птиц обладают сложной системой яйцевых оболочек, предохраняющих зародыш от повреждений и прежде всего от высыхания. Кроме того, яйца содержат большой запас питательных веществ, необходимых для развития зародыша. В ходе эмбриогенеза значительного развития достигают амнион, аллантоис и желточный мешок, которые берут на себя функции питания зародыша, газообмена и обмена веществ.

Половое созревание яйценоских пород кур завершается к 4–5 месяцам, более крупных мясных — к 6–8 месяцам, петушки созревают несколько раньше. Длительность половой деятельности домашней птицы: петух — до 4 лет, курица — до 6 лет, индюк — до 3 лет, индейка — до 5 лет, селезень и утка — до 4 лет, гусак — до 5 лет, гусыня — до 8 лет.

Семенники у самцов сельскохозяйственных птиц расположены в брюшной полости в области трех последних ребер. В период половой деятельности семенники становятся крупнее. Придатки семенников развиты слабо, придаточных желез у птиц не имеется. Соматического органа у петуха нет, у селезней и гусаков имеется копулятивный орган (половой член).

Спермии могут длительное время сохраняться в яйцеводке кур, не теряя своей оплодотворяющей способности. Например, куры несут оплодотворенные яйца еще в течение 20 дней после отсадки самцов.

У птиц функционирует только левый яичник; правый, хотя и закладывается, вскоре редуцируется. Соответственно у птиц имеется только один яйцевод, состоящий из воронки, белковой части, перешейка, «матки» («известковой» части) и влагалища, которое открывается в клоаку. Общая длина яйцевода у кур-несушек достигает 60 см.

В ходе своего развития ооциты накапливают в цитоплазме желток, за счет которого достигают значительных размеров (35–40 мм в диаметре у курицы). На поверхности желтка находится зародышевый диск, представляющий собой белое пятнышко величиной 1–2 мм. Это и есть собственно яйцеклетка.

В яичнике периодически происходит овуляция. Длительность этого процесса составляет 1–2 минуты. После разрыва фолликулярной оболочки ооцит проскальзывает в воронку яйцевода, который при этом перистальтически сокращается и продвигает его в направлении клоаки. Движению ооцита способствует мерцательный эпителий стенки яйцевода. Процесс формирования яйца в яйцеводке продолжается от 23 до 30 ч, при этом оплодотворенное яйцо более 80% времени находится в известковой части яйцевода.

Прохождение по верхней части яйцевода длится около 15–18 минут. В белковой части, длина которой 30–40 см, формируемое яйцо находится 3–3,5 ч. При продвижении желток вращается вокруг продольной оси, что происходит

благодаря спиральному расположению слизистой оболочки яйцевода. В процессе вращения он постепенно окружается четырьмя слоями белка, выделяемого железами яйцевода. Здесь же на его полюсах формируются шнурообразные тяжи — халазы. Благодаря халазам желток постоянно удерживается в центре яйца. Кроме того, при любом положении яйца яйцеклетка будет поворачиваться зародышевым диском кверху. Следовательно, при естественном насиживании зародышевый диск всегда располагается ближе к телу наседки.

В белковой части яйцевода откладывается 40–50% белка, остальной — в перешейке, где яйцо находится до 1,5 ч. Здесь также начинается образование подскорлуповой оболочки, состоящей из двух листков, которые у тупого конца яйца отходят друг от друга и образуют в этом месте воздушную камеру.

В матке яйцо находится 20 ч. Здесь происходит образование его известковой оболочки — скорлупы.

Акт яйцекладки происходит через влагалище — широкое мускулистое образование, по длине соответствующее длине яйца. Во время снесения яйца матка опускается, выворачиваются влагалище и клоака. В результате этого яйцо выскальзывает наружу через верхний край влагалища, не соприкасаясь практически ни с влагалищем, ни с клоакой. Этот процесс выведения яйца осуществляется благодаря сокращению мышц клоаки.

Процесс яйцекладки у птиц регулируется нейрогуморальными механизмами. Подобно млекопитающим, созревание фолликулов в их яичнике стимулируется гонадотропным гормоном передней доли гипофиза. Еще один гормон гипофиза — лютеинизирующий — контролирует процесс овуляции. Наряду с этим ряд гормонов образуется и в самом яичнике. Это эстрин, или фолликулярный гормон, синтезирующийся в клетках фолликулов, и гормон желтого тела — прогестерон.

Развитие зародыша у птиц осуществляется в процессе инкубации. Различают естественную инкубацию — развитие зародыша под наседкой (насиживание) — и искусственную инкубацию — развитие зародыша в инкубаторе. Наблюдения показывают, что лучшее развитие зародышей в яйцах происходит при перемежающейся температуре 37–40°C. Этот факт и учитывают при создании режима

в инкубаторах. При искусственной инкубации продолжительность эмбрионального развития составляет у кур — 20–21 сутки, у уток и индеек — 27–28 суток, у гусей — 29–30 суток.

Некоторые несушки могут откладывать яйца в течение всего года без перерыва. Однако часто после некоторого периода, когда несушка откладывает яйца, наступает более или менее продолжительный период, когда яйцекладка не осуществляется. Данная периодичность яйцекладки получила название ритм яйцекладки, а период, в течение которого регулярно откладываются яйца — цикл яйцекладки. Практически для всех домашних птиц характерен весенне-летний цикл яйцекладки, связанный с удлинением светового дня, за которым следует период покоя. Поэтому для повышения производительности птицеферм очень важна правильная организация освещения производственных помещений и искусственной регуляции длительности светового дня. Удлинение светового дня стимулирует функции гипофиза и вызывает учащение овуляции, темнота задерживает овуляцию. Поэтому, если у курицы овуляция должна наступить к вечеру, то она задерживается до утра. При усиленном освещении овуляция может происходить днем и ночью.

ФИЗИОЛОГИЯ ЛАКТАЦИИ

Физиология лактации рассматривает закономерности роста и развития молочной железы, ее взаимодействие с другими системами организма, образование молока и его выведение во время сосания или доения. Способность вскармливать детенышей молоком обеспечивает развивающемуся организму новорожденного наиболее полноценное питание и на самых ранних этапах развития потомство мало зависит от неблагоприятных факторов среды.

19.1.

СТРОЕНИЕ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Молочная железа как сложноорганизованный орган, состоящий из ряда тканей (железистой, сократительной, соединительной, жировой и т. д.) обеспечивает оптимальные условия для образования специфического секрета. Железистая или секреторная ткань молочной железы у всех видов млекопитающих имеет вид гроздевидной пористой массы, состоящей из ветвящихся протоков, заканчивающихся альвеолярными расширениями. Каждая альвеола представляет собой небольшой пузырек (диаметр от 0,1 до 0,3 мм), стенка которого выстлана одним слоем железистых (секреторных) клеток. На поверхности альвеолы располагаются миоэпителиальные клетки, обладающие сократительной способностью. На слепом конце альвеола имеет округлую форму, а с противоположной стороны суживается и переходит в выводной проток (см. рис. 19).

Молочные альвеолы объединяются в отдельные группы или дольки, имеющие длину около 1,5 мм, ширину — 1 мм, высоту — 0,5 мм, объем — 0,7–0,8 мм³. Тонкие выводные

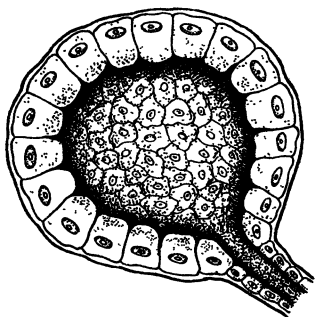


Рис. 19

Схема строения альвеолы

Видна наружная мембрана, один слой железистых клеток.

альным слоем в стенке протока находятся гладкомышечные волокна, располагающиеся циркулярно и продольно. В устьях протоков наблюдается утолщение циркулярного слоя мышц в виде сфинктеров. Молоко, образующееся в альвеолах, по протоковой системе попадает в молочную цистерну. Наиболее выражена цистерна у коров и коз, а у кобыл в каждом соске имеется два—три сосковых канала и соответствующее количество цистерн. Полость молочной цистерны отделена от цистерны соска круговой сфинктерообразной складкой.

Молочная железа у различных животных иннервируется различными спинномозговыми нервами. Животные, у которых молочная железа представлена компактными образованиями в паховой области (жвачные, непарнокопытные и морская свинка) имеют сходные нервы пояснично-крестцового сплетения, участвующие в иннервации молочной железы. Основным нервом для этих видов является наружный срамной нерв. В меньшей степени выражены подвздошно-паховые нервы. У животных с множественными железами (большинство грызунов, хищные, свиньи и т. д.) иннервация осуществляется межреберными и поясничными нервами. Молочные железы у различных животных обладают развитым рецепторным аппаратом — осуществляется тактильная и температурная рецепция, и афферентные нервы обеспечивают передачу соответствующей информации в различные отделы центральной нервной системы. Эфферентные нервы принадлежат к симпатическому отделу вегетативной нервной системы и способны осу-

протоки, начинающиеся от альвеол, постепенно сливаются с аналогичными протоками соседних альвеол и образуют внутридольковые протоки. Дольки, в свою очередь, объединяются в более крупные образования — доли, имеющие более широкие выводные протоки. Диаметр долей обычно достигает 5–17 мм. У коров, коз и овец долевые протоки открываются в своеобразные расширения — молочные цистерны. За эпители-

пеществлять как адренергическое, так и холинергическое нервное влияние на течение процессов развития и функционирования молочной железы.

Кровоснабжение молочных желез у различных животных осуществляется из различных отделов сосудистой системы. У коровы, козы и кобылы кровь поступает в основном через наружную срамную артерию, а оттекает по наружной срамной и подкожной брюшной венам. У свиноматки к этим сосудам прибавляются передняя подчревная артерия и артериальные ветви, которые доставляют кровь из внутренней и наружной грудных артерий к первым парам грудных желез. Развитие интраорганных артерий тесно связано с развитием железистой паренхимы — у высокопродуктивных коров емкость артериального русла в 4–5 раз больше, чем у малопродуктивных. Лимфатическая система молочной железы наряду с венозной является системой оттока и состоит из замкнутых лимфатических капилляров, расположенных в паренхиме, и объединяющих их лимфатических сосудов. От железы лимфа оттекает по лимфатическим капиллярам и сосудам, проходит лимфатические узлы и по выносящим лимфатическим сосудам поступает в поясничную лимфатическую цистерну. Из нее лимфа по грудному лимфатическому протоку попадает в переднюю полую вену и вместе с кровью в сердце.

19.2.

РАЗВИТИЕ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Развитие начинается на ранних этапах эмбриогенеза. Морфогенез молочной железы — *маммогенез* — начинается в эмбриональный период с закладки молочных желез — по обеим сторонам живота в виде узких длинных полосок утолщенного эпителия образуются так называемые млечные (молочные) линии. Млечные линии уменьшаются в длине, становятся прерывистыми и образуют серию эктодермальных утолщений (млечных бугорков). Развивающиеся млечные бугорки преобразуются в млечные почки — первичную структуру будущих молочных желез. К моменту рождения у большинства животных оказываются сформированными соски, связочный аппарат и междольковые перегородки.

От рождения до наступления половой зрелости развитие молочной железы характеризуется прогрессивным ростом

системы протоков. На 6-м месяце, например, у телок молочная железа имеет цистерну с небольшой полостью, куда открывается разветвленная система протоков. Увеличение объема вымени в этот период происходит в основном за счет роста жировой и соединительной ткани. Во время беременности система протоков и дольчато-альвеолярная система достигают своего максимального развития. Эстрогены, как правило, стимулируют рост протоков, а прогестерон совместно с эстрогенами ответствен за рост и развитие альвеол. Необходимым условием для успешного развития альвеолярного отдела молочной железы является и присутствие таких гормонов как кортикостероиды (глюкокортикоиды) и пролактин. Из недифференцированных групп клеток, накапливающихся в результате интенсивной пролиферации в ампулообразных концевых утолщениях протоков, начинают формироваться альвеолы. Сначала клетки наружного слоя клеточного скопления объединяются между собой. Клетки, не подвергшиеся индуцирующим влияниям, подвергаются дегенеративным изменениям и разрушаются с помощью протеолитических ферментов лейкоцитов. В альвеоле остаются только наружно расположенные клетки, а внутреннее пространство очищается для прохождения секрета. В молочной железе в период предшествующий родам, происходят интенсивные иммунобиологические процессы — удаление регионарного лимфатического узла существенно нарушает развитие структуры альвеолы.

Одним из важных процессов становления лактации является период завершения процессов маммогенеза, в результате которых формируется структура железистой паренхимы органа. Особая роль принадлежит иммунокомпетентным клеткам, в систему которых входят сегментоядерные лейкоциты, лимфоциты и макрофаги. Оценивая клеточный состав молозива в первый день после родов можно судить о полноценности иммунобиологических процессов предшествующих началу лактационного периода. Слабость иммунной системы или отвлечение резервов иммунной системы на борьбу с другими антигенами приводит к нарушению предлактационной подготовки органа и последующей гипогалактии. Молозиво выделяется в первые 5–7 дней лактации и существенно отличается от зрелого молока (табл. 14).

Молозиво имеет высокую биологическую ценность и калорийность — оно является незаменимой пищей для но-

Химический состав молозива и зрелого молока, %

Химический состав	Молозиво	Молоко
Вода	66,4	87,0
Азотсодержащие соединения	23,14	3,56
Казеин	5,57	2,76
Альбумины + глобулины	16,92	0,75
Лактоза	2,13	7,78
Минеральные вещества	1,37	0,90

ворожденных. В молозиве коровы содержится в два раза больше сухих веществ, чем в молоке. Общее содержание белков в молозиве в 2–5 раз больше, чем в молоке, а альбуминов и глобулинов в 20–25 раз. Минеральных солей в молозиве содержится в 1,5 раза больше, чем в молоке. Белки молозива по своему аминокислотному составу более полноценны, чем молочные. В составе молозива новорожденные животные получают иммуноглобулины, которые способны всасываться в кишечнике, не разрушаясь. За счет иммунитета, сформированного в организме матери, в ходе пассивной иммунизации детеныш приобретает собственный физиологический иммунитет, позволяющий ему в начальном периоде своей жизни защищаться от патогенной микрофлоры. Наряду с иммуноглобулинами молозиво содержит лизоцим, оказывающий антибактериальное действие.

19.3. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СЕКРЕТОРНОГО ПРОЦЕССА

Организация секреции тесно связана с функционированием клеток альвеолярного эпителия и их структурных компонентов. *Секреторный цикл* — последовательное прохождение клеткой этапов (стадий) метаболических и структурных перестроек, обеспечивающих полное превращение секреторного продукта.

1. Поступление веществ-предшественников секрета в тело клетки.
2. Синтез первичного секрета.
3. Внутриклеточный транспорт, дальнейшая обработка и накопление секреторного продукта.

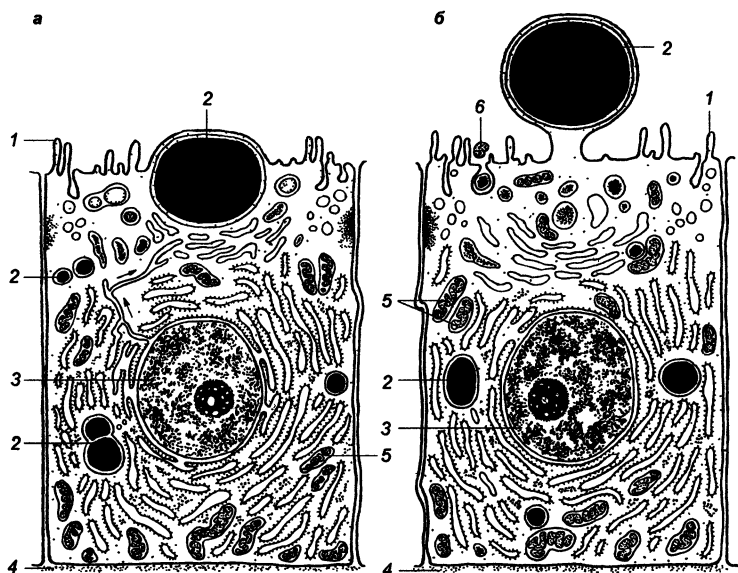


Рис. 20
Схема синтеза и выделения белка и жира секреторными клетками молочной железы:

а — жировая капля в клетке; *б* — выход жировой капли из клетки; 1 — микроворсинка, 2 — жировые капли, 3 — ядро, 4 — базальная мембрана, 5 — митохондрии, 6 — белковые гранулы.

4. Удаление из клетки, выведение секрета (экструзия).

Белок выходит из клетки по мерокриновому типу, а для удаления жира используется леммокриновый, за счет окружения капли жира клеточной мембраной (lemma — оболочка), принцип экструзии (рис. 20).

19.4. СОСТАВ МОЛОКА

Биосинтез основных компонентов молока — сложный биологический процесс, обеспечивающий формирование продукта очень высокой ценности для новорожденного. В молоке содержится более 100 различных веществ, все незаменимые аминокислоты, более 30 жирных кислот, значительное количество макро- и микроэлементов, 17 витаминов и десятки других необходимых организму детеныша веществ. Некоторые из основных составляющих — молочный белок (казеин) и молочный сахар (лактоза) в природе не повторяются. Содержание различных компонентов молока подвер-

жено значительным колебаниям в зависимости от условий кормления и содержания, стадии лактации, функционального состояния организма животного, уровня молочной продуктивности, наследственности, породы, возраста времени отела, сезона года и т. д. На состав и количество молока оказывают существенное влияние гормоны гипофиза и других эндокринных желез.

Белки молока представлены казеином и сывороточными белками. Казеин составляет 76–86% общего белка молока. Белки сыворотки молока составляют 14–24% общего белка молока и представлены альбуминами и глобулинами. Лактоальбумины в составе секрета молочных желез являются пластическими белками, используемыми новорожденными для построения своего тела. Лактоглобулины являются иммунными глобулинами, их количество составляет около 2% белков коровьего молока, причем количество IgG — наибольшее, IgM — среднее, IgA — наименьшее.

Липиды молока в основном (98–99%) являются триглицеридами, а оставшаяся доля принадлежит лецитину, кефалину, сфингомиелину, холестерину, эргостерину, цереброзидам, а также свободным жирным кислотам, жирорастворимым витаминам и каратиноидам. Молочный жир существенно отличается от жира, сохраняющегося в жировых депо — он содержит около 20 жирных кислот: жирные кислоты с нечетным числом атомов, моно-, ди- и триеновые, с разветвленной цепью и насыщенные с четным числом атомов.

Углеводы молока. Основным углеводом является лактоза, которая синтезируется исключительно в ткани молочной железы. Лактоза является дисахаридом, способным под действием лактазы желудка новорожденных расщепляться на глюкозу и галактозу. Эти углеводные компоненты являются крайне необходимыми для организма новорожденного — для покрытия энергетических трат и для пластических целей. Особое значение имеет галактоза, необходимая для синтеза цереброзидов развивающегося мозга детеныша. Вместе натрием и калием, входящими в состав молока, лактоза является осмотически активным компонентом и обеспечивает необходимый уровень поступления жидкости в организм новорожденного.

