

ВОСЬМОЕ ИЗДАНИЕ

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ сельскохозяйственных животных

Анна Ди Фейлз

Доктор ветеринарии, доктор философии
Доцент кафедры биомедицинских наук
Колледж ветеринарной медицины и биомедицинских наук
Государственный университет штата Колорадо
г.Форт-Коллинз, штат Колорадо, США

Кристиан Меги

Доктор ветеринарии, доктор философии
Дипломированный специалист Американского колледжа териогенологов
Доцент кафедры биомедицинских наук
Государственный университет штата Колорадо
г.Форт-Коллинз, штат Колорадо, США

WILEY Blackwell

Опубликовано впервые в 2018 году © 2018 изд. John Wiley & Sons, Inc.

Пересмотренное и обновленное восьмое издание «Анатомии и физиологии сельскохозяйственных животных» - важный источник информации об анатомии и физиологии сельскохозяйственных животных. Это новое издание предлагает всеобъемлющий и доступный подход ко всем аспектам предмета, включая состав клетки, анатомию нервной системы, скелетную систему, физиологию мышц и многое другое.

В восьмом издании, в начале каждой главы добавлено множество новых иллюстраций и полезных новых целей обучения. Новый материал охватывает эндокринную и метаболическую регуляцию роста и состава тела, а на дополнительном веб-сайте представлены примеры клинических случаев, вопросы для изучения и практики, а также изображения из книги в формате PowerPoint. Это классический справочник для студентов и преподавателей в области биомедицины и животноводства, также будет полезен для практикующих ветеринаров. Обновленное восьмое издание:

- Предлагает пересмотренное издание этого комплексного руководства по анатомии и физиологии сельскохозяйственных животных
- Впервые в каждой главе представлены цели обучения
- Добавлен новый материал по эндокринной и метаболической регуляции роста и описаны части тела.
- Дополнены иллюстрации для улучшения понимания
- Включает сопутствующий веб-сайт, который предлагает дополнительный материал, включая происхождение слов, примеры клинических случаев, вопросы для изучения и практики, изображения из книги и дополнительные изображения, диаграммы и видео для улучшения качества обучения

Учебник «Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных» предоставляет исчерпывающую, ясную и понятную информацию и предназначен для студентов-ветеринаров, специалистов по животноводству, биомедицины, сельского хозяйства и ветеринарной техники.

История издания

Изд. Lippincott, изд. Williams & Wilkins (1 изд., 1965г.; 2 изд., 1975г.; 3 изд., 1981г.; 4 изд., 1986г.; 5 изд., 1992г.; 6 изд., 2003г.); изд. Wiley-Blackwell (7 изд., 2009г.)

Все права защищены. Запрещается полное или частичное воспроизведение, сохранение в поисковой системе или передача настоящего издания в любом виде и любыми средствами, включая электронную копию, бумажную копию, фотокопирование, запись или другое, за исключением случаев, разрешенных законом. Информация о получении разрешения на использование материалов из книги доступна по адресу <http://www.wiley.com/go/permissions>.

Авторские права Анны Ди Фейлз и Кристиан Меги на настоящую книгу зарегистрированы в соответствии с законом.

Зарегистрированный офис

Издательство John Wiley & Sons, Inc., США, штат Нью-Джерси, NJ 07030 г. Хобокен, ул. Ривер Стрит 111

Адрес редакции

Издательство John Wiley & Sons, Inc., США, NJ 07030 г. Хобокен, ул. Ривер Стрит 111

Для получения подробной информации об адресах наших редакций, служб поддержки и дополнительной информации о продуктах компании Wiley по всему миру посетите наш сайт по адресу www.wiley.com.

Компания Wiley также издает свои книги в различных электронных форматах и осуществляет печать по заказу. Некоторые материалы, представленные в стандартном печатном виде в настоящем учебнике, могут быть недоступны в других форматах.

Область ответственности/отказ от гарантий

Содержание настоящей работы предназначено для использования только в целях проведения дальнейшего общенаучного исследования, понимания и обсуждения и не является и не должно быть использовано в качестве рекомендации или поощрения научных методов, диагностики или лечения врачами какого-либо конкретного пациента. В свете продолжающихся исследований, усовершенствований оборудования, изменений в законодательстве и постоянного потока информации, касающейся использования лекарственных средств, оборудования и устройств, читателю настоятельно рекомендуется изучить и оценить информацию, содержащуюся в инструкции по применению лекарственного препарата, либо в инструкции по использованию для отдельного лекарственного средства, оборудования или устройства, среди прочего, для любых изменений в инструкциях или указаниях по использованию, а также для дополнительных предупреждений и мер предосторожности. Несмотря на то, что издатель и авторы приложили все усилия для подготовки этой работы, они не делают никаких заявлений или гарантий в отношении точности или полноты содержания этой работы и отказываются от всех гарантий, включая, помимо прочего, любые подразумеваемые гарантии коммерческой пригодности или пригодности для определенной цели. Никакие гарантии не могут быть созданы или продлены торговыми представителями, письменными торговыми материалами или рекламными заявлениями для этой работы. Тот факт, что организация, веб-сайт или продукция упоминаются в настоящей работе как цитата и/или потенциальный источник дополнительной информации, не означает, что издатель и авторы одобряют информацию или услуги, которые может предоставить организация, веб-сайт или продукт, или рекомендации, которые она может сделать. Настоящая работа продается с пониманием того, что издатель не занимается оказанием профессиональных услуг. Информация и стратегии,

содержащиеся в настоящем документе, могут не подходить для использования в вашей ситуации. При необходимости вам следует обратиться за консультацией к специалистам. Помимо этого, читатели должны знать, что веб-сайты, перечисленные в настоящей работе, возможно, изменились или были удалены в период между написанием и прочтением данной работы. Ни издатель, ни авторы не несут ответственности за упущенную выгоду или любой другой коммерческий ущерб, включая, но не ограничиваясь, причинение намеренного, случайного, косвенного или иного ущерба.

Библиографическая запись Библиотеки Конгресса США

Имена: Фэйлз, Анна Ди, автор. | Меги, Кристиан, 1980г.— автор. | Предшествующая (работа):

Френдсон Р. Д., Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных.

Название: Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных / Анна Ди Фэйлз, Кристиан Меги.

Описание: издание восьмое. | г.Хобокен, штат Нью-Джерси: издательство John Wiley & Sons, Inc., 2018г. |

Предпосылка: Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных / Д. Роуэн, У. Френдсон, Ли Уилк,

Анна Ди Фэйлз, 7-е изд. 2009г. | Включает библиографические ссылки и указатель. |

Идентификаторы: LCCN 2018007224 (печатная версия) | LCCN 2018009194 (электронная книга) | номер ISBN 9781119239734 (в формате PDF) | номер ISBN 9781119239765 (формат EPUB) | номер ISBN 9781119239710 (в твердом переплете)

Тематика: | сетка: Анатомия, Ветеринария | животные, домашние—физиология

Классификация: LCC SF761 (Электронная книга) | LCC SF761 (печатная версия) | NLM SF 761 | DDC 636.089/1—dc23

LC запись доступна по адресу <https://lcn.loc.gov/2018007224>

Иллюстрации на обложке: © Anna Dee Fails; изображение круга: © Gretchen Delcambre
дизайн обложки от компании Wiley

Напечатано типографическим шрифтом типа Warnock, размер: 10.5/12 тш, компания SPi Global, г.Пондишпери, Индия
10 9 8 7 6 5 4 3 2 1

Содержание	
Посвящение	xii
О дополнительном веб-сайте	xiii
Глава 1	
Введение в анатомию и физиологию	18
Анатомическая номенклатура, термины направления и плоскости сечения	20
Микроскопическая анатомия: клетки и ткань животных	23
<i>Эпителиальная ткань</i>	24
<i>Соединительная ткань</i>	29
<i>Мышечная ткань</i>	33
<i>Нервная ткань</i>	33
Общее строение организма животного	34
Глава 2	38
Анатомия и физиология клеток	38
Особенности жизнедеятельности	38
Химический состав клеток	41
<i>Вода</i>	42
<i>Белки</i>	42
<i>Липиды</i>	44
<i>Углеводы</i>	46
<i>Неорганические вещества</i>	47
<i>Кислоты, щелочи и РН</i>	47
Микроскопическое исследование клетки	48
<i>Оптическая микроскопия</i>	48
<i>Электронная микроскопия</i>	51
Клеточная мембрана	52
<i>Структура мембраны</i>	52
Межклеточные соединения и адгезия	54
Транспорт через клеточные мембраны	56
<i>Простая и облегченная диффузия</i>	56
<i>Осмоз</i>	59
<i>Активный транспорт</i>	59
Трансмембранный потенциал и возбудимые клетки	62
<i>Мембранный потенциал покоя</i>	62
<i>Возбудимые клетки и потенциалы действия</i>	63
Мембранные рецепторы и внутриклеточные импульсы	64
Цитоплазма и цитоплазматические органеллы	69
<i>Цитоплазма</i>	69
<i>Аппарат Гольджи</i>	69
<i>Эндоплазматический ретикулум и рибосомы</i>	70
<i>Митохондрия</i>	70
<i>Лизосомы</i>	70
<i>Другие структуры</i>	71
Ядро	72
<i>Строение ядра</i>	72
<i>ДНК и репликация ДНК</i>	72
<i>РНК: Транскрипция и трансляция</i>	74
<i>Биотехнология</i>	76
Разделение клеток	78
<i>Митоз</i>	78

