

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ЗАКЛАД ВИЩОЇ ОСВІТИ «ПОДІЛЬСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»
ФАКУЛЬТЕТ ВЕТЕРИНАРНОЇ МЕДИЦИНИ І ТЕХНОЛОГІЙ
У ТВАРИННИЦТВІ

Кафедра нормальної та патологічної морфології і фізіології

Конспект лекцій з дисципліни:

«Фізіологія тварин»

для здобувачів другого (Магістерського) рівня вищої освіти
спеціальності Н6 (211) «Ветеринарна медицина»



м. Кам'янець-Подільський - 2025 рік

УДК 591.1:636.612:577.43

Укладач:

Надія СЛЮСАР,

асистентка кафедри нормальної та патологічної морфології і фізіології,
кандидатка ветеринарних наук, доцентка.

*Рекомендовано до друку науково-методичною радою
Закладу вищої освіти «Подільський державний університет»
(протокол №__ від _____ 2025 р.)*

Рецензенти:

Олексій ДАНЧУК,

заступник директора з наукової роботи ІКОСГ НААН,
доктор ветеринарних наук, професор

Тетяна КАРЧЕВСЬКА,

кандидатка ветеринарних наук, доцентка кафедри інфекційних та
інвазійних хвороб. Заклад вищої освіти «Подільський державний
університет».

Конспект лекцій з дисципліни «Фізіологія тварин» для здобувачів
другого (магістерського) рівня вищої освіти спеціальності Н6 (211)
«Ветеринарна медицина» /Надія Слюсар. Кам'янець-Подільський: ЗВО
«ПДУ», 2025. 140 с.

Відповідно до робочої програми представлено узагальнений курс лекцій з дисципліни «Фізіологія тварин». В конспекті особлива увага приділяється молекулярним механізмам перебігу фізіологічних явищ. Викладено роль і взаємозв'язок нейрогуморальних механізмів діяльності фізіолого-морфологічних процесів на клітинному рівні і їх зв'язок із процесами цілісного організму тварин і птиці. Розглянуті питання перебігу фізіологічних процесів в процесі життєдіяльності тварин, морфофункціональну адаптацію організму до оточуючого середовища та вплив на ріст і розвиток тваринного організму, із урахуванням особливостей еволюції. Кожна лекція містить рекомендовані питання для самоконтролю.

ЗМІСТ

Передмова

Тема 1. Вступ.....	
Тема 2. Фізіологія клітини. Загальні властивості збудливих тканин...	3
Тема 3. Фізіологія м'язів	10
Тема 4. Фізіологія нервів	16
.....	
Тема 5. Обмін речовин, енергії та терморегуляція.....	
Тема 6. Фізіологія крові.....	
Тема 7. Фізіологія крово- та лімфообігу.....	
Тема 8. Фізіологія дихання.....	
Тема 9. Фізіологія травлення.....	
Тема 11. Фізіологія ЦНС.....	
Тема 12. Вища нервова діяльність.....	
Тема 13. Аналізатори.....	
Тема 14. Фізіологія виділення та внутрішньої секреції	
Тема 14. Фізіологія розмноження.....	5

ПЕРЕДМОВА

Навчальна дисципліна «Фізіологія тварин» займає провідне місце в системі підготовки фахівців спеціальності (Н6) 211 «Ветеринарна медицина» формуючи у здобувачів вищої освіти уяву про організм, як єдине ціле, перебіг морфологічних та фізіологічних процесів, які відбуваються в ньому у період їх життєдіяльності. Важлива роль, при вивченні дисципліни, відводиться вивченню взаємозв'язку нейрогуморальних механізмів діяльності фізіолого-морфологічних процесів на клітинному рівні і їх зв'язок із цілісним організмом тварин і птиці, висвітлюються питання морфофункціональної адаптації організму тварин, що потрапляють в нові, різні середовища утримання.

Метою вивчення дисципліни «Фізіологія тварин» є вивчення фізіологічних процесів в клітинах, тканинах, органах і організмі в цілому, їх вплив на ріст і розвиток та життєдіяльність тварин. При цьому, враховується видова, вікова специфічності та фізіологічний стан тварини. За вивчення дисципліни «Фізіологія тварин», важливим є застосування різних фізіологічних методів дослідження, що свідчить про стан здоров'я тварини і допомагає попередити різні патології, тому вивчення здобувачами дисципліни є актуальним при підготовці лікарів ветеринарної медицини.

Даний курс лекцій розроблений відповідно до робочої програми навчальної дисципліни «Фізіологія тварин». Весь навчальний матеріал, що наведений у виданні, розподілений за окремими темами. Курс лекцій розроблений із висвітленням тем, де глибоко враховуються морфологічні, фізіологічні, функціональні, еволюційні наукові напрямки які вивчаються на здорових організмах.

Виклад матеріалу лекцій подається у вигляді тез, що має мету стимулювати здобувачів вищої освіти на активну самостійну роботу і орієнтувати їх до пошуку додаткової інформації по темі. На початку кожної лекції наведений перелік основних питань, які розглядаються, а наприкінці -

питання для самоконтролю, в кінці посібника список літературних джерел, що сприятиме кращому вивченню тем дисципліни.

Тема 1. Вступ в фізіологію

План.

1. Визначення фізіології.
2. Організм та його властивості
3. Методи фізіологічних досліджень
4. До історії фізіології

Фізіологія - це наука, що вивчає закономірності функціонування живих організмів та їх складових частин у їх єдності і взаємозв'язку з навколишнім середовищем. Діяльність організму або окремої його частини називають фізіологічною функцією. Фізіологічні функції носять пристосувальний характер.

Фізіологія складається з окремих у значній мірі самостійних дисциплін. *Загальна фізіологія* досліджує природу таких основних життєвих процесів, як обмін речовин і енергії, подразливість і збудливість, збудження і гальмування, м'язову і не м'язову рухомість, ріст і старіння. Одним з розділів загальної фізіології є фізіологія клітини. Узагальнюючий характер мають *порівняльна, еволюційна та екологічна фізіологія*. Поряд з узагальнюючими існують спеціальні або часткові розділи фізіології. Це *фізіологія окремих груп тварин* (наприклад, фізіологія сільськогосподарських тварин), окремих класів (комах, риб, плазунів), окремих видів (медоносною бджолою), *фізіологія окремих органів* (серця, нирок, печінки), *фізіологія окремих тканин* (нервової, м'язової), *фізіологія окремих функцій* (травлення, кровообігу). *Фізіологія людини* - належить до часткових фізіологічних дисциплін. Окремими її галузями є такі прикладні дисципліни, як *фізіологія праці, фізіологія годівлі, вікова фізіологія, космічна фізіологія* і т.д. Крім того, *фізіологію прийнято ділити на нормальну і патологічну*.

Організм та його властивості

Організм - жива анатомогістологічна структура, яка у функціональному відношенні являє собою єдине ціле.

Живі організми, на відміну від тіл неживої природи, зберігають відносну стабільність внутрішнього середовища, тим часом як в тілах неживої природи під впливом різноманітних факторів змінюється хімічний склад, структура, наступає їх зрівноваження із довкіллям.

У процесі еволюції організм набув властивостей протистояти змінам оточення. Маючи великий запас потенціальної (хімічної) енергії, організм активно протидіє різким коливанням температури, вологості, випромінюванню.

Основна умова життя - це постійний обмін речовин між організмом та навколишнім світом.

З припиненням такого обміну настає смерть. Досить на короткий час затиснути сонні артерії, зупинити доступ крові до головного мозку, як людина

чи тварина втрачають свідомість. Обмін виявляється в тому, що одні речовини надходять до організму, а інші - виділяються назовні.

Процес обміну речовин складається з двох протилежних і разом з тим, нероздільно пов'язаних між собою процесів: асиміляції та дисиміляції.

Асиміляція - засвоєння речовин з наступним утворенням клітин, міжклітинної рідини, тканин. *Дисиміляція* - це розпад, руйнування органічних речовин. Вона пов'язана з перетворенням хімічної енергії в інші - теплову, механічну, електричну, променеву. Отже, асиміляція веде до нагромадження, а дисиміляція - до витрати речовин та енергії.

З обміном речовин пов'язані й інші властивості організму - подразливість, збудливість, збудження, розмноження, ріст, розвиток, спадковість, мінливість і надійність. Всі ці властивості забезпечують існування індивіда, його біологічного виду.

Подразливість (реактивність) - властивість організму реагувати на вплив навколишнього середовища. Властива рослинним і тваринним організмам і виявляється передусім зміною обміну речовин. Завдяки подразливості організм пристосовується до навколишнього середовища.

Збудливість - здатність живих клітин відповідати на подразнення реакцією збудження. Визначається збудливість найменшою силою подразника, яка викликає збудження. Ця найменша сила подразника у фізіології називається порогом подразнення. Чим він нижчий, тим вища збудливість тканини. Найбільш збудливі - нервова та м'язова тканини, де збудження швидко передається від однієї клітини до іншої. Збудливість пов'язана з виникненням біострумів дії.

Збудження - діяльний стан тканин, органа, організму. М'яз при збудженні скорочується, залоза виділяє секрет, нервова система продукує і посиляє нервові імпульси. За нормальних умов збудженню передують виникнення електричних потенціалів.

Важливими властивостями тваринного організму є *розмноження, ріст, розвиток, спадковість, мінливість та надійність.*

Розмноження - властивість самовідтворення, тобто народження подібних до себе організмів.

Ріст - збільшення маси організму, що розвивається.

Розвиток - процес поступового утворення дорослого організму з зиготи (заплідненої яйцеклітини).

Спадковість - властивість організму повторювати в багатьох поколіннях подібні ознаки, функції, типи обміну речовин. Матеріальною одиницею спадковості є ген, який знаходиться в хромосомах ядра клітини.

Мінливість - різноманітність властивостей, ознак у різних особин незалежно від їх ступеня спорідненості. Мінливість може бути спадковою і не спадковою. Спадкова мінливість пов'язана з мутаціями, змінами у самих генах, неспадкова - результат дії факторів навколишнього середовища. Явища спадковості й мінливості складають основу еволюційного розвитку.

Надійність - властивість організму тривалий час виконувати певні функції, зберігаючи при цьому свої показники, свою цілісність.

Організм і середовище являють собою єдине ціле. І.М.Сеченов і І.П.Павлов величезного значення надавали взаємозв'язку тваринного організму і навколишнього середовища. Вони завжди вивчали організм в його взаємодії з оточенням. По суті, вся поведінка тварини визначається впливом навколишнього середовища. Поведінка людини також залежить від зовнішніх умов, але для неї основне значення має соціальне середовище, колектив.

Гомеостаз. Незважаючи на значні температурні коливання, зміни атмосферного тиску, вологості, порушення в режимі харчування, організм здатний зберігати на певному рівні рН, іонний склад, осмотичний тиск та інші показники внутрішнього середовища. Це досягається завдяки крово- та лімфообігу, а також діяльності органів, які забезпечують надходження в організм кисню, води, харчових речовин (органи травлення, дихання) і виведенню назовні продуктів обміну. Автором вчення про сталість внутрішнього середовища є французький фізіолог *Клод Бернар* (1813 - 1878). Американець *Волтер Кеннон* (1871 - 1945) далі розвинув це вчення, назвавши динамічну сталість внутрішнього середовища і фізіологічних функцій організму гомеостазом (від грец. *homoios* - подібний і *stasis* - стан, нерухомість). Гомеостаз створює оптимальні умови для життєдіяльності клітин і тканин живого організму.

Регуляція життєвих процесів. Існування організму пов'язане з наявністю регуляторних систем, які забезпечують його цілісність, а також взаємодію з навколишнім світом.

На ранніх етапах еволюції найпростішою формою зв'язку в організмі був механізм «від однієї клітини до іншої». Продукти обміну речовин, які утворюються в тій чи іншій клітині під впливом зовнішнього подразнення, змінюють життєдіяльність сусідньої клітини. У результаті ланцюгового характеру цього механізму змінюється функціональний стан усього організму.

Наступним етапом пристосування організму до навколишнього середовища була гуморальна регуляція функцій. Надходження у кров і тканинну рідину продуктів метаболізму із збуджених клітин та тканин ставало *Клод Бернар* причиною стимуляції інших клітин і тканин. Терміновість гуморальної регуляції, яка властива рослинам і тваринам, зумовлена швидкістю циркуляції рідинних середовищ організму.

Найдосконалішою формою регуляції всіх життєвих проявів є нервова регуляція. Структурні й фізіологічні властивості нервового апарату зв'язку забезпечили досконалу реакцію організму на подразнення. Нервова система складається з мільярдів нервових клітин (нейронів) та їх відростків. Вона ділиться на центральну (головний і спинний мозок) та периферичну (нервові волокна та окремі нервові клітини). Нервові волокна можуть бути доцентровими, що передають збудження з периферії до центральної нервової системи, і відцентровими, якими імпульси йдуть із центру до периферії. У центральній нервовій системі групи нервових клітин утворюють ядра - центри, які регулюють ті чи інші процеси. Так, у довгастому мозку знаходяться центри кровообігу, дихання, слиновиділення, кашлю, чхання, моргання та ін.

Діяльність нервової системи виявляється у **рефлексі**. Під рефлексом розуміють відповідь організму на подразнення з участю центральної нервової

системи. Шлях, по якому проходить збудження, називається рефлекторною дугою. Вона складається з рецепторів, що зберуть подразнення, доцентрового шляху, нейронів головного або спинного мозку, відцентрового шляху, робочого органа (м'яз, залоза та ін.). Рефлекс здійснюється за повної цілісності усіх п'яти елементів рефлекторної дуги.

За походженням **рефлекси** поділяються на безумовні й умовні. Безумовні рефлекси природжені, вони передаються за спадковістю, наприклад, оборонний рефлекс, рефлекс ссання, жування, ковтання та ін. Умовні рефлекси утворюються в процесі життя за певних умов - виділення слини на запах корму, на його зовнішній вигляд.

У тварин, крім нервової регуляції, існує також і гуморальна (лат. *humor* рідина). Кров, куди надходять гормони, рухається з швидкістю від 0,5 до 500 мм/с, тим часом як швидкість проведення імпульсів у нервах - 0,5 - 160 м/с. Отже, що нервова сигналізація, порівняно з гуморальною, майже в тисячу разів швидша. Крім того, гуморальний сигнал не має певного адресата, він, за висловлюванням О.О.Ухтомського, посиляється як «всім, всім, всім». Нервовий сигнал, проходячи спеціальними провідниками, завжди діє на певні клітини, на певний орган і, нарешті, гуморальний сигнал спочатку нарастає у своїй дії, тобто концентрація гормонів у крові збільшується, а потім поступово слабшає. На противагу цьому нервовий сигнал залежно від характеру подразнення завжди має високу точність щодо сили і тривалості дії. Саме тому за наявності в організмі двох регуляторних систем - гуморальної й нервової, остання набуває головного, провідного значення. Вона забезпечує усі термінові реакції, високий робочий ефект.

Методи фізіологічних досліджень



Фізіологія - експериментальна наука, пов'язана з проведенням різних дослідів, експериментів, у яких теоретичні положення знаходять наочне підтвердження. Найпростіший метод дослідження - це спостереження за поведінкою тварин у різних умовах. І.П.Павлов, спостерігаючи "психічне" слиновиділення у собак, відкрив нову форму зв'язку організму з навколишнім середовищем - умовний рефлекс і розробив об'єктивну

методику вивчення кіркових процесів.

Прикладом аналітичного підходу до вивчення фізіологічних процесів, коли складні явища розчленовують на простіші, є **метод ізольованих органів**. Основний недолік такої методики - відсутність істинних даних про ізольований орган в цілісному, непошкодженому організмі.

Наступний метод, який не повністю задовільний це **метод гострого експерименту**. Суть його полягає у спостереженні за діяльністю певних органів (печінки, підшлункової залози, нирок тощо) на тварині, що знаходиться під наркозом. І.П.Павлов запропонував метод, який дозволяє проводити дослідження на здоровій тварині тривалий час у звичайних для неї умовах.

Метод хронічного експерименту. Суть його полягає в тому, що у тварини проводиться необхідна операція (виведення протоки слинної залози, операція «удаваної годівлі», ізольованого шлуночка та ін.). Досліди

розпочинаються після загоювання рани, коли тварина видужала і почувається цілком нормально. **Метод екстирпації та пересаджування (трансплантації) органів** застосовується з метою вивчення фізіологічного значення залоз внутрішньої секреції та інших органів. Пересаджують вирізаний орган іншій тварині або тій же, але в інше місце.

Метод мічених атомів супроводжується введенням у організм радіоактивних ізотопів, які виділяють α , β і γ -промені. За допомогою такої методики можна вивчати проміжний обмін речовин, усмоктування в шлунку, кишках, оновлення білків у тому чи іншому органі і в цілому організмі.

Метод утворення умовних рефлексів широко використовується для вивчення вищої нервової діяльності (поведінки) тварин. Основними правилами при цьому є:

- збіг у часі умовного подразника (звуку, світла) з безумовним (дачею корму, больовим подразненням)
- умовний подразник повинен передувати безумовному.

Метод електричного подразнення. У лабораторних умовах для подразнення тканин і органів найчастіше користуються електричним струмом. Він не викликає глибоких деструктивних змін, його можна точно дозувати за силою та часом дії. Крім того, він має багато спільного з процесом збудження. Успішно застосовується електростимуляція м'язів, певних ділянок головного мозку шляхом вживляння в них електродів.

Метод телеметрії дає можливість реєструвати фізіологічні процеси в організмі на відстані за допомогою радіоелектронної техніки. Датчик, який фіксують на тварині, перетворює різні явища (роботу серця, скорочення м'язів, температуру тощо) в електричні потенціали, які потім підсилюються і реєструються осцилографом.

Метод моделювання. Знання фізіологічних закономірностей, їх кількісного і якісного взаємозв'язку дозволило створити спеціальні апарати, що імітують, нагадують собою той чи інший орган, наприклад, модель нервової клітини, модель серця та ін. Втім, необхідно пам'ятати, що будь-яка модель повністю не може відтворити надзвичайно складний комплекс біологічних закономірностей організму. У фізіологічних дослідженнях поширений також **метод графічної реєстрації скорочень м'язів**, дихальних рухів грудної клітки та черевної стінки, перистальтичних рухів шлунка, кишок тощо. Важливою є реєстрація біоелектричних потенціалів серця (електрокардіографія), головного мозку (електроенцефалографія), м'язів (електроміографія), шлунка (електрогастрографія). Зокрема, широкомасштабні дослідження **біострумів** головного мозку проводить кафедра фізіології тварин НАУ. За допомогою мікроелектродів можна реєструвати біопотенціали клітин та їх мембран. Використовують також **балансові дослідження, методи фізичної хімії, біохімії, проводять катетеризацію судин.**

До історії фізіології

Фізіологія виникла в той давній час, коли з розвитком медицини потрібно було знати не лише будову, а й функцію того чи іншого органа ще тоді, в сиву давнину, дослідники розтинали трупи, проводили окремі фізіологічні спостереження за допомогою вівісекції (живорозтин).

Одним із засновників медицини, автором деяких фізіологічних положень був давньогрецький лікар, реформатор античної медицини *Гіппократ* (близько 460-370 рр. до н. е.) Він знав, що жовч утворюється в печінці і надходить у кишечник, за пульсом досліджував роботу серця. За Гіппократом, відмінності в поведінці людини, її схильність до різних захворювань, перебіг хвороби залежать від кількісного та якісного співвідношення в організмі чотирьох соків-крові (лат. *sanguis* - кров), жовчі (грец. *chole*), чорної жовчі (грец. *melas* - чорний, *chole* - жовч) та слизу (грец. *phlegma* - слиз). *Аристотель* (384-322 рр. до н. е.) - давньогрецький філософ і вчений, установив, що аорта, яка відходить від серця, розгалужується на дрібніші судини - артерії. Він вважав, що органом мислення є серце, а мозок виробляє тільки холодний слиз, що рослини існують для тварин, а тварини - для людей (антропоцентричний погляд на світ).

Перші спроби застосувати вівісекцію з метою фізіологічного експерименту відносяться до II ст. н. е., коли давньоримський лікар *Клавдій Гален* перерізував тваринам спинний мозок і спостерігав за їх поведінкою. Органом мислення він вважав мозок. Гален описав будову стінок шлунка, кровоносних судин і матки.

Відомий лікар і філософ Середньої Азії та Ірану *Ібн Сіна (Авіценна)* (980-1037) надавав особливого значення нервовій системі.

В епоху Середньовіччя природознавство майже не розвивалось.

Зародження фізіології як науки, що базується на експерименті, відноситься до другої половини XVI і початку XVII ст. Важливим етапом у розвитку фізіологічної науки слід вважати дослідження англійського лікаря, анатома і фізіолога *Вільяма Гарвея* (1578-1657), що відкрив велике коло кровообігу (1628). Про мале коло кровообігу вперше висловив думку іспанський лікар *Мігель Сервет* (1509 або 1511-1553), за що був звинувачений у ересі і спалений.

Відкриття кровообігу було поштовхом до подальшого розвитку експериментальної фізіології. З'явилися спроби застосувати закони фізики й хімії для пояснення фізіологічних явищ в організмі людини і тварин. Так, французький філософ, фізик, математик і фізіолог *Рене Декарт* (1596- 1650) розглядав організм з точки зору механіки. Інші вчені того часу також були механістами: в процесі травлення вбачали лише подрібнення харчу, переміщення крові порівнювали з рухом рідини у трубках і ін.

Багато фізіологічних процесів не могли бути зрозумілими з метафізичних позицій матеріалістів XVIII ст. Все це призвело до виникнення в біології ідеалістичних віталістичних поглядів, згідно з якими рушійною силою, причиною життєвих явищ визнавалась нематеріальна, недоступна для пізнання «життєва сила» (*vis vitalis*). XVIII ст. збагатило фізіологію з'ясуванням *Антуаном Лавуазьє* (1743-1794) ролі кисню у процесах дихання та горіння. *Роберт Реомюр* (1683-1757) одержав чистий шлунковий сік птахів, шляхом уведення їм через ротову порожнину губки, яку потім відтискали. *Ладзаро Спалланцані* (1729-1799) проводив досліди на собі, ковтаючи мішечки з матерії, наповнені хлібом чи м'ясом, і аналізуючи вміст після виходу їх з шлунково-кишкового тракту. Італійський природознавець, основоположник електрофізіології *Луїджі Гальвані* (1737-1798) довів наявність біострумів (тваринної електрики).

Значних успіхів фізіологія досягла у XIX ст. Саме тоді було відкрито клітинну будову організму, еволюційну теорію розвитку, закон збереження і перетворення енергії.

Клітинна теорія *Теодора Шванна* (1810-1882) привела до визнання спільності внутрішньої структури рослинного і тваринного світу. Еволюційна теорія *Чарльза Дарвіна* (1809-1882) про походження рослинних і тваринних видів установила спорідненість всіх організмів і з'ясувала безмежну різноманітність живих форм. Завдяки експериментальним дослідженням талановитих учених XIX ст. фізіологія збагатилась значною кількістю нових положень, які мали великий вплив на її подальший розвиток. Так, шотландець *Чарльз Белл* (1774-1842) і незалежно від нього француз *Франсуа Мажанді* (1783-1855) встановили, що дорсальні

рінці спинного мозку мають доцентрові, а вентральні (передні) - відцентрові волокна.

Американський лікар *Вільям Бомон* (1795- 1853) тривалий час спостерігав за шлунковим травленням мисливця з незаживаючим свищем після поранення. Французький учений *Клод Бернар* (1813-1875) зробив великий внесок у вивчення фізіології травлення, обміну речовин, кровоносної та нервової систем. Він, зокрема, з'ясував значення печінки в утворенні глікогену, роль симпатичних нервів у регуляції просвіту кровоносних судин.

Велика заслуга у створенні експериментальних методів дослідження належить німецькому фізіологу *Карлу Людвігу* (1816-1895), який сконструював кімограф, «кров'яний годинник» для вимірювання швидкості кровотоку, ртутний манометр для реєстрації кров'яного тиску, плетизмограф для визначення кровонаповнення кінцівок кров'ю. *Еміль Дюбуа-Реймон* (1813-1896) відкрив явище електротону та інші закономірності прояву електричних явищ у м'язах і нервах. *Герман Гельмгольц* (1821 - 1894) описав оптичну систему ока, дослідив швидкість проведення імпульсів у нерві, сформулював резонансну теорію слуху та ін.

Рудольф Гейденгайн (1834-1897) вивчав механізм секреції, всмоктування та виділення. Він є автором операції ізольованого шлуночка у собаки.

Великий внесок у розвиток світової фізіології XVIII- XIX ст. зробили вчені:

Михайло Ломоносов (1711 - 1765) ще за 17 років до Лавуазьє сформулював наукові основи сучасної теорії окиснення як споживання організмом атмосферного кисню. Задовго до європейських учених він виклав трикомпонентну теорію кольорового зору, дав першу класифікацію смакових відчуттів; у 1836 р. професор фізіології *Олексій Матвійович Філомафітський* (1807-1849) видає перший том підручника під назвою «Фізіологія, видана для керівництва своїх слухачів», де виступає поборником експериментальних досліджень у фізіології. Філомафітський вперше висловив думку, що «тваринне тепло» утворюється в результаті хімічних процесів у тканинах. Одночасно з Філомафітським кафедрою хірургії завідував професор *Василь Басов* (1812-1879). Він перший вставив фістульну трубку в шлунок собаки. Ця операція лягла в основу розвитку хірургічної фізіології.

Основоположником фізіологічної науки, «батьком фізіології» є *Іван Михайлович Сеченов* (1829-1905). Світову славу він здобув відкривши явища гальмування у центральній нервовій системі (1862). Він вперше довів, що діяльність нервової системи зумовлена не тільки процесами збудження, а і гальмування, що вони єдині і забезпечують координацію рухів. У праці «Рефлекси головного мозку» (1863) вперше було зроблено спробу матеріалістично пояснити психічну діяльність. За Сеченовим, усі свідомі і несвідомі акти за своїм походженням є рефlekсами, тобто відбуваються за участю мозку. У докторській дисертації «Матеріали для майбутньої фізіології алкогольного сп'яніння» (1860) Сеченов досліджував зміни у крові людини і тварини під впливом алкогольного отруєння. Для експериментального аналізу газів крові він сконструював прилад абсорбціометр. І.М.Сеченов вивчав також причини втоми м'язів, явище сумації в нервових центрах та ін. Ідеї Сеченова розробляли і його учні.

М.Є.Введенський (1852-1922) проводив дослідження єдності збудження і гальмування. Він вважав, що процес гальмування - видозміна процесу збудження. Його теорія лабільності і парабіозу не втратила наукового значення і сьогодні. *Д.Ю.Чаговець* (1873-1941), який тривалий час очолював кафедру фізіології у нашому університеті, є основоположником іонної теорії виникнення біострумів. *О.О.Ухтомський* (1875-1942) розробив вчення про домінанту як принцип роботи нервових центрів.

Виняткова роль у розвитку фізіології належить *Івану Петровичу Павлову*. Він народився у 1849 р в сім'ї священика. Середню освіту одержав у духовній семінарії. Павлов відмовився від духовної кар'єри і присвятив своє життя вивченню природничих наук. Закінчивши університет і медико-хірургічну академію, він з 1878 р. більше десяти років працював у лабораторії знаменитого лікаря - професора Боткіна. Пізніше - у військово-медичній академії, інституті експериментальної медицини та ін. вивчав різні проблеми фізіології, але найбільш систематичні й вагомні його дослідження стосуються фізіології кровообігу, травлення та великих півкуль головного мозку. Дослідження Павлова базувалися на принципі нервізму. Під нервізмом він розумів вплив нервової системи на всі функції організму. Цілісність організму забезпечується нервовою системою, вважав він. Необхідно відмітити заслуги Івана Павлова у галузі вивчення травлення. На основі розробленої ним фістульної методики по суті було заново створено фізіологію травлення. У працях із травлення він відзначив провідну роль нервової системи в регуляції життєвих функцій, установив взаємозв'язок між органами травлення та іншими системами організму. За визначні успіхи в фізіології травлення І.П.Павлову в 1904 р. була присуджена Нобелівська премія. Великим внеском у світову науку є вчення Павлова про вищу нервову діяльність.

Суть цього вчення полягає в тому, що поведінка тварини залежить від навколишнього середовища, тобто від зовнішніх подразників. Він показав, як за допомогою умовних рефлексів організм тварини пристосовується до мінливих умов оточення. Іван Петрович вперше розробив об'єктивну методику вивчення функції кори великих півкуль головного мозку - методику умовних рефлексів. Продовжуючи розвивати вчення І.П.Павлова, його учні й послідовники зробили

значний крок у фізіології. До цієї групи дослідників слід віднести *Л.А.Орбелі* (1882- 1959), який вивчав трофічний вплив нервової системи і створив адаптаційно-трофічну теорію симпатичної іннервації. Орбелі - засновник еволюційної фізіології, *К.М.Биков* (1886-1959) досліджував вплив кори великих півкуль головного мозку на діяльність внутрішніх органів, на утворення умовних рефлексів з нервових закінчень внутрішніх органів. Великий внесок у фізіологічну науку вніс *П.К.Анохін* (1898-1974), він із учнями, розробив теорію функціональних систем, на основі якої сформулював загальні закономірності регуляції фізіологічних процесів. Фістульна методика, а також методика умовних рефлексів *І.П.Павлова* знайшли широке застосування в фізіології тварин. Останнім часом досягнуто значних успіхів у вивченні процесів травлення, обміну речовин і енергії, внутрішньої секреції, розмноження, лактації, вищої нервової діяльності у тварин.

Істотний вклад у розвиток фізіології тварин внесли вчені *О.Д.Синєщоків*, *О.О.Кудрявцев*, *Г.І.Азімов*, *О.М.Голіков*, *В.І.Георгієвський*, *А.А.Алієв*, *Е.П.Кокоріна*, *О.О.Сисоєв*, *Н.У.Базанова*, *Г.Б.Тверської*, *Х.Д.Дюсембін* та ін.

Збагатили фізіологію тварин новими даними вчені України: академіки *В.Леонтович* (1869-1943), *О.В.Квасницький* (1900-1989), професори *С.Ю.Ярослав* (1888-1974), *С.В.Стояновський*, *А.М.Журбенко* (1920 - 1994, Заслужений працівник вищої школи України, доктор біологічних наук, професор, Фізіологічні основи підвищення м'ясної продуктивності ВРХ та свиней, Гормони та продуктивність свиней), *П.З.Лагодюк*, *Є.М.Федій* (1910-1988), доктор біологічних наук, професор, займався питаннями фізіології травлення та обміну речовин. Довів вплив клітковини на активність ферментів шлунково-кишкового тракту. Проф. *В.В.Науменко* (1919-2008) вперше запропонував методику вивчення умовно-рефлекторної діяльності у свиней та виявив основні типи вищої нервової діяльності цих тварин. Успішно працюють у галузі фізіології тварин професори *В.Г.Грибан*, *В.І.Третьевич*, *Р.С.Федорук*, *В.Ю.Шавкун*, *Б.В.Смолянінов*, *М.Д.Камбур*, *М.П. Ніщененко*, *П.І.Головач* та ін. Великий внесок в фізіологічну науку зробили вчені фізіологи Національного університету біоресурсів і природокористування України.

Питання для самоконтролю:

1. Поняття про фізіологію тварин.
2. Організм та його властивості.
3. Методи фізіологічних досліджень
4. Температура тіла. Терморегуляція.
5. Історія виникнення науки «Фізіологія».

Тема 2. Фізіологія клітини. Загальні властивості збудливих тканин

План

1. Фізіологія клітини
2. Основні механізми обміну речовин крізь мембрану клітин
3. Загальні фізіологічні властивості збудливих тканин

1. Фізіологія клітини

Живий організм є цілісною системою, здатною до самоорганізації і саморегуляції. Він сформований із клітин і міжклітинної речовини. До останніх відноситься: синцитій, синпласти та міжклітинна рідина.

Клітина - це елементарна жива система, яка є основою будови, розвитку і життєдіяльності всіх тварин. Клітина - обмежена активною оболонкою і структурно впорядкована система біополімерів, які утворюють ядро та цитоплазму, беруть участь у єдиній сукупності процесів метаболізму і забезпечують підтримання та відтворення системи в цілому.

Клітинна теорія включає такі основні положення:

1. Клітина є найменшою одиницею живого, якій притаманні всі властивості, що відповідають визначенню «живого». Це обмін речовин і енергії, рух, ріст, подразливість, адаптація, мінливість, репродукція, старіння і смерть. Усі неклітинні структури, з яких крім клітин побудований багатоклітинний організм, є похідними клітин.
2. Клітини різних організмів мають загальний план будови, який зумовлений подібністю загально-клітинних функцій, спрямованих на підтримання життя власне клітин та їх розмноження. Різноманітність форм клітин є результатом специфічності їх функцій.
3. Розмноження клітин відбувається шляхом поділу вихідної клітини з попереднім відтворенням її генетичного матеріалу.
4. Клітини є частинами цілісного організму, їх розвиток, особливості будови та функції залежать від усього організму, що є наслідком взаємодії у функціональних системах тканин, органів, апаратів і систем органів.

Нечовину, яка утворює клітину, називають *протоплазмою*. Усі елементи, з яких побудована протоплазма, потрапляють в організм із зовнішнього середовища в результаті обміну речовин. Хімічні елементи, що входять до складу протоплазми, утворюють складні органічні та неорганічні речовини, які взаємодіють між собою і беруть участь у біологічних процесах. Органічні речовини - це переважно *полімери*. Вони утворюються з простих речовин - *мономерів*. Клітини побудовані з ядра, плазмолемі і цитоплазми. Одним із головних компонентів структурної організації клітин є клітинна мембрана, яка утворюється з ліпідів, білків і глікозаміногліканів (мукополісахаридів). Бімолекулярний фосфоліпідний шар утворює матрикс або основу мембрани. Білки, розміщені у цьому матриксі, утворюють канали для води та іонів, формують іонні насоси (помпи) та рецептори, що сберуть дію фізіологічно активних речовин (медіаторів, гормонів) на клітину. Внаслідок різної проникності мембрани для K^+ , Na^+ і Cl^- концентрація їх зовні і всередині клітини є різною, що зумовлює трансмембранну різницю потенціалів між цитоплазмою клітини і зовнішнім середовищем. Отже, кожна збудлива клітина електрично поляризована, тобто має на мембрані певний електричний заряд, який називають мембранним потенціалом спокою (МПС). Градієнти концентрацій K^+ , Na^+ , Cl^- і Ca^{2+} по обидва боки клітинної мембрани створюються і підтримуються спеціалізованими молекулярними структурами, які називаються мембранними іонними насосами.

До складу цитоплазми входить гіалоплазма і органели. *Органели* поділяються на мембранні (мітохондрії, лізосоми, пероксисоми, ендоплазматична сітка, комплекс Гольджі) і не мембранні (рибосоми, мікротрубочки, мікрофіламенти, цитоцентр).

Плазмолема утворена з трьох шарів: зовнішнього, середнього і внутрішнього. Зовнішній шар - глікокалікс, або надмембранний комплекс, середній - клітинна мембрана, внутрішній - підмембранний комплекс.

Цитоплазма — водяниста основна речовина, в якій знаходяться різноманітні органели та включення, нерозчинні продукти метаболічних процесів, резервні речовини і ферменти.

Ендоплазматична сітка - пронизує цитоплазму всіх еукаріотичних клітин, формує систему видовжених цистерн, трубочок, каналців і мішечків, які сполучаються між собою. Вона є синтезуючою і транспортною системою клітини. На її мембрані синтезуються органічні речовини, які нагромаджуються в порожнинах елементів сітки і транспортуються в різні ділянки клітин. В апікальних частинах ендоплазматичної сітки із синтезованими речовинами відокремлюються міхурці які надходять у гіалоплазму. Ендоплазматична сітка служить також як депо для іонів Ca^{2+}

Рибосоми - ультрамікроскопічні немембранні органели, що утворюються в ядрі, а функціонують переважно в цитоплазмі. Вони мають вигляд округлих утворів, діаметром 10-30 нм і утворюються з двох субодиниць - великої й малої, які побудовані з білка та РНК. Рибосоми беруть участь у синтезі білка.

Апарат Гольджі (комплекс Гольджі) - це сукупність ущільнених мембранних мішечків, так званих цистерн. Зв'язана з ним система міхурців, називається міхурцями Гольджі. Основними їх функціями є нагромадження, конденсація і дозрівання продуктів, синтезованих в ендоплазматичній сітці, транспорт речовин, модифікація клітинних продуктів та формування лізосом.

Лізосоми - це мембранні мішечки, наповнені гідролітичними (травними) ферментами - протеазами, нуклеазами, і кислими фосфатазами. Вміст лізосом має кислу реакцію. Для лізосомних ферментів характерний низький оптимум рН, який підтримується АТФ-залежною протонною помпою у їх мембрані.

Мікротільця (пероксисоми) - входять до числа звичайних органел еукаріотичних клітин, діаметром від 0,3 до 1,5 мкм. Мають округлі контури і оточені одинарною мембраною. Вони містять фермент каталазу, яка каталізує реакцію розпаду пероксиду водню до води і кисню.

Мікротрубочки, мікрофіламенти і проміжні філаменти (цитоскелет). Їх функції зв'язані з рухом клітин або з внутрішньоклітинним рухом, а також зі спроможністю клітин підтримувати свою форму.

Мітохондрії - мікроскопічні двомембранні органели загального призначення, у молекулах АТФ яких утворюється і накопичується енергія, необхідна для життєдіяльності клітин. Мітохондрії функціонують близько 20 діб.

Цитоцентр (клітинний центр) - мікроскопічна органела, що утворена з двох центріолей (диплосом) і центросфери.

Ядро - сформоване з чотирьох компонентів: оболонки, нуклеоплазми, хроматину і ядерця. Ядро виконує функції, які можна об'єднати у дві групи.

Перша група_ це збереження спадкової (генетичної) інформації. Друга група реалізує генетичну інформацію .

До основних органічних речовин належать білки, нуклеїнові кислоти, нуклеотиди, ліпіди та вуглеводи.

Білки - становлять 10-20% сирової маси протоплазми. *Нуклеїнові кислоти* - це ДНК (дезоксирибонуклеїнова кислота) і РНК (рибонуклеїнова кислота). ДНК входить до складу хроматину ядра клітин. РНК здійснює синтез білка. Вона міститься в ядрі, цитоплазмі і поділяється на інформаційну, транспортну та рибосомальну.

уклеотиди. Нуклеїнові кислоти побудовані з нуклеотидів.

До складу ДНК та РНК входять чотири нуклеотиди, кожен з них включає крім вуглеводів та залишків фосфорної кислоти одну з чотирьох азотистих основ: *двох пуринових* - аденіну (А) і гуаніну (Г) та *двох піримідинових* - тиміну (Т) і цитозину (Ц). У РНК замість цитозину до складу входить азотиста основа урацил (У).

Ліпіди - становлять 2-3% сирової маси протоплазми, прості ліпіди утворюються з гліцерину і жирних кислот, а складні включають і інші речовини (фосфорна кислота та ін.). Ліпіди виконують структурну функцію та є важливим енергетичним матеріалом.

Вуглеводи - становлять 1-1,5% сирової маси протоплазми. У живій речовині вуглеводи містяться у вигляді моносахаридів (глюкоза, галактоза, фруктоза) та їх сполук: олігосахаридів (сахароза, мальтоза, лактоза) та полісахаридів (глікоген). Вуглеводи є енергетичним матеріалом, виконують також структурну функцію.

Вода становить 70-80% сирової маси протоплазми. У живій речовині вода перебуває у вільному і зв'язаному стані. Вода у вільному стані є розчинником і середовищем, у якому відбуваються численні біохімічні реакції. Зв'язана вода утворює гідратні оболонки макромолекул різних речовин. У мембрані зв'язана вода входить до складу білок-ліпідних компонентів і бере участь у процесі гідратації.

Мінеральні речовини становлять 5-6% сирової маси протоплазми.

Мінеральні речовини у вигляді розчинів підтримують кислотно-основний баланс, що визначає реакцію середовища, в якому відбуваються життєві процеси в клітинах.

2. Основні механізми обміну речовин крізь мембрану клітин

Існує чотири основних механізми транспорту речовин через клітинну мембрану:

Пасивний транспорт (дифузія, осмос) - відбувається за рахунок внутрішньої енергії речовин, що транспортуються, активний транспорт - процес, пов'язаний зі споживанням зовнішньої енергії стосовно до транспортованих речовин.

Дифузія. Гази, які використовуються клітинами при диханні, і ті, що утворюються в процесі дихання, в розчинах швидко дифундують через мембрани. Вони переміщуються за градієнтом дифузії, тобто в напрямку низької концентрації. Іони і малі полярні молекули, такі як глюкоза, амінокислоти, окремі жирні кислоти і гліцерин дифундують крізь мембрану

поволі. Швидше проходять через мембрану жиророзчинні (ліпофільні) молекули. Для цих молекул може бути особливий канал, що пропускає речовини тільки одного певного типу.

Омос - це дифузія рідини через напівпроникні мембрани. В організмі відбувається дифузія води через мембрани з нижчої концентрації розчину в середовище з вищою концентрацією розчину. Так створюється осмотичний тиск. Іони дифундують в ділянку з низькою концентрацією і напрям дифузії визначається двома факторами. Один з цих факторів - концентрація іонів, а інший - їх електричний заряд.

Аативний транспорт - відбувається зі споживанням енергії при перенесенні молекул або іонів через мембрану проти градієнта концентрації. Цей рух відбувається в одному напрямку, тоді як дифузія має і зворотний характер.

Активний транспорт іонів - це процес їх переміщення проти електрохімічного градієнту.

Відомо, що у більшій частини клітин у плазматичній мембрані діє натрій-калієва помпа, яка інтенсивно викачує натрій з клітини. Натрієва помпа з'єднана з калієвою, яка активно поглинає іони калію. Вона виконує в клітинах ряд важливих функцій і є добре вираженим прикладом механізму активного транспорту з використанням енергії гідролізу АТФ. Помпа - це особливий транспортний білок, який локалізується в плазматичній мембрані таким чином, що пронизує всю її товщину. З внутрішнього боку мембрани до нього надходять натрій і АТФ, а з зовнішнього - калій. Перенесення натрію і калію через мембрану відбувається, як вважають, в результаті конформаційних модифікацій (4 стани), що їх зазнає цей білок. Білок діє і як АТФ-аза. Вона впливає на гідроліз АТФ з вивільненням енергії, що й приводить в рух помпу. Натрій, що викачується з клітини, звичайно пасивно дифундує назад в клітину. Однак, мембрана мало проникна для натрію, і тому ця дифузія в зворотному напрямку відбувається дуже повільно. Для іонів калію мембрана приблизно в сто разів проникливіша, ніж для натрію; відповідно і дифундує калій швидше.

Ендоцитоз і екзоцитоз. Ендоцитоз і екзоцитоз - це два активні процеси, шляхом яких різноманітні речовини транспортуються через мембрану. Транспорт різних речовин у клітини - це ендоцитоз, з клітин - екзоцитоз.

При ендоцитозі плазматична мембрана утворює вп'ячування і вирости, які відшнуровуючись, перетворюються в міхурці або вакуолі.

Розрізняють два типи ендоцитозу: *фагоцитоз і піноцитоз*.

Фагоцитоз - характеризується абсорбцією твердих частинок. Спеціалізовані клітини, які здійснюють фагоцитоз, називаються фагоцитами. Цю функцію виконують лейкоцити і тканинні макрофаги. При фагоцитозі мембранний мішечок, який обволікає частинку, що поглинається, називають фагоцитозною вакуолею (фагосоною).

Піноцитоз забезпечує абсорбцію рідкого матеріалу (розчин, колоїдний розчин, суспензія). Часто при цьому утворюються дуже дрібні міхурці. У такому випадку говорять про мікропіноцитоз і міхурці називають мікропіноцитозними.

Екзоцитоз - процес зворотний ендоцитозу, за допомогою якого різноманітні матеріали виводяться з клітин.

Життєдіяльність клітин проявляється через наступні чинники: обмін речовин з оточуючим середовищем, поділ та відтворення собі подібної, ріст, подразливість, здатність до руху, старіння та смерть.

Ріст клітин, тобто збільшення їх розмірів, характерний для молодих клітин, що утворилися після поділу. Клітини, що ростуть, мають велике ядро з дрібнодисперсним хроматином, одним великим або кількома ядерцями, що свідчить про активність формування апарату білкового синтезу. Ріст клітин відбувається лише в інтерфазі. Наприкінці інтерфазу клітина досягає певних розмірів, які визначаються оптимальними ядерно-цитоплазматичними співвідношеннями, характерними для клітин різних тканин. Розміри клітин не залежать від розмірів організму.

Подразливість клітин - це властивість їх реагувати на дію подразників навколишнього середовища.

У процесі подразливості виділяють три етапи:

- 1) дія подразника (фізичного, хімічного) на клітину;
- 2) перехід клітини в збуджений стан, що виявляється зміною біохімічних і біологічних процесів, які в ній відбуваються;
- 3) відповідь клітини на дію подразника, яка в клітинах різних тканин проявляється по-різному.

Залежно від сили подразника й тривалості його дії розрізняють три типи подразливості: нормальну, паранекротичну і некротичну.

Нормальна подразливість характеризується тим, що сила подразника не виходить за межі, властиві середовищу, що оточує клітину. За цієї подразливості клітина функціонує нормально, змін у її структурах не спостерігається. У разі тривалої дії сильного подразника клітина переходить у *паранекротичний стан*. Він характеризується значними змінами у функції та структурі клітини. При цьому в цитоплазмі клітини формуються не властиві їй включення та структури у вигляді зерен, грудочок і ниток. Змінюються фізико-хімічні властивості речовин клітини. Все це призводить до порушення нормальної життєдіяльності клітин і навіть до їх загибелі. *Некротична* подразливість характеризується тим, що сила подразника дуже велика, за якої в структурах клітин настають незворотні зміни. Такі клітини не можуть функціонувати і гинуть.

Рух клітин поділяють на внутрішньоклітинний і рух у навколишньому середовищі. Внутрішньоклітинний рух властивий майже всім клітинам. Це рух цитоплазми, ядра, органел, включень, фагоцитарних і піноцитозних міхурців. Він зумовлений процесами в клітинах та їх функціями. Здатність до руху в навколишньому середовищі мають окремі види клітин: лейкоцити, макрофаги, окремі клітини сполучної тканини та сперматозоїди. Цей рух здійснюється за допомогою спрямованої течії цитоплазми в певні ділянки клітин, що спричинює утворення псевдоніжок (лейкоцити, макрофаги), а також за рахунок поступальних рухів частин цитоплазми (хвостовий відділ сперматозоїда).

Старіння і смерть клітин (апоптоз). Клітини багатоклітинних організмів постійно зазнають дії різноманітних чинників оточуючого середовища, які спричинюють у них структурні й метаболічні зміни. З віком у клітинах нагромаджуються також продукти обміну речовин, які змінюють сталість її

внутрішнього середовища. Внаслідок цього клітини втрачають здатність до біосинтезу, зношуються, старіють і гинуть шляхом апоптозу.

Апоптоз - це фізіологічна смерть клітини. Вважають, що старіння клітин є механізмом стабілізації кількості клітин у дорослому організмі. Смерть клітини може настати як у нормі, так і при патології (некроз). У старіючих клітинах змінюються фізико-хімічні властивості протоплазми, що виявляється зниженням здатності її колоїдів зв'язувати воду, появою довго існуючих метаболічно не активних макромолекул органічних речовин. Структурні зміни виявляються в клітинних мембранах. Клітинні мембрани лізосом руйнуються, їхні ферменти потрапляють у гіалоплазму і здійснюють процес автолізу - само-перетравлювання клітини. Можна виділити три *основні фізіологічні функції* запрограмованої клітинної смерті (апоптозу):

- 1) забезпечення програми індивідуального розвитку організму (онтогенезу) і диференціювання клітин;
- 2) підтримка тканинного гомеостазу;
- 3) захист від хвороботворних чинників.

3. Загальні властивості збудливих тканин

Тканини й органи тварини у відповідь на подразнення, тобто дію зовнішніх, або внутрішніх факторів, відповідають певною реакцією. У результаті такої дії подразників відбуваються кількісні і якісні зміни обміну речовин. Реакція на подразнення називається *подразливістю*. Вона властива всім клітинам і тканинам рослинного і тваринного походження. З подразливістю тісно пов'язані процеси росту, розвитку та розмноження. Нервова, м'язова та залозиста тканини, крім подразливості, володіють якісно новою, вищою властивістю - збудливістю.

Збудливість - це властивість тканини відповідати на подразнення хвилеподібним поширенням імпульсів збудження. У результаті цього тканина чи орган переходять від видимого спокою до діяльного стану, що називається збудженням. Отже, збудження - це діяльний стан тканини у відповідь на дію подразника. Залежно від середовища, де знаходяться подразники, вони діляться на зовнішні (звукові, світлові, ароматичні, механічні та ін.) і внутрішні (гормони, імпульси, продукти обміну).

За походженням подразники поділяють на механічні, термічні, електричні, звукові, світлові, хімічні, радіоактивні та біологічні. З фізіологічної точки зору подразники можуть бути адекватними та неадекватними.

Адекватними називаються такі подразники, до яких тканина чи орган пристосувалися у процесі еволюції. Для сітківки ока адекватним подразником є світло, для вуха - звук, для смакових луковичок ротової порожнини - розчинні у воді або слині хімічні речовини, для м'язів - нервові імпульси. Окремі органи можуть мати декілька адекватних подразників. Підшлункова залоза збуджується нервовими імпульсами і секретинном - гуморальною речовиною; серце - нервовими імпульсами і адреналіном, симпатинном, іонами кальцію, які є у крові.

До *неадекватних* належать подразники, до яких орган не пристосувався і в нормальних умовах звичайно не піддається їх дії. Так, м'яз скорочується не

лише під впливом імпульсів, що надходять до нього по нерву, а й у результаті удару, уколу, розтягнення, швидкого нагрівання тощо.

У процесі експерименту найкраще користуватись електричним подразником, який легко можна дозувати. Він мало пошкоджує тканину та має багато спільного з механізмом виникнення збудження.

За силою подразники бувають *допорогові, порогові та надпорогові*. Найменша сила подразника, здатна викликати мінімальне збудження, називається пороговою. Подразник, сила якого менша від порогової, називається допороговим. У надпорогових подразників сила вища від порогової.

Онаки збудження. *Збудження* - складна біологічна реакція, що характеризується специфічними і неспецифічними ознаками.

Специфічні ознаки збудження виявляють ся у певній діяльності: нервова тканина проводить імпульси, м'яз скорочується, залоза виділяє секрет. До неспецифічних ознак збудження належать посилений обмін речовин, зміни хімічного складу клітин, виникнення різних видів енергії - механічної, теплової, електричної, променевої.

Умови виникнення збудження. Перехід тканини із стану фізіологічного спокою до діяльного пов'язаний з деякими умовами. Щоб м'яз скоротився, подразник повинен бути не нижчим порогової сили. Чим менша збудливість тканини, тим більша сила подразника, яка викликає збудження, і навпаки. Збудливість тієї чи іншої тканини змінюється залежно від її функціонального стану. Із збільшенням сили подразника величина відповіді тканини зростає, але до певної межі, після чого дальше збільшення сили подразника не супроводжується наростанням діяльності тканини. Мінімальна за величиною сила подразника, що дає найбільший ефект, називається максимальною силою подразнення. Наступною умовою виникнення збудження є час дії подразника. Встановлено, що навіть струм великої сили, але короткотривалий, не викликає відповіді. Для появи збудження подразник повинен діяти певний час. Найменший час, протягом якого подразник порогової сили здатний викликати збудження, було названо корисним часом. Між силою подразнення та тривалістю його дії існує залежність. Збудження виникає тим швидше, чим сильніший подразник.