В молоке представлены 17 витаминов из 20 известных в настоящее время. Из них жирорастворимыми и связанными с молочным жиром являются витамины А, D, Е, К,

а водорастворимыми, находящимися в плазме молока — аскорбиновая, фолиевая, п-аминобензойная, никотиновая, пантотеновая кислоты, биотин, инозит, пиридоксин, рибофлавин, тиамин, витамин В₁₂.

Минеральные вещества молока необходимы и как осмотический компонент молока, и как пластический материал для построения скелета и ферментов организма детеныша. Неорганические вещества составляют 0,75% всего состава молока и распределяются следующим образом: калия — 24,06%, натрия — 6,05%, кальция — 23,17%, магния — 2,63%, железа — 0,44%, фосфорной кислоты — 27,98%, хлора — 13,45%, анионов серной кислоты — 1,267% и лимонной кислоты — 0,1%. Наиболее значимыми минеральными составляющими молока являются калий, кальций, фосфор и магний. Кроме макроэлементов, в молоке обнаруживаются многочисленные микроэлементы, необходимые для построения металлоферментов развивающегося организма и участвующие в регуляции процессов развития. Особое значение в ходе лактации имеют такие микроэлементы, как медь и цинк. Лизоцим молока (мурамидаза) — фермент класса гидролаз, катализирует разрушение полисахаридов, локализованных в стенках бактерий, и тем самым обеспечивает антибактериальные свойства молока. В молоке обнаруживают активность эстераз (среди них холинэстераза), каталаз, альдолаз, щелочной фосфатазы, ксантиоксидазы и пероксидазы.

Физико-химические свойства молока наиболее подробно исследованы у коровы. Молоко коровы имеет слабо кислую реакцию — рН составляет 6,3–6,9. Кислые свойства обусловлены белками, фосфорнокислыми и лимоннокислыми солями. Плотность цельного молока при 20°C составляет 1,026–1,032. Вязкость молока меняется в течение лактации и колеблется от 1,2 до 2,0 сантипуаз. Поверхностное натяжение молока составляет 2/3 поверхностного натяжения воды и равно 49 дн/см. Осмотическое давление молока как биологической жидкости не отличается от осмотического давления крови и составляет в среднем 6,7 атмосфер. Температура замерзания молока около 0,555°C, теплопроводность равна приблизительно 0,426 ккал, удельная теплоемкость — 0,941 ккал/кг/град. Цвет молока зависит от вида животного — белый цвет зависит от коллоидов и жировых включений и может меняться на желтоватый, благодаря повышению содержания в молоке каротина.

19.5. АЛЬВЕОЛА

Альвеола — структурно-функциональная единица молочной железы. Взаимодействие между секреторными клетками обеспечивается за счет функционирования межклеточных высокопроницаемых контактов, расположенных на сопредельных поверхностях клеток. Система высокопроницаемых контактов объединяет клетки в функциональный синцитий, при этом сохраняется клеточная обособленность.

Барьерные свойства секреторного эпителия формируются за счет наличия специального замыкательного комплекса — плотного контакта, расположенного на границе апикальной и латеральной зон клеточной мембраны. Все вещества, проходящие в просвет альвеолы, обязательно должны пройти через секреторную клетку.

Взаимодействие между миоэпителиальными и секреторными клетками возникает в ходе функционального сопряжения процессов выведения ранее синтезированного молока и включения клеток альвеолярного эпителия в новый секреторный цикл. В миоэпителиальных клетках выявлена возможность синтеза ацетилхолина. Нарушение синтеза ацетилхолина или применение холинолитиков (веществ, блокирующих холинорецептор) приводит к отсутствию реакций секреторного эпителия. Можно говорить о существовании своеобразного механизма передачи регулирующих влияний с сократительной структуры альвеолы (миоэпителиальной клетки) на секреторные клетки с помощью медиатора (ацетилхолина).

Существенное изменение сократительной активности миоэпителия наблюдается при действии катехоламинов, блокирующих сокращения альвеол в ответ на действие окситоцина. Подавление сокращений миоэпителиальной клетки связано с реакцией β -адренорецепторов, предотвращающих последующую сократительную активность. Сокращения миоэпителия связаны с увеличением концентрации кальция внутри клетки.

Кровоснабжение альвеол существенно меняется в ходе секреторного цикла, причем расширение микрососудов и раскрытие дополнительных капилляров обеспечивают рабочую гиперемия органа. Регистрация кровенаполнения сосудов, окружающих альвеолу, позволяет обнаружить при воздействии окситоцина наличие двухфазной реакции —

кратковременного сужения сосудов и длительного их расширения. Сужение сосудов происходит за счет действия окситоцина (аналога вазопрессина), расширение обусловлено действием ацетилхолина, выделяющегося из миоэпителиальных клеток. Интенсивность секретобразования обеспечивается полноценным кровоснабжением органа — объемный кровоток в органе значительно возрастает при становлении лактации и увеличении молочной продуктивности. Нарушение продукции молока обычно связано и с нарушением гемодинамики — по данным реологического исследования существенно снижается амплитуда пульсовой волны, сглаживаются катакрота и анакрота, что говорит о спазме микрососудов молочной железы. Снижение молочной продуктивности сопровождается снижением температуры молочной железы на 0,5–1,5°C.

19.6. РЕГУЛЯЦИЯ СЕКРЕЦИИ МОЛОКА

В регуляции деятельности железистого эпителия принимают участие нервная и эндокринная системы. Аfferентная импульсация обусловлена наличием богатого рецепторного аппарата — в молочной железе широко представлены механо-, термо- и хеморецепторы. Раздражение рецепторов молочной железы при доении или сосании приводит к выделению в кровь окситоцина, пролактина и других лактогенных гормонов.

Аfferентные импульсы доходят до продолговатого мозга и гипоталамуса по проводящей системе спинного мозга — дорсальному продольному пучку и спиноталамическим путям. От гипоталамуса возбуждение идет к коре больших полушарий, где и формируется общность нервных центров, осуществляющих контроль за интенсивностью лактационного процесса и создается особое состояние организма «лактационная доминанта». Уровень пролактина в плазме крови коров быстро возрастает перед дойкой (в течение 1 минуты) в конце и после ее окончания, что свидетельствует о рефлекторной регуляции секреции и выхода пролактина в кровь. Изменения уровня секреции пролактина в аденогипофизе обусловлены противоположно действующими влияниями пролактин-рилизинг-фактора (PRF), образующегося в срединном возвышении, и пролактинингибирующего фактора (PIF), вырабатываемого в преоптической области гипоталамуса.

Регуляция секреции и выделения других лактогенных гормонов также тесно связана с гипоталамусом: в частности, соматотропный гормон (СТГ) принимает активное участие в регуляции секреторного процесса, и введение его в оптимальных дозах не только увеличивает количество молока, но и повышает абсолютное содержание в нем жира, белка и лактозы. К лактогенным гормонам можно отнести и адренокортикотропный гормон (АКТГ) — его совместное применение с СТГ и пролактином обеспечивает максимальный эффект, и молочная продуктивность возрастает в 1,5 раза. Галактопоэтический эффект тиреотропного гормона (ТТГ) проявляется в основном на спаде лактации и связан с увеличением содержания в крови тиреоидных гормонов. Тироксин и трийодтиронин вызывают мобилизацию жира из жировых депо, способствуют поглощению из крови жирных кислот и аминокислот, активируют микробиальные процессы в рубце и за счет повышения продукции ацетата обеспечивают повышение образования молочного жира. Влияние инсулина на секреторный процесс тесно связано с активацией переноса сахаров и аминокислот через клеточные мембраны, что сказывается на скорости и характере секреторных процессов в молочной железе. Роль околощитовидных желез заключается в обеспечении активно секреторной молочной железы кальцием.

Гормоны коры надпочечников играют важную роль в поддержании лактации, однако известны данные о снижении молочной продуктивности у коров при введении им АКТГ, хотя у многих других видов присутствие гормонов коры надпочечника оказывает стимулирующее лактацию действие. Стимулирующий эффект гормонов коры надпочечника связывают с интенсификацией углеводного обмена. Половые гормоны оказывают заметное влияние на течение секреторного процесса в молочной железе — небольшие дозы эстрогенов повышают продукцию жира, но значительное их увеличение (сопоставимое с уровнем во время эструса) серьезно тормозит секрецию молока. Лактогенная функция желез внутренней секреции осуществляется в тесном взаимодействии с нервной системой и ее состоянием — эмоциональное напряжение, адаптация к различного рода стрессорам может приводить и к подавлению гормонопоэза, и к снижению молочной продуктивности.

19.7. ВЫВЕДЕНИЕ МОЛОКА

Выведение молока осуществляется не спонтанно, а лишь при наличии определенных специфических воздействий на железу — сосания или доения. Рефлекс выведения молока — сложный акт, включающий изменение тонуса гладкой мускулатуры протоков и цистерны молочной железы, сокращение миоэпителиальных клеток альвеол, изменение тонуса кровеносных сосудов и, наконец, расслабление сфинктеров соска.

Принято разделять молоко, находящееся в емкостной системе органа, на цистернальную и альвеолярную порции. Альвеолярная порция секрета заполняет полость альвеол и мелких межальвеолярных протоков. Первая нервная фаза рефлекса связана с раздражением рецепторов молочной железы при сосании или доении — в результате замыкания рефлекторной дуги происходит расслабление соскового сфинктера и сокращение гладкой мускулатуры протоков и цистерны. В эту фазу выделяется цистернальная порция молока. Эта фаза рефлекса возникает непосредственно вслед за механическим раздражением рецепторов железы (через 2–6 с) и продолжается 25–30 с.

Вторая, нейрогуморальная фаза рефлекса является продолжением первой и связана с освобождением окситоцина из нейрогипофиза, который с током крови поступает к молочной железе и вызывает сокращение миоэпителиальных клеток альвеол. Выделение окситоцина из нейрогипофиза предопределяется синтезом его в крупноклеточных ядрах гипоталамуса — супраоптическом и паравентрикулярном и транспортом его по супраоптико-гипофизарному тракту. Перемещающийся по аксонам нейросекреторных нейронов окситоцин в сопровождении белка-носителя нейрофизина достигает аксовазальных синапсов в нейрогипофизе и далее проникает в кровеносное русло. С током крови окситоцин достигает молочной железы и взаимодействует со специфическими окситоциновыми рецепторами миоэпителиальных клеток. Сокращение миоэпителия обеспечивает переход альвеолярной порции молока в молочные протоки и далее в цистерну. Латентный период второй фазы рефлекса длится 25–50 с, и процесс выделения молока продолжается несколько минут. Наряду с удалением ранее синтезированного молока в ходе этой фазы рефлекса за счет мио-

эпителиально-секреторного взаимодействия начинается новый секреторный цикл в железистых клетках альвеолы.

Продолжительность лактации у различных видов сельскохозяйственных животных существенно зависит от условий содержания, кормления и в среднем составляют: у коровы — 270–360 дней, у буйволицы — 172–380 дней, у зебу — 180–210 дней, у ячихи — 256 дней, у козы — 210–240 дней, у овцы — 120–180 дней, у верблюдицы — 398–516 дней, у важенки — 150–180 дней, у кобылы — 150–210 дней.

Любые нарушения стереотипа содержания коров снижают молочную продуктивность, что часто связано с развитием эмоционального возбуждения и состояния стресса. Как следствие этого часто наблюдается торможение рефлекса выведения молока, в вымени остается большее количество остаточного молока. В основном торможение рефлекса выведения молока реализуется через гипоталамо-гипофизарную систему — увеличение выброса в кровоток катехоламинов из мозгового вещества надпочечника и усиление тонуса симпатической нервной системы существенно нарушают нейросекреторную активность супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса. Кроме того присутствие катехоламинов в нейрогипофизе блокирует выделение в кровь окситоцина.

19.8. ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ МАШИННОГО ДОЕНИЯ

Организация доения призвана обеспечить наибольшее соответствие процессов воздействия на молочную железу и физиологических реакций органа. Для поддержания молочной продуктивности на высоком уровне коров нужно доить быстро, не более 7 минут, что, собственно, соответствует времени действия окситоцина и сократительной реакции миоэпителиальных клеток.

Система подготовительных мероприятий включает обмывание вымени теплой (53–56°C) водой — при этом возбуждаются тактильные и терморорецепторы. Это обеспечивает поток адекватной импульсации и способствует полноценному выделению окситоцина и вместе с этим благоприятно влияет на кровоснабжение вымени. После обтирания вымени проводится массаж, который оказывает рефлекторное

воздействие на гладкую мускулатуру протоков и цистерны, что усиливает моторную функцию органа и способствует своевременному проявлению рефлекса выведения молока. Необходимо соблюдение наиболее адекватных режимов доения: оптимальной длительности доения (5–10 минут), необходимой степени вакуума (306–320 мм рт. ст.), а также выбор соотношения тактов сосания к сжатию и частоты пульсаций.

В ходе подготовки нетелей к лактации на 6–8-м месяце стельности положительное влияние оказывает вакуумный массаж молочной железы — в течение 5 минут на вымя воздействовали разряженным (отрицательным) давлением. Во время сеанса декомпрессии кровь, насыщенная кислородом при нормальном атмосферном давлении, попадает в участок тела, находящийся под воздействием отрицательного давления. Вследствие этого происходит диффузия кислорода из крови в ткань, за счет чего изменяется метаболизм ткани, активизируется тканевое дыхание в зоне воздействия локального отрицательного давления. При воздействии отрицательного давления происходит активация трансмембранного обмена веществ.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Обмен веществ и энергии отличает живой организм от мертвого. Сущность его состоит в поступлении веществ в организм, их усвоении, использовании и выделении продуктов обмена. Одновременно происходит превращение одних видов энергии в другие (потенциальная энергия химических связей, механическая, тепловая, электрическая). Ассимиляция (анаболизм) — усвоение питательных веществ корма, превращение их в собственные белки, жиры и углеводы организма, накопление энергии. Диссимиляция (катаболизм) — распад сложных веществ организма, освобождение энергии, образование конечных продуктов метаболизма.

Обмен веществ осуществляется в три этапа.

1. Превращения веществ в пищеварительном тракте, всасывание в кровь и лимфу.

2. Превращения веществ в органах и тканях.

3. Выделение конечных продуктов обмена.

Различают общий, основной и промежуточный обмен.

Общий обмен — обмен между организмом и средой в обычных условиях жизни. На общий обмен влияют разнообразные внешние и внутренние факторы (сезон года, климат, солнечная радиация, наличие или отсутствие корма и воды, продуктивность животного, физическая нагрузка, физиологическое состояние — беременность, лактация и пр.).

Основной обмен — минимальный уровень обмена, необходимый для поддержания жизненно важных функций организма. Определяют при следующих трех условиях: комфортная температура помещения (сбалансированы теплопродукция и теплоотдача), состояние физиологического покоя, натошак. Прием корма повышает обмен веществ на

15–20%, это называется динамическим действием пищи, поэтому основной обмен у животных определяют до утреннего кормления.

Промежуточный обмен происходит в клетках и тканях, это превращения веществ после всасывания из пищеварительного канала.

Общие принципы регуляции обмена веществ и энергии. Значение регуляции состоит в том, чтобы приспособить уровень обмена веществ и энергии к потребностям организма.

Существуют три уровня регуляторных процессов.

1. Автоматическая регуляция на уровне клетки.

2. Гуморальная, главным образом при помощи гормонов. Гормоны влияют на синтез и активность ферментов, проницаемость мембран.

3. Нервная регуляция. Нервная система воздействует на обменные процессы (трофическое влияние) в тканях, на деятельность эндокринных органов, на поступление крови в органы и ткани. Центр всех видов обмена — в гипоталамусе (промежуточный мозг).

Методы изучения обмена веществ: балансовые; анализ крови, притекающей и оттекающей от органов (кровь берут путем катетеризации сосудов), методы изолированных органов, перфузии органов, методы меченых атомов. Широко используются биохимические и цитохимические методы исследования крови, лимфы, тканей.

20.1.

БЕЛКОВЫЙ (АЗОТИСТЫЙ) ОБМЕН

Значение белков — пластическое (входят в структуру клеток и тканей, биологических мембран) и энергетическое (1 г белка — 4,1 ккал). Белками являются ферменты, некоторые гормоны (инсулин, СТГ, АКТГ). Белки обеспечивают сократительные процессы клеток (актин, миозин), транспорт газов кровью (гемоглобин), свертывание крови (фибриноген), защиту организма от вирусов, микробов, чужеродного белка (иммуноглобулины). В состав белков обязательно входит азот (в углеводах и липидах его нет). Поэтому оценка состояния белкового обмена, а также многие методы исследования белкового обмена основаны на определении содержания азота в кормах, моче, кале и поте.

Азотистый баланс — соотношение азота, поступающего с кормом, и азота, выделяющегося из организма. Азотистое

равновесие — одинаковое поступление и выделение из организма азота. Имеет место у взрослых здоровых животных при благоприятных условиях кормления и содержания. Отрицательный азотистый баланс — больше выделяется азота, чем с пищей поступает в организм. Может быть при недостатке белка в рационе или при усиленном распаде белка в организме.

Положительный азотистый баланс — количество поступающего белка больше, чем выделяющегося. Наблюдается во время роста животного, при беременности, при спортивных тренировках, в восстановительном периоде после голодания или перенесенного заболевания (ретенция, или задержка азота).

Белковый минимум — минимальное количество белка, поступающее в организм для сохранения азотистого равновесия. Его величина из расчета на 1 кг массы тела составляет: для нелактующих коров — 0,6–0,7 г и для лактирующих коров — 1 г, для яловых — 0,7–0,8 г, для овец и свиней — 1 г. Кроме общего количества белка в корме имеет значение его аминокислотный состав. Полноценные белки содержат все незаменимые аминокислоты, т. е. не синтезирующиеся в организме. Неполноценные белки не содержат каких-либо незаменимых аминокислот. Незаменимые аминокислоты: валин, изолейцин, метионин и, лизин, триптофан, фенилаланин. Частично незаменимые аминокислоты: аргинин, гистидин, цистеин, тирозин. Без незаменимых аминокислот нарушается синтез белка, задерживается рост, животное худеет и погибает.

Основные этапы белкового обмена.

1. Пищеварительные процессы. Пищевой белок начинает перевариваться в желудке (соляная кислота, пепсин, гастриксин, желатиназа, химозин) — до пептонов. Заканчивается процесс в тонком кишечнике (трипсин, химо-трипсин, эластаза, пептидазы поджелудочного и кишечного соков, в щелочной среде) — до аминокислот. Аминокислоты всасываются в тонком кишечнике в кровь. У новорожденных животных иммунные белки молозива всасываются в кишечнике в нерасщепленном виде путем пиноцитоза. Особенности жвачных — в рубце белок распадается при участии ферментов микроорганизмов до аминокислот и аммиака. Они всасываются в кровь (часть аммиака отрыгивается). В печени аммиак превращается в мочевую кислоту и в мочевины. Часть мочевины выводится из организма с мочой и потом, а частично возвращается обратно в рубец —

со слюной и путем фильтрации через стенку рубца из крови. В рубце мочеви́на снова распадается до аммиака и происходит синтез микробиа́льного белка — из аммиака и аминокислот. Микробиа́льный белок переваривается в кишечнике; он является полноценным, так как микрофлора рубца синтезирует все незаменимые аминокислоты.