<i>Мейоз</i>	79
Регуляция роста клеток и репликация	80
Глава 3	
Эмбриология	81
Развитие зародышевых пластов	81
Принципы дифференциации	84
Нейруляция	85
Мезодермальная дифференциация	85
Тератогенез	88
Глава 4	
Костная система	91
Функции костей	91
Терминология	92
Классификация костей по внешнему виду	95
Осевой скелет	97
<i>Череп</i>	99
<i>Позвоночный столб</i>	102
<i>Грудина и ребра</i>	105
Аппендикулярный скелет	106
<i>Верхние конечности</i>	106
<i>Нижние конечности</i>	110
Глава 5	
Микроскопическая анатомия, рост и развитие костей	
Микроскопическая анатомия и формирование костной ткани	114
Осификация	117
Образование костного вещества	118
<i>Эндохондральное окостенение (внутрихрящевое)</i>	118
<i>Механика и ремоделирование костной ткани</i>	119
Физиология кости	119
<i>Костный кальций</i>	120
Переломы и заживление переломов	120
Другие патологические состояния	123
Глава 6	
Суставы	125
Классификация суставов	125
<i>Фиброзные суставы</i>	125
<i>Хрящевые суставы</i>	126
<i>Синовиальные суставы</i>	126
<i>Другие синовиальные структуры</i>	128
Движение суставов	128
Типы синовиальных суставов	130
Суставы осевого скелета	132
Суставы аппендикулярного скелета	133
<i>Суставы верхней конечности</i>	133
<i>Суставы нижней конечности</i>	136
Патологии суставов и связанных с ними структур	143
Глава 7	

Анатомия мышечной системы	146
Анатомическая номенклатура мышц	147
Типы мышечной ткани	147
Строение скелетных мышц	147
<i>Прикрепления мышц</i>	149
<i>Функциональное разделение мышц на группы</i>	149
<i>Синовальные структуры</i>	151
Мышцы верхней конечности	152
<i>Скелетные мышцы верхней конечности</i>	157
<i>Мышцы, действующие на плечевой сустав</i>	159
<i>Разгибатели плеча</i>	159
<i>Сгибатели плеча</i>	159
<i>Приводящие мышцы плеча</i>	160
<i>Мышцы, действующие на локоть</i>	160
<i>Мышцы, действующие на дистальную часть конечности</i>	161
<i>Разгибатели запястья</i>	164
<i>Сгибатели запястья</i>	164
<i>Разгибатели пальца</i>	164
<i>Сгибатели пальца</i>	164
Мышцы тазовой конечности	164
<i>Мышцы, действующие на тазобедренный сустав</i>	165
<i>Приводящие мышцы и вращатели бедра</i>	172
<i>Мышцы, действующие на коленный сустав</i>	173
<i>Мышцы, действующие на пальцы</i>	174
Мышцы головы	175
<i>Жевательные мышцы</i>	175
<i>Мимические мышцы лица</i>	175
<i>Другие мышцы головы</i>	176
Мышцы туловища и шеи	176
<i>Разгибатели позвоночника</i>	178
<i>Сгибатели позвоночного столба</i>	183
<i>Мышцы живота</i>	183
<i>Дыхательные мышцы</i>	184
 Глава 8	
Нога и пассивная часть опорно-двигательного аппарата	186
Строение ноги	187
<i>Кости и хрящи</i>	189
<i>Ороговевшие ткани</i>	189
<i>Сухожилия</i>	192
<i>Связки</i>	194
<i>Синовальные структуры</i>	196
Функция	196
<i>Удар и накопление энергии</i>	196
Опорный аппарат	197
<i>Верхняя конечность</i>	197
<i>Нижняя конечность</i>	200
 Глава 9	
Микроскопическая анатомия и физиология мышц	204
Скелетная мускулатура	205
<i>Строение</i>	205

<i>Возбуждение, сокращение и расслабление мышц</i>	208
<i>Сила сокращения</i>	202
<i>Препараты, оказывающие влияние на функцию скелетной мускулатуры</i>	214
<i>Типы сокращения мышц</i>	215
Гладкая мышца	216
<i>Строение</i>	216
<i>Снятие напряжения</i>	217
<i>Сокращение и расслабление мышц</i>	217
<i>Роль и источники кальция</i>	219
<i>Потенциалы действия и медленноволновая активность</i>	221
<i>Вегетативная иннервация</i>	220
Сердечная мышца	221
<i>Возбуждение и сокращение</i>	221
<i>Гипертрофия сердца</i>	221
 Глава 10	
Анатомия нервной системы	223
Микроскопическая нейроанатомия	225
Эмбриология	228
Центральная нервная система	231
<i>Мозг</i>	231
<i>Мягкая мозговая оболочка</i>	235
<i>Спинной мозг</i>	237
Периферическая нервная система	241
<i>Спинномозговые нервы</i>	241
<i>Черепные нервы</i>	242
Вегетативная нервная система	243
<i>Симпатическая нервная система</i>	245
<i>Парасимпатическая нервная система</i>	248
Кишечная нервная система	249
 Глава 11	
Физиология нервной системы	250
Функциональные области нейрона	250
Физиология нервного импульса	251
<i>Скорость проводимости и миелинизация</i>	253
Синаптическая передача	253
Нейромедиаторы	257
Нейронное управление скелетной мускулатуры	259
<i>Рефлексы, включающие сокращение скелетной мускулатуры</i>	259
<i>Произвольное движение</i>	261
Физиология вегетативной нервной системы	263
<i>Регулирование активности вегетативной нервной системы</i>	263
<i>Вегетативные нейромедиаторы и их рецепторы</i>	265
Регенерация и восстановление нервной системы	266
 Глава 12	
Органы чувств	269
Рецепторы чувств	270
Сомматические ощущения	272
<i>Боль</i>	274
<i>Проприоцепция</i>	276

<i>Чувство осязания</i>	274
Висцеральные ощущения	274
Вкус и обоняние	275
<i>Вкусовое ощущение</i>	275
<i>Обоняние</i>	276
Слух и равновесие	277
<i>Наружное ухо</i>	277
<i>Среднее ухо</i>	278
<i>Внутреннее ухо</i>	279
<i>Физиология слуха</i>	279
<i>Механизмы равновесие</i>	282
Зрение	285
<i>Придатки глаза</i>	288
<i>Глазное яблоко</i>	291
<i>Хрусталик глаза</i>	291
<i>Поле зрения и оптическая длина</i>	291
<i>Зрительный путь мозга</i>	293
 Глава 13	
Эндокринология	
Гормоны и их рецепторы	295
<i>Химическая классификация гормонов</i>	295
<i>Эйкозаноиды</i>	297
<i>Гормональные рецепторы</i>	298
 Клеточные эффекты пептидных желез	298
Клеточные эффекты стероидов и гормонов щитовидной железы	301
Управление отрицательной и положительной реакцией	302
Гипоталамо-гипофизарная ось	302
Гормоны нейрогипофиза	304
Гормоны аденогипофиза	305
<i>Гормон роста</i>	305
<i>Адренокортикотропный гормон</i>	306
<i>Тиротропин</i>	308
Другие эндокринные железы	311
<i>Паращитовидные железы</i>	311
<i>Островки поджелудочной железы</i>	313
<i>Эпифиз (шишковидная железа)</i>	314
 Глава 14	
Покровы тела	315
Кожа	316
<i>Эпидермис</i>	316
<i>Дерма</i>	317
<i>Гиподерма</i>	318
Прилежащие части кожи	318
<i>Волосы</i>	318
<i>Железы</i>	320
Видоизмененный эпидермис	322
<i>Копыта</i>	322
<i>Рога</i>	325
<i>Прибылые пальцы</i>	326

<i>Каштаньы и спорынья</i>	326
Окрас волосяного покрова лошади	326
Шерсть	326
 Глава 15	
Кровь и другие жидкости в организме	330
Кровь	330
<i>Форменные элементы крови и гемопоэз</i>	332
<i>Эритроциты</i>	333
<i>Тромбоциты</i>	338
<i>Лейкоциты</i>	338
Плазма и сыворотка крови	341
Зачение РН крови	341
Гемостаз и коагуляция	342
<i>Тромбоциты и эндотелий</i>	342
<i>Внутренние и внешние пути свертывания крови</i>	343
Лимфа	346
Серозная жидкость	347
 Глава 16	
Защитные силы организма и иммунная система	348
Неспецифические защитные силы	349
Специфический иммунный ответ	351
В-лимфоциты	351
Имуноглобулины	353
Т-клетки и клеточно-опосредованный иммунитет	354
Происхождение, развитие и расположение лимфоцитов	356
Активный и пассивный иммунитеты	356
Иммунологический надзор	357
Лимфатическая система	357
<i>Лимфатические сосуды</i>	357
<i>Лимфатический узлы</i>	357
<i>Селезенка</i>	361
<i>Тимус</i>	362
<i>Миндалины</i>	363
 Глава 17	
Анатомия сердечно-сосудистой системы	364
Сердце	365
<i>Перикард</i>	365
<i>Анатомия сердца</i>	366
Сосуды	370
<i>Кровеносные сосуды</i>	370
<i>Лимфатические сосуды</i>	370
Легочное кровообращение	371
Системное кровообращение	371
<i>Аорта</i>	372
<i>Артериальное кровоснабжение головы</i>	374
<i>Артериальное кровоснабжение органов грудной конечности</i>	374
<i>Артериальное распространение органов тазовой конечности</i>	375
Вены	377
<i>Краниальная полая вена</i>	378