Хронаксія - мінімальний час, необхідний для виникнення збудження тканини при дії подвійної реобазис (подвійної порогової сили). Вона вимірюється приладом - хронаксиметром. Величина її залежить від структури і стану тканини. Найменша хронаксія в соматичних нервах тварин (у коней та жуйних 0,09-0,2 мс), а найбільша (декілька секунд і навіть хвилин) - у гладеньких м'язах безхребетних. Хронаксія вказує на швидкість виникнення збудження і тому певною мірою може бути показником функціональної рухливості тканин. *Чим швидше виникає збудження, тим швидше відбувається і весь процес активності в тканинах чи органі.*

Питання для самоконтролю:

1. Дати визначення клітини.
2. Як пояснюється фізіологія клітини.
3. Будова клітини.

4. Основні положення клітинної теорії
5. Будова клітини.
6. Основні механізми транспорту речовин через клітинну мембрану.
7. Типи ендоцитозу.
8. Подразливість клітин
9. Що таке хронаксія?

Тема 3. Фізіологія м'язів Класифікація м'язових волокон

План

1. Види м'язів та їх коротка характеристика.
2. Класифікація м'язів.
3. Будова м'язів.
4. Фізіологія скорочення м'язів
Класифікація і функції скелетних м'язів.
5. Функції гладеньких м'язів
5. Допоміжний апарат м'язів.
6. Закономірності розташування скелетних м'язів.
7. Фізіологічні стани скелетних м'язів.
8. Робота м'язів. Елементи біомеханіки.

1. Види м'язів та їх коротка характеристика

М'язеві волокна поділяють на 3 види: скелетні, серцеві і гладенькі.

Скелетні волокна підрозділяються на:

1. *Фазні* (вони генерують повноцінний потенціал). Фазні волокна діляться на швидкі волокна (білі, гліколітичні) і повільні волокна (червоні, окисні волокна).
2. *Тонічні* (не спроможні генерувати повноцінний потенціал дії здатний до поширення).

Гладенькі м'язи діляться на:

1. *Тонічні*. Тонічні волокна не спроможні розвивати «швидкі» скорочення.
2. *Фазно-тонічні*. У свою чергу фазно-тонічні м'язи можна умовно розділити на ті, що володіють автоматією - здатні до спонтанної генерації фазних скорочень, і на м'язи, що не володіють автоматією.

Скелетні м'язи мають 2 типи волокон:

Інтрафузальні - знаходиться в середині так званого м'язевого веретена - це спеціалізований м'язевий рецептор, що розташовується в товщі скелетного м'яза. Це волокно необхідне для регуляції чутливості рецептора. Воно керується спеціальними мотонейронами спинного мозку - гама-мотонейронами

Екстрафузальні. Всі м'язеві волокна, що належать даному м'язу і не входять до складу м'язевого веретена, називаються екстрафузальними. Весь подальший матеріал, що стосується скелетних м'язів відноситься до екстрафузальних м'язевих волокон. Паралельно з розподілом скелетних

м'язевих волокон на швидкі і повільні існує аналогічна класифікація, що стосується рухових одиниць (РО). Рухова одиниця (РО) - це сукупність нейрона і всіх м'язевих волокон, які цей нейрон інервує. РО включає 10-1000 волокон (вони бувають різними по об'єму). Але звичайно нейрон інервує якісь один тип м'язевих волокон, що входить у даний м'яз, - або повільні, або швидкі. Тому РО поділяють відповідно на повільні і швидкі.

2. Функції скелетних і гладеньких м'язів

Скелетні м'язи складають 40% від маси тіла і забезпечують:

1 - пересування тіла в просторі, 2 - переміщення однієї частини тіла відносно іншої, 3 - підтримання пози, 4 - рух крові і лімфи, 5 - теплопродукцію, 6 - здійснення вдиху і видиху, 7 - рухову активність, 8 - депонування води і солей, 9 - захист внутрішніх органів (наприклад, органів черевної порожнини).

Гладенькі м'язи забезпечують функцію порожнистих органів, стінки яких вони утворюють. Зокрема, завдяки їм здійснюється виведення вмісту із сечового міхура, кишки, шлунка, жовчного міхура, матки. Гладенькі м'язи забезпечують сфінктерну функцію - створюють умови для збереження вмісту порожнистого органа в цьому органі, наприклад, сечу в сечовому міхурі, плід у матці. Найважливішу роль виконують гладенькі м'язи в системі кровообігу і лімфоутворення - змінюючи просвіт судин, вони адаптують регіональний кровообіг до місцевих потреб у кисні, поживних речовинах.

3. Принцип регуляції м'язової активності

Діяльність *скелетних м'язів* регулюється досить одноманітно: кожне *м'язеве волокно* м'яза одержує аксон від відповідного *мотонейрона*, розташованого в спинному мозку або в стовбурі мозку. Звичайно один мотонейрон інервує одночасно декілька м'язевих волокон (рухова одиниця). Цей мотонейрон називається альфа-мотонейроном (на відміну від гамма-мотонейрона, що інервує інтрафузальні м'язеві волокна м'язевих веретен).

До *мотонейрона* надходять сигнали від *кори великих півкуль* (*пірамідний шлях*) або від підкіркових структур мозку, від середнього і довгастого мозку (*екстрапірамідний шлях*), що забезпечують рух м'язів. Для того, щоб управління було ефективним, необхідна наявність зворотного зв'язку - центральні структури мозку повинні «знати» про стан відповідного м'яза. Зворотній зв'язок здійснюється насамперед за участю рецепторів, розташованих у самих м'язах - це м'язеві веретена і сухожильні рецептори Гольджі. Вони несуть інформацію в ЦНС про ступінь розтягу м'яза, а також про силу, що розвиває даний м'яз.

Регуляція діяльності *гладеньких м'язів* принципово інша, ніж скелетної мускулатури. На активність гладеньких м'язів впливають, як правило, *нейрони вегетативної нервової системи*, розташовані у стовбурі, спинному мозку і вегетативних гангліях, - симпатичні нейрони свій вплив здійснюють за участю адренергічних синапсів, парасимпатичні - за участю холінергічних синапсів. Існує також вплив метасимпатичної нервової системи (периферичні, або внутріоргани рефлексорні дуги), а також залоз внутрішньої секреції (наприклад, за рахунок виділення адреналіну, окситоцину) і біологічно

активних речовин, що продукуються у відповідних регіонах організму (наприклад, брадикінін або гістамін). Усі ці впливи мають або стимулюючий вплив, або гальмівний (конкретно це залежить від виду м'яза, характеру рецепторів, іонних каналів). В свою чергу, активність симпатичної і парасимпатичної системи, інтенсивність виділення гормонів і БАР контролюється і регулюється вищими відділами мозку. Але, на відміну від довільної регуляції скелетної мускулатури, вищі відділи мозку не спроможні, як правило, довільно змінювати стан гладеньких м'язів (тому вони називаються мимовільними м'язами).

4. Фізіологія скорочення м'язів

Для скелетного м'яза характерні два основних режими скорочення - *ізометричний* і *ізотонічний*. При *ізометричному режимі* в м'язі під час його активності наростає напруга (генерується сила), але через те, що обидва кінці м'яза фіксовані (наприклад, м'яз намагається підняти великий вантаж) - він не вкорочується. *Ізотонічний режим* характеризується розвитком напруги (сили), спроможної підняти даний вантаж, а потім м'яз вкорочується - змінює свою довжину, зберігаючи напругу. Оскільки ізотонічне скорочення; не є «чисто» ізотонічним (елементи ізометричного скорочення мають місце, з самого початку скорочення м'яза), а ізометричне скорочення теж не є «чисто» ізотонічним (елементи зсуву все-таки є, безсумнівно), то запропоновано вживати термін «ауксотонічне скорочення» - змішане.

Поняття «ізотонічний», «ізометричний» важливі для аналізу скорочувальної активності ізольованих м'язів і для розуміння біомеханіки серця. Режими скорочення гладеньких м'язів. Доцільно виділити ізометричний і ізотонічний режими (і, як проміжний - ауксотонічний). Наприклад, коли м'язева стінка порожнистого органа починає скорочуватися, а орган містить рідину, вихід для якої перекритий сфінктером, то виникає ситуація ізометричного режиму: тиск в середині порожнистого органа росте, а розміри міоцита не змінюються (рідина не стискається). Якщо цей тиск стане високим і призведе до відкриття сфінктера, то міоцит переходить у ізотонічний режим функціонування - відбувається вигнання рідини, тобто розміри гладком'язової клітини зменшуються, а напруга або сила - зберігається постійною і достатньою для вигнання рідини.

5. Види скорочення м'язів

В скелетних м'язів виділяють поодинокі скорочення і сумарне скорочення, або тетанус.

Поодинокі скорочення - це скорочення, що виникає у відповідь на стимул, достатній для збудження м'яза. Після короткого латентного (скритого) періоду починається процес скорочення. При реєстрації скорочувальної активності в ізометричних умовах (два кінці нерухомо закріплені) у першу фазу відбувається наростання напруги (сили), а в другу - її падіння до вихідної величини. Відповідно ці фази називають фазою напруги і фазою розслаблення.

При реєстрації скорочувальної активності в ізотонічному режимі (наприклад, в умовах звичайного міографічного запису) ці фази будуть

називатися відповідно фазою вкорочення і фазою подовження. В середньому цикл скорочення триває біля 200 мс (м'язи жаби) або 30-80 мс (у теплокровних). Якщо на м'яз діє серія прямих подразнень (минаючи нерв) або непрямих подразнень (через нерв), але з великим інтервалом, при якому кожне наступне подразнення потрапляє в період після закінчення 2-ї фази, то м'яз буде на кожен з цих стимулів відповідати поодиноким скороченням.

6. Сумарні скорочення

Виникають у тому випадку, якщо на м'яз діють 2 і більше подразнень, причому кожне наступне подразнення (після попереднього) наносять або під час 2-ї фази (розслаблення або подовження), або під час 1-ї фази (скорочення або напруги). У випадку, коли другий подразник потрапляє в фазу розслаблення, виникає часткова сумація - скорочення ще повністю не закінчилося, а вже виникло нове. *Якщо подається багато подразників із схожим інтервалом, то виникає зубчастий тетанус. Якщо подразники надходять з меншим інтервалом і кожне наступне потрапляє у фазу скорочення, то виникає гладенький тетанус.*

Амплітуда гладенького тетануса залежить від частоти подразнення. Якщо кожний наступний подразник потрапляє у фазу екзальтації (підвищеної збудливості), то відповідь м'яза буде достатньо великою, якщо ж імпульси потрапляють у період зниженої збудливості (відносна рефрактерність), то відповідь м'яза буде набагато меншою.

Для **скелетного м'яза** характерний ще один вид активності - так звана контрактура. В експериментальних умовах її легко одержати шляхом збільшення концентрації Ca^{2+} в розчині, де знаходиться м'яз. Контрактуру може також викликати вживання великих доз кофеїну (кави). Кофеїнова контрактура є наслідком збільшеного вивільнення іонів кальцію з саркоплазматичного ретикулума. В умовах цілісного організму контрактура виникає при втомі м'язів, що зумовлено вичерпуванням запасів АТФ, креатинфосфату. Прикладом такої контрактури можуть бути судоми жувальних м'язів, які періодично виникають після неправильного протезування зубів.

Для **гладеньких м'язів** види скорочень інші. Для гладеньких м'язів в умовах «спокою» характерна наявність так званого базального тону - певного ступеня їх напруження. Якщо м'яз обробити речовиною, що цілком знімає тонічну активність, то м'яз розслабиться і тим самим «покаже», що до моменту хімічного впливу він мав певну напругу.

Для фазно-тонічних м'язів ситуація інша. По-перше, у частини таких м'язів в умовах «спокою» є базальний тонус і фазна активність: м'яз спонтанно періодично вкорочується і подовжується. Фазне скорочення протікає дуже повільно набагато повільніше, чим скорочення скелетного м'яза (наприклад, скорочення матки вагітної жінки відбувається протягом 1-2 хвилин). При дії подразника - стимулятора скорочувальної активності може підвищуватися вихідний базальний тонус і одночасно змінюється фазна активність - зростає її амплітуда і частота генерації скорочень. В усіх випадках фазна активність - це варіант поодиноких, а не тетанічних скорочень. При дії інгібіторів відбувається зниження базального тону, зменшення частоти генерації фазних скорочень або амплітуди аж до повного їх припинення. В інших фазно-тонічних м'язах в

умовах спокою має місце базальний тонус, а спонтанні фазні скорочення відсутні. У відповідь на стимул такий м'яз може збільшити вихідний базальний тонус і одночасно почати генерувати фазні скорочення.

7. Реакція м'язів на пасивний розтяг

Якщо скелетний м'яз розтягувати, то в ньому зростає напруга, як у будь-якій еластичній структурі. Чим більший розтяг, тим вище ця напруга. В гладеньких м'язах у відповідь на розтяг спочатку напруга зростає, але потім (достатньо швидко, наприклад, через 30-60 с) вона спонтанно знижується майже до вихідного рівня. Таким чином, гладенький м'яз поводить себе як пластична або в'язко-еластична структура. Ця властивість названа пластичністю. Якби її не було, то м'язева стінка порожнистих органів не змогла б виконувати функцію резервуара. Наприклад, при накопиченні сечі в сечовому міхурі тиск у ньому, незважаючи на те, що місткість сечового міхура обмежена, не зростає, тому що гладенькі м'язи стінки міхура при такому розтягу поступово знижують свій базальний тонус.

8. Сила м'язів

Питома сила м'язів, скелетних і гладеньких (у розрахунку на 1 см² площі поперечного перерізу), майже однакова і, в середньому, складає 4-3 кгс або 40-30 Н/см². Сила скелетного м'яза залежить від багатьох чинників. Наприклад, від числа рухових одиниць (РО), що збуджені в даний момент. Так, якщо в м'язі 10 РО, а в даний момент активна 1 РО, то м'яз спроможний розвинути силу, рівну 1/10 від її максимальної сили. Якщо 5 РО активні, те відповідно, м'яз розвиває 50% від максимуму і т.д., а 100% сили вона розвине в тому випадку, якщо усі 10 РО одночасно будуть збуджені.

Сила залежить від синхронності роботи РО. Так, якщо всі 10 РО почнуть одночасно збуджуватися, то сила буде, наприклад, 4 кгс/см², а якщо вони збуджуються асинхронно, то максимальна сила складе 3 кгс/см².

Сила м'язів залежить від тієї частоти, з якою надходять потенціали дії (ПД) по аксонах до м'язевих волокон. Наприклад, якщо альфа-мотонейрон генерує за 1 секунду 20 ПД, то сила м'язів буде дорівнювати 2 кгс/см², а якщо 50 імп/с - 4 кгс/см².

Сила залежить від вихідної довжини. Існує деякий середній розмір L_0 (це довжина м'яза в стані спокою в цілісному організмі), при якому м'яз розвиває максимальне скорочення. Якщо довжина буде менше L_0 або, навпаки, більше L_0 (переростягнута), то сила, що розвивається м'язом у момент її порушення, буде значно менше. Виявилося, що максимальна сила розвивається м'язом у тому випадку, коли довжина саркомера складає 2,2-2,5 мкм.

Сила гладеньких м'язів теж залежить від вихідної довжини: існує оптимальна довжина м'яза, при якій м'яз розвиває максимальну для нього силу. Це важливий механізм саморегуляції активності гладенького м'яза. Максимальна сила гладеньких м'язів теж залежить від синхронності збудження всіх ГМК, що складають скорочувальний апарат даного м'яза, від числа міоцитів, що втягуються в акт скорочення, а також від входу іонів кальцію.

9. Механізм скорочення м'язів

Скорочувальний апарат скелетного м'яза представлений *міофібрилами*, які складаються з *протофібрил* - товстих і тонких ниток (*філаментів*).

Міофібрили розділені на окремі частини (*саркомери*), довжина яких складає в середньому 2,5 мкм. Саркомери обмежені *Z-мембранами*. Ці мембрани служать для кріплення *актинових ниток*. У центрі саркомера розташовані товсті (міозинові) нитки. Вони утворюють *A-диск (анізотропний)*. Для скріплення товстих ниток є мембрана *M*, що розташована в центрі саркомера. Довжина *A-диска* 1,6 мкм. На рівні *Z-мембран* до кожного саркомера підходить поперечна трубочка (*T-трубочка*), сукупність яких названа *T-системою*. Ці трубочки підходять близько (але не впритул, щілина - 10-20 нм) до термінальних цистерн саркоплазматичного ретикулула.

Саркоплазматичний ретикулум (СР) представлений **термінальними цистернами** (біля *Z-мембран*) і повздовжніми трубочками. СР містить іони кальцію, приблизно в концентрації 10-2 Мм, чого достатньо лише для 5-6 скорочень.

У момент генерації потенціалу дії (ПД) відбувається *поширення ПД* вздовж подовжньої плазматичної мембрани, *деполяризація передається на T-трубочку*, що контактує з термінальною цистерною. У результаті *відчиняються кальцієві канали*, по яким *кальцій входить у міжфібрилярний простір міофібрили*, що *призводить до ініціації скорочення*. Потім мембрани повздовжніх трубочок СР починають активно *відкачувати іони кальцію назад в СР*, і тому його концентрація в міжфібрилярному просторі зменшується, що призводить до розслаблення. В цілому, описане явище одержало назву електромеханічне спряження (ЕМС), або електромеханічний каплінг. **Іони кальцію**, які пройшли в міжфібрилярний простір **ініціюють скорочення**. Це стається тому, що *кальцій з'єднується з одною з 3 субодиниць (кальцій-зв'язуюча одиниця) молекули тропоніну*, яка знаходиться на актиновій нитці. В умовах спокою ця молекула тропоніну створює умови для того, щоб фібрилярна молекула тропоміозину, яка знаходиться на актиновій нитці, не давала міозиновому мостику контактувати з актином (в умовах спокою мостик не може з'єднуватись з актиновою ниткою, так як йому заважає тропоміозин). Коли ж кальцій з'єднується з тропоніном, то проходять конформаційні зміни в другій субодиниці тропоніну (інгібуюча субодиниця), в результаті чого нитка тропоміозину рухається в глибину борозни і звільняє місце на актиновій нитці для зв'язування з міозином. Описана система отримала назву актин-зв'язуючої регуляції. **Тропонін і тропоміозин називають регулюючими білками**, так як вони регулюють стан актинових і міозинових ниток в саркомері.

Скорочення відбуваються згідно моделі А. Хакслі (модель ковзаючих ниток), *за рахунок ковзання актинових ниток у проміжках між міозиновими*. Цей процес здійснюється поперечними **містками міозину**.

В умовах спокою місток не прикріплений до актинової нитки - заважає тропоміозин. На кінчику містка знаходиться молекула АТФ. Коли з'являється кальцій і відсувається тропоміозин від актинової нитки, місток чіпляється до актинової нитки. Відразу відбувається активація АТФ-азної активності і як наслідок - гідроліз АТФ з виділенням порції енергії. Ця енергія використовується для того, щоб створити обертаючийся момент (поворот містка на 45°), в результаті якого місток протягує актинову нитку приблизно на 10 нм (це менше 1% довжини саркомера). Якщо поруч із містком є вільна молекула

АТФ, то вона вбудовується на вершину містка і забезпечує відрив містка від актинової нитки. Якщо в середовищі багато кальцію, то актинова молекула як і раніше розблокована від тропоміозину, і тому місток може знову прикріплюватися до нитки актину, але вже в іншому місці, і знову повторюється цикл ковзання. За період вкорочення місток встигає здійснити 50 циклів («гребків»), в результаті чого довжина саркомера зменшується приблизно на 50%. Якщо *рівень кальцію знижується* (в результаті активності кальцієвої помпи і припинення виходу кальцію з термінальної цистерни), то *наступає процес розслаблення* (подовження м'яза). У випадку, коли АТФ вичерпана, наступає ригор м'яза - не відбувається розщеплення між актиною і міозиновою нитками. Це має місце, наприклад, при трупному заляканні.

У скелетних м'язах запас АТФ невеликий - усього на 10 поодиноких скорочень. Тому необхідний постійний ресинтез АТФ. Існують три шляхи.

1) *Ресинтез АТФ за рахунок креатинфосфату (КФ)*, запаси якого обмежені. Реакція йде дуже швидко, тому можна за декілька секунд здійснити велику роботу, що і здійснюється, наприклад, спринтером або штангістом, коли він чинить ривок. Але обмеженість запасів призводить до того, що ресинтез АТФ в анаеробних умовах довго йти не може.

2) *Гліколітичний шлях ресинтезу*: він пов'язаний з анаеробним розщепленням глюкози до молочної кислоти. У результаті утворюється 2 моля АТФ на 1 моль глюкози. Цей шлях теж достатньо потужний, йде швидко, але через те, що молочна кислота, яка при цьому накопичується, гальмує активність гліколітичних ферментів, його можливості теж обмежені. Звичайно цей вид ресинтезу АТФ відбувається в межах 20-120 секунд. Тому він використовується при бігу на середні дистанції (наприклад, 200, 400, 800 м). Відмічено, що цей вид ресинтезу завжди має місце на початку всякої рухової активності, поки кровообіг в працюючому м'язі не стане адекватним для проведення 3-го типу ресинтезу АТФ. 3) *Це аеробне окислення глюкози і жирних кислот* в циклі Кребса. Він відбувається в мітохондріях. В середньому на 1 моль глюкози утворюється біля 38 моля АТФ, при окисленні 1 моля жирної кислоти - біля 128 моля АТФ. Цей процес дуже ощадливий, проте для одержання в такий спосіб енергії потрібно більше часу, ніж при перших двох способах. Тому 3-й шлях ресинтезу використовується в усіх випадках, де потужність роботи невисока. У повсякденному житті саме цей шлях найбільш широко експлуатується нашими м'язами. А запаси вуглеводів (глікоген, вільна глюкоза) і жирів (джерело жирних кислот) достатньо великі. Наприклад, за рахунок окислення тільки глікогену, людина може безупинно пробігти 15 км шляху; запасів жирів так багато, що їх вистачить на декілька тижнів безупинної роботи.

Питання для самоконтролю:

1. Види м'язів.
2. Коротка характеристика м'язів.
3. Будова м'язів.
4. Класифікація м'язів.
5. Функції скелетних м'язів.
6. Функції гладеньких м'язів.
7. Закономірності роботи скелетних м'язів.

8. Фізіологічні стани скелетних м'язів.

9. Механізм скорочення м'язів

Тема 4. Фізіологія нервів

План

1. Основні етапи еволюції нервової системи
2. Будова і функції нейронів.
3. Класифікація нейронів
4. Функції нейроглії
5. Будова і функції нервових волокон
6. Закони проведення збудження нервовими волокнами
7. Аксонний транспорт

1. Основні етапи еволюції нервової системи

Нервова система удосконалювалась з ускладненням рухової активності тварин. Вперше вона сформувалась у кишковопорожнинних у вигляді дифузної, або сітчастої. Нервові клітини знаходяться у них під епітелієм, розкидані по всьому тілу і сполучені відростками.

Удосконалення рухів у червів призвело до концентрації нервових клітин і утворення вузлового або гангліонарного типу нервової системи. У вищих безхребетних (кільчастих червів, членистоногих) нервові клітини концентруються у під-, надглоткових гангліях, а також у гангліях черевного нервового ланцюжка. У молюсків сформувався розкидановузловий тип нервової системи. Щодо вузлової нервової системи, то можна вже говорити про її поділ на центральну і периферичну.

Третім, найбільш досконалим, типом є трубчаста нервова система хордових. Вона має чіткий поділ на центральну (спинний і головний мозок) і периферичну (нерви і нервові сплетіння).

Ускладнення сенсорних, аналізуючих і координуючих рухи процесів призвело до їх концентрування у головних відділах. Цей процес називають цефалізацією функцій нервової системи. У процесі цефалізації розвивається ієрархія, тобто підпорядкування нижче розташованих центрів вище розташованим. Вищою формою цефалізації є кортикалізація функцій у вищих хребетних, коли всі структури нервової системи контролюються корою півкуль головного мозку.

Центральна нервова система формувалась у процесі еволюції як механізм, що забезпечує регуляцію і узгодження функцій організму між собою і з навколишнім середовищем. Таким чином, Центральна нервова система Центральна нервова система ЦНС ніби об'єднує (інтегрує) функції організму в єдине ціле. Інтегративна, або координаційна функція Центральна нервова система зводиться до аналізу аферентних нервових сигналів, що надходять до неї в певний момент від усіх рецепторів тіла і до синтезу реакції організму, адекватної конкретній ситуації. Тому І.П. Павлов назвав функції Центральна нервова система ЦНС "аналітико-синтетичними".

Інтегративна функція Центральна нервова система ЦНС здійснюється за рахунок взаємодії в ній процесів збудження і гальмування. Ця взаємодія, зрештою, зводиться до додавання збудження і гальмування центральними нейронами. У вищих тварин і людини нервова система є матеріальним субстратом психічних процесів: відчуття, сприйняття, пам'яті, мислення, уваги, волі і емоцій.

2. Будова і функції нейронів

Хоча нервову клітину описав Ян Пуркінє ще у 1836 р., до кінця XIX ст. велись суперечки: чи можна для пояснення будови мозку застосовувати клітинну теорію? Тривалий час нервову систему розглядали як безперервний синцитій. На сьогодні, за допомогою електронної мікроскопії доведено, що вся поверхня нервової клітини вкрита плазмолемою і між окремими нейронами немає прямого цитоплазматичного зв'язку.

Нейрони об'єднуються у ланцюги і центри, які утворюють функціональні системи мозку. Об'єднання нейронів здійснюється за допомогою синапсів, функцією яких є передача електричних імпульсів з одного нейрона на інший. Синапси також є між нейронами та іншими типами клітин, а саме рецепторними і ефекторними (до останніх відносяться залозисті і м'язові).

Кількість нейронів у людини досягає 50-ти млрд. Синаптичні контакти оцінюються астрономічними цифрами - 10^{15} - 10^{16} .

У нейроні розрізняють 4 основні частини:

- 1) тіло або сома;
- 2) дендрити;
- 3) аксон
- 4) аксонні закінчення, або термінали.

У тілі містяться органіди (ядро, рибосоми, апарат Гольджі, мітохондрії, лізосоми, мікротрубочки, мікрофіламенти, добре розвинутий ендоплазматичний ретикулум, що свідчить про його високу синтетичну діяльність. Синтезовані у тілі речовини транспортуються у відростки. У цьому полягає трофічна функція тіла. Крім того, мембрана тіла більшості нейронів вкрита синапсами, тому тіло виконує ще й інтегративну функцію, тобто сприймає і обробляє інформацію. Для функціонування нейрони отримують енергію тільки аеробним шляхом. ЦНС людини споживає 20% загальної кількості кисню. Припинення постачання кисню до мозку на 10 с. призводить до втрати свідомості, а на 10-12 хв. - виникає незворотне пошкодження нервових клітин.

Нейрон має один головний довгий (до 1 м.) відросток аксон (axis - вісь). В процесі онтогенезу аксон досягає другої клітини, з якою встановлює синаптичний зв'язок, тобто функція аксона - проведення нервових імпульсів до інших клітин. Аксон відходить від тіла нейрона, утворюючи у цьому місці конусоподібний виступ - аксонний горбик. Початок аксона (початковий сегмент) не має мієлінової оболонки. Аксонний горбик і початковий сегмент утворюють тригерну зону, в якій виникають постсинаптичні ПД. У аксоні відсутній гранулярний ендоплазматичний ретикулум, але є мікротрубочки, мікрофіламенти, мітохондрії і синаптичні міхурці. Ближче до закінчення аксон галузиться і утворює тонкі гілочки - термінали. На них немає мієлінової

оболонки, тому збудження тут поширюється повільніше. На кінці кожна терміналь утворює синапс із постсинаптичною клітиною, її сомою або дендритом. Деякі аксони ще до виходу з ЦНС можуть утворювати відгалуження (колатералі). *Колатералі* бувають *зворотні, горизонтальні і косі*. Колатералі об'єднують нейрони у популяції чи замкнуті ланцюги, якими циркулює збудження.

Дендрити (dendron - дерево) - чисельні короткі (до 1 мм) відростки нейрона, дуже розгалужені, з віддаленням від тіла стають тонкими. Дендрити мультиполярних нейронів мають шипики (до 3 мкм). На одному нейроні Пуркин'є мозочка є до 40 тис. шипиків, на яких розміщені синаптичні контакти. Отже, на дендритах закінчуються терміналі аксонів, які густо вкривають всю їх поверхню синапсами. Функція дендритів - сприймання синаптичних впливів. Від дендритів постсинаптичний потенціал передається до початкового сегмента аксона. Таким чином, інформація надходить до нейрона через синапси, розташовані на дендритах і тілі, а виходить - через синапси терміналей аксона.

3. Класифікація нейронів

Нейрони класифікують:

1) за формою тіла: *пірамідні, кошикоподібні, зірчасті, овальні, веретеноподібні*. Чим більше тіло, тим більша дендритна зона, довгий аксон і більше ядро;

2) за довжиною аксона: *довгоаксонні* (мотонейрони, пірамідні нейрони) і *короткоаксонні* (проміжні нейрони спинного мозку);

3) за кількістю відростків: *мультиполярні* (багато дендритів і один аксон), *біполярні* (один дендрит і один аксон), *уніполярні* (один відросток) - властиві гангліонарній системі безхребетних, *псевдоуніполярні* (один відросток, який ділиться У- або Т-подібно на дві гілки);

4) за фізіологічною функцією:

- *чутливі* (або *сенсорні, рецепторні, аферентні*) - сприймають інформацію із зовнішнього або внутрішнього середовища;

- *асоціативні* (або *проміжні, вставні, контактні, інтернейрони*) - зв'язують різні нервові клітини між собою. Складають найбільшу групу нейронів ЦНС, їх відростки не виходять за її межі. Вставні нейрони, що виконують спільну функцію утворюють ядра;

- *рухові* (*ефекторні, еферентні*) - проводять збудження з ЦНС до робочих органів (ефекторів) або нижче розташованих центрів; ефекторні нейрони, що посиляють імпульси до скелетних м'язів називаються мотонейронами;

5) за електрофізіологічною функцією: *збудливі, гальмівні*;

6) залежно від хімічної природи медіатора, який виділяють: *холінергічні* - виділяють ацетилхолін, *норадренергічні* - норадреналін, *дофамінергічні* - дофамін, *серотонінергічні* - серотонін, *глутамінергічні* - глутамінову кислоту, *ГАМК-ергічні* - гама-аміномасляну кислоту.

Згідно принципу Дейла, нейрон синтезує лише один медіатор і використовує його у всіх своїх терміналях. Хоча нещодавно виявили нейрони, які можуть містити два медіатора і більше.

4. Функції нейроглії

Клітини нейроглії (дослівно - "нервовий клей") становлять майже 50% об'єму ЦНС. Розміри гліальних клітин у 3-4 рази менші, а кількість їх у 10 разів більша, ніж нейронів. З віком кількість нервових клітин зменшується, а гліальних збільшується. Клітини глії позбавлені електрозбудливості (в їх мембрані немає потенціалозалежних чи кальцієвих каналів). Однак, їх мембрана поляризована, бо має високу проникність для іонів калію. ПД становить - 90 мВ.

Розрізняють **три типи гліальних клітин**:

- **астроцити** - мають відростки у вигляді зірки, деякі з них закінчуються на поверхні кровоносних судин. Астроцити сполучені між собою високопроникними контактами.

Функції астроцитів :

- 1) є опорою для нейронів;
- 2) забезпечують їх репарацію;
- 3) ізолюють і об'єднують нервові волокна;
- 4) регулюють склад міжклітинного середовища, а саме вбирають зовнішньоклітинний калій після підвищення його концентрації внаслідок електричної активності нейронів і можливо поглинають нейромедіатори, обмежуючи тривалість їх дії;

- 5) виконують трофічну функцію;

- **олігодендроцити** - мають лише один відросток. Їх функція: утворюють мієлінову оболонку навколо аксонів у ЦНС. На периферії цю оболонку формують шваннівські клітини;

- **мікрогліоцити**, або клітини мікроглії - дрібні, розсіяні по всій нервовій системі. Їх функція: фагоцитують продукти розпаду.

Існують припущення і про інші функції глії:

- 1) нейрони отримують інструкції від глії;
- 2) нейроглія має відношення до навчання і пам'яті;
- 3) виділяє фактор росту нервів.

5. Будова і функції нервових волокон

Відростки різних нейронів відходять на периферію у складі нервів (нервових стовбурів). Нерви складаються з окремих нервових волокон, вкритих спільною сполучнотканинною оболонкою. Розрізняють нерви: *чутливі*, *рухові* і *змішані*. Змішані містять волокна різного типу і діаметру. Нервові волокна ділять на *мієлінові* (м'якушеві) - властиві хребетним і *безмієлінові* (безм'якушеві) - наявні у безхребетних, а також в симпатичних нервах хребетних.

Мієлінове волокно має *осьовий циліндр*, поверхню якого утворює *плазматична мембрана*, а вміст називається *аксоплазмою*. Зверху волокно вкрите *мієліновою оболонкою*, яка формується за рахунок того, що шваннівська клітина багаторазово огортає осьовий циліндр і утворює жироподібний футляр, який має високий електричний опір. Мієлінова оболонка не є суцільною, через кожні 1-2 мм вона переривається, залишаючи відкритими ділянки плазмолемі шириною 1 мкм (**перехвати Ранв'є**).

Безмієлінові волокна ізолювані одне від одного лише *шваннівськими клітинами*, які не утворюють оболонки. Підвищення швидкості проведення

збудження досягається тут за рахунок збільшення діаметра волокон (гігантський аксон кальмара).

За діаметром, електрозбудливістю і швидкістю проведення збудження нервові волокна хребетних ділять на три групи: А, В і С. За цими ж ознаками волокна групи А ділять на 4 підгрупи ($\alpha, \beta, \gamma, \delta$). Найтовстішими, добре мієлінізованими і найбільш збудливими є волокна А α найтоншими, безмієліновими і найменш збудливими (різниця у 100 разів) є С-волокна.

6. Закони проведення збудження нервовими волокнами

1. Анатомічна і фізіологічна цілісність волокон - необхідна умова проведення збудження. Перерізані, перев'язані волокна втрачають провідність. Фізіологічна цілісність мембрани може бути порушена блокаторами натрієвих потенціало-залежних каналів (тетродотоксин, місцеві анестетики), охолодженням або гіперкалієвою деполяризацією мембрани.

2. Двобічне проведення збудження. Збудження по волокну може проводитись як в дистальному, так і в проксимальному напрямку. Цікаво, що два імпульси, що поширюються назустріч один одному зникають. Рефлекторними дугами збудження поширюється однобічно. Це зумовлено властивостями не волокон, а синапсів.

3. Ізольоване проведення збудження. У складі нервів імпульси не переходять з одного нервового волокна на сусідні, а поширюється кожним волокном ізольовано.

7. Аксонний транспорт

Крім основної функції - проведення збудження, аксони служать каналами для транспортування речовин. *Розрізняють швидке і повільне транспортування.*

Швидке відбувається у двох напрямках: від тіла нейрона до нервових закінчень із швидкістю 25-40 см/добу транспортуються міхурці, мітохондрії, білки, які формують іонні канали і помпи; до тіла нейрона із швидкістю 22 см/добу транспортуються деякі речовини, віруси (герпесу, поліомієліту), токсини (токсин правця - білок, продукується бактеріями, які потрапили через пошкодження шкіри, захоплюється нервовими закінченнями і транспортується до тіла нейрона, де викликає характерні м'язові спазми).

Механізм швидкого транспортування подібний до механізму м'язового скорочення. Речовини і органоїди прикріплюються до актинових мікрофіламентів (за наявності АТФ і Ca^{2+}), які ковзають вздовж тубулінових мікротрубочок.

Повільне транспортування відбувається лише в одному напрямі - від тіла нейрона до нервових закінчень. Це переміщення всієї маси цитоплазми зі швидкістю 1-4 мм/добу. Воно не порушується речовинами, що руйнують мікротрубочки. Повільне транспортування відіграє роль у процесах росту і регенерації аксонів.

Питання для самоконтролю:

1. Нейроглія і її функції.

2. Астроцити, їх функції.
3. Будова нейрона.
4. Класифікація нейронів.

Тема 5. Фізіологія і робота синапсів

План

1. Класифікація синапсів
2. Будова хімічних синапсів
3. Механізм передачі збудження через хімічні синапси
4. Пресинаптичне гальмування
5. Постсинаптичне гальмування

1. Класифікація синапсів

Функціональний зв'язок між окремими нейронами, а також нейронами і клітинами робочих органів здійснюється через синапси.

Розрізняють синапси центральної нервової системи і периферичні.

За способом передачі нервового імпульсу виділяють *синапси хімічні* (імпульси передаються за участю хімічних посередників - медіаторів, або нейротрансмітерів) і *електричні* (імпульси передаються коловими струмами). У нервовій системі переважають хімічні синапси. Периферичні синапси (до них належать нервово-м'язові) є хімічними. *Хімічні синапси* поділяють на *збудливі* і *гальмівні*. *Електричні синапси*, в основному, *збудливі*.

Залежно від місця контакту одного нейрона з іншим розрізняють синапси: *аксо-дендритні*, *аксо-аксональні* і *дендро-дендритні*. Більшість синаптичних контактів належать до першого типу.

2. Будова хімічних синапсів

Синаптичний контакт характеризується наявністю:

1) *синаптичної бляшки* - це кінцеве розширення нервового волокна, яке вступає у контакт з нейроном чи ефекторною клітиною. Мембрана синаптичної бляшки називається *пресинаптичною*;

2) *постсинаптичної мембрани* - це частина постсинаптичної структури, з якою контактує синаптична бляшка;

3) *синаптичної щілини* - це простір між пре- і постсинаптичною мембранами.

У синаптичній бляшці є мітохондрії, синаптичні міхурці, іноді нейрофіламенти. Синаптичні міхурці містять *медіаторну речовину* і зосереджуються біля так званих "*активних зон синапсів*" - ділянок підвищеної щільності і потовщення як пре- так і постсинаптичної мембран.

Постсинаптична мембрана містить хеморецептори і хемочутливі іонні канали. Їй властива хімічна спеціалізація. Якщо роль медіатора виконує *ацетилхолін*, то на мембрані наявні *холінорецептори*, якщо медіатором є *адреналін*, то мембрана матиме *адренорецептори*. Функцію рецепторів виконують білкові молекули, які "*впізнають*" медіатори і взаємодіють з ними.

Внаслідок цієї взаємодії активуються, тобто відкриваються, хемочутливі іонні канали. У нервово-м'язовому синапсі постсинаптична мембрана утворює численні складки і називається *кінцевою пластинкою*.

Синаптична щілина вільно сполучається з міжклітинним середовищем і містить речовини (гангліозиди), які забезпечують міцність синаптичних контактів. Крім того, широка синаптична щілина у хімічних синапсах запобігає передачі імпульсів за рахунок колових струмів.

2. Механізм передачі збудження через хімічні синапси

Передача збудження через хімічний синапс проходить ряд послідовних етапів. Коли *потенціал дії досягає синаптичної бляшки* з неї у *синаптичну щілину виводиться медіатор*. Переміщення міхурців з медіатором у бік щілини запускається Ca^{+} , що входить у нервові закінчення із міжклітинного середовища.

Медіатор дифундує до постсинаптичної мембрани і взаємодіє з рецепторами.

Відкриваються хемочутливі іонні канали і підвищується проникність постсинаптичної мембрани для Na^{+} і K^{+} , внаслідок чого розвивається часткова деполяризація мембрани. У міжнейронних синапсах її називають збудливим постсинаптичним потенціалом (ЗПСП), у нервово-м'язових - потенціалом кінцевої пластинки (ПКП). Амплітуда ЗПСП - градуальна, тобто не підлягає закону "все або нічого" і досягає 30-40 мВ. ЗПСП реєструється через 0,2-2 мс після пресинаптичного ПД. Цей час називається синаптичною затримкою.

Деполяризація поширюється на сусідні ділянки мембрани за рахунок колових струмів. Коли рівень деполяризації досягає критичного рівня, виникає *постсинаптичний потенціал дії*. У м'язовому волокні він виникає поблизу кінцевої пластинки, а у нейронах - у початковому сегменті аксона, тобто тригерній зоні, яка характеризується найвищою збудливістю. Таким чином, хімічна передача збудження здійснюється повільно і тільки в один бік (від пресинаптичної до постсинаптичної мембрани). Медіатори сполучаються з рецепторами на дуже короткий час. Так, ацетилхолін після взаємодії з холінорецепторами одразу гідролізується ацетилхолінестеразою. Це обмежує тривалість його дії.

3. Постсинаптичне гальмування

Гальмування - це фізіологічний процес, який полягає у припиненні збудження або пригніченні збудливості. Наявність гальмування в ЦНС встановив І.М.Сеченов. Механізми розвитку гальмування довгий час залишались загадковими. На сьогодні відомо кілька його механізмів.

Без гальмування неможлива навіть проста координація рухової активності. Це ілюструє приклад російського фізіолога Ухтомського: собака біжить до їжі і в цей час її кусає блоха. Біг і рефлекс почісування несумісні в часі. Тому одна з реакцій повинна бути загальмована собакою. Ухтомський писав: "Збудження - це дикий камінь, який чекає на скульптора. Як називається скульптор, що шліфує процес збудження? Це гальмування, яке обмежує збудження і надає йому при цьому потрібний характер, інтенсивність і напрям"

Постсинаптичне гальмування відбувається у ЦНС і у збудливих тканинах, які мають подвійну рухову іннервацію (гладенькі м'язи, міокард). У спинному і

головному мозку є **спеціальні гальмівні нейрони**. Їх аксони утворюють з дендритами і тілами збудливих нейронів та клітин ефекторів гальмівні хімічні синапси, будова яких така ж як і збудливих. У відповідь на пресинаптичний ПД із синаптичної бляшки вивільняється гальмівний медіатор. Медіатор дифундує до постсинаптичної мембрани і взаємодіє з її рецепторами. Якщо це мембрана нейрона, то відкриваються іонні канали для хлору, якщо м'язового волокна - то калієві канали. Внаслідок зміни іонної проникності на постсинаптичній мембрані розвивається гіперполяризація, яка називається гальмівний постсинаптичний потенціал (ГПСП). Якщо у постсинаптичній клітині є пікова активність (ПД), то з розвитком ГПСП вона припиняється. Якщо ПД не було, то ГПСП тільки знижує збудливість постсинаптичної клітини за рахунок віддалення мембранного потенціалу від критичного рівня. Гіперполяризація поширюється на незначну відстань за рахунок колових струмів.

5. Пресинаптичне гальмування

Виявлено у стовбурі головного мозку і спинному мозку. Пресинаптичне гальмування здійснюється **спеціальними вставними нейронами**. Суть його полягає у послабленні передачі збудження через хімічний синапс. Структурною основою такого гальмування є аксо-аксональні синапси: закінчення аксона гальмівного нейрона утворює синапс із синаптичною бляшкою збудливого синапсу. Під час збудження, тобто розвитку ПД, закінчення аксона гальмівного нейрона вивільняє медіатор, який спричиняє деполаризацію мембрани синаптичної бляшки збудливого синапсу. Внаслідок цього амплітуда пресинаптичного ПД зменшується і у синаптичну щілину збудливого синапсу звільняється менше медіатора. А це, в свою чергу, веде до зменшення амплітуди ЗПСП. Значення пресинаптичного гальмування полягає у вибіркового послабленні або блокуванні деяких входів на нейрони зі збереженням інших.

6. Медіатори

Одні і ті ж речовини є медіаторами у хребетних і безхребетних тварин. Деякі медіатори в одних синапсах спричиняють гальмівний ефект, а в інших - збудливий.

В залежності від хімічної природи їх поділяють на 4 групи:

- 1) аміни - належать: ацетилхолін, дофамін, норадреналін, серотонін
- 2) амінокислоти - глютамінова кислота, гама-аміномасляна кислота, гліцин
- 3) нуклеотиди;
- 4) нейропептиди.

Розглянемо медіатори, медіаторна функція яких на сьогодні доведена.

Ацетилхолін є збудливим медіатором у нервово-м'язових синапсах скелетних м'язів, але гальмує роботу серця. Холінергічними є нейрони спинного мозку, що іннервують наднирники.

Дофамін виконує медіаторну функцію у середньому мозку. Дофамінергічні нейрони є в гіпоталамусі.

Норадренергічні нейрони є в середньому мозку, мості, довгастому і проміжному мозку, а також в симпатичних гангліях. Він збуджує міокард, але гальмує гладенькі м'язи шлунково-кишкового тракту.

ССеротонінергічні нейрони є переважно у стовбурі мозку. Вони впливають на нову кору, гіпокамп, мигдалину, кору мозочка, спинний мозок. Серотонін викликає як збудливу, так і гальмівну дію.

Глутамінова кислота - найбільш поширений медіатор у ЦНС. Виконує переважно збудливу функцію.

Гама-аміномасляна кислота є у нейронах спинного мозку і головного мозку. Це найбільш поширений медіатор пост- і пресинаптичного гальмування.

Гліцин виконує медіаторну функцію у спинному мозку, в якому гальмує мотонейрони.

Медіатори синтезуються у перикаріоні тіла нейронів і швидким транспортуванням у міхурцях переносяться до нервових закінчень. У нервово-м'язових синапсах ацетилхолін синтезується у синаптичних бляшках.

Відпрацьовані у синапсах медіатори піддаються інактивації шляхом ферментативного руйнування, зворотного всмоктування у нервові закінчення або в клітини нейроглії.

Багато фармакологічних речовин і токсинів є блокаторами секреції медіаторів, системи їх інактивації чи блокаторами рецепторів (кураре, атропін, стрихнін, бікукулін). Хімічні синапси можуть змінювати свій стан і під впливом гормонів, їх називають модуляторами.

Електричні синапси

Електричні синапси відрізняються вузькою синаптичною щілиною і низьким опором зближених пре- і постсинаптичних мембран. Високу провідність контакту забезпечують поперечні канали, що пронизують обидві мембрани. Канали утворені білками. Механізм передачі збудження: колові струми входять через високопроникні контакти у постсинаптичну клітину, а виходячи деполяризують її плазматичну мембрану. Постсинаптична відповідь виникає швидко, без затримки у вигляді ЗПСП або ПД.

Питання для самоконтролю:

1. Гальмування, його види.
2. Медіатори
3. Класифікація синапсів
4. Будова хімічних синапсів
5. Механізм передачі збудження через хімічні синапси

Тема 6. Обмін речовин та енергії

Температура тіла. Терморегуляція

План

1. Сутність обміну речовин.
2. Обмін білків та його регуляція.
3. Обмін вуглеводів, його значення та регуляція.
4. Обмін жирів.
5. Водно-сольовий обмін.
6. Вітаміни.
7. Поняття про температуру тіла.

8. Гомойотермія, пойкилотермія.

9. Регуляція температури тіла.

1. Сутність обміну речовин

Обміном речовин і енергії називається сукупність хімічних і фізичних перетворень, які відбуваються в живому організмі і забезпечують його життєдіяльність. **Обмін речовин і енергії є головною ознакою життя.**

Енергія, що вивільняється в процесі обміну речовин, необхідна для виконання роботи, росту, розвитку і забезпечення структури і функцій усіх елементів клітини. Обмін речовин (метаболізм) забезпечує відновлення постійно витрачених організмом речовин (вода, мінеральні речовини), органічних речовин, що розпадаються, постачає організму енергію.

Обмін речовин (метаболізм) складається з процесів *асиміляції і дисиміляції*.

Процеси, при яких витрачається енергія, називаються асиміляцією, або пластичним обміном, або анаболізмом.

Сукупність процесів розпаду сполук, які відбуваються з вивільненням енергії, називаються дисиміляцією, або катаболізмом.

Єдиним джерелом енергії є окислення органічних речовин, що надходять з кормом. При розщепленні харчових продуктів до кінцевих елементів - вуглекислоти і води, виділяється енергія хімічних зв'язків.

2. Обмін білків та його регуляція.

Білки - складні високомолекулярні сполуки, побудовані з амінокислот. Білки поділяються на дві групи - протеїни і протеїди. **Протеїни** - прості білки, які при гідролізі розпадаються лише на амінокислоти. **Протеїди** - складні білки, які розпадаються на амінокислоти та сполуки небілкової природи (вуглеводи, нуклеїнові кислоти).

В організмі поряд з процесами розпаду білків спостерігається їх синтез. Амінокислоти, що всмоктались у тонкій кишці, частково йдуть на утворення специфічних білків сироватки (альбуміни, глобуліни, фібриноген).

Основна частина амінокислот проходить через печінку, надходить до тканин організму і використовується на синтез тканинних білків, що визначають ріст і розвиток організму. Новоутворення білка і розпад його в організмі відбуваються безперервно. Білки в організмі не відкладаються про запас, тому при тяжкій хворобі або голодуванні в організмі відбувається процес розпаду власних білків і тому більша їх частина витрачається з енергетичною метою. Білки належать до незамінних речовин, їх синтез можливий тільки з амінокислот, їх існує **20**. Встановлено, що з 20 амінокислот **12 синтезуються в організмі** (замінні), а **8 не синтезуються** (лейцин, ізолейцин, лізин, метіонін, триптофан та ін.) - це незамінні амінокислоти. Без надходження незамінних амінокислот синтез білка різко порушується, розвивається негативний баланс азоту, зупиняється ріст, знижується маса тіла. Білки тваринного і рослинного походження мають різний набір амінокислот, тому можливість їх використання для потреб організму неоднакова, у зв'язку з цим існує поняття біологічної цінності білків.

Більшість білків рослинного походження не мають тих чи інших амінокислот і тому називаються біологічно неповноцінними. Біологічно повноцінні білки

містять у своєму складі весь необхідний для організму набір амінокислот у таких співвідношеннях, які забезпечують усі процеси синтезу.

3. Обмін вуглеводів його значення та регуляція.

Вуглеводи є основним джерелом енергії в організмі, надходять вони головним чином у вигляді **рослинного полісахариду - крохмалю і тваринного полісахариду - глікогену**. Вуглеводи входять до складу складових клітини, забезпечують нормальну життєдіяльність ЦНС, підтримують гомеостаз. Вуглеводи у травному каналі розпадаються до **глюкози**, з тонкого кишечника глюкоза всмоктується в кров і надходить до клітин і тканин. Концентрація глюкози в крові у нормі коливається від 4,45 до 6,65 ммоль/л. Зниження рівня глюкози в крові нижче 4,45 ммоль/л називається **гіпоглікемією**, збільшення вище 6,65 - **гіперглікемією**. Надлишок глюкози виводиться з сечею. У клітинах і тканинах вуглеводи (глюкоза) розщеплюються на воду та вуглекислий газ з вивільненням енергії, енергетична цінність 1 г вуглеводів становить 4,1 ккал (17,18 кДж). Глюкоза, яка надходить у печінку, перетворюється на **глікоген** (резервний вуглевод організму), і депонується в клітинах печінки (глікоген також може відкладатися в клітинах інших органів, зокрема у м'язах).

Процес утворення глікогену з глюкози називається **глікогенезом**, процес розпаду глікогену до глюкози під дією ферментів - **глікогенолізом**. При потребі відбувається розщеплення глікогену і утворена при цьому глюкоза надходить у кров і далі в клітини організму, де використовується. Більша частина глюкози, після перетворень у циклі Кребса, використовується при синтезі **аденозинтрифосфату (АТФ)** у процесі окислювального фосфорилування. За відсутності кисню АТФ може утворюватись за рахунок енергії гліколізу, тобто анаеробного розщеплення вуглеводів. Добова потреба людини в засвоюваних вуглеводах при фізичній праці середнього ступеня важкості становить 350-440 г. При недостатньому надходженні вуглеводів вони можуть утворюватись із білків і жирів. Регуляція вуглеводного обміну здійснюється насамперед гормонами: підшлункової залози (**інсулін**), гормоном **глюкагон** (підвищує вміст цукру в крові), гормоном мозкового шару наднирок (**адреналін**), важливий вплив на вуглеводний обмін здійснює **ЦНС**.

4. Обмін жирів.