2. Промежуточный обмен белков. Всосавшиеся из кишечника аминокислоты по воротной вене поступают в печень. Здесь происходят их изменения — дезаминирование, переаминирование (или трансаминирование), декарбоксилирование. В результате образуются новые аминокислоты, отщепляются амино- и кетогруппы. Безазотистые остатки аминокислот идут на синтез жиров и углеводов. В печени также обезвреживаются продукты гидролиза белков. Из свободных аминокислот и полипептидов крови в клетках синтезируется белок, свойственный данному организму (индивидуальный). Происходит это в рибосомах при участии нуклеиновых кислот РНК и ДНК. Одновременно в клетках происходит и распад белков в лизосомах. Поскольку белки не синтезируются в организме животных из безазотистых веществ, постоянно необходим приток нового белка с кормами. У жвачных животных в связи с особенностями пищеварения часть белка может синтезироваться из азотсодержащих небелковых веществ, например, из мочевины.

3. Продукты белкового обмена: углекислый газ, вода и азотсодержащие вещества — мочеви́на, мочева́я кислота, аммиак, креатинин, гиппу́ровая кислота и др. Азотсодержащие метаболиты выделяются из организма через почки, желудочно-кишечный тракт, пот, и в меньшей степени через легкие.

Регуляция белкового обмена. Центр белкового обмена в гипоталамусе. Высшие центры — в коре больших полушарий (белковый обмен изменяется при психических воздействиях, во сне и при гипнозе, условнорефлекторно). Гипоталамус регулирует деятельность желез внутренней секреции. Анаболические гормоны — СТГ (гипофиз), андрогены и эстрогены (половые железы), инсулин (поджелудочная железа) — усиливают синтез белка в мышцах, меньше в печени, способствуют накоплению белка во время роста, при беременности. Катаболические гормоны — тироксин, трийодтиронин (щитовидная железа), глюкокортикоиды и минералокортикоиды (кора надпочечников) — усиливают распад белков, ограничивают белковый синтез.

20.2. УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН

Основное значение углеводов — энергетическое: углеводы обеспечивают организму 40–60% энергии, причем в экстренных ситуациях быстро (1 г углеводов — 4,1 ккал). Пластические функции: углеводы входят в структуру клеток, являются элементами нуклеиновых кислот, входят в соединения с жирами (гликолипиды) и белками (гликопротеиды, мукопротеиды).

Содержание глюкозы в крови — важный гомеостатический показатель. У жвачных в крови содержится 0,4–0,6 г/л глюкозы, у моногастричных больше — 1,0–1,6 г/л; у птиц — до 3 г/л. При снижении концентрации сахара в крови могут наступать судороги, потеря сознания (глюкоза — основной источник энергии для ЦНС). При повышении уровня глюкозы в крови она частично переходит в гликоген (резерв), частично выделяется с мочой.

Основные этапы углеводного обмена.

1. Пищеварительный этап. Основные углеводы корма крахмал и гликоген начинают перевариваться в желудке (внутри пищевого кома, в щелочной среде действуют амилолитические ферменты слюны, корма, микрофлоры), а заканчивают в тонком кишечнике под действием амилазы, мальтазы, лактазы, инвертазы поджелудочного и кишечного соков. Моносахариды (глюкоза и фруктоза) всасываются в кровь. У жвачных клетчатка в рубце расщепляется ферментами целлюлозолитических бактерий до глюкозы. Крахмал и глюкоза сбраживаются уксуснокислыми, молочнокислыми бактериями до ЛЖК — уксусной, масляной, пропионовой кислот, которые всасываются через стенку рубца в кровь. Из глюкозы и дисахаридов инфузории синтезируют полисахариды и откладывают их в форме крахмальных зерен в цитоплазме. Это предотвращает избыточное брожение в рубце (а брожение сопровождается образованием большого количества тепла и газов!). В сычуге инфузории погибают, и в кишечнике крахмал переваривается до глюкозы. У лошадей клетчатка переваривается таким же образом в толстом отделе кишечника. ЛЖК используются на образование энергии, синтез глюкозы, кетонных тел, образование молока.

2. Промежуточный этап обмена углеводов. По воротной вене глюкоза поступает в печень. Здесь происходят следующие

процессы: гликогенез — образование гликогена из глюкозы, неогликогенез — образование гликогена не из глюкозы, а из молочной кислоты, ЛЖК, глицерина, безазотистых остатков аминокислот; гликогенолиз — распад гликогена до глюкозы. Аналогичные процессы происходят в мышцах.

Распад глюкозы происходит двумя путями. *Аэробный распад* (окисление) — до углекислого газа и воды, при этом полностью освобождается энергия. Часть энергии переходит в потенциальную энергию химических связей — макроэргов (АТФ, АДФ, креатин-фосфат, гексозофосфат), остальная тратится организмом непосредственно. *Анаэробный распад* (бескислородный) идет до молочной кислоты. В процессе многостадийных реакций энергия освобождается не сразу, а порциями, что предотвращает потери энергии в виде избытка тепла.

3. Конечный этап обмена углеводов. Конечными продуктами углеводного обмена являются CO_2 и H_2O , которые выделяются из организма. Молочная кислота, образующаяся при анаэробном распаде углеводов, частично распадается до CO_2 и H_2O , частично идет на ресинтез гликогена.

Регуляция углеводного обмена.

Нервная регуляция. Центр нервной регуляции расположен в гипоталамусе («сахарный укол» Клода Бернара). Высшие центры — в коре больших полушарий (эмоциональная гипергликемия). Гипоталамус влияет на углеводный обмен через симпатическую нервную систему и через гипофиз. Симпатическая нервная система увеличивает распад гликогена и повышает уровень сахара в крови. Раздражитель — начальная концентрация сахара в крови.

Гормональная регуляция. Уровень сахара в крови снижает инсулин, который повышает проницаемость клеточных мембран, усиливает потребление сахара клетками, способствует превращению глюкозы в гликоген и в жир, тормозит неогликогенез. Повышают уровень сахара в крови шесть гормонов: адреналин активирует фосфоорилазу печени; глюкагон активирует образование глюкозы из гликогена; глюкокортикоиды активируют образование глюкозы из неуглеводов; АКТГ стимулирует синтез глюкокортикоидов; СТГ уменьшает утилизацию глюкозы тканями; тироксин уменьшает распад глюкозы, улучшает всасывание глюкозы в кишечнике.

20.3. ЛИПИДНЫЙ ОБМЕН

Значение обмена — энергетическое (1 г жира — 9,3 ккал) и пластическое: липиды входят в структуру клеток, мембран. Количество жира, входящее в структуру ядра, митохондрий, мембран — постоянное и устойчивое. Жировое депо — подкожная клетчатка, сальник, околопочечный и околосердечный жир. Количество резервного жира непостоянно, зависит от вида, возраста, пола животного, кормления, физиологического состояния и индивидуальных особенностей. Жир фиксирует внутренние органы; предохраняет их от внешних воздействий; участвует в терморегуляции; является источником воды; необходим для всасывания жирорастворимых витаминов. Жир входит в структуру некоторых ферментов, гормонов, сложных белков и углеводов.

По структуре липиды подразделяют на нейтральные жиры (глицерин и жирные кислоты) и липоиды (фосфатиды и стерины). Ненасыщенные жирные кислоты — линолевая и ее производные — линоленовая и арахидоновая — в организме не синтезируются, называются *незаменимыми* и должны постоянно поступать с кормом.

Фосфатиды (лецитин, кефалины) содержат глицерин, жирные кислоты, фосфорную кислоту и азотистое основание. Входят в состав всех тканей, мембран. Много их в нервной ткани. Участвуют в синаптических процессах (синтез ацетилхолина), в транспорте жира кровью, в свертывании крови. Стерины — циклические спирты (холестерин, витамин D, половые гормоны, кортикостероиды и желчные кислоты).

Основные этапы липидного обмена.

1. Пищеварительные процессы. Расщепление жира начинается в желудке, причем желудочная липаза действует только на эмульгированный жир. В тонком кишечнике при участии липаз поджелудочного и кишечного соков и желчных кислот нейтральные жиры расщепляются до глицерина и жирных кислот. Глицерин хорошо растворяется в воде и легко всасывается в кровь. Тонкоэмульгированный жир всасывается в кровь без расщепления (до 30% жира). Эмульгированный жир (70%) с диаметром жировых шариков более 0,5 мкм всасывается в эпителиальные клетки кишечника: Здесь разрушаются комплексы жирных и желчных кислот. Желчные кислоты с током крови направляются

в печень и переходят в желчь, а жирные кислоты используются на синтез триглицеридов и фосфолипидов.

Триглицериды и фосфолипиды покрываются оболочкой, построенной из белка, эти комплексы называются хиломикронами. Особенности пищеварения у жвачных: в рубце происходит гидролиз липидов при участии ферментов микроорганизмов и самого корма. Ненасыщенные жирные кислоты подвергаются гидрогенизации и превращаются в насыщенные. Происходит синтез новых липидов. В преджелудках всасываются ЛЖК и водорастворимые жирные кислоты. Основная масса высших жирных кислот поступает в сычуг, кишечник и там переваривается, как у моногастричных животных.

2. Промежуточный обмен липидов. Липиды, всосавшиеся в кровь, по воротной вене поступают в печень. В печени жирные кислоты окисляются, синтезируются новые жирные кислоты и различные классы липидов — фосфолипиды, холестерин, а также липопротеиды, желчные кислоты. Хиломикроны, образовавшиеся в эпителии кишечника, всасываются не в кровь, а в лимфатические капилляры, и с током лимфы попадают вначале в легкие. В легких хиломикроны разрушаются, жир задерживается, предохраняя артериальную кровь от жировой эмболии и вообще от переизбытка липидов. В легких происходит окисление жирных кислот, синтезируются новые жирные кислоты и фосфолипиды — основа сурфактанта.

В жировой ткани накапливается запас жира, причем состав его индивидуален, и только при очень большом содержании жира в рационе и при длительном его потреблении резервный жир напоминает по строению и свойствам кормовой жир. Мобилизация жира из депо происходит в тех случаях, когда для покрытия энергетических потребностей не хватает углеводов. Жир, содержащийся в депо, постоянно обновляется.

3. Конечный этап обмена липидов. В тканях и в крови нейтральные жиры расщепляются липазой до глицерина и жирных кислот, а затем до углекислого газа и воды. Продукты неполного окисления жира — кетоновые тела. Они являются источниками энергии, а также используются для синтеза молочного жира. Ацетоуксусная кислота и ацетон выделяются почками и легкими.

Регуляция липидного обмена.

Нервная регуляция. Центр расположен в гипоталамусе. Высшие центры в коре больших полушарий (исхудание при

длительных отрицательных эмоциях). Гипоталамус влияет на липидный обмен через симпатическую нервную систему (вызывает выведение жира из депо и его использование) и через железы внутренней секреции.

Гормональная регуляция. Синтез липидов, отложение их в депо, переход углеводов в жиры происходят под действием инсулина, пролактина, кортикостероидов. Расщепление жира, мобилизацию из депо вызывают АКТГ, СТГ, половые гормоны, липокаин, адреналин и норадреналин.

20.4. ОБМЕН ВОДЫ

Значение воды.

1. Вода — универсальный растворитель всех веществ. Все биохимические реакции в организме идут в водных растворах.

2. Вода необходима для поступления питательных веществ и минеральных солей в организм, их всасывания, использования и выделения конечных продуктов обмена.

3. Вода необходима для кровообращения, дыхания, пищеварения и других функций — вода участвует в распределении тепла в организме и теплоотдаче.

Распределение воды в организме: 71% — внутри клеток, 19% — в тканевой жидкости, 10% — в крови. В среднем содержание воды в организме составляет 65% от массы тела. Больше всего воды в головном мозге (70–80%), меньше всего — в костях (22%).

Основные этапы водного обмена.

1. Поступление в организм с кормом и питьем. Часть воды образуется в тканях организма при распаде питательных веществ. Вода всасывается во всех отделах пищеварительного тракта.

2. Промежуточный этап. Всосавшаяся из пищеварительного тракта вода поступает в общий круг кровообращения. Происходит непрерывное перемещение воды из капилляров в ткани (в составе тканевой жидкости) и обратно в кровь и лимфу. Переход воды между кровью, тканевой жидкостью и лимфой зависит от коллоидно-осмотического давления крови и гидростатического давления крови.

3. Конечный этап водного обмена. Вода выделяется из организма через все выделительные органы — почки, кожу, легкие и желудочно-кишечный тракт.

Регуляция водного обмена осуществляется нейро-гуморальным путем. Центр в гипоталамусе. Раздражитель — осмотическое давление крови. Осморецепторы находятся в кровеносных сосудах и в самом гипоталамусе. При обезвоживании организма, при увеличении осмотического давления крови импульсы от осморецепторов передаются в гипоталамус. В секреторных клетках гипоталамуса образуется антидиуретический гормон (АДГ), он переносится в заднюю долю гипофиза и оттуда в кровь. АДГ увеличивает реабсорбцию воды в почечных канальцах и уменьшает диурез. Одновременно возникает чувство жажды.

При уменьшении осмотического давления крови, а также при повышении количества воды в крови и тканях раздражение осморецепторов снижается и уменьшается образование АДГ. При увеличении объема циркулирующей крови реализуется рефлекс Бейнбриджа — усиливается симпатическое воздействие на сердечную мышцу, повышаются артериальное давление и фильтрационное давление крови в почке. Клетки предсердия выделяют в кровоток натрийуретический пептид — в канальцах почки снижается реабсорбция натрия и повышается осмотическая активность жидкости внутри канальцев. Диурез увеличивается, и вода выводится из организма. Водный обмен тесно связан с солевым обменом, поэтому в регуляции водного обмена участвуют и другие гормоны (тироксин, паратгормон, инсулин, кортикостероиды, половые гормоны).

20.5.

ОБМЕН МИНЕРАЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Общее значение минеральных веществ.

1. Входят в структурные элементы всех органов и тканей.
2. Участвуют в сохранении водного баланса.
3. Определяют осмотическое давление крови, тканевой жидкости, лимфы и цитоплазмы клеток.
4. Участвуют в регуляции кислотно-щелочного равновесия внутренней среды организма.
5. Участвуют в процессах возбуждения, генерации биопотенциалов сокращения мышц.

Минеральные вещества поступают в организм с кормом и водой, депонируются в костях, печени, селезенке, коже. В жидких средах находятся либо в свободном (ионизированном) состоянии, либо входят в структуру каких-либо

веществ. Выделяются из организма с мочой, калом, потом. В зависимости от концентрации в крови различают: макроэлементы (мг/100 мл или ммоль/л) — натрий, калий, кальций, фосфор, магний, сера, хлор, железо; микроэлементы (мкг/100 мл, или мкмоль/л) — кобальт, медь, марганец, цинк, йод, фтор, стронций, селен и др.

Физиологическое значение макроэлементов. Натрий, калий создают осмотическое давление, обеспечивают переход воды и растворенных веществ через мембраны, регуляция водного обмена, регулируют активность ферментов, генерируют биопотенциалы. Кальций формирует костную ткань и зубы, участвует в транспорте натрия и калия через мембраны. Повышает тонус нервной системы, кровеносных сосудов; понижает проницаемость капилляров; участвует в сокращении мышц, в свертывании крови. Фосфор входит в состав костной ткани. Фосфаты имеются в составе всех клеток, межклеточной жидкости, мембран; входят в структуру белков, липидов, углеводов, буферных веществ, макроэргов. Магний входит в состав костей, участвует в сокращении мышц, в окислительных реакциях; активизирует выработку антител. Сера входит в состав белков, ферментов, гормонов, витаминов; участвует в образовании шерсти, ороговении кожи. Хлор поддерживает осмотическое давление, активизирует ферменты, входит в состав соляной кислоты желудочного сока. Железо входит в состав гемоглобина, миоглобина, ряда ферментов; необходимо для кроветворения, участвует в реакциях биологического окисления.

Физиологическое значение микроэлементов. Кобальт входит в состав витамина В₁₂, участвует в кроветворении, активизирует ферменты. Медь входит в состав белков и ферментов, участвует в синтезе гемоглобина, в кроветворении, пигментации и кератинизации шерсти и пера, остеогенезе, синтезе белков соединительной ткани. Марганец входит в состав ферментов, участвующих в обмене белков, жиров и углеводов. Цинк входит в состав фермента карбоангидразы участвует в дыхательных функциях; усиливает действие гормонов гипофиза и инсулина. Йод накапливается в щитовидной железе, входит в состав тиреоидных гормонов. Фтор входит в состав костей, зубов, спермы. Стронций находится в костях и зубах вместе с кальцием. **Примечание:** радиоактивные элементы выполняют те же биологические функции, что и их нерадиоактивные изотопы; их

вредоносное действие объясняется радиоактивным излучением, действующим на окружающие ткани.

Регуляция минерального обмена тесно связана с регуляцией водного обмена. Центр регуляции находится в гипоталамусе. Нервная система регулирует минеральный обмен рефлекторно и через железы внутренней секреции, влияя на потребление макро- и микроэлементов, всасывание их из пищеварительного тракта, перемещение между органами и тканями (кровь—депо—клетки тканей) и на выделительные процессы. Регулируется не только общее содержание минеральных веществ в организме, но и концентрация каждого элемента в отдельности.

20.6. ВИТАМИНЫ

Витамины — низкомолекулярные биологически-активные вещества, обеспечивающие нормальные биохимические и физиологические процессы в организме. Витамины разделяют на две группы: жирорастворимые и водорастворимые.

Жирорастворимые витамины — А, D, Е, К.

Витамины группы А — ретинол, антиксерофтальмические витамины. Источник: молоко, масло, печень рыб, яйца. В растительных кормах содержится каротин, предшественник ретинола. Витамин А синтезируется в организме в стенке тонкого кишечника и в печени. Значение: рост и регенерация тканей, процессы эпителизации. Необходим для восстановления родопсина — зрительного пигмента, участвующего в фотохимических реакциях в сетчатке глаза. Участвует в синтезе белков. При гиповитаминозе А развиваются «куриная слепота» — потеря способности видеть в сумерках; ксерофтальмия — помутнение и ороговение роговицы глаза и кератомалация — размягчение роговицы; кератинизация эпителия пищеварительного тракта, репродуктивных органов; снижение резистентности, бесплодие.

Витамины группы D — кальциферолы, антирахитические витамины.

Источники — жир и печень морских рыб и млекопитающих, молоко, сливочное масло, яйца. Биосинтез витаминов D происходит в коже животных под воздействием ультрафиолетовых лучей. Значение: регуляция минерального обмена, особенно кальциевого и фосфорного; регуляция энер-

гетического обмена, использование азота и углеводов в организме. При гиповитаминозе D у молодняка развивается рахит, у взрослых — остеомалация (размягчение костей), снижение продуктивности.