<i>Каудальная полая вена</i>	378
<i>Портальная система</i>	378
<i>Кровообращение плода</i>	378
 Глава 18	
Физиология сердца и кровообращение	383
Сердечно-сосудистая система	385
Сердечный цикл	385
<i>Диастола</i>	387
<i>Систола</i>	388
<i>Тоны сердца и шум в сердце</i>	389
<i>Визуализация сердца</i>	389
Электрическая активность сердца	390
<i>Синоатриальный узел и частота сердечных сокращений</i>	390
<i>Атриовентрикулярный узел и другие специализированные проводящие клетки в сердце</i>	391
<i>ЭКГ и аритмия</i>	392
Сердечный выброс и его регуляция	393
<i>Наполнение желудочков и ударный объем</i>	393
<i>Сердечная сократимость и ударный объем</i>	394
Строение и функция кровеносных сосудов	395
<i>Микроскопическое строение кровеносных сосудов</i>	395
<i>Функция кровеносных сосудов</i>	396
Регуляция артериального давления и объема крови	398
<i>Нервные рефлексy</i>	399
<i>Гуморальные агенты</i>	400
<i>Паракринные агенты</i>	401
Сердечно-сосудистая система при физической нагрузке и гиповолемии	401
 Глава 19	
Дыхательная система	403
Верхние дыхательные пути	404
<i>Носовая полость</i>	404
<i>Околоносовые пазухи</i>	407
<i>Глотка</i>	408
<i>Гортань</i>	408
<i>Трахея и бронхи</i>	410
Грудная клетка	411
<i>Легкие</i>	412
<i>Плевра</i>	413
Физиология дыхательной системы	414
<i>Вентиляция</i>	414
<i>Газообмен</i>	417
<i>Транспорт газа в крови</i>	419
<i>Управление вентиляцией</i>	366
 Глава 20	
Анатомия пищеварительной системы	423
Строение пищеварительной системы	424

Рот	425
Зубы	426
Язык	431
Глотка	433
Миндалины	433
Пищевод	435
Простой желудок	435
Желудок жвачных животных	436
Руминоретикулум	438
Книжка	439
Сычуг	439
Тонкий кишечник	440
Толстый кишечник	441
Жвачное животное	442
Свинья	442
Лошадь	442
Особенности брюшной полости	443
Вспомогательные органы пищеварения	443
Слюнные железы	444
Поджелудочная железа	444
Печень	446
 Глава 21	
Физиология пищеварительной системы	449
Физиология преджелудочной полости	451
Захват корма и его пережевывание	451
Слюна и слюнные железы	451
Проглатывание корма	452
Преджелудок жвачных животных	452
Ферментативное пищеварение	452
Подвижность преджелудка	454
Ретикулярная или пищевая бороздка	455
Книжка жвачных животных	455
Физиология желудка	455
Желудочные железы и секреция	455
Подвижность желудка	457
Физиология тонкой кишки, экзокринной поджелудочной железы и печени	458
Секреция и подвижность тонкого кишечника	458
Экзокринная поджелудочная железа	459
Пищеварительная функция печени и выделение желчи	461
Всасывание питательных веществ в тонкой кишке	463
Физиология слепой кишки и толстой кишки	464
Слепая кишка и толстая кишка лошади	465
Прямая кишка и дефекация	466
Нейроэндокринный контроль питания	466

Глава 22	
Питание и обмен веществ	468
Питание	468
Обмен веществ	469
<i>Абсорбтивное состояние: анаболизм</i>	469
<i>Постабсорбтивное состояние: катаболизм</i>	472
<i>Потребность в энергии во время физической активности</i>	474
<i>Глюкоза в крови жвачных животных</i>	475
<i>Кетоз</i>	475
 Глава 23	
Мочевыделительная система	476
Анатомия почек	477
<i>Кровоснабжение и нервная система</i>	479
Мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал	480
Мочеиспускание	481
Функция и гистология почек	482
Клубочковая фильтрация в почках	485
Транспортные процессы в проксимальных канальцах	486
Концентрирование и разведение мочи: роль петли Генле и транспорта собирающего протока	487
<i>Реабсорбция хлорида натрия и воды через петлю Генле</i>	488
<i>Транспорт в собирающих протоках и антидиуретический гормон</i>	490
<i>Осмотическая регуляция антидиуретического гормона</i>	491
<i>Полиурия и полидипсия</i>	492
Натрий, калий и альдостерон	492
Подкисление мочи	493
Регулирование кислотно-щелочного баланса	493
<i>Внеклеточные и внутриклеточные буферы</i>	494
<i>Классификация алкалоза, ацидоза и компенсация</i>	495
 Глава 24	
Анатомия репродуктивной системы самцов	497
Яички	498
Эпидидимис	501
Семявыносящий проток	501
Мошонка	502
Паховой канал	504
Опущение яичек	504
Кастрация	506
Дополнительные половые железы	507
<i>Ампулы</i>	508
<i>Пузырьковидная железа</i>	508
<i>Предстательная железа</i>	508
<i>Бульбоуретральные железы</i>	508
Половой член	508
Крайняя плоть	511

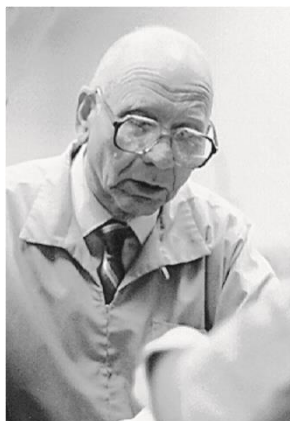
Мышцы половых органов самца	511
Кровоснабжение и иннервация гениталий самца	512
Глава 25	
Физиология репродуктивной системы самца	513
Семенные канальцы и сперматогенез	513
<i>Семенные канальцы</i>	513
<i>Зародышевые клетки и сперматогенез</i>	514
<i>Морфология и сперматогенеза сперматозоидов</i>	517
<i>Скорость и сроки сперматогенеза</i>	519
Придаток яичка	519
Семя и его технология	520
Гормоны репродуктивной системы самца	521
<i>Эндокринная регуляция функции яичек</i>	521
<i>Тестостерон и его воздействие</i>	522
Эрекция и эякуляция	522
Глава 26	
Анатомия репродуктивной системы самки	524
Яичники	525
Маточные трубы	528
Матка	529
Влагалище	531
Вестибуль влагалища и вульва	532
Кровоснабжение и иннервация репродуктивного тракта самки	533
Глава 27	
Яичниковый и эстральный циклы	535
Оогенез	536
Вторичные фолликулы	536
Гормоны и развитие фолликулов	537
Овуляция	541
Выброс лютеинизирующего гормона	541
Спонтанные и рефлекторные овуляторы	541
Сезонный переход	541
Желтое тело	542
Фазы эстрального цикла	544
Прозэструс	544
Эструс	544
Метэструс	544
Дизэструс и анэструс	545
Половая зрелость	545
Особенности отдельных эстральных циклов	545
Кобыла	545
Корова	546
Овца	547
Свинья	547

Глава 28	
Беременность и роды	548
Фертилизация	548
<i>Транспорт и жизнеспособность сперматозоидов</i>	549
<i>Слияние гамет и раннее эмбриональное развитие</i>	550
Имплантация и плацентация	552
Гормоны во время беременности	556
<i>Прогестерон</i>	556
<i>Лошадиный хорионический гонадотропин</i>	556
<i>Релаксин</i>	556
Диагностика беременности	557
Роды	557
<i>Поздняя беременность</i>	557
<i>Начало родового акта</i>	558
<i>Окситоцин</i>	558
Предлежание плода и роды	558
Дистоция	559
 Глава 29	
Анатомия и физиология молочных желез	561
Молочные железы коровы	562
<i>Подвешивающая связка</i>	563
<i>Кровоснабжение</i>	565
<i>Лимфатические сосуды</i>	566
Микроскопическая анатомия молочной железы	566
Молочные железы овец и коз	567
Молочные железы свиней	568
Молочные железы лошади	568
Физиология лактации	568
<i>Состав молока</i>	568
<i>Секреция молока</i>	570
<i>Лактогенез</i>	571
<i>Галактогенез</i>	572
<i>Выделение молока</i>	573
<i>Молозиво</i>	574
<i>Прекращение лактации</i>	575

Глава 30	
Домашняя птица	576
Покров	577
Строение тела	579
Скелет и кости	581
Мускулатура	583
Желудочно-кишечная система	583
Дыхательная система	586
<i>Вентиляция и газообмен</i>	588
Сердечно-осудистая система	589
Лимфатическая система	590
Мочевыделительная система	591
Репродуктивная система самки	594
<i>Образование яиц и откладка яиц</i>	595
Репродуктивная система самца	598
Половая хромосома	599
Размножение и фотопериоды	599
 Приложение: Сокращения	 600
Список литературы	604
Указатель	607

Примечание: Примеры из клинической практики выделены синим цветом. Это - примеры применения основ анатомии и/или физиологии в клинических условиях.