Жири (ліпіди) - це нерозчинні у воді органічні сполуки, які містяться у живих клітинах. Ліпіди є структурними компонентами клітинних мембран, являються структурами, у яких депонуються запаси «енергетичного палива» і водночас структурами, які транспортують це паливо, вони є основою деяких тканинних структур, можуть бути біологічно активними. Ліпіди *поділяються на прості, складні та деривати*. До простих належать *нейтральні жири та воски*, до складних - *ліпоїди (фосфоліпіди, гліколіпіди, сульфоліпіди)*, до дериватів (продукти розщеплення складних або простих ліпідів) відносяться *насичені та ненасичені жирні кислоти, моно і дигліцериди, стеарини та стероїди* тощо.

Основну масу простих ліпідів у організмі становлять нейтральні жири, які використовуються головним чином як енергетичний матеріал. Теплотворна здатність жирів більше ніж у 2 рази перевищує теплотворну здатність вуглеводів і білків - при окисленні 1 г жиру до води і вуглекислого газу

виділяється 9,3 ккал (38,97 кДж). Специфічні для організму жири синтезуються з гліцерину та жирних кислот і надходять у лімфу. Надлишок жиру відкладається у вигляді запасного в підшкірній клітковині, сальниках, навколо внутрішніх органів, і відіграє роль жирового депо організму. При голодуванні жирові запаси є джерелом утворення вуглеводів. Надлишки білків і вуглеводів, що надходять до організму, перетворюються на жири. Добова потреба дорослої людини в жирах становить 1,3-1,5 г на 1 кг маси тіла.

5. Водно-сольовий обмін.

Вода є найважливішим структурним компонентом тіла, кількість її становить 60 % від маси тіла; вода є універсальним розчинником багатьох речовин. Без води людина гине через кілька діб. Надходження води регулюється потребою, ця потреба проявляється відчуттям спраги, яке виникає при збудженні *питного центру у гіпоталамусі*. Добова потреба людини у воді 2-2,5 л. Вода в організмі перебуває у вигляді сольових розчинів, основна маса її входить до складу цитоплазми клітин та плазми крові, позаклітинна вода входить до складу тканинної рідини та плазми крові. Регуляторний *вплив на обмін води* в організмі здійснюють *антидіуретичний гормон вазопресин* (задня доля гіпофіза), який зменшує виділення води, і гормон кори наднирок *альдостерон*, який збільшує виділення води.

З *неорганічних речовин* найбільше фізіологічне значення мають іони натрію, калію, кальцію, магнію, заліза, міді, сірки, фосфору, йоду, цинку. Неорганічні речовини підтримують необхідний осмотичний тиск, беруть участь у ферментативних реакціях, в регуляції кислотно-лужної рівноваги. Калій міститься переважно в клітинах, він забезпечує осмотичний тиск внутрішньоклітинної рідини, стимулює утворення ацетилхоліну, бере участь в обмінних процесах. Натрій забезпечує постійність осмотичного тиску позаклітинної рідини, бере участь у регуляції кислотно-лужної рівноваги. Хлор входить до складу соляної кислоти шлункового соку. Залізо, марганець, кобальт і мідь потрібні для кровотворення. Кальцій і фосфор - для росту кісток. Йод входить до складу гормонів щитовидної залози, сірка та цинк - підшлункової залози, бром - гіпофіза.

6. Вітаміни

Група органічних сполук різноманітної хімічної природи, які необхідні для нормальної життєдіяльності організму людини: вони входять до складу ферментів, беруть безпосередню участь в обміні речовин, забезпечують засвоєння поживних речовин тканинами організму.

Відсутність (*авітаміноз*) або недостатність (*гіповітаміноз*) в організмі якого-небудь вітаміну може призвести до розвитку патологічних змін, як і перебільшення кількості в організмі якого-небудь вітаміну (*гіпервітаміноз*). До організму вітаміни надходять з кормом, деякі вітаміни синтезуються мікрофлорою кишок. Вітаміни поділяються на дві групи: **жиророзчинні і водорозчинні**.

Вітамін А (ретинол) жиророзчинний, при його відсутності у молодняку зупиняється ріст, знижується імунітет, порушується сутінковий зір. Вітамін міститься в жирі печінки морських тварин і риб, вершковому маслі, молоці,

жовтку яєць. У моркві, листі петрушки, абрикосах міститься попередник вітаміну А - **каротин**, з якого в клітинах печінки і кишківника утворюється ретинол.

Кальциферолі (вітаміни групи Д) - регулюють обмін фосфору та кальцію, сприяють їх усмоктуванню з кишківника і відкладанню в кістках. Вітаміни містяться в рибацькому жирі, ікрі, вершковому маслі, молоці, жовтку яєць.

Токоферолі (вітаміни групи Е) - антиокислювачі. Токоферолі беруть участь в обмінних процесах у м'язовій тканині, синтезі білків у печінці, входять до складу мембрани клітини, стимулюють роботу серцевого м'яза. Містяться в зелених листках рослин, особливо в салаті, плодах шипшини, обліпихи, у м'ясі, яйцях, рослинних маслах.

Філохінони (вітаміни групи К) - антигеморагічні; вони беруть участь у синтезі протромбіну та інших прокоагулянтів, є стимуляторами скорочувальної функції непосмугованої м'язової тканини кишківника, матки, бронхів. Містяться в зеленій капусті, шпинаті, моркві, листках кропиви, печінці, і синтезуються мікрофлорою товстої кишки.

Вітамін В₁ (тіамін) антиневротичний; бере участь в обміні вуглеводів, білків і жирів, у передачі збудження в нервовій системі та ін., впливає на синтез ацетилхоліну (медіатор), забезпечує нормальний ріст і роботу серця. Тіамін міститься в хлібі, пивних дріжджах, гречаній та інших крупах, печінці.

Рибофлавін (вітамін В₂) впливає на ріст і розвиток плоду і дитини. Вітамін бере участь в окислювально-відновних реакціях організму, які особливо інтенсивно протікають у ЦНС, впливає на функцію зорового аналізатора, синтез гемоглобіну, підсилює кольорове та світлове відчуття. Міститься в хлібі, зернових і бобових культурах, яйцях, печінці тріски, м'ясі, нирках, серці, в пекарських і пивних дріжджах.

Аскорбінова кислота (вітамін С) - антицинготний, бере участь в окислювально-відновних процесах, тканинному диханні, підвищує стійкість організму до інфекцій та інтоксикацій, зміцнює стінки судин. Міститься в цибулі, лимоні, чорній смородині та ін.

7. Температура тіла. Терморегуляція

Життя тварини пов'язане з постійним витрачанням енергії, яку організм отримує за рахунок надходження і перетравлення харчових речовин. Хімічні перетворення, що відбуваються у клітинах організму в процесі обміну речовин, супроводжуються теплоутворенням. Одночасно з утворенням тепла в організмі відбувається його віддача у навколишнє середовище.

Два процеси - **теплоутворення і тепловіддача** - складають **теплообмін** організму. Одним з показників теплообміну є температура тіла, що залежить від двох факторів: утворення тепла, тобто від інтенсивності процесів обміну речовин в організмі, і віддачі тепла у зовнішнє середовище.

Здатність тварини підтримувати **постійну температуру** обумовлена складними біологічними і фізико-хімічними процесами регуляції теплоутворення. На відміну від холоднокровних (*пойкілотермних*) тварин температура тіла теплокровних (*гомойотермних*) при коливаннях температури зовнішнього середовища змінюється незначно. Сталість температури (ізотерія) тіла носить відносний характер: відкриті ділянки шкіри при низькій температурі охолоджуються швидше, ніж закриті.

Значення ізотермії полягає в тому, що вона забезпечує незалежність процесів обміну у тканинах і органах від коливань температури зовнішнього середовища. Температура закритих ділянок тіла і внутрішніх органів майже не змінюється при коливаннях температури зовнішнього середовища. Температура тіла змінюється впродовж доби на незначні величини - (0,5-0,7 °C). Максимальне її значення (37,0-37,1°C) спостерігається о 16.00-18.00 годині, мінімальні (36,2-36,0 °C) - о 3.00-4.00 годині ранку. У літніх температура тіла падає до 35,0-36,0 °C.

Головним регулятором теплопродукції являються м'язи: при інтенсивному навантаженні вони постачають до 90 % теплоти. У нормальних умовах життєдіяльності на долю м'язів приходить 65-70 % теплопродукції. Другим за значущістю джерелом теплопродукції є печінка. Підтримання теплового балансу організму здійснюється завдяки співмірності в утворенні тепла і його виділенні. Рівень теплоутворення залежить від інтенсивності обміну речовин, який відбувається з виділенням тепла (екзотермічні хімічні процеси). Віддача тепла регулюється головним чином фізичними процесами (тепловипромінювання, теплопроведення, конвекція, випаровування). Найбільша кількість тепла віддається організмом тепловипромінюванням і теплопроведенням - 60-65 %.

8. Тепловипромінювання полягає у виділенні тепла з поверхні тіла шляхом інфрачервоного випромінювання. За рахунок випромінювання організм виділяє основну масу тепла - у стані спокою за рахунок випромінювання виділяється до 60 % тепла. Інтенсивність теплопроведення і тепловипромінювання визначається в основному температурою шкіри. Хоча шкіра поганий провідник, вона має велику кількість судин; з підвищенням температури зовнішнього середовища розширюються артеріоли і капіляри шкіри, що збільшує інтенсивність процесів теплопроведення і тепловипромінювання. Зі зниженням температури зовнішнього середовища артеріоли і капіляри шкіри звужуються, кількість крові, що протікає через її судини, зменшується, знижується температура шкіри, що зменшує тепловіддачу. За рахунок цього механізму організм зберігає тепло. Виділення тепла з організму відбувається також шляхом випаровування води з поверхні тіла а також при диханні. На випаровування 1 г води з поверхні тіла витрачається 2,4 кДж (0,58 ккал) енергії.

Випаровування води з поверхні тіла відбувається при виділенні поту. Навіть за відсутності видимого потовиділення через шкіру випаровується до 0,5 л води за добу. Випаровування 1 л поту може знизити температуру тіла на 10 °C. У стані відносного спокою доросла людина виділяє у навколишнє середовище 15 % тепла шляхом теплопроведення, близько 66 % через тепловипромінювання і 19 % за рахунок випаровування води.

З підвищенням температури навколишнього середовища, при фізичному навантаженні потовиділення збільшується. Людина за добу здатна виділити з потом до 10-15 л рідини. У середньому за добу людина втрачає 0,8 л поту, а з ним 2,1 мДж (500 ккал) тепла. У процесі дихання людина за добу виділяє близько 0,5 л води. Енергія при цьому витрачається не тільки на випаровування

води з поверхні дихальних шляхів, але й на зігрівання повітря, що видихається. При фізичній роботі вентиляція легенів збільшується, а це викликає збільшення тепловіддачі. При низькій температурі навколишнього середовища (15 °C і нижче) близько 90 % добової тепловіддачі відбувається за рахунок теплопроведення і тепловипромінювання, у цих умовах потовиділення не відбувається. При температурі повітря 18-22 °C тепловіддача за рахунок теплопроведення і тепловипромінювання зменшується, але збільшуються втрати тепла шляхом випаровування вологи. Якщо температура навколишнього середовища дорівнює температурі тіла і вища за неї, то випаровування стає основним способом тепловіддачі. Внаслідок цього при великій вологості повітря, коли випаровування утруднене, може виникнути перегрів тіла і розвинути тепловий удар.

9. Регуляція теплоутворення здійснюється нейрогуморальними механізмами. Сигналом до зміни теплоутворення є імпульси з температурних рецепторів, які передаються у вищі підкіркові центри терморегуляції. **Центральний апарат терморегуляції** знаходиться у передній і задній частинах гіпоталамусу і у ретикулярній формації середнього мозку. Пошкодження гіпоталамусу супроводжується втратою здатності підтримувати постійну температуру тіла. Теплокровні тварини у цьому випадку регулюють температуру тіла по пойкилотермному типу.

Фізична терморегуляція контролюється передніми ядрами гіпоталамусу. При пошкодженні цих ядер тварина гине від перегрівання, тому що порушуються процеси тепловіддачі. Задні ядра гіпоталамусу регулюють теплоутворення шляхом підсилення обміну речовин. Виключення цих центрів викликає зниження інтенсивності тканинного обміну і переохолодження. Виконавчі команди терморегуляційних центрів передаються на скелетні м'язи, потові залози, кровоносні судини і діафрагму через спинний мозок. Отже, спинний мозок є важливим регулятором теплопродукції і тепловіддачі.

Гуморальні фактори терморегуляції - гормони і біологічно активні речовини - змінюють рівень теплопродукції і тепловіддачі через обмінні процеси у клітинах і тканинах організму.

Емоційне збудження, зміни у психічному стані здійснюють суттєвий вплив на рівень теплопродукції і тепловіддачі. При деяких видах емоцій (страх, тривожність, гнів) теплопродукція і тепловіддача різко підвищуються. «Холодний піт», «мурашки по шкірі» - це типові зміни терморегуляційних реакцій при емоційному збудженні. При м'язовій роботі температура тіла може підвищуватись до 39-40 °C.

Питання для самоконтролю:

1. Сутність обміну речовин. Водно-сольовий обмін.
2. Обмін білків, жирів та його регуляція.
3. Обмін вуглеводів, його значення та регуляція.
4. фізіологічна роль вітамінів
5. Поняття про температуру тіла, терморегуляція
6. Гомойотермія, пойкилотермія.

Тема 7. Фізіологія крові

План

1. Визначення крові.
2. Функції крові.
3. Об'єм і розподіл крові в організмі тварин.
4. Фізико-хімічні властивості крові
5. Формені елементи крові
6. Гемостаз
7. Групи крові
8. Кровотворення та його регуляція

1. Визначення крові

Внутрішнє середовище організму є сукупністю рідких середовищ, що забезпечують взаємозв'язок різних частин організму, його органів, тканин і окремих клітин. До внутрішнього середовища відносять **кров**, тканинну (**інтерстиціальну**) **рідину**, **лімфу**. У організмі зберігається відносна постійність внутрішнього середовища, що називається **гомеостазом**.

Кров - це різновид сполучної тканини, що являє собою непрозору червону рідину та складається з блідо-жовтої плазми та зважених у ній клітин - формених елементів: еритроцитів (червоних кров'яних тілець), лейкоцитів (білих кров'яних тілець) і тромбоцитів (кров'яних пластинок).

Особливістю крові як тканини є те, що:

- 1) усі її складові частини утворюються за межами судинного русла;
- 2) міжклітинна речовина тканини є рідкою;
- 3) основна частина крові знаходиться у постійному русі.

2. Функції крові

Основними функціями крові є **транспортна**, **захисна** та **регуляторна функція**. Інші функції системи крові є похідними від основних. Усі три основні функції крові пов'язані між собою та невід'ємні одна від одної.

Транспортна функція. Поеднує у собі такі основні функції як:
 - **трофічна** (поживна функція) - кров переносить необхідні для життєдіяльності органів і тканин поживні речовини (амінокислоти, моносахариди, ліпіди та інш.);
 - **респіраторна** (дихальна функція) - збагачує тканини організму O_2 і виводить з них CO_2 ;
 - **екскреторна** (функція виділення) - видаляє з організму кінцеві продукти метаболізму (вода, сечовина, сечова кислота, амоніак та інші) або речовини, що знаходяться у надлишку у певний час;
 - **терморегуляторна** - забезпечує підтримання сталої температури тіла, тепловідведення від внутрішніх органів та тепловіддачу в зовнішнє середовище.

Захисна функція. Пов'язана з наявністю **лейкоцитів**, які забезпечують клітинний та гуморальний імунітет; у складі крові містяться усі компоненти **системи комплементу**, які беруть участь у запальних процесах, опсонізують

чужорідні речовини та сприяють безпосередньому знешкодженню різних клітин і мікроорганізмів. *Лейкоцитам* притаманний *фагоцитоз* - процес, при якому лейкоцити захоплюють і перетравлюють збудників захворювань, відмерлі клітини, чужорідні частини.

Ця функція забезпечує циркуляцію крові у рідкому стані та запобігає кровотечі (гемостаз) у разі порушення цілісності судин.

Регуляторна функція. Пов'язана з надходженням у циркулюючу кров *гормонів, біологічно активних речовин і продуктів обміну*, що забезпечує зв'язок між різними органами (корелятивна функція). Завдяки регуляторній функції крові здійснюється збереження постійності внутрішнього середовища організму, водного і сольового балансу тканин (*гомеостатична функція*) температури тіла (терморегуляторна), контроль за інтенсивністю обмінних процесів, регуляція гемопоезу та інших фізіологічних функцій.

Терморегуляторна функція - кров, що циркулює, об'єднує органи, в яких виробляється тепло, з органами, які віддають тепло.

Об'єднувальна функція - кров об'єднує організм, забезпечуючи його гуморальну єдність.

Також, виділяють окрему специфічну функцію крові - наповнення кавернозних (печеристих, що мають каверни) тіл статевих органів самців і самок під час статевого збудження.

3. Об'єм і розподіл крові в організмі тварин

Загальна кількість крові у дорослих тварин у середньому складає **6-9%** від загальної маси тіла (корови, вівці - 8,0%, коні - 8,7%, свині - 7,0%, собаки - 9,3%, птахи - 8,5%). У новонароджених тварин, у зв'язку з більш високим вмістом води в організмі, об'єм крові більший ніж у фізіологічно зрілих тварин на 20-40%. В залежності від фізіологічного стану, умов утримання та годівлі об'єм крові у різних видів тварин знаходиться у межах від 5 до 13%. Такий розподіл крові в організмі називається *нормоволемією*. Після надмірного вживання води об'єм крові може збільшуватися (*гіперволемія*), а при інтенсивному потовиділенні або після фізичного навантаження - знижуватися (*гіповолемія*).

В організмі тварин кров розподіляється на дві фракції:

- *циркулююча* (55-60% від загального об'єму крові, у птиці (65-70%), яка рухається зі звичайною швидкістю кровоносними судинами;
- *депонована* (40-45%), пересувається у багато разів повільніше ніж у головному руслі або виключається з нього повністю. У крові, що депонується, більший вміст формених елементів, ніж у судинах.

Основним депо крові в організмі є печінка (до 20% від загального об'єму крові), селезінка (до 16%) та субкапілярні судинні сплетення шкіри (до 10%).

Тимчасовим депо крові є капілярна система малого кола кровообігу. Вихід із депо відбувається відповідно до потреб організму при м'язовій роботі, кровотечі та стресі. Об'єм циркулюючої крові має пристосований характер щодо підтримки адекватної потреби організму органного кровотоку і оксигенації тканин.

4. Фізико-хімічні властивості крові

Колір крові. Визначається наявністю в еритроцитах особливого білка - *гемоглобіну*. Артеріальна кров *яскраво-червоного* забарвлення, що залежить від вмісту в ній насиченого оксигеном гемоглобіну (*оксигемоглобіну*). Венозна кров має *темно-червоне з синюватим* відтінком забарвлення, що позначається наявністю в ній не тільки окисненого, але і відновленого гемоглобіну. Чим активніший орган і чим більше віддав O_2 тканинам гемоглобін, тим темнішою виглядає венозна кров.

Відносна густина крові. Коливається від 1,015 до 1,057 і залежить переважно від вмісту еритроцитів (середні показники: корови - 1,052; вівці - 1,051; коні - 1,053; свині - 1,048; собаки - 1,057; птахи - 1,050). У самців густина крові вища, ніж у самок. Відносна густина плазми крові в основному визначається концентрацією білків і складає 1,025-1,034. Густина еритроцитів - 1,080-1,090.

В'язкість крові. Визначається відношенням до в'язкості води і складає 4,5-5,5. В'язкість крові залежить головним чином від умісту еритроцитів і меншою мірою - білків плазми. В'язкість венозної крові дещо більша, ніж артеріальної, що обумовлене надходженням в еритроцити CO_2 . В'язкість крові зростає при спорожненні депо крові, що містить більше число еритроцитів. В'язкість плазми не перевищує 1,7-2,2. Плазма крові є не ньютонівською рідиною, її в'язкість залежить від температури і певного складу білків крові. Понад усе, на в'язкість плазми впливає фібриноген (в'язкість плазми на 20% вища за в'язкість сироватки) і глобуліни (особливо γ -глобуліни). Найбільш важливим чинником, що призводить до зміни в'язкості плазми, є не абсолютна кількість білків, а їх співвідношення: альбуміни/глобуліни, альбуміни/фібриноген.

Осмотичний тиск крові - сила, яка примушує переходити розчинник (для крові - вода) через напівпроникну мембрану з менш концентрованого у більш концентрований розчин. Осмотичний тиск крові є гомеостатичною константою і складає у середньому 7,6 атм (у різних видів ссавців межа коливання 7,0-7,8 атм., у птиці - 7,6-7,9). Близько 60% осмотичного тиску крові створюється $NaCl$.

Онкотичний тиск крові (колоїдно-осмотичний тиск). Онкотичним тиском називають осмотичний тиск, який створюється білками у колоїдному розчині. У середньому онкотичний тиск плазми становить 0,03-0,04 атм. (25-30 мм.рт.ст.). Цей показник більшою мірою залежить від альбумінів (80% онкотичного тиску створюють альбуміни), що пов'язано з їх концентрацією та фізико-хімічними властивостями.

Онкотичний тиск грає важливу роль в регуляції обміну води. Чим більший його показник, тим більше води утримується у судинному руслі і тим менше її переходить у тканини і навпаки.

Кров має слабо лужну реакцію. У нормі рН крові у різних видів тварин знаходиться у межах 7,2-7,68 (середні показники: корови, свині - 7,43, вівці - 7,35, коні - 7,38, собаки - 7,50, птахи - 7,48). Коливання рН крові в організмі тварин у край незначні. Так, в умовах спокою рН артеріальної крові трохи вища ніж венозної.

У клітинах і тканинах рН досягає 7,2 і навіть 7,0, що залежить від утворення в них у процесі обміну речовин “кислих” продуктів метаболізму. При різних фізіологічних станах рН крові може змінюватися як у кислу (до 7,2), так і у лужну (до 7,6) сторону. Більш значні відхилення рН супроводжуються важкими наслідками для організму. Так, при рН крові 6,95 тварина непритомніє і, якщо ці зрушення в найкоротший строк не ліквідовуються, - неминуча гибель.

Якщо ж концентрація іонів водню зменшується і рН стає рівним 7,8, то настають важкі судоми (тетанія), що також може привести до загибелі.

Буферні системи крові. В організмі тварин завжди є умови для зрушення

активної реакції крові у кислу (ацидоз) або лужну (алкалоз) сторону, що може привести до зміни рН крові.

- *гемоглобінова* (Hb/KHb) -- на її частку приходить 75% буферної ємності крові, вона є найпотужнішою з буферних систем;

- *карбонатна буферна система* ($\text{H}_2\text{CO}_3/\text{NaHCO}_3$) - за свою потужністю займає друге місце;

- *фосфатна буферна система* ($\text{NaH}_2\text{PO}_4/\text{Na}_2\text{HPO}_4$);

- *метаболична буферна система*;

- *буферна система білків плазми крові* - виконують роль буфера, оскільки володіють амфотерними властивостями: у кислому середовищі поведуться як луги, а в лужному - як кислоти.

Буферні системи крові стійкіші до дії кислот, ніж до дії лугів. Лужні солі слабких кислот, що містяться у крові, утворюють, так званий, лужний **резерв крові**. Його величина визначається тією кількістю CO_2 , яка може бути зв'язана 100 мл крові при напруженні CO_2 , рівному 40 мм. рт. ст.

Склад плазми крові. Плазма є рідкою прозорою частиною крові слабо-жовтого кольору. Вона складається з води (90-92%) та сухого залишку (8-10%).

До сухого залишку входять органічні (7-9%) і неорганічні (біля 1%) речовини.

Органічні речовини. До їх складу входять білки, ліпіди (холестерин, фосфоліпіди, тригліцериди, жирні кислоти), вуглеводи (90% - глюкоза), небілкові азотовмісні речовини (амінокислоти, сечовина, сечова кислота, амоніак, креатинін), біологічно активні речовини (гормони, вітаміни).

Білки плазми. Вміст загального білка у крові різних видів тварин у нормі складає 6-8% від маси плазми. Основними білками плазми є альбуміни та глобуліни. Співвідношення альбумінів і глобулінів називається білковим коефіцієнтом (у коней більше одиниці, у свиней і великої рогатої худоби менше одиниці). Невелика кількість приходить на фібриноген (біля 5%).

За функціями виділяють три основні групи білків:

1. Транспортні білки. Багато біологічно активних речовин, метаболітів, ксенобіотиків, металів та неметалів транспортуються в крові у зв'язаному стані із специфічними білками плазми - транспортерами. До них відносять альбуміни (переносять: жирні кислоти, білірубін, гормони щитоподібної залози, стероїдні гормони, солі жовчних кислот), аполіпопротеїни (тригліцериди, фосфоліпіди, холестерин), трансферин (залізо), транскобаламін (вітамін B12), церулоплазмін (мідь) та інші.

2. **Білки, що беруть участь в імунних реакціях.** До цієї групи відносять різні класи імуноглобулінів і білки комплементу. Імуноглобуліни є основою системи специфічного захисту. Білки системи комплементу здійснюють неспецифічний захист в організмі тварин.

3. **Білки системи зсідання крові.** Розрізняють **коагулянти** та **антикоагулянти**. Обидві групи білків забезпечують рівновагу між процесами формування та руйнування тромбу.

Неорганічні речовини. Електролітний склад плазми крові (відповідає також і сироватці крові під якою розуміють плазму крові, позбавлену фібриногену) представлений **катіонами** Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Fe^{3+} , Zn^{2+} , Cu^{2+} і **аніонами** Cl^- , HCO_3^- , HPO_4^{2-} , HSO_4^{2-} , органічними кислотами і протеїнами.

5. Формені елементи крові

Усі формені елементи крові - **еритроцити** (червоні кров'яні тільця), **лейкоцити** (білі кров'яні тільця) і **тромбоцити** (крів'яні пластинки, бляшки) - утворюються у кістковому мозку з єдиної поліпотентної стовбурової клітини.

У кістковому мозку всі кровотворні клітини зібрані у грона, оточені фібробластами та ендотеліальними клітинами. Дозрілі клітини пробивають собі шлях крізь щілини, утворені фібробластами та ендотелієм, у синуси, звідки надходять у венозну кров.

Не дивлячись на те, що всі клітини крові є нащадками єдиної кровотворної клітини, вони несуть різні специфічні функції, в той же час спільність походження наділила їх і загальними властивостями. Усі клітини крові, незалежно від їх специфіки, беруть участь у транспорті різних речовин, виконують захисні і регуляторні функції.

6. Еритроцити

Еритроцити (від грецьких слів: $\epsilon\rho\upsilon\theta\rho\acute{o}\varsigma$ - червоний та $\kappa\acute{\upsilon}\tau\omicron\varsigma$ - вмістище, клітина). Вперше були виявлені Марчелло Мальпігі (1661) у крові жаби, а Антоніо ван Левенгук (1673) показав, що вони також присутні в крові людини і ссавців. Еритроцити ссавців не містять ядер, мають дископодібну, двоякувигнуту форму. Діаметр еритроцитів складає 4,5-8,3 мкм, (нормоцити). Клітини з меншим діаметром називаються мікроцитами, а з більшим - макроцитами. Виключенням є еритроцити верблюда, оленя та лами, які мають овальну форму. У птиці, амфібій, рептилій та риб еритроцити також мають овальну форму але містять ядро. Завдяки особливій формі еритроцита його дифузійна поверхня збільшується в 1,5 рази (загальна поверхня їх у 15000 разів перевищує поверхню тіла тварини), що сприяє кращому транспортуванню газів. Специфічна форма також забезпечує проходження еритроцитів через капіляри з меншим від нього діаметром. Форма і деформабельність (здатність до зворотних змін розмірів і форми) еритроцитів підтримуються ліпідами мембран - фосфоліпідами, гліколіпідами і холестерином. У склад цитоскелету мембран еритроцитів входять білки. Крім структурних білків, це в основному зв'язані з оболонкою ензими - АТФази, що здійснюють активний транспорт іонів у клітину. Вони необхідні для підтримання всередині клітини властивої концентрації електролітів. Потрібна для утворення АТФ енергія походить від анаеробного гліколізу. До 52% маси мембран складають глікопротеїни. Вони

містять сіалові кислоти, що надають негативний заряд еритроцитам, відштовхуючи їх один від одного.

Функції еритроцитів. Основною функцією еритроцитів є *транспортна*, сутність якої полягає у перенесенні O_2 від альвеол легень до тканин, а CO_2 - навпаки, від тканин до легень, а також перенос на своїй поверхні амінокислот і біологічно активних речовин. Функція *регуляції pH* крові відбувається за рахунок наявності гемоглобінової буферної системи. *Захисна функція* полягає у адсорбції на поверхні токсичних речовин, а також *участі еритроцитів у зсіданні крові* за рахунок вмісту деяких факторів зсідання та протизсідуючої системи крові.

Кількість еритроцитів у крові. У ссавців вміст еритроцитів коливається у межах від 5,0 до 12,7 млн/мкл ($10^{12}/л$, Т/л). У великої рогатої худоби - 5,6-9,0 млн/мкл, коні - 8-10 млн/мкл, свині - 5,5-8,5 млн/мкл, вівці - 7,5-12,0 млн/мкл, собаки - 5,5-8,5 млн/мкл, птахи - 2,2-4,5 млн/мкл. Підвищення кількості еритроцитів називається *еритроцитозом*, зменшення кількості еритроцитів - *еритропенія*.

Сукупність еритроцитів усієї крові називають еритроном. Термін “еринтрон” запропонований У. Каслом для позначення маси еритроцитів, які знаходяться у циркулюючій крові, кров'яному депо і кістковому мозку. Кількість еритроцитів залежить від віку тварин, статі (у самок менша кількість еритроцитів у порівнянні з самцями, що пов'язано зі стимулюючим впливом андрогенів на еритроцитоз), фізіологічного стану, м'язового навантаження.

Гемоглобін і його сполуки. Гемоглобін (Hb) (від грецького αἷμα - кров, і латинського globus - куля) - хромопротеїд, з молекулярною масою 64,5 кДа. Це дихальний пігмент крові, який є основним компонентом еритроцитів і забезпечує перенесення O_2 та CO_2 .

Гемоглобін складається з білка - **глобіну** (96,2%) і простетичної групи - **гема** (3,8%). Молекула гемоглобіну - тетрамер, що містить 4 молекули гема. Вони ковалентно пов'язані з однією молекулою глобіну. Гем має у своєму складі атом Fe^{2+} , здатний приєднувати і віддавати молекулу O_2 . При цьому валентність заліза не змінюється.

У крові тварин встановлено наступний вміст гемоглобіну: велика рогата худоба - 95-125 г/л, коні - 90-140 г/л, вівці - 90-135 г/л, свині - 90-120 г/л, собаки - 120-180 г/л, птахи - 90-130 г/л.

Типи гемоглобіну.

1. *Ембріональний Hb* - з'являється в ембріонів 19-денного віку (велика рогата худоба), присутній в еритроїдних клітинах у 3-6 місячних плодів.
2. *Фетальний Hb* (HbF, від лат. fetus - плід) - з'являється у плодів 2-9-місячного віку та складає 90-95% усього гемоглобіну плода. Після народження його кількість поступово зменшується і до 8-го місяця постнатального розвитку складає 1%.
3. *Дефінітивний Hb* (два типи HbA, HbA₂, від лат. adultus - дорослий) - основний тип у дорослих тварин (HbA складає 96-98% усього гемоглобіну, HbA₂ - 1-3%). Відмінності у будові білкової частини визначаються спорідненістю гемоглобіну до оксигену. У фетального Hb вона набагато більше

ніж у HbA. Це допомагає плоду не відчувати гіпоксії при відносно низькому парціальному тиску O₂ в його крові.

Форми гемоглобіну. Гемоглобін володіє здатністю утворювати з різними сполуками такі форми:

-оксигемоглобін (HbO₂) - сполука з киснем;

-карбогемоглобін (HbCO₂) - сполука з CO₂;

- дезоксигемоглобін,

-відновлений або редукований (HHb) - гемоглобін який віддав O₂, але ще не приєднав CO₂;

-карбоксигемоглобін (HbCO) - сполука з окисом вуглецю (отруєння чадним газом), дуже стійка, не спроможна переносити O₂;

- метгемоглобін (MetHb) - утворюється під дією сильних окисників (нітрати, нітрити, ферроціаніди, лікарські препарати (сульфаніламід, місцеві анестетики та ін.), які змінюють валентність з Fe²⁺ до Fe³⁺, не переносить O₂; глікозильований Hb - зв'язує d-глюкозу (його вміст збільшується при цукровому діабеті пропорційно вмісту глюкози у плазмі).

У скелетних м'язах і міокарді знаходиться м'язовий гемоглобін - міоглобін. Його простетична група ідентична гемоглобіну крові, а білкова частина - глобін має меншу молекулярну масу. Зв'язує до 14% загальної кількості O₂ в організмі. Відіграє важливу роль при роботі м'язів (при скороченні м'язів їх кровоносні капіляри стискаються, що перешкоджає проникненню O₂ до м'язів, але за рахунок O₂, зв'язаного з міоглобіном, деякий час постачання зберігається).

Кольоровий показник. Про вміст в еритроцитах гемоглобіну судять по кольоровому показнику (Fi, від farb - колір, index - показник). У середньому, цей показник у різних видів тварин коливається від 0,7-1,2. Кольоровий показник важливий для діагностики анемії різної етіології.

Гемоліз. Гемолізом називають руйнування оболонки еритроцитів, що супроводжується виходом із них гемоглобіну в плазму крові, яка забарвлюється при цьому в червоний колір і стає прозорою ("лакова кров"). Таке руйнування еритроцитів відбувається внаслідок як внутрішніх дефектів клітин (спадковість), так і під впливом різних факторів мікрооточення.

Види гемолізу:

Осмотичний гемоліз виникає при зменшенні осмотичного тиску (у гіпотонічному розчині), що спочатку призводить до набухання, а потім до руйнування еритроцитів.

Хімічний гемоліз відбувається за впливу речовин, які руйнують білково-ліпідну оболонку еритроцитів (ефір, хлороформ, алкоголь, бензол, жовчні кислоти, сапонін і ін.).

Механічний гемоліз виникає при сильних механічних діях на кров, наприклад, при сильному струшуванні ампули з кров'ю.

Термічний гемоліз спостерігається при заморожуванні та розморожуванні крові.

Біологічний гемоліз розвивається при переливанні несумісної крові, при укусах деяких змій, під впливом імунних гемо лізинів тощо.

Швидкість осідання еритроцитів (ШОЕ). Якщо кров з антикоагулянт (цитрат натрію) помістити у пробірку, яка розташована вертикально, то через

деякий час відбувається осідання еритроцитів. Ця реакція відображає зміни фізико-хімічних властивостей крові. Виражається у міліметрах висоти стовпа плазми, який з'являється над шаром еритроцитів за одиницю часу (зазвичай за годину). У різних видів тварин ШОЕ проходить з різною швидкістю. Реакція протікає більш швидко у непарнокопитних. ШОЕ за годину: у коней - 20-50 мм; у великої рогатої худоби - до 10 мм; у свиней - до 12 мм; у собак - до 13 мм.

Тривалість циркуляції еритроцитів у кров'яному руслі у різних тварин неоднакова, в середньому 120 діб. У корів - 120-160 діб, у коней - 100 діб, вівці - 130 діб.

Руйнування еритроцитів проходить у печінці, селезінці, у кістковому мозку за рахунок мононуклеарної фагоцитарної системи. Продукти розпаду еритроцитів також є стимуляторами еритропоезу.

Лейкоцити

Лейкоцит (від грецьких слів: *λευκος* - білий та *κυτος* - вмістище, клітина) різняться між собою як морфологічно, так і за своїми функціями в організмі.

Загальна характеристика. Лейкоцити - це безбарвні ядерні клітини периферичної крові різної форми та розміру.

Класифікація лейкоцитів

Залежно від наявності у цитоплазмі гранул лейкоцити поділяють на
- *Гранулоцити (зернисті)* відносять *нейтрофіли, еозинофіли та базофіли*
- *Агранулоцити (незернисті)* - *моноцити та лімфоцити*

Процентне співвідношення окремих форм лейкоцитів крові називається *лейкоцитарною формулою або лейкограмою*.

Від здатності фарбуватися відповідними барвниками свою назву клітини зернистого ряду отримали.

- *Еозинофіли* зберуть кислий барвник - еозин,

- *базофіли* - лужний - гематоксилін,

- *нейтрофіли* - як один, так і другий.

За формою ядра лейкоцити також класифікують як:

- *Полінуклеарні* (гранулоцити мають подрібнене ядро різноманітної форми)

- *Мононуклеарні* (агранулоцити містять неподрібнене ядро).

Лейкоцити використовують рух крові як засіб пасивного транспорту.

Вони мають скоротливі білки (актин, міозин) та здібні до активного переміщення, що дозволяє їм виходити за межі кровоносних судин у тканини, проникаючи поміж ендотеліальних клітин - *діapedез*.

Основна функція лейкоцитів - участь у захисних реакціях. Вони формують в організмі тварин потужний кров'яний та тканинний бар'єри проти мікробної, вірусної та паразитарної інфекції, підтримують тканинний гомеостаз і регенерацію тканин.

Кількість лейкоцитів у крові. У тварин (ссавців) вміст лейкоцитів коливається у межах від 6,0 до 16,0 тис/мкл (109/л, Г/л). У великої рогатої худоби - 6,0-9,0 Г/л, коні - 7-12 Г/л, свині - 8-16 Г/л, вівці - 6-11 Г/л, собаки - 8,5-10,5 Г/л, птахи - 20-40 Г/л.

Збільшення кількості лейкоцитів називається лейкоцитозом, зменшення - лейкопенією.

Характеристика окремих видів лейкоцитів

Базофіли. У крові тварин базофілів дуже мало (0,6-1,5%), зазвичай вони круглої або округло-овальної форми, діаметром 8-15 мкм (у коней і корів дещо більше). Тривалість життя базофілів 8-12 діб, час циркуляції у периферичній крові декілька годин. Функція базофілів обумовлена наявністю у них ряду біологічно активних речовин. Основними речовинами є *гістамін* (розширює капіляри, що сприяє розсмоктуванню і загоєнню), *гепарин* (протизгортаюча речовина, перешкоджає зсіданню крові в осередку запалення) та *гіалуронова кислота* (впливає на проникність судинної стінки). Особливо важливу роль ці клітини грають *при алергічних реакціях*. Кількість базофілів різко зростає при лейкозі внаслідок стресу та несуттєво збільшується при запаленні.

Нейтрофіли. Найбільш чисельний вид гранулоцитів (30-51,5%) округлої форми діаметром від 7,0 до 15,0 мкм називають **мікрофагами**. Залежно від ступеня зрілості і форми ядра у периферичній крові виділяють юні, паличкоядерні і сегментноядерні нейтрофіли. Тривалість циркуляції нейтрофілів у крові складає в середньому 7 год., потім вони мігрують у тканини. Здатні до амебоподібного руху і виділяють протеолітичні ферменти, які здатні розчиняти білки кісткового мозку і капілярів. Володіють фагоцитарною активністю, поглинаючи бактерії та продукти розпаду тканин, розщеплюючи їх структуру лізосомальними ферментами (до 20-30 бактерій). Нейтрофіли здатні адсорбувати антитіла і переносити їх до місця запалення, беруть участь у забезпеченні імунітету. За впливу продуктів, що виділяються нейтрофілами, посилюється мітотична активність клітин, прискорюються процеси репарації, стимулюється гемопоез і розчинення фібринового згустку.

Еозинофіли. У крові кількість еозинофілів - до 7% усіх лейкоцитів. Це великі (особливо у коней) круглі клітини діаметром 8,2-19,8 мкм. Після дозрівання у кістковому мозку еозинофіли декілька годин (близько 3-4 год.) знаходяться в циркулюючій крові, а потім мігрують у тканини, де тривалість їх життя складає 8-12 діб. Володіють фагоцитарною активністю (найбільш інтенсивно фагоцитують коки). Грають важливу роль у знешкодженні та руйнуванні токсинів білкового походження, чужорідних білків та імунних комплексів. Еозинофіли захоплюють гістамін і руйнують його за допомогою ферменту гістамінази. У їх складі знаходиться чинник, який гальмує виділення гістаміну базофілами і тучними клітинами. Надзвичайно велика роль еозинофілів, що здійснюють цитотоксичний ефект у боротьбі з гельмінтами, їх яйцями і личинками. У еозинофілах містяться катіонні білки, які впливають на зсідання крові. Вміст еозинофілів у периферичній крові схильний до добових коливань, що пов'язано з рівнем глюкокортикоїдів.

Моноцити - найбільші клітини периферичної крові (від 10,0 до 20,0 мкм), їх називають **макрофагами** (3-7% усіх лейкоцитів). Ці клітини округлої, іноді правильної форми, з добре вираженою цитоплазмою. Моноцити володіють вираженою фагоцитарною активністю. Вони знаходяться в крові 2-3 доби, потім виходять в навколишні тканини, де, досягнувши зрілості, диференціюються у рухливі тканинні макрофаги. У тканинах міститься в 25 разів більше моноцитів, ніж у крові. **Моноцити здатні фагоцитувати мікроби у кислому середовищі, коли нейтрофіли не активні. Фагоцитують мікроби (здатні поглинути до 100**

мікробів), мертві лейкоцити, пошкоджені клітини тканин, моноцити очищують місце запалення і готують його для регенерації.

Моноцити синтезують окремі компоненти системи комплементу. Активовані моноцити і тканинні макрофаги продукують цитотоксини, інтерлейкіни, фактор некрозу пухлин, інтерферон, тим самим забезпечуючи протипухлинний, противірусний, протимікробний і протипаразитарний імунітет; беруть участь у регуляції гемопоезу. Макрофаги беруть участь у формуванні специфічної імунної відповіді організму. Вони розпізнають антиген і переводять його у так звану імуногенну форму (презентація антигену).

Лімфоцити. Лімфоцити є центральною ланкою імунної системи організму. Складають 40-65% загального числа лейкоцитів, які циркулюють у крові: велика рогата худоба - 50-60%, свині - 45-60%, вівці - 55-65%, кури - 45-65%. У собак і коней кількість лімфоцитів у крові менша - 20-40%.

Лімфоцити є округлими клітинами, з круглим або овальним ядром, які не мають зернистості. За розміром лімфоцити гетерогенні, їх діаметр коливається від 4,5 до 18 мкм (малі лімфоцити - 4,5-6,5 мкм, середні - 6,5-10,0 мкм, великі - 10,0-18,0 мкм). Малі складають 95% загального числа лімфоцитів і, на відміну від великих і середніх, нездатні до мітозу. Проте, при дії фітогемаглютинінів малі лімфоцити перетворюються на великі та середні, вступають у мітотичний цикл і діляться. Більшість малих лімфоцитів відносяться до довгоживучих форм (термін життя може досягати тривалості життя особини), що багато разів циркулюють між лімфою і кров'ю. Термін життя короткоживучих форм - 3-6 діб. Руйнування лімфоцитів призводить до пригнічення імунологічної реактивності організму.

Лімфоцити здійснюють формування специфічного імунітету, синтез антитіл, лізис чужорідних клітин, реакцію відторгнення трансплантата, забезпечують імунну пам'ять. Лімфоцити утворюються у кістковому мозку, а потім надходять у судинне русло. Диференціювання проходять у тканинах.

Морфологічно лімфоцити крові відрізняються лише розмірами, а за функціями поділяються на декілька типів - *Т-лімфоцити, В-лімфоцити та нульові лімфоцити.*

Лімфоцити, дозрівання яких відбувається у загрудинній залозі (тимусі), називаються **Т-лімфоцитами** (тимусзалежні).

Розрізняють п'ять основних форм Т-лімфоцитів.

- Т-кіллери (вбивці) - здійснюють реакції клітинного імунітету, лізують чужорідні клітини, збудників інфекційних захворювань, пухлинні клітини, клітини-мутанти;
- Т-хелпери (помічники), взаємодіючи з В-лімфоцитами, перетворюють їх на плазматичні клітини, тобто допомагають перебігу гуморального імунітету;
- Т-супресори (пригнічують) - блокують надмірні реакції В-лімфоцитів;
- Т-ампліфайери - підсилюють функцію Т- і В-лімфоцитів, проте більшою мірою впливають на Т-лімфоцити; Т-клітини пам'яті зберігають інформацію про антигени, що діяли раніше, тим самим регулюють так звану вторинну імунну відповідь, яка виявляється у коротші терміни, оскільки випадають основні стадії цього процесу. Є також Т-хелпери та Т-супресори, які регулюють клітинний імунітет.

В-лімфоцити (бурсозалежні) проходять диференціацію у ссавців в лімфоїдній тканині кишок, піднебінних і глоткових мигдалин. В-лімфоцити здійснюють реакції гуморального імунітету. Більшість В-лімфоцитів є *антитілопродуцентами*. В-лімфоцити у відповідь на дію антигенів у результаті складних взаємодій з Т-лімфоцитами і моноцитами перетворюються на *плазматичні клітини*. Плазматичні клітини виробляють антитіла, які розпізнають і специфічно зв'язують відповідні антигени.

Розрізняють 5 основних класів антитіл, або імуноглобулінів: IgA, IgG, IgM, IgE, IgD. **0-лімфоцити** не проходять диференціювання в органах імунної системи, але, при необхідності, здатні перетворюватися на Т- і В-лімфоцити.

Тромбоцити (від грецьких слів: $\theta\rho\omicron\mu\beta\omicron\varsigma$ - згусток і $\kappa\upsilon\tau\omicron\varsigma$ - вмістище, клітина) або кров'яні пластинки - це без'ядерні, плоскі клітини неправильної округлої форми з рваними краями та потовщеннями посередині діаметром від 1 до 3-5 мкм. Час циркуляції у крові не перевищує 7 діб, після чого вони потрапляють у селезінку та легені, де руйнуються. Кількість тромбоцитів у крові тварин змінюється в залежності від фізіологічного стану (стать, вік, сон, навантаження організму та ін.). У ссавців вміст тромбоцитів коливається у межах від 125 до 900 тис/мкл (109/л, Г/л). У великої рогатої худоби - 260-700 Г/л, коні - 200-500 Г/л, свині - 180-300 Г/л, вівці - 270-510 Г/л, собаки - 200-600 Г/л, птахи - 32-100 Г/л.

Збільшення кількості тромбоцитів у периферичній крові називається тромбоцитозом, зменшення - тромбоцитопенією.

Головною функцією тромбоцитів є участь в гемостазі. Тромбоцити здатні прилипати до чужорідної поверхні (*адгезія*), а також склеюватися між собою (*агрегація*) під впливом різноманітних причин. Тромбоцити виділяють ряд біологічно активних речовин: серотонін, адреналін, норадреналін, а також речовини, що отримали назву пластинчастих чинників зсідання крові.

Тромбоцити здатні виділяти з клітинних мембран арахідонову кислоту і перетворювати її на тромбокساني, які, у свою чергу, підвищують агрегаційну активність тромбоцитів. Є повідомлення, що вони здатні до пересування за рахунок утворення псевдоподій і фагоцитозу чужорідних тіл, вірусів, імунних комплексів, тим самим, виконуючи захисну функцію.

Тромбоцити утворюються в червоному кістковому мозку з гігантських клітин мегакаріоцитів. Продукція тромбоцитів регулюється тромбоцитопоетинами.

Гемостаз

Гемостаз ($haimatos$ - кров, $stasis$ - зупинка). Система гемостазу є сукупністю механізмів, які забезпечують збереження рідкого стану крові, попередження і зупинку кровотеч, а також цілісність кровоносних судин. У системі гемостазу беруть участь фактори зсідання, антикоагулянти і фібринолітична система крові.

Фактори зсідання крові. Міжнародний комітет з номенклатури факторів зсідання крові позначив плазмові чинники римськими цифрами в порядку їх хронологічного відкриття.

I - фібриноген. Білок, в процесі зсідання крові під впливом тромбіну перетворюється на фібрин.

II - протромбін. Білок, синтезується у печінці за участі вітаміну К, у процесі зсідання крові перетворюється на тромбін.

III - тромбопластин. Перетворює протромбін на тромбін. Виділяють два види тромбопластину: тканинний і кров'яний. Тканинний тромбопластин неактивний, він активується при пошкодженні тканин і, у свою чергу, запускає процес плазмового гемостазу; кров'яний тромбопластин знаходиться в активній формі.

IV - іони кальцію. Потенціюють більшість факторів зсідання крові.

V - проакцелерин. Потенціює перетворення протромбіну на тромбін.

VI - активатор фактора V.

VII - проконвертин. Синтезується в печінці за участю вітаміну К, активує тканинний тромбопластин.

VIII - антигемофілійний глобулін А. Бере участь в утворенні кров'яного тромбопластину.

IX -фактор Крістмаса. Бере участь в утворенні кров'яного тромбопластину.

X - фактор Стюарта-Прауера. Бере участь в утворенні тромбіну, кров'яного і тканинного тромбопластину.

XI - попередник плазмового тромбопластину. Бере участь у його утворенні.

XII - контактний фактор (фактор Хагемана), активується у присутності прекалікреїну і високомолекулярного кініногену. Запускає процес зсідання крові при її контакті з чужорідною поверхнею.

XIII - фібринстабілізуючий фактор. Переводить нестабільний фібрин у стабільний.

Фактор Флетчера (плазмовий прекалікреїн) бере участь в реакціях коагуляції у контактній фазі. Якщо цього фактора немає в організмі, порушується загальний час зсідання крові.

Фактор Фітцджералда (високомолекулярний кініноген плазми) бере участь в активації фактора XI, прискорює дію фактора XII.

Фактор Віллебранда складає 99% усього комплексу фактора VIII і забезпечує адгезію тромбоцитів до судинної стінки, особливо у дрібних капілярних судинах.

Гемостаз - це трифазний процес, який складається з:

1. Судино-тромбоцитарного гемостазу (триває 3-5 хв.);
2. Коагуляційного гемостазу (триває 5-10 хв.);
3. Фібринолізу (триває 48-72 год.).

Судино-тромбоцитарний гемостаз. Зводиться до утворення тромбоцитарного тромбу. Умовно його ділять на три стадії:

- 1) *тимчасовий (первинний) спазм судин;*
- 2) *утворення тромбоцитарної пробки* за рахунок адгезії (прикріплення до пошкодженої поверхні) і агрегації (склеювання між собою) тромбоцитів;
- 3) *ретракція (скорочення і ущільнення) тромбоцитарної пробки.*

Коагуляційний гемостаз (зсідання крові) - це каскадний ферментативний процес, у якому послідовно проходить активація факторів зсідання і утворення їх комплексів. Суть зсідання крові полягає в переході розчинного білка крові

фібриногену в нерозчинний фібрин, внаслідок чого утворюється щільний фібриновий тромб.

Процес зсідання крові здійснюється в три послідовні фази.

Перша фаза є найскладнішою і найтривалішою. Відбувається утворення активного ферментативного комплексу - протромбінази, що є активатором протромбіну. В утворенні цього комплексу беруть участь тканинні і кров'яні фактори. В результаті формуються тканинна і кров'яна протромбінази. Утворення тканинної протромбінази починається з активації тканинного тромбопластину (утворюється при пошкодженні стінок судини і навколишніх тканин). Разом із VII фактором та іонами кальцію він активує фактор X. У результаті взаємодії активованого фактора X з фактором V і фосфоліпідами тканин або плазми утворюється тканинна протромбіназа. Цей процес триває 5-10 с. Утворення кров'яної протромбінази починається з активації фактора XII при його контакті з волокнами колагену пошкоджених судин. У активації і дії фактора XII беруть участь також високомолекулярний кініноген і калікреїн. Потім фактор XII активує фактор XI, утворюючи з ним комплекс. Активний фактор XI спільно з фактором IV активує фактор IX, який, у свою чергу, активує фактор VIII. Потім відбувається активація фактора X, який утворює комплекс з фактором V та іонами кальцію, чим закінчується утворення кров'яної протромбінази. У цьому процесі також бере участь тромбоцитарний фактор 3. Цей процес триває 5-10 хвилин.