Витамины группы E — α -, β -, γ -токоферолы. Источник: растительные и животные масла, молоко, яйца, зеленые овощи. Значение: участие в обмене веществ, предотвращение самоокисления жира (антиоксиданты). Сохраняют в организме витамин A. При гиповитаминозе E развивается бесплодие, мышечная дистрофия, цирроз печени.

Витамины группы K — антигеморрагические витамины. Источник: микрофлора желудочно-кишечного тракта, для новорожденных — молозиво. Значение: участие в синтезе протромбина и других факторов свертывания крови. При гиповитаминозе K развиваются множественные точечные кровоизлияния (геморрагии) в подкожной клетчатке и во внутренних органах.

Водорастворимые витамины — C, P, витамины группы B. Источники водорастворимых витаминов: зеленые корма, пророщенное зерно, оболочки и зародыши семян, злаков, бобовых, дрожжи, картофель, хвоя, молоко и молозиво, яйца, печень. Большинство водорастворимых витаминов в организме сельскохозяйственных животных синтезируются микрофлорой желудочно-кишечного тракта.

Витамин C — аскорбиновая кислота, антицинготный витамин. Значение: фактор неспецифической резистентности организма (стимуляция иммунитета); участие в обмене белков (особенно коллагена) и углеводов, в окислительных процессах, в кроветворении, в регуляции проницаемости капилляров. При гиповитаминозе C наблюдается цинга, кровоточивость и хрупкость капилляров, выпадение зубов, нарушение всех обменных процессов.

Витамин P — цитрин. Значение: действует совместно с витамином C, регулирует проницаемость капилляров и обмен веществ.

Витамин B₁ — тиамин, антиневрический витамин. Значение: входит в состав ферментов, декарбоксилирующих кетокислоты; особенно важной функцией тиамина является обмен веществ в нервной ткани и в синтезе ацетилхолина. При гиповитаминозе B₁ развивается нарушение функций нервных клеток и нервных волокон (полиневриты), истощение, мышечная слабость.

Витамин B₂ — рибофлавин. Значение: обмен углеводов, белков, окислительные процессы, функционирование нервной системы, половых желез. Гиповитаминоз B₂ (у птиц, свиней, реже — лошадей) вызывает замедление роста, слабость, параличи.

Витамин B₃ — пантотеновая кислота. Значение: составная часть кофермента А (КоА). Участвует в углеводном, белковом, жировом обмене. Активирует уксусную кислоту. Гиповитаминоз B₃ (у цыплят, поросят) приводит к замедлению роста, дерматитам, расстройству координации движений.

Витамин B₄ — холин. Значение: входит в состав лецитинов, участвует в жировом обмене, в синтезе ацетилхолина. При гиповитаминозе B₄ развивается жировая дистрофия печени.

Витамин B₅ — РР, никотиновая кислота, антипеллагрический. Значение: входит в состав кофермента дегидрогеназ, которые катализируют окислительно-восстановительные процессы. Стимулирует секрецию пищеварительных соков, работу сердца, кроветворение. Гиповитаминоз B₅ (у свиней и птиц) вызывает дерматит, понос, нарушение функций коры больших полушарий — пеллагра.

Витамин B₆ — пиридоксин-адермин. Значение: участие в белковом обмене — трансаминирование, декарбоксилирование аминокислот. Гиповитаминоз B₆ (у свиней, телят, птиц) приводит к дерматитам, судорогам, параличам.

Витамин B_с — фолиевая кислота. Значение: участие в кроветворении (совместно с витамином B₁₂), в жировом и белковом обмене. При гиповитаминозе — анемия, задержка роста, жировая инфильтрация печени.

Витамин Н — биотин, антисеборейный витамин. Значение: участие в реакциях карбоксилирования. При гиповитаминозе биотина наблюдаются дерматиты, обильное выделение кожного сала (себорея).

Витамин B₁₂ — цианкобаламин. Значение: эритропоэз, синтез гемоглобина, нуклеиновых кислот, метионина, холина; стимулирует белковый обмен. Гиповитаминоз витамина B₁₂ (у свиней, собак, птиц) вызывает нарушение кроветворения и анемия, расстройство белкового обмена, накопление в крови остаточного азота.

Витамин B₁₅ — пангамовая кислота. Значение: усиление окислительно-восстановительных процессов, предупреждение жировой инфильтрации печени.

ПАБК — парааминобензойная кислота. Значение: входит в состав витамина В₆.

Антивитамины — вещества, похожие по химическому составу на витамины, но обладающие противоположным, антагонистическим действием и конкурирующие с витаминами в биологических процессах.

20.7.

ОБМЕН ЭНЕРГИИ (БИОЭНЕРГЕТИКА)

Организм получает энергию главным образом из корма. Питательные вещества — белки, жиры и углеводы — содержат химическую или потенциальную энергию. При распаде питательных веществ эта энергия освобождается. При распаде 1 г белка выделяется 24,3 кДж, 1 г углеводов — 17,2 кДж и 1 г жира — 38,9 кДж — при условии, что эти вещества распадаются полностью, до конечных продуктов, как при взрыве в калориметрической бомбе. В организме углеводы и жиры распадаются полностью — до CO₂ и H₂O, а белки — частично, до мочевины, мочевой кислоты, CO₂, H₂O и других веществ. Поэтому энергетическая ценность белка для организма значительно меньше, чем жиров и углеводов — 17,2 кДж.

Только часть энергии, образующейся при распаде в организме белков, жиров и углеводов расходуется сразу и непосредственно на физиологические потребности, а большая ее часть аккумулируется в макроэргических соединениях — АТФ, АДФ, креатинфосфате и др. Потенциальная химическая энергия, содержащаяся в макроэргах, является главным источником энергии в организме, преобразуясь в другие виды энергии. Освобождающаяся энергия затрачивается на следующие цели:

- биосинтез более сложных молекул из относительно простых;
- поддержание постоянной температуры тела;
- выполнение механической работы;
- накопление резервных веществ, синтез молока, шерсти и другой продукции;
- транспорт веществ через биологические мембраны против концентрационного градиента, т. е. работа ионных насосов (калий-натриевый, кальциевый, иодный и др.);
- рост и деление клеток;
- биолюминесценция.

В конечном итоге все виды энергии в организме — химическая, механическая, тепловая, электрическая — превращаются в тепловую энергию. Прекращение энергетических процессов приводит к распаду структур и функций клеток и организма в целом.

Методы изучения обмена энергии.

Приход энергии рассчитывают по энергетической ценности питательных веществ корма.

Расход энергии определяют по количеству освобожденного из организма тепла. Разработаны два метода определения расхода энергии — прямая и непрямая калориметрия. Прямая калориметрия — измерение количества тепла, выделяемого организмом с поверхности тела в калориметрических камерах или с помощью инфракрасных датчиков. Методы достаточно точные, но сложные в техническом отношении.

Непрямая калориметрия — расчет теплопродукции по дыхательному коэффициенту (ДК).

$$\text{ДК} = \text{CO}_2/\text{O}_2$$

(отношение объема выделенного CO_2 к объему потребленного O_2).

Газообмен у мелких животных определяют в респирационных камерах, у крупных — путем сбора воздуха, выдыхаемого животным через респираторы (маски) в воздухо-непроницаемых мешках. При этом определяют объем воздуха, выдыхаемого за определенное время, и содержание в нем O_2 и CO_2 , вычисляют ДК. Величины ДК зависят от того, какие вещества во время исследования окислялись в организме. При окислении глюкозы ДК — 1, при окислении жиров — 0,7 и при окислении белков — 0,8. При окислении одних и тех же веществ в организме потребляется определенное количество кислорода, выделяется определенное количество углекислого газа и освобождается определенное количество энергии (тепла).

Количество тепла, образующееся при поглощении организмом 1 л кислорода, называется калорическим эквивалентом кислорода. Каждой величине дыхательного коэффициента (от 0,7 до 1,0) соответствует свой калорический эквивалент кислорода. Итак, для определения теплопродукции методом непрямой калориметрии проводят следующие операции:

- собирают выдыхаемый воздух за 5–10–20 минут и определяют его газовый состав;
- вычисляют дыхательный коэффициент и объем воздуха за 1 минуту;
- находят по табличным данным калорический эквивалент кислорода;
- определяют теплопродукцию за минуту: калорический эквивалент кислорода умножают на объем потребленного за минуту кислорода.

Регуляция обмена энергии тесно связана с регуляцией обмена веществ. Участвуют кора больших полушарий, гипоталамус, вегетативная нервная система; из желез внутренней секреции — гипофиз, щитовидная и поджелудочная железы, надпочечники, половые железы.

20.8. ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

Понятие «температура тела» является очень неопределенным, так как температура разных органов и тканей неодинакова. Температура кожи различна на разных ее участках, может колебаться в пределах 10–20°C и зависит от особенностей кровоснабжения, густоты волосяного покрова, температуры и влажности воздуха, ветра и других факторов. Температура внутренних органов более постоянна, колеблется в пределах 1–2°C, в меньшей степени зависит от внешних условий и в большей — от функционального состояния органов и организма в целом. С клинической целью принято измерять температуру в прямой кишке на расстоянии 5–8 см от ануса; эту температуру и принимают за температуру тела.

Ректальная температура у разных видов животных различна: у лошади — 37,5–38,5°C; у коровы — 37,5–39,5°C; у овцы, козы — 38,5–40,0°C; у свиньи — 38,0–40,0°C; у собаки: 37,5–39,0°C; у кошки — 38,0–39,5°C; у птиц — 40,0–44,0°C.

Эти цифры надо запомнить!

Постоянство температуры тела (гомойотермия) определяется балансом двух процессов — теплопродукцией и теплоотдачей. Температура тела повышается, если теплопродукция превышает теплоотдачу, и понижается, если теплоотдача превышает теплопродукцию.

Теплопродукция, или *химическая терморегуляция*, или *термогенез* — это образование тепла в результате освобождения энергии из химических связей. Тепло выделяется

как в аэробных условиях (окислительные процессы), так и в анаэробных (распад макроэргов). Основными органами, участвующими в химической терморегуляции, являются мышцы, печень, кишечник, а у жвачных и рубец. Химическая терморегуляция с первых дней жизни хорошо развита у телят, ягнят, жеребят; они устойчивы к колебаниям внешней температуры. Поросята, цыплята, утята рождаются с неразвитой химической терморегуляцией, поэтому они нуждаются в тщательном соблюдении температурного режима в помещении.

Теплоотдача, или *физическая терморегуляция*, или *термолиз* — это процессы выделения тепла из организма. Основные механизмы физической терморегуляции следующие:

- теплоизлучение: радиация — рассеивание тепла в окружающем воздухе, и конвекция — согревание слоя воздуха, окружающего тело животного;
- теплопроводение: передача тепла от тела животного к холодному предмету (пол, стенка);
- выделение тепла из организма для испарения пота, слюны;
- выделение тепла с выдыхаемым воздухом, мочой, калом, молоком. У сельскохозяйственных животных ведущую роль в поддержании постоянной температуры тела играют механизмы физической терморегуляции.

Регуляция температуры тела (температурный гомеостаз) осуществляется нейро-гуморальным путем.

Центр терморегуляции находится в гипоталамусе, состоит из двух отделов: отдела, регулирующего теплопродукцию, и отдела, регулирующего теплоотдачу. Информация в центр терморегуляции поступает от терморецепторов, расположенных в коже и в кровеносных сосудах. Чувствительны к температуре крови также нейроны гипоталамуса. В этот же центр поступает информация через кору больших полушарий от других анализаторов. Эффекторами являются органы, которые обеспечивают образование или выделение тепла — скелетные мышцы, кровеносные сосуды, кожа, печень, легкие и т. п. В эфферентных звеньях участвуют железы внутренней секреции. Кора больших полушарий обеспечивает тонкое взаимодействие между различными системами, участвующими в регуляции температурного гомеостаза, и в условно-рефлекторных и эмоциональных изменениях температуры тела.

ФИЗИОЛОГИЯ ВНУТРЕННЕЙ СЕКРЕЦИИ

Железы внутренней секреции (эндокринные) выделяют секреты — инкреты или гормоны — непосредственно во внутреннюю среду организма: в кровь, лимфу или тканевую жидкость; не имеют выводных потоков. Гормоны могут вырабатываться не только специализированными железами, но и отдельными клетками в составе органов (тканевые гормоны). Общее значение внутренней секреции — взаимосвязь и взаимодействие между отдельными органами, регуляция целостности и единства функций организма при различных изменениях внешней или внутренней среды.

21.1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРМОНОВ

Общие свойства гормонов.

1. **Специфичность:** каждый гормон действует на определенные процессы или органы.
2. **Высокая биологическая активность:** проявляют активность в исключительно малых дозах.
3. **Небольшой размер молекул.**
4. **Быстро разрушаются, не накапливаются, должны постоянно образовываться.**
5. **Дистантное действие:** оказывают влияние на ткани, удаленные от места образования гормона. (Исключение составляют тканевые гормоны.)

Гормоны классифицируют:

По структуре.

1. **Стероидные** — половые гормоны, кортикостероиды и др.
2. **Производные аминокислот** — тироксин, адреналин и др.

3. Белковые и полипептидные — инсулин, СТГ, вазопрессин и др. Видовой специфичностью обладают только белковые и полипептидные гормоны.

По типу влияния на организм.

1. Метаболические: влияют на обмен веществ, активность или концентрацию ферментов, проницаемость клеточных мембран.

2. Морфогенетические: стимулируют рост, развитие, дифференцировку тканей; метаморфоз (линька, смена оперения).

3. Кинетические и коррегирующие: влияние на отдельные органы-мишени (сердце, сосуды, кишечник, матка и т. д.) путем изменения их функций.

Общие механизмы действия гормонов.

1. Через ЦНС: гормоны воздействуют на нервные центры, или рефлекторно — через рецепторный аппарат органов.

2. Прямое влияние на органы и ткани через кровь.

Основные механизмы прямого влияния.

1. Гормон изменяет проницаемость клеточных мембран для различных веществ.

2. Гормон взаимодействует с рецепторными белками на поверхности мембраны и внутрь клетки не проникает. Посредником между гормоном и внутриклеточными ферментами являются цАМФ, цГМФ.

3. Гормон проникает внутрь клетки, соединяется с рецепторным белком и взаимодействует с генетическим аппаратом клетки (влияет на синтез РНК, белков, ферментов).

Общие механизмы регуляции внутренней секреции.

Железы внутренней секреции регулируются нервной и гуморальной системами.

1. Прямое нервное влияние — только на эпифиз и мозговой слой надпочечников — через вегетативные нервы.

2. Влияние через гипоталамо-гипофизарную систему (см. ниже п. 21.2.).

3. Нейро-гуморальное влияние на кровоснабжение желез.

4. Активность желез внутренней секреции зависит от исходного уровня тех функций, которые контролируются данными гормонами. Например, от уровня сахара в крови зависит активность тех желез, которые регулируют углеводный обмен — поджелудочной, коры надпочечников и др.; от величины артериального давления зависит активность тех желез, которые влияют на кровяное давление — надпочечники, щитовидная железа и др.

21.2. ГИПОФИЗ

Гипофиз состоит из трех долей — передней, средней и задней.

Передняя доля гипофиза (аденогипофиз) синтезирует гормоны СТГ, АКТГ, ПГ, ЛТГ, ФСГ, ЛГ.

Функции гормонов следующие.

СТГ (соматотропный гормон), гормон роста — синтез нуклеиновых кислот и белка, накопление белка; мобилизация жира из депо, расход жира; задержка в организме кальция, фосфора, натрия; рост костей, хрящей внутренних органов стимуляция молокообразования.

ТТГ (тиреотропин, тиреотропный гормон) — накопление йода в щитовидной железе, увеличение выработки тироксина.

АКТГ (кортикотропин, адренкортикотропный гормон) — стимуляция глюкокортикоидной функции коры надпочечников.

ЛТГ (пролактин, лактотропный гормон) — регуляция образования молока, стимуляция желтого тела яичников.

ФСГ (фолликулостимулирующий гормон, фоллитропин): регуляция роста и развития фолликулов у самок, спермогенеза у самцов.

ЛГ (лютеинизирующий гормон, лютропин): у самок — образование желтого тела в яичниках, у самцов — стимуляция выработки тестостерона. ЛГ совместно с ФСГ регулируют овуляцию. ЛГ и ФСГ называют гонадотропными гормонами или гонадотропинами.

Задняя доля гипофиза (нейрогипофиз) вырабатывает гормоны окситоцин и вазопрессин.

Функции гормонов следующие.

Окситоцин: у самок — сокращение гладких мышц матки и миоэпителиальных клеток молочной железы. У самцов — сокращение гладких мышц спермопроводящих путей.

Вазопрессин (антидиуретический гормон, АДГ) — увеличение реабсорбции воды в почечных канальцах, уменьшение реабсорбции натрия, калия, хлоридов, что ведет к уменьшению диуреза, но концентрация мочи увеличивается. Сосудосуживающее действие на артериолы и капилляры, повышение кровяного давления.

Промежуточная или средняя доля гипофиза вырабатывает гормон меланотонин или интермедин — меланоцитостимулирующий гормон.

Функции гормона следующие:

- 1) регуляция пигментного обмена кожи, меха, радужной и сетчатой оболочек глаза; адаптация зрительного анализатора;
- 2) регуляция активности гипофиза осуществляется при участии гипоталамуса, который, в свою очередь, подчиняется высшим отделам ЦНС, в том числе коре больших полушарий. Кроме того, секреция гипофизарных гормонов зависит от содержания в крови гормонов других желез внутренней секреции по принципу обратной связи.

Роль гипоталамуса в регуляции деятельности гипофиза (гипоталамо-гипофизарная система). Гипоталамус — отдел промежуточного мозга. Некоторыми клетками гипоталамуса вырабатываются гормоны (нейросекреты). Эти гормоны, или релизинги, релизинг-факторы, подразделяют на две группы: либерины (стимулирующие) и статины (тормозящие).

В аденогипофиз релизинги поступают по кровеносным сосудам (воротная система), в ответ в гипофизе либо вырабатываются, либо прекращают вырабатываться соответствующие гормоны. Каждый гормон передней и средней доли гипофиза регулируется соответствующими гормонами гипоталамуса.

Гормоны задней доли гипофиза (окситоцин и вазопрессин) образуются в гипоталамусе, по аксонам нейронов перемещаются в заднюю долю гипофиза, где накапливаются, активизируются и по мере надобности выделяются в кровь. В гипоталамусе образуются, помимо либеринов и статинов, нейропептиды (энкефалины, эндорфины), обладающие болеутоляющим морфиноподобным действием и играющие роль в регуляции вегетативных функций и поведения животных.

Таким образом, гипоталамо-гипофизарная система включает в себя три механизма.

1. Гипоталамус–нейрогипофиз.
2. Гипоталамус–аденогипофиз.
3. Нейрорегуляторные пептиды.

21.3. ЩИТОВИДНАЯ ЖЕЛЕЗА

Гормоны щитовидной железы — производные тиронина и йода — трийодтиронин (T_3) тетраiodтиронин (T_4) (тироксин); тиреокальцитонин (полипептид).

Трийодтиронин и тироксин выполняют следующие функции.