Посвящение



Роуэн Френдсон
1920 – 2015

С момента своего первого издания в 1964 году, учебник Роуэна Френдсона стал основой курсов по зоологии и ветеринарии по всему миру. Роуэн Фрэнндсон получил степень бакалавра, магистра и доктора ветеринарии в Государственном университете штата Колорадо. Он практиковал ветеринарную медицину в течение некоторого времени, прежде чем присоединиться к педагогическому составу Государственного университета штата Колорадо, где он начал преподавать Анатомию человека, а также и Ветеринарную анатомию. Основная цель доктора Фрэнндсона при написании учебника состояла в том, чтобы дать полное обоснование принципов анатомии и физиологии и применить их к видам, имеющим особое значение в сельскохозяйственной практике. На сегодняшний день восьмое издание учебника *"Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных"* стремится продолжить традицию доступности информации для студентов в области сельского хозяйства и зоологии, одновременно обновляя текст с учетом новых понятий в области физиологии, биомедицины и прикладной анатомии.

О дополнительном веб-сайте

Учебник имеет вспомогательный веб-сайт:

www.wiley.com/go/fails/anatomy

Веб-сайт включает в себя:

- Вопросы с вариантами ответов
- Полезные термины
- Контрольные вопросы
- Дополнительные рисунки и чертежи для практики

Введение в анатомию и физиологию

Анатомическая номенклатура, термины направления и плоскости сечения

Микроскопическая анатомия: клетки и ткань животных

Эпителиальная ткань

Соединительная ткань

Мышечная ткань

Нервная ткань

Общее строение организма животного

Цели обучения

- Определить и объяснить значение выделенных *жирным курсивом* терминов.
- Оценка специфических субдисциплин, которые являются частью изучения анатомии.
- Уметь правильно использовать анатомические термины, указывающие на направление и расположение при описании анатомии.
- Описать, как классифицировать структуры как часть системы организма, органа, ткани или типа клетки.
- Краткая характеристика четырех основных типов ткани и их основных подкатегорий. Каковы отличительные особенности каждого из основных типов подкатегории тканей? Где расположены данные типы тканей или их основные подкатегории?
- Описать основные компоненты крови и то, чем сыворотка отличается от плазмы.
- В чем разница между секрецией и экскрецией?
- В чем разница между *эндокринной* железой и *экзокринной* железой? Привести примеры каждой, а также одной ткани, которая имеет как эндокринные, так и экзокринные железы.
- Как разделяется эмбриональная целома у взрослого человека, и какие серозные оболочки связаны с полостями и структурами в этих полостях?
- Понятие “потенциальных” полостей применительно к полостям организма, определить по названию серозные мембраны, которые имеются в каждой из полостей тела.

Термин *Анатомия* буквально переводится как “разрезать на части”, так как он признает центральную роль препарирования в изучении строения организма. В современном употреблении, однако, он стал относиться к более широкому понятию о науке, которая имеет дело с формой и строением всех организмов.

В отличие от анатомии, которая занимается, прежде всего, строением организма, *физиология* - это изучение целостных функций организма и функций всех его частей (систем, органов, тканей, клеток и клеточных компонентов), включая биофизические и биохимические процессы.

Занятия в лабораториях по проведению *патологоанатомических исследований* часто основаны главным образом на препарировании трупов животных. Препарирование в сочетании с обработкой и непосредственным наблюдением видимых невооруженным глазом структур дает студенту возможность получить представление о форме, строении, расположении и взаимосвязи структур, видимых невооруженным глазом, которое не может быть получено практически никаким другим способом. Точно так же использование микроскопа с тщательно подготовленными срезами тканей на микропрепаратах, которые студент может исследовать, способствует всестороннему

пониманию строений, которые настолько малы, что их нельзя увидеть без микроскопа (**Микроскопическая анатомия**).

В лаборатории по физиологии студент изучает реакцию животных в целом, изолированных органов или отдельных клеток на изменения в окружающей их среде (как внутренней, так и внешней).

Изменения могут быть вызваны почти любым агентом или манипуляцией, например лекарствами, изменениями температуры или высоты, хирургическим вмешательством (такими как стерилизация) и изменениями в диете. Мониторинг реакций может быть очень простым, как например мониторинг изменений массы тела, или весьма сложным, как например измерение электрического потенциала через клеточную мембрану одной клетки.

Несмотря на то, что анатомия и физиология обычно рассматриваются как отдельные дисциплины, они оба занимаются изучением животного организма. Глубокое знание строения организма позволяет получить обширную информацию о его функциях. Однако простое описание строения организма без описания его функций имело бы небольшую практическую ценность. Впрочем, невозможно получить полное понимание функций, не имея базовых знаний о строении организма.

Наука Анатомия стала настолько обширной, что теперь она разделена на множество специализированных разделов. В действительности, в *Медицинском словаре Дорланда* указаны 32 подраздела анатомии. В настоящем учебнике преимущественно описана **топографическая (макроскопическая) анатомия**. Это наука о формах и взаимосвязи (относительное расположение) строений организма, которые можно увидеть невооруженным глазом. **Сравнительная анатомия** - это изучение строения различных видов животных, акцентируя внимание на тех характеристиках, которые направлены на их классификацию. **Эмбриология** - это изучение возрастной анатомии, охватывающее период от зачатия (оплодотворения яйцеклетки) до рождения. Другой большой раздел анатомии состоит из изучения тканей и клеток, которые можно увидеть только с помощью микроскопа. Этот раздел называется **Микроскопической анатомией**.

Новейшее направление в области изучения анатомии это - **ультраструктурная цитология**, область науки, которая занимается изучением частей клетки и ткани, которые видны под электронным микроскопом. Термин "**ультраструктура**" часто используется применительно к структурам, наблюдаемым на электронных микрофотографиях (фотографиях, сделанных с помощью электронного микроскопа).

Наш подход к изучению анатомии будет главным образом системным, это подход, который можно описать как **систематическую анатомию**. Для обозначения определенного подразделения систематической анатомии, к корневому слову, обозначающему систему, добавляется суффикс - *ология*, означающий *отрасль знания* или *науки*. В таблице 1-1 указаны общепринятые системы, название систем и главных структур, которые участвуют в каждой системе.

Таблица 1-1. Номенклатура для систематической анатомии

Системы	Название отрасли науки	Основные строения
Костная система	Остеология	Кости
Суставная система	Артрология (Синдесмология)	Суставы
Мышечная система	Миология	Мышцы
Пищеварительная система	Спланхнология	Желудок и кишечник
Дыхательная система	Спланхнология	Легкие и дыхательные пути

Мочеиспускательная система	Спланхнология	Почки и мочевой пузырь
Репродуктивная система	Спланхнология	Яичники и семенники
Эндокринная система	Эндокринология	Железы внутренней секреции
Нервная система	Неврология	Мозг, спинной мозг и нервы
Кровеносная система	Кардиология	Сердце и сосуды
Сенсорная система	Эстетология	Глаза и уши

Физиология также стала настолько обширной по своим масштабам, что многие области ее специализации также были признаны в качестве отдельных направлений науки. Как и анатомия, они могут быть основаны на системах организма (например, нейрофизиология, физиология желудочно-кишечного тракта, физиология сердечно-сосудистой системы, физиология дыхания, физиология эндокринных желез и физиология репродукции) или на уровне биологического организма (клеточная физиология и физиология организма). Все эти подразделения становятся частями таких общих областей изучения, как прикладная физиология, сравнительная физиология, патофизиология, медицинская физиология и физиология млекопитающих. Мы будем изучать эти системы и предметы, поскольку они касаются непосредственно сельскохозяйственных животных.

Анатомическая номенклатура, термины направления и плоскости сечения

Анатомия является очень древней научной дисциплиной, и анатомы давали названия частям тела в течение долгого времени, иногда называя строение своим именем, или используя греческие (Gr.) или латинские (L.) термины для описания. В электронной версии учебника были предоставлены полезные корни слов по каждой главе, чтобы помочь читателю понять терминологию, используемую для анатомической номенклатуры. Не следует также удивляться тому, что многие анатомические строения на протяжении веков назывались по-разному, а ветеринарная анатомия еще более насыщена различного рода попытками присвоить названия соответствующих строений тела человека. Как следствие, иногда у одного и того же анатомического строения имеется несколько названий. Комитет Всемирной ассоциации ветеринарных анатомов (ВАВА) занимается обсуждением и решает, какое название будет использоваться в качестве единственного, наиболее подходящего термина для строений в ветеринарной анатомии. В 1963 году была выпущена первая “Международная анатомическая номенклатура” (буквально “ветеринарные анатомические названия”) или МАН (на англ.-NAV). С тех пор это руководство претерпело ряд изменений, и последняя версия (6-е издание, последняя редакция) доступна на веб-сайте Всемирной организации ветеринаров - анатомов (WAVA). МАН представляет собой список анатомических терминов в виде их правильных названий на латыни, логически разложенных по системам и областям организма. Несколько основных слов (например, “nervus” для “нерва”, “os” для “кости”) помогут трудолюбивому читателю, который начинает просматривать документ. Авторы учебника стремятся придерживаться руководящих принципов МАН для именования строений, отклоняясь только тогда, когда общее использование подавляющим большинством аргументирует использование альтернативного термина.