Друга фаза. Під впливом протромбінази відбувається перехід протромбіну в активний фермент тромбін. У цьому процесі беруть участь фактори IV, V, X.

Третя фаза. Розчинний білок крові фібриноген перетворюється на нерозчинний фібрин, створюючи основу тромбу. Спочатку під впливом тромбіну відбувається утворення фібрин-мономеру. Потім за участю іонів кальцію утворюється розчинний фібрин-полімер. Під впливом фібринстабілізуючого фактора XIII відбувається утворення нерозчинного фібрин-полімеру, стійкого до фібринолізу. У фібринових нитках осідають формені елементи крові, зокрема еритроцити, і формується кров'яний згусток або тромб, який закупорює рану.

Після утворення згустку починається процес ретракції, тобто ущільнення і закріплення тромбу в пошкодженій судині. Це відбувається за допомогою скоротливого білка тромбоцитів тромбостеніну та іонів кальцію. Через 2-3 год. згусток стискається до 25-50% від свого первинного об'єму і проходить віджимання сироватки, тобто плазми, позбавленої фібриногену. За рахунок ретракції тромб стає щільнішим і стягує краї рани.

Фібриноліз - це процес розщеплення фібринового згустку, в результаті якого відбувається відновлення просвіту судини. Фібриноліз починається одночасно з ретракцією згустку, але йде повільніше. Це теж ферментативний процес, який здійснюється під впливом плазміну (фібринолізину). Плазмін розщеплює фібрин на окремі поліпептидні ланцюги, внаслідок чого відбувається лізис (розчинення) фібринового згустку. Якщо немає умов для фібринолізу, то можливе утворення тромбу.

Протизсідаячі механізми. Разом з речовинами, що сприяють зсіданню крові, у кровотоку знаходяться речовини, які перешкоджають гемокоагуляції. Вони називаються природними антикоагулянтами. Одні антикоагулянти постійно знаходяться у крові. Це первинні антикоагулянти (антитромбопластини, антитромбіни, гепарин). Вторинні антикоагулянти утворюються в процесі зсідання крові і фібринолізу (антитромбін I або фібрин, який адсорбує та інактивує тромбін).

До факторів, що прискорюють процес зсідання крові, відносять:

- 1) *тепло*, оскільки зсідання крові є ферментативним процесом;
- 2) *іони кальцію*, оскільки вони беруть участь в усіх фазах гемокоагуляції;
- 3) *контакт крові з шорсткою поверхнею* (враження судин атеросклерозом, судинні шви в хірургії);
- 4) *механічні впливи* (тиск, роздроблення тканин, оскільки це приводить до руйнування формених елементів крові і виходу факторів зсідання крові).

До чинників, що уповільнюють і запобігають гемокоагуляції, відносять:

- 1) зниження температури;
- 2) цитрат і оксалат натрію (зв'язують іони кальцію);
- 3) гепарин (пригнічує всі фази гемокоагуляції);
- 4) гладенька поверхня (гладенькі шви при зшиванні судин у хірургії).

Регуляція зсідання крові здійснюється нейрогуморальними механізм.

Збудження симпатичної нервової системи, що виникає при стресових ситуаціях, а також підвищена секреція адреналіну мозковим шаром наднирників різко прискорюють зсідання крові. Такий стан називається *гіперкоагулемією*. При фізичному пошкодженні організм готується до швидшого тромбоутворення.

Основна роль у цьому механізмі належить *адреналіну і норадреналіну*.

Адреналін, що викидається у кров'яне русло, запускає ряд тканинних і плазмових реакцій (вивільнення з судинної стінки тромбопластину, активація у крові фактора Хагемана, стимуляція появи у крові тканинних ліпаз, активація вивільнення фосфоліпідів з еритроцитів і інших формених елементів крові). Сукупність цих реакцій приводить до витрати факторів зсідання крові, тому з припиненням дії подразника активується протизсідаяча система, дія якої направлена на уповільнення зсідання крові - *гіпокоагуляцію*. У цей час спостерігається посилення фібринолізу, що призводить до розщеплення надлишку фібрину.

7. Групи крові

Вчення про групи крові виникло у зв'язку з проблемою переливання крові. Початком систематичних досліджень груп крові було відкриття у 1901 році австрійським лікарем Карлом Ландштейнером трьох груп крові. Змішуючи еритроцити з нормальною сироваткою крові інших людей, він виявив, що при одних поєднаннях сироватки і еритроцитів різних людей спостерігається аглютинація (склеювання і випадання в осад) еритроцитів, при інших - її немає. Аглютинація виникає у результаті взаємодії присутніх в еритроцитах антигенів - аглютиногенів і антитіл, що містяться у плазмі - аглютинінів.

У 1907 році чеський лікар-психіатр Ян Янський встановив, що у людини існує чотири групи крові. Четверта зустрічається рідше, ніж перші три.

Я. Янський дав групам крові порядкові позначення римськими цифрами: I, II, III, IV. Його класифікація була офіційно затверджена в 1921 році.

Головні аглютиногени еритроцитів - A і B, аглютиніни плазми - I і II.

Як було встановлено К. Ландштейнером і Я. Янським, в крові одних людей зовсім немає аглютиногенів (група I), в крові інших міститься тільки аглютиноген A (група II), у третіх - тільки аглютиноген B (група III), кров четвертих містить обидва аглютиногени: A і B (група IV). При цьому в плазмі крові містяться відповідно аглютиніни I і II (група I), I (група 2), II (група 3) та відсутні обидва аглютиніни (група IV). при переливанні крові слід брати до уваги властивості еритроцитів донора (аглютиногени) та плазми реципієнта (аглютиніни).

Система резус. К. Ландштейнер і А. Вінер у 1940 р. в еритроцитах мавпи макаки-резус виявили антиген, який вони назвали резус-фактором. Цей антиген міститься і у крові 85% людей білої раси. У деяких народів, наприклад, евенків резус-фактор зустрічається в 100% випадків. Кров, що містить резус-фактор, називається резус-позитивною (Rh+), а кров, в якій резус-фактор відсутній, - резус-негативною (Rh-). Резус-фактор передається по спадковості.

У даний час відомо, що система резус включає багато антигенів. Найбільш активними в антигенному відношенні є антиген D, потім C, E, d, c, e. У аборигенів Австралії в еритроцитах не виявлено жодного антигену системи резус. Система резус, на відміну від описаної вище системи ABO, не має в нормі відповідних аглютинінів у плазмі. Проте, якщо кров резус-позитивного донора перелити резус-негативному реципієнтові, то в організмі останнього утворюються специфічні антитіла по відношенню до резус-фактора -антирезус-аглютиніни. При повторному переливанні резус-позитивної крові цій же людині у неї відбудеться аглютинація еритроцитів, тобто виникає резус-конфлікт, що протікає за типом гемотрасфузійного шоку. Тому резус-негативним реципієнтам можливо переливати тільки резус-негативну кров.

Резус-конфлікт також може виникнути при вагітності, якщо кров матері резус-негативна, а кров плоду резус-позитивна. Резус-аглютиногени, проникаючи в організм матері, можуть викликати вироблення у неї антитіл. Проте значне надходження еритроцитів плоду в організм матері спостерігається тільки у період родів. Тому перша вагітність може закінчитися без ускладнень. При подальших вагітностях резус-позитивним плодом антитіла проникають через плацентарний бар'єр, ушкоджують тканини і еритроцити плоду, викликаючи аборт або важку гемолітичну анемію у новонароджених.

Окрім аглютиногенів системи ABO і резус-фактора на мембрані еритроцитів виявлені і інші аглютиногени, які визначають групи крові у даній системі. Таких антигенів налічується більше 400. Найбільш важливими антигенними системами вважаються MNSs, P, Лютеран, Люіс, Даффі та ін. Найбільше значення для переливання крові мають система ABO і резус-фактор. Лейкоцити також мають більше 90 антигенів - антигени гістосумісності, які грають важливу роль у трансплантаційному імунитеті.

Групи крові сільськогосподарських тварин.

У тварин природні антитіла проти антигенів груп крові знаходять не регулярно і в низьких титрах.

Описано не менше 12 систем еритроцитарних антигенів великої рогатої худоби і більше 100 складових їх чинників.

У свиней виявлено 14 систем, у які входять біля 50 антигенних факторів.

у коней - 8 систем груп крові (10 антигенних факторів),

у овець - 7 (55 антигенних факторів),

у курей - 14 (60 антигенних факторів).

Питання для самоконтролю:

1. Фізіологічне значення крові.
2. Функції крові.
3. Об'єм і розподіл крові в організмі тварин.
4. Фізико-хімічні властивості крові
5. Формені елементи крові

Тема 8. Фізіологія кровотворення та його регуляція

План

1. Гемопоез, його види.
2. Пренатальний і постнатальний гемопоез
3. Гомеостаз.
4. Етапи гемопоезу.

Кровотворення або гемопоез - процес, що складається з серії клітинних диференціювань, які приводять до утворення зрілих формених елементів крові. Це одна з найраніших функцій організму, в якій залежно від виду клітин розрізняють *еритропоез*, *гранулоцитопоез*, *тромбоцитопоез*, *моноцитопоез* і *лімфоцитопоез*. Існує пренатальний гемопоез, який послідовно відбувається у декількох органах, що розвиваються, і призводить до розвитку крові як тканини, і постнатальний гемопоез, який є процесом фізіологічної регенерації крові.

Пренатальний гемопоез. У цей період виділяють 3 основних етапи, що послідовно змінюють один одного.

Перший етап - мезобластичний, коли починається розвиток клітин крові у позазародкових органах - мезенхімі стінки жовткового міхура, хоріону і стебла (з 3-го по 9-й тиждень внутріутробного періоду розвитку великої рогатої худоби). На цьому етапі з'являється **перша генерація стовбурних клітин крові (СКК)**.

Другий етап - печінковий, який починається в печінці з 5-6-го тижня розвитку передплodu. У цей період печінка стає основним органом гемопоезу, в ній утворюється **друга генерація СКК**. Кровотворення в печінці досягає максимуму через 5 місяців і завершується перед народженням. СКК печінки заселяють тимус (де, починаючи з 7-8-го тижня, розвиваються Т-лімфоцити), селезінку (гемопоез починається з 12-го тижня) і лімфатичні вузли (гемопоез відмічається з 10-го тижня).

Третій етап - медулярний (кістковомозковий), поява **третьої генерації СКК** у кістковому мозку, де гемопоєз починається з 10-го тижня і поступово наростає до народження. Після народження кістковий мозок стає центральним органом гемопоєзу.

Постнатальний гемопоєз. Являє собою процес фізіологічної регенерації крові (клітинне оновлення), який компенсує фізіологічне руйнування диференційованих клітин.

Відповідно до унітарної теорії кровотворення попередником усіх формених елементів крові є стовбурова кровотворна клітина (CFU-blast).

Вона морфологічно подібна до малих лімфоцитів і здатна до диференціації у всі типи клітин крові. Клітини, що утворюються при діленні CFU-blast, диференціюються у проліферуючі поліпотентні клітини-попередники (**колоніє-утворюючі одиниці**) **лімфоцитопоезу (CFU-Ly)** і **мієлопоезу (CFUGEMM)**.

У подальшому CFU- Ly і CFU-GEMM діляться та їх нащадки залишаються поліпотентними або диференціюються в одну або декілька типів комітуючих уніпотентних клітин. Ці клітини активно проліферують, але диференціюються тільки в одному напрямку. Вони морфологічно не відрізняються від стовбурових клітин. У свою чергу, уніпотентні комітуючі клітини здатні до диференціації у один клітинний тип, у присутності факторів росту в клітини-попередники.

Клітини-попередники - це клітини однієї лінії, які різняться від кожної лінії, що починається комітуючими уніпотентними клітинами і завершуються формуванням зрілої клітини крові.

Еритропоєз. Початком еритроїдного ряду є вибухоутворююча одиниця еритропоєзу (BFU-E), яка походить з CFU-GEMM. З BFU-E формується уніпотентна колонієутворююча одиниця еритропоєзу (CFU-E). На наступних стадіях еритропоєзу диференціюються *проеритробласти, еритробласти (базофільні, поліхроматофільні, оксифільні), ретикулоцити і еритроцити*.

Еритропоєз у ссавців відбувається у червоному мозку в особливих морфо-функціональних асоціаціях, які отримали назву еритробластичні островці.

Тривалість еритропоєзу (від стовбурової клітини до еритроцита) - 2 тижні.

Інтенсивність еритропоєзу контролюється еритропоєтином.

Еритропоєтин - гормон глікопротеїнової природи, який синтезується переважно нирками (90%) і в невеликій кількості печінкою. Головним стимулом для утворення еритропоєтину є гіпоксія (зниження рO₂ у тканинах). Зменшення рO₂ у нирках стимулює її інтерстиціальні клітини до збільшення синтезу та секреції еритропоєтину. Еритропоєтин посилює проліферацію CFU-E у кістковому мозку, що призводить до збільшення кількості утворених еритроцитів і відповідно зростанню рO₂ у тканинах. Про інтенсивність еритропоєзу судять за кількістю ретикулоцитів.

Гранулоцитопоез. Гранулоцити утворюються у кістковому мозку.

Нейтрофіли і базофіли походять від поліпотентної клітини-попередника нейтрофілів і базофілів (CFU-G), а еозинофіли - з уніпотентного попередника еозинофілів (CFU-Ео). CFU-G і CFU-Ео походять з поліпотентної

клітини-попередника гранулоцитів і моноцитів (CFU-GM). У міру диференціації розміри клітин зменшуються, хроматин конденсується, змінюється форма ядра, у цитоплазмі накопичуються гранули.

При розвитку гранулоцита виділяють 6 стадій: мієлобласт, промієлоцит, мієлоцит, метамієлоцит, паличкоядерний і сегментоядерний гранулоцити.

Клітинне ділення припиняється на стадії метамієлоцита.

Моноцитопоез. Моноцити і гранулоцити мають загальну клітину-попередника - CFU-GM, яка утворюється з CFU-GEMM.

Виділяють 2 стадії розвитку моноцитів - монобласт і промоноцит. При досягненні стадії зрілого моноцита клітини проходять три поділи. Поступово зменшується розмір клітин, з'являються заглиблення в ядрі. Усі зрілі моноцити залишають кістковий мозок незабаром після формування.

Тромбоцитопоез. Тромбоцитам дають початок самі великі (діаметром до 140 мкм) клітини кісткового мозку - мегакаріоцити. Попередником мегакаріоцита є мегакаріобласт, нащадок уніпотентної клітини-попередника мегакаріоцитів (CFU-Meg), який бере початок від CFU-GEMM. Тромбоцити формуються шляхом фрагментації цитоплазми мегакаріоцита. Клітина утворює протромбоцитарну псевдоподію, яка проникає крізь стінку синуса в його просвіт, від якої проходить відділення тромбоцитів. Весь період утворення тромбоцитів складає біля 10 год.

Лімфоцитопоез. Походить з наступних стадій: CFU-blast - CFU-Ly (пре Т-клітини і пре В-клітини) - лімфобласт - пролімфоцит - лімфоцит.

Лімфобласт значно більший зрілого лімфоцита. Головна особливість лімфоцитопоезу є поступове і значне зменшення клітинного об'єму. Проте, циркулюючі лімфоцити можуть реагувати на антигену стимуляцію збільшенням об'єму клітини, при цьому набуваючи морфологію лімфобласта.

На відміну від інших клітин крові, лімфоцити можуть проліферувати і за межами кісткового мозку. Це відбувається у тканинах імунної системи у відповідь на стимуляцію.

Регуляція гемопоезу. Кровотворення регулюється гемопоетичними факторами росту (забезпечують проліферацію і диференціацію стовбурових кровотворних клітин і подальших стадій їх розвитку), факторами транскрипції (впливають на експресію генів, що визначають напрям диференціації гемопоетичних клітин), а також вітамінами і гормонами.

До **гемопоетичних факторів росту відносять** - фактор стовбурових клітин, колонієстимулюючі фактори (гранулоцитів і макрофагів), інтерлейкіни, еритропоетин, тромбоцитопоедин.

Фактори транскрипції - це білки, які функціонують з ранньої стадії розвитку і регулюють експресію генів кровотворних клітин.

Вітаміни необхідні для стимуляції проліферації і диференціації гемопоетичних клітин. *Вітамін В12* за допомогою транскобаламіну II надходить з кров'ю у кістковий мозок, де впливає на гемопоез, і у печінку, де депонується.

Фолієва кислота у якості коферменту бере участь у синтезі пуринових і піримідинових основ. Фолати та вітамін В12 надходять з кормами та

всмоктуються у тонкій кишці. У регуляції кровотворення значне місце займає нервова система.

Подразнення блукаючого нерва супроводжується збільшенням еозинофілів, а подразнення симпатичного нерва підвищує кількість нейтрофілів.

Питання для самоконтролю:

1. Роль вітамінів у гемопоезі.
2. Роль нервової системи у регуляції кровотворення.
3. Еритропоез його значення для організму.
4. Біологічна роль ціанокобаламіну.

Тема 9. Фізіологія крово- та лімфообігу

План

1. Система кровообігу.
2. Серце.
3. Судинна система
4. Лімфообіг.

1. Система кровообігу

Система кровообігу - транспортна система, що постачає кисень з легень, поживні речовини з травного каналу, гормони від залоз внутрішньої секреції тканинам, транспортує продукти метаболізму до органів виділення, а також бере участь у регулюванні температури тіла.

Центром системи кровообігу є **серце**, а її периферичним відділом - **мережа кровоносних судин**. Останні розділяють на **артерії**, що несуть кров від серця, і **вени**, по яких кров надходить до нього. Між артеріями і венами знаходиться мікроциркуляторне русло, до складу якого входять **артеріоли, капіляри, венули та артеріовенозні анастомози**.

Серце забезпечує рух крові в одному напрямку

Удосконалювання системи кровообігу в процесі еволюції було обумовлено, в першу чергу, змінами в будові серця тварин. Це пов'язано з переходом від зябрового типу дихання до легеневого. У тварин із зябровим диханням (наприклад, риб) - одне коло кровообігу й двокамерне серце, в якому змішується венозна і артеріальна кров.

У земноводних і плазунів серце трикамерне (два передсердя й один шлуночок). Венозна кров із правого передсердя, а артеріальна - з лівого надходять у шлуночок де відбувається їх часткове змішування. Наявність двох кіл кровообігу на цьому етапі філогенезу ще не забезпечує роздільних течій артеріальної і венозної крові. З формуванням малого кола кровообігу і прогресивним розвитком легень здійснюється подальше диференціювання відділів серця.

У птахів і ссавців **серце являє собою порожнистий м'язовий орган, який складається з чотирьох камер - двох передсердь і двох шлуночків**. Ліва і права половини серця роз'єднані суцільною перегородкою. У лівій половині серця

знаходиться артеріальна кров, у правій - венозна. Ні повного, ні часткового змішування крові в серці чи судинах при цьому не відбувається.

У замкнутій системі кровообігу безпосереднього контакту крові з клітинами немає. Внутрішнім середовищем, через яке клітини обмінюються з кров'ю газами, поживними речовинами і метаболітами через стінки капілярів є тканинна рідина. У живому організмі діяльність серця та судин регулюється центральною нервовою системою і гуморальними факторами, які забезпечують необхідне співвідношення між величиною кровоплину і потребами органів та тканин у кисні і поживних речовинах.

2. Серце

Серце у ссавців має **чотири камери**: дві верхні камери називаються **передсердями**, дві товстостінні нижні камери - **шлуночками**. Основу серця становить серцевий м'яз - **міокард**, побудований з серцевої поперечно посмугованої м'язової тканини і має чітко виражені Z-лінії.

Крім того, серце має ряд структурних особливостей:

- 1) неоднакова товщина міокарда в різних відділах серця;
- 2) м'язи передсердь відокремлені від м'язів шлуночків;
- 3) існування спільних м'язових пластів в обох передсердях та в обох шлуночках;
- 4) наявність сфінктероподібних пучків м'язових волокон у ділянці венозного устя в передсердях.

В міокарді є велика кількість довгастих мітохондрій, які щільно контактують із м'язовими фібрилами. **Перегородка**, що є міцною м'язовою стінкою, поділяє серце на дві частини. Між передсердями та шлуночками в кожній половині серця розташовані **атріо-вентрикулярні отвори**, в яких знаходяться - в лівій половині **двостулковий (мітральний)**, а в правій - **тристулковий клапани**. Вони можуть відкриватися тільки в сторону шлуночків, а сприяє цьому наявність сухожильних ниток, які прикріплені до клапанів та до м'язів шлуночків. Важливу роль в механізмі закривання атріо-вентрикулярних отворів відіграють кільцеві м'язи, що оточують ці отвори. Від лівого шлуночка бере початок аорта, а від правого - легенева артерія. Біля отворів, де розпочинаються ці судини, розташовані **півмісяцеві клапани**. Вони щільно закриті під час діастолі та відкриті під час систолі шлуночків. М'язи передсердь відокремлені від м'язів шлуночків **сухожилковим кільцем** і тільки **м'язовий пучок Гіса** проходить через це кільце і з'єднує їх.

Будова міокарда. Міокард складається з окремих волокон діаметром 10-15 та довжиною 30-60 мкм - кардіоміоцитів, які контактують один з одним. В них розташовані неккуси, тобто ділянки що мають низький опір і через них відбувається перехід збудження від однієї клітини на іншу. Завдяки неккусам, а також наявності анастомозів між сусідніми кардіоміоцитами, м'язова тканина передсердь і шлуночків працює узгоджено. Необхідно відмітити, що м'язові волокна розгалужені і переплетені між собою, однак кожне з них є повноцінною одиницею, яка оточена клітинною мембраною. Коли кінець одного волокна з'єднується з іншим, то мембрани обох паралельних волокон утворюють численні складки. Ці ділянки, які завжди припадають на Z-лінії, називають вставними дисками. Такі диски забезпечують міцне з'єднання між волокнами

так, що зусилля однієї скоротливої одиниці передається в напрямку її осі до іншої. По боках м'язових волокон, розташованих близько до дисків клітинної мембрани, сусідні волокна зливаються на значному відрізку, утворюючи щільні контакти. Вони виконують роль містків, що мають низький електричний опір і по них збудження передається від одного волокна до іншого. Завдяки їм серцевий м'яз працює як синцитій (одне ціле), хоча між клітинами насправді протоплазматичних містків немає.

Властивості серцевого м'яза. Своєрідна будова серцевого м'яза обумовлює його функціональні властивості. Організм завжди пристосовує ритм роботи серця до навантаження, яке він виконує. Наприклад, у бігових коней під час змагань частота скорочень серця сягає 180-200, а інколи і більше ударів на хвилину, що в 4-5 разів більше від норми. У корів під час родів частота скорочень серця сягає 110-120 за хвилину. Зміна ритму серцевої діяльності можлива завдяки таким фізіологічним **властивостям серцевого м'яза як: автоматія, збудливість, провідність, скоротливість та рефрактерність.**

Автоматія серця - це здатність серцевого м'яза ритмічно скорочуватись без будь-яких зовнішніх впливів, а лише за впливу імпульсів, що виникають в ньому самому. Ритм автоматії задають клітини **пейсмекери** (від англ. Pacemaker - задавати ритм), в яких закладена програма регуляції частоти скорочень. Різні відділи серця проявляють різну здатність до автоматії. Клітини міокарда тварин та людини протягом життя здатні безперервно генерувати імпульси, що забезпечується інтенсивною роботою іонних насосів цих клітин. Серце продовжує скорочуватись навіть після перерізування усіх нервів. Це пояснюється наявністю в ньому спеціалізованої пейсмеркерної тканини, яка може спричинювати утворення потенціалів дії, так званого пейсмеркерного потенціалу.

Автоматію серця можна спостерігати на ізольованому (вийнятому з організму) серці жаби, яке скорочується протягом декількох годин при зрошуванні його розчином Рінгера.

Збудливість. Серцевий м'яз має властивість збуджуватися під впливом різноманітних подразників: електричних, хімічних, термічних, біологічних та ін. Ґрунтується процес збудження на утворенні негативного електричного потенціалу в ділянці серця, яка зазнала збудження, та супроводжується посиленням обміном речовин, підвищенням температури. Збудливість обумовлена існуванням в клітинній мембрані макромолекул білка, що формують іонні канали.

Провідність. Проведення збудження в серці здійснюється електричним шляхом за допомогою потенціалів дії в м'язових клітинах-пейсмеркерах. **Ізжклітинні контакти - нексуси** сприяють переходу збудження з однієї клітини на іншу. Спочатку процес збудження в серці виникає в **сино-атріальному вузлі (вузол Кісс-Флека)**, розташованому в місці впадання порожнистих вен у праве передсердя, а потім розповсюджується на інші відділи провідної системи серця.

Сино-атріальний вузол - головний водій ритму серця, який генерує в середньому 70-110 імпульсів за хвилину, а також забезпечує послідовне скорочення передсердь і шлуночків.

Вузол Ашофа-Тавара або *атріо-вентрикулярний вузол, розташований на межі передсердь і шлуночків*, є другим за важливістю місцем, у якому генеруються нервові імпульси з частотою 40-50 за хвилину. Від нього бере початок *пучок Гіса*, який розділяється на дві ніжки, *одна з них іде до лівого, а друга - до правого шлуночка*. Кінцеві волокна цих ніжок розділяються на велику кількість волокон розташованих під ендокардом, які закінчуються в м'язах шлуночків - *волокнами Пуркінє*. Завдяки передачі імпульсів по волокнах, збудження передається на міофібрили, викликаючи одночасне скорочення м'язів шлуночків.

У теплокровних тварин швидкість проведення збудження в різних відділах неоднакова. Від правого передсердя до верхівки серця імпульс проходить за 0,11 с, а до вузла Ашофа-Тавара - за 0,08 с. Максимальна швидкість проведення збудження у волокнах Пуркінє становить 4000 мм/с, мінімальна - в атріо-вентрикулярному вузлі - 50 мм/с. Причини такого сповільнення передачі збудження в цій ділянці серця не з'ясовані до цього часу. Різна швидкість передачі збудження в провідній системі серця має важливе значення для синхронної роботи передсердь та шлуночків - збудження шлуночків розпочинається лише через 0,12-0,18 с після того, як починається збудження передсердь. Отже різні відділи серця мають неоднакову провідність.

Скоротливість. Це важлива властивість серцевого м'яза, яка обумовлена особливостями його будови та співвідношенням між довжиною і напругою саркомера (скоротливої одиниці міокарду).

Скорочення саркомера тільки на 20% забезпечує повну функцію скорочення шлуночків. *Сила скорочення серцевого м'яза прямо пропорційна початковій довжині м'язових волокон, тобто ступеню їх розтягнення при наповненні порожнини серця кров'ю*. Ця особливість вперше описана англійським фізіологом Ернестом Генрі Старлінгом і названа «законом серця» (закон Старлінга).

Рефрактерність і екстрасистола.

Рефрактерність - одна з важливих властивостей серцевого м'яза, що має велике значення для його роботи. Рефрактерність (від франц. refractaire - несприйнятливий) - це нездатність серцевого м'яза у момент систоли відповідати скороченням на штучне подразнення чи на імпульс, що надходить від водія ритму серця. *Період рефрактерності - це тимчасовий стан незбудливості, який ще називають абсолютною рефрактерністю*. Рефрактерність серцевого м'яза триває стільки, скільки продовжується його систола. Якщо ж нанести додаткове подразнення напочатку діастоли, то воно може викликати позачергове скорочення. Пояснюється це тим, що явище рефрактерності ослаблюється, і сильне подразнення вже викликає збудження серцевого м'яза. Це так званий період відносної рефрактерності, який настає під час діастоли.

У синусному вузлі може виникнути позачергове збудження в момент, коли рефрактерний період закінчився. Це викличе додаткове скорочення - екстрасистолу, а пауза, яка виникає після додаткового скорочення, називається компенсаторною, вона продовжується стільки ж часу, скільки триває один серцевий цикл.

Серцевий цикл. Головна функція серця - нагнітання в артерії крові, яка притікає до нього по венах. В основі цієї функції лежить ритмічне скорочення м'язів передсердь та шлуночків.

Скорочення серцевого м'яза називають систолою, а розслаблення - діастолою. Під час систоли відбувається звільнення порожнин серця від крові, а під час діастоли - наповнення їх кров'ю. В нормальних фізіологічних умовах систола та діастола чітко погоджені в часі. Послідовно змінюючи одна одну, вони складають серцевий цикл. ...

Серцевий цикл - це сукупність електричних механічних і біохімічних процесів, які відбуваються в серці протягом одного повного скорочення та розслаблення.

Початком кожного серцевого циклу вважають **систолу передсердь** (ліве передсердя скорочується трохи пізніше, ніж праве), яка триває в середньому 0,1 с. Під час систоли передсердь тиск в їх порожнинах підвищується, що і забезпечує виштовхування з них крові.

При скороченні передсердь кров не може повертатись у вени, тому що відбувається звуження їх отворів ще на початку систоли.

Атріо-вентрикулярні клапани легко відкриваються, оскільки шлуночки в цей час знаходяться в стадії діастоли, і кров вільно надходить до них. **У момент діастоли передсердь розпочинається систола шлуночків** і триває 0,3-0,4 с.

Під час скорочення м'язів шлуночків, тиск крові в них різко зростає, тому атріо-вентрикулярні клапани закриваються, а півмісяцеві клапани відкриваються дещо пізніше. У цей момент тиск крові в порожнині шлуночків стає більшим, ніж у аорті, півмісяцеві клапани відкриваються, а кров виштовхується із серця. Після відкриття півмісяцевих клапанів (0,05-0,1 с) вигнання крові з серця починає сповільнюватись, а скорочення міокарда стає слабшим. У середньому, через чверть секунди (залежить від частоти скорочень серця) після розкривання півмісяцевих клапанів систола шлуночків завершується, їх м'язи розслаблюються і **розпочинається діастола**. Тиск крові в порожнинах шлуночків різко падає та стає нижчим, ніж в аорті і легеневій артерії. Незважаючи на те, що обидва шлуночки скорочуються синхронно, тиск крові в них різний. Скорочення лівого шлуночка в момент систоли у два рази сильніше, ніж правого, що залежить від товщини міокарда. Так, в аорті наприкінці діастоли шлуночка тиск сягає 60-100, а в легеневій артерії - лише 8-15 мм рт. ст. В період вигнання крові, тиск у порожнинах лівого та правого шлуночків піднімається до 130-160 та 15-30 мм рт. ст.

Таким чином, **серцевий цикл складається з трьох фаз:**

1. **Систола передсердь** (триває 10%).
2. **Систола шлуночків** (триває 30%).
3. **Діастола і загальна пауза** (триває 60%).

Ритм роботи серця залежить від виду тварини, її маси, рівня обміну речовин, фізіологічного стану. Кількість серцевих циклів за хвилину у тварин різних видів неоднакова. Дрібні тварини віддають у зовнішнє середовище більше тепла на одиницю маси тіла, ніж великі. Відповідно обмін речовин у дрібних тварин вищий і, щоб його забезпечити, серце повинно працювати частіше. **Підвищення частоти скорочення серця називається тахікардією, а зниження -**

брадикардією. Частота скорочень серця залежить не тільки від інтенсивності обміну речовин, а й від віку, температури зовнішнього середовища, стану активності чи відпочинку, живлення тощо. Наприклад, у плода великої рогатої худоби реєструється 150-175 скорочень за хвилину, у новонароджених - 115-140, у телят двотижневого віку - 105-115, у тримісячних - 90-105, а в дорослих тварин - 60-80. Середня частота серцевих скорочень у тварин різних видів така: слони - 25-28; коні - 32-42; ВРХ - 60-80; верблюди - 32-52; свині - 70-90; собаки - 70-80; кролі - 120-140; сільськогосподарська птиця - до 300, миші - 550-720; риби ставкові - 15-34 за хвилину. Слід зазначити, що у серця є важливий помічник, який прийнято називати **“периферичним серцем”**. **Це сукупність механізмів скорочення гладеньких м'язів судин.** По них кров нагнітається з артерій у капіляри, а з них - у венули, вени і потім - у праве передсердя.

У цьому процесі важливу роль відіграють також **скорочення скелетних м'язів**. Їх можна розглядати як фізіологічний вібратор або ж самостійний еластичний насос в системі кровообігу. Важливо відмітити, що цей насос не виключається навіть у тому випадку, коли м'язи знаходяться в стані спокою.

Величина серця тварин залежить від маси їх тіла. Так, у коней маса серця становить 0,6-1%, у великої рогатої худоби - 0,4-0,64; свиней - 0,3-0,4; собак - 0,6-1% від маси тіла.

Систолічний та хвилинний об'єм серця. Показниками, які характеризують силу та потужність серцевих скорочень є систолічний та хвилинний об'єм серця. **Систолічний об'єм - це кількість крові, що викидається шлуночками при одній систолі.** Він залежить від розмірів серця, сили скорочень серцевого м'яза і від кількості крові у шлуночках на початку скорочення.

Об'єм крові, що перекачується шлуночками серця за одну хвилину, називають хвилинним об'ємом серця.

Таблиця. Систолічний та хвилинний об'єм серця у тварин різних видів, л

Тварини	Систолічний об'єм	Хвилинний об'єм	Тварини	Систолічний	Хвилинний
Бугай	0,7	45	Собака	0,02	2
Кінь	0,7	23	Курка	0,0025	0,4
Вівця	0,07	5	Риби	0,0015	0,03
Свиня	0,06	4,5			

Звукові та механічні явища при скороченні серця. Робота серця супроводжується звуковими (серцеві тони) та механічними (серцевий поштовх) явищами.

Тони серця - це високочастотні (до 1000 Гц) звукові коливання, що виникають при роботі серця та реєструються на поверхні грудної стінки. Тони серця можна вислухати за допомогою фонендоскопа (аускультация).

Перший тон виникає на початку систоли шлуночків (систолічний), він більш глухий, протяжний і низький (нагадує “бу-у-у”);

Другий тон прослуховується на початку діастоли шлуночків (діастолічний), він короткий і дзвінкий (нагадує звук “туп”).

Походження першого тону пов'язано з коливанням стулок атріо-вентрикулярних клапанів і сухожильних ниток, які їх утримують, а також скороченням всієї маси мускулатури шлуночків.

Другий тон викликаний закриванням півмісяцевих клапанів серця на початку діастоли шлуночків, коли тиск у них стає меншим, ніж в аорті та легеневій артерії.

Серцевий поштовх - *проявляється коливанням грудної стінки внаслідок удару об неї серця та як результат зміни його форми* (від еліпсоїдної до круглої). Причиною виникнення серцевого поштовху є також збільшення щільності міокарда. Серцевий поштовх добре відчувається рукою, коли притиснути долоню чи пальці до грудної стінки на рівні ліктьового суглоба ліворуч у ділянці 3-4 міжреберних проміжків у великої рогатої худоби та 4-5 - у коней. Серцевий поштовх буває двох видів: у дрібних тварин - верхівковий, а у великих - бічний.

Біоструми серця. Електричні потенціали виникають в серці в результаті різниці величини зарядів між збудженою та не збудженою ділянками. Їх можна виявити за допомогою електрокардіографа, електроди якого накладають на поверхню тіла тварини (ділянка грудини, серце, кінцівки, хвіст та інше). Цей метод застосовують для визначення серцевої діяльності у тварин у зв'язку з їх адаптацією (в комплексах), тренуваннями, вивченням інтенсивності обміну речовин.

Оскільки величини зубців та інтервалів у здорових тварин встановлені точно, то за відхиленнями їх розмірів можна зробити висновок про порушення проведення збудження в тому чи іншому відділі серця.

Регуляція серцевої діяльності. Серце має надзвичайно досконалий механізм пристосування до мінливих умов, в яких знаходиться живий організм.

Внутрішні серцеві механізми регуляції. Серце може змінювати свою діяльність незалежно від зовнішнього впливу. Досліди на собаках з повністю денервованим серцем показали, що таке серце може в певних межах регулювати свій ритм у відповідності з навантаженням. Така регуляція серця забезпечується, з одного боку, властивостями серцевого м'яза, а з іншого - власною нервовою системою. Остання включає рецептори розтягання, аферентні, вставні й еферентні (адренергічні та холінергічні) нейрони. Ці нейрони утворюють внутрішньосерцеві рефлекторні дуги, що замикаються в інтрамуральних гангліях міокарда. Регуляторні процеси, здійснювані внутрішньосерцевою нервовою системою, знаходяться під контролем блукаючого нерва. У той же час, важливе значення мають **внутрішньоклітинні механізми регуляції**, які забезпечують зміни інтенсивності роботи міокарда у відповідності з кількістю крові, що надходить до серця. Цей механізм отримав назву «**закон серця**» - сила скорочення міокарду пропорційна ступеню вихідної величини м'язових волокон - довжині м'язових волокон або ступеню їх розтягування під час діастоли.

Зовнішній вплив на серце здійснюється за допомогою імпульсів, які надходять з центральної нервової системи по симпатичних і парасимпатичних нервах, а також гуморальним шляхом.

Між серцем та центрами блукаючого нерва існує двонейронний зв'язок. Перші нейрони розташовані в *довгастому мозку*, а їх відростки - аксони - в *інтрамуральних гангліях серця*. Тут беруть початок другі нейрони, відростки яких йдуть до вузла Кісса-Флека, м'язових волокон передсердь та до атріо-вентрикулярного вузла.

Симпатичний нерв передає свої імпульси до серця також по двонейронному ланцюгу. Перші нейрони розташовані в **бокових рогах грудного відділу спинного мозку**. Їх відростки закінчуються в *шийних і грудних симпатичних вузлах*. Особливо багато волокон підходить до серця від зірчатого ганглія.

У 1845 р. брати Вебер показали, що подразнення блукаючого нерва електричним струмом викликає сповільнення ритму роботи серця (*негативна хронотропна дія*). Одночасно зменшується сила серцевих скорочень (*негативна інотропна дія*), збудливість серцевого м'яза (*негативна батмотропна дія*) та швидкість проведення імпульсів у серці (*негативна дромотропна дія*). При сильному подразненні блукаючого нерва можлива повна зупинка серцевої діяльності, однак його робота може поступово відновитись, незважаючи на подразнення, яке продовжується. Це явище називали вислизанням серця з під впливу блукаючого нерву. Інколи дія блукаючого нерва на серце схожа з дією симпатичного нерва, тобто серце прискорює свою роботу. Це можна пояснити тим, що деякі волокна блукаючого нерва, як і симпатичного по різному впливають на роботу серця. При його подразненні спостерігається *позитивний хроно-, іно-, батмо- і дромотропний ефект*.

Вплив симпатичних нервів на серце протилежний дії блукаючого нерва. Як встановлено російськими вченими братами Ціон, подразнення симпатичних нервів викликає збільшення кількості серцевих скорочень. До складу симпатичних нервів входять спеціальні волокна, які прискорюють серцевий ритм.

Павлов І.П. у 70-80 роках XIX століття детально вивчив і встановив вплив симпатичних нервів на серце та довів існування нервових волокон, які викликають зростання сили серцевих скорочень без помітного збільшення їх частоти. Нервові волокна, що впливають на силу серцевих скорочень, підходять безпосередньо до шлуночків серця і позитивно впливають на їх роботу.

Встановлено, що вони мають трофічний вплив, тобто поліпшують його живлення і тому були названі *трофічними (нерв Павлова)*.

Рефлекторна регуляція. У рефлекторній регуляції серцевої діяльності беруть участь нервові центри довгастого і спинного мозку, гіпоталамуса, лімбічної системи, кори півкуль. Про це свідчить, зокрема, підвищення активності серцево-судинного центру при різних поведінкових реакціях, емоційних станах (хвилювання, страх, злість), а також можливість утворення умовних рефлексів. Відоме збільшення частоти серцевих скорочень у верхових порід коней перед стартом можна розцінювати як один з проявів умовного рефлексу на обстановку.

При натисканні пальцями на очні яблука залежно від тонуусу автономної нервової системи може настати зниження або підвищення частоти серцевих скорочень на 10-20 ударів за хвилину (**рефлекс Ашнера**), а якщо коню накласти

закрутку на праве вухо, то серцевий ритм прискорюється. Це пов'язано з передачею імпульсів по лицьовому нерву до симпатичних нервових центрів. Важливе значення в регуляції роботи серця мають рецептори, які знаходяться у великих кровоносних судинах (дуга аорти, сонні артерії, устя порожнинних вен). Тут розташовані **баро- та хеморецептори**, що утворюють так звані судинні рефлексогенні зони. Нервові закінчення доцентрових нервів, розташовані в судинній стінці вказаних артерій і аорти, являють собою **пресорецептори**. Їх адекватним подразником є розтягування стінки судин при підвищенні артеріального тиску.

Гуморальна регуляція діяльності серця здійснюється біологічно активними речовинами, що виділяються в кров і лімфу залозами внутрішньої секреції та при подразненні тих чи інших нервів. Подразнення закінчень блукаючого нерва викликає виділення ацетилхоліну, а при подразненні симпатичних - норадреналіну (симпатину). З наднирників у кров надходить адреналін. *Норадреналін і адреналін* схожі за хімічним складом та дією, вони *прискорюють і посилюють роботу серця, ацетилхолін - гальмує його діяльність. Тироксин і трийодтиронін* збільшують частоту і силу серцевих скорочень, підвищуючи чутливість серця до норадреналіну і адреналіну. Хеморецептори подразнюються гуморальними факторами при зміні хімічного складу крові: надлишок CO₂, нестача O₂ та деяких інших речовин викликають відповідну зміну серцевої діяльності. Пригнічується робота серця при нестачі кисню та надлишку іонів H⁺ та HCO⁻. Велику роль в регуляції серцевої діяльності мають електроліти, зокрема іони Ca²⁺, K⁺ та Na⁺, оскільки вони беруть участь в генерації нервового імпульсу і в електрохімічному сполученні. Надлишок іонів K⁺ різко знижує збудливість пейсмейкерів, пригнічує діяльність серця і навіть може викликати його зупинку в діастолі. Іони Ca²⁺ підвищують збудливість та провідність міокарда, підсилюють серцеву діяльність.

Судинна система

Необхідною умовою нормального функціонування клітин, тканин та всього організму є безперервний рух крові по кровоносних судинах. Навіть короточасна зупинка руху крові по судинах, особливо в головному мозку, може призвести до загибелі живого організму. Питання кровообігу цікавили вчених ще у давнину. Та зрозуміти його принцип довгий час не вдавалося. Лише у XVII ст. Вільям Гарвей довів, що кров рухається по системі судин, які утворюють велике і мале кола кровообігу. Схема кровообігу, запропонована Гарвеєм, майже без змін дійшла до наших днів.

Велике коло кровообігу (системне) розпочинається **від лівого шлуночка серця** аортою, яка дає розгалуження, що переходять в артерії, артеріоли, капіляри і вени всього тіла. Закінчується двома великими венами, що впадають у **праве передсердя**.

Мале коло кровообігу (легеневе, дихальне) розпочинається з **правого шлуночка** легеневою артерією, яка розгалужуючись, переходить в капіляри легень та закінчується легеними венами, що впадають **в ліве передсердя**. При розслабленні передсердь, тобто під час діастолі, їх порожнини наповнюються кров'ю (ліве - артеріальною, а праве - венозною).

Кровоносні судини

Кровоносні судини за найпоширенішою класифікацією діляться на артерії, вени та капіляри. **Артерії - це судини, по яких кров тече від серця** незалежно від того артеріальна вона (з лівого шлуночка) чи венозна (з правого шлуночка).

Венами кров тече до серця, як артеріальна (від легень), так і венозна (від усіх інших органів тіла). Стінки артерій і вен мають неоднакову будову. Так артерії великого кола кровообігу зазнають впливу високого тиску і тому мають значно товщу й міцнішу стінку ніж вени. У венах є клапани, які перешкоджають зворотному руху крові. Капіляри мають стінки, утворені з одного шару ендотелію.

Рух крові по кровоносних судинах здійснюється у відповідності до законів гідродинаміки. **Вчення про рух крові (гемодинаміка)** засноване на фізичних явищах руху рідини в замкнених посудинах. Гемодинаміка визначається двома силами: *тиском, під яким рідина рухається, і опором, який зазнає рідина внаслідок своєї щільності, тертям об стінки судин та вихровими рухами*. Силою, яка сприяє руху крові по судинах, є різниця тиску, що виникає на початку і в кінці судини. Об'єм крові, що проходить за одиницю часу через аорту або порожнинну вену і через легеневу артерію чи легеневі вени, однаковий. Кількість крові, яка відтікає від серця (в нормі), відповідає кількості її притоку до серця (так зване **венозне повернення**).

Значний вплив на інтенсивність руху крові має еластичність судинних стінок. Безперервний плин крові по всій судинній системі забезпечується еластичністю та пружністю аорти і артерій.

Під час систоли кінетична енергія серцевого скорочення витрачається на вигнання крові та розтягування стінки аорти і перетворюється в енергію еластичного напруження артеріальних стінок. Сила еластичного напруження судин підтримує кровоплин під час діастоли. Оскільки серце викидає кров у судини великого і малого кола кровообігу порціями, то потік крові в артеріях носить пульсуючий характер.

Розрізняють об'ємну та лінійну швидкість течії крові у судинах.

Об'ємна характеризується кількістю крові, що проходить крізь поперечний переріз будь-якої ділянки кровоносної системи за одиницю часу. Замкнутість кровоносних судин свідчить, що ця швидкість однакова на всіх ділянках, тобто крізь загальний просвіт капілярів і поперечний переріз аорти протікає однакова кількість крові за одиницю часу.

Лінійна швидкість кровоплину характеризується довжиною кровоносної системи, яку кров протікає за одиницю часу. На різних ділянках ця швидкість різна. **Вона обернено пропорційна просвіту судин**. Так, в аорті собаки під час систоли вона становить 0,5 м/с, у сонній артерії - 37, стегновій артерії - 33 см/с, у капілярах - 0,5-0,8 мм/с. Еритроцит проходить капіляр за 1 с, а 1 мм³ крові - за 4-6 год. Все це сприяє швидкому обміну речовин. У венах швидкість течії крові поступово збільшується до 33 см/с, оскільки вони об'єднуються у дві порожнисті вени. У цих венах швидкість течії крові залежить ще від дихальних рухів грудної клітки. Під час вдиху вона прискорюється, а під час видиху сповільнюється.

У середніх венах кров тече зі швидкістю 6-14 см/с. *Таким чином, швидкість течії крові у венах приблизно у 2 рази менша, ніж в артеріях, яких в організмі майже у 2 рази менше, ніж вен.*

Основним **місцем обміну** між кров'ю та тканинною рідиною є **капілярна сітка** або **мікроциркуляторне русло**. Загальна кількість капілярів в колах кровообігу нараховує сотні мільйонів, а їх довжина, незважаючи на малі розміри (довжина 0,3-0,7 мм, діаметр 5-20 мкм), тисячі кілометрів. Форма, розміри та кількість капілярів у різних органах неоднакові, їх більше там, де відбуваються інтенсивні обмінні процеси. Наприклад, у серцевому м'язі на 1 мм² поперечного розрізу тканини знаходиться у 5-6 разів більше капілярів, ніж у скелетному м'язові. У дрібних тварин щільність розташування капілярів більша, ніж у великих. Разом з тим, не всі капіляри функціонують одночасно. У м'язі тварини, який активно скорочується, функціонує капілярів у 25-30 разів більше, ніж у м'язові в стані спокою.

Артеріальний пульс. Серце під час кожного скорочення виштовхує в аорту більше крові, ніж вона може вмістити. Тому в момент систоли серця початкова ділянка аорти розтягується і вміщує весь об'єм крові, що виштовхується шлуночками. Завдяки еластичній стінці аорти, розтягнута її ділянка скорочується та коливається і це коливання передається на артерії.

Еластичність аорти та артерій породжує **явище артеріального пульсу - ритмічних коливань стінки судин зумовлених підвищенням тиску в період систоли серця і поширюваних вздовж артерій у вигляді пульсової хвилі.**

Швидкість пульсової хвилі не зв'язана зі швидкістю течії крові. Пульсова хвиля поширюється зі швидкістю 7-9 м/с, а в периферичних артеріях її швидкість становить 6-12 м/с, тоді як швидкість течії крові в аорті становить лише 0,5 м/с. Поступово, в міру віддалення від серця, пульсова хвиля затухає, а в капілярах вона взагалі відсутня.

Артеріальний пульс характеризується такими показниками:

- а) частота - частий та уповільнений;
- б) швидкість - швидкий та повільний;
- в) величина - високий та низький;
- г) напруження - твердий та м'який.

Досліджують пульс у сільськогосподарських тварин методом пальпації на доступних для цього артеріальних судинах. Наприклад, у коня пульс досліджують на зовнішній підщелеповій артерії в судинній вирізці нижньої щелепи, у корів - на лицьовій артерії по краю жувального м'яза чи на хвостовій артерії. У дрібних тварин - пульс досліджують на стегновій артерії, глибоко у паховій ділянці, або на пальцевій артерії. Отже, пульс певною мірою відображає роботу серця та стан артеріальної судинної стінки, а його дослідження має велике значення для визначення стану організму і особливо для діагностики хвороб серця та судин.

Тиск крові. Артеріальний тиск крові обумовлений її тиском на стінки артерій і залежить від об'єму крові, що надходить із серця та від опору відтіканню крові у дрібних артеріях, артеріолах і капілярах. Артеріальний тиск визначають приладами різних конструкцій, які називаються тонометрами.

Збільшення тиску крові в артеріях під час систоли шлуночків називається максимальним, або **сistolічним тиском**. Зменшення тиску крові внаслідок діастоли відповідає **діастолічному тиску** і називається мінімальним. *Різниця між систолічним та діастолічним тиском становить пульсовий тиск*. Він пропорційний кількості крові, яка викидається під час систоли та характеризує величину систолічного об'єму. Величина кров'яного тиску залежить від багатьох факторів. Наприклад, у корів віком 2-5 років систолічний тиск на хвостовій артерії становить 107-120 мм рт. ст., а у тільних корів тиск крові може сягати 230 мм рт. ст. У свиней віком до 2-х років систолічний тиск становить в середньому 133 мм рт. ст., у віці 4-5 років - 153, у старіших тварин зростає - до 164 мм рт. ст. Фізичне навантаження викликає збільшення артеріального тиску переважно за рахунок посилення роботи серця, а систематичне тренування призводить до стійкого підвищення артеріального тиску. Зниження температури повітря супроводжується збільшенням артеріального тиску, оскільки при цьому спостерігається звуження судин шкіри. З віком тиск крові зростає, що пояснюється втратою еластичності кровоносних судин. Стійке збільшення чи зменшення тиску крові свідчать про порушення функції окремих органів або всього організму. Підвищення артеріального тиску називається **гіпертензією**, а зниження - **гіпотензією**. Тиск крові у венах набагато менший, ніж в артеріях. Так, у венах розташованих у грудній порожнині, він майже дорівнює атмосферному і залежить від фази дихання. У венах, які лежать за межами грудної порожнини, тиск дорівнює 3-10 мм рт. ст. Низький тиск у венах не може забезпечити гемодинаміку на необхідному рівні і в цьому випадку впливають інші, допоміжні фактори. Зокрема, збільшується засмоктування крові грудною кліткою під час інспірації і при цьому великі порожнисті вени наповнюються кров'ю; скорочення м'язів, які витискають кров з вен. Клапани вен також сприяють однонаправленому потоку крові до серця. Вплив дихальних рухів на венозний кровообіг називають дихальним насосом.

Кровообіг в окремих ділянках організму

Церебральний кровообіг. Мозок для свого живлення отримує набагато більше крові, ніж інші органи - біля 10-15% хвилинного об'єму крові. Основний притік крові до головного мозку відбувається через чотири артерії: дві внутрішні сонні та дві вертебральні. Кровотік у мозку розподіляється нерівномірно. В сірій речовині кори великого мозку швидкість кровоплину сягає 100-140 мл/хв. на 100 г тканини, а в білій речовині - всього 15-24 мл/хв. на 100 г. При цьому зміна функціонального стану певних ділянок (центрів) головного мозку зумовлює значні зміни їх кровопостачання на тлі високої стабільності загального мозкового кровообігу. Кров, що відтікає від мозку надходить у вени, які утворюють синуси в твердій мозковій оболонці. Важливою особливістю мозкового кровообігу є безперервність кровотоку, що забезпечує постійне надходження кисню до нейронів. Останні гинуть вже через 5-6 хв., якщо кисень перестане до них надходити.