1. Стимуляция обменных процессов: усиление расщепления белков, жиров, углеводов; усиление окислительных процессов; термогенез; активация пищеварительных процессов, повышение продуктивности.

2. Регуляция роста, развития, дифференцировки тканей. Метаморфоз (линька, смена оперения). Формирование костей. Рост шерсти. Развитие нервной ткани и стимуляция нервных процессов.

3. Усиление сердечной деятельности, повышение чувствительности сердца к влиянию симпатической нервной системы.

Регуляция секреции.

1. Нервная регуляция.

Кора больших полушарий—ретикулярная формация—гипоталамус—вегетативная нервная система.

Симпатическая нервная система усиливает активность щитовидной железы, парасимпатическая угнетает.

2. Гуморальная регуляция: усиливают секрецию тиреотропный гормон, адренокортикотропный, соматотропный (гипофизарные гормоны). Уровень сахара в крови (обратная связь).

Физиологическая гипофункция щитовидной железы: во время спички. Физиологическая гиперфункция железы: во время беременности, лактации, при повышении молочной продуктивности.

Тиреокальцитонин выполняет следующие функции: понижает уровень кальция и фосфора в крови; угнетает остеокласты, активизирует остеобласты, в результате кальций и фосфор из крови переходят в костную ткань; усиливает выведение фосфора с мочой.

Регуляция синтеза тиреокальцитонина зависит от уровня кальция в крови: когда увеличивается содержание кальция, увеличивается образование тиреокальцитонина. Это нормализует уровень кальция в крови.

21.4.

ПАРАЩИТОВИДНЫЕ (ОКОЛОЩИТОВИДНЫЕ) ЖЕЛЕЗЫ

Гормон железы — паратгормон (полипептид).

Функции: повышает уровень кальция в крови и снижает уровень фосфора; увеличивает всасывание кальция из кишечника; усиливает активность остеокластов, повышает реабсорбцию кальция в почечных канальцах и увеличивает выведение фосфора с мочой.

Регуляция функции паращитовидной железы — гуморальная. Активность железы зависит от уровня кальция в крови (обратная связь) — снижение кальция в крови увеличивает синтез гормона. Физиологическая гиперфункция происходит при лактации и беременности, что связано с большей потребностью матери в кальции. Симпатическая нервная система усиливает функцию околощитовидных желез.

21.5. НАДПОЧЕЧНИКИ

Надпочечники состоят из двух зон — корковой и мозговой, которые являются как бы самостоятельными железами внутренней секреции:

Мозговая зона надпочечников.

Гормоны — норадреналин и адреналин (катехоламины) — производные аминокислоты тирозина.

Кроме надпочечников, адреналин и норадреналин образуют хромоаффинные клетки, разбросанные по всему организму, а также окончаниях адренергических нервов (медиаторы).

Функции: адреналин и норадреналин обеспечивают экстренную перестройку функций, направленную на повышение работоспособности организма в чрезвычайных условиях (физическая нагрузка, эмоциональное возбуждение, охлаждение и т. п.).

1. Усиливают обменные процессы в клетках — распад гликогена, жира, освобождение энергии.

2. Усиливают работу сердца, повышают кровяное давление; суживают сосуды кожи, брюшных органов; расширяют сосуды работающих скелетных мышц, сердца, мозга.

3. Уменьшают тонус мышц желудка и кишечника, угнетают секрецию пищеварительных соков; расслабляют бронхи.

4. Повышают возбудимость рецепторов (слуха, зрения).

Действия адреналина и норадреналина несколько различны.

В тканях имеются α - и β -адренорецепторы. При взаимодействии катехоламинов с α -рецепторами наблюдаются эффекты возбуждения (сужение сосудов, сокращение матки и др.). При взаимодействии их с β -рецепторами наблюдаются тормозные эффекты (расширение сосудов, расслабление бронхов, торможение сокращений матки и др.). Раз-

дражение β -рецепторов миокарда вызывает стимулирующий эффект. Адреналин влияет на оба типа рецепторов, норадреналин — только на α -рецепторы. Этим и объясняются различия в их действии.

Регуляция функций мозгового слоя надпочечников.

1. Нервная регуляция. В коре больших полушарий происходит анализ внешних и внутренних раздражений, и эмоциональное возбуждение вызывает условно-рефлекторный выброс адреналина (перед стартом, перед экзаменом). Лимбическая система, гипоталамус (высшие центры вегетативной нервной системы) через симпатическую нервную систему (через чревные нервы) усиливают секрецию гормонов.

2. Гуморальная регуляция. При снижении уровня сахара в крови усиливается функция мозгового слоя надпочечников.

Кора надпочечников.

В коре надпочечников — три зоны: пучковая, клубочковая и сетчатая. Все три зоны вырабатывают кортикостероидные гормоны, предшественниками которых являются холестерин и ацетат.

Пучковая зона.

Гормоны — глюкокортикоиды — гидрокортизон (или кортизол) и кортикостерон. Из кортизола, но вне надпочечников, образуется кортизон.

Функции.

1. Регуляция обмена веществ. В углеводном обмене — глюконеогенез (из дезаминированных аминокислот и жирных кислот), увеличение уровня сахара в крови и гликогена в тканях. В белковом обмене — распад и синтез белков, дезаминирование аминокислот. В жировом обмене — при недостатке глюкозы мобилизация жира из депо и использование его в энергетических процессах. Стимуляция водно-минерального обмена.

2. Противовоспалительное действие — уменьшение проницаемости мембран, угнетение выделения гистамина, торможение активности лимфоидной системы, инволюция тимуса, уменьшение лимфатических узлов, уменьшение количества лимфоцитов и эозинофилов в крови, уменьшение синтеза антител.

Регуляция секреции глюкокортикоидов и адренокортикотропного гормона гипофиза (АКТГ). Секреция АКТГ и глюкокортикоидов увеличивается при стрессах любой этиологии. Зависит от исходного уровня белковых, липидных

и углеводных компонентов в крови и от уровня глюкокортикоидов: при высоком уровне глюкокортикоидов в крови (например, при лечении гормонами) синтез этих гормонов в коре надпочечников уменьшается.

Клубочковая зона.

Гормоны — минералкортикоиды — альдостерон, дезоксальдостерон.

Функции: регуляция водно-минерального обмена, кислотно-щелочного равновесия и объема жидких сред в организме (крови, тканевой жидкости). Повышение содержания в крови натрия и снижения калия. Альдостерон усиливает реабсорбцию натрия и хлора из первичной мочи и способствует выведению из организма с мочой калия, водорода и аммония.

Регуляция выделения минералкортикоидов зависит от уровня натрия и калия в крови и тканевой жидкости — увеличение содержания в крови натрия тормозит выделение из надпочечников альдостерона. Торможение секреции альдостерона наблюдается также при увеличении объема тканевой жидкости.

Сетчатая зона.

Гормоны — андрогены, эстрогены, прогестерон.

Функции те же, что и соответствующих гормонов яичников и семенников. Половые гормоны надпочечникового происхождения регулируют функции организма в раннем возрасте (до полового созревания) и в старости.

Регуляция функции клеток сетчатой зоны осуществляется через гипоталамо-гипофизарную систему с помощью тропных гормонов.

21.6.

ЭНДОКРИННАЯ ФУНКЦИЯ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Поджелудочная железа — орган смешанной секреции. Как экзокринная железа (орган внешней секреции) она вырабатывает поджелудочный сок и выделяет его в кишечник. Как эндокринная железа (орган внутренней секреции) она вырабатывает гормоны и выделяет их в кровь.

Гормоны — инсулин, глюкагон.

Функции гормонов.

Инсулин снижает уровень сахара в крови за счет повышения проницаемости клеточных мембран и утилизации

глюкозы клетками. Кроме того, участвует в регуляции белкового и жирового обмена.

Глюкагон — антагонист инсулина — усиливает расщепление гликогена в печени, повышает уровень сахара в крови, расщепляет жир в жировой ткани.

Регуляция секреции.

Выделение инсулина стимулируют парасимпатическая нервная система; повышает уровень аминокислот и глюкозы в крови; секретин, панкреозимин; снижение инсулиновой активности крови (обратная связь) — АКТГ, СТГ.

Выделение инсулина тормозят — симпатическая нервная система; пониженный уровень глюкозы в крови; адреналин, норадреналин, соматостатин.

21.7. ЭНДОКРИННАЯ ФУНКЦИЯ ПОЛОВЫХ ЖЕЛЕЗ

Половые железы — органы смешанной секреции. Как экзокринные железы, они вырабатывают гаметы (спермии, яйцеклетки), как эндокринные железы — выделяют в кровь половые гормоны.

Яичники — женские половые железы.

Гормоны яичников — эстрогены (образуются в фолликулах) и гестагены (образуются в желтом теле и в плаценте).

Эстрогены — эстрадиол, эстрон, эстриол. У неполовозрелых животных обеспечивают рост и развитие половых органов, возникновение половых циклов и их регуляцию, развитие вымени. У половозрелых животных — подготовку матки, яйцеводов и влагалища к восприятию спермы и яйцеклетки (пролиферация, набухание, моторика); стимулируют овуляцию (через лютеотропный гормон гипофиза), возбуждение нервной системы, проявление течки и охоты.

Кроме того, эстрогены регулируют белковый, жировой и минеральный обмены в направлении, свойственном самкам.

Гестагены — прогестерон, релаксин.

Прогестерон вызывает созревание ооцитов, обеспечение оплодотворения, нормальной беременности (имплантация зародыша, рост и развитие матки, формирование плаценты, торможение сокращений матки, торможение течки и охоты, торможение секреции молока).

Релаксин подготавливает матку к родам.

Кроме того, у самок в яичниках образуется очень большое количество андрогенов — мужских половых гормонов. Они участвуют в образовании фолликулов и стимулируют овуляцию.

Регуляция секреции яичников осуществляется через гипоталамо-гипофизарную систему. Фолликуло-стимулирующий гормон гипофиза стимулирует развитие фолликулов и выделение в кровь эстрогенов. Лютеинизирующий гормон гипофиза вызывает развитие желтого тела и образование прогестерона.

Семенники — мужские половые железы.

Гормон — тестостерон (основной из группы андрогенов).

Тестостерон влияет на развитие вторичных половых признаков; рост и развитие добавочных половых желез; регуляцию спермогенеза; реализация половых рефлексов и инстинктов. Кроме того, регулирует обмен веществ и кроветворение в направлении, свойственном мужскому организму.

Регуляция секреции семенников осуществляется через гонадотропные гормоны гипофиза (ФСГ, ЛГ).

21.8. ТИМУС, ЭПИФИЗ, ТКАНЕВЫЕ ГОРМОНЫ

Тимус или вилочковая железа, является одним из важнейших органов, обеспечивающих иммунитет.

Гормоны — тимозин, тимин, Т-активин.

Функции гормонов. Контроль за развитием и созреванием Т-лимфоцитов, ответственных за клеточные механизмы иммунитета.

Регуляция. Стимулируют образование тимусных гормонов и усиливают иммунитет соматотропин, тироксин, эстрогены; тормозят синтез тимусных гормонов и уменьшают иммунитет глюкокортикоиды, андрогены, прогестерон.

Эпифиз. Гормон — мелатонин.

Функции: угнетение полового созревания (через гипоталамо-гипофизарную систему); регуляция биологических циклов и ритмов (сон-бодрствование, деление клеток, половые циклы у самок, сезонные половые циклы); восприятие зрительных образов, цветоощущение.

Регуляция. Секреция мелатонина увеличивается в темноте, угнетается на свету. Симпатическая нервная система тормозит синтез мелатонина.

Тканевые гормоны образуются эндокринными клетками, расположенными не в специальных железах внутренней секреции, а в различных тканях тела.

Гормоны пищеварительного тракта — гастрин, гастрон, энтерogaстрин, энтерogaстрон, секретин, панкреозимин-холецистокинин, энтерокринин и др. — регулируют секрецию пищеварительных соков, моторику ворсинок кишечника, выделение желчи и другие функции.

Гормоны почек — ренин, медуллин, эритропоэтин. Ренин взаимодействует с белком крови — ангиотензиногеном, образует ангиотензин-I, а затем и ангиотензин-II, или гипертензин суживает кровеносные сосуды и повышает артериальное давление. Медуллин расширяет кровеносные сосуды и уменьшает артериальное давление. Эритропоэтин стимулирует образование эритроцитов в красном костном мозге.

Простагландины — производные высокомолекулярных непредельных жирных кислот. Образуются во всех органах. Влияют на тонус кровеносных сосудов, повышают тонус гладких мышц. У самок регулируют половые циклы, у самцов участвуют в жизнеобеспечении спермиев, проявлении эрекции и эякуляции.

ФИЗИОЛОГИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

ЦНС — головной мозг и спинной мозг — отделы, где расположены тела нервных клеток, образующие нервные центры. ЦНС осуществляет взаимодействие между всеми органами и системами организма и обеспечивает взаимодействие организма с внешней средой.

22.1.

НЕЙРОНЫ И СИНАПСЫ В ЦНС

Нейрон — нервная клетка, структурная единица ЦНС. **Функции нейронов:** прием информации, ее переработка, хранение, извлечение из памяти, передача информации на другие клетки и органы.

Классификация нейронов.

1. По участию в рефлекторной дуге: а) **афферентные** (чувствительные, сенсорные или рецепторные); б) **промежуточные** (вставочные, контактные или ассоциативные); в) **эфферентные** (эффекторные).

2. По функциям: а) **возбуждающие**, б) **тормозные**.

С одного нейрона на другой возбуждение передается через синапс.

Синапс — место контакта аксона одной нервной клетки с телом или отростками другой клетки.

Механизм синаптической передачи возбуждения — гуморальный, или химический. В некоторых синапсах возбуждение передается электрическим путем (такие синапсы называются *эфапсами*). В химических синапсах возбуждение с пресинаптической мембраны на постсинаптическую передается при помощи посредника — *медиатора*, который накапливается в окончании аксона.

Медиаторы в ЦНС.

1. Возбуждающие: ацетилхолин, адреналин, норадреналин, серотонин, нейропептиды, гистамин, аминокислоты.

2. Тормозящие: глицин, гамма-аминомасляная кислота (ГАМК).

Классификация синапсов:

- по механизму передачи возбуждения: химические, электрические;
- по функциям: возбуждающие, тормозные;
- по месту образования: аксо-соматические, аксо-дендритические, аксо-аксональные.

Свойства синапсов:

- односторонняя проводимость;
- задержка проведения возбуждения;
- низкая лабильность.

22.2.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ЦНС

Рефлекс — ответная реакция организма на раздражение при участии нервной системы.

Классификация рефлексов:

- по происхождению — условные (приобретенные) и безусловные (врожденные);
- по месту раздражения — интерорецептивные, экстерорецептивные, проприорецептивные;
- по характеру ответной реакции — моторные, секреторные, сосудодвигательные;
- по месту раздражения и ответной реакции — кутановисцеральные (с кожи — на внутренние органы), висцерокутанные (с внутренних органов — на кожу), висцеровисцеральные (с внутренних органов — на внутренние органы);
- по биологическому значению — пищевые, половые, оборонительные, тонические, дыхательные, сердечные, локомоторные, ориентировочные и др.;
- по расположению нервных центров — спинальные (центры находятся в спинном мозге), бульбарные (центры в продолговатом мозге), мезэнцефальные (центры в среднем мозге), диэнцефальные (центры в промежуточном мозге), кортикальные (центры в коре больших полушарий).

Рефлекторная дуга — анатомический субстрат рефлекса. Это путь, по которому проходит возбуждение от места

раздражения (рецепторов) до исполнительного органа (эф-фектора). Любая рефлекторная дуга состоит из пяти зве-ньев: 1) рецепторы (чувствительные нервные окончания, воспринимающие раздражения); 2) центростремительный (афферентный) нерв; 3) нервный центр; 4) центробежный (эфферентный) нерв; 5) эффектор (исполнительный орган: мышца или железа).

Самая простая рефлекторная дуга состоит из двух ней-ронов. Она называется моносинаптической (один синапс на пути возбуждения). Усложнение рефлекторных дуг возмож-но за счет включения в процесс возбуждения промежуточ-ных нейронов. Такие дуги имеют множество синапсов и называются полисинаптическими. Рефлекторная дуга веге-тативного рефлекса от соматического отличается тем, что ее эфферентный путь — двухнейронный. Он состоит из пре-ганглионарного и постганглионарного нервных волокон, а их соединение осуществляется в вегетативных ганглиях (симпатических и парасимпатических).

Рефлекторное кольцо — от рецепторов органа-исполни-теля (эффектора) возбуждение снова идет в ЦНС для оцен-ки и корректировки выполненной реакции. Этот поток им-пульсов называется *вторичной афферентацией*, в отличие от *первичной*, которая вызвала данный рефлекс. Указанное явление лежит в основе так называемой *обратной связи*.

22.3. СВОЙСТВА НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

Нервный центр — это совокупность или «ансамбль» нейронов, расположенных в ЦНС и выполняющих какой-либо рефлекс. Нейроны, входящие в нервный центр, могут находиться в разных отделах ЦНС. Свойства нервных цен-тров обусловлены: а) их архитектурой; б) механизмами синаптической передачи возбуждения.

К свойствам нервных центров относятся:

1. Односторонняя проводимость — возбуждение прово-дится только с афферентного нейрона на эфферентный, но не наоборот.

2. Задержка проведения возбуждения (задержка) — свя-зана с затратами времени на выделение и диффузию медиато-ров. Через один синапс возбуждение проходит за 0,5 м/с.

3. Иррадиация — распространение возбуждения на дру-гие центры (при действии очень сильного или продолжи-

тельного раздражения, а также при невозможности выполнения какого-либо рефлекса).

4. Суммация — возникновение или усиление рефлекса при действии слабых частых раздражений (подпороговых, пороговых), каждое из которых в отдельности или не вызывает или вызывает слабую ответную реакцию. Различают временную (последовательную) и пространственную суммацию (в зависимости от условий раздражения). Механизм суммации связан с накоплением критических уровней медиатора, необходимых для деполяризации постсинаптической мембраны синапса и, соответственно, проведения возбуждения.

5. Трансформация — усиление или ослабление ритмов возбуждения, идущих с периферии. Возможна трансформация потенциалов действия и по амплитуде.

6. Утомление — связано с расходом запасов медиатора и снижением чувствительности рецепторов постсинаптической мембраны к медиатору.

7. Инертность — способность длительное время сохранять «следы» возбуждения (в основе инертности лежат электрофизиологические и биохимические механизмы).

8. Последействие — способность сохранять возбуждение в течение некоторого времени после прекращения действия раздражителя. Последействие обусловлено циркуляцией импульсов по замкнутым кольцевым путям.

9. Тонус — состояние незначительного возбуждения, поддерживаемого слабыми редкими импульсами, идущими от рецепторов.

10. Пластичность — способность нервных центров изменять (перестраивать) свою функцию.

22.4.

ТОРМОЖЕНИЕ В ЦНС

Торможение — это активный процесс, вызванный раздражением, направленный на подавление другого возбуждения и характеризующийся ослаблением или прекращением какого-либо рефлекса.