Для того, чтобы имелась возможность говорить с другими о физическом расположении и взаимосвязи анатомических строений, был разработан специализированный лексический фонд, описывающий места и направления организма. Поскольку организм - явление подвижное, система ориентиров должна применяться независимо от положения или направления движения животного (Рисунок 1-1).

Указательная терминология в анатомии животных отличается от таковой в анатомии человека из-за ориентации двуногого организма против четвероногого положения. Изучающий анатомию животных увидит, что термины *передний*, *задний*, *верхний* и *нижний* используются только в двух отдельных областях организма: глаза и зубы (см. главы 12 и 20).

Краниальный - это термин, означающий расположение по отношению к голове. Плечо расположено краниально к бедру; оно ближе к голове, чем бедро.

Каудальный означает в направлении хвоста. Крестец каудален к пояснице.

Ростральный и **каудальный** - это термины, обозначающие направление, используемыми в отношении особенностей головы, чтобы означать по направлению к носу (ростральный) или к хвосту (каудальный).

Срединная плоскость - это воображаемая плоскость, проходящая через организм таким образом, чтобы разделить его на равные правую и левую половины. Говяжья туша разделяется на две половины в срединной плоскости.

Сагиттальная плоскость - это любая плоскость, параллельная срединной. Срединную плоскость иногда называют **срединно-сагиттальной плоскостью**. Сагиттальные плоскости, отличные от срединной плоскости, часто называют **парамедиальными плоскостями**.

Поперечная плоскость расположена под прямым углом к средней плоскости и делит тело на краниальный и каудальный (хвостовой) сегменты. Поперечное сечение организма должно быть выполнено в поперечной плоскости. Подпруга седла определяет поперечную плоскость через грудную клетку лошади.

Горизонтальная плоскость находится под прямым углом, как к срединной плоскости, так и к поперечной плоскости. Горизонтальная плоскость делит тело на дорсальный (верхний) и вентральный (нижний) сегменты. Если корова войдет в озеро до уровня, когда вода будет находиться выше груди, то поверхность воды будет находиться в горизонтальной плоскости по отношению к корове.

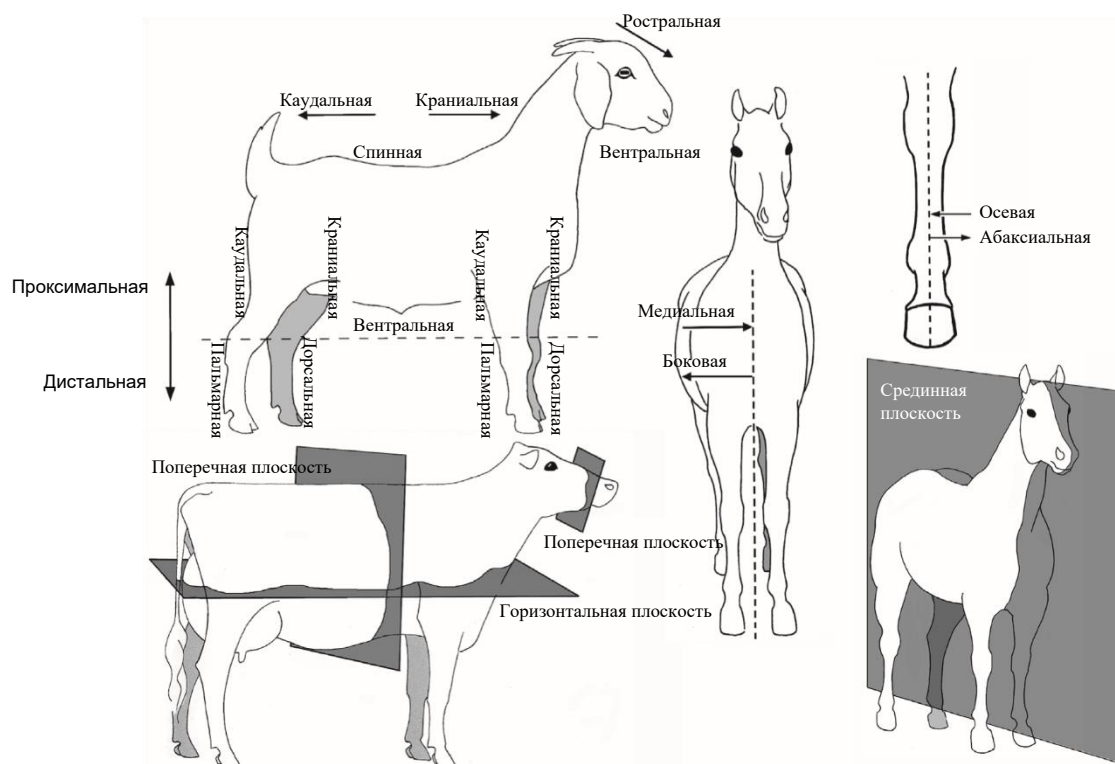


Рисунок 1-1. Термины направления и плоскости животного организма.

В дополнение к исходным плоскостям, другие описательные термины ценны в определении области, которую мы хотим обсудить.

Медиальный - это прилагательное, означающее близкий к срединной плоскости или направленный к ней. Сердце расположено медиально по отношению к легким; оно ближе к срединной плоскости, чем легкие. Каштан находится на медиальной части (внутри) конечности лошади; он находится на стороне, ближайшей к срединной плоскости.

Латеральное - это антоним медиального; оно означает удаленное от срединной плоскости. Ребра расположены латерально по отношению к легким, то есть дальше от срединной плоскости.

Дорсальный означает по направлению или за пределами позвоночника или позвоночного столба. Почки расположены дорсально к кишечнику, ближе к позвоночнику. **Спинка** - это существительное, относящееся к спинной части или спине. Седло помещается на спинку лошади.

Вентральный - означает от позвоночного столба или к срединно-брюшной стенке. Вымя располагается вентрально по отношению к брюшной части тела коровы, наиболее удаленной от позвоночного столба.

Глубокое и **внутреннее** расположение указывает на близость к центру анатомического строения. Плечевая кость (кость руки) является глубокой по отношению ко всем другим строениям в руке.

Наружное и **внешнее** относятся к близости к поверхности организма. Волосы наружны по отношению ко всем другим строениям тела.

Проксимальный означает относительно близкий к данной части, обычно позвоночнику, телу или центру тяжести. Термин проксимальный обычно используется в отношении конца или конечности. Запястье или колено находится проксимальнее стопы.

Дистальный означает дальше от позвоночного столба, и, также как проксимальный, он обычно используется в отношении частей конечности. Копыто находится дистальнее запястья или колена.

При описании верхней конечности (передней-конечности) дистальнее (ниже) запястья, **пальмарная** относится к сгибательной или каудальной поверхности. **Дорсальный** используется в этой области для обозначения противоположной (краниальной) стороны. При описании тазовой конечности (задней конечности) дистальнее скакательного сустава **плантарная** относится к каудальной поверхности, а дорсальная здесь тоже относится к стороне, прямо противоположной (краниальной стороне).

Когда речь заходит о строениях в конечностях (особенно дистальных), часто используется дополнительная пара терминов направления. Используя плоскость, которая делит конечность по ее центральной оси пополам на медиальную и латеральную половины, строения, которые ближе к этой центральной оси, описываются как **осевые**, в то время как те, которые находятся дальше (ближе к медиальной или латеральной сторонам), чаще называются **абаксиальными**.

Добавление суффикса **-ально** используется для формирования наречия из вышеназванных терминов направления, указывающие движение по направлению или в противоположную сторону, как например **дорсально, вентрально, каудально** и **краниально**, что, соответственно обозначает, в сторону спины, в сторону живота, по направлению к хвосту, и к голове. Например, в предложении: Наружное сухожилие сгибателя пальцев соединяется с дистальной конечностью (понятие дистально описывает существительное конечность), но если говорить, что «оно проходит дистально вдоль отделов конечности» (то наречие дистально описывает глагол проходит).

Пронированный означает положение, в котором дорсальный аспект организма или любой конечности находится выше всего. **Пронация** означает смену положения в направлении лежащего положения.

Лежа на спине означает положение, в котором вентральный аспект организма или пальмарный, либо плантарный аспекты конечности находятся выше всего.

Супинация обозначает поворот в сторону лежащего положения.

Термин **срединный** часто путают с термином **медиальный**. Оба слова используются в качестве прилагательных при описании анатомических строений. **Срединный** означает срединную линию (как в срединной плоскости, или срединной артерии). **Медиальный** слегка отличается, так как он означает к средней линии и является термином относительности (поскольку он подразумевает, что есть боковая часть).