Кровообіг у серці. Кров у міокард надходить двома вінцевими артеріями, які відходять від синусів позаду двох стулок аортального клапана в корені аорти. Кровообіг у вінцевих судинах серця здійснюється переважно під час діастоли. У момент систолічного напруження шлуночків серцевий м'яз стискає

розташовані в ньому судини, а тому кровоплин зменшується. Однак міокард має численні мітохондрії і високий вміст гемоглобіну, що відіграє роль одного з механізмів зберігання O₂. Емоційний стан може викликати посилення чи послаблення потоку крові у міокарді. Наприклад, в експерименті коронарний кровообіг у собаки значно посилювався, коли вона бачила кішку.

Легеневий кровообіг. У легені кров надходить як з малого (через легеневу артерію), так і великого (бронхіальні артерії) кола кровообігу, проте газообмін між венозною кров'ю та повітрям, що надходить у легені, здійснюється лише за рахунок малого кола. Ємність судинного русла легень може значно зменшуватись або збільшуватись, оскільки легенева тканина дуже еластична та здатна розтягуватись. Унаслідок цього наповнення кров'ю легень може змінюватися в межах 10-25% до загального об'єму крові, а тому легені є одним із органів, що депонують близько 10% всієї крові організму.

ККровообіг у печінці. Особливості кровообігу у печінці пов'язані передусім з процесом травлення та виконанням її бар'єрної функції. Кров із шлунка, кишечника і селезінки по ворітній вені надходить у печінку, де ця судина розпадається на сітку венозних капілярів, які об'єднуючись, утворюють печінкові вени. Тому кров, що надходить по ворітній вені у печінку двічі проходить через її капіляри. Така будова капілярної системи забезпечує проходження всієї маси крові через гепатоцити та звільняє її від отруйних продуктів обміну (індолу, крезолу, скатолу, фенолу). Якщо кров з ворітної вени надходить безпосередньо в порожнисту вену (поза печінкою), то відбудеться отруєння організму та його загибель внаслідок накопичення метаболітів. Завдяки розгалуженій капілярній мережі, яка є в печінці, цей орган може депонувати при необхідності до 20% всієї крові організму.

Особливості кровообігу в селезінці. Селезінка має дуже своєрідну будову кровоносних судин. Артерії в її пульпі не розпадаються на капіляри, а утворюють китичку кінцевих гілочок, які закінчуються сліпими розширеннями. Через отвори в стінках цих розширень кров безпосередньо вливається в пульпу, а звідти вже надходить у венозні синуси, що також мають стінки з отворами. Завдяки такій будові судин, селезінка може як губка увібрати в себе значний об'єм крові, а тому близько 16% загальної кількості крові, що знаходиться в організмі, може депонуватися в цьому органі. Під час скорочення добре розвинутої гладенької мускулатури з селезінки при необхідності в загальне русло може надходити близько 75% депонованої крові.

Кровообіг у скелетних м'язах. Для живлення скелетних м'язів людини потрібно близько 1 л/хв. крові, що становить 15-20% хвилинного об'єму всієї крові. Якщо перерахувати об'єм кровотоку на 100 г маси скелетних м'язів, то виявиться, що м'язи в стані спокою отримують крові лише 2-5 мл/хв. Під час значного фізичного навантаження кровоплин у скелетних м'язах може зростати більше ніж у 30 разів і перебирати на себе до 90% хвилинного об'єму крові. Проте під час максимальних скорочень скелетного м'яза внаслідок перетискання судин між м'язовими волокнами кровоплин зменшується і не задовольняє потреб м'яза в поживних речовинах та кисні.

Регуляція кровообігу. На інтенсивність кровообігу впливає цілий ряд різноманітних факторів і передусім зміна діаметра кровоносних судин.

Судинозвужувальна дія пояснюється тим, що по симпатичному нерву до кровоносних судин надходять імпульси, які підтримують їх стінки у стані деякої напруги (тонусу). Якщо на шиї у кролика перерізати симпатичний нерв, гілки якого звужують судини вушної раковини, то потік імпульсів порушиться і судини вуха дуже розширяться, кровонаповнення посиляться, вуха стане червонішим і теплішим. При подразненні індукційним струмом перерізаної гілки симпатичного нерва, судини вушної раковини кролика швидко звужуться, стануть малопомітними, а вуха блідим, що вказує на їх роль як вазоконстрикторів (судинозвужувачів).

Парасимпатичні нерви, на відміну від симпатичних, не мають постійного *судинорозширювального* впливу і в регуляції просвіту судин вони відіграють допоміжну роль. Слід зазначити, що зміна тонусу і скорочень мускулатури судин відбувається не тільки під впливом відцентрових нервів, але і за впливу нервових елементів самих судин.

Судиноруховий центр. Центральна нервова система надсилає до мускулатури судин по симпатичних нервах безперервні імпульси, які надходять з судинорухового центру. Він знаходиться в довгастому мозку на дні IV мозкового шлуночка і вперше був відкритий у 1871 р. Овсянниковим. Судиноруховий центр складається з двох відділів - судинозвужувального і судинорозширювального. Судинозвужувальний центр знаходиться в постійному збудженні, яке підтримується рефлексорним та гуморальним шляхом. Судинозвужувальний центр отримує імпульси з периферії від рецепторів, розташованих в різних органах і тканинах, особливо в стінці дуги аорти, серці, сонних артеріях та ін. Важливе значення мають пресобарорецептори, розташовані в дузі аорти і в ділянці розгалуження сонної артерії на зовнішню та внутрішню (каротидний синус). Місця розташування пресорецепторів, які регулюють кровообіг та тиск крові, називають судинними рефлексогенними зонами, вони тісно зв'язані з судиноруховим центром. Про важливу роль рефлексогенної зони сонної артерії (каротидного синуса) в регуляції кров'яного тиску свідчить такий дослід. Якщо перетиснути сонну артерію нижче місця її розгалуження на зовнішню та внутрішню, то відбувається швидке наповнення її кров'ю, внаслідок чого збуджуються барорецептори і сигнал надходить у судиноруховий центр. Відповідна реакція центру викликає зниження артеріального тиску. Це зумовлено тим, що імпульси від рецепторного поля сонної артерії спричиняють рефлексорне зниження тонусу судинозвужувального центру і підвищення тонусу ядер блукаючого нерва, внаслідок чого діяльність серця сповільнюється, судини розширюються і артеріальний тиск знижується (депресорний ефект). Вказані рефлексогенні зони мають важливе значення в регуляції артеріального тиску крові і в нормальному стані вони запобігають його підвищенню. Поряд з судинними пресобарорецепторами існують ще і хеморецептори, чутливі до зміни хімічного складу крові. Вони розташовані у висхідній частині аорти і в сонних артеріях, а також у серці, селезінці, наднирниках і нирках. Ці рецептори чутливі до змін концентрації кисню в крові, наявності окису вуглецю, ціанідів, нікотину та інших речовин. Подразнення хеморецепторів підвищеною концентрацією CO₂ передається в судиноруховий центр і підвищує його тонус. У результаті такого

збудження швидко звужуються судини, підвищується тиск крові та зростає активність дихального центру. Необхідно відмітити, що деякі біологічно активні речовини (гормони, медіатори) також здатні розширювати чи звужувати судини. Гормони наднирників - адреналін і норадреналін, задньої долі гіпофіза (вазопресин) викликають звуження артерій і артеріол органів черевної порожнини і легень. Проте, судини головного мозку та серця розширюються, що сприяє покращенню живлення серцевого м'яза та тканин мозку. Нервова та гуморальна регуляція кровообігу тісно пов'язані. Наприклад, адреналін, який виділяється при подразненні симпатичної нервової системи, перестає діяти завдяки виділенню в кров амінооксидази, що руйнує гормон.

Фізіологія лімфообігу

Лімфатична система в організмі існує поряд з кровоносною, ***а тканинна рідина, що всмоктується в її судини, називається лімфою.*** Виникнення лімфатичної системи пов'язане з утворенням замкнутої кровоносної системи, і хоча остання є у деяких безхребетних, лімфатична система з'являється лише у хребетних тварин. Лімфа виконує ряд важливих для організму функцій, зокрема:

- повернення білків з тканинних просторів у кров,
- бере участь у перерозподілі води в організмі,
- процесах травлення та обміну речовин,
- утворенні молока,
- захисті організму.

До складу лімфатичної системи ссавців входять лімфатичні капіляри, лімфатичні судини з клапанами, лімфатичні вузли, грудна та шийна протоки. Вона охоплює майже всі органи і тканини, за винятком поверхневих шарів шкіри, хрящів, кісток, центральної нервової системи, органа зору.

Важливу роль відіграє грудна ***лімфатична протока***, оскільки вона є ***колектором, яким лімфа надходить у венозне русло.*** У великої рогатої худоби на рівні 4-5-го грудних хребців розташовані бічні сітки лімфатичних судин, а шийний відділ представлений декількома стовбурами, що зливаються з зовнішньою та внутрішньою яремними венами. Крім того, грудний відділ лімфатичної протоки має анастомози з краніальними середостінними лімфатичними вузлами. Лімфа з міжтканинних просторів збирається у лімфатичні судини, потім проходить через систему регіонарних лімфовузлів, надходить у грудну та шийну лімфатичні протоки і, зрештою, потрапляє у порожнинні вени, змішуючись з венозною кров'ю. У тканинах є розгалужена мережа лімфатичних капілярів, стінки яких мають надзвичайно високу проникність, у тому числі і для колоїдних розчинів та суспензій. Лімфатичні капіляри поступово переходять в дрібні лімфатичні судини, стінки яких нагадують стінки дрібних вен, однак вони мають ще меншу товщину.

Іннервація більших лімфатичних судин, які мають клапани здійснюється симпатичними нервами і при їх подразненні, виникає скорочення судин.

Важливе значення лімфатичних судин полягає в тому, що вони виконують роль ***дренажної системи***, по якій видаляється надлишок тканинної чи

інтерстиціальної рідини. Тканинна рідина з міжтканинних просторів надходить до *біологічних фільтрів* - *лімфовузлів*, які затримують та частково знешкоджують різноманітні шкідливі речовини і бактерії. Сторонні частинки надходять в лімфатичну, а не в кровоносну систему, тому що лімфатичні капіляри мають більшу проникність. У лімфатичних вузлах відбувається як механічна, так і *біологічна фільтрація*. Наприклад, у легневих лімфовузлах у тварин, що живуть у великих містах, а також у коней, які працюють в каменоломнях чи на запилених дорогах можна виявити велику кількість частинок пилу. В лімфатичних вузлах також утворюються лімфоцити, а лімфа, що виходить з лімфовузлів збагачується згаданими форменими елементами.

Склад та властивості лімфи

Хімічний склад лімфи дуже близький до складу плазми крові, проте в різних відділах лімфатичної системи він неоднаковий.

Таблиця. Склад лімфи тварин, %

Речовина	Вміст у		
	плазмі крові	лімфі шийного стовбура	лімфі грудної протоки
Білок	8	2	4
Натрій	0,32	0,33	0,33
Калій	0,02	0,023	0,024
Глюкоза	0,12	0,12	0,13
Небілковий азот	0,032	0,034	0,029

Лімфа з лімфатичних протоків після поїдання нежирного корму майже прозора, щільністю біля 1,015. У ній містяться білки, небілкові азотисті речовини, глюкоза, солі, гормони, ферменти, вітаміни та антитіла. Склад білка такий же, як і в плазмі крові, проте його концентрація менша. Найнижча концентрація білка у лімфі, що відтікає від кінцівок шкіри та м'язів (1-2%), а найбільший вміст білка у лімфі, що відтікає від печінки (в середньому 5,3%).

Оскільки в лімфі вміст білка незначний, то і в'язкість та щільність її нижча, ніж плазми крові. Лімфа має дещо вищу концентрацію хлоридів та бікарбонатів, ніж плазма крові. Реакція її більш лужна, рН трохи вище, порівняно з плазмою крові. Склад лімфи в різних органах залежить від їх функціонального стану. Так, лімфа судин кишечника, а також лімфатичної грудної протоки після поїдання кормів, багатих жиром, стає непрозорою, молочно-білого кольору в зв'язку з тим, що містить крапельки жиру, який всмоктався з кишечника. В нормі, у лімфі відсутні еритроцити, а кількість лімфоцитів після проходження лімфи через лімфатичні вузли збільшується в грудній протоці і становить біля 5-20 тис./мм³. Крім лімфоцитів, у лімфі знаходиться невелика кількість *моноцитів і гранулоцитів*.

У лімфі немає *кров'яних пластинок*, проте вона зсідается, оскільки містить фібриноген та ряд факторів, що забезпечують процес зсідання. Після зсідання лімфи утворюється жовтуватий, крихкий згусток, який випускає рідину, що називається сироваткою.

Кількість лімфи, яка знаходиться в різних органах, залежить від їх функції. Найбільш інтенсивно вона утворюється в печінці, що має велике значення для евакуації білків. Наприклад, на 1 кг маси тіла їй припадає: в печінці - 21-36 мл, в селезінці - 3-12 мл, у м'язах кінцівок - 2-3 мл. По грудній протоці в кров надходить біля 2 мл лімфи на 1 кг маси тіла за год. Наприклад, у корови масою 500 кг в кровоплин надходить біля 24 л лімфи за добу.

Роль лімфатичних вузлів. Кожний лімфатичний вузол контролює певну ділянку лімфатичної системи. Якщо в організм потрапляють мікроби чи трансплантовані чужі тканини, то найближчий до цього місця лімфатичний вузол протягом короткого проміжку часу починає збільшуватись у розмірах, його лімфоїдні клітини інтенсивно діляться та утворюють велику кількість малих лімфоцитів. Їх функція полягає в організації специфічного самозахисту організму від чужих агентів (імунна реакція) - утворення антитіл. Малі лімфоцити утворюються зі стовбурових клітин кісткового мозку. У лімфатичних вузлах є Т-лімфоцити, які відповідають за клітинний імунітет. Знаходяться також В-лімфоцити, які відповідають за гуморальний імунітет. Морфологічно Т- та В-лімфоцити розрізнити неможливо, ідентифікувати їх можна лише за допомогою маркерів, розміщених на клітинній мембрані. Після контакту з антигеном, невелика кількість активованих В- та Т-клітин залишаються у вигляді В- та Т-клітин пам'яті. Ці клітини швидко перетворюються в ефекторні клітини під час повторного контакту з тим самим антигеном. Здатність створювати прискорену імунну відповідь у разі повторного контакту з антигеном, є ще однією важливою рисою набутого імунітету. Вона може зберігатися протягом тривалого часу в лімфоїдній тканині, де розвивалась імунна реакція, і ще довше зберігатись у плазмі крові. Таким чином лімфатичні вузли відіграють важливу роль як у інфекційному, так і в трансплантаційному імунітеті.

Механізм утворення та руху лімфи. К. Людвіг у 50-ті роки XIX століття запропонував **фільтраційну теорію** утворення тканинної рідни та лімфи. Фільтрацією називають процес проходження розчину чи суспензії з часточками крізь пористу перегородку, причому розмір профільтрованих часточок обмежується величиною пор. На відміну від дифузії рушійною силою фільтрації є різниця гідростатичного тиску по обидва боки мембрани, тобто між тиском крові в капілярі і тиском тканинної рідини. Теорія К. Людвіга пояснює утворення лімфи саме **різницею гідростатичного тиску** в кровоносних капілярах та тканинній рідині. Ця теорія була розвинута і доповнена Е. Старлінгом, який встановив, що **крім гідростатичного тиску** в кровоносних капілярах і тканинах, важливу роль відіграє також різниця **онкотичного тиску** в крові і тканинах.

Збільшення гідростатичного тиску крові в капілярах сприяє утворенню лімфи, а підвищення онкотичного тиску - гальмує. Фільтрація рідини з крові відбувається на артеріальному кінці капіляра, а повертається вона у кров на венозному кінці. Це обумовлено більшою величиною тиску крові в артеріальному кінці (30 мм рт. ст.) та меншим - у венозному (15 мм рт. ст.), а також деяким підвищенням онкотичного тиску у венозному кінці капіляра. При зменшенні онкотичного тиску в плазмі крові, починається посилений перехід

рідини з крові в тканини. Підвищення осмотичного тиску тканинної рідини також сприяє утворенню лімфи. Це спостерігається у тих випадках, коли в рідинах накопичується велика кількість кінцевих низькомолекулярних продуктів обміну речовин і, зокрема, при посиленій м'язовій роботі.

Відомо, що капілярна стінка має вибірккову здатність до проникнення різних речовин. Підвищення лімфоутворення відбувається під впливом деяких речовин, які отримали назву лімфогенних (пептони, гістамін).

Через лімфатичні капіляри легко проникають багато різних речовин та деякі клітини. Зокрема еритроцити, лімфоцити, хіломікрони, макромолекули, легко проникають у лімфатичні капіляри, а тому лімфа виконує не тільки транспортні, але і захисні функції.

Рух лімфи забезпечують ритмічні скорочення стінок деяких лімфатичних судин. Слід відмітити особливо чітко визначену здатність до активних ритмічних скорочень найбільшої лімфатичної судини - грудної протоки. Завдяки сильним ритмічним скороченням стінок грудної протоки, лімфа краще надходить до цієї судини, а потім нагнітається невеликими порціями у венозну систему. За таку властивість, *грудна лімфатична протока була названа "лімфатичним серцем"*. Об'єм лімфи, що надходить через грудну протоку у кров за добу приблизно дорівнює об'єму всієї плазми. Взагалі ж, необхідно відмітити, що рух лімфи по організму, як і рух венозної крові, забезпечується скороченням скелетної мускулатури, згинанням і розгинанням кінцівок, а також масажем тіла.

Крім того, у забезпеченні руху лімфи велике значення має негативний тиск у плевральній порожнині. Під час інспірації негативний тиск сприяє розширенню грудної лімфатичної протоки та засмоктуванню в неї лімфи з периферичних лімфатичних судин, особливо з дистальних частин кінцівок. У порівнянні з рухом крові, швидкість руху лімфи значно менша. Наприклад, у шийній лімфатичній протоці коня за 1 хв. проходить 240-300 мл лімфи.

Швидкість руху лімфи в інших лімфатичних судинах залежить насамперед від інтенсивності лімфоутворення, яка є неоднаковою у різних органах. Так, у собаки в стані спокою вона найбільша у травному каналі та печінці (0,06-0,2 мл/хв.) і найменша - в міокарді й нирках (0,01-0,06 мл/хв.).

Тиск лімфи в лімфатичних судинах також має безпосередній вплив на швидкість її руху. Він становить у лімфатичних судинах в середньому 8-10 мм водяного ст., а в місці впадання грудної протоки у порожнинні вени - 4 мм водяного ст. Така різниця тиску крові та лімфи сприяє її руху по системі лімфатичних судин та капілярів. Складна система лімфообігу та лімфоутворення в організмі підтримується і забезпечується завдяки *регулюючій ролі гіпоталамо-гіпофізарно-наднирникової системи*, яка на необхідному рівні підтримує рівень біогенних амінів. Вказаний фактор розглядають як регулятор метаболізму білків, ліпідів і вуглеводів, які впливають на транспорт усіх біологічних рідин.

Регуляція лімфообігу значною мірою є вторинною відносно регуляції кровообігу. Будь-які зміни мікроцеркуляції крові в органах і тканинах позначаються на лімфоутворенні в них, а отже, і на швидкості відтоку лімфи від цих органів. Проте й функціонування самої лімфатичної системи також

регулюється. По-перше, лімфатичні судини і вузли мають симпатичну іннервацію і під час збудження симпатичного відділу звужуються, що зумовлює тимчасове прискорення течії лімфи в грудній протоці. По-друге, м'язові волокна лімфатичних судин виявляють високу чутливість до різних гуморальних чинників і відповідно реагують на них. Наприклад, у експерименті адреналін, як і подразнення симпатичних нервів, зумовлює збільшення частоти і амплітуди скорочень лімфатичних судин і серця (у жаби), підвищує тиск у грудній протоці, збільшуючи швидкість течії лімфи. Гістамін та гепарин також збільшують швидкість руху лімфи, але переважно за рахунок підвищення проникності стінки лімфатичних капілярів і посилення утворення лімфи. АТФ, а також зниження концентрації кисню, навпаки, пригнічують спонтанну ритмічну активність гладеньких м'язів лімфатичних судин.

Питання для самоконтролю:

1. Фізіологічна роль система кровообігу.
2. Будова та робота серця.
3. Роль судинної системи в транспорті поживних речовин.
4. Будова системи лімфообігу.
5. Лімфообіг, фізіологічне значення
6. Пояснити об'ємну та лінійну швидкість течії крові у судинах

Тема 10. Фізіологія дихальної системи

План

1. Дихання, етапи дихання.
2. Дихальна система, особливості будови дихальної системи у сільськогосподарських тварин.
3. Зовнішнє дихання.

1. Дихання, етапи дихання

Дихання - це сукупність процесів в організмі тварин і рослин, в результаті яких здійснюється споживання кисню і виділення вуглекислого газу.

Етапи дихання вищих тварин (ссавців):

- 1) газообмін між дихальною системою і зовнішнім середовищем (зовнішнє дихання, легенева вентиляція);
- 2) обмін газів в легенях між альвеолярним повітрям і венозною кров'ю капілярів малого кола кровообігу;
- 3) транспорт кисню і вуглекислого газу кров'ю;
- 4) обмін газів між артеріальною кров'ю капілярів великого кола кровообігу і клітинами тканин;
- 5) внутрішньоклітинне дихання як сукупність реакцій біологічного окиснення.

Гальмування, або блокування будь-якого із названих вище етапів викликає порушення дихання та створює небезпеку для життя тварини і навіть смерть. Здійснення перших двох етапів складного процесу дихання забезпечує система органів дихання. При цьому в легенях тварин кисень із повітря альвеол потрапляє у венозну кров капілярів малого кола кровообігу, а вуглекислий газ проникає із венозної крові капілярів малого кола кровообігу в повітря альвеол, а

потім із видихуваним повітрям - у зовнішнє середовище. Внаслідок газообміну в легенях організм корови щохвилини споживає близько 3000 мл кисню і виділяє біля 2500 мл вуглекислого газу.

Крім газообміну між організмом і зовнішнім середовищем, система органів дихання виконує багато **інших функцій**:

- 1) бере участь у виділенні із організму кінцевих продуктів обміну - (CO_2 і H_2O);
- 2) у терморегуляції (випаровування води із поверхні органів дихальної системи);
- 3) у підтримці на постійному рівні кислотно-основного балансу внутрішнього середовища організму тварин;
- 4) в імунному захисті (в легенях синтезується імуноглобулін А);
- 5) у регуляції зсідання крові (синтез в легенях тромбопластину і гепарину);
- 6) у депонуванні крові (завдяки мережі капілярів малого кола кровообігу).

Інтенсивність дихання знаходиться у різних видів тварин в обернено-пропорційній залежності від розмірів їх тіла. Чим менша тварина, тим відносно більша поверхня легень, частота дихання та інтенсивність газообміну.

Особливості будови дихальної системи у сільськогосподарських тварин

Дихальна система у тварин **складається з повітроносних шляхів і легень**, які розміщені у грудній порожнині. До повітроносних шляхів відносяться: *носова порожнина, носоглотка, гортань, трахея та бронхи легень з їхніми розгалуженнями*, включаючи термінальні (кінцеві) бронхіоли.

Особливістю будови повітроносних шляхів є наявність у їх стінці **хрящової основи**, завдячуючи якій повітроносні шляхи не спадаються і завжди мають трубчасту форму. Слизова оболонка органів, що утворюють повітроносний шлях, на його початку вкрита **багат шаровим призматичним війчастим епітелієм** (носова порожнина, гортань), а у трахеї і різних бронхах - **одно шаровим війчастим епітелієм**. На апікальній поверхні цих епітеліальних клітин міститься до 250 війок висотою 5-6 мкм.

Основними органами дихальної системи є **легені**. Це **парні великі органи паренхіматозної будови**. Разом із серцем, стравоходом, кровоносними і лімфатичними судинами легені заповнюють всю грудну порожнину.

Відносна маса легень у коней - 1,43 %, у ВРХ і ДРХ - 0,6 %, свиней - 0,85 %.

Легені у сільськогосподарських тварин складаються із бронхіальної системи, що являє собою деревовидне галуження бронхів різного діаметру, альвеол (легеневих пухирців) і сполучнотканинної основи.

Кровоопостачання легень здійснюється судинами малого кола кровообігу (легенева артерія) та бронхіальними артеріями великого кола кровообігу, іннервація - симпатичними, парасимпатичними й спинномозковими нервами.

Зовні кожна легеня вкрита щільною тоненькою сполучнотканинною оболонкою - **плеврою (легеневою)**, яка потім із легень переходить на стінку грудної порожнини і щільно з нею зростається (**пристінкова плевра**). Легенева

і пристінкова плевро утворюють герметично закриту **плевральну порожнину** заповнену невеликою кількістю серозної рідини, яка зменшує тертя листків плеври під час дихання. У плевральній порожнині тиск на 6-9 мм рт. ст. нижчий від атмосферного.

Структурно-функціональною одиницею легень є альвеоли.

Альвеоли - це відкриті пухирці діаметром 0,2-0,3 мм, які відходять від альвеолярних проток.

В обох легенях людини їх нараховують 500-700 мільйонів, у коня - близько 5000, у ВРХ - 600, у ДРХ - 200 млн. Відповідно поверхня всіх легеневих альвеол у людини становить близько 100, коня - 500, у ДРХ - 80 м².

Стінка альвеол легень утворена одним рядом епітеліальних клітин різного розміру (малих і великих), які розміщуються на базальній мембрані. Число малих епітеліальних клітин в альвеолах легень переважає кількість великих епітеліальних клітин; останні утворюють 3-4 % поверхні стінки альвеол.

Основною функцією малих епітеліальних клітин альвеол є забезпечення газообміну, тоді як великі клітини стінки альвеол легень виконують секреторну функцію - продукують сурфактант. Крім малих і великих клітин у стінці альвеол легень трапляються альвеолярні макрофаги, які виконують захисну функцію. Зовні до базальної мембрани альвеол легень прилягають кровоносні капіляри малого кола кровообігу, а також сітка еластичних і колагенових волокон, які обплітають альвеоли. Із середини стінка альвеол легень вкрита тонким шаром сурфактанту, який контактує з альвеолярним повітрям. **Сурфактант - це суміш** фосфоліпідів (близько 75%), нейтральних ліпідів (15%), білків (8%) і вуглеводів (**2%**). Значення сурфактанту полягає в тому, що, зменшуючи поверхневий натяг до нуля, він запобігає злипанню альвеол під час видиху, а також проникненню через стінку альвеол мікроорганізмів із альвеолярного повітря. Сурфактант також запобігає переходу води з капілярів у альвеоли та полегшує перехід молекул O₂ і CO₂ через стінку альвеол легень. При дефіциті сурфактанту альвеоли легень спадаються, що призводить до виникнення важких форм дихальної недостатності. Сурфактант відіграє важливу роль у новонароджених. У них він сприяє розправленню альвеол легень і оберігає легені від їх спадання (злипання).

1.Зовнішнє дихання

Зовнішнє дихання (легенева вентиляція), тобто обмін повітря між альвеолами легень і зовнішнім середовищем, здійснюється в результаті ритмічних періодичних змін об'єму герметично закритої грудної порожнини. Збільшення її об'єму забезпечує вдих, а зменшення - видих. Фази вдиху і видиху становлять дихальний цикл і вони послідовно змінюють одна одну. Зміна фази вдиху на видих і навпаки **регулюється дихальним центром**, розташованим у довгастому мозку.

Акт вдиху (інспірація). Грудна герметично закрити клітка у тварин при вдиху розширюється у різних напрямках (спереду назад, згори вниз і в сторони) за рахунок одночасного скорочення м'язів-вдихачів (зовнішніх міжреберних м'язів і діафрагми). Розширення герметично закритої грудної клітки спереду назад відбувається внаслідок скорочення діафрагми при фіксованому

сухожилковому центрі. Діафрагма стає конусоподібною, при цьому нутрощі тварини в черевній порожнині відсуваються дещо назад. Значення діафрагми у зміні об'єму грудної порожнини і величини тиску у ній можна прослідкувати на приладі Дондерса. Цей прилад представлений широким скляним циліндром з двома отворами. У верхній звужений отвір скляного циліндра вставляється корок, посередині якого проходить скляна трубка. До неї прикріплюються легені жаби або кроля і збоку вмонтовано манометр, а нижній широкий отвір скляного ковпака закривається гумовою пластиною («діафрагмою»). При відтягуванні донизу гумової пластинки легені заповнюються повітрям, а при підніманні гумової пластинки приладу Дондерса легені спадаються. Збільшення об'єму грудної клітки в інших напрямках досягається скороченням зовнішніх міжреберних м'язів і специфічним кріпленням ребер до кожного хребця. Ребра при цьому піднімаються. З усіх дихальних м'язів найголовнішим є діафрагма. При паралічі діафрагмального нерва настає гіпоксія (киснєве голодування), асфіксія (удушення) і смерть.

За розширенням грудної клітки відбувається і розтягнення легень і вдихування повітря. При цьому тиск повітря в легенях стає дещо нижчим від атмосферного (на 1-3 мм рт. ст.) і завдяки виникненню під час акту вдиху у легенях нижчого тиску порівняно із навколишнім середовищем, повітря із зовнішнього середовища, де тиск вищий, через повітроносні шляхи надходить у легені до моменту вирівнювання величини тиску.

При необхідності здійснення організмом посиленого акту вдиху крім *основних м'язів-вдихачів*, скорочуються також **допоміжні м'язи-вдихачі**, в яких одна точка прикріплення знаходиться на відповідних ребрах, а інша - на певних ділянках хребетного стовпа (дорзальний зубчастий краніальний м'яз, піднімачі ребер, дорзальний драбинчастий м'яз). Скорочення цих м'язів викликає суттєвіше збільшення об'єму герметично закритої грудної клітки і більшого надходження повітря в дихальну систему.

Акт видиху (експірація). Через 1-5 секунд після завершення акту вдиху (залежить від частоти дихання) настає акт видиху. Спочатку він відбувається пасивно внаслідок **розслаблення м'язів-вдихачів** (діафрагми і зовнішніх міжреберних м'язів), а потім переходить в активну фазу під час якої починають скорочуватись **м'язи-видихачі** (експіратори). Основними м'язами-експіраторами є внутрішні міжреберні м'язи і м'язи черевної стінки (прямий, поперечний, зовнішній та внутрішній косі м'язи живота). При цьому об'єм грудної клітки зменшується у різних напрямках (вона тисне на легені), що призводить до підвищення тиску в легенях порівняно із зовнішнім середовищем. Під час акту видиху відбувається вихід повітря із альвеол легень через повітроносні шляхи у зовнішнє середовище до часу вирівнювання величини тиску повітря. При посиленому видиху відбувається більш інтенсивне скорочення внутрішніх міжреберних м'язів і м'язів черевної стінки, а також скорочуються **допоміжні м'язи-видихачі** (каудальний дорзальний зубчастий м'яз, поперековий м'яз грудної клітки та інші), які забезпечують більш суттєве зменшення об'єму грудної клітки.

Отже, як під час фази вдиху, так і під час фази видиху, активну роль виконують м'язи-вдихачі та м'язи-видихачі, а функція легень - пасивна.

Наповнення їх повітрям і вихід із них повітря зумовлюється величиною тиску в альвеолах легень порівняно із зовнішнім середовищем. Тиск у плевральній порожнині можна виміряти, увівши в неї через грудну стінку ін'єкційну голку, з'єднану гумовою трубкою з манометром.

Проникнення повітря із зовнішнього середовища у плевральну порожнину (під час хірургічних втручань на грудній стінці, при механічних пошкодженнях цілісності грудної стінки тощо) називається пневмотораксом. При однобічному пневмотораксі спадається одна легеня, а при двобічному - обидві. У коней і овець плевральні порожнини обох легень з'єднуються між собою, тому у них однобічний пневмоторакс дає такі ж наслідки, як і двобічний.

Рухи грудної клітки у тварин під час дихання можна записати графічно за допомогою пневмографа, що являє собою капсулу, обтягнуту гумовою плівкою, яку прикладають до грудної стінки. Стискування повітря в капсулі при вдиху передається капсулі Маррея, перо якої записує криву рухів грудної клітки під час вдихання. Графічне зображення фаз дихання називається пневмограмою.

У здорових тварин дихання характеризується правильним і регулярним чергуванням фаз вдиху і видиху та відповідною їх тривалістю. Причому, за вдихом зразу ж іде видих, який змінюється невеликою паузою. Вдих відбувається дещо швидше ніж видих.

Типи дихання

Реберний або грудний тип - якщо у тварини при вдиху переважає скорочення зовнішніх міжреберних м'язів і більше виражені коливання грудної стінки.

Діафрагмальний, або черевний тип - збільшення об'єму грудної клітки відбувається за рахунок скорочення діафрагми і м'язів черевної стінки.

Змішаний, або грудочеревний тип - спостерігається у більшості здорових тварин, за винятком собак і хутрових звірів, дихання при якому інтенсивність дихальних рухів грудної клітки та черевних стінок майже однакова.

Зміна нормального типу дихання у тварин на інший вказує на захворювання. Грудний тип дихання у тварин появляється при хворобах діафрагми та деяких хворобах шлунка і кишечника. Черевний тип дихання у тварин характерний при ураженнях плеври, легень і переломах ребер.

Тип дихання у тварин визначають методом спостереження, оглядаючи тварину збоку, за ступенем участі в дихальних рухах грудних і черевних м'язів.

Частота дихання. Під частотою дихання розуміють кількість дихальних актів (вдихів і видихів), здійснених твариною за 1 хвилину.

Частота дихання у тварин різних видів неоднакова і залежить від інтенсивності обміну речовин в організмі (віку тварин, фізичного навантаження, продуктивності, фізіологічного стану, статі, часу доби, сезону року, температури зовнішнього середовища та інших факторів).

Вид тварин	Частота дихання за 1 хв	Вид тварин	Частота дихання за 1 хв.	Вид тварин	Частота дихання за 1 хв.
ВРХ дорослі	12-25	Собаки: дорослі	15-20	Кози: дорослі	10-20

телята	15-30	молоді	15-25	козенята	15-30
Свині	12-20	Вівці: дорослі	15-20	Гуси	9-20
Коні: дорослі	8-16	ягнята	13-30	Качки	15-30
лошата	15-20	Кролі	50-60	Індики	13-20
Коти	15-25	Кури	12-30		

У молодих тварин дихання частіше, ніж у дорослих. У високопродуктивних тварин частота дихання вища порівняно з малопродуктивними. Частота дихання підвищується у самок під кінець вагітності. Дихання сповільнюється під час сну, прискорюється - при фізичних навантаженнях, а також при підвищенні температури зовнішнього середовища. Частоту дихання визначають методом спостереження за рухами грудної і черевної стінки за 1 хв., а в коней і кролів - за рухами крил носа; у холодний період - по клубочках пари, що з'являється при видиху повітря, у птахів - за коливаннями хвоста; аускультациєю трахеї і легень - за кількістю шумів.

Життєва і загальна ємність легень

Дихальне повітря - певний об'єм повітря який тварина вдихає і видихає у спокої. У дрібної рогатої худоби і свиней - 0,3-0,5, а у великої рогатої худоби і коней - 5-6 л.

Додатковий об'єм повітря - це повітря яке тварина може вдихнути додатково після спокійного вдиху. У дрібної рогатої худоби , свиней - 0,5-1, великої рогатої худоби -8-10, коней-10-12 л.

Резервним - називають повітря, яке тварина може ще максимально видихнути після спокійного видиху. Його об'єм приблизно дорівнює об'єму додаткового повітря.

Життєва ємність легень це сума об'ємів дихального, додаткового і резервного повітря. В дрібної рогатої худоби і свиней вона становить 1,5-3 л, у великої рогатої худоби і коней - 25-35 л, а у людей - 3-4 л. Життєва ємність легень - величина нестала. Вона змінюється залежно від віку, породи, продуктивності, фізіологічного стану, статі, фізичного навантаження тощо.

Залишкове повітря це повітря яке залишається в дихальній системі після максимального видиху. Його об'єм у коней - 10 л, а у людей - 1 л.

Загальна ємність легень це сума об'ємів життєвої ємності легень і залишкового повітря. При кожному спокійному вдиху повітря біля 30 % об'єму повітря залишається у дихальних (повітроносних) шляхах, а 70 % його об'єму надходить у легені.

Альвеолярне повітря це повітря яке залишається в легенях після спокійного видиху в легенях (сума резервного і залишкового повітря). Об'єм альвеолярного повітря у коней становить 20-22, у великої рогатої худоби - 16-18, а у людей - 1,5-2 л.

Коефіцієнт легеневої вентиляції це відношення об'єму дихального повітря до альвеолярного. Величина його збільшується при фізичному навантаженні.

Хвилинний об'єм легеневої вентиляції це кількість повітря, яке проходить через легені за 1 хвилину. Його величина залежить від об'єму

дихального повітря і частоти дихання. На хвилинний об'єм легеневої вентиляції у тварин впливають як внутрішні (вік, порода, продуктивність, стать, фізіологічний стан), так і зовнішні (час доби, пора року, фізичне навантаження, температура зовнішнього середовища та інші) фактори. До факторів, які найбільше впливають на величину хвилинного об'єму легеневої вентиляції належать вік тварини і фізичне навантаження. При фізичних навантаженнях хвилинна легенева вентиляція може зрости у 3-5 і більше разів. У тварин хвилинну вентиляцію легень визначають, використовуючи респіраторну маску відповідного розміру, мішок Дугласа і газовий лічильник.

За допомогою респіраторної маски у мішок Дугласа через гофровану трубку збирають видихуване повітря за декілька хвилин (3-5), а потім об'єм зібраного у мішок Дугласа видихуваного повітря вимірюють, перепускаючи його через газовий лічильник. Поділивши визначений об'єм повітря на кількість хвилин, протягом яких проводили відбір видихуваного повітря, визначають показник хвилинної легеневої вентиляції.

Значення повітроносних шляхів

При кожному акті вдиху біля 30 % об'єму вдихуваного повітря залишається у повітроносних шляхах (порожнина носа, носоглотка, гортань, трахея, бронхи і бронхіоли). У повітроносних шляхах газообмін не відбувається, тому їх називають шкідливим або «мертвим» простором. У повітроносних шляхах, завдячуючи особливостям їх будови, повітря очищується і зволожується, а в умовах низької температури повітря, проходячи через них, зігрівається. У слизовій оболонці повітроносних шляхів міститься багато рецепторів, подразнення яких викликає захисні рефлексії (кашель, чхання, фіркання). Особливо чутливою є слизова оболонка гортані, біфуркації трахеї і бронхів.

Склад вдихуваного, видихуваного й альвеолярного повітря

Тварини під час дихання вдихають атмосферне повітря. Воно містить 20,94 % O₂, 0,03 % CO₂ і 79,03 % N₂. Склад повітря тваринницьких приміщень може відрізнятися від атмосферного не тільки за кількістю O₂ та CO₂, але і вмістом NH₃, водяної пари та SH₂. Максимально допустима концентрація CO₂ в тваринницькому приміщенні - 0,25 %. Склад атмосферного, видихуваного та альвеолярного повітря і величина парціального тиску окремих газів

Повітря	Оксиген		Вуглекислий газ		Нітроген	
	%	Парціальний тиск, мм рт. ст.	%	Парц. тиск	%	Парц. тиск,
Атмосферне	20,94	159,14	0,03	0,23	79,03	600,63
Видихуване	16,50	125,40	4,00	30,40	79,50	557,20
Альвеолярне	14,00	106,40	5,30	40,28	80,70	566,32

Примітка: при барометричному тиску 760 мм рт. ст. і тиску парів води у видихуваному та альвеолярному повітрі - 47 мм рт. ст. Склад видихуваного повітря непостійний; він залежить від інтенсивності обміну речовин і легеневої вентиляції. Нітроген в газообміні участі не бере, але його процентний вміст у видихуваному повітрі є дещо вищий порівняно із атмосферним, через те, що

об'єм видихуваного повітря дещо менший ніж вдихуваного повітря, оскільки CO₂ із клітин виділяється менше, ніж споживається O₂. У зв'язку з цим та сама кількість N₂ у видихуваному повітрі дає більший відсоток. Альвеолярне повітря відрізняється від видихуваного більшим процентом CO₂ і меншим O₂. Різницю в складі альвеолярного і видихуваного повітря можна пояснити тим, що видихуване повітря містить не лише повітря із альвеол легень, але в ньому наявне також повітря із повітроносних шляхів, яке першим виділяється із дихальної системи під час акту видиху.

Газообмін у легенях

Основною функцією легень є газообмін між повітрям альвеол легень і венозною кров'ю капілярів малого кола кровообігу, які густою сіткою обплітають альвеоли легень. Газообмін у легенях здійснюється за законом дифузії молекул O₂ з повітря альвеол легень у венозну кров капілярів малого кола кровообігу і молекул CO₂ із венозної крові капілярів у повітря альвеол легень. Рушійною силою дифузії молекул O₂ і CO₂ є різниця їх парціальних тисків (напруження) між венозною кров'ю капілярів і повітрям альвеол. Молекули O₂ і CO₂ у легенях дифундують із місця їх вищого парціального тиску і напруження у місце їх меншої величини.

Парціальний тиск газу - це частина загального тиску, величина якого залежить від частки цього газу у суміші газів. Наприклад, якщо в атмосферному повітрі міститься 20,94 % O₂, то з величини атмосферного тиску 760 мм рт. ст. на його частку припадає 159,14 мм рт. ст. У повітрі альвеол легень вміст O₂ в середньому становить 14 %, а вміст CO₂ - 5,3 %, то відповідно парціальний тиск O₂ у повітрі альвеол легень дорівнює 106,4 мм рт. ст., а CO₂ - 40,3 мм рт. Гази (O₂, CO₂, N₂) розчиняються у воді та інших рідинах (крові, лімфі, тканинній рідині тощо). Кількість розчиненого газу залежить від його природи, парціального тиску, температури. Розчинність газів зменшується з підвищенням температури та зниженням тиску. *Для кількісної оцінки розчиненого газу вживають термін напруження і його виражають у мм рт. ст.*

Парціальний тиск і напруження певного газу позначають буквою *p* з відповідним позначенням газу (наприклад, *p*O₂, *p*CO₂).

Встановлено, що напруження (парціальний тиск) O₂ в артеріальній крові рівне 90 мм рт. ст., а вуглекислого газу - 40; у венозній крові напруження O₂ становить 40, а CO₂ - 46 мм рт. ст. Відповідно до наявної різниці парціального тиску O₂ в повітрі альвеол легень і венозній крові капілярів, які обплітають альвеоли (близько 60 мм рт. ст.), молекули O₂ дифундують (переміщуються) із альвеолярного повітря через шар сурфактанту, епітеліальних клітин альвеол і капілярів (сукупність цих структур називають легеневою мембраною, товщина якої становить 0,4-1,5 мкм) у венозну кров капілярів, а молекули CO₂ дифундують із венозної крові капілярів у повітря альвеол легень (різниця парціального тиску CO₂ становить тільки 6 мм рт. ст.).

Великій швидкості газообміну в легенях сприяють як специфічність будови легеневої мембрани, так і велика площа всіх альвеол, а також більш висока швидкість дифузії молекул CO₂ порівняно із молекулами O₂.

Транспортування кисню кров'ю

У легенях тварин внаслідок газообміну відбувається перетворення венозної крові на артеріальну у капілярах малого кола кровообігу, які обплітають альвеоли легень. Артеріальна кров від венозної відрізняється більшим вмістом O_2 і меншим рівнем CO_2 . В артеріальній крові великої рогатої худоби міститься 12,0-14,5 об % кисню, а у венозній крові вміст O_2 становить 6,5-8,0 об %. Артеріальна кров переносить O_2 від легень до клітин усіх тканин. У фізично розчиненому стані кров'ю переноситься незначна кількість O_2 , оскільки він малорозчинний у плазмі крові (3мл O_2 /1л крові).

Основний переносник O_2 - гемоглобін еритроцитів. Оксиген із альвеолярного повітря легень дифундує у плазму і еритроцити венозної крові, де вступає у сполуку з молекулами гемоглобіну, утворюючи оксигемоглобін. Один грам гемоглобіну може зв'язати 1,34 мл кисню. Зв'язування гемоглобіном O_2 в легенях залежить від парціального тиску O_2 в повітрі альвеол. Так, встановлено, що при парціальному тиску O_2 в повітрі альвеол легень 40 мм рт. ст. кров насичується киснем на 76 %, при 60 мм рт. ст. - на 90,5 %, при 80 мм рт. ст. - на 96,0 %, а при 100 мм рт. ст. - на 98,6 %. Кількість O_2 , яка може бути зв'язана 100 мл крові при повному переході гемоглобіну в оксигемоглобін, складає кисневу ємність крові. Її величина залежить від вмісту в крові гемоглобіну і коливається в межах від 17 до 21 см³. При переході гемоглобіну в оксигемоглобін змінюється його колір і спектр. Вміст окисненого і відновленого гемоглобіну можна визначити шляхом спектрального аналізу крові.

На зв'язування гемоглобіном O_2 впливає крім напруження (парціальний тиск) O_2 концентрація CO_2 , величина рН і температура. Підвищення концентрації CO_2 і H^+ , а також температури знижує спорідненість гемоглобіну з O_2 і сприяє звільненню O_2 з оксигемоглобіну. Такі умови наявні у крові капілярів великого кола кровообігу, які густою сіткою пронизують різні тканини.

Транспортування вуглекислого газу кров'ю

Вуглекислий газ утворюється у мітохондріях всіх клітин тканин як кінцевий продукт окисного метаболізму. Напруження CO_2 у клітинах становить біля 60 мм рт. ст., у міжклітинній рідині – приблизно 50, а в артеріальній крові – 40 мм рт. ст. І хоча різниця pCO_2 значно менша від аналогічної для O_2 молекули CO_2 відповідно до закону дифузії швидко дифундують з тканин через міжклітинну рідину, стінку капілярів в артеріальну кров. Вміст CO_2 в артеріальній крові великої рогатої худоби становить 52,5-55,0 об %, а у венозній крові - 57,0-60,5 об %. Таким чином, із тканин до легень переноситься 5-8 мл CO_2 на кожні 100 мл крові.

Вуглекислий газ від тканин до легень транспортується кров'ю у розчиненому та хімічно зв'язаному станах. Хоча розчинність CO_2 у рідинах значно краща порівняно із O_2 , однак лише приблизно 6 % загальної кількості CO_2 транспортується плазмою крові у фізично розчиненій формі. Основна кількість CO_2 від тканин до легень переноситься кров'ю у зв'язаному вигляді.

Близько 15% CO_2 транспортується кров'ю у сполуці із гемоглобіном еритроцитів у формі **карбгемоглобіну**.

Основна кількість CO_2 (біля 80 %) переноситься кров'ю у вигляді гідрокарбонатів, які утворюються внаслідок гідратації CO_2 і дисоціації карбонової кислоти на катіон H^+ і аніон HCO_3^- . $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3 \rightleftharpoons \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$. У плазмі крові ця реакція відбувається дуже повільно, проте в еритроцитах є фермент карбоангідраза, який значно прискорює цю реакцію.

Утворена в еритроцитах карбонатна кислота дисоціює на H^+ і HCO_3^- . Аніони HCO_3^- виходять з еритроцитів у плазму, там взаємодіють із Na^+ , утворюючи NaHCO_3 , і в такому вигляді велика кількість CO_2 транспортується кров'ю. Замість HCO_3^- в еритроцити надходять аніони хлору. Катіони H^+ , які утворилися в результаті дисоціації H_2CO_3 відновлюють гемоглобін ($\text{Hb} + \text{H}^+ \rightleftharpoons \text{H}^+\text{Hb}$). Відновлена форма гемоглобіну добре зв'язує CO_2 , внаслідок чого утворюється карбгемоглобін. Величезна кількість утворених іонів H^+ могла би змінити рН крові й міжклітинної рідини, якщо б вони не зв'язувались із гемоглобіном.

У венозній крові капілярів альвеол легень усі процеси протікають у протилежному напрямку. Аніони HCO_3^- проникають в еритроцити, а аніони Cl^- з еритроцитів у плазму крові. Фермент карбоангідраза в еритроцитах капілярів легень каталізує реакцію дисоціації $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$. Тут же в еритроцитах капілярів легень дисоціює карбгемоглобін ($\text{H}^+\text{HbCO}_2 \rightarrow \text{H}^+\text{Hb} + \text{CO}_2$) із вивільненням молекул CO_2 , які дифундують в повітря альвеол легень. Швидкому переходу CO_2 із венозної крові капілярів альвеол легень в повітря альвеол сприяють різниця парціального тиску CO_2 і висока його дифузійна здатність. У венозній крові, що надходить у легені, знаходиться близько 580 мл CO_2 в 1 л. крові, а кров, що покидає легені (артеріальна кров), містить біля 530 мл/л CO_2 (П.І.Головач, 2004). Таким чином, венозна кров у легенях віддає у повітря альвеол не весь CO_2 і його венозно-артеріальна різниця становить приблизно 50 мл/л крові.

Газообмін у тканинах

У мітохондріях клітин організму, де локалізуються ферменти дихального ланцюга, відбувається процес біологічного окиснення органічних речовин з утворенням енергії і кінцевих продуктів обміну речовин (вода, вуглекислий газ, аміак, аміний нітроген та ін.). При цьому відбувається споживання клітинами тканин O_2 і утворення CO_2 . За нормальних умов існування при достатній кількості O_2 майже вся енергія утворюється внаслідок аеробного процесу окиснення. Надходження O_2 до клітин тканин відбувається із артеріальної крові капілярів великого кола кровообігу відповідно до закону дифузії. Рушійною силою дифузії молекул O_2 і CO_2 у тканинах організму, як і в альвеолярному газообміні, є градієнт їх концентрацій (парціального тиску) по обидва боки мембрани. В артеріальному кінці капіляра $p\text{O}_2$ досягає 90 мм рт. ст., а в клітинах тканин – 5–10 мм рт. ст. Значення $p\text{CO}_2$ в тканинах становить близько 60 мм рт. ст., а в артеріальній крові капілярів – 40 мм рт. ст. І хоча різниця напруг для CO_2 в 3–4 рази менша ніж для O_2 (відповідно 20 і 80 мм рт. ст.), вона в обох випадках є цілком достатньою для переходу молекул O_2 із артеріальної крові до клітин тканин, а молекул CO_2 із тканин через міжклітинну рідину до артеріальної крові.

Кількість O₂, що надходить до органів та тканин, зумовлюється особливостями їх функцій та інтенсивністю обмінних процесів. Здійснення газообміну у тканинах і органах забезпечує функціонування усіх тканин та органів і перетворення в капілярах великого кола кровообігу артеріальної крові у венозну. Про використання клітинами кисню можна судити на підставі вираховування артеріо-венозної різниці по O₂ і коефіцієнта утилізації кисню – відношення кількості використаного O₂, до його кількості, що надійшла до органу. У стані спокою для більшості органів він становить 30-40 %, а для серця – 60 %.

Регуляція дихання

Регуляція дихання спрямована на підтримання оптимального газового складу артеріальної крові – парціального напруження O₂ і CO₂.

Дихання тварин змінюється залежно від потреб організму. У стані спокою воно знаходиться у межах фізіологічної норми, тоді як при фізичних навантаженнях зростає його частота і глибина.

Дихання як складний фізіологічний процес регулюється нервовим і гуморальним шляхом. У регуляції дихання важливу роль відіграють нервові клітини дихального центру.