В ЦНС различают первичное и вторичное торможение.

Первичное торможение происходит с участием специальных тормозных нейронов и синапсов.

Вторичное торможение происходит в тех же нейронах, что и возбуждение.

Первичное торможение может быть пресинаптическим (тормозной нейрон заканчивается перед синапсом) и постсинаптическим (тормозной нейрон заканчивается после синапса). Постсинаптическое торможение, в свою очередь, делится на поступательное и возвратное.

Вторичное торможение может быть пессимальным, парабриотическим и вслед за возбуждением. *Пессимальное торможение* развивается по типу пессимума Введенского при действии очень частых или сильных раздражений, не укладывающихся в рамки лабильности данной нервной структуры. *Парабриотическое торможение* развивается в нервных структурах при снижении их лабильности (действие каких-либо «альтертирующих» факторов). *Торможение вслед за возбуждением* связано с продолжительной следовой гиперполяризацией мембраны в конце возбуждения.

22.5. КООРДИНАЦИЯ РЕФЛЕКТОРНЫХ ПРОЦЕССОВ

Координация рефлекторных процессов — это взаимодействие нервных центров, входящих в их состав нейронов и синапсов, а также процессов возбуждения и торможения в ЦНС, обеспечивающее согласованную деятельность различных органов и систем, и организма в целом.

Различают следующие принципы координации рефлекторных процессов: конвергенция, индукция, реципрокное торможение, обратная связь, общий конечный путь, доминанта.

Конвергенция — сведение импульсов с большого количества нейронов к меньшему количеству (принцип «воронки» Шеррингтона: широкий вход и узкий выход).

Индукция — наведение одного нервного процесса (возбуждения или торможения) другим. Индукция может быть одновременной и последовательной. Одновременная индукция происходит в разных центрах: в одном центре — возбуждение, а в противоположном по функции — торможение (например, центр вдоха и центр выдоха). Последовательная индукция наблюдается в одном и том же центре: возбуждение сменяется торможением и наоборот. Если после возбуждения возникает торможение, такую последовательную индукцию называют отрицательной; если после торможения возникает возбуждение — положительной.

Реципрокное торможение (сопряженное) — возбуждение одного центра вызывает торможение другого, противоположного по функции (например, центры дыхания и глотания, сгибания и разгибания конечностей). В основе реципрокного взаимодействия лежит поступательное постсинаптическое торможение.

Обратная связь — корректировка рефлекса за счет вторичной афферентации.

Общий конечный путь — один и тот же рефлекс может быть вызван с разных рецептивных полей (например, ослабление работы сердца может быть вызвано с рецепторов зоны дуги аорты, каротидного синуса, рецепторов брюшной стенки и др.). Принцип общего конечного пути связан с принципом конвергенции.

Доминанта — стойкое, длительное, неколеблющееся возбуждение одного нервного центра, притягивающее на себя возбуждения из других центров. Господствующий центр осуществляет в данное время какой-то рефлекс.

Выходы из состояния доминанты заключаются в следующем.

1. Выполнение рефлекса, на который направлена доминанта.

2. Возникновение нового доминантного центра (более сильного), который затормозит более слабые центры.

22.6. СПИННОЙ МОЗГ

Спинномозговые корешки — нервные волокна, выходящие из спинного мозга (дорзальные корешки — чувствительные, вентральные — двигательные). Сливаясь, они образуют сегментарные спинномозговые нервы.

Проводящие пути спинного мозга — волокна, образующие белое вещество (это отростки нервных клеток). Различают восходящие и нисходящие пути. По восходящим путям возбуждение передается от рецепторов через спинной мозг в вышележащие отделы ЦНС, по нисходящим — от высших центров ЦНС к двигательным центрам спинного мозга.

К восходящим путям относят:

- пучки Голля и Бурдаха (отвечают за тактильную и проприоцептивную чувствительность) — они идут до продолговатого и среднего мозга, а далее — до коры больших полушарий;

- пучки Флексига и Говерса (отвечают за тактильную и проприоцептивную чувствительность) идут до мозжечка и называются спинно-мозжечковыми трактами;
- спинно-таламические тракты (отвечают за болевую, тактильную и температурную чувствительность) идут до зрительных бугров (таламуса) промежуточного мозга.

К нисходящим путям относят:

- кортико-спинальные или пирамидные пути — от коры через промежуточные отделы к спинному мозгу;
- рубро-спинальный тракт (экстрапирамидный, пучок Монакова) — от красного ядра среднего мозга и мозжечка до двигательных центров спинного мозга;
- вестибуло-спинальный тракт — от ядер вестибулярного нерва продолговатого мозга до двигательных центров спинного мозга.

Рефлексы спинного мозга: двигательные (сгибательные, разгибательные, почесывания, коленный, ахиллов и др.) и вегетативные (дефекации, мочеиспускания, половые, потоотделительные, сосудодвигательные, зрачковый и др.).

Центры спинного мозга:

- глазничных мышц — 1–2 грудные сегменты;
- диафрагмального нерва — 3–4 шейные сегменты;
- мускулатуры плечевого пояса — 5–6 шейные и 1-й грудной сегменты;
- мускулатуры тазовой конечности — поясничные сегменты;
- мускулатуры грудной клетки, спины, живота — грудные сегменты;
- сосудодвигательные и потоотделительные — сегментарные (во всех отделах спинного мозга);
- симпатической и парасимпатической нервной системы (см. раздел 22.8. «Вегетативная нервная система»).

22.7. ГОЛОВНОЙ МОЗГ

Продолговатый мозг. *Центры продолговатого мозга:* дыхательный, сердечный, сосудодвигательный, пищевой, ядра Дейтерса (участие в тонических рефлексах). Проводниковая функция состоит в обеспечении связи продолговатого мозга со спинным (по нисходящим путям) и вышележащими центрами (по восходящим путям). Из продолговатого мозга, кроме того, выходят 8 пар черепно-мозговых

нервов, начиная с 5-го (в том числе X пара — блуждающий нерв).

Варолиев мост. В области Варолиева моста находится центр пневмотаксиса — обеспечивает чередование вдоха и выдоха. Проводниковая функция — проведение афферентной и эфферентной импульсации.

Средний мозг состоит из четверохолмия, красного ядра, черной субстанции, ядер 3 и 4 черепно-мозговых нервов. Средний мозг выполняет проводниковую функцию — по нисходящим и восходящим путям связывает вышерасположенные центры с нижерасположенными.

Четверохолмие обеспечивает грубую настройку организма на восприятие световых и звуковых раздражений. Передние бугры — зрительные (оптические), задние — слуховые (акустические).

Черная субстанция координирует акты глотания, жевания, дыхания. Регулирует пластический мышечный тонус.

Красное ядро регулирует тонус скелетной мускулатуры (обеспечивает торможение ядер Дейтерса продолговатого мозга).

Мозжечок регулирует мышечный тонус и отвечает за координацию движений. При нарушениях функций мозжечка наблюдаются:

- атония — потеря мышечного тонуса;
- атаксия — плохая координация движений;
- астазия — неспособность мышц к тетаническим сокращениям (покачивание головы, тела);
- астения — быстрая утомляемость;
- астетизия — нарушение чувствительности;
- дезэквilibрация — нарушение равновесия;
- дисметрия — неспособность совершать прямолинейные движения (отклонение от заданной траектории движения).

В мозжечке, кроме того, находятся центры симпатической и парасимпатической нервной системы.

Промежуточный мозг (таламус, гипоталамус, эпифиз). **Таламус** (зрительные бугры) выполняет следующие функции:

- проводит возбуждения от всех афферентных путей (кроме обонятельных) в кору больших полушарий;
- обеспечивает первичный анализ и синтез информации, поступающей от рецепторов;

- принимает участие в формировании эмоций (на уровне приятные—неприятные);
- является центром болевой чувствительности (диффузные, без точной локализации очень сильные — так называемые «таламические боли»);
- регулирует мышечный тонус.

Гипоталамус (подбугорье) выполняет следующие функции:

- обеспечивает связь ЦНС с эндокринной системой (гипоталамо-гипофизарная система);
- в гипоталамусе расположены высшие центры симпатической и парасимпатической нервной системы, а также центры, регулирующие все виды обмена веществ и центр терморегуляции;
- регулирует поведенческие реакции — пищевые, половые, оборонительные и др.

Эпиталамус является обонятельным центром и местом расположения железы внутренней секреции — эпифиза.

Лимбическая система находится между корой больших полушарий, подкорковой зоной и стволом мозга (ствол мозга — это средний, продолговатый и промежуточный отделы мозга).

В состав лимбической системы входят: поясная извилина, извилина гиппокампа, миндалевидный комплекс, передние ядра зрительных бугров и другие структуры. Функции лимбической системы: а) регуляция вегетативных процессов — обмена веществ, эндокринных функций, пищеварения, дыхания, кровообращения и др.; б) формирование эмоций, поведения, памяти.

Ретикулярная формация («сетчатое вещество») образована нервными клетками и нервными волокнами, расположенными в области спинного и стволовой части головного мозга. Функции ретикулярной формации:

1. В ней находятся представительства нервных центров (например, дыхательного).

2. Участвует в формировании и проявлении различных эмоций (страх, ярость, агрессия, удовольствие, наслаждение и др.).

3. Имеет проводящие пути:

- нисходящие — передают информацию от вышележащих центров через средний и продолговатый мозг — к спинному мозгу (к двигательным и вегетативным центрам);

■ восходящие — передают информацию от рецепторов через спинной мозг в вышележащие центры, включая кору больших полушарий.

Импульсы, передающиеся по ретикулярной формации, трансформируются, т. е. усиливаются или ослабляются. Это имеет большое значение в регуляции функциональной активности коры больших полушарий (сон, бодрствование, возбуждение), скелетной мускулатуры и внутренних органов.

22.8.

ВЕГЕТАТИВНАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА

Вегетативная нервная система регулирует обмен веществ, пищеварение, дыхание, кровообращение, выделение, размножение, лактацию. Вегетативная нервная система (ВНС) имеет центральные и периферические отделы. Нервные центры ВНС расположены во всех отделах головного и спинного мозга. Высшие центры регуляции вегетативных функций находятся в коре больших полушарий, лимбической системе, гипоталамусе, таламусе, мозжечке, ретикулярной формации.

Нервные волокна ВНС выходят из среднего, продолговатого и спинного мозга. Как правило, они не доходят до органов, а прерываются в вегетативных ганглиях. Это тонкие безмякотные волокна с низкой возбудимостью и медленной скоростью проведения возбуждения.

Вегетативная нервная система делится на *симпатическую* и *парасимпатическую* системы.

Нервная система осуществляет тройной контроль за деятельностью всех органов и тканей:

- регулирует функцию (стимулирует, угнетает, запускает, останавливает);
- регулирует кровоснабжение;
- регулирует трофику (питание) путем изменения обменных процессов на уровне клетки; в основном, это функция симпатической нервной системы.

Симпатическая нервная система организует все функции организма при нагрузках, адаптирует (приспосабливает) организм к различным условиям среды и в чрезвычайных ситуациях.

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Высшая нервная деятельность (ВНД) — это закономерности функционирования коры больших полушарий мозга, определяющие поведение животного.

23.1. ПОНЯТИЕ О НЕРВИЗМЕ

Нервизм — материалистический принцип, признающий ведущую роль ЦНС и коры больших полушарий в регуляции всех жизненных функций. Существует три принципа нервизма.

1. Принцип структурности. Все нервные процессы происходят в определенных структурах мозга.

2. Принцип причинности (детерминизм). Каждый нервный процесс имеет свою причину, каждое явление является следствием раздражения из внешней или внутренней среды.

3. Принцип анализа и синтеза. ЦНС воспринимает отдельные свойства (качества элементы) раздражителя, а затем синтезирует их в единое целое, формируя ощущение и представление.

23.2. СТРОЕНИЕ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

По происхождению кору больших полушарий делят на древнюю кору (архикортекс) — обонятельная доля; старую кору (палеокортекс) — лимбическую систему; новую кору (неокортекс), которая покрывает большие полушария слоем 1,3–4,5 мм. Имеет 6 рядов нервных клеток, множество борозд и извилины.

Локализация функций в коре. *Моторные зоны* (двигательные) — центральная часть двигательного анализатора,

корковая проекция всех мышц. Локализация различна у разных видов животных. *Сенсорные зоны* (чувствительные) — корковые проекции анализаторов: зрительного — в затылочной части, слухового — в височной части, обонятельного — в аммоновом роге (архикортекс), тактильного — в центральной борозде, интероцептивного — в премоторной зоне. *Ассоциативные зоны* (вторичные сенсоры) окружают первичные сенсорные зоны, реагируют на раздражения разных рецепторов. Участвуют в анализе и синтезе раздражений, во взаимодействии анализаторов.

Динамическая локализация функций. В коре: каждый участок коры имеет строго определенную функцию. Однако нервные центры обладают высокой пластичностью, и функции нейронов коры могут изменяться.

Кортиколизация функций — все функции организма (двигательные и вегетативные) подчиняются коре больших полушарий. Учение о кортиколизации функций разработано К. М. Быковым, В. Н. Черниговским и является дальнейшим развитием трудов И. М. Сеченова и И. П. Павлова.

Методы изучения коры больших полушарий.

1. Наблюдения за поведением животных в естественных условиях.

2. Раздражение участков коры и наблюдение за изменениями функций.

3. Удаление или временное выключение участков коры.

4. Запись биотоков мозга (электроэнцефалография — ЭЭГ). Биотоки мозга характеризуются частотой и амплитудой. Различают следующие основные четыре ритма биотоков коры: альфа-ритм (покой) — 8–13 Гц, до 50 мкв; бета-ритм (легкое напряжение) — 14–100 Гц, 20–25 мкв; тета-ритм (сон) — 4–7 Гц, 150–250 мкв; дельта-ритм (глубокий сон, кома) — 0,5–3,5 Гц, 250–300 мкв.

5. Метод условных рефлексов.

6. Кибернетические методы.

23.3.

ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Условные рефлексы — основная форма деятельности коры больших полушарий.

Отличия безусловных и условных рефлексов.

Безусловные рефлексы:

■ врожденные видовые, постоянные (при жизни не угасают);

- рефлекторная дуга начинается со строго определенного рецептивного поля, нервные центры могут находиться в любом отделе ЦНС, хотя центр каждого безусловного рефлекса имеет корковое представительство.

Условные рефлексы:

- приобретенные, индивидуальные, исчезают и вырабатываются по мере необходимости;
- рефлекторная дуга может начинаться с любого рецептивного поля, нервные центры — в коре больших полушарий. Условные рефлексы могут быть выработаны только на базе безусловных.

Основные правила выработки условного рефлекса.

Животное изолируется от посторонних раздражителей. В эксперименте животное помещают в свето- и звукопроницаемую камеру; при обычной дрессировке создают условия, чтобы животное не отвлекалось.

Индифферентный раздражитель, т. е. безразличный для животного, на который вырабатывается условный рефлекс, должен подаваться раньше на несколько секунд, чем раздражитель вызывающий безусловный рефлекс (например, сначала — звук, потом — пища).

Величина вырабатываемого условного рефлекса зависит как от силы безусловного рефлекса, так и от силы условного раздражителя. Условный рефлекс может быть выработан на основе ранее выработанного рефлекса, т. е. вместо безусловного (подкрепляющего) раздражителя может быть использован ранее выработанный условный рефлекс. Так образуются рефлексы второго и третьего порядка.

Пример: рефлекс 1-го порядка: звук + электрический ток на лапу = отдергивание лапы. Рефлекс 2-го порядка: свет + звук-отдергивание лапы. Здесь подкреплением условного рефлекса является сигнал — звук, на который ранее был выработан условный оборонительный рефлекс.

Механизм образования условного рефлекса основан на возникновении временной связи между двумя нервными центрами в коре больших полушарий. Один центр осуществляет безусловный рефлекс. При действии соответствующего раздражителя (пищевой, оборонительный, половой и т. д.) другой центр возбуждается при действии какого-то постороннего раздражения (свет, запах, звук и т. д.). Более сильно возбужденный центр (центр безусловного рефлекса) становится доминантным (господствующим), он притяги-

вает к себе возбуждение из другого, менее возбужденного центра, и усиливается (суммация).

После неоднократных повторений сочетания безусловного и условного раздражителей временная связь между этими центрами становится более прочной (проторение). В образовании условного рефлекса участвует не только кора, но и подкорковые структуры, и ретикулярная формация ствола мозга.

Торможение условных рефлексов — одна из особенностей высшей нервной деятельности. Различают два вида торможения условных рефлексов: безусловное и условное.

Безусловное торможение возникает без предварительной выработки и быстро растормаживается, т. е. условный рефлекс временно исчезает, но потом восстанавливается. Внешнее безусловное торможение — появление в коре нового возбужденного центра, который тормозит центр условного рефлекса. Например, появление кошки на собачьей дрессировочной площадке. Запредельное торможение — отсутствие условного рефлекса при значительном усилении обычного условного раздражителя (вместо звонка включить сирену).

Условное торможение, или внутреннее, возникает при неподкреплении условного раздражителя безусловным, поэтому развивается не сразу, а постепенно, и условный рефлекс надолго или навсегда исчезает как ненужный. Различают четыре вида условного торможения — в зависимости от способа выработки. Угасание — условный раздражитель не подкрепляется безусловным, и условный рефлекс затормаживается. Поэтому любая выполненная команда должна обязательно поощряться. Дифференцировка — обучение различать близкие по свойствам сигналы путем подкрепления одного раздражителя и неподкрепления — другого.

Например, у собаки выработан условный рефлекс на ноту «до». Если включить ноту «ре», то вначале условный рефлекс проявится на этот звук. Но если ноту «до» продолжать подкреплять пищей, а ноту «ре» не подкреплять, то собака будет различать эти звуки и условный рефлекс на ноту «ре» не проявится. Запаздывающее торможение — условный рефлекс «запаздывает», если между подачей условного раздражителя (команды) и безусловным (подкреплением) проходит много времени. Условный тормоз — к условному раздражителю (команде) присоединяется новый раздражитель. Это сочетание не подкрепляется поощрением, и условный рефлекс угасает.

23.4. ОСНОВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОРЫ БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ

Основными процессами в коре являются возбуждение и торможение.

Под *возбуждением* в коре больших полушарий понимают процесс, способствующий образованию условного рефлекса, т. е. процесс формирования временных связей между центрами, а под *торможением* — угасание этих связей и ослабление или исчезновение условного рефлекса. Между процессами возбуждения и торможения в коре существуют определенные взаимоотношения: иррадиация, концентрация, индукция.

Иррадиация — распространение возбуждения или торможения из очага их возникновения на другие области коры.

Концентрация — возвращение возбуждения или торможения в исходный пункт коры.

Пример. В начале выработки условного рефлекса животное реагирует не только на тот условный раздражитель, на который вырабатывается рефлекс, но и на сходные (генерализация рефлекса). Объясняется тем, что возбуждение из нервного центра, воспринимающего раздражение, распространяется (иррадирует), на различные центры коры. По мере повторения обучения благодаря развитию дифференцировочного торможения животное отличает истинный сигнал от других похожих, и возбуждение концентрируется в центре выработанного условного рефлекса.