Микроскопическая анатомия: клетки и ткань животного

Все живые существа, как растения, так и животные, состоят из небольших частиц, которые называются **клетками**. Прimitивные животные организмы, такие как амeba, состоят из единственной клетки, способной выполнять все функции, связанные с жизнедеятельностью. Эти функции включают рост (увеличение размера), метаболизм (использование пищи), реакцию на раздражители (например, движение в направлении света), сокращение (сокращение длины с одного конца) и размножение (развитие новых особей того же вида).

Типичная эукариотическая клетка всегда окружена **клеточной мембраной**. Внутри клеточной мембраны находятся органеллы клетки, свободно плавающие в жидкой **цитоплазме**, которая заполняет клетку. Наиболее важной органеллой и определяющей чертой эукариотических клеток является мембраносвязанное **ядро**, содержащее генетический материал для организма (Рисунок 1-2). Подробная информация об остальных органеллах и строении отдельной клетки описана в главе 2. Ткани рассматриваются в данной главе.

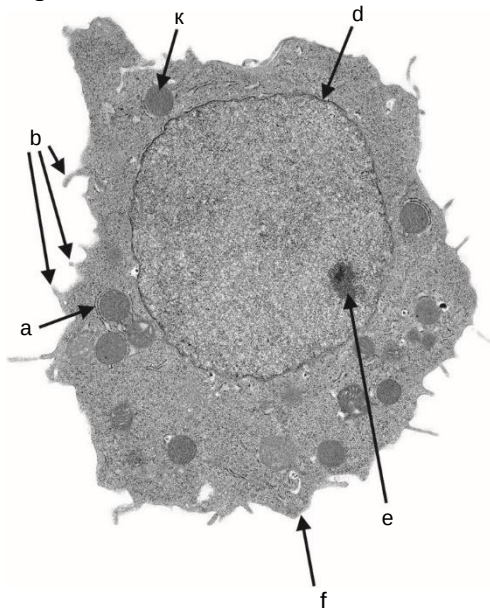


Рисунок 1-2. Изображение клетки через электронный микроскоп. Слегка окрашенные участки ядра (эвхроматин) указывают на то, что эта паренхиматозная печёночная клетка (клетка печени) активно подвергается транскрипции. а, гранулярная эндоплазматическая сеть; b, микроворсинки; c, митохондрион; d, ядерная оболочка; e, ядро; f, плазматическая мембрана. Источник: изображение любезно предоставлено Д.Н. Вирамачейнни, бакалавр ветеринарных наук, магистр ветеринарных наук, доктор философии, профессора Биомедицинских наук, Государственный университет штата Колорадо.

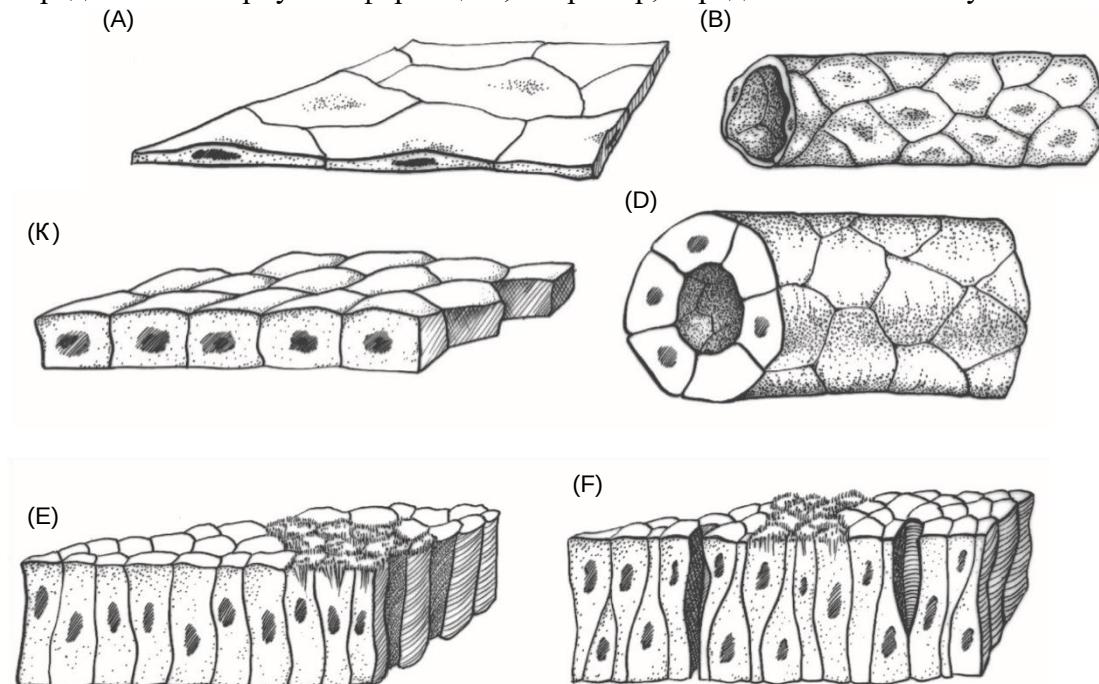
Клетки многоклеточных животных специализируются на различных функциях поддержания жизнедеятельности животного, и система иерархии этих клеток важна при

описании анатомии животного. Группу специализированных клеток называют **тканью**. Например, из клеток, которые специализируются на проведении импульсов, формируется нервная ткань, в то время как клетки, которые связывают строения с друг - другом, называются **соединительная ткань**. Различные ткани далее объединяются в функциональные группы, называемые **органами**. Желудок - это орган, функционирующий в процессе пищеварения. Группа органов, участвующих в общей деятельности, образует **систему**. Например, желудок, печень, поджелудочная железа и кишечник - это все органы, которые являются частью пищеварительной системы.

Основными типами тканей являются: (1) **эпителиальные ткани**, которые образуют внешние покровы животных, выстилают полости тела и формируют железы; (2) **соединительные ткани**, которые поддерживают и связывают другие ткани вместе и из которых, в случае с костным мозгом, образуются элементы крови; (3) **мышечные ткани**, которые специализируются на сокращениях; и (4) **нервные ткани**, которые проводят импульсы от одной части тела к другой.

Эпителиальные ткани

В общем случае эпителиальные ткани классифицируются как **однослойные** (состоящие из одного слоя) или **стратифицированные** (многослойные). Каждый из этих типов далее подразделяется в соответствии с формой отдельных клеток внутри него (Рисунок 1-3). Простой эпителий включает в себя плоские (пластинчатые) клетки, кубовидные (кубические) клетки, столбчатые (призматический, или цилиндрический) клетки и псевдомногослойные столбчатые клетки. Форма клеток и количество слоев используются вместе для того, чтобы описать отдельный тип эпителиальной ткани, который часто имеет определенную функцию. Поскольку эпителиальные ткани покрывают наружную область многих органов, они отвечают за формирование барьеров, препятствующих проникновению бактерий или других веществ. Этот эпителиальный барьер должен оставить возможность функционирования органу с целью выделять, всасывать, отделать или транспортировать другие молекулы и макромолекулы, или передавать сенсорную информацию, например, передача сигнала о вкусе от языка.



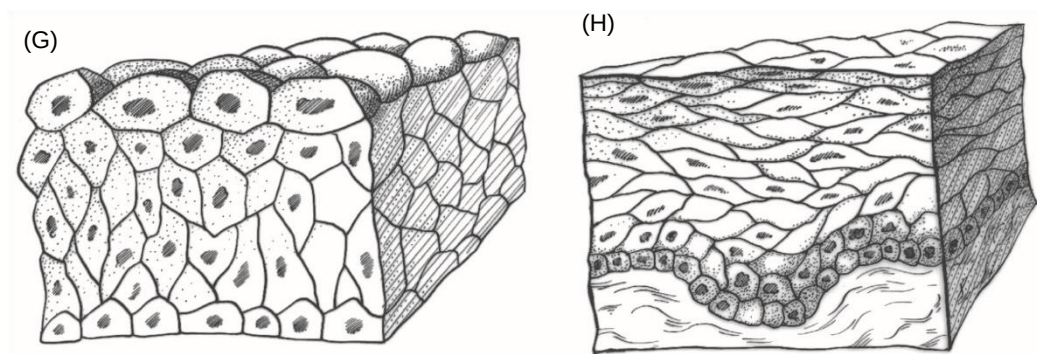
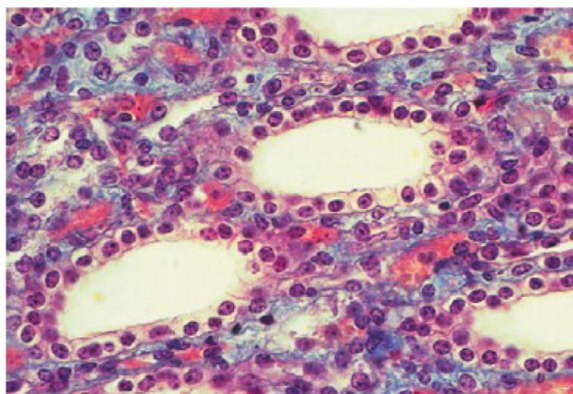


Рисунок 1-3. Основные типы эпителиальных тканей. А) однослойный плоский. (В) однослойный плоский цилиндрический (С) однослойный кубический. D) однослойный кубовидный трубчатый. Е) однослойный столбчатый. F) псевдомногослойный столбчатый с ресничками. (G) переходный. (Н) многослойный плоский.