Дихальний центр – це сукупність нейронів головного мозку, які забезпечують ритмічну зміну вдиху видихом і навпаки, а також пристосовують частоту і глибину дихання до мінливих потреб організму і відповідно до умов його існування.

Дихальний центр розміщується у довгастому мозку на дні IV шлуночка і складається з центру вдиху (інспіраторного) та центру видиху (експіраторного).

Було також вставлено, що *дихальний центр парний, симетричний і розміщений по обидва боки від середньої лінії довгастого мозку.*

У дихальному центрі виявлено два види нейронів – інспіраторні і експіраторні. *Інспіраторні нейрони* генерують імпульси збудження на початку вдиху, а потім гальмуються. *Експіраторні нейрони* збуджуються під час видиху. Ці дві групи нейронів реципрокно пов'язані між собою так, що активність однієї групи нейронів гальмує активність іншої. Імпульси збудження від нейронів дихального центру надходять у спинний мозок, де розміщуються **мотонейрони**, що іннервують відповідні дихальні м'язи (діафрагму, міжреберні і черевні м'язи та ін.).

Частота зміни активності інспіраторних і експіраторних нейронів дихального центру визначає частоту дихання, а рівень імпульсної активності – силу скорочення дихальних м'язів і величину дихального об'єму (глибину дихання). При форсованому диханні еферентні сигнали збудження через відповідні нерви надходять також до допоміжних дихальних м'язів грудної і черевної стінки.

Важливу роль у регуляції дихання відіграють аферентні шляхи, спрямовані у дихальний центр, через який здійснюється рефлекторне регулювання легеневої вентиляції. Розрізняють механо- і хеморецепторні рефлекси.

Механорецептори органів дихання (трахеї, легень, бронхів, грудної клітки) реагують на розтягнення під час вдиху. Серед рецепторів розтягнення є низько- та високопорогові рецептори. Перші рецептори генерують потенціали дії навіть під час спокійного видиху, а під час вдиху частота імпульсів у них зростає пропорційно до об'єму легень. Другі рецептори подразнюються лише при максимальному розтягненні легень під час максимального вдиху. Імпульси від рецепторів розтягнення через аферентні волокна у складі блукаючого нерва надходять до інспіраторних нейронів дихального центру, гальмуючи їх збудження. Припиняється вдих і починається видих. Водночас активуються експіраторні нейрони і починається видих. Коли легені спадаються імпульси від іншої частини механорецепторів збуджують інспіраторні нейрони, гальмують експіраторні, що зумовлює припинення видиху і початок вдиху.

У дихальний центр постійно надходять імпульси і від пропріорецепторів дихальних м'язів. Під час вдиху вони збуджуються й імпульси від них спрямовуються в інспіраторний центр, нейрони якого гальмуються і вдих припиняється.

Гуморальна регуляція дихання. На функціонування дихального центру впливає хімічний склад крові. Постійний контроль за pO_2 і pCO_2 артеріальної крові здійснюють хеморецептори. Розрізняють периферичні хеморецептори, які розміщені у судинах рефлексогенних зон (каротидний синус сонної артерії, дуга аорти) і центральні хеморецептори, функцію яких виконують нейрони дихального центру і деяких ділянок стовбура мозку. Периферичні хеморецептори реагують в основному на зміни в крові вмісту O_2 , а центральні – на зміни вмісту CO_2 . Це вперше було показано в досліді на собаках з перехресним кровообігом.

Збільшення концентрації в крові вуглекислого газу викликає підвищення тону дихального центру, а зниження її, навпаки, гальмує його і наступають відповідні зміни у частоті і глибині дихання. Збудником дихального центру є також йони H^+ , які утворюються при дисоціації молекул H_2CO_3 на H^+ і HCO_3^- . Нагромадження карбонатної кислоти в крові новонародженого після втрати зв'язку через пуповину з материнським організмом є причиною його першого вдиху.

Особливості дихання при фізичних навантаженнях

При фізичних навантаженнях в організмі тварин у м'язовій тканині посилюється обмін речовин, інтенсивність окисних процесів, споживання поживних речовин і кисню та вентиляція легень і робота серця. У перші секунди фізичного навантаження в організмі тварин знижується процент насичення артеріальної крові O_2 , далі настають зміни у частоті і глибині дихання, що покращує насичення крові киснем. При інтенсивному фізичному навантаженні через дефіцит кисню в організмі тварин накопичується велика кількість недоокиснених речовин і виникає киснева недостатність. Надлишок кислот в крові викликає подразнення як периферичних, так і центральних хеморецепторів і відповідно викликає посилення частоти дихання та серцевої діяльності. Поки дихання і кровообіг не здатні забезпечити діяльність скелетних м'язів достатньою кількістю O_2 виникає задуха («мертва точка» у спортсменів). У результаті посилення легеневої вентиляції збільшується перехід CO_2 із крові

у видихуване повітря і надходження O_2 в організм.. Встановлюється новий ритм частоти дихання і серцевої діяльності, що призводить до виникнення нової рівноваги між надходженням і споживанням O_2 .

Окиснення молочної кислоти, яка утворилася на початку фізичного навантаження, завершується не з часом припинення фізичного навантаження, а через певний час після його закінчення. І через це посилення частоти дихання і роботи серця продовжується ще деякий час після припинення м'язової роботи.

Особливості дихання в умовах зниженого атмосферного тиску повітря

Зниження атмосферного тиску повітря спостерігається у гірській місцевості. Величина атмосферного тиску повітря в горах залежить від висоти над рівнем моря. У зв'язку зі зменшенням у горах величини атмосферного тиску повітря знижується і величина парціального тиску O_2 та CO_2 як в атмосферному, так і в альвеолярному повітрі, що проявляє свій вплив на інтенсивність газообміну в легенях тварин різних видів та величини напруги O_2 та CO_2 в артеріальній і венозній крові. У міру підйому вгору атмосферний тиск повітря, а також парціальний тиск O_2 і CO_2 у повітрі альвеол і насиченість крові киснем та вуглекислим газом падають. Відхилення у самопочутті людей починають проявлятися на висоті понад 2000 м (високогір'я) – з'являються ознаки гострої гіпоксії (задуха, сонливість, погіршується самопочуття, підвищується частота серцевих скорочень, знижується м'язовий тонус).

При тривалому перебуванні у високогірних місцевостях в організмі тварин з'являються адаптаційні пристосування до пониженого парціального тиску кисню (підвищується кількість еритроцитів та вміст гемоглобіну, посилюється легенева вентиляція і зростає хвилинний об'єм серця, покращується кровозабезпечення мозку, серця та інших органів і тканин, у м'язовій тканині збільшується рівень міоглобіну, кількість мітохондрій, вміст цитохромоксидази та підвищується активність дихальних ферментів).

До умов високогір'я добре пристосувалось небагато видів тварин (вівці, кози, лами, байбаки, миші, деякі види комах, слимаки тощо). На висоті понад 6000 м живих істот немає.

Вплив підвищеного атмосферного тиску на організм

Підвищення атмосферного тиску відбувається при зануренні організму у воду. Через кожні 10 м глибини у морі і кожні 10,4 м глибини у прісній воді барометричний тиск збільшується на 1 атмосферу. В умовах підвищеного атмосферного тиску збільшується розчинність газів (O_2 , CO_2 , N_2) вдихуваного повітря у крові, тканинній рідині, клітинах тканин. Особливо це стосується нітрогену. Так, наприклад, на поверхні моря в тілі людини розчиняється близько 1 л нітрогену, а на глибині 100 м за достатньо тривалого перебування під водою – до 10 л нітрогену. Ці гази при повільній декомпресії (повільному підніманні із глибини води) поступово виділяються із організму через легені із видихуванним повітрям, не створюючи для нього небезпеки. При швидкому підніманні із глибини (швидкій декомпресії) розчинені в крові O_2 , CO_2 та N_2 не встигають виділятися з організму і при цьому утворюються бульбашки цих газів в крові, які можуть викликати емболію (закупорку) судин. Особливо небезпечною є емболія судин мозку і серця. Оксиген і вуглекислий газ як гази, що хімічно з'єднуються в крові з гемоглобіном та іншими речовинами є менш

небезпечними порівняно із нітрогеном. Стан організму, що виникає при швидкій декомпресії називають кесонною хворобою (виникають болі в суглобах, задуха, головокружіння, блювота, погіршується зір, втрата свідомості). Фатальна повітряна емболія може наступати під час швидкого підйому на поверхню моря навіть із глибини 5 метрів. Щоб уникнути кесонної хвороби піднімання водолаза потрібно здійснювати дуже повільно, особливо на останніх метрах.

Особливості дихання у птиці. Дихання у птахів має певні особливості, які зумовлені особливостями будови дихальної системи, що пов'язані з їхньою пристосованістю до польоту. Основними особливостями будови дихальної системи у птахів є:

- відсутність діафрагми і плеври та зростання легень із реберними стінками;
- відносно малі легені, у яких головні бронхи, увійшовши в легені пронизують їх наскрізь і переходять у відповідні повітроносні мішки;
- наявність 9 повітроносних тонкостінних мішків (1 непарний міжключичний та 4 парних мішки – шийні, краніальні грудні, каудальні грудні, черевні (найбільші), які розміщуються між внутрішніми органами, а їх відростки проникають у кістки і між м'язами.

Розширення грудної клітки, легень і повітроносних мішків відбувається за рахунок скорочення міжреберних і грудних м'язів, які становлять 45-60 % маси всіх м'язів. При акті вдиху у птахів атмосферне повітря заповнює як легені (альвеоли легень), так і повітроносні мішки. Під час акту видиху повітря із повітроносних мішків потрапляє у альвеоли легень, із яких повітря виділяється через дихальні шляхи в зовнішнє середовище. Краще заповнення повітроносних мішків атмосферним повітрям відбувається у птахів під час польоту за рахунок роботи м'язів крил і грудей. Отже, у птахів надходження до альвеол легень багатого на кисень повітря є як під час акту вдиху, так і під час акту видиху завдяки надходженню повітря до них із повітроносних мішків. Така особливість дихання у птахів називається **подвійним диханням**. Воно сприяє більш інтенсивному газообміну в альвеолах, що є необхідною умовою для польотів птахів. Подвійне дихання значно краще відбувається у птахів під час польоту, коли велику роботу виконують м'язи крил. У домашньої птиці літальна функція виражена дуже слабо. У повітроносних мішках птахів газообмін не відбувається. Вони беруть участь у зменшенні маси тіла при плаванні та польотах. Частота дихання в різних домашніх птахів неоднакова. При оптимальній температурі вона становить: у курей – 12-30, качок – 15-30, гусей – 9-20, індиків – 13-20. Частота дихання у домашніх птахів різко зростає при підвищенні температури зовнішнього середовища.

Питання для самоконтролю:

1. Дихання, етапи дихання.
2. Дихальна система, особливості будови дихальної системи у різних видів тварин.
3. Будова і функції дихальної системи у птиці.
4. Зовнішнє дихання.
5. Що таке експірація? Механізм експірації.

Тема 11. Фізіологія травлення

План

1. Функції системи травлення. Фізіологічний зміст поняття травлення.
2. Травлення у ротовій порожнині.
3. Травлення у шлунку.
4. Травлення у тонкому кишечнику.
5. Травлення у товстому кишечнику.

1. Функції системи травлення. Фізіологічний зміст поняття травлення

Травлення - це сукупність фізичних, хімічних та біологічних процесів перетворення поживних речовин корму у травному тракті, внаслідок якого складні білки, жири та вуглеводи гідролізуються до низькомолекулярних сполук, здатних всмоктуватися та використовуватися тканинами організму.

Фізична обробка корму полягає у його подрібненні, пережовуванні, перетиранні, перемішуванні за участі м'язів травного тракту.

Хімічна обробка корму здійснюється за участі травних соків – слини, шлункового, підшлункового, кишкового соків та жовчі, що містять кислоти, луги, ферменти, солі та інші речовини. У **біологічному обробленні корму** беруть участь різні мікроорганізми, що населяють травний тракт. У процесі травлення поживні речовини розпадаються до низькомолекулярних сполук: білки – до амінокислот, жири – до гліцеролу та карбонових кислот, вуглеводи – до моносахаридів, а у рубці моносахариди бродять до утворення летких жирних кислот (оцтової, пропіонової та масляної). При цьому процес розпаду складних органічних речовин до відповідних мономерів є ферментативним процесом. Ферменти виконують роль біокаталізаторів, що прискорюють розщеплення складних поживних речовин.

Залежно від **джерел ферментів**, що беруть участь у травленні розрізняють:

- *аутолітичне травлення* - за участі ферментів, що містяться у самому кормі;

- *симбіонтне травлення* - за участі ферментів, що виділяють мікроорганізми, які населяють шлунково-кишковий тракт. У жуйних тварин мікрофлора рубця бере участь у перетравлюванні клітковини та інших поживних речовин;

- *власне травлення* - за участі власних ферментів організму, що містяться у секретах травних залоз.

Усі ферменти травних соків відносяться до класу гідролаз та виявляють свою активність у водному середовищі.

В залежності від характеру **хімічного зв'язку, що гідролізується**, розрізняють три групи ферментів:

- *глюкозидази* (карбоангідрази) - ферменти, що діють на вуглеводи амілаза, мальтаза, сахараза, лактаза;

- *пептидази* (протеази) - ферменти, що діють на пептидні зв'язки у білках: пепсин, трипсин, хімотрипсин, дипептидази та інші;

- *естерази* - ферменти, що розщеплюють ефірні зв'язки: ліпаза, фосфотази, нуклеаза (РНК-аза, ДНК-аза).

Окрім того, при розгляді **травлення** у еволюційному аспекті можна визначити такі його **типи**:

- *внутрішньоклітинне* – відбувається за принципом піноцитозу або фагоцитозу, коли поживний субстрат, що потрапив до клітини, перетравлюється за рахунок ферментів, які містяться в органоїдах клітини (лізосомах);
- *позаклітинне*, коли перетравлювання поживних речовин здійснюється поза клітиною за рахунок ферментів травних соків, що виділяються до зовнішнього середовища, де й відбувається гідроліз поживних речовин. Прикладом можуть слугувати травлення у порожнині шлунка, кишок або дистантне травлення у павукоподібних;
- *пристінкове* або мембранне (контактне), коли гідроліз поживних речовин здійснюється на поверхні клітинної мембрани.

За сучасними уявленнями, на усіх рівнях організації тварин (від найпростіших до ссавців) існують усі три основні типи травлення, хоча у високоорганізованих тварин внутрішньоклітинне травлення як механізм засвоєння поживних речовин втрачає своє значення.

Травлення у ротовій порожнині

Їжа знаходиться у ротовій порожнині недовго – тут аналізуються властивості їжі (смак, якість, температура, консистенція), відбувається її подрібнення, формується харчова грудка.

Подразнення рецепторів ротової порожнини (смакових, тактильних, температурних, больових) здійснюють вплив на діяльність харчового центру у ЦНС, який рефлекторно здійснює регуляцію секреторної і моторної функцій всього травного тракту. ротова порожнина є зоною, яка забезпечує початок рефлекторної регуляції травної системи.

Слина, що відіграє важливу роль у травленні, виділяється трьома парами великих слинних залоз (білявушних, підщелепових та під'язикових) а також багатьма малими, розташованими у слизовій оболонці ротової порожнини.

За функціональними ознаками слинні залози поділяються на **три групи**.

До першої належать залози, секрет яких містить багато муцину (слиз). Це невеликі слинні залози кореня язика, твердого і м'якого піднебіння.

До другої групи належать залози, секрет яких містить багато води, білка і солей. До них відносяться білявушні і невеликі слинні залози бічної поверхні язика.

До третьої групи входять змішані залози – виділяють муцин, солі, білок, воду. До цієї групи відносяться підщелепові, під'язикові та невеликі слинні залози кінчика язика, губів.

У ротовій порожнині знаходиться змішана слина. За добу у дорослої людини утворюється 0,5–2 л слини, РН = 5,8–7,36. Слина складається з води (99,5 %), органічних і неорганічних речовин (сухий залишок, 0,5 %).

Питома вага слини складає 1,002-1,009. Реакція слини значно коливається залежно від виду тварин та характеру корму. У свиней рН слини - 7,32; у собаки та коня - 7,50; у жуйних - 8,00 та вище.

Неорганічні речовини – іони натрію, калію, фтору, заліза та ін. До органічних речовин відносяться білки, ферменти, які діють тільки у слаболужному середовищі. Основними ферментами є амілаза і мальтаза, що розщеплюють складні вуглеводи (крохмаль) до простих (глюкоза, дисахариди).

Слина виконує ряд функцій: травну (за рахунок ферментів), створює відчуття смаку (завдяки розчиненню харчових речовин і їхній дії на рецептори смаку), утворює і ослизнює харчову грудку (муцин), слина стимулює секрецію шлункового соку, вона необхідна для акту ковтання. Екскреторна (видільна) функція слини полягає у тому, що у складі слини можуть виділятися продукти обміну (наприклад сечовина). Склад слини залежить від хімічних і фізичних властивостей речовин у ротовій порожнині. Регуляція слиновиділення нейрогуморальна, центр слиновиділення знаходиться у довгастому мозку, імпульси до нього надходять від рецепторів ротової порожнини. Слиновиділення при подразненні рецепторів ротової порожнини – безумовнорефлекторне. Умовнорефлекторним шляхом секреція слинних залоз може збуджуватися при подразненні органів чуття – органів зору, слуху, нюху тощо.

Травлення у шлунку

Їжа з ротової порожнини надходить у шлунок, де зазнає подальшої хімічної і механічної обробки. Хімічна обробка їжі здійснюється ферментами шлункового соку, механічна забезпечується моторною діяльністю шлунка. Шлунок складається з кардіального (2/3) і пілоричного (1/3) відділів. Кардіальний відділ поділяється на власне кардіальну частину, тіло та дно. У слизовій оболонці шлунка є три види залоз – фундальні, кардіальні, пілоричні. Залози складаються з основних, додаткових, мукоїдних, обкладинкових клітин, С-клітин та аргентафінних клітин. Основні клітини виробляють пепсиноген; додаткові – соляну кислоту; аргентафінні – попередник серотоніну; С-клітини – гастрин. Слизова оболонка малої кривизни, дна і тіла містить основні, обкладинкові, додаткові і аргентафінні клітини і С-клітини. У пілоричній частині обкладинкові клітини відсутні, внаслідок чого сік цієї частини має слаболужну реакцію.

Функції шлунка: секреторна, моторна, всмоктувальна, екскреторна, інкреторна, бактерицидна:

- *секреторна* функція шлунка забезпечується залозами, що знаходяться у його слизовій оболонці;
- *моторна* здійснюється завдяки скороченням м'язів стінки шлунка (перемішування їжі і рух її у дванадцятипалу кишку);
- *всмоктувальна* функція шлунка полягає у всмоктуванні продуктів розщеплення;
- *екскреторна* – у виділенні із шлунковим соком продуктів обміну білків (сечовина), вуглеводів (молочна кислота) та ін.;
- *інкреторна* функція шлунка пов'язана з виділенням гормонів, які здійснюють специфічну дію на процес травлення;
- *бактерицидна* функція пояснюється бактерицидною дією соляної кислоти шлункового соку.

Регуляція шлункової секреції поділяється на три фази: складнорефлекторна, шлункова, кишкова. *Складнорефлекторна* регуляція здійснюється на базі умовних і безумовних рефлексів. *Умовнорефлекторне* відділення шлункового соку викликається запахом, виглядом їжі, звуковими подразненнями, що пов'язані з приготуванням їжі, тобто відбувається при подразненні нюхових, смакових, зорових, слухових рецепторів. Нервові імпульси, що виникають у цих рецепторах, надходять у мозковий відділ відповідних аналізаторів, а звідти у відповідні нейрони кори головного мозку, звідти у харчовий центр довгастого мозку, і до залоз шлунка. Сік починає виділятися у невеликій кількості, але він багатий на ферменти. *Безумовнорефлекторний* компонент складнорефлекторної фази починається з моменту потрапляння їжі у ротову порожнину. Від рецепторів ротової порожнини, шлунка, аферентні імпульси надходять у харчовий центр у довгастому мозку, звідки імпульси надходять до залоз шлунка і викликають секрецію. *Шлункова фаза* шлункової секреції починається при подразненні хемо- і механорецепторів слизової оболонки шлунка. Хеморецептори реагують на продукти розщеплення їжі у кишечнику. *Кишкова фаза* починається з надходження їжі у кишечник. Харчова кашка подразнює механо- і хеморецептори кишечника, що стимулює шлункове соковиділення.

Механізм переходу хіму у дванадцятипалу кишку. Завдяки скороченню мускулатури кишечника харчова кашка рухається від кардіальної частини шлунка до пілоричної і переходить через сфінктер у дванадцятипалу кишку. Вміст шлунка переходить у дванадцятипалу кишку тільки тоді, коли його консистенція стає рідкою; пілоричний сфінктер (між шлунком і дванадцятипалою кишкою) розслабляється при зміні кисло-лужного балансу – кислий хіму шлунку просочується лужним соком 12-палої кишки, середовище у 12-палій кишці знов стає слаболужним. Надходження нової порції хіму знову змінює слаболужне середовище 12-палої кишки на кисле, що являється сигналом для закриття сфінктера.

Шлунок коня однокамерний, стравохідно-кишкового типу, невеликий за розмірами. Його об'єм складає 10-15 л. У кардіальній частині шлунка є беззалозиста зона сліпого мішка, устелена багат шаровим плоским епітелієм.

Від фундальної та пілоричної зон сліпий мішок відокремлюється вузькою смужкою кардіальних залоз. Стравохід спрямований відносно шлунка під гострим кутом, а функцію кардіального сфінктера виконують дві м'язові петлі, тонус яких підвищується при наповненні шлунка. З цієї причини під час переповнення шлунка у коня стає неможливим акт блювання та відходження газів.

Шлунок свиней є однокамерним, шлунково-кишкового типу, ємність його у дорослих тварин складає 0,5-9,0 л. Морфологічна особливість шлунка свині полягає у наявності беззалозистої зони, що охоплює основу стравоходу та малу кривизну шлунка й дивертикулу у кардіальній зоні.

Травлення у шлунку жуйних тварин

Шлунок жуйних складається з чотирьох камер - *рубця, сітки, книжки та сичуга*. Перші три камери, що позбавлені залозистої тканини, називають

передшлунками, а *сичуг* є справжнім шлунком через те, що має усі різновидності залозистої тканини подібно шлунку моногастричних. У таких тварин як верблюд, лама, альпака відсутня книжка.

Слизова оболонка передшлунків вистелена багат шаровим плоским епітелієм та має характерну будову у різних камерах: у рубці слизова оболонка має сосочки заввишки від 0,5 до 1 см, причому більш довгими є сосочки у вентральному відділі рубця. У сітці знаходяться комірочки, що нагадують бджолині стільники, у книжці - листочки різного розміру.

Ємність складного шлунка складає 65-75% загального об'єму травного тракту: від 140 до 300 л. у корови, 15 & 20 л. у дорослої вівці. Співвідношення ділянок складного шлунка змінюється з віком у міру розвитку передшлунків, причому їх збільшення відбувається нерівномірно. Якщо у новонароджених ємність сичуга у 2 рази більша за об'єм передшлунків, то вже у 3-місячному віці передшлунки стають більшими за об'єм сичуга майже у 3 рази. Співвідношення передшлунків та сичуга характерним для дорослих тварин є 11:1, що досягається приблизно у 6-7-місячному віці і співпадає з повним становленням травлення у рубці. Самою місткою камерою є рубець, що займає усю ліву половину черевної порожнини. Інтенсивність розвитку передшлунків з віком залежить, перш за все, від умов живлення. Перехід до кормів, що містять рослинні компоненти у складі стартерів, брикетів, трав'яної муки, гранул, сінажу, сіна та соломи, стимулює розвиток передшлунків. Довготривале згодовування жуйним тваринам молока та рідких кормів уповільнює ріст та розвиток передшлунків.

Рефлекс стравохідного жолоба

У телят та ягнят під час молочного та перехідного періоду живлення найбільше розвинутою ділянкою складного шлунка є сичуг, у якому починається перетравлення поживних речовин молока та молочних кормів. Надходження прийнятого молока безпосередньо до сичуга забезпечує стравохідний жолоб - своєрідне продовження стравоходу.

Стравохідний жолоб являє собою м'язову згортку, за формою у вигляді валиків, що прямує від переддвер'я рубця стінкою сітки до книжки. При цьому, скорочення мускулатури стравохідного жолоба з утворенням своєрідної тимчасової трубки забезпечує надходження рідкого корму, обминаючи рубець та сітку до сичуга.

Функції передшлунків

Рубець є головним резервуаром корму. Тривалість перебування кормів у рубці складає 3-4 доби і залежить, передусім, від характеру корму. Грубі корми перебувають у рубці значно довше, ніж концентровані та соковиті. Ступінь подрібнення грубих кормів визначає швидкість евакуації вмісту рубця до наступних відділів травного тракту. Так, трав'яна мука, гранульовані корми прямують до сичуга значно раніше, ніж сіно та солома. У рубці корми зазнають фізичних та хімічних перетворень завдяки мікроорганізмам і перемішуються, а при досяганні певної концентрації прямують до сітки. Вміст рубця являє собою кашкоподібну масу бурого-жовтого або темно-зеленого кольору зі своєрідним запахом. Консистенція та склад вмісту рубця залежать від характеру раціону.

Сітка, маючи коміркову будову слизової оболонки, виконує роль сортувального відділу й пропускає до книжки лише подрібнені частинки корму, а також сторонні предмети, що надходять до рубця під час годівлі тварин. При скороченні сітки, добре подрібнений її вміст прямує до книжки, а більші частинки корму повертаються назад до рубця. Якщо до сітки потрапляють сторонні гострі предмети (дріт, цвяхи), нерідко травмується її стінка, діафрагма та серцева сорочка. За таких умов виникає захворювання травматичний ретикуло-перикардит.

Слизова оболонка книжки являє собою листочки різної висоти, за рахунок цього утворюється гранично велика поверхня для усмоктування. Спочатку вважали, що завдяки листочкам кормові частки перетираються та подрібнюються. Проте електромікроскопічна характеристика гладенької м'язової тканини листочків виключає можливості перетирання частин корму. Виявлено, що з порожнини книжки усмоктується до крові велика кількість води, гідрокарбонату натрію, летких жирних кислот. При надходженні до книжки значної кількості концентрованих кормів може виникнути переповнення книжки, бо концентровані корми, що розміщуються поміж листочками, притягують воду, набрякають та стискають листочки.

Мікроорганізми передшлунків та їх роль у травленні

Усі найскладніші біохімічні процеси, що проходять у передшлунках, здійснюються ферментами, які виділяються мікроорганізмами, тобто яскраво виявляється так зване симбіонтне травлення. Мікроорганізми рубця – бактерії, інфузорії та гриби. У рубці утворюються сприятливі умови для життєдіяльності мікроорганізмів (стала температура 38–40°C, газовий склад з низьким вмістом O₂, оптимальна величина рН, а також постійна наявність субстрату для життєдіяльності мікроорганізмів). У підтриманні відносної сталості вмісту рубця велике значення має двостороння проникність стінки рубця та її метаболічна активність.

Бактерії. У рубці виявлено більше 100 різновидів бактерій. Вже у перші дні життя тварин бактерії надходять до травного тракту з кормом, проте видовий склад їх усталюється вже 1,5-2-місячному віці та залежить, передусім, від складу раціону. Між окремими видами бактерій, як і між бактеріями та найпростішими, існують особливі форми внутрішніх взаємовідносин (антагонізм, симбіоз та інше). У передшлунках утворюється своя мікробна екологічна система. У цій екосистемі визначають ряд популяцій бактерій:

- бактерії, що фіксовані на епітелії слизової оболонки рубця (бактерії, що виділяють карбамідамідогідролазу або уреазу та протеолітичні ферменти);
- бактерії, що фіксовані на поверхні часток корму (целюлозолітичні та амілолітичні бактерії);
- бактерії, що живуть у рідині рубця (бактерії відповідальні за усі види бродіння).

Інфузорії в рубці являють собою клас війкових з підкласу рівно війкових (Holotricha) та маловійкових (Oligotrichica) у співвідношенні приблизно 1:9. Визначають більше ніж 50 видів інфузорій рубця. У всіх домашніх жуйних тварин у рубці живе біля 20 видів інфузорій. Загальна маса найпростіших рубця відповідає масі мікрофлори, складаючи приблизно 10% сухої речовини вмісту

передшлунків. Інфузорії рубця беруть участь: у перетравлюванні клітковини – механічно подрібнюючи клітковину вони готують її до дії ферментів целюлозолітичних бактерій; у гідролізі крохмалю, а також легкорозчинних вуглеводів. При надмірному надходженні крохмалю з кормом у цитоплазмі інфузорій відкладається до 70% сухої речовини у формі амілопектину. Найпростіші здатні до захоплення бактерій, а володіючи високою протеолітичною активністю вони перетравлюють білки, утворюючи свої специфічні білки, що відрізняються високою біологічною цінністю. Завдяки бактеріям та інфузоріям у рубці синтезується протягом доби до 450 г білка. Біологічна цінність бактерій складає 65%, білка найпростіших – 70%, а їх перетравлювання відповідно 75 та 85%.

Гриби. У рубці виявлена також облігатна мікрофлора - анаеробні гриби-дріжджі, плісняви та деякі види актиноміцетів. Усі вони фіксовані на частках рослинного корму, володіють здатністю гідролізувати клітковину, розщеплювати розчинні вуглеводи, беруть участь у синтезі амінокислот та вітамінів групи В. Гриби рубця залишаються найменше вивченими у плані участі їх у перетворенні поживних речовин корму.

Жуйний період

Для жуйних тварин характерною ознакою є жуйний процес, що полягає у рефлекторному відригуванні вмісту рубця до ротової порожнини, пережовуванні його та зворотньому проковтуванні. Жуйний процес – біологічне пристосування тварин з багатокамерним шлунком, що призначений для додаткової обробки недостатньо пережованого рослинного корму. Цей процес з'являється у телят 2-3-тижневого віку та пов'язаний з прийманням грубого корму, коли телята починають поїдати траву, дрібні стебла та листочки сіна. Жуйний період – це час, протягом якого тварина багаторазово відригує, пережовує та проковтує вміст рубця. За добу у корів відбувається 6–8 жуйних періодів тривалістю від 40 до 60 хв. залежно від характеру корму

Моторика передшлунків

Перемішування та просування вмісту рубця здійснюється за рахунок скоротливої діяльності гладенької мускулатури передшлунків, розташованої у різних напрямках. За таких умов відбувається рефлекторне скорочення різних ділянок рубця у певній послідовності. Збудження мускулатури стравохідного жолобу переходить послідовно на м'язи дорсального мішка рубця, потім – на каудо-дорсальний виступ, на вентральний мішок, а далі розповсюджується на дорсальний мішок та повертається до м'язів вентрального мішка рубця. При послідовному скороченні різних ділянок рубця, вміст його переміщується, рухаючись проти годинникової стрілки, що необхідно ураховувати під час застосування масажу рубця при порушенні його моторної функції. Вміст рубця, що досягнув певного ступеня подрібнення та зволоження, надходить до сітки. Скорочення сітки здійснюється у дві фази. Під час першої сітка зменшується майже на 50%, а потім розслаблюється та знову скорочується повністю з такою силою, що при наявності у порожнині сітки сторонніх гострих предметів відбувається травмування стінки сітки, проколювання її через усі шари з ураженням діафрагми та серцевої сорочки.

При скороченні сітки дуже подрібнений вміст її переходить до книжки, а грубі частини - до переддвер'я рубця. Переходу вмісту сітки до книжки сприяє також той факт, що при скороченні мускулатури сітки розширюється сичуг. У справжньому шлунку утворюється негативний тиск, який передається на книжку й розріджена маса надходить із сітки до книжки, а з книжки – до сичуга. Вміст книжки не може повертатися до сітки, оскільки цьому перешкоджає своєрідний сфінктер між цими відділами. Цим пояснюється переповнення книжки при споживанні тваринами великої кількості концентрованих кормів, які в силу високого ступеня подрібненості не затримуються довго у рубці та сітці і прямують до книжки. За умов переповнення книжки як правило пригнічується моторика сітки і рубця та підсилюється моторика сичуга та кишок.

Травлення у сичузі

Сичуг є справжнім шлунком у жуйних тварин, оскільки лише у цьому відділі складного шлунка є залозисті клітини, що секретують шлунковий сік. Сичужний сік за своїм складом мало чим відрізняється від шлункового соку моногастричних тварин. У ньому містяться ферменти пепсин, гастроксин та хімозин, а також HCl. Під дією пепсину та гастроксину гідролізуються білки до поліпептидів, а хімозин сприяє перетворенню казеїногенів молока до казеїнів. Вміст хімозину у сичужному соку молодих тварин є більшим ніж у дорослих, а концентрація HCl коливається від 0,12 до 0,40% і підвищується за віком. Секреція сичужного соку відбувається безперервно, а інтенсивність секреції та її тривалість залежить передусім від характеру годівлі. Як правило, згодовування трави, сіна викликає тривалішу секрецію сичужного соку, ніж під час випоювання молока або згодовування соковитих кормів.

Травлення в дванадцятипалій кишці

У дванадцятипалу кишку відкриваються протока підшлункової залози і жовчна протока печінки. Підшлункова залоза виконує дві функції: зовнішньосекреторну (панкреоцити та клітини протоків виробляють панкреатичний сік) та внутрішньосекреторну (інсулоцити продукують інсулін, глюкагон, гастрин). Кількість соку у людини – 1,5-2 л. за добу. Реакція соку лужна (pH 8,0-8,5), бо він містить велику кількість гідрокарбонатів. Гідрокарбонати нейтралізують кислий хімус, який надходить із шлунка і створюються оптимальні умови для дії ферментів підшлункової залози.

Основні протеолітичні ферменти підшлункового соку – це трипсиноген, хемотрипсиноген і прокарбоксіпептидаза. Гідролізують білки до пептидів і амінокислот. Трипсиноген активується в трипсин ентерокиназою, яка продукується клітинами слизової оболонки дванадцятипалої кишки. Хемотрипсиноген активується в хемотрипсин, а прокарбоксіпептидаза в карбоксіпептидазу під впливом трипсину. Ліполітичні ферменти підшлункового соку – це ліпаза і фосфоліпаза. Гідролізують жири та фосфоліпіди до жирних кислот і гліцерину.

Амілолітичний фермент альфа -амілаза гідролізує крохмаль та глікоген до оліго-, ди- та моносахаридів. Якщо перев'язати протоку підшлункової, то в організмі буде засвоюватись лише 40 % жирів та 50 % білків. Отже, значення підшлункового соку полягає в гідролізі білків і жирів.

Регуляція панкреатичної секреції

Розрізняють три фази секреції: головну, шлункову та кишкову. Під час головної фази основна роль належить нервовим впливам, що реалізуються через блукаючий нерв під час умовно- та безумовнорефлекторних реакцій. Під впливом вигляду, запаху їжі та її надходження в ротову порожнину секретія підшлункового соку починається вже через 1-2 хв.

Під час шлункової фази нервові впливи зберігаються, але починають діяти ще й гуморальні фактори, зокрема шлунковий гастрин. Під час кишкової фази вирішальне значення мають гуморальні фактори. Під впливом хімусу, що надійшов у дванадцятипалу кишку утворюються інтестинальні гормони. Основні з них:

- *секретин* (утворюється у S - клітинах слизової оболонки кишки);
- *холецистокінін* (ХЦК) (утворюється в J – клітинах слизової оболонки).

Секретин діє на клітини протоків підшлункової залози. Під його впливом виділяється багато соку з високою концентрацією гідрокарбонатів та малою кількістю ферментів.

ХЦК стимулює ацинарні клітини. Під його впливом виділяється мало соку, але з великою кількістю ферментів.

Механізм дії інтестинальних гормонів можна зобразити за допомогою такої схеми:

- *кислий хімус (рН 4,5)- секретин- сік з гідрокарбонатами - нейтралізація кислого хімусу;*
- *хімус багатий на білки або жири- ХЦК - сік з ферментами - гідроліз поживних речовин.*

При прийомі їжі з різним вмістом білків, жирів, вуглеводів змінюються кількість та склад підшлункового соку. Підшлункова залоза пристосовується до різних умов травлення, тобто відбувається її адаптація.

Ріст і розвиток підшлункової залози триває до 11 років.

Печінка, її функції

Жовч утворюється в гепатоцитах печінки. Потім системою жовчних протоків надходить у жовчний міхур і через відкритий сфінктер загальної жовчної протоки надходить у дванадцятипалу кишку.

Жовч утворюється в печінці постійно, а надходять у кишку періодично. Тому розрізняють два процеси: секреція і виділення. Методи дослідження секреції жовчі – це фістула жовчного міхура, фістула жовчної протоки.

Новоутворена жовч змінює свій склад у міру проходження протоками, а також під час перебування у жовчному міхурі. РН жовчі лужна. До складу жовчі входять солі жовчних кислот (утворюються з холестерину); жовчні пігменти – білірубін і білівердин (продукти перетворення гемоглобіну); холестерин; лецитин та інші органічні речовини. Якщо в крові підвищена кількість білірубіна, то це вказує на патологічні процеси в печінці.

Значення жовчі:

- емульгує жири;
- сприяє всмоктуванню жирів;
- стимулює моторну функцію кишок;

- разом із соком підшлункової залози нейтралізує кислу реакцію хімусу, що надходить із шлунка;
- виводить з організму продукти обміну (жовчні пігменти, холестерин).

Печінка у дітей відносно більша, ніж у дорослих. Особливо інтенсивно печінка росте в 14-15 років. Жовчовиділення з віком посилюється.

Травлення в тонкій кишці

Кишковий сік містить слиз, неорганічні сполуки і близько 20 різних ферментів. Найважливіші з них – пептидази, сахараза, мальтаза, лактаза та ліпаза. рН соку лужне. Епітеліоцити слизової оболонки кишки злущуються та інтенсивно відновлюються. Їх життєвий цикл становить близько 5 діб.

Функції кишкового соку:

- гідроліз білків, жирів та вуглеводів;
- захист слизової оболонки;
- підтримання хімусу в рідкому стані;
- формування лужної реакції кишкового вмісту.

За рахунок складок слизової оболонки кишок, ворсинок і мікроросинок різко збільшується загальна площа тонкої кишки. У дорослої людини вона становить приблизно 200 м². В медичній літературі описано випадки, коли хворі, що страждають патологічним ожирінням, після певної операції худнуть на кілька десятків кілограм. Що це за операції? У хворих видаляли частину тонкої кишки і поверхню всмоктування зменшувалась.

В кишці відбувається не лише порожнинне, але й пристінкове мембранне травлення. Внутрішня поверхня кишок має вирости – мікроросинки. У свою чергу їх поверхня вкрита шаром глікокаліксу. На глікокаліксі містяться адсорбовані ферменти, що утворюють своєрідний травно-транспортний конвейєр. Ферменти, які лежать ближче до порожнини перетравлюють відносно великі молекули харчових речовин, а ті, що є біля основи глікокаліксу – остаточно гідролізують речовини. Тут на мембранах розташовані і системи транспорту, що забезпечують їх всмоктування. Мембранне травлення відбувається в глибині мікроросинок у стерильних умовах.

У дітей кишечник відносно довший, ніж у дорослих. М'язи кишечника у дітей менш розвинуті, ніж у дорослих. У зв'язку з цим маятникоподібні і перистальтичні рухи в дітей менш інтенсивні.

Травлення в товстій кишці

Сік товстої кишки виділився в незначних кількостях. Містить в основному слиз. Важливу роль у процесах травлення у товстій кишці відіграє мікрофлора. До 90% мікрофлори – це безспорові анаероби і до 10% - молочнокислі бактерії, кишкова паличка, стрептококи і спороносні анаероби.

Під дією мікроорганізмів відбувається остаточний розклад неперетравлених рештків (вуглеводи розпадаються на молочну і оцтову кислоти, алкоголь, CO₂, H₂O; білки підлягають гнильному розкладу з утворенням токсичних речовин: індолу, фенолу та ін); синтезуються деякі вітаміни групи В, К; створюється імунний бар'єр шляхом пригнічення розмноження патогенних мікроорганізмів.

При збалансованому харчуванні процеси гниття і бродіння зрівноважуються (кислі продукти бродіння перешкоджають гниттю).

Особливості травлення у птахів

У птахів головними кормами є висококалорійні повнораціонні комбікорми, в основі яких лежать зерноконцентрати з обмеженим набором компонентів рослинного та тваринного походження. До морфологічних особливостей травного тракту слід віднести, передусім, **відсутність зубів** та доволі просту структуру носоглотки.

Птахи захоплюють корм дзьобом, не пережовують його, а швидко проковтують. Розм'якшення спожитого корму відбувається у **волі**, – **випинанні стінки стравоходу**. Воло добре розвинене у курей, індиків, голубів та цесарок. У водоплавних птахів справжній зоб відсутній, але у кінці стравоходу є ампуло подібне розширення (несправжній зоб).

Шлунок складається з двох відділів – залозистого та м'язового. Обидва відділи відокремлені один від одного, відрізняються за формою та функцією. Залозистий відділ шлунка за функцією нагадує простий шлунок у ссавців, а м'язовий слугує спеціалізованим органом для перетирання корму.

Залозистий відділ добре розвинений у хижих птахів, а м'язовий – у зерноїдних. Травлення у волі. У волі є небагато слизових залоз, секрет яких не містить ферментів. Воло - резервуар для корму. Наприклад, у курей у волі розміщується до 100 грамів корму. Тут корм пом'якшується та навіть може частково перетравлюватися під дією ферментів рослинного та бактеріального походження. У волі відбувається гідроліз крохмалю, а також бродильні процеси з утворенням молочної та інших кислот у перші 5 год. після годівлі, а також ліполіз та протеоліз за більш пізнього часу. У деяких птахів (голуби) під час вигодовування пташенят у волі утворюється особлива рідина молочного кольору, що містить білки, жири, мінеральні речовини, ферменти та слугує кормом для пташенят. Загальна тривалість знаходження корму у волі курей, індиків, голубів складає від 3 до 18 год. Під час безперервної годівлі птахів воло звільняється регулярно. Завдяки скороченню мускулатури вола кормова маса із нього прямує до залозистої частини шлунка.

Травлення у шлунку. Шлунок у птахів двокамерний і складається із залозистої та м'язової частини. Слизова оболонка залозистого шлунка вкрита одношаровим циліндричним епітелієм. Тут утворюється шлунковий сік з кислою реакцією, незважаючи на відсутність обкладових клітин. У середньому за добу у курей, індиків, гусей та качок виділяється шлунковий сік у кількості 6–9 мл на 1 кг маси за 1 год. Ці показники перевищують інтенсивність секреції шлункового соку у людини, собаки та мавпи. Має місце видова різниця щодо протеолітичної активності та кислотності соку у птахів: найбільшою перетравлюваною силою та кислотністю володіє шлунковий сік курей та індиків, найменшою – гусей.

Сокогінними кормами для птахів є зелені корми, картопля та морква, мучний комбікорм, овес та менш сокогінні – просо, м'ясо-кісткове та рибне борошно. М'язова частина шлунка складається з двох пар гладеньких м'язів – головних та проміжних. Основна функція м'язового шлунка – стискання та перетирання корму. У товщині слизової оболонки м'язового шлунка розміщені довгі та вузькі трубчасті залози, подібні до залоз першого відділу шлунка. Назовні від цього залозистого шару є тверда, зроговіла складчаста оболонка, що

має назву кутикула. Кутикула має мукополісахаридну природу та є секретом специфічних залоз слизової оболонки м'язового шлунка. У шлунку птахів перетравлюється до 30–50% протеїну, 17–25% вуглеводів та 9–11% жирів, що надходять з кормом.

Травлення у кишках птахів. Травлення в тонких кишках у птахів, так само, як і у ссавців, забезпечується підшлунковим, кишковим соками та жовчю. У просвіт 12-палої кишки відкриваються панкреатична та жовчні протоки однією загальною папілою, що стає на заваді одержання чистого підшлункового соку. Секреція панкреатичного соку є безперервною. За добу у курей виділяється підшлункового соку 27–28 мл на 1 кг маси тіла, у гусей – 15–20 мл. рН соку – 7,5–8,5, переважно за рахунок гідрокарбонату натрію. Сік володіє протеолітичною, амілолітичною та ліполітичною активністю. Активність протеаз та амілази значно вищі ніж у ссавців. Щодо протеїназ, у соку міститься трипсин, хімотрипсин, карбоксипептидази, еластази. У підшлунковому соку також є альфа-амілаза та інвертаза, відсутня лактаза. Секреція соку регулюється такими ж механізмами, що й у ссавців.

Кишковий сік – секрет залозистого епітелію слизової оболонки кишки, виділяється безперервно у кількості 7–9 мл на 1 кг маси тіла курей. У складі кишкового соку є протеїнази, дипептидази, амінопептидази, ентерокиназа, а щодо глюкозидаз, то є амілаза, мальтаза та сахараза, відносно естераз – ліпаза та фосфотази. У кишках птахів основний гідроліз поживних речовин відбувається на поверхні слизової оболонки, тобто за умов контактного травлення. Жовч у птахів як до жовчного міхура, так і безпосередньо до 12-палої кишки з правої та лівої долей печінки надходить синусом. Міхурова жовч темно-зеленого кольору, а печінкова – інтенсивно зеленого. На 1 кг маси тіла у птахів жовчі виділяється більше, ніж у інших сільськогосподарських тварин. *У голубів та цесарок відсутній жовчний міхур. Утворення жовчі у гепатоцитах відбувається безперервно, а надходження її до кишки здійснюється рефлекторно. У стані «натщесерце» жовч до кишки практично не надходить. До товстих кишок птахів належить пряма кишка з парними сліпими відростками. Існують різні погляди щодо ролі сліпих відгалужень. Наявність багаточисельної мікрофлори забезпечує процеси протеолізу, розщеплення клітковини, перетворення небілкових азотистих сполук, синтез вітамінів групи В, що майже усі виділяються з фекаліями.*

Запитання для самоконтролю:

1. Назвати тварини і птиця в яких відсутній жовчний міхур
2. Травлення у кишках птахів
3. Травлення в тонкій кишці
4. Травлення в товстій кишці
5. Травлення у моногастричних
6. Травлення у тварин із багатокамерним шлунком.
7. Порівняти і проаналізувати функції 5 і 6 пунктів

Тема 12. Фізіологія виділення та внутрішньої секреції

План лекції:

1. Функції системи органів виділення.
2. Нирки.
3. Нефрон як структурно-функціональна одиниця нирок.
4. Механізм утворення сечі.
5. Поняття про екзокринні та ендокринні залози.
6. Поняття про гормони.
7. Фізіологічна характеристика окремих залоз.

1. Функції системи органів виділення

Основними органами виділення є нирки. Крім нирок видільну функцію виконують шкіра, легені, печінка, шлунково-кишковий тракт. Через легені із організму виводиться вуглекислий газ, вода у вигляді пари і деякі леткі речовини.

Шкіра за допомогою потових і сальних залоз видаляє з організму воду, солі, продукти розпаду (сечовина, сечова кислота, креатинін тощо). Деякою мірою шкіра може компенсувати недостатність функції нирок при їх захворюванні. Екскреторна функція шлунково-кишкового тракту полягає головним чином у видаленні з організму солей важких металів, продуктів розпаду жовчних пігментів, неперетравлених решток їжі у вигляді калових мас.

Функції нирок:

- видільна** – нирки видаляють продукти розпаду, надлишок води, лікарські препарати та ін. Виводячи воду, нирки підтримують осмотичний тиск внутрішнього середовища організму, беруть участь у водно-сольовому обміні;
- підтримання гомеостазу** – нирки забезпечують сталість кислотно-лужної рівноваги в організмі;
- синтетична** – нирки беруть участь в утворенні деяких речовин (ренин);
- секреторна** – виділяють органічні кислоти і луги, іони K^+ та H^+ .

2. Нирки

Нирки розташовані по обидва боки від поперекового відділу хребта. На внутрішньому боці нирок є заглиблення, у якому знаходяться судини і нерви, оточені сполучною тканиною. Нирки вкриті сполучнотканинною капсулою, маса нирок становить 200–250 г. На поздовжньому розрізі нирки видно **два шари: кірковий** – темно-червоний, і **мозковий** – світліший. Мозкову речовину нирки складають петлі Генле і ниркові каналці, що розташовані паралельно гілкам петлі Генле. Гломерули та звивисті відділи проксимальних і дистальних каналців утворюють кіркову речовину нирок.

Елементарною структурно-функціональною одиницею нирки є нефрон. **Нефрон** складається з судинного клубочка, капсули (капсула Шумлянського–Боумена) і ниркових каналців. Капсула складається з двох шарів (вісцеральний і парієтальний), між ними є порожнина. Всередині капсули розташований судинний клубочок, який тісно прилягає до вісцерального листка капсули. Судинний клубочок – це клубочок капілярів, на які розгалужується артерія, що приносить кров до нирки. З порожнини між двома листками капсули виходять ниркові каналці. Ниркові каналці – довгі трубочки з одношаровими стінками.

Канальці складаються з трьох відділів:

- 1) проксимальний, складається зі звивистої та прямої частин петлі Генле;
- 2) тонкий сегмент петлі Генле;
- 3) дистальний каналець, що складається з прямої частини (товстий висхідний відділ петлі Генле).

Дистальний відділ каналця переходить у збірну трубку. Збірні трубки зливаються, утворюючи загальні вивідні протоки, які проходять через мозковий шар нирки до верхівок сосочків. Сосочки виступають у порожнину ниркової миски. **Ниркові миски** відкриваються у сечоводи, які входять у сечовий міхур. Сечовий міхур – порожнистий орган, куди постійно порціями надходить сеча з сечоводів. З сечового міхура виходить сечівник, який зв'язує сечовий міхур з зовнішньою поверхнею тіла.

Кровопостачання нирок. До нирок кров надходить з *ниркової артерії*, яка є однією з найбільших гілок аорти. Артерія у нирці галузиться на велику кількість артеріол, *кожна артеріола підходить до окремого судинного клубочка, де* поділяється на капіляри (перша капілярна сітка). Капіляри об'єднуються, утворюють артеріолу, що виносить кров (виносна артеріола). Виносна артеріола знову розгалужується на капіляри, які обплітають каналці. Ці капіляри зливаються у вени, які впадають у нижню порожнисту вену. Діаметр артеріоли, по якій кров надходить до нирок, у два рази більший від діаметра виносної артеріоли, що створює високий тиск у капілярах судинного клубочка. Високий тиск у капілярах судинного клубочка сприяє фільтрації сечі у порожнину капсули. Уся кров (4–6 л) проходить через нирки за 5 хв. За добу через нирки проходить 1000–1500 л крові.

4. Механізм сечоутворення. Сеча утворюється з плазми крові, яка проходить через нирки, і є складним продуктом діяльності нефронів. Сечоутворення відбувається у **два етапи**: *клубочкова фільтрація і каналцева реабсорбція*.

Клубочкова фільтрація. У капілярах судинних клубочків з плазми крові відфільтровується вода і всі розчинені у ній неорганічні і органічні речовини з низькою молекулярною масою. Ця відфільтрована рідина надходить у порожнину капсули, а звідти – у каналці нирок. За хімічним складом ця рідина схожа з плазмою крові, але майже не містить білків. Фільтрат, що утворився, називається *первинною сечею*. Процесу фільтрації сприяє високий тиск крові у капілярах судинних клубочків (70–90 мм рт. ст.). Первинна сеча надходить у *ниркові каналці, де відбувається зворотне всмоктування (реабсорбція)* з первинної сечі у кров води, глюкози, солей і невеликої кількості сечовини. У результаті цього процесу утворюється *вторинна, або кінцева сеча*, яка за складом відрізняється від первинної.

Активна реабсорбція відбувається завдяки діяльності епітелію ниркових каналців за участю спеціальних ферментних систем з витратою енергії. Активно реабсорбуються глюкоза, амінокислоти, фосфати, солі натрію.