Индукция — взаимодействие возбуждения и торможения. Индукция ограничивает иррадиацию, способствует концентрации нервных процессов. Различают положительную и отрицательную индукцию.

Положительная индукция — заторможенный центр усиливает возбуждение в других нервных центрах.

Пример. У уставшего ребенка в коре возникает центр торможения, который индуцирует — наводит — вокруг себя противоположный процесс — возбуждение. Поэтому ребенок начинает капризничать, излишне веселится или плачет. Примером может служить усиление двигательной активности после длительного неподвижного состояния.

Отрицательная индукция — возбужденный центр усиливает торможение в окружающих центрах.

Пример. У хорошо одрессированной сторожевой собаки вид нарушителя вызывает агрессивную реакцию. Вокруг возбужденного центра возникает зона торможения. Если нарушитель предложит собаке лакомство, то центр пищевого рефлекса окажется заторможенным, а собака еще больше будет проявлять злобность.

Доминанта — сильное, стойкое, неколеблющееся возбуждение, возникшее в нервном центре коры. Доминантный центр индуцирует вокруг себя торможение (отрицательная индукция), что подавляет другие центры. Доминантный центр может притягивать к себе возбуждение из других центров и усиливаться.

Пример. Студент, сидящий на лекции, хорошо слышит шепот своего соседа (соседки), и не слышит и не видит лектора. Впрочем, возможно и обратное.

Из доминанты могут быть два выхода: выполнение действия, на которое направлена доминанта; создание нового, более сильного доминантного центра.

Аналитико-синтетическая деятельность коры. Анализ и синтез — основные процессы формирования ощущения и представления.

Анализ — восприятие отдельных свойств раздражителей.

Синтез — объединение отдельных свойств, признаков в единое целое.

Аналитико-синтетическая деятельность начинается в рецепторах благодаря их специализации, продолжается и углубляется на уровне среднего и промежуточного мозга, подкорковых центров. Высший анализ раздражений и синтез ощущения происходит в коре больших полушарий. Простейший анализ и синтез проявляется при образовании условного рефлекса. Животное воспринимает из массы сигналов внешнего мира только тот, который подкрепляется (например, пищей), реакции на другие раздражители затормаживаются. Более сложная аналитико-синтетическая деятельность коры требуется для выработки динамического стереотипа — системной ответной реакции на комплекс раздражений, подающихся в одной и той же последовательности.

Примеры.

1. Динамический стереотип у коров во время доения вырабатывается на определенную последовательность раздражений — слуховых (звяканье бидонов, голоса доярок), зрительных (свет, вид помещения), тактильных (обработка

вымени) и др. Эти условные и безусловные раздражители в комплексе и обеспечивают сложный процесс молокоотдачи. Появление нового, неожиданного раздражителя может нарушить динамический стереотип и прекратить отделение молока.

2. Если дрессировщик вырабатывает у собак команды изо дня в день в одной и той же последовательности, то у собаки вырабатывается динамический стереотип, когда по первой команде она выполняет (уже без дальнейших команд) всю программу.

Образование динамического стереотипа имеет приспособительное значение для организма, позволяет автоматизировать ту или иную деятельность, не отвлекаться на посторонние раздражители.

23.5. ТИПЫ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Типы высшей нервной деятельности (ВНД) — совокупность индивидуальных свойств нервной системы, обусловленная наследственными особенностями и жизненным опытом. Классифицируются по силе, взаимной уравновешенности и подвижности основных нервных процессов — возбуждения и торможения (по И. П. Павлову). Сила нервных процессов — способность нейронов коры адекватно отвечать на сильные и чрезвычайно сильные раздражители. Уравновешенность нервных процессов — равенство в силе возбуждения и торможения. Подвижность нервных процессов — свойство нервных клеток переходить из состояния возбуждения в торможение и наоборот.

Методы определения типов ВНД основаны на особенностях животного вырабатывать условные рефлексы и переделывать их, а также на наблюдениях за поведением животного.

Для хозяйственной деятельности наиболее пригодны животные сильного уравновешенного типа — и подвижного, и неподвижного. Они легко дрессируются, спокойны, более благополучны в отношении здоровья. Наименее желательны животные слабого типа и в эксплуатации, и по ветеринарным соображениям.

Примечание. Жизнь богаче этой схемы, и указанные типы ВНД встречаются редко. Существует множество (до 120) промежуточных типов. Умственная деятельность, интеллект человека не связаны с типами ВНД.

23.6. СОН И СНОВИДЕНИЯ

Сон — состояние, противоположное по внешнему виду бодрствованию.

Для состояния сна характерно разлитое торможение в коре больших полушарий, затрагивающее подкорковые центры, промежуточный и средний мозг.

Виды сна:

- физиологический суточный (монофазный — у человека, полифазный — у животных);
- физиологический сезонный (летняя или зимняя спячка);
- гипнотический;
- наркотический;
- патологический (летаргический, бессонница, сомнамбулизм).

По способу возникновения различают:

- пассивный сон — при ограничении поступления информации в кору;
- активный сон — при действии тормозных условных раздражителей, например при слабых монотонных звуках.

Физиологические изменения во время сна: ослабление контакта с внешней средой (сохранение «сторожевых пунктов»), снижение мышечного тонуса, ослабление рефлекторной деятельности, ровное и замедленное дыхание, понижение артериального давления, снижение интенсивности обмена веществ, понижение температуры тела, зрачки сужены, движения глазных яблок рассогласованы.

Изменения в нейронах коры: снижение активности одних нейронов (тех, которые активно работали во время бодрствования), повышение активности — в других. Изменения биопотенциалов коры.

По характеру ЭЭГ различают две стадии сна:

- медленный сон — медленные волны на ЭЭГ (тета- и дельта-ритмы);
- быстрый сон (парадоксальный) — на ЭЭГ быстрые волны, как во время бодрствования (альфа и бета-волны), в это время сон более глубокий, но вегетативные процессы усиливаются, возможны сновидения.

Медленный сон длится 50–80 минут, быстрый — короче. У разных животных быстрый сон составляет от 4 до 12% всего времени сна, у молодняка парадоксальный сон более продолжительный.

Во время парадоксального сна мозг освобождается от продуктов метаболизма и от ненужной информации, а ценная информация переводится на долговременный уровень.

Механизмы сна. Разлитое торможение коры, активация гипоталамуса, блокада восходящих путей ретикулярной формации, снижение тонуса коры. Гуморальные раздражители, поддерживающие сон — гистамин и серотонин.

Гипноз — торможение, охватывающее не всю кору, а отдельные ее области. Через области, остающиеся активными, сохраняется связь между гипнотизируемым и гипнотизером. У животных состояние, сходное с гипнозом, проявляется как замирание при опасности, временное обездвигивание (приспособительная реакция).

23.7. ДВЕ СИГНАЛЬНЫЕ СИСТЕМЫ ДЕЙСТВИТЕЛЬНОСТИ

Первая сигнальная система — любые раздражители окружающего мира, действующие на организм и воспринимаемые органами чувств. Имеется и у животных, и у человека. Вторая сигнальная система — человеческое слово в его конкретном и абстрактном значении, услышанное, увиденное или произнесенное. Имеется только у человека, является основой абстрактного мышления, средством общения, передачи знаний, информации, культуры и науки. Животные могут запомнить много человеческих слов, но для них слово — это сигнал первой сигнальной системы, звуковой или зрительной, имеющий только конкретное значение. Поэтому животные обладают только конкретным мышлением.

ФИЗИОЛОГИЯ АНАЛИЗАТОРОВ

Анализаторы, или сенсорные системы — совокупность структур, обеспечивающих восприятие раздражителей, трансформацию (преобразование) энергии раздражителя в нервное возбуждение, проведение его в ЦНС, анализ и синтез раздражителя, формирование ощущения.

Любой анализатор состоит из трех отделов.

1. **Рецепторный**, воспринимающий раздражение. Под воздействием раздражения здесь возникает потенциал действия.

2. **Проводниковый** — передает возбуждение от рецептора клеток в ЦНС.

3. **Центральный отдел** — в коре больших полушарий где заканчивается анализ и синтез раздражения и формируется ощущение.

Значение анализаторов — связь организма с внешней средой (слуховой, зрительный, вкусовой, обонятельный, кожный анализаторы), получение информации о состоянии внутренней среды организма, его отдельных органов и систем (интерорецепторы), сохранение положения тела в пространстве и равновесия (вестибулярный анализатор).

Общие свойства анализаторов.

1. **Специфичность** — избирательный ответ на определенный вид раздражителя.

2. **Чувствительность** — низкий порог чувствительности к адекватному раздражителю, высокий — к неадекватному.

3. **Сенсибилизация** — повышение чувствительности анализатора под влиянием многократных раздражений.

4. **Адаптация** — при действии сильного раздражителя чувствительность анализатора снижается, при действии слабого — повышается.

5. Сохранение последовательных образов, или последствие.

Анализаторы дают субъективные представления об окружающем мире — анализаторы несовершенны, ощущения зависят от большого числа внутренних и внешних факторов. Только практическая деятельность животного или человека позволяет правильно оценивать реально существующий мир.

24.1.

ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Периферический отдел — глаз, глазное яблоко.

Проводниковый отдел — зрительный нерв—передние бугры четверохолмия—таламус—латеральные коленчатые тела. Часть волокон зрительного тракта перекрещивается и переходит на противоположную сторону.

Центральный отдел — затылочная область коры больших полушарий.

Строение глаза. Три оболочки: наружная — белочная, средняя — сосудистая, внутренняя — сетчатая. *Наружная оболочка* спереди покрыта прозрачной роговицей, называется склерой. Передняя часть *сосудистой оболочки* называется радужной, она содержит пигмент (или не содержит — у альбиносов). В центре радужной оболочки имеется отверстие — зрачок. Диаметр зрачка может изменяться за счет мышц — кольцевых и радиальных, что регулирует величину светового потока, поступающего в глаз. Между роговицей и радужной оболочкой — передняя камера глаза, позади радужной оболочки — задняя камера глаза; обе заполнены прозрачной жидкостью, выполняющей трофическую функцию.

Позади радужной оболочки находится *хрусталик*. Это двояковыпуклая линза, кривизна которой может меняться с помощью цинновой связки и ресничной мышцы. Для видения дальних предметов хрусталик уплощается, для видения близких предметов — округляется. За хрусталиком расположено прозрачное стекловидное тело. *Сетчатая оболочка* (сетчатка) содержит фоторецепторные клетки (палочки и колбочки), пигментные клетки (препятствуют рассеиванию света), и нервные клетки с отростками.

Оптическая система глаза, или путь светового луча: склера—передняя камера глаза—зрачок—задняя камера глаза—хрусталик—стекловидное тело. Изображение фокусируется на сетчатке в перевернутом виде. Задняя стенка глаза

называется глазное дно. Его можно осмотреть через зрачок с помощью оптического прибора — офтальмоскопа. В глазном дне различают: *слепое пятно* — начало зрительного нерва, здесь нет фоторецепторов, и *центральную ямку* — место наилучшей видимости, здесь больше всего колбочек.

Свойства зрительного анализатора. *Аккомодация* — приспособление глаза ясно видеть близкие и далекие предметы путем изменения кривизны хрусталика и фиксации изображения на сетчатке. Регулируется вегетативной нервной системой. *Адаптация* темновая и световая — изменения диаметра зрачка и возбудимости сетчатки при переходе от света к темноте и наоборот. *Сохранение последовательных образов* — инерция возникновения и исчезновения ощущения (например, закрыв глаза, мы «видим» контур телеэкрана). *Бинокулярное зрение* позволяет видеть объем предмета.

Механизм фоторецепции. В палочках находится пигмент родопсин в колбочках — иодопсин. На свету эти фотопигменты распадаются, образуются ионы, которые и обуславливают возникновение потенциала действия. В темноте происходит восстановление (ресинтез) фотопигментов, но для этого необходимо постоянное пополнение организма витамином А.

Палочки играют роль при слабой освещенности, они дают черно-белое ощущение. *Колбочки* воспринимают цвет. В них содержатся три пигмента, чувствительные к определенной длине волны (красный, зеленый и синий цвет). Цветное зрение у животных изучено недостаточно.

24.2.

СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Периферический отдел — наружное, среднее и внутреннее ухо.

Проводниковый отдел — слуховой нерв—продолговатый мозг—задние бугры четверохолмия—таламус.

Центральный отдел — височные доли коры больших полушарий.

Механизм восприятия звука. *Наружное ухо* — наружный слуховой проход передает звук на барабанную перепонку, последняя усиливает звуковую волну.

Среднее ухо — звуковая волна от барабанной перепонки через слуховые косточки (молоточек, наковаленка, чевилецобразная косточка и стремечко) передается на овальное окно,

отделяющее среднее ухо от внутреннего. Барабанная полость среднего уха, где находятся слуховые косточки, заполнена воздухом и сообщается с полостью носоглотки через евстахиеву трубу. Благодаря этому при сильном звуке выравнивается давление в барабанной полости. Среднее ухо усиливает звуковую волну.

Внутреннее ухо — улитка, расположена в каменистой части височной кости. В улитке находится кортиев орган — рецепторная часть слухового анализатора. Колебания овального окна, возникающие в связи с передачей звуковой волны через слуховые косточки среднего уха, передаются на жидкость, заполняющую улитку. Вместе с жидкостью колеблется основная мембрана и находящиеся на ней волосковые рецепторные клетки кортиевого органа. Волоски упираются в покровную мембрану и деформируются (изгибаются), что и вызывает возникновение в них потенциала действия. В рисунке (спайке) потенциала действия закодированы частота, амплитуда и форма звуковой волны.

Анализ звукового раздражения продолжается в нейронах проводникового отдела анализатора и завершается в коре больших полушарий.

Свойства слухового анализатора.

Чувствительность. Диапазон восприятия звука у человека от 16 до 20 тыс. Гц, у собаки — до 80 тыс. Гц. *Адаптация* — снижение чувствительности анализатора при громких звуках, повышение — при слабых. *Утомление* — понижение чувствительности при длительном действии звука. *Бинауральный эффект* — определение направления источника звука с помощью обеих ушей. *Сенсибилизация* — повышение возбудимости слухового анализатора под влиянием многократных раздражений (узнаем в шуме знакомую мелодию, обучаемся понимать чужой язык). *Явление контраста* — в тишине слабый звук кажется очень громким (будильник ночью). *Последствие* — прерывистый звук при большой частоте может дать ощущение непрерывного (например, звук рояля).

24.3.

ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Позволяет ориентироваться в пространстве относительно тяжести Земли, сохранять определенную позу и равновесие.

Воспринимающий аппарат — отолитовый аппарат преддверия и система полукружных каналов.

Проводниковая часть — вестибулярный нерв—продолговатый мозг—средний мозг (красное ядро)—промежуточный мозг (таламус)—мозжечок—подкорковые ядра (бледное ядро, полосатое тело).

Центральная часть — кора больших полушарий.

Отолитовый аппарат воспринимает положение головы. Рецепторные клетки расположены в овальной полости. На апикальном конце клеток имеются волоски, на которых лежат отолиты — нерастворимые кристаллы углекислого и фосфорнокислого кальция. Наиболее устойчивое положение животного — когда голова обращена теменем кверху, при этом отолиты давят на волоски сверху, но не сильно, так как уравниваются окружающей их студенистой массой. При поворотах, наклоне, встряхивании головы отолиты отклоняют волоски под действием притяжения Земли, и волоски изгибаются. Изгибание (деформация) волосков вызывает генерацию в рецепторных клетках потенциала действия.

Система полукружных каналов реагирует на изменение скорости движения тела (ускорение, замедление, вращение). Рецепторные клетки расположены на небольшом гребешке в начальном ампулообразном расширении каждого канала (а их по три по обеим сторонам головы, в трех взаимоперпендикулярных плоскостях). Волоски рецепторных клеток склеены в форме кисточек и направлены в полость канала.

При изменении скорости движения тела происходит перемещение эндолимфы в полости соответствующего канала вследствие инерции, что влечет за собой изгибание волосков и появление рецепторного потенциала действия.

По волокнам вестибулярного нерва (веточка слухового нерва) возбуждение от рецепторов отолитового аппарата и системы полукружных каналов передается по проводниковой части вестибулярного анализатора в кору больших полушарий, где заканчивается анализ раздражения и формируется представление о положении тела в пространстве. Возбуждение вестибулярного анализатора вызывает тонические рефлексы, позволяющие сохранить равновесие тела и придать ему устойчивую позу как в состоянии покоя, так и во время движения. Анализатор равновесия тела функционально связан со зрительным и проприоцептивным анализаторами, поэтому тонические рефлексы возникают не только при изменении положения головы или при движении тела, но и при действии других раздражителей.

24.4. ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Принимающий аппарат — вкусовые рецепторы в сосочках языка, задней стенки глотки, мягкого неба. Сосочки: грибовидные, желобовидные, листовидные.

Проводниковый путь — барабанная струна—тройничный и языкоглоточный нервы—продолговатый мозг—таламус—кора.

Центральная часть — кора больших полушарий.

Вкусовые рецепторы относятся к хеморецепторам. Раздражители — молекулы веществ, растворенные в воде. При контакте рецепторов с молекулами возникает потенциал действия. Вкусовые рецепторы различают: сладкое, соленое, кислое, горькое и вкус воды. Вкусовой анализатор обладает высокой адаптацией, особенно к сладкому и соленому. Сенсibilизация вкусового анализатора хорошо выражена у людей, чья профессия — дегустация пищевых продуктов. Вкусовой анализатор лучше развит у травоядных животных, чем у хищников.

Значение вкусового анализатора.

1. Апробация корма: различение вкусного и невкусного, съедобного и несъедобного.

2. Адаптация органов пищеварения к конкретной пище.

Центр вкусового анализатора тесно связан с корковым отделом пищевого центра. Информация о количестве, составе и свойстве пищи, поступившей в ротовую полость, передается в пищевой центр. Пищевой центр, обработавший эту информацию, через рефлекторно-гуморальные механизмы регулирует секреторную и моторную функцию желудочно-кишечного тракта, приспособляя их к перевариванию пищи.

24.5. ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Воспринимающий аппарат — рецепторные клетки в верхнем носовом ходе. *Проводниковый путь* — обонятельный нерв—обонятельная луковица—обонятельный тракт—аммонов рог.

Центральная часть: аммонов рог (древняя кора, палеокортекс). Раздражителями рецепторных клеток являются молекулы веществ, попадающие с воздухом в носовые пути (хеморецепция).

Различают семь основных групп запахов: камфарный, мускусный, цветочный, мятный, эфирный, острый и гнилостный. Ощущение запаха связано с формой молекулы и ее зарядом, частотой электромагнитных колебаний, со способностью вещества поглощать ультрафиолетовые лучи. Обонятельный анализатор обладает высокой адаптацией (привыкание к запаху), чувствительностью, сенсibilизацией.

Значение обонятельного анализатора.

1. Активация пищевого, полового, оборонительного поведения.

2. Средство общения между животными. Животные выделяют пахучие вещества — телергоны, или феромоны.

24.6.

КОЖНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Воспринимающий аппарат — четыре вида рецепции в коже: тепловая, холодовая, тактильная, болевая.

Проводниковый путь — сегментарные афферентные нервы—спинной мозг—продолговатый мозг—таламус—подкорковые ядра—кора.

Центральная часть — кора больших полушарий (совпадает с моторными зонами).

Температурная рецепция. Колбы Краузе воспринимают низкую температуру, сосочковые кисти Руффини, тельца Гольджи—Маццони — высокую.

Холодовые рецепторы расположены более поверхностно.

Тактильная рецепция. Тельца Фатера—Пачини, Меркеля, Мейснера воспринимают прикосновение и давление (осязание).

Болевая рецепция. Свободные нервные окончания не имеют адекватного раздражителя — ощущение боли возникает при любом виде раздражителя, если оно достаточно сильное или вызывает нарушение обмена веществ в коже и накопление в ней продуктов обмена (гистамин, серотонин и др.).

Кожный анализатор обладает высокой чувствительностью (лошадь различает касание в разных точках кожи, расположенных на очень небольшом расстоянии одна от другой, различие в температуре можно определить в 0,2°С), контрастностью, адаптацией (животные не ощущают сбрую, ошейник).

ЭТОЛОГИЯ

Этология — наука о поведении животных.

Цели этологических исследований:

- найти более экономичные способы содержания для достижения ими максимальной продуктивности; допустимые пределы колебаний факторов внешней среды; оптимальные режимы кормления, двигательной активности оптимальные величины групп животных; преимущества и недостатки привязного и беспривязного содержания;
- обеспечить раннее прогнозирование продуктивности животных и селекцию по поведенческим признакам; создать направленное воспитание животных, удобных для эксплуатации в условиях современного животноводства.

Методы этологии.

1. Метод наблюдений (визуально, при помощи кино- и фотосъемки).

2. Биотелеметрия.

3. Хронометраж поведенческих реакций.

4. Электроэнцефалография.

5. Методика условных рефлексов, изучение типов ВНД.

6. Изучение активности коры надпочечников (кортикостероиды играют важную роль в приспособительных реакциях организма).

Формы поведения.

Унитарные реакции — одиночные приспособительные действия (условные и безусловные рефлексы) — элементарные частицы поведения.

Биологические формы поведения — более сложные действия, направленные на достижение определенных потреб-

ностей животных и включающие в себя ряд унитарных реакций. К биологическим формам поведения относятся:

1. Пищевое поведение: пищедобывательные действия, прием корма и воды, жвачный процесс, дефекация.

2. Оборонительное поведение: оцепенение, затаивание, агрессия. Различают пассивно-оборонительные и активно-оборонительные реакции.

3. Групповое поведение: формы общения между животными в группе, социальное ранжирование.

4. Половое поведение: собственно половое поведение, родительское поведение.

5. Комфортное поведение: почесывание, купание, валяние в грязи, поиск удобного места.

6. Исследовательское поведение, ориентировочные реакции; собственно исследовательское поведение — «что такое?», манипуляторно-исследовательское поведение.

Факторы, влияющие на поведение животных:

- наследственность;
- тип ВНД;
- физиологическое состояние организма (беременность, лактация, половое возбуждение, чувство голода или жажды, сытость, состояние здоровья и др.);
- климатические факторы, сезон года;
- присутствие других животных или людей, абиотические факторы (шум, вибрация, освещенность и др.).

Формирование поведения. Поведение животных формируется на основе врожденных и приобретенных форм поведения.

Врожденные формы поведения:

- таксисы — простейшие движения, элементы ориентировочной реакции;
- безусловные рефлексы;
- инстинкты — сложные комплексы врожденных реакций на определенные воздействия.

Приобретенные формы поведения:

- подражание другим животным;
- импринтинг (запечатлевание) — привыкание с момента рождения к обстановке, родителям, людям, предметам;
- обучение — приобретение новых навыков на основе собственного опыта, и изменение старых навыков при изменении жизненных условий;
- элементарная рассудочная деятельность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акаевский А. И., Юдичев Ю. Ф., Михайлов Н. В., Хрусталева И. В. *Анатомия домашних животных*. М.: Колос, 1984.
- Александровская О. В., Радостина Т. Н., Козлов Н. А. *Цитология, гистология и эмбриология*. М.: ВО «Агропромиздат», 1987.
- Голиков А. Н., Базанова Н. У., Кожебеков З. К. *Физиология сельскохозяйственных животных*. М.: ВО «Агропромиздат», 1991.
- Грачев И. И., Алексеев Н. П. *Роль рецепторов в регуляции лактации*. Л.: Наука, 1980.
- Грачев И. И., Попов С. М., Скопичев В. Г. *Цитофизиология секреции молока*. Л.: Наука, 1976.
- Завадовский М. М. *Избранные труды*. М.: Агропромиздат, 1990.
- Заварзин А. А., Харазова А. Д. *Основы общей цитологии*. Л.: Изд. Ленинградского Университета, 1982.
- Карлсон Б. *Основы эмбриологии по Пэттену* / Пер. с англ. Т. 1. М.: Мир, 1983.
- Костюк П. Г. *Физиология центральной нервной системы*. Киев: Вища школа, 1977.
- Меннинг О. *Поведение животных. Вводный курс* / Пер. с англ. М.: Мир, 1982.
- Мизгерев Ф. И. *Введение в курс зоотехнической физиологии*. Новгород, 1996.
- Мизгерев Ф. И., Максимюк Н. Н. *Физиологические основы кормления сельскохозяйственных животных: Теория питания, приема корма, особенности пищеварения*. Новгород, 1997.
- Новицкий Б. *Поведение сельскохозяйственных животных* / Пер. с польского. М.: Колос, 1981.
- Радченков В. П., Матвеев В. А., Бутров Е. В., Буркова Е. И. *Эндокринная регуляция роста и продуктивности сельскохозяйственных животных*. М.: ВО «Агропромиздат», 1991.
- Селянский В. М. *Анатомия и физиология сельскохозяйственных птиц*. М.: Колос, 1980.
- Сысоев А. А. *Физиология размножения сельскохозяйственных животных*. М.: Колос, 1978.
- Тараненко А. Г. *Регуляция молокообразования*. Л.: ВО «Агропромиздат», 1987.
- Тараненко А. Г. *Физиологические основы повышения молочной продуктивности*.
- Хрусталева И. В., Михайлов Н. В., Штейнберг Я. И. и др. *Анатомия домашних животных*. М.: Колос, 1997.
- Цахаев Г. А. *Нервная регуляция секреции молока*. Л.: Наука, 1974.
- Шипилов В. С. *Физиологические основы профилактики бесплодия коров*. М.: Колос, 1977.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Ультраструктуры живой материи	18
1.1. Ультраструктурные компоненты клетки	18
1.2. Морфология клетки	21
1.2.1. Клеточная оболочка	21
1.2.2. Цитоплазма	26
1.2.3. Ядро	33
1.2.4. Поверхность клетки и процессы обмена со средой	38
1.2.5. Строение клеточной поверхности	39
1.2.6. Различные выросты клеточной поверхности	42
1.2.7. Процессы обмена веществ на уровне клеточной поверхности	48
1.2.8. Роль клеточной поверхности в межклеточных контактах и в обмене	51
1.3. Общая физиология секреторной активности клеток	52
1.3.1. Образование секрета	53
1.3.2. Выведение продуктов секреции из клетки	54
1.3.3. Механизмы управления секрецией	55
1.4. Структуры клеток, обеспечивающие их механическую устойчивость	56
1.4.1. Механическое сопротивление цитоплазмы	57
1.4.2. Специализированные клеточные структуры механического сопротивления	58
1.5. Двигательные функции цитоплазмы	61
1.5.1. Мышечные и мерцательные образования	61
1.5.2. Внутренние движения цитоплазмы	61
1.5.3. Биохимический состав и основные молекулярные механизмы сократимых элементов	63
1.5.4. Движения, контакты и агрегация клеток	64
1.6. Контакты и сцепления клеток между собой	66
1.7. Агрегация и дезагрегация клеток. Клеточные комплексы	75
Глава 2. Развитие организма	79
2.1. Оплодотворение	79
2.2. Ранние этапы эмбрионального развития. Дробление	82
2.3. Гастрюляция	83
Глава 3. Ткани организма	85
3.1. Эпителиальная (или покровная) ткань	86
3.2. Соединительная ткань	88
3.3. Мышечная ткань	94
3.4. Нервная ткань	94

Глава 4. Органы и системы	96
4.1. Общее строение тела животных	96
4.2. Соматические системы	100
4.3. Общая характеристика и значение скелета	101
4.3.1. Осевой скелет	102
4.3.2. Скелет конечностей (периферический скелет)	109
4.3.3. Соединение костей скелета (артрология)	111
4.4. Общая характеристика и значение мускулатуры	114
4.4.1. Мышцы осевой части тела (головы, шеи, туловища и хвоста)	116
4.4.2. Мышцы конечностей	117
4.5. Строение кожного покрова	118
Глава 5. Система внутренних органов	121
5.1. Общая топография внутренних органов	121
5.2. Система органов пищеварения (аппарат пищеварения)	126
5.2.1. Головная часть, или ротоглотка	127
5.2.2. Зубы	128
5.2.3. Нёбо	131
5.2.4. Язык	132
5.2.5. Слюнные железы	135
5.2.6. Глотка	137
5.3. Пищеводно-желудочный отдел	138
5.3.1. Пищевод	138
5.3.2. Желудок	140
5.4. Тонкий кишечник	145
5.4.1. Гистологическое строение тонкого кишечника	146
5.5. Печень	149
5.6. Поджелудочная железа	153
5.7. Задняя кишка, или толстый кишечник	156
Глава 6. Система органов дыхания	158
6.1. Дыхательные пути	158
6.2. Легкие	160
Глава 7. Система органов выделения	163
7.1. Почки	163
7.2. Мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал	166
Глава 8. Система органов размножения	168
8.1. Половая система самца	168
8.2. Половая система самки	171
Глава 9. Физиологические функции и общие механизмы их регуляции	177
9.1. Понятие о внутренней среде организма и гомеостазе	177
9.2. Нейрогуморальные механизмы регуляции физиологических функций	178
9.3. Единство нервной и гуморальной регуляции	180
Глава 10. Физиология возбудимых тканей	182
10.1. Понятие о возбудимости	182
10.1.1. Ультраструктурная организация клеточной мембраны	184
10.1.2. Потенциал покоя	185
10.1.3. Механизмы генерации потенциала действия	186
10.1.4. Распространение возбуждения	190

Глава 11. Физиологические свойства мышц	197
11.1. Поперечно-полосатые мышцы	197
11.1.1. Теория скольжения нитей	198
11.1.2. Электромеханическое сопряжение	199
11.2. Механика мышц	200
11.3. Энергетика мышц	201
11.3.1. Метаболические группы поперечно-полосатых мышц	202
11.4. Гладкие мышцы	203
Глава 12. Физиология системы крови	205
12.1. Значение и количество крови	205
12.2. Физико-химические свойства крови	206
12.3. Гемостаз	209
12.3.1. Свертывающая система крови	209
12.3.2. Противосвертывающая система крови	212
12.4. Форменные элементы крови	213
12.4.1. Эритроциты	213
12.4.2. Лейкоциты	215
12.4.3. Тромбоциты	217
12.5. Регуляция кроветворения	217
12.6. Механизм образования тканевой жидкости и лимфы	219
Глава 13. Физиология иммунной системы	220
13.1. Неспецифическая резистентность	220
13.2. Иммунная система	221
13.2.1. Органы иммунной системы	222
13.3. Лимфоциты и макрофаги. Иммуноглобулины	224
13.3.1. Лимфоциты	224
13.3.2. Иммуноглобулины (антитела)	226
13.3.3. Макрофаги (моноциты)	228
13.4. Иммунный ответ	231
13.4.1. Гуморальный иммунный ответ	233
13.4.2. Клеточный иммунный ответ	233
Глава 14. Физиология пищеварения	235
14.1. Сущность процесса пищеварения	235
14.2. Пищеварение в ротовой полости	236
14.2.1. Слюна	237
14.3. Пищеварение в желудке	239
14.3.1. Состав желудочного сока	239
14.3.2. Двигательная активность желудка	241
14.4. Особенности желудочного пищеварения у жвачных	242
14.4.1. Пищеварительные функции рубца	242
14.4.2. Моторика преджелудков	243
14.4.3. Жвачный процесс	244
14.5. Пищеварение в тонкой кишке	245
14.5.1. Поджелудочный сок	246
14.5.2. Желчь	246
14.5.3. Кишечный сок	247
14.5.4. Пищеварение в толстой кишке	248
14.5.5. Моторика кишечника	249
14.6. Всасывание	250
14.6.1. Механизмы всасывания	251
14.7. Голодная периодика	253
Глава 15. Физиология сердечно-сосудистой системы	255
15.1. Физиология сердца	255
15.1.1. Свойства сердечной мышцы	256
15.1.2. Механические, звуковые и электрические проявления сердечной деятельности	260

15.2. Регуляция сердечной деятельности	262
15.2.1. Внесердечная, или экстракардиальная регуляция сердечной деятельности	263
15.2.2. Гуморальная регуляция сердечной деятельности	266
15.3. Физиология сосудистой системы	267
15.3.1. Круги кровообращения	267
15.3.2. Основные законы гемодинамики	268
15.3.3. Особенности движения крови в разных сосудах	270
15.3.4. Регуляция сосудистого тонуса	275
15.3.5. Механизмы перераспределения крови в организме	280
15.4. Движение лимфы и ее регуляция	281
Глава 16. Физиология дыхания	283
16.1. Механизм работы легких	285
16.2. Газообмен в легких и тканях	288
16.3. Транспорт газов кровью	289
16.4. Механизмы регуляции дыхания	289
16.4.1. Дыхательный центр	289
16.4.2. Особенности дыхания у птиц	292
Глава 17. Физиология органов выделения	293
17.1. Почки	294
17.1.1. Анатомо-физиологическая характеристика почек	294
17.1.2. Типы нефронов	295
17.2. Механизм образования мочи	296
17.2.1. Поворотнo-противоточный механизм петли Генле	302
17.2.2. Канальцевая секреция в почках	303
17.2.3. Синтез веществ в почке	303
17.3. Роль почек в гомеостазе	304
17.3.1. Регуляция мочеобразования	307
17.3.2. Механизм и регуляция выведения мочи	309
17.3.3. Химический состав мочи	310
17.4. Физиология кожи	312
17.4.1. Функции кожи	314
17.4.2. Образование и отделение пота	314
17.4.3. Регуляция потоотделения	316
Глава 18. Физиология размножения	318
18.1. Физиология репродуктивной системы самцов	319
18.2. Физиология репродуктивной системы самок	324
18.3. Беременность	329
18.3.1. Плацента	331
18.3.2. Особенности плацентарного кровообращения	332
18.4. Роды	333
18.5. Особенности размножения птиц	335
Глава 19. Физиология лактации	339
19.1. Строение молочной железы	339
19.2. Развитие молочной железы	341
19.3. Структурная организация секреторного процесса	343
19.4. Состав молока	344
19.5. Альвеола	347
19.6. Регуляция секреции молока	348
19.7. Выведение молока	350
19.8. Физиологическое обоснование машинного доения	351
Глава 20. Обмен веществ и энергии	353
20.1. Белковый (азотистый) обмен	354
20.2. Углеводный обмен	357
20.3. Липидный обмен	359

20.4. Обмен воды	361
20.5. Обмен минеральных веществ	362
20.6. Витамины	364
20.7. Обмен энергии (биоэнергетика)	367
20.8. Терморегуляция	369
Глава 21. Физиология внутренней секреции	371
21.1. Общая характеристика гормонов	371
21.2. Гипофиз	373
21.3. Щитовидная железа	374
21.4. Паращитовидные (околощитовидные) железы	375
21.5. Надпочечники	376
21.6. Эндокринная функция поджелудочной железы	378
21.7. Эндокринная функция половых желез	379
21.8. Тимус, эпифиз, тканевые гормоны	380
Глава 22. Физиология центральной нервной системы	382
22.1. Нейроны и синапсы в ЦНС	382
22.2. Рефлекторная деятельность ЦНС	383
22.3. Свойства нервных центров	384
22.4. Торможение в ЦНС	385
22.5. Координация рефлекторных процессов	386
22.6. Спинной мозг	387
22.7. Головной мозг	388
22.8. Вегетативная нервная система	391
Глава 23. Высшая нервная деятельность	392
23.1. Понятие о нервизме	392
23.2. Строение и методы исследования коры больших полушарий	392
23.3. Характеристика условных рефлексов	393
23.4. Основные механизмы деятельности коры больших полушарий	396
23.5. Типы высшей нервной деятельности	398
23.6. Сон и сновидения	399
23.7. Две сигнальные системы действительности	400
Глава 24. Физиология анализаторов	401
24.1. Зрительный анализатор	402
24.2. Слуховой анализатор	403
24.3. Вестибулярный анализатор	404
24.4. Вкусовой анализатор	406
24.5. Обонятельный анализатор	406
24.6. Кожный анализатор	407
Глава 25. Этология	408
Список литературы	410

*Валерий Григорьевич СКОПИЧЕВ,
Бронислав Васильевич ШУМИЛОВ*

МОРФОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Учебное пособие

Генеральный директор *А. Л. Кноп*
Директор издательства *О. В. Смирнова*
Художественный редактор *С. Л. Шапиро*
Редактор *О. П. Панайотти*
Корректоры *В. С. Волкова, И. Л. Яновская*
Верстальщик *С. Ю. Малахов*
Выпускающие *Н. К. Белякова, О. В. Шилкова*

ЛР № 065466 от 21.10.97

Гигиенический сертификат 78.01.07.953.П.001665.03.02
от 18.03.2002 г., выдан ЦГСЭН в СПб

Издательство «ЛАНЬ»

lan@lpbl.spb.ru
www.lanpbl.spb.ru

192029, Санкт-Петербург, Общественный пер., 5.

Издательство: тел./факс: (812)567-29-35, 567-05-97, 567-92-72;
pbl@lpbl.spb.ru
print@lpbl.spb.ru

Торговый отдел: 192029, Санкт-Петербург, ул. Крупской, 13,
тел./факс: (812)567-54-93,
тел.: (812)567-85-78, (812)567-14-45, 567-85-82, 567-85-91;
trade@lanpbl.spb.ru

Филиал в Москве:

109263, Москва, 7-я ул. Текстильщиков, 6/19,
тел.: (095)178-65-85, 178-57-04;
lanpress@ultimanet.ru

Филиал в Краснодаре:

350072, Краснодар, ул. Жлобы, 1/1, тел.: (861)274-10-35;
lankrd98@mail.ru

Сдано в набор 01.09.04. Подписано в печать 28.01.05.
Бумага офсетная. Гарнитура Школьная. Формат 84×108 ¹/₃₂.
Печать высокая. Усл. п. л. 21,84. Тираж 2000 экз.

Заказ № 2994

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ОАО «Владимирская книжная типография».
600000, г. Владимир, Октябрьский проспект, д. 7.
Качество печати соответствует качеству
предоставленных диапозитивов