Однослойный эпителий состоит из тонкого слоя пластинчатых клеток. Они расширены сбоку, но имеют небольшую толщину или глубину. Края соединены как мозаичная плитка, покрывающая пол. Слой плоского эпителия имеет небольшую прочность на растяжение и встречается только как покрывающий слой для более сильных тканей. Плоский эпителий находится там, где требуется гладкая поверхность для уменьшения трения. Оболочки полостей тела и кровеносных сосудов, а также серозная оболочка, покрывающая многие органы брюшной полости и грудной клетки, состоят из однослойного плоского эпителия.

Однослойные кубовидные эпителиальные клетки (Рисунок 1-4) примерно равны во всех измерениях. Они находятся в некоторых протоках и в проходах в почках. Активная ткань многих желез состоит из кубовидных клеток.

(А)



(В)

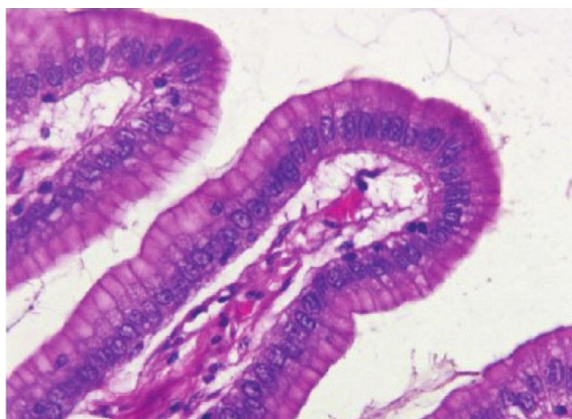


Рисунок 1-4. А) однослойные кубические эпителиальные клетки, выстилающие собирательные каналы почки.
В) однослойный столбчатый эпителий толстой кишки. Источник: (А) изд. Bacha&Wood, 1990. С разрешения изд. John Wiley&Sons, Inc.; (В) любезно предоставлено: Сандра Питкэйтли, доктор ветеринарной медицины.

Однослойный столбчатый эпителий (Рисунок 1-4) имеет цилиндрическую форму. Они располагаются в ряд, похожий на соты. У некоторых столбчатых клеток имеется **реснички** – маленькие волокнистые структуры или органеллы, которые выстилают поверхность клетки. Реснички могут быть подвижными, иногда двигаясь ритмичными волнами, действуя вместе для того, чтобы переместить жидкости или частицы через клетку. Эти клетки обычно выполняют защитную функцию, выстилающие участки **пищеварительного тракта**.

Псевдомногослойный столбчатый эпителий (Рисунок 1-5) состоит из одного слоя столбчатых клеток. Однако эти клетки различаются по длине, придавая видимость более чем одного слоя, или прослойки. Вид этого эпителия, который имеет реснитчатую структуру и характерен для среднего отдела пищеварительной системы, в то время как нереснитчатый псевдомногослойный столбчатый эпителий характерен для придатков семенника мужских половых путей.

Многослойный эпителий состоит больше чем из одного слоя эпителиальных клеток и включает многослойные чешуйчатые, многослойные колоночные, и переходные эпителии. Глубинный слой псевдомногослойный столбчатый эпителий прикрепляется к базальной мембране и является активным разделительным слоем. Форма клеток, находящихся в базальном слое, по сравнению с наружными слоями псевдомногослойного эпителия, может измениться как например клетки зрелого эпителия.

Многослойный плоский эпителий (Рисунок 1-5) формирует внешний слой кожи и образует выстилку проксимальной области пищеварительного тракта до живота. У жвачных животных, многослойный плоский эпителий покрывает преджелудок (рубец, второй отдел желудка жвачных, третий желудок жвачных). Многослойный плоский эпителий является самым толстым и жестким среди эпителиев, состоит из множества слоев клеток. От глубоко к поверхностному, эти слои включают **базальный слой (stratum basale)**, **парабазальный слой (stratum spinosum)**, **промежуточный слой (слой гранул)** и **наружный слой (роговой слой)**. Самый глубокий слой, базальный слой, содержит активно растущие и размножающиеся клетки. Эти клетки несколько кубовидны, но так как они выталкиваются на поверхность, прочь от кровоснабжения нижележащей ткани, они превращаются в мертвые, сплюснутые клетки без ядра или органеллы. Роговой слой обычно состоит из множества (от 15 до 20) слоев толстых клеток, цитоплазма которых заполняется кератином, что приводит к возникновению жесткого, безжизненного слоя клеток, который находится в процессе постоянного отслаивания. Подверженный трению, этот слой клеток становится очень толстым, вследствие чего образуются мозоли.

Псевдомногослойный столбчатый эпителий состоит из более одного слоев столбчатых клеток и характерен для внутренних поверхностей зева и протоков слюнной железы.

Переходный эпителий (Рисунок 1-5) является особым в связи с тем, что он дает возможность органу растянуться без разрывов и характерен для мочевого пузыря и мочеточника. Переходный эпителий способен сокращаться, когда размер мочевого пузыря малый и он пустой и расширяться, в то время как он полностью заполняется.

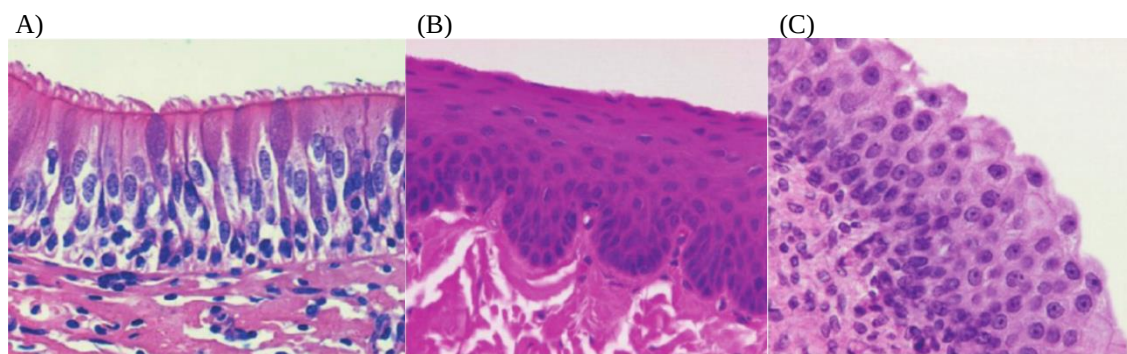


Рисунок 1-5. (А) Псевдомногослойный столбчатый эпителий характерен для респираторного эпителия. Обратите внимание на реснитчатую поверхность. В) многослойный плоский эпителий, некератинизированный. С) переходный эпителий мочевого пузыря. Источник: (А) изд. Bacha&Wood, 1990г. С разрешения изд. John Wiley&Sons, Inc.; (В) любезно предоставлено: Сандра Питкэйтли, доктор ветеринарной медицины.

Клетки железистого эпителия специализируются на секреции или экскреции. **Секреция** - выброс вещества, которое было синтезировано клеткой и которое обычно влияет на другие клетки в других частях тела. **Экскреция** – это выброс продуктов жизнедеятельности, часто при помощи специальных тканей. Железы могут быть классифицированы либо как **эндокринные железы** (железы без протоков, которые сбрасывают свои продукты жизнедеятельности непосредственно в кровоток), либо как **экзокринные железы** (железы, которые сбрасывают свои продукты жизнедеятельности на поверхность эпителия, обычно с помощью протоков).

Эндокринные железы являются важной частью механизмов контроля организма, потому, что они производят специальные химические вещества, известные как **гормоны**. Эндокринные железы рассматриваются в главе 13.

Гормоны, выброс которых происходит по всему организму через кровь, являются частью гуморальной регуляции организма. Гуморальная регуляция и нервная регуляция – это два механизма поддержания **гомеостазиса**, который также называют **гомеостазом**, это относительно стабильное, но постоянно меняющееся состояние организма. Гуморальные реакции на раздражители окружающей среды (как внешние, так и внутренние) действуют медленнее и дольше, чем ответные реакции, генерируемые через нервную систему. Подробное описание нервной системы приведено в главах 10 и 11.

Эндокринные железы в совокупности формируют **эндокринную систему**, изучением которой занимается наука **эндокринология**. Однако экзокринные железы относятся ко многим системам и рассматриваются в рамках систем, к которым они принадлежат, например, пищеварительная, мочеполовая и дыхательная системы. Некоторые органы могут иметь оба типа железистой секреции. Например, печень и поджелудочная железа способны выделять вещества эндокринным и экзокринным способом.

Согласно их морфологической классификации (Рисунок 1-6), железа считается **простой**, если ее проток не разветвляется, и **сложной**, если проток разветвляется.