Пасивна реабсорбція відбувається без витрат енергії за рахунок різниці концентрацій, тобто за рахунок дифузії і осмосу. За рахунок пасивної реабсорбції відбувається зворотне всмоктування води, хлоридів, сечовини. З *нижнього відділу петлі Генле сеча віддає воду*, стає більш концентрованою.

Віддача води відбувається пасивно: у висхідному відділі петлі Генле відбувається активна реабсорбція іонів натрію, при надходженні іонів натрію у тканинну рідину, іони натрію «притягують» до себе воду з низхідного відділу петлі Генле, вода виходить у тканинну рідину. З каналців сеча надходить у збірні трубки, де відбувається подальше всмоктування води.

Кількість, властивості й склад сечі

Добова кількість сечі (діурез) у тварин різних видів коливається в певних межах (велика рогата худоба – 6-25, коні – 3-10, свині 2-6, вівці і кози 0,5-2 л) і залежить від багатьох факторів: об'єму спожитої води, складу раціону, температури навколишнього середовища, величини фізичного навантаження, сезону року, часу доби та ін. Вживання великої кількості води і соковитих кормів супроводжується збільшенням діурезу (*поліурія*) і навпаки, обмежене споживання води і соковитих кормів призводить до зменшення діурезу (*олігурія*). Вночі діурез менший ніж у день. Збільшення діурезу спостерігається при окремих захворюваннях (цукровий діабет, нецукровий діабет та ін.), а також при застосуванні сечогінних засобів.

Колір сечі залежить від виду тварин і величини діурезу. У коней свіжовиділена сеча має колір від блідо- до буро-рожевого, у жуйних тварин – від світло-жовтого до світло-коричневого, а у свиней вона світло-жовтого кольору. Колір сечі у здорових тварин залежить від вмісту в ній солей і пігментів (урохром, уробілін та ін.). При патологічних станах сеча може набувати різних кольорових відтінків. Колір сечі може змінитися також при застосуванні певних лікарських засобів.

Прозорість сечі. За винятком однокопитних свіжа сеча у здорових тварин прозора, чиста і не містить осаду. Помутніння сечі спостерігається при наявності в ній великої кількості солей, епітеліальних і кров'яних клітин, слизу та бактерій. У коней сеча мутновата, оскільки в ній міститься гідрокарбонаткальцію.

Консистенція сечі у здорових тварин, крім однокопитних, водяниста. У коней сеча слизова від домішування муцину. При переливанні сеча однокопитних розтягується у вигляді ниток. Водяниста консистенція сечі у коней спостерігається при поліурії.

Запах сечі в кожного виду тварин специфічний. При зберіганні сечі при кімнатній температурі запах амоніаку (NH_3) в ній посилюється внаслідок розкладання сечовини з утворенням амоніаку. При поліурії сеча майже не має запаху. Після застосування певних лікарських засобів сеча набуває специфічного запаху (валеріани, ментолу та ін.).

Густина сечі залежить від концентрації розчинених у ній органічних і неорганічних речовин та виду тварин і коливається від 1010 до 1050 кг/м³ (велика рогата худоба – 1020-1050, коні – 1015-1045, свині – 1010-1030, вівці і кози – 1010-1040, кролі – 1010-1035). Коливання густини сечі залежить від складу раціону і кількості випитої води. При обмеженому споживанні води і рідкого корму, а також при великому фізичному навантаженні з виділенням великої кількості поту густина сечі підвищується. Густина сечі змінюється також з віком тварин і при певних захворюваннях (діареї, гарячці, блювоті, водянках та ін.).

Реакція сечі. залежить від виду тварин і характеру корму, що споживають тварини. Сеча травоядних тварин слаболужна (7,0-8,5), м'ясоїдних тварин – слабокисла (5,0-6,5), а у всеїдних тварин – близька до нейтральної.

Хімічний склад сечі

У сечі сільськогосподарських тварин міститься велика кількість (близько 200) різних органічних і неорганічних речовин. В склад сечі входить біля 96 % води і 4 % сухих речовин органічної і неорганічної природи. Із загальної кількості сухого залишку на органічні речовини припадає 60-75 %. Основну масу органічного сухого залишку сечі займають нітрогенвмісні продукти обміну білка (сечовина, сечова кислота, пуринові і піримідинові основи, креатинін, креатин, гіпурова кислота, індікан та ін.). основну масу органічного залишку сечі займає **сечовина**. На азот цієї сполуки припадає близько 80-90 % всього азоту сечі.

Із *органічних речовин* в сечі містяться також у невеликій кількості пігменти (урохром, уробілін, уробіліноген), вітаміни (С, В1, В2, В6, В12 і ін.), гормони та продукти їх обміну (естрол, андростерон, 17-кетостероїди та ін.), ліпіди (холестерин, нейтральні жири та ін.), а також ферменти (протеїнази, ліпази, амілази та ін.). *неорганічні компоненти* сечі представлені хлористими, вуглекислими, фосфорнокислими солями натрію, калію, магнію, кальцію. У невеликій кількості в сечі містяться оксалати і фосфати кальцію, а також різні мікроелементи (іод, кобальт, мідь, фтор, цинк та деякі інші). Серед неорганічних речовин у сечі найбільше є хлориду натрію. Фосфор виділяється із сечею переважно у вигляді одно заміщених фосфатів калію чи натрію. Сірка виділяється із сечею у вигляді сульфатів. Амоніак міститься в сечі переважно у вигляді сульфату і хлориду амонію. На солі амонію припадає 3-6 % азоту сечі.

Патологічними компонентами сечі можуть бути: білок (протеїнурія), глюкоза (глюкозурія), кетонів тіла (ацетонурія), жовчні (білірубінурія) і кров'яні(гемоглобінурія) пігменти. В нормі вони або повністю відсутні, або містяться в незначній кількості. В сечі можуть бути також пігменти рослинної їжі і лікарські речовини та продукти їх перетворення.

Регуляція діяльності нирок

Вегетативна нервова бере участь у регуляції роботи нирок. *симпатичні нерви звужують судини: при їх подразненні зменшується виділення води і збільшується виведення натрію з сечею. Парасимпатичні нерви розширюють судини, збільшується діурез. Гуморальна регуляція* здійснюється гормонами – **вазопресином і альдостероном**. Вазопресин зменшує сечовиділення, альдостерон сприяє реабсорбції іонів натрію і виведенню іонів калію, гальмує зворотне всмоктування кальцію і магнію.

Внутрішньосекреторна функція нирок

У клітинах юктагломерулярного комплексу нефронів нирок, які є приблизно у 10% кіркових нефронів в надклубочковому просторі, синтезуються біологічно-активні речовини, що впливають на функції як нирок, так і інших органів та систем організму (ренін, еритропоетин, простагландини та ін.).

Ренін сприяє підвищенню кров'яного тиску, каталізуючи утворення **ангіотензиногену** в клітинах печінки, який має *судинозвужуючу дію*.

Еритропоетин (глікопротеїд), який стимулює вироблення в червоному кістковому мозку еритроцитів. Стимулом для його синтезу є крововтрата і гіпоксія. **Простагландини**, які змінюють чутливість ниркових клітин до дії гормонів.

Особливості складу сечі та сечовиділення у домашньої птиці. У риб, земноводних, плазунів і птахів сечовий міхур та сечівник відсутні і утворювана сеча без затримки виводиться з організму. Сечоводи відкриваються безпосередньо в клоаку, де сеча змішується з калом і виводиться з організму у вигляді напіврідкої маси. У зерноїдної птиці сеча на калових масах утворює білий наліт. Будова нирок і нефронів у птиці майже не відрізняється від ссавців (у мальпігіївому клубочку нефронів птиці менше капілярів, ніж у ссавців).

Реакція сечі у птиці різна і залежить від кількості та якості спожитого корму: при голодуванні вона має лужну реакцію, а після годівлі кислу. На відміну від сечі ссавців у сечі птиці багато сечової кислоти (її азот займає біля 70 % від кількості загального азоту). Із азотистих речовин у сечі птиці міститься також сечовина, амоніак, креатинін, аміний азот. Із неорганічних речовин у сечі птиці містяться солі кальцію, магнію, калію, натрію, фосфору. Сірка виділяється із сечею птиці в основному у вигляді сульфатів та парних сполук.

5. Поняття про екзокринні та ендокринні залози

Усі залози організму поділяються на екзокринні, ендокринні та змішані. - *Екзокринні залози* – це залози, які мають вивідні протоки і виконують зовнішню секреторну функцію;

до *ендокринних залоз* належать залози, які не мають вивідних протоків, вони виділяють свій секрет в міжклітинні щілини;

-*залози змішаної секреції* функціонують і як екзокринні і як ендокринні.

Функції ендокринних залоз можуть бути або знижені (гіпофункції) або підвищені (гіперфункції).

Функції ендокринних залоз:

- *регуляція фізіологічних функцій* організму через виділювані ними гормони: гормони потрапляють у кров, лімфу, тканинну рідину, доходять до об'єкта впливу і змінюють його функцію. Гормони потрібен час для подолання відстані, тому гормони здійснюють свій вплив повільніше, ніж нервова система. Дія гормонів менш локальна за дію нервової системи;

- *адаптація організму* до мінливих умов внутрішнього і зовнішнього середовища шляхом зміни функцій;

- *відновлення зміненої рівноваги* внутрішнього середовища шляхом зміни рівня функції об'єкта впливу.

До ендокринних залоз належать: *гіпофіз, шишкоподібна залоза, щитоподібна залоза, прищитовидні залози, загрудинна залоза (тимус), надниркові залози (наднирки), ендокринна частина підшлункової залози та статевих залоз.*

Підшлункова та статеві залози є залозами змішаної секреції. Усі ендокринні залози функціонально пов'язані між собою і становлять єдину систему. У цій системі провідна роль належить гіпофізу. Секрет ендокринних залоз з міжклітинних щілин потрапляє в кров, лімфу, цереброспінальну рідину.

Продукти діяльності *екзокринних залоз називаються секретами, ендокринних – інкретами, або гормонами.*

6. Поняття про гормони

Гормони - хімічні сполуки високої біологічної активності, які в малих кількостях впливають на фізіологічні функції.

За хімічною природою гормони поділяють на три групи:

- 1) поліпептиди і білки,
- 2) амінокислоти та їх похідні,
- 3) стероїди.

Властивості гормонів:

- дистанційний характер дії;
- специфічність дії;
- висока біологічна активність.

Вплив гормонів на фізіологічні функції здійснюється двома механізмами. Гормони можуть здійснювати вплив через нервову систему і гуморальним шляхом, безпосередньо впливаючи на активність органів, тканин, клітин. Вплив гормонів через нервову систему здійснюється їх дією на інтерорецептори, специфічно чутливі до їх дії. Такі хеморецептори розташовані в стінках судин, тканинах; гормони з кров'ю досягають рецепторів, інформація від цих рецепторів змінює функціональний стан нервових центрів, відповідальних за функції певних органів. Гормони в процесі обміну речовин змінюються функціонально і структурно. Частина гормонів утилізується клітинами організму, частина виводиться з сечею. Гормони інактивуються при з'єднанні з білками, з глюкуроновою кислотою.

Гормоноподібні речовини (гормоноїди, парагормони, тканинні гармони, гістогормони, гармони місцевої дії)

- мають нейроендокринне походження;
- синтезуються спеціалізованими клітинами печінки, нирок, сполучної тканини, слизової шлунково-кишкового тракту, лімфатичної системи;
- виділяються не в кров, а в міжклітинну рідину (деякі з них діють в мембрано зв'язаному стані на поверхні ефекторної клітини);
- гормоноподібні речовини діють на клітини-мішені на місці свого утворення, тобто характеризуються місцевою (*ізокринною*) дією.

Приклади гормоноподібних речовин:

Шлунково-кишкові гармони або гастроінтестинальні гістогормони:

Гормон	розташування	основна дія
Гастрин	шлунок, 12-пала кишка	стимуляція секреція пепсину та соляної кислоти
Холецистокінін	12-пала, тонка кишка	стимуляція панкреатичної секреції та скорочень жовчного міхура
Секретин	12-пала, тонка кишка	секреція бікарбонату підшлунковою залозою
Гастроінгібіторний пептид (ГІП)	тонка кишка	гальмування секреції шлункового соку

Судинно-кишковий пептид (ВІП)	підшлункова залоза	стимулює секрецію бікарбонату
Мотілін	тонка кишка	стимулює кишкову моторику
Підшлунковий пептид (ПП)	підшлункова залоза	гальмує секрецію бікарбонату і соку підшлункової залози
Бомбензиноподібний пептид	шлунок, 12-пала кишка	стимуляція секреції гастрину

7. Фізіологічна характеристика окремих залоз

Гіпоталамус

В різних ділянках (*нейронах*) *гіпоталамусу*, синтезуються гіпоталамічні регуляторні гормони - *рилізінг-фактори* (з англ. реліз - звільняти) або, за сучасною номенклатурою, ліберини і статини. За хімічною структурою це - низькомолекулярні пептиди. Гормони гіпоталамуса проникають у кров ворітної системи гіпофіза і з нею надходять в аденогіпофіз. Виділення їх гіпоталамусом здійснюється під впливом нервових імпульсів, а також внаслідок змін концентрацій у крові певних гормонів (за принципом зворотного зв'язку).

Ліберини стимулюють, статини - гальмують секрецію гормонів гіпофіза.

Гіпофіз

Гіпофіз розташований у гіпофізарній ямці турецького сідла клиноподібної кістки черепа. В системі ендокринних залоз гіпофіз займає особливе положення – він є *центральною залозою*, це пов'язане з тим, що гіпофіз за рахунок спеціальних *тропних гормонів* регулює діяльність інших залоз.

Складається з тканин двох видів – нервової і залозистої.

Залозиста частина гіпофізу (аденогіпофіз) поділяється на дві долі – передню і середню (проміжну). *Частина гіпофізу, побудована з нервової тканини, називається нейрогіпофізом (задня).* Найбільш важлива роль в регуляції фізіологічних функцій належить аденогіпофізу.

Гормони передньої долі гіпофіза поділяються на дві групи

До першої належать гормони: соматотропін і пролактин;

До другої – тропні гормони: тиреотропін, кортикотропін, гонадотропіни.

СТГ – соматотропний гормон, гормон росту (соматотропін) (прості білки) бере участь у регуляції росту, що обумовлено його здатністю збільшувати утворення білка в організмі. Найбільш виражений вплив гормону на кісткову і хрящову тканини – під впливом соматотропіну відбувається підсилений ріст епіфізарних хрящів у довгих кістках, що обумовлює збільшення їх довжини. При *гіперфункції* передньої долі гіпофіза у молодняку це призводить до *гігантизму*, при *гіпофункції* відмічається затримка росту – *карликовість*. При гіперфункції передньої долі гіпофіза у дорослому віці (*акромегалія*).

ЛТГ – лютетотропний гормон, пролактин, (прості білки) сприяє утворенню молока в альвеолах молочної залози. Свою дію на молочну залозу пролактин здійснює після впливу на неї жіночих статевих гормонів *естрогенів* (викликають ріст протоків молочної залози) і *прогестерону* (викликають ріст альвеол молочної залози).

ТТГ - тиреотропний гормон (тиреотропін) стимулює функцію щитоподібної залози.

АКТГ - адренокортикотропний гормон, кортикотропін (поліпептид) регулює функцію кіркового шару наднирок, які утворюють гормони глюкокортикоїди; видалення гіпофіза у тварин викликає атрофію кіркового шару наднирок. Кортикотропін викликає розклад і гальмує синтез білка в організмі.

До гонадотропних гормонів належать:

-ФСГ - фолікулостимулюючий гормон – обумовлює циклічність дозрівання у самок статевих клітин і утворення фолікулів, у самців стимулює сперматогенез;

-ЛГ - лютеїнізуючий гормон у самок регулює овуляцію і утворення жовтого тіла, у самців регулює продукцію статевих гормонів – андрогенів;

-лютеотропний гормон сприяє функціонуванню жовтого тіла і утворенню ним гормону прогестерона.

До гормонів середньої долі гіпофіза відноситься гормон меланотропін, МСГ - Меланоцит стимулюючий гормон, меланотропін або інтермедин, який впливає на пігментний обмін, стимулює синтез меланіну в меланоцитах.

До гормонів задньої долі гіпофіза відносяться вазопресин і окситоцин. АДГ - вазопресин (антидіуретичний гормон) (пептид) виконує дві функції. Перша - збільшує тонус гладких м'язів, що приводить до підвищення артеріального тиску. Друга - збільшує реабсорбцію води з дистальних ниркових каналців у кров.

Окситоцин (пептид) вибірково впливає на гладенькі м'язи матки, посилюючи їх скорочення, стимулює виділення молока, але не його секрецію.

Епіфіз

Шишкоподібна залоза (епіфіз) знаходиться над верхніми горбами чотиригорбикового тіла. *Функції*: епіфіз виділяє речовини, які стримують діяльність гіпофіза до моменту статевої зрілості, а також бере участь у регуляції всіх видів обміну речовин.

Мелатонін. На світлі вироблення його знижується, а в темряві - підвищується. Мелатонін пригнічує функції гіпофіза, аденогіпофіза, в першу чергу пригнічуючи утворення гонадотропнів. Затримується передчасний розвиток статевих залоз, формується циклічність статевих функцій, визначається тривалість оваріально-менструального циклу.

Тиреоїдна (щитоподібна) залоза

За формою схожа на тризуб, складається з двох долей, розташованих на шийі по обидва боки від трахеї нижче щитоподібного хряща, на рівні 5–7-го шийних хребців. Одна група клітин виробляє *трийодтиронін і тироксин*, стимулюють всі види обміну речовин та енергетичний обмін організму, підвищують основний обмін в організмі і підвищують температуру тіла, впливають на білковий, жировий і вуглеводний обмін. Інша - *кальцитонін*. (тирокальцитонин) - викликає зниження концентрації кальцію в крові і поглинання його кістковою тканиною, що сприяє утворенню та росту кісток. У регуляції секреції кальцитоніну беруть участь гормони шлунково-кишкового тракту, зокрема гастрин.

Гіпотиреоз – кретинізм (у молодняку), мікседема (у дорослих)

Гіпертиреозу - Базедова хвороба - зоб, втрата ваги, витрішкуватість, дратівливості.

Паращитоподібні залози

Паращитоподібні залози – парні, переважно їх буває чотири – дві верхні і дві нижні, мають круглясту або овальну форму і розміщені на задніх поверхнях часток щитовидної залози.

Паратерин або *паратгормон* підвищує концентрацію кальцію в крові, підсилюючи його всмоктування в кишечнику і вихід з кісток.

Гіперфункція - демінералізація і деформації кісток, падіння збудливості нервової і м'язової тканин. *Гіпофункція* - підвищення збудливості нервових центрів, патологічні судоми і смерть - тетанічні скорочення дихальних м'язів.

Тимус

Загрудинна залоза (тимус) має форму двозубої вилки, це парний орган, середня поверхня його прилягає до задньої поверхні ручки та тіла грудини (до рівня 4-го ребра).

Функції: у тимусі відбувається *диференціація Т-лімфоцитів* зі стовбурових клітин, які потрапляють сюди з кісткового мозку.

Гормон **тимозин** - сприяє імунологічній спеціалізації Т-лімфоцитів, забезпечує процеси проведення збудження в синапсах, стимулює гормональні реакції, полегшуючи зв'язування гормонів, активує метаболічні реакції в організмі.

Надниркові залози

Надниркові залози, парний орган, права залоза має трикутну форму, ліва – півмісяцеву, розташовані безпосередньо над верхніми полюсами нирок, на рівні XI–XII грудних хребців. Надниркова залоза має кірковий (прилягає до фіброзної оболонки) та мозковий (внутрішній) шари.

Функції:

Кірковий шар виробляє гормони, які поділяються на три групи – *мінералокортикоїди, глюкокортикоїди, статеві гормони* (андрогени, естроген, прогестерон).

Клубочкова (зовнішня) зона - синтезує *мінералокортикоїди* (альдостерон, дезоксикортикостерон) беруть участь у регуляції мінерального обміну, регуляції тону кровеносних судин, сприяють розвитку запальних реакцій.

Пучкова (середня) зона - синтезує *глюкокортикоїди* (гідрокортизон, кортизон, кортикостерон) регулюють обмін вуглеводів, білків, жирів, впливають на кровотворні органи (тимус та лімфоїдна тканина). Вони є протизапальними гормонами (зменшують проникність мембран судин), водночас пригнічують синтез антитіл і гальмують реакцію взаємодії чужорідного білка з антитілом.

Сітчаста (внутрішня) зона - синтезує статеві гормони (андрогени, естроген, прогестерон). Мають велике значення у розвитку статевих органів у молодняку, обумовлюють розвиток вторинних статевих ознак.

Мозкова речовина виробляє **катехоламіни** - гормони **адреналін** і **норадреналін**.

Адреналін посилює і прискорює скорочення серця, звужує судини, підвищує артеріальний тиск, збільшує вміст вуглеводів у крові, зменшує запаси глікогену, адреналін відноситься до гормонів «швидкої дії» (швидко руйнується), його називають «гормоном стресу».

Норадреналін виконує функцію медіатора – передавача збудження з нервових закінчень на ефектор.

Адреналін, норадреналін і їх попередник дофамін об'єднуються під назвою "катехоламіни". Вони утворюються не тільки у хромафінних клітинах мозкового шару надниркових залоз, а і в симпатичних нервових закінченнях, де служать медіаторами. Норадреналін функціонує у синапсах постгангліонарних волокон нервової системи і у різних відділах ЦНС. Дофамін і адреналін - медіатори ЦНС.

Підшлункова залоза

Ендокринною частиною підшлункової залози є *острівки Лангерганса*, які розкидані по всій підшлунковій залозі, але найбільше їх у хвостовій частині. Острівки Лангерганса виробляють гормони інсулін і глюкагон.

Інсулін (невеличкий глобулярний білок) бере участь у регуляції вуглеводного обміну – під впливом гормону зменшується концентрація цукру в крові (виникає гіпоглікемія; норма 6,65 ммоль/л, під впливом інсуліну стає нижче 4,45 ммоль/л), тому що гормон сприяє перетворенню глюкози на глікоген печінки. Інсулін стимулює синтез білків з амінокислот, регулює жировий обмін.

Глюкагон (поліпептид) бере участь у регуляції вуглеводного обміну, за характером дії він є антагоністом інсуліну.

Гіпофункція – (зменшення продукування інсуліну) - цукровий діабет (цукрове сечовиснаження), коли цукор майже не засвоюється клітинами.

Гіперфункція - гіпоглікемія.

Статеві залози

Зовнішньосекреторна функція - утворюються сперматозоїди та яйцеклітини,

Внутрішньосекреторна функція - полягає в виробленні чоловічих (тестостерон і андростерон) і жіночих (естрогени) статевих гормонів.

Тестостерон. Забезпечує розвиток первинних і вторинних статевих ознак чоловічого організму, регулює процеси сперматогенезу, перебіг нових актів, формує характерну статеву поведінку, особливості будови тіла, психічні особливості. Тестостерон володіє сильною анаболічною дією - він стимулює синтез білків, сприяючи гіпертрофії м'язової тканини.

Естрогени - продукуються в яєчниках клітинами фолікулів. Основним гормоном цих клітин є **естрадіол**. В яєчниках також виробляються андрогени. Естрогени регулюють процеси формування жіночого організму, розвиток первинних і вторинних статевих ознак жіночого організму, ріст матки і молочних залоз, становлення циклічності статевих функцій. Естрогени володіють анаболічною дією в організмі, але в меншій мірі, ніж андрогени.

Крім гормонів естрогену в жіночому організмі виробляється гормон *прогестерон* - необхідний для проникнення заплідненої яйцеклітини в стінку матки і нормального протікання вагітності.

Гормони плаценти

Плацента - пориста мембрана, яка з'єднує ембріон (плід) зі стінкою материнської матки. Вона секретує *хоріонічний гонадотропін і плацентарний лактоген*. Подібно яєчникам плацента продукує прогестерон і ряд естрогенів.

Хоріонічний гонадотропін (ХГ). Відшарування ендометрію, яке викликає менструацію, не відбувається, тому що ембріон секретує ХГ, завдяки якому зберігається жовте тіло: вироблювані їм естрадіол і прогестерон підтримують цілісність ендометрію. Після імплантації зародка починає розвиватися плацента, продовжує секретувати ХГ, який досягає найбільшої концентрації приблизно на другому місяці вагітності.

Плацентарний лактоген (ПЛ). У 1962 ПЛ був виявлений у високій концентрації у тканині плаценти, відтікає від плаценти крові і в материнській сироватці периферичної крові. ПЛ виявився подібним, але не тотожним з гормоном росту. Це потужний метаболічний гормон. Впливаючи на вуглеводний і жировий обмін, він сприяє збереженню глюкози і азотовмісних сполук в організмі матері і тим самим забезпечує постачання плода достатньою кількістю поживних речовин; одночасно він викликає мобілізацію вільних жирних кислот - джерела енергії материнського організму.

Шлунково-кишкові гормони.

Гормони шлунково-кишкового тракту - *гастрин, холецистокінін, секретин і панкреозимин*. Це поліпептиди, секретуємі слизовою оболонкою шлунково-кишкового тракту у відповідь на специфічну стимуляцію.

Гастрин стимулює секрецію соляної кислоти; *Холецистокінін* контролює спорожнення жовчного міхура, *Секретин* і *панкреозимин* регулюють виділення соку підшлункової залози.

Ниркові гормони

Юкстагломерулярний апарат є місцем утворення *еритропоєтину*, що стимулює еритропоез у кістковому мозку. В нирках виробляється *брадикінін*, який володіє сильними вазодилататорними властивостями.

Серцеві гормони

З серця були виділені *кардіопептини*: *атріальний натрійуретичний пептид (АНП)*, *натрійуретичний пептид* шлуночків серця і *натрійуретичний пептид С-типу*.

Гормони серцево-судинної системи регулюють об'єм рідини і осмотичний тиск в організмі тварин. Вони впливають на артеріальний тиск, частоту серцевих скорочень, судинний тонус. У капілярах гормони регулюють проникність. У серці секретується також *релаксин*, який виділяється кардіоміоцитами правого передсердя і надає позитивний хроно- і інотропний ефект на серце, збільшуючи також системний артеріальний тиск.

Судинні гормони

Ендотеліальні клітини судин виділяють ряд гормонів, серед яких *тромбоксани, лейкотрієни і простагландини*. Є і інші гормони: *ендотеліни, оксид азоту, супероксид кисню*, що локально регулюють тонус і просвіт судин, їх проникність і активність імунокомпетентних клітин, що мігрують через стінки судин. Ці речовини секретуються також в деяких ендокринних залозах і, як медіатори, нейронами. Вони володіють вазомоторними ефектами, є джерелом кисню, що особливо важливо при гіпоксії. Ендотеліни є одним з найбільш значущих факторів регуляції мозкового кровотоку.

Тканинні гормони

Простагландини (ПГ) утворюються у всіх тканинах тварини, надаючи місцеву дію на клітини. Простагландини, а також ще два типи сполук – простациклін (ПГІ₂) і тромбоксан (ТхА₂) синтезуються з арахідонової кислоти. Вони посилюють або послаблюють дію гормонів і інших речовин, що впливають на рецептори. Так, простагландини типу ПГА і ПГЕ викликають судинорозширюючий і гіпотензивний ефекти внаслідок розширення артеріол. ПГА надають виражену діуретичну і натрійуретичну дію.

Нейрогормони

Група хімічних сполук, секретуються нервовими клітинами (нейронами). Ці з'єднання мають гормоноподібними властивостями, стимулюючи або пригнічуючи активність інших клітин; вони включають згадані раніше **рилізинг-фактори**, а також **нейромедіатори**, функції яких полягає у передачі нервових імпульсів через вузьку синаптичну щілину, що відокремлює одну нервову клітину від іншої. До **нейромедіаторів** відносяться *дофамін, адреналін, норадреналін, серотонін, гістамін, ацетилхолін і гамма-аміномасляна кислота*.

У середині 1970-х років було відкрито ряд нових нейромедіаторів, що володіють морфіноподібною знеболюючою дією; вони отримали назву «**ендорфіни**», тобто «внутрішні морфіни». Ендорфіни здатні зв'язуватися зі спеціальними рецепторами в структурах головного мозку; в результаті такого зв'язування в спинний мозок імпульси посиляються, які блокують проведення вступників больових сигналів. Болезаспокійливу дію морфіну та інших опіоїдів безсумнівно обумовлено їх схожістю з ендорфінами, що забезпечує їх зв'язування з тими ж блокують біль рецепторами.

Запитання для самоконтролю:

1. Ниркові гормони
2. Гормони плаценти
3. Нейрогормони
4. Тканинні гормони
5. Роль гормонів у фізіологічних процесах

Тема 12. Фізіологія центральної нервової системи

План

1. Фізіологія спинного мозку.

2. Фізіологія головного мозку.

Нервова система людини і вищих тварин поділяється на центральну нервову систему і периферичну. До центральної нервової системи входять головний і спинний мозок. До периферичної нервової системи входять нерви, розташовані на периферії та нервові вузли (ганглії).

1. Фізіологія спинного мозку

Спинний мозок – це відділ ЦНС, розташований у спинномозковому каналі. По аферентних нервових волокнах у спинний мозок проводиться збудження від екстерорецепторів та пропріорецепторів шиї, тулуба й кінцівок, а також від вісцерорецепторів (за виключенням тих, які мають прямий зв'язок з ЦНС через блукаючі нерви). Аксони еферентних нейронів спинного мозку іннервують усі скелетні м'язи, крім м'язів обличчя, і утворюють прегангліонарні волокна вегетативної нервової системи. Аферентні і еферентні нейрони, об'єднані у рефлекторні дуги, самостійно чи через інтернейрони забезпечують рефлекторну функцію спинного мозку. За участю спинного мозку здійснюються рухові й судинні рефлекси, рефлекси сечостатевої системи і прямої кишки, а також рефлекси, що регулюють тканинний обмін. Колатералі (відгалуження) аксонів аферентних і аксони інтернейронів формують висхідні провідні шляхи спинного мозку. По висхідних шляхах інформація від рецепторів проводиться у головний мозок. Від нейронів головного мозку відходять аксони у спинний мозок і утворюють низхідні шляхи.

Сегментарна будова тіла живих організмів, що виникла на ранніх етапах еволюційного розвитку, збереглася у вищих тварин і в людини. Тому у спинному мозку людини розрізняють 31 сегмент. Кожний сегмент має одну пару задніх і одну пару передніх нервових корінців. Кожен корінець іннервує свій і обидва сусідніх метамери, тобто три метамери. Саме тому при ушкодженні одного сегменту спинного мозку чутливість і рухи у відповідному сегменті тіла зовсім не зникають, а тільки послаблюються.

Задні корінці спинного мозку складаються з аферентних нервових волокон і вони проводять збудження від рецепторів у спинний мозок, а всі еферентні волокна виходять з спинного мозку у складі передніх корінців.

Спинний мозок людини має 13,5 млн нейронів. З них близько 3 % еферентні, інші 97 % - вставкові, або інтернейрони. Серед еферентних нейронів альфа- і гама-мотонейрони, прегангліонарні нейрони вегетативної нервової системи. У нормальних умовах рефлекторна діяльність спинного мозку контролюється і координується різними відділами головного мозку.

2. Фізіологія головного мозку

Головний мозок розташований у порожнині мозкового черепа. До його складу входять: **довгастий, задній, середній, проміжний і кінцевий мозок.**

Функції довгастого мозку можуть бути об'єднані у дві групи – провідникова та рефлекторна. У довгастому мозку розташовані центри рефлекторної регуляції найважливіших функцій організму. Через довгастий мозок здійснюються рефлекси смоктання, ковтання, блювання, кашлю, чихання, моргання. Ці рефлекси виникають у відповідь на подразнення аферентних волокон язико-глоткового, слухового, вестибулярного, трійчастого і блукаючого

нервів. Так, подразнення чутливих закінчень трійчастого нерва при дотику до губів дитини викликає смоктальні рухи. Еферентні імпульси до м'язів, що беруть участь в акті смоктання, надходять у складі лицевого і під'язикового нервів.

Аферентні шляхи рефлексу ковтання йдуть у складі трійчастого, язико-глоткового і блукаючого нервів; по еферентних волокнах трійчастого, під'язикового, язико-глоткового нервів до виконавчих органів.

У довгастому мозку розташовані центри регуляції дихання, діяльності серцево-судинної системи, травлення, потовиділення.

До заднього мозку належать міст і мозочок. Волокна моста належать до пірамідних шляхів. Задня частина моста утворює ромбовидну ямку, під її дном беруть початок V–VIII пари черепних нервів. Основними функціями мозочка є координація рухів, подолання тяжіння та інерції, нормальний розподіл м'язового тонуусу тощо. При ураженні мозочка розвиваються порушення рухової активності (нерівна хода, розмашисті неточні рухи, тремор кінцівок, асинергія рухів, порушення м'язового тонуусу) і вегетативні розлади.

До складу **середнього мозку** входять чотиригорбикове тіло і ніжки мозку. Основні центри середнього мозку: червоне ядро, чорна субстанція, ядра окорухового і блокового нервів. Середній мозок є підкірковим регулятором м'язового тонуусу, центром зорових і слухових орієнтувальних рефлексів, а також деяких складних рухових рефлексорних актів – ковтання і жування. Вплив середнього мозку на тонуус скелетних м'язів здійснюється через червоне ядро. До нього сходяться імпульси від кори великих півкуль, підкоркових ядер і мозочка, а також від ретикулярної формації стоволової частини мозку. Пошкодження (виключення) червоного ядра приводить до різкого підвищення тонуусу скелетної мускулатури. Перерозподіл м'язового тонуусу при зміні положень тіла і при переміщеннях у просторі здійснюється при сумісній роботі середнього і проміжного мозку. З функцією середнього мозку пов'язана регуляція рухових орієнтувальних рефлексів. Передні горби чотиригорбикового тіла є первинними зоровими центрами: вони регулюють поворот очей і голови у бік подразника. Задні горби чотиригорбикового тіла є рефлексорними центрами слухових орієнтувальних рефлексів: при подразненні слухових рецепторів відбувається насторожування і поворот голови у бік звуку.

Проміжний мозок – частина переднього відділу мозкового стовбура. До проміжного мозку відносяться таламічний мозок та гіпоталамус. Через таламічний мозок здійснюється зв'язок рецепторів організму з корковими кінцями відповідних аналізаторів. У численних ядрах таламуса переключаються аферентні шляхи шкірної, м'язово-суглобової, нюхової та зорової чутливості. Від нього чутливі шляхи йдуть частково у підкіркові ядра, частково – безпосередньо у кору. У сірому горбі гіпоталамуса закладено ядра сірої речовини, які є вищими вегетативними центрами, що регулюють температуру тіла, водний, жировий, вуглеводний та інші види обміну, діяльність серця, судин, травних та ендокринних органів. Ушкодження таламічного мозку супроводжується повною втратою чутливості або зниженням її з протилежного боку, розладом слуху, зору.

Кінцевий мозок складається з двох півкуль, вкритих мозковим плащем (корою), до яких входять нюховий мозок, базальні (центрально) ядра і бокові шлуночки мозку. У корі великих півкуль містяться 14–17 млрд нервових клітин, які об'єднані в цілісний апарат регуляції функцій організму. Відростки клітин з'єднують різні відділи кори між собою і з розташованими нижче структурами ЦНС. Базальним ядрам півкуль належить важлива роль у регуляції складних рухових актів, гемодинаміки, орієнтувальних реакцій тощо.

Уявлення про локалізацію функцій у **корі великих півкуль** пов'язане з поняттям про кірковий центр (мозковий кінець аналізатора). Подразнення із зовнішнього та внутрішнього середовища сприймаються рецепторами. В них енергія подразнення перетворюється на енергію нервового імпульсу, яка відповідними нервами і провідними шляхами мозку надходить у мозковий центр, або кірковий кінець аналізатора. Кірковий кінець аналізатора представлений високо спеціалізованими нервовими клітинами, здатними здійснювати аналіз і синтез інформації, що надходить. Тут виникають відчуття та уявлення про навколишній світ. Уся кора мозку являє собою поверхню, що сприймає сукупність кіркових кінців аналізаторів.

Моторна зона міститься у передцентральної звивині та ділянках, розташованих поблизу неї. Тут замикаються рухові умовні рефлекси: верхні ділянки цієї зони пов'язані з мускулатурою нижніх кінцівок, середні – з мускулатурою тулуба, нижні – з мускулатурою голови. Кірковий кінець шкірного аналізатора знаходиться у **постцентральної звивині**, при цьому тіло проектується «догори ногами». Ядро зорового аналізатора (**зоровий центр**) розміщений в потиличній частці півкуль, тут спроектована сітківка ока. **Кірковий слуховий центр** розташований у верхній висковій звивині кори великих півкуль; ядро **смакового аналізатора** розташоване у нижній частині постцентральної звивини. Кірковий нюховий центр розташований у крочку медіальної звивини гіпокампа та нижньої поверхні півкуль. У нижній лобовій звивині лівої півкулі розташований **руховий аналізатор** артикуляції мови (при його ураженні мова утруднена або неможлива); сенсорний центр мови знаходиться у верхній висковій звивині.

У **тім'яній частці кори** півкуль розміщені клітини, які сприяють встановленню зв'язків між різними аналізаторами і відіграють велику роль у формуванні рефлексорних дуг умовних рефлексів.

Запитання для самоконтролю:

1. Розташований та фізіологія головного мозку
2. Які відділи входять до складу головного мозку?
3. Функції довгастого мозку можуть бути
4. Де знаходиться довгастий, задній, середній, проміжний і кінцевий мозок.

Тема 13. Фізіологія вищої нервової діяльності

План

1. Фізіологічний зміст вищої нервової діяльності.

2. Перша та друга сигнальні системи відображення дійсності.
3. Типи вищої нервової діяльності.

Основи вчення про вищу нервову діяльність закладені в працях І. М. Сеченова і І. П. Павлова. За допомогою методу умовних рефлексів І. П. Павлов виявив важливі закономірності вищої нервової діяльності.

Вища нервова діяльність є фізіологічною функцією ЦНС, що забезпечує взаємодію організму і середовища. У вищих тварин і людини ця взаємодія знаходиться під контролем кори великих півкуль головного мозку. Кінцевим актом вищої нервової діяльності людини є поведінкові реакції, спрямовані на отримання корисного пристосувального результату. У поведінкових актах умовні і безумовні рефлекси представляють єдність уродженого і набутого.

Безумовні й умовні рефлекси мають єдину матеріальну основу – нервовий процес. Тому безумовні рефлекси так швидко входять до складу нових набутих рефлексів. У процесі індивідуального розвитку відбувається не тільки набуття нових рефлексів, а й «дозрівання» вроджених.

Взаємовідносини умовних і безумовних рефлексів – складні процеси взаємного підсилення або гальмування – удосконалюються в процесі індивідуального досвіду. Умовні рефлекси можуть гальмувати безумовні, або безумовні рефлекси можуть знімати дію умовних. Наприклад, сильний голод може загальмувати у собаки реакцію на команди господаря.

Перша і друга сигнальні системи. І. П. Павлов, вивчаючи умовні рефлекси, розробив вчення про сигнальні системи. Сигналами він назвав усі подразники (звук, світло, тиск тощо), що впливають на рецептори (органи чуття) і викликають ті чи інші рефлекси. Діяльність кори головного мозку полягає в аналізі та синтезі безпосередніх сигналів предметів або явищ зовнішнього світу (виникнення рефлексів внаслідок безпосереднього контакту тварин і людини з різними подразниками навколишнього середовища), що приходять від різних рецепторів (зорових, слухових та ін.), які Павлов назвав першою сигнальною системою. Перша сигнальна система є у тварин і в людини. Діяльність цієї системи проявляється в умовних рефлексах, що формуються на будь-які подразники зовнішнього середовища, за виключенням слова. Отже, умовні рефлекси першої сигнальної системи виникають як результат безпосереднього контакту тварин і людини з великою кількістю різноманітних подразників зовнішнього середовища. Перша сигнальна система проявляється у формі конкретного наочного мислення (відчуття й сприйняття). Дійсність сприймається першою сигнальною системою безпосередньо у чуттєво-конкретних образах. У людини, яка знаходиться у певних соціальних умовах, перша сигнальна система має соціальну забарвленість.

Умовні рефлекси першої сигнальної системи утворюються в результаті діяльності клітин кори головного мозку, крім лобової області і області мозкового кінця мовно-рухового аналізатора.

Внаслідок того, що у першій сигнальній системі дійсність сприймається безпосередньо у чуттєво-конкретних образах, у тварин і людини можливе здійснення предметного конкретного мислення.

На відміну від тварин пусковим механізмом вироблення умовних рефлексів у людини можуть бути не тільки предмети і явища, а й мовні позначення (слово). Діяльність кори великого мозку, що пов'язана з мовою, словом, і проявила себе в людині в процесі трудової діяльності і соціального розвитку, була названа Павловим другою сигнальною системою. Діяльність другої сигнальної системи проявляється у речових умовних рефлексах. Ці рефлекси узагальнено, відсторонено сигналізують людині про оточуючу дійсність. За І. П. Павловим, слово є «сигналом сигналів». Мовні рефлекси другої сигнальної системи формуються завдяки активності нейронів лобової області і області мозкового кінця мовно-рухового аналізатора. Периферичний відділ цього аналізатора представлений рецепторами, що розташовані в органах, які вимовляють слова (рецептори гортані, м'якого піднебіння, язика та ін.). Від рецепторів імпульси надходять по аферентних шляхах у мозковий відділ мовно-рухового аналізатора. Мовно-руховий аналізатор являє собою складну структуру, до якої входять декілька зон кори головного мозку. Функція мовно-рухового аналізатора особливо тісно пов'язана з діяльністю рухового, зорового і звукового аналізаторів.

Утворення умовного рефлексу на основі мовної діяльності є якісною особливістю вищої нервової діяльності людини. З другою сигнальною системою тісно пов'язана особливість вищої нервової діяльності людини – здатність до абстрагування і узагальнення. Сигнальне значення слова пов'язано з його змістовним наповненням.

Між першою та другою сигнальними системами існують тісні функціональні взаємозв'язки. У фізіологічних умовах друга сигнальна система дещо гальмує активність першої сигнальної системи. З появою другої сигнальної системи з'являється новий принцип нервової діяльності – виділення і узагальнення незчисленних сигналів, що надходять у мозок. Цей принцип обумовлює безмежну можливість орієнтування людини у навколишньому світі. Друга сигнальна система є вищим регулятором різних форм поведінки людини у природничому та соціальному середовищі. Але друга сигнальна система правильно відображає зовнішній об'єктивний світ тільки у випадку, якщо постійно зберігається її узгоджена взаємодія з першою сигнальною системою.

Типи вищої нервової діяльності. Під типом нервової системи розуміється сукупність властивостей нервових процесів, які обумовлені набутими у процесі індивідуального життя і успадкованими особливостями організму.

В основу поділу нервової системи на типи І. П. Павлов поклав три властивості нервових процесів збудження і гальмування: силу, врівноваженість і рухливість. Під силою нервових процесів розуміють здатність клітин кори головного мозку зберігати адекватні реакції на сильні і надсильні подразники. Під врівноваженістю нервових процесів розуміють однакове за силою проявлення процесів збудження і процесів гальмування. Нервові процеси можуть бути врівноваженими, збалансованими, або один з них може переважати інший. Частіше процесом, що переважає, є збудження. Рухливість нервових процесів характеризує швидкість переходу процесу збудження у процес гальмування, і навпаки.

За результатами дослідження особливостей нервових процесів Павлов виділив основні типи нервової системи: два крайніх і один центральний.

Крайніми є сильний неврівноважений і слабкий загальмований.

Сильний неврівноважений тип характеризується сильними, неврівноваженими і рухливими нервовими процесами; процеси збудження переважають процеси гальмування.

Слабкий загальмований тип характеризується слабкими неврівноваженими нервовими процесами, переважає процес гальмування.

Центральному типу властиві сильні і врівноважені нервові процеси, в залежності від їх рухливості цей тип поділяється на сильний врівноважений рухливий та сильний врівноважений інертний типи.

Сильний врівноважений рухливий – нервові процеси сильні, рухливі, врівноважені.

Сильний врівноважений інертний – нервові процеси сильні, врівноважені, але малорухливі.

При визначенні типів характеру людини необхідно враховувати якісні особливості вищої нервової діяльності людини, наявність у неї двох сигнальних систем і їх взаємодію. В залежності від цього І.П. Павлов поділив людей за рисами характеру на чотири типи:

- *холерик* – збудливий тип. Нервові процеси сильні, рухливі, неврівноважені, переважає збудження. Це дуже енергійні, запальні люди;
- *меланхолік* – людина зі слабкими, неврівноваженими, малорухливими нервовими процесами, в яких переважає гальмування;
- *сангвінік* – нервові процеси сильні, врівноважені, рухливі. Це життєрадісні люди;
- *флегматик* – нервові процеси сильні, врівноважені, але малорухливі, інертні.

Враховуючи особливості взаємодії першої та другої сигнальних систем, Павлов додатково виділив три істинно людських типи.

Художній тип. У людей цієї групи за ступенем розвитку перша сигнальна система переважає другу. Люди цього типу у процесі мислення часто використовують чуттєві образи навколишнього світу. До них належать художники, письменники, тобто люди творчих професій.

Розумовий тип. У осіб цієї групи друга сигнальна система значно переважає першу. Люди цього типу здатні до відстороненого, абстрактного мислення, часто за професією є математиками, філософами.

Середній тип. Цей тип характеризується однаковим значенням першої і другої сигнальних систем. Більшість людей належать до цього типу.

Запитання для самоконтролю:

1. Поняття вищої нервової діяльності у тварин.
2. Фізіологічний зміст вищої нервової діяльності
3. Перша та друга сигнальні системи відображення дійсності.
4. Чи співпадає визначення типів вищої нервової діяльності у тварин і людей.
5. Основоположник вчення про вищу нервову діяльність.

Тема 14. Фізіологія аналізаторів

План

1. Поняття про аналізатори, принцип будови та функції аналізаторів.
2. Поняття про рецептори. Класифікація рецепторів.
3. Механізм кодування інформації в аналізаторах.
4. Фізіологічна характеристика окремих аналізаторів.

1. Поняття про аналізатори, принцип будови та функції аналізаторів

Для того, щоб організм мав змогу аналізувати зміни, що відбуваються у внутрішньому та зовнішньому середовищах, існують складні системи – аналізатори. Аналізатор – це система, яка складається з трьох відділів, функціонально і анатомічно пов'язаних один з одним: рецептора, провідникового відділу і центрального відділу в головному мозку.

Рецепторами називаються спеціалізовані клітини, які сприймають дію подразників. Енергія подразника кодується рецептором і передається в центральний відділ у головному мозку. Рецептори є головним джерелом інформації про стан зовнішнього та внутрішнього середовища.

В залежності від способу взаємодії рецептора з подразником розрізняють контактні та дистантні рецептори. Контактні – це рецептори, збудження в яких виникає при безпосередньому контакті з подразником (рецептори у шкірі). Дистантні – це рецептори, які сприймають подразнення, джерело якого знаходиться на відстані (рецептори слуху, зору).

В залежності від відношення до організму джерела подразнення (зовнішнє чи внутрішнє середовище) розрізняють екстерорецептори (сприймають подразнення з зовнішнього середовища) та інтерорецептори (сприймають подразнення з внутрішнього середовища).

До екстерорецепторів належать зорові рецептори, слухові, тактильні, температурні та больові рецептори шкіри і слизових оболонок рота, носа, верхніх дихальних шляхів, смакові, нюхові рецептори.

До інтерорецепторів відносяться рецептори, які збуджуються під впливом змін, що відбуваються всередині організму, до них належать рецептори, розташовані у або на внутрішніх органах (рецептори шлунково-кишкового тракту, кровоносних судин, дихальних органів тощо), вестибулорецептори (рецептори вестибулярного апарату), пропріорецептори (рецептори м'язів, суглобів, сухожилків).

Екстерорецептори та інтерорецептори в залежності від фізичної природи подразника поділяються на механорецептори (рецептори дотику, тиску, розтягування), фоторецептори (подразником є світло), барорецептори (подразником є тиск), терморецептори (подразником є температура), хеморецептори (подразником є хімічні речовини, хімічний склад середовищ).

Збудження рецепторів може викликати або помітні відчуття (відчуття голоду), або зовсім не викликати відчуттів (незначні коливання артеріального тиску). Інформація, яку отримує рецептор, кодується у вигляді потенціалів дії (нервові

імпульси). Ці потенціали дії не мають специфічності – тобто від різних подразників, різних рецепторів у ЦНС надходять потенціали дії, які відрізняються лише амплітудою та частотою імпульсів. Інформація кодується на рівні рецепторів. Найменші зміни параметрів зовнішнього та внутрішнього середовища перетворюються в параметри потенціалів дії, які дають нам об'єктивне відображення зовнішнього світу.

Зоровий аналізатор складається із зв'язаних між собою провідниковими шляхами (нервами, спрямованими до ЦНС і від ЦНС) рецептора і нервових центрів (підкіркові та кіркові). Рецептор розміщений у сітківці ока. Око складається із очного яблука і допоміжних органів.

Очне яблуко розміщене в очній ямці. Його стінку утворюють три оболонки. Зовнішня оболонка фіброзна, її передня частина – прозора рогівка, яка переходить в білкову оболонку – склеру; передня поверхня рогівки опукла, задня – увігнута. Середньою оболонкою є судинна, яка поділяється на райдужку, війкове тіло і власне судинну оболонку.

Райдужка просвічується крізь рогівку, вона має вигляд вертикальної пластинки з круглим отвором у центрі, який називається зіницею. Райдужка містить пігмент, який визначає колір очей, і два гладеньких м'язи, які змінюють величину зіниці і виконують роль діафрагми для променів світла, що потрапляють в око.

Війкове тіло лежить за райдужкою, значну його частину становить війковий м'яз, скорочення якого здійснюють акомодацию ока (кришталика). За рахунок власне судинної оболонки відбувається живлення ока.

Внутрішньою оболонкою є сітківка, на якій розташовані фоторецептори: палички та ковбочки, саме вони сприймають світлові подразнення. Задній відділ сітківки називають дном очного яблука, в ньому розрізняють жовту пляму з її центральною ямкою (місце скупчення ковбочкоподібних клітин, місце найкращого бачення) та сліпу пляму (місце виходу зорового нерва з очного яблука, ця ділянка нечутлива до світла, не дає зорового відчуття). Паличкоподібні клітини розташовані переважно по периферії від центральної ямки сітківки. У світлочутливих клітинах містяться світлочутливі речовини: у паличкоподібних – родопсин, в ковбочкоподібних – йодопсин. Під дією світла родопсин руйнується і відновлюється у темряві, родопсин також під дією світла руйнується і відновлюється у темряві. Вважається, що ковбочкоподібні клітини забезпечують зір вдень і розрізняють кольори, а паличкоподібні забезпечують зір вночі. До оптичної системи входять рогівка, водяниста волога передньої камери, кришталик та скловидне тіло. Ці структури вбирають світлові промені і забезпечують відображення предметів на сітківці у зменшеному вигляді.

Пристосованість очей бачити предмети на різних відстанях називається акомодацией. Здійснюється акомодация за рахунок скорочень гладенького війкового м'яза, який змінює кривизну кришталика (кришталик має форму двоопуклої лінзи, яка заломлює промені світла). Завдяки акомодации предмети, що розглядаються, знаходяться у фокусі.

Механізм сприймання світлових подразнень: світлові промені, що проходять через світлозаломлювальні структури очного яблука, потрапляють на світлочутливі клітини сітківки (палички та ковбочки). У процесі руйнування та

відновлення пігменту виникають нервові імпульси, які по зоровому нерву надходять у кору, де аналізується інформація і виникають зорові відчуття. Механізм кольорового зору (пояснюється трикомпонентною теорією): виникнення відчуття того чи іншого кольору пов'язане з подразненням ока променями видимої частини спектра різної довжини хвилі. Подразнення ока хвилями довжиною 620–760 нм викликає відчуття червоного кольору, 510–550 нм – зеленого, 390–450 нм – фіолетового. Розглядання предметів обома очима називається бінокулярним зором. Коли людина дивиться на предмет обома очима, то зображення від кожного предмета при бінокулярному зорі потрапляють на відповідні, ідентичні ділянки сітківки, в результаті чого в уявленні людини ці два зображення зливаються в одне. Бінокулярний зір має велике значення у визначенні відстані до предмета, його форми. Оцінка величини предмета пов'язана з розміром його зображення на сітківці і відстанню від предмета до ока.

Слуховий аналізатор сприймає звукові подразнення (коливання частоток повітря різної частоти, періодичності та амплітуди. Периферична (сприймаюча, рецепторна) частина його складається з зовнішнього, середнього та внутрішнього вуха. До зовнішнього вуха входять вушна раковина та зовнішній слуховий хід. Вушна раковина утворена хрящем, вкритим шкірою, вона вловлює звукові коливання. Зовнішній слуховий хід є продовженням ввігнутої поверхні вушної раковини і покритий шкірою, у якій є залози, які виробляють вушну сірку. Зовнішній слуховий хід має форму зігнутої у вертикальній та горизонтальній площинах трубки, по якій звукові коливання доходять до барабанної перетинки. Середнє вухо розташоване у піраміді скроневої кістки, воно складається з барабанної перетинки, барабанної порожнини та слухової труби. Середнє вухо від зовнішнього відділене барабанною перетинкою, яка має форму плоскої лійки, звужена частина якої повернута в бік барабанної порожнини. Барабанна порожнина – це невеликий, заповнений повітрям простір в основі піраміди скроневої (вискової) кістки; в цій порожнині знаходяться слухові кісточки – молоточок, коваделко і стремінце, що передають звукові коливання від барабанної перетинки до лабіринту (внутрішнє вухо). Молоточок своєю ручкою зростається з внутрішньою поверхнею барабанної перетинки. Коваделко довгою ніжкою з'єднується з молоточком і стремінцем, яке своєю основою прилягає до мембрани овального вікна, що розміщене в кістковій (лабіринтній) стінці, яка відокремлює середнє вухо від внутрішнього. Нижче овального вікна розташоване кругле вікно. Ланцюг кісточок виконує дві функції: кісткове проведення звуку та механічну передачу звукових коливань до овального вікна. Від стінки, яка відділяє середнє вухо від внутрішнього, у внутрішньому вусі від овального вікна починається спіраль, а саме верхній хід завитки. Нижній хід завитки починається від круглого вікна і закінчується на верхівці завитки. Верхній хід спіралі починається від овального вікна і закінчується на верхівці завитки. І у нижньому, і у верхньому ходах є рідина (перилімфа), ці ходи з'єднуються. Між ними є середній хід, він не з'єднується з верхнім і нижнім. Ці ходи утворені двома перетинками (мембранами), які проходять по всій довжині завитки. Звукові коливання доходять до барабанної перетинки, передаються на слухові кісточки, зі стремінця через овальне вікно

викликають коливання перилімфи, доходять до круглого вікна, викликають коливання ендолімфи у середньому ході, і коливання ендолімфи викликають коливання волосинкових клітин на основній мембрані. Від коливань у волосинкових клітинах виникають нервові імпульси (потенціали дії), які по слуховому нерву і доцентрових нервах надходять до центру слуху в скроневої долі кори, де виникає відчуття звуку. Порожнина середнього вуха євстахієвою (слуховою) трубою з'єднується з носоглоткою, що забезпечує підтримання у середньому вусі атмосферного рівня тиску.

Із завиткою з'єднується вестибулярний апарат, який бере участь у регуляції положення тіла, підтриманні рівноваги і знаходиться у пірамідці скроневої кістки. Він складається з присінка і трьох напівколових каналів. Напівколові канали – це вузькі ходи правильної форми, розташовані у взаємно перпендикулярних площинах: верхній (передній) – у фронтальній, задній – у сагітальній, зовнішній – у горизонтальній площинах. Початок кожного каналу від завитки, розширений і називається ампулою, присінок розташований перед ампулами і складається з двох частин – мішечка (сакулус) і маточки (утрикулус). Сакулус розташований ближче до завитки внутрішнього вуха, утрикулус ближче до півколових каналів, в них є чутливі рецепторні клітини, на поверхні яких знаходяться мікроскопічні кристали карбонату кальцію – отоліти. При зміні положення голови (і всього тіла) змінюється тиск отолітів на рецепторні клітини, що викликає їх збудження і виникнення потенціалу дії, який передається до ядер вестибулярного нерва (VIII пара черепно-мозкових нервів), які знаходяться в довгастому мозку. Подразнення цих ядер викликає подразнення інших нервових центрів, розташованих у довгастому мозку, виникає ряд соматичних та вегетативних реакцій – збільшення частоти серцевого ритму, зміна ритму дихання, посилення кишкової перистальтики, збуджується центр блювання, потовиділення тощо. Підвищення активності (реакція) вестибулярного апарата виникає тільки при прискоренні або уповільненні прямолінійного або обертального руху, тобто при зміні швидкості руху тіла, рівномірний рух не викликає подразнення рецепторних клітин вестибулярного апарату.

М'язово-суглобова рецепція. Надходження до ЦНС інформації про положення тіла у просторі і ступеню скорочення кожного м'яза відбувається при збудженні пропріорецепторів, які знаходяться в м'язах, сухожилках, суглобових сумках, окісті. Пропріорецепторами є м'язові веретена, які знаходяться серед м'язових волокон, тільця Гольджі у сухожилках, тільця Пачіні у фасціях, сухожилках, зв'язках, окісті. Нервові імпульси виникають у цих рецепторах під час скорочення або розслаблення м'язів – при скороченні збуджуються тільця Гольджі, при подовженні (розслаблення або розтягування) збуджуються м'язові веретена, при зміні кута між кістками збуджуються суглобові рецептори. Збудження, що виникає у пропріорецепторах, по аферентних нервах надходить до коркового відділу аналізатора, який знаходиться на передній поверхні центральної борозни і у передній центральній звивині. Завдяки пропріорецепції можлива корекція рухів, пози, тону м'язів.

Тактильні рецептори знаходяться на поверхні шкіри і слизових оболонок порожнини носа і рота; збуджуються вони при дотику до них або

тиску на них. До тактильних рецепторів відносяться мейснерові тільця, розташовані в судинах шкіри, меркелеві диски, розташовані у великій кількості на кінчиках пальців і губах. До рецепторів тиску відносяться тільця Пачіні, які зосереджені в глибоких шарах шкіри, в сухожилках, зв'язках, очеревині, у брижі кишечника. Нервові імпульси, що виникають у тактильних рецепторах, по аферентних нервах надходять у задню центральну звивину кори великих півкуль.

Температурна чутливість. Температура навколишнього середовища збуджує терморецептори, розташовані в шкірі, на рогівці ока, в слизових оболонках. Зміни температури внутрішнього середовища організму збуджують температурні рецептори, розташовані в гіпоталамусі. Розрізняють рецептори, що реагують на холод, і рецептори, що реагують на тепло. До теплових рецепторів відносяться тільця Руфіні, до холодкових – ковбочки Краузе. Більш поверхнево знаходяться холодкові рецептори, тому час реакції на холодкові подразнення менший, ніж на теплові. Терморецептори згруповані у визначених місцях тіла людини, холодкових точок менше, ніж теплових. Виразність відчуття тепла і холоду залежить від місця подразнення, величини поверхні, що подразнюється, і температури оточуючого середовища.

Больова чутливість виникає при дії будь-яких подразників занадто великої сили. Ця теорія дозволяє розглядати відчуття болю як особливу форму захисту від дії надсильних подразників. Сильний тепловий або тактильний подразник викликає біль, що уберегає і рецептор, і організм в цілому від ушкодження, бо слідом за болем виникає захисна реакція. На сьогодні однозначно не встановлено існування специфічних рецепторів, подразнення яких викликає біль; відомо, що у формуванні відчуття болю має значення утворення в рецепторах (нервових закінченнях) гістаміну – при підшкірному введенні гістаміну навіть у дуже малій концентрації виникає відчуття болю.

Відчуття смаку викликається подразненням рецепторів смаку, які розташовані на язичку і називаються смаковими бруньками. Вони зосереджені на кінчику, боках і на задній частині (корені) язика. Рецептори смаку також є на задній стінці глотки, м'якому піднебінні, мигдалинах, надгортаннику. Відчуття смаку може бути гірким, солодким, кислим і солоним. Смакові бруньки дуже специфічні до сприйняття хімічних подразнень, що обумовлює неоднакові смакові відчуття. Так, при локальному нанесенні різних речовин на окремі смакові бруньки показано, що незалежно від речовини подразнення одних смакових бруньок викликає відчуття тільки кислого, інших – солоного тощо. Відчуття солодкого та кислого виникає при подразненні країв язика, гіркого та гірко-солоного – при подразненні кореня язика, солоного – кінчика язика.

Рецептори нюху розташовані у слизовій оболонці верхніх носових ходів. На їхній поверхні є спеціальні нюхові клітини, на яких є війки, що збільшують площу взаємодії та покращують контакт з молекулами пахучих речовин. Відчуття запаху залежить від хімічної структури і концентрації речовини у повітрі.

Запитання для самоконтролю:

1. Принцип будови та функції аналізаторів.
2. Класифікація аналізаторів.

3. Фізіологічна характеристика окремих аналізаторів.
4. Механізм роботи окремих аналізаторів

Тема 15. Фізіологія розмноження

План

1. Статеве і фізіологічне дозрівання тварин
2. Фізіологія органів розмноження самців
3. Сперматогенез.
4. Фізико-хімічні властивості сперми
5. Фізіологія органів розмноження самок

1 Статеве і фізіологічне дозрівання тварин

Розмноження (відтворення) – біологічний процес, який забезпечує продовження виду. Строки статевої зрілості тварин залежать від породи, статі, клімату, годівлі, утримання тощо. Статева зрілість тварин не збігається із зрілістю організму та парувальним віком. Вона настає раніше ніж тварин можна спаровувати. У віці статевої зрілості організм тварин ще не досягає загальної зрілості. Фізіологічну зрілість тварини набувають пізніше (табл. 1). Тому спаровують їх тільки тоді, коли вони досягають загальної фізіологічної зрілості (60–70% маси дорослої тварини). У недорозвинутих організмів приплід також буває недорозвинутим, низькопродуктивним. Сільськогосподарських тварин слід спаровувати у такому віці: велику рогату худобу – 16–18 місяців, коні – 3–4 роки, вівці – 1–1,5 року, свині – 10–12 місяців. Здатність до запліднення у самців зберігається до глибокої старості, а у самок втрачається у певному (клімактеричному) віці: кобили на 22–27-му, корови – 20–22-му, вівці і кози на 8-му році, собаки і кішки – до 10 років.

Таблиця 1.

Терміни статевого та фізіологічного дозрівання тварин

Вид тварини	Початок функціонування органів розмноження (міс.)	Статеве дозрівання (міс.)	Фізіологічна зрілість (міс.)
Велика рогата худоба	6–10	7,5	16–18
Дрібна рогата худоба	6–10	7	12–15
Свині	5–8	6	9–11
Коні	16–18	16	36

2. Фізіологія органів розмноження самців

До *статевих органів самців належать* парні сім'яники, придатки сім'яників, сім'япроводи, сечостатевий канал, додаткові статеві залози, статевий член.

Сім'яник – парний орган яйцеподібної форми, який у сільськогосподарських тварин знаходиться у мошонці (калитці), дещо сплющений з боків. У ньому утворюються статеві клітини – спермії (сперматозоїди).

Сім'яний канатик – це складка сім'яникової брижі, в якій розміщені сім'явиносна протока, сім'яникові артерія і вена, нерв, лімфатичні судини та внутрішній підвішувач сім'яника. Його основна функція – з'єднання органів, що знаходяться в мошонці (калитці), з червеною порожниною.

Сім'япровід – довгий вузький парний трубчастий орган. Починається від хвоста придатка сім'яника, у складі канатика через пахвинний канал прямує в черевну порожнину і статевий член.

Придаток сім'яника – парний орган, який побудований із сім'яних каналців і протоків придатка сім'яника. На ньому розрізняють голівку, хвостик і тіло.

Придаткові статеві залози – залози зовнішньої секреції, які виділяють секрет, що потрапляє до сечостатевого каналу. Секрет залоз становить так звану плазму еякуляту. До цих залоз належать міхурцеві, передміхурова, цибулино-сечівникова. Рідкий секрет залози виділяється разом зі сперматозоїдами, розбавляючи густу масу сперми.

Статевий член. Утворюється з печеристого тіла та сечостатевого каналу. Розрізняють голівку, тіло, корінь і дві ніжки. В основі тіла лежать кавернозні тіла венозного типу та артеріального типу – в центрі. У стані ерекції статевий член видовжується, потовщується, стає щільним і пружним, унаслідок того, що каверни наповнюються кров'ю.

Преупцій (крайня плоть) – шкіряна складка, що вкриває голівку статевого члена. Вона містить видозмінені сальні залози – залози крайньої плоти, які виділяють секрет – смегму, що має специфічний запах.

3. Сперматогенез

Сперматогенез має чотири періоди: – розмноження клітин, – ріст, – дозрівання, – формування.

Період розмноження. У цей період статеві клітини називаються *сперматогоніями*. Вони входять до складу стінки звивистих сім'яних каналців сім'яників, мають невеликі розміри, плоску або округлу форму і округлі ядра з диплоїдним числом хромосом. Сперматогонії активно діляться шляхом мітозу, частина з них припиняє поділ і переходить у наступний період свого розвитку.

Період росту. Статеві клітини цього періоду називають *первинними сперматоцитами*. У цей період у первинних сперматоцитах активно відбуваються процеси асиміляції, утворюються нові органели, що спричинює збільшення об'єму клітин. В ядрі синтезується ДНК і відбувається рекомбінація спадкового матеріалу.

Період дозрівання. У цей період відбувається два поділи клітин, які проходять один за одним з дуже короткою інтерфазою (мейоз). Унаслідок другого поділу утворюються дві *сперматиди* – гаплоїдні клітини, половина з них має Х-, половина – Y-хромосому.

Період формування. Упродовж цього періоду сперматиди набувають морфологічних ознак, властивих сперматозоїдам. *Сперматозоїди* заповнюють просвіти звивистих сім'яних каналців. Повний цикл розвитку сперматозоїдів триває у кнура – 60 діб, у барана – 48, у бугая – 63 доби.

У статевозрілих тварин постійно утворюються спермії, а виведення їх назовні відбувається тільки при статевому акті. Через придаток сперматозоїди проходять за 5–6 діб при посиленому використанні та за 11 діб при статевому спокої. У придатках бугая їх буває до 100 млрд., барана – 150, кнура – до 200 млрд. При відсутності довгий час статевому акту сперматозоїди, які містяться в придатку сім'яника, старіють і розчиняються.

4. Фізико-хімічні властивості сперми

Спермою називається рідина, яка виділяється зі сечостатевих шляхів самцями при статевому акті. Вона формується із трьох частин: сперматозоїдів, секрету придатка сім'яника, секрету придаткових статевих залоз.

Сперматозоїди – основна частина сперми, тому що без них неможливе запліднення. Сперматозоїд побудований з голівки, шийки і хвоста (джгутика), які обмежені плазмолемою. Голівка має сплюснуту округлу або овальну форму (у птахів вона конічна або гвинтоподібна) і розміщена на передньому кінці сперматозоїда. Її більшу частину займає ядро, в якому міститься спадковий матеріал у вигляді хромосом. У сперматозоїдах знаходяться різні типи статевих хромосом – X або Y. Відповідно до цього вони поділяються на *андросперматозоїди* – мають Y-хромосому і *гінекосперматозоїди* – X-хромосому. У передній частині головки сперматозоїда міститься *акросома*, яка вкриває ядро (видозмінений комплекс Гольджі), і містить гідролітичні ферменти – трипсин і гіалуронідаза. Вони потрібні для перфорації вторинної оболонки яйцеклітини під час запліднення. Шийка сперматозоїда коротка. Вона має незначний об'єм цитоплазми. Хвіст сперматозоїда – це орган його руху. На ньому розрізняють проміжну, головну і кінцеву частини, що розміщені позаду шийки в наведеній послідовності. У проміжній, головній і кінцевій частинах хвоста розміщений скоротливий апарат. У спермі міститься близько 10% сухих речовин (білки, ліпіди, ферменти, фруктоза, калій, натрій, хлор, фосфор та ряд мікроелементів). Сперма бугая і барана має нейтральну (pH 7,0) або слабко кислу реакцію (pH 6,7–6,9), кнура і жеребця – лужну (pH 7,2–7,6). Одна порція сперми, яка виділена самцем за одну садку називається **еякулятом**. Об'єм еякуляту і концентрація сперматозоїдів у ньому різні залежно від виду тварини (табл. 2) і фізіологічного стану.

Частина еякуляту, що не містить сперматозоїдів називається плазмою. Це є продукт придаткових залоз, а також середовище для спермій. Секрет придаткових залоз виділяється у просвіт каналу під час еякуляції. Таким чином, відбувається змішування сперми з плазмою.

Таблиця 2.

Видові особливості об'єму еякуляту і вмісту в ньому спермій, режиму використання самців та місця введення еякуляту у тварин

Вид тварини	Об'єм еякуляту в мл	Концентрація спермійв, млн./мл	Загальна кількість спермійв, млрд.	Кількість садок за тиждень	Місце введення еякуляту при спаровуванні
Бугай	4–8	1200–1800	4–14	3–4	піхва
Жеребець	30–150	100–150	3–15	2–6	матка
Баран	0,8–1,2	2000–3000	2–4	12–20	піхва
Хряк	150–500	200–300	40–50	2–4	матка

Сперматозоїди містять у середньому 25 % сухої речовини і 75 води. 85 % сухої речовини становлять білки, 13,2% – ліпіди і 1,8 % – мінеральні речовини. Характерною особливістю сперматозоїдів є їх рухливість. За 1 хв. сперматозоїди жеребця пересуваються в середньому на 5 мм, бугая і барана – 4, кроля і собаки – 2,6 мм. Сперматозоїди рухаються вперед не тільки за допомогою коливань хвоста, а й обертання навколо своєї поздовжньої осі.

Життєздатність сперматозоїдів залежить від температури й складу рідини, в якій вони знаходяться. Найбільш рухливі вони при температурі, близькій до температури тіла тварини (37–39°C). Поза організмом сперматозоїди швидко гинуть. У піхві корів найменш сприятливі умови для сперматозоїдів, там вони гинуть через 4–5 год. Кращі умови для них у шийці, порожнині матки та яйцепроводах, де вони зберігаються значно довше. У жуйних у шийці матки сперматозоїди виживають 40 год., в овець – до 48, у кобил – до 20–40 год.

5. Фізіологія органів розмноження самиць

Органи розмноження самиць поділяються на зовнішні та внутрішні. До зовнішніх статевих органів належать – соромітні губи і клітор.

Внутрішні статеві органи – парні статеві залози (яєчники), маткова труба, піхва, сечостатевий синус.

Яєчники – парний компактний орган, овальної форми з гладенькою поверхнею. Маса одного яєчника у кобили становить 24–40 г, у корови – 12–16 г, у свині – 7–9 г, у суки – менше 1 г.

На розрізі яєчника можна виділити дві зони: зверху – коркова зона (фолікулярна), всередині знаходиться внутрішня, судинна – мозкова зона. У фолікулярній зоні знаходяться фолікули різного ступеня зрілості.

Маткова труба – це парна, тонка, дещо звивиста трубка, яка з'єднує яєчники з рогами матки і функціонально призначена для запліднення і надходження яйцеклітини в матку. Яєчникова частина маткової трубки розширена і формує лійку **маткової труби**. Остання обмежена торочками труби.

У глибині лійки є черевний отвір маткової труби, крізь який маткова труба з'єднується з очеревинною порожниною. З протилежного кінця розміщений матковий отвір, що веде в ріг матки. Черевний отвір веде в ампулу маткової

труби, яка ближче до матки звужується і називається перешийком маткової труби. Маткова труба лежить у брижі, що є частиною широкої маткової зв'язки. Довжина маткової труби найбільша у кобили – 14–30 см, у корови – 21–28, у свині – 15–25, у суки – 4–10 см, у дрібних жуйних 14–16 см.

Матка являє собою добре розвинутий порожнистий орган. У свійських тварин вона дворогого типу. Основу матки становить непарне, дещо сплюснене зверху вниз тіло з порожниною всередині. Тіло матки краніально продовжується в парні роги матки, звужуючись у каудальному напрямі, переходить у непарну шийку матки. Основу шийки становить сильний коловий шар м'язів. Шийка матки в звичайному стані закрита, всередині неї є слизова пробка, яка особливо щільна під час вагітності.

У стінці матки розрізняють три оболонки: слизову, м'язову й серозну.

Видові особливості:

У корови матка короткорога, зі слабо вираженим тілом. Роги матки зігнуті подібно до баранячих. У задній частині роги з'єднуються міжроговою зв'язкою. На слизовій оболонці рогів знаходиться 80–120 карункулів, розміщених у 4 ряди. Карункули (м'ясце) – містять крипти, в які входять ворсинки плідних оболонок. Тіло матки коротке.

У кобили тіло матки добре виражене, досягає 15 см у довжину. Роги матки відносно широкі, незначно вигнуті донизу. Закінчуються роги матки заокругленими краями, в які входять маткові труби. Шийка матки добре виражена, товста, втулкоподібно виступає в піхву. Слизова оболонка матки складчаста, з матковими криптами. Матка прикріплюється в ділянці від 3-го поперекового до 4-го крижового хребця.

У свині матка дворога, багатоплідна, з дуже довгими рогами і слабо вираженим тілом. Роги тонкі, кишкоподібні, зібрані у петлі. Шийка матки без різких меж переходить у піхву. Слизова оболонка шийки формує характерні хвилеподібні складки з бічними виступами, що заходять у проміжки протилежної складки. Тіло коротке.

У суки матка дворога, з довгими прямими і тонкими рогами. Тіло матки коротке, вузьке. Шийка матки різко виступає в піхву. Матка розміщена в черевній порожнині.

Піхва – являє собою значних розмірів видовжену трубку з товстими м'язовими стінками.

Присінок піхви (сечостатевий) – є продовженням піхви від зовнішнього отвору сечівника до зовнішніх статевих органів. Стінки присінка товсті, оскільки в них знаходиться м'яз – стискач присінка.

Зовнішні статеві органи (соромітна ділянка) – є зовнішньою частиною статевого апарату. Вони формуються з двох соромітних губ, які обмежують соромітну щілину та клітор. Зовнішні статеві органи розміщені вентрально від ануса, відокремлюючись від останнього промежиною.

Соромітні губи – парні вертикальні потовщені шкірні складки, що обмежують вхід у статеві шляхи. У нижній частині соромітних губ міститься клітор (гомолог статевого члена самця). Він має конусоподібну форму і прикритий крайньою плоттю клітора. Клітор формується з двох ніжок, тіла й голівки, тобто відповідає статевому члену самця. Він рельєфно виступає у

кобили, довжина його до 8 см. У корови він має значні розміри (до 12 см) і містить кісточку клітора.

6. Овогенез

Овогенез – розвиток статевих клітин (яйцеклітин) самок – починається в ембріональний період. Яйцеклітини утворюються з клітин зародкового епітелію, які групами відщеплюються і утворюють фолікулярну зону яєчника. Даний процес закінчується з настанням статевої зрілості.

Овогенез відбувається в три періоди: *розмноження, ріст, дозрівання*.

Період розмноження – триває під час внутрішньоутробного розвитку і закінчується в перші місяці життя після народження. Статеві клітини цього періоду називають *овогоніями*. Овогонії – невеликі клітини, округлої форми з оксифільною цитоплазмою і великим ядром, у якому міститься диплоїдне число хромосом. Вони активно розмножуються шляхом мітозу. До моменту народження в яєчниках утворюються всі овогонії, з яких будуть розвиватися яйцеклітини. Загальна кількість овогоній у корів близько 280 тис., у свиней – 240 тис., у курей – 120–300 тис. Наприкінці періоду розмноження їх мітотична активність припиняється і вони переходять у другий період розвитку.

Період росту – найтриваліший період розвитку, який закінчується з настанням статевої зрілості. Статеві клітини цього періоду втрачають можливість до поділу і називаються *первинними овоцитами*. На початку періоду росту в ядрах первинних овоцитів відбувається рекомбінація спадкового матеріалу і формується вторинна оболонка яйцеклітини. Вона утворена лише одним шаром фолікулярних клітин яєчників. Після цього починається процес синтезу і накопичення жовтка у первинних овоцитах. Цей процес має дві фази – *превітелогенезу* (малого росту) та *вітелогенезу* (великого росту). Фаза малого росту триває довго (роками, місяцями), вона продовжується і в попередній період статевого дозрівання. Фаза великого росту – відбувається при активній участі фолікулярних клітин, в яєчниках утворюються вторинні, а потім і третинні фолікули. Ці процеси відбуваються під впливом секреції фолікулостимулюючого гормону. Стадію повної зрілості досягають не всі фолікули. У корів їх кількість досягає 300, інші фолікули піддаються атрезії. У фолікулі, що розвивається, утворюється порожнина, яка поступово збільшується і заповнюється рідиною. Період дозрівання починається в яєчниках і закінчується в яйцепроводах. *Овогенез* характеризується тим, що з однієї овогонії I порядку утворюється одна зріла яйцеклітина, тоді як із сперматогоній I порядку формується 4 зрілих сперматозоїди.

Діаметр зрілого фолікула у кобили досягає в середньому 7,5 см, корови – 1,4, свині – 0,8–1, вівці – 0,5 см. Одночасно утворюється і розривається багато фолікулів. Цілковитої зрілості досягає невелика їх кількість. Більшість їх на різних стадіях розвитку розсмоктується. У кобили, корови та інших тварин, у вищих приматів дозріває один фолікул, рідко – два, у свиней – 8–10 і навіть більше. Кількість приплоду залежить від кількості овульованих фолікулів і запліднених яйцеклітин в один період.

7. Статевий цикл

Статевий цикл – це комплекс змін в організмі самок, пов'язаний із процесом розмноження, який періодично повторюється.

Залежно від кількості циклів за рік самок поділяють на:

- поліциклічні – велика рогата худоба, свині, кобили;
- моноциклічні – собаки, коти;
- сезонно-поліциклічні – буйволи, вівці, кози, олені, верблюди.

Стан статевої рівноваги в період між сезонами статевих циклів називається **анафродизією**. У самок сільськогосподарських тварин статевий цикл триває (в добах): велика рогата худоба – 21; дрібна рогата худоба – 17; свиня – 21; кобила – 21; собака – 90; верблюдиця – 5–50. Статевий цикл відбувається стадійно і супроводжується змінами в яєчниках, матці, піхві.

Увесь цикл поділяється на 4 стадії:

1. Проєструс (передтічка);
2. Еструс (тічка);
3. Метеструс (післятічка);
4. Дiestрус (стадія активності жовтого тіла).

Проєструс – складна реакція на зовнішні і внутрішні подразники. Внутрішнім подразником є тиск накопиченої фолікулярної рідини. Розрив фолікула пояснюється багатьма факторами, в тому числі і дією протеолітичних ферментів, які утримуються в ній.

Еструс – комплекс складних морфологічних і функціональних змін, які відбуваються в органах розмноження самки і направлені на забезпечення збереження і запліднення гамет та розвитку плода. Тічка у тварин настає раніше, ніж ознаки охоти.

Метеструс – під дією естрогенних гормонів підвищується збудливість нервової системи, організм мобілізується на виконання функції розмноження. Характерною ознакою цього періоду для самок багатьох видів є “рефлекс нерухомості”

Дiestрус – після овуляції на місці фолікула утворюються клітини жовтого тіла – лютеїнові клітини. Місце фолікула в яєчнику заповнюється кров'ю в перші години після овуляції. Через 10 год. кров'яний згусток розсмоктується, через добу заповнюється клітинами жовтого тіла. Потім воно швидко збільшується і ущільнюється, досягаючи найбільшого розміру на 8-у добу після овуляції. **Жовте тіло слугує тимчасовою залозою**, яка виділяє в кров гормон *прогестерон*. Під його дією в слизовій оболонці матки відбуваються процеси, направлені на підготовку до прийому і живлення ембріона.

З позиції закономірності оваріальної циклічності статевий цикл умовно поділяють на 2 фази: фолікулярну і лютеїнову.

У I фазу спостерігається дозрівання фолікулів. У цей період проявляється тічка і статеві охоти (позитивна реакція самки на самця). Тривалість еструсу й охоти у самок різних видів різна. Під кінець фолікулярної фази відбувається овуляція з виділенням яйцеклітин.

Таблиця 3.

Середня тривалість статевого циклу, еструсу, охоти та періоду овуляції у самок різних видів

Вид тварин	Статевий цикл (діб)	Еструс (діб)	Охота (годин)	Період овуляції (годин)
Корова	20–21	2–4	12–24 після закінчення охоти	10–12 після закінчення охоти
Вівця	16–17	2–3	24–36 наприкінці охоти	24–36 після початку
Свиня	20–22	2–3	48–72 в середині	36–40 після початку
Кобила	21–27	5–8	72–144 під кінець	24–36 до закінчення

II фаза – лютеїнова, пов'язана з функціонуванням жовтого тіла. Ця фаза займає 2/3 фази статевого циклу, утворюється тривалий інтервал до кінця циклу, тоді відбувається або запліднення, або починається новий статевий цикл.

Велика (до 150 мкм) **яйцеклітина**, яка вийшла з фолікула, оточена оболонкою, що називається прозорою оболонкою. Ззовні яйцеклітина вкрита декількома шарами фолікулярних клітин, які мають назву – променевий вінець. Незапліднені яйцеклітини розсмоктуються після розчинення прозорої оболонки.

8. Спаровування або статевий акт

Спаровування – складно-рефлекторний процес. Рефлекси, необхідні для його здійснення, є спадковими.

Статевий цикл відбувається у певній рефлекторній послідовності: *рефлекс наближення, рефлекс обіймання, рефлекс серекції, рефлекс спаровування, рефлекс еякуляції*.

Тривалість процесу спаровування у різних видів тварин неоднакова:

Велика та дрібна рогата худоба – 5–10 с. Коні – 0,5–2 хв. Свині – 6–12 хв. Верблюди – 12–15 хв. Собаки до – 45 хв.

У тварин розрізняють наступні статеві рефлекси:

Рефлекс наближення і рефлекс обіймання – найвищого ступеня прояву ці рефлекси набувають в період охоти.

Рефлекс ерекції – полягає в тому, що печеристі тіла парувального органа заповнюються артеріальною кров'ю в результаті рефлекторного розширення кровоносних судин. У самки рефлексом ерекції називають набухання печеристих тіл клітора і переддвер'я піхви.

Парувальний рефлекс закінчується рефлексом еякуляції. Тут бере участь мускулатура придатків сім'яників, сім'япроводів, сечостатевого каналу і додаткових статевих залоз. Центр цього рефлексу також міститься в поперековій частині спинного мозку. Секрети придаткових статевих залоз і вміст придатка виштовхуються спочатку в сечостатевий канал, а потім викидаються в статеві шляхи самки.

9. Осіменіння

Існує два типи природного осіменіння самок: піхвове та маткове. При піхвовому осіменінні тварин сперма вводиться у вагіну, а звідти сперматозоїди переміщуються у шийку матки. Цей тип властивий жуйним і кролям. При

матковому осіменінні сперма потрапляє безпосередньо в шийку матки (кобила, свиня, собака та деякі інші тварини). Уведення сім'я в статеві шляхи самки спеціальними приладами (без парування з самцем) називається **штучним осіменінням**. Оптимальні строки парування, або осіменіння тварин. Заплідненість тварин найвища тоді, коли ближче будуть одне до одного в часі овуляція і осіменіння. А тому при осіменінні тварин слід враховувати тривалість життя сперматозоїдів і яйцеклітин у статевих шляхах самки, а також час овуляції. Точний час овуляції можна встановити у кобили, корови, верблюдиці, ослиці *за допомогою ректального дослідження яєчників*. Виявити охоту у тварин можна *за допомогою пробника*. Для цього беруть нецінного самця з добре виявленими статевими рефлексами і роблять операцію пластичного зміщення статевого члена, або барану під черево підв'язують фартух, щоб пробник не зміг покрити самку. Крім того пробник може служити біологічним стимулятором статевої функції самок. Для встановлення наявності тички обстежується стан слизової оболонки вагіни, а при можливості – і ступінь розкриття шийки матки.

Тривалість життя сперматозоїдів у статевих шляхах корови в охоті – 24 год., вівці – 36, кобили – 24–48, свині – не більше 30 год. від моменту садки. У матці кролиці спермії можуть жити 16 год. і більше. Яйцеклітини корови зберігають здатність до запліднення до 20 год., кобили – до 10 і у вівці – до 5 год.

10. Запліднення

Запліднення – це процес злиття чоловічих і жіночих статевих клітин з утворенням одноклітинного зародка – зиготи. У ссавців запліднення відбувається у верхній частині яйцепроводу. Запліднення поділяють на *зовнішнє і внутрішнє*.

Зовнішнє запліднення відбувається за межами організму (ракоподібні, риби, амфібії), а *внутрішнє* – в статевих органах самки (птахи, ссавці). Внутрішнє запліднення здійснюється в ампульній частині яйцепроводу в два етапи – дистантний і контактний. Дистантний етап передуює власне заплідненню і починається ще в сім'явиносних шляхах самця перед еякуляцією (сім'явиворскуванням). Після потрапляння сперматозоїдів у статеві шляхи самки вони вступають у контакт із секретом маткових залоз та епітелію статевих шляхів, внаслідок чого здійснюється активація (капацитація) сперматозоїдів. *Спермії ссавців набувають здатності до проникнення через оболонку яйцеклітини для запліднення лише після визначеного часу перебування в статевих шляхах самки. Це явище називається капацитація*. Вона відбувається під впливом секретів, що виробляються стінкою яйцепроводів та матки і триває в середньому: велика рогата худоба – 5–6 год.; дрібна рогата худоба – 1–1,5 год.; свиня – 2–3 год.

Таблиця 4.

Життєздатність гамет різних видів тварин у статевих шляхах самки

Вид тварин	Яйцеклітина (годин)	Сперма (годин)
Корова	10–12	24–48
Вівця	10–15	24–48

Свиня	8–12	24–42
Кобила	8–10	120–144

Завдяки своїм фізіологічним особливостям (реотаксис, хемотаксис) сперматозоїди досягають ампульної частини яйцепроводу, де знаходиться вторинний овоцит, і взаємодіють з ним (контактний етап запліднення). Цей етап **починається з акросомальної реакції**. При цьому з акросоми сперматозоїда виділяються гіалуронідаза й трипсиноподібні ферменти, які порушують контакти фолікулярних клітин вторинної оболонки яйцеклітини, внаслідок чого вторинний овоцит оголюється (денудація). Це дає можливість сперматозоїду проникнути в овоцит (пенетрація). Цитоплазма овоцита в місці контакту утворює горбок запліднення. У цитоплазмі вторинного овоцита проникають лише голівка і шийка сперматозоїда. Після злиття сперматозоїда і яйцеклітини починається кортикальна реакція. При цьому з кортикального шару цитоплазми овоцита виділяються біополімери, які взаємодіють з глікокаліксом первинної оболонки овоцита і утворюють непроникну для інших сперматозоїдів оболонку запліднення.

Ядро сперматозоїда перетворюється на *пронуклеус самця*, а яйцеклітини – на *пронуклеус самки*. Вони зближуються, зливаються і утворюють *ядро зиготи*, в якому міститься диплоїдне число хромосом. *Центріоля*, що вноситься в яйцеклітину сперматозоїдом, *подвоюється*. Вони розходяться до полюсів зиготи, і починає *формуватись мітотичне веретено поділу*. Таким чином, зигота вступає в *наступний етап ембріонального розвитку – дроблення*.

11. Вагітність

Вагітність – фізіологічний стан самки в період після запліднення і впродовж виношування плода. Вона починається з моменту запліднення і закінчується народженням зрілого плода.

Середня тривалість вагітності у самок сільськогосподарських тварин різна, наприклад: у корови – 285; у вівці і кози – 148; у свиноматки – 114; у суки – 62; у кішки – 58; у кролиці – 30 діб.

Після запліднення зигота починає рухатися по яйцепроводу в матку, куди вона потрапляє через 2–3 доби після овуляції на стадії розвитку 8–16 клітин, де відбувається її прикріплення до стінки рога матки. Після прикріплення зародок виділяє речовину, здатну руйнувати прилеглий до нього епітеліальний шар стінки матки. Зруйновані тканини використовуються для живлення організму ембріона. Матка пристосовується до зародка, що розвивається. Певний вплив на це здійснює гормональний фон організму самки. Для нормального перебігу вагітності велике значення має жовте тіло. Особливостями розвитку зародків сільськогосподарських тварин, що потрапляють у матку, є наявність тривалої прередімплантаційної фази, яка триває до 2-х тижнів. На початку цієї стадії зародок ще вкритий прозорою оболонкою і забезпечується поживними речовинами з цитоплазми. Розвиток відбувається до стадії бластоцити. У

бластоцисті клітини поділяються на 2 групи – клітини зародка (ембріобласту) і клітини зовнішнього шару – трофобласту. Сформований зародок з плідними оболонками прикріплюється до слизової оболонки матки і формується плацента.

Плацента – це проміжний орган, що здійснює зв'язок між організмом матері і зародком. Вона формується із зародкової і материнської частин і за типом розміщення ворсинок на хоріоні та крипт на слизовій оболонці матки **поділяється на епітеліохоріальну, десмохоріальну, ендотеліохоріальну, гемохоріальну.**

Епітеліохоріальна плацента – характерне слабке розгалуження ворсинок хоріону. Ворсинки проникають у маткові залози і контактують з їх епітелієм. Вона ще називається контактною і властива свині, кобилі, верблюдиці.

Десмохоріальна – має довгі і розгалужені відростки хоріону, характерна наявність крипт, карбункулів. Ворсинки хоріона заглиблюються у товщу слизової оболонки, руйнуючи її епітелій. Ця плацента притаманна жуйним (корови, вівці, кози).

Ендотеліохоріальна плацента. Ворсинки хоріона такої плаценти проникають у товщу слизової оболонки і контактують з ендотелієм кровоносних капілярів. При цьому вони руйнують епітелій і власну пластинку слизової оболонки матки.

Гемохоріальна плацента притаманна гризунам і приматам. Ворсинки хоріона цієї плаценти заглиблюються в товщу слизової оболонки і проникають у кровоносні капіляри, тобто вони контактують безпосередньо з кров'ю. У плацентах усіх типів кровоносні русла плода й матері залишаються ізольованими. Між ними є **гематоплацентарний бар'єр**, непроникний для мікроорганізмів, токсинів і антитіл, що можуть міститися в крові матері.

12. Періоди внутрішньоутробного розвитку ссавців

Тривалість внутрішньоутробного розвитку свійських тварин різна: у великої рогатої худоби вона становить 285–290 діб, у коней – 335–338, у овець – 145–150, у свиней – 110–114, у кролів – 30 діб.

Внутрішньоутробний розвиток ссавців поділяють на три періоди: зародковий (ембріональний), передплодовий і плодовий.

Зародковий період – починається дробленням зиготи і закінчується утворенням плаценти, формуванням тканин і початком розвитку органів тіла зародка (органогенез). У великої рогатої худоби він триває перші 35 діб вагітності, у овець - 25–30, у свиней -23 доби, а у коней - перші три місяці вагітності. Передплодовий період – закінчується формування плаценти, відбувається активний розвиток органів, їх систем і апаратів, у зв'язку з чим збільшується маса ембріону. Цей період триває у великої рогатої худоби з 35-ї по 60-ту добу вагітності, у овець - з 30-ї по 45-ту, у свиней - з 23-ї по 38-му добу, у коней – у першій половині четвертого місяця вагітності. У плодовий період відбувається подальший розвиток органів, починається їх функціонування і збільшується маса плода. У великої рогатої худоби цей період триває з 60-ї доби

вагітності до її закінчення, у овець - з 46-ї, у свиней - з 39-ї доби, а у коней - з середини четвертого місяця до закінчення вагітності. Вагітність закінчується народженням плода.

13. Роди

Роди (пологи) – складний фізіологічний, рефлекторний процес, який характеризується народженням зрілого живого плода і видаленням навколоплідних оболонок (посліду). Рефлекси, за допомогою яких відбуваються роди, починаються з подразнення інтерорецепторів матки специфічним білком, що виробляють функціонально зрілі легені плода. Ріст плода і посилення його рухів при відносному зменшенні кількості навколоплідних вод призводять до подразнення все більшої кількості рецепторів, а це в певний момент “запускає” родову діяльність. Підвищується виділення окситоцину і ацетилхоліну, що викликає скорочення матки. В цей час суттєво знижується виділення прогестерону, збільшується синтез естрогенів, які переходять в активну форму і підвищують скоротливість матки. Початок родів супроводжується зниженням збудливості кори великих півкуль. Під час родів рефлекторна збудливість спинного мозку посилюється, що в свою чергу підвищує збудливість нервового і м'язового апарату матки. Тривалість родів (стадії виведення плоду) у кобили – 5–30 хв., у корови – від 20 хв. до 3–4 год., вівці - 5–30 хв., свині - 2–20 год., у суки - від 10–15 хв. до 12 год., у кролиці - 15–20 хв.

14. Розмноження птахів

У самок птахів органи розмноження представлені яєчниками і яйцепроводами. Як правило, у птахів розвинений тільки лівий яєчник і яйцепровід, а правий - редукований. Яєчник має різні розміри і форму, які змінюються з віком птахів. Розміщений він біля передньої частки нирки. У період яйцевідкладання в яєчнику формується багато яйцеклітин, які перебувають на різних стадіях розвитку. Під час яйцenesучості яєчник в 10–15 разів більший, ніж в період спокою. Овуляція настає, коли овоцит досягає 35–40 мм у діаметрі, що відбувається приблизно за 14 діб. На поверхні жовтка є біла пляма - це зародковий диск або власне яйцеклітина. Після овуляції жовток надходить у лійку яйцепроводу і рухається до клоаки. При цьому жовток обертається навколо своєї повздожньої осі внаслідок спірального розташування слизової оболонки яйцепроводу і поступово оточується 4-ма шарами білка. Дозріла яйцеклітина птахів має значні розміри і жовте забарвлення.

Яйцепровід птахів з віком значно змінюється. Відповідно до виконуваної складної функції він поділяється на п'ять частин: лійку, білкову частину, перешийок, шкаралупову (пташину матку) і вивідну (піхву) частини. Лійка має широкий черевний отвір завдовжки близько 4 см. У ній відбувається запліднення яйцеклітини. Білкова частина – найдовший відділ яйцепроводу (у курей до 25-40 см). У ній яйцеклітина знаходиться близько 4 год. і вкривається білком. У перешийку утворюється підшкаралупова оболонка. Довжина його у курки 10-12 см, у качки 9-17 і в гуски 9-20 см. Без чітких меж перешийок переходить у шкаралупову частину. Вона найширша, мішкоподібна, завдовжки до 5-8 см. У ній утворюється шкаралупа яйця. Вивідна частина, завдовжки

близько 10 см, є місцем тимчасового перебування повністю сформованого яйця, що виходить із неї в середній відділ клоаки, а потім – назовні. Цикл несучості – період коли яйця несуться без перерви, а повторюваність циклів – це ритмічність несучості. Тривалість циклу залежить від тривалості формування яйця в яйцепроводі (23–30 год.). У більшості курей овуляція настає через 10–30 хв. після знесення попереднього яйця. Кури несуться як правило при денному освітленні, але якщо яйце не знесене до темряви, то воно затримується до наступного дня. Тому інтервал між циклами визначається затримкою сформованого яйця і наступною овуляцією, пов'язаною з настанням темряви.

Статева система самця птиці складається з двох сім'яників, їхніх придатків, сім'япроводів, які відкриваються в середній відділ клоаки статевими сосочками, і (в деяких видів птахів) статевого члена.

Сім'яник – парний орган овальної чи бобоподібної форми, розміщений біля передньої частки нирок. Придаток сім'яника розміщений біля дорсомедіального краю сім'яника, має невеликі розміри і яскраво-жовте забарвлення. Складовою його частиною є дуже звивиста протока, яка переходить у сім'япровід.

Сім'япровід – парний звивистий трубчастий орган, що проходить латерально від сечоводів і відкривається у середній відділ клоаки. Перед впадінням у клоаку він випрямлюється, перетворюючись на сім'явипорскувальний канал, який закінчується статевими сосочками.

Статевий член у більшості птахів немає. Тільки у страусів і гусячих, особливо у качура, він досить добре розвинений і утворений зі складок вентральної стінки клоаки. Об'єм еякуляту у птиці приблизно 0,8 мл. У 1 мл сперми міститься до 7 млрд. сперматозоїдів.

Розвиток зародка здійснюється за допомогою насиджування або інкубації. Насиджування – розвиток зародків під квочкою; інкубація – розвиток зародків в інкубаторі. Курчата виводяться на 21-у добу, каченята – на 28-у, індичата – на 28–29-у, гусенята – на 29–30-у добу після початку насиджування (інкубації). Найінтенсивніше ембріон розвивається в перші 5–6 діб насиджування чи інкубації. Далі його ріст сповільнюється. Ембріони, що розвиваються з яєць, одержаних від молодих курей значно відстають у своєму розвитку порівняно з ембріонами від курей старшого віку. Розвиток курячого яйця відбувається при певній температурі, вологості і газовому складі повітря. У процесі розвитку ембріон використовує запаси білків, жирів і вуглеводів, а також мінеральних речовин і вітамінів, що містяться в яйці. У перші дні він отримує поживні речовини з жовтка, який під впливом ферментів розріджується. З 12-ї доби у курячих зародків починається інтенсивне витрачання білків. У початковій стадії розвитку інтенсивно використовується невелика кількість вуглеводів, які містяться в яйці. Жири, що є головним енергетичним джерелом, використовуються переважно в другій половині інкубації. Мінеральні речовини спочатку надходять з жовтка і білка, а в пізніший період використовуються мінеральні речовини шкаралупи. Особливо інтенсивно зародок курки споживає мінеральні речовини з 15-ї доби розвитку, коли формується кістяк. Воду курчат під час його розвитку дає білкова частина яйця. Розвиток ембріона значно прискорюється при наявності вітамінів С і РР. Дихає зародок в перші дні інкубації киснем жовтка. Приблизно до 7-ї доби розвитку функцію органа

дихання починає виконувати алантоїс - тонкий прозорий мішок, який наповнений рідиною і вистеляє майже всю поверхню під шкаралупою. Серозна оболонка, а через неї і шкаралупа з'єднуються з кровоносними судинами алантоїса. Таким же шляхом виводиться і вуглекислий газ. На 20-у добу курча пробиває «пугу» і робить вдих легеньми. Стать у курчат можна визначити в добовому віці: у півників вдається помітити рудиментарний статевий член у вигляді невеликого горбка на слизовій оболонці клоаки.

Використана і рекомендована література та інтернет-ресурси

1. Дерев'янка І. Д. Фізіологія сільськогосподарських тварин : підручник та практикум. В 2 - х томах. Київ : ЦУЛ, 2019. 824 с.
2. Мазуркевич А.Й., Карповський В.І. та ін. Фізіологія тварин. К.: НУБіП, 2010. 450 с.
2. Дерев'янка І. Д., Карповський В. І., Трокоз В. О. Фізіологія тварин (з основами анатомії): посібник для вивчення курсу. Київ : НАУ, 2004. 136 с.
3. Клінічна фізіологія: підручник. В.І. Філімонов, Д.І. Маракушин, К.В. Тарасова та ін. 2-е видання. Всеукраїнське спеціалізоване видавництво «Медицина». 2022. 776 с.
4. Кузьмак М. І., Філь В. М. Фізіологія людини і тварин : навч. посіб. Дрогобич : Вид. від. ДДПУ ім. Івана Франка, 2014. 326 с.
5. Мазуркевич А. Й. Фізіологія сільськогосподарських тварин (практикум) : навч. посібник. Київ : Центр учбової літератури, 2019. 240 с.

6. Мазуркевич А. Й., Трокоз В. О., Карповський В. І. та ін. Фізіологія сільськогосподарських тварин. К.: НУБіП України, 2014. 456 с.
7. Язловицька Л. С., Савчук Г. Г. Фізіологія людини і тварин: навч. посіб. Чернівці : ЧНУ : Рута, 2019. 215 с.
8. Науменко В.В., Дячинський А.С., Демченко В.Ю., Дерев'янка І.Д. та ін. Фізіологія сільськогосподарських тварин: Підручник. 2-ге вид., перероб. і допов. / За ред. І. Д. Дерев'янка, А. С. Дячинського. К.: Центр учбової літератури, 2009. 568 с.
9. Науменко В.В., Дячинський А.С., Демченко В.Ю., Дерев'янка І.Д. та ін. Фізіологія сільськогосподарських тварин. Практикум. 3-тє вид., перероб. і допов. / За ред. І. Д. Дерев'янка, А. С. Дячинського. К.: Центр учбової літератури, 2009. 264 с.
10. Carter, A. J., & Hein, A. M. (2020). Фізіологія стресу: відповідь на екологічні виклики. *Annual Review of Animal Biosciences*, 8, 281–301
11. Zhang, Y., & Li, X. (2019). Травна фізіологія жуйних: мікробний склад і ферментація. *Animal Feed Science and Technology*, 253, 34–45.
12. Wilson, D. R., & Thomas, L. (2020). Фізіологічні аспекти репродуктивного циклу у ссавців. *Theriogenology*, 145, 15–25.
13. Hernandez, L. M., & Patel, B. A. (2022). Ендокринна регуляція фізіологічних процесів. *Domestic Animal Endocrinology*, 79, 106–599.
14. Nguyen, T., & Robinson, M. (2021). Водний обмін і терморегуляція у свиней. *Livestock Science*, 249, 104506.
15. Lee, H. J., & Kim, M. J. (2020). Метаболізм ліпідів у жуйних: фізіологічна перспектива. *Journal of Dairy Science*, 103(6), 5565–5577.
16. Brown, K. A., & Wang, Y. (2021). Фізіологія росту у тварин. *Animal Growth and Development Journal*, 39(4), 304–317.
17. Peters, R. A., & Garcia, L. E. (2021). Дихальна система: адаптація до висот. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A*, 254, 110895.
18. Gruber, A., & Meyer, H. (2020). Регуляція гомеостазу електролітів у коней. *Equine Veterinary Journal*, 52(4), 456–464.
19. García, R., & Morales, J. (2021). Кровотворення у свійських тварин. *Journal of Animal Hematology*, 13(3), 177–189.
20. Roberts, S. J., & Klein, C. (2020). Фізіологічна регуляція розмноження у кіз. *Small Ruminant Research*, 184, 106038.
21. Zhang, H., & Lee, D. (2022). Фізіологія нервово-м'язового з'єднання. *Progress in Neurobiology*, 214, 102280.
22. Seebacher, F., & Franklin, C. E. (2019). Як температура впливає на фізіологію тварин. *Nature Reviews Endocrinology*, 15(6), 339–348.
<https://doi.org/10.1038/s41574-019-0192-2>
23. Hill, R. W., Wyse, G. A., & Anderson, M. (2021). *Фізіологія тварин* (5-те вид.). Oxford University Press.

24. Wang, T., & Hicks, J. W. (2019). Серцево-судинна адаптація до змін навколишнього середовища у хребетних. *Annual Review of Physiology*, 81, 25–45. <https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-020518-114610>
25. Tattersall, G. J. (2021). Тепло та життя: регуляція температури у тварин. *Physiology*, 36(4), 254–266. <https://doi.org/10.1152/physiol.00018.2021>

Конспект лекцій з дисципліни « Фізіологія тварин » для здобувачів другого (магістерського) рівня вищої освіти спеціальності (Н6) 211 «Ветеринарна медицина» / Надія СЛЮСАР. Кам'янець-Подільський: ЗВО «ПДУ», 2025. 140 с.