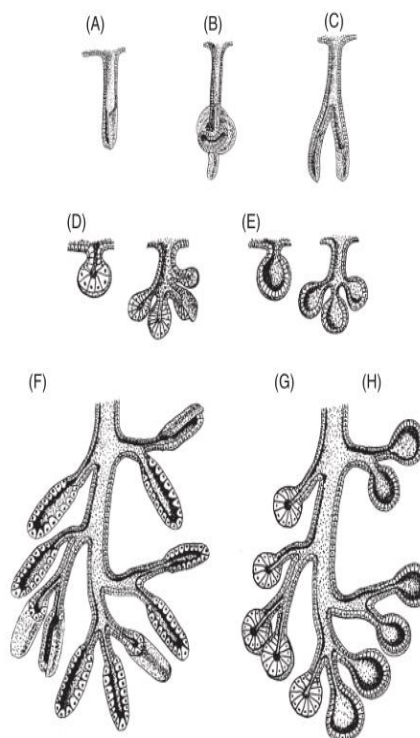


Рисунок 1-6. Типы экзокринных желез и сравнение простых и сложных желез. (А) Простая трубчатая железа. (В) Простая спиралевидная трубчатая железа. (С) Простая разветвленная трубчатая железа. (D, E) Простые аценозные/альвеолярные железы и простые разветвленные аценозные/альвеолярные железы. (F) Сложная трубчатая железа. (G, H) Сложные аценозные/альвеолярные железы. Трубчато-аценозные железы/трубчато-альвеолярная железа состоит из смеси трубчатых и аценозных/альвеолярных секреторных единиц или из трубчатых секреторных единиц, «увенчанных» ацинусами или альвеолами. Источник: Eurell и Frappier, 2006г. С разрешения изд. John Wiley&Sons.

Если секреторная часть железы образует трубчатую структуру, она называется **трубчатой**; если секреторная часть напоминает виноградный или полный шарик, ее называют **альвеолярной** или **ацинозной** (эти термины взаимозаменяемы). Сочетание трубчатых и альвеолярных секреторных структур образует трубчато-альвеолярные железы.

Сложные железы часто обобщенно подразделяются на **доли**, которые, в свою очередь, могут быть далее разделены на **дольки**. Таким образом, разделители соединительной ткани (называемые **перегородками**) классифицируются как междольковые перегородки, если они разделяют доли, и как междольчатые перегородки, если они разделяют дольки. Аналогичная терминология может быть применена к протокам, дренирующим доли или дольки желез, то есть можно говорить междольковые протоки и междольчатые протоки соответственно.

Другая классификация желез основана на том, как их клетки вырабатывают секрецию. Наиболее распространенным типом по данной классификации является **мерокринная железа**. Мерокринные железы пропускают свои продукты выделения через клеточную мембрану без какой-либо заметной потери цитоплазмы или заметного повреждения клеточной мембраны.

Голокринная железа является наименее распространенным типом. После того, как клетка заполняется секреторным материалом, вся голокринная клетка железы производит выброс в просвет железы для того, чтобы образовать секрецию. Сальные железы,

связанные с волосяными фолликулами кожи, являются наиболее распространенными голокρινными железами. Промежуточное формирование секрета осуществляется **апокринными железами**, в которых в процессе секрета теряется небольшое количество цитоплазмы и клеточной мембраны. Этот тип секрета иногда описывают в отношении предстательной железы и некоторых потовых желез.

Соединительные ткани

Соединительные ткани, как это следует из их названия, служат для соединения других тканей между собой. Они придают форму и усиливают многие органы и обычно они обеспечивают защиту и движущую силу. Соединительные ткани включают в себя эластичную ткань, коллагеновую (белая волокнистая) ткань, ретикулярную (сетчатую) ткань, адипозную (жировую) ткань, хрящ и кости.

Эластичная ткань содержит изогнутые волокна, которые имеют тенденцию восстанавливать свою первоначальную форму после растяжения. Эта ткань характерна для выйной связки, крепкой зоны, которая помогает поддерживать голову, в частности у лошадей и у крупного рогатого скота. Эластическая ткань также находится в брюшной оболочке, в связках спинномозгового канала, в эластических артериях и смешивается с другими тканями там, где требуется эластичность.

Коллагеновая (белая волокнистая) ткань в различных формах встречается по всему телу. Отдельные клетки (фибробласты) производят длинные белковые волокна коллагена, которые обладают большой силой растяжения. Эти волокна могут быть расположены в виде повторяющихся единиц или в более случайном, нерегулярном порядке. В **плотной регулярной соединительной ткани** (Рисунок 1-7), волокна расположены параллельно связкам, образуя пучки или сети значительной прочности. Это **сухожилия**, которые соединяют мышцы с костями, и **связки**, которые соединяют кости между собой. Волокна **плотной нерегулярной соединительной ткани** расположены в толстом коврике, причем волокна разветвлены во всех направлениях. Дерма кожи, которая может быть дубленой для того, чтобы образовать кожу, состоит из плотной нерегулярной соединительной ткани. Формируется крепкое покрытие, которое противостоит разрывам, но в то же время остается достаточно гибким для того, чтобы двигаться вместе с эпидермисом или поверхностью тела.

Ареолярная (рыхлая) соединительная ткань (Рисунок 1-7) встречается по всему организму: там, где требуется смягчение удара и гибкость. К примеру, кровяные сосуды окружены щитом ареолярных соединительных тканей, которые позволяют сосудам двигаться, и таким образом защищают их.

Под дермой имеется слой свободно расположенных волокон ареолярных соединительных тканей, которые скрепляют кожу к нижележащим мышцам. Это скрепление является достаточно гибким для того, чтобы у кожи была возможность двигаться. Благодаря этой ткани образуется толстый слой жира между кожей и мышцами под ней. Там, где кожа прорастает в костные выступы из за недостаточности ареолярных тканей, она становится неподвижной и слой жира также не формируется. Эти особенности имеются у крупного рогатого скота, у которых имеются **связки**; в таком случае на коже видны большие ямочки, которые не могут быть заполнены жиром в связи с тем, что кожа прилегает к позвоночному столбу.

Ретикулярная соединительная ткань состоит из тонких ретикулярных фибрилл, образованных фибробластами, которые образуют каркас для других клеток. Ретикулярная ткань составляет часть каркаса эндокринных и лимфатических органов.

Адипозная (жировая) ткань (Рисунок 1-8) образуется, когда клетки соединительной ткани, называемые **адипоцитами**, накапливают жир в виде включений в цитоплазме клетки. По мере накопления большего количества жира клетка в конечном итоге становится настолько заполненной жиром, что ядро отталкивается в одну сторону

клетки, которая в результате приобретает сферическую форму. Цвет большей части жира в организме животного белый, хотя он может иметь желтый оттенок у лошадей и у некоторых пород молочного скота из-за наличия каротиноидов в корме.

В отличие от этого белого жира, небольшое количество *бурого жира* встречается у домашних млекопитающих, зимовочных млекопитающих, грызунов и младенцев. Бурый жир находится между лопатками, в подмышечной впадине, в средостении и в месте соединения брыжейки с брюшной полостью. Бурый жир способен выделять тепло для защиты молодых млекопитающих и зимовочных млекопитающих от низких температур.

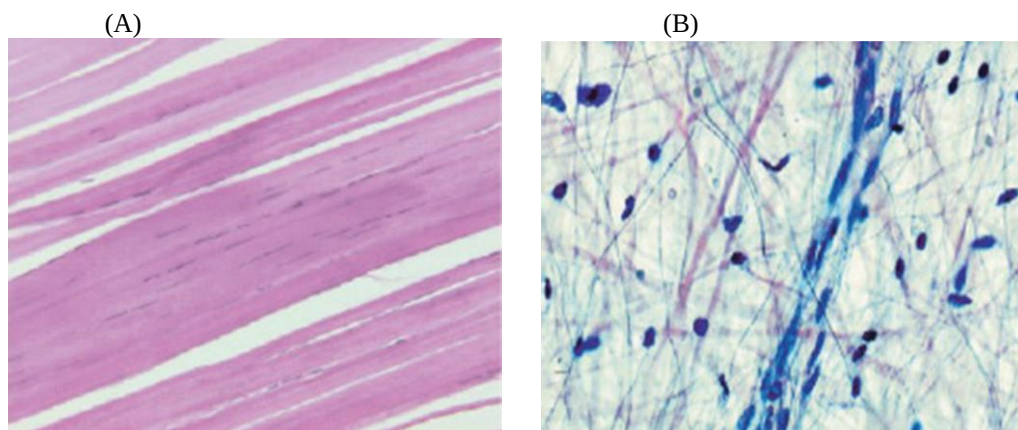


Рисунок 1-7. (А) Плотная, регулярная соединительная ткань в продольном разделе сухожилия. (В) Ареолярная (свободная) соединительная ткань брыжейки. Необходимо отметить упругие и более густые волокна коллагена. Капилляры расположены сверху донизу. Многие клетки вне капилляра являются фибробластами. Источник: (А) любезно предоставлено Сандрой Питкэйтли, DVM; (В) Bacha&Wood, 1990. С разрешения изд. John Wiley&Sons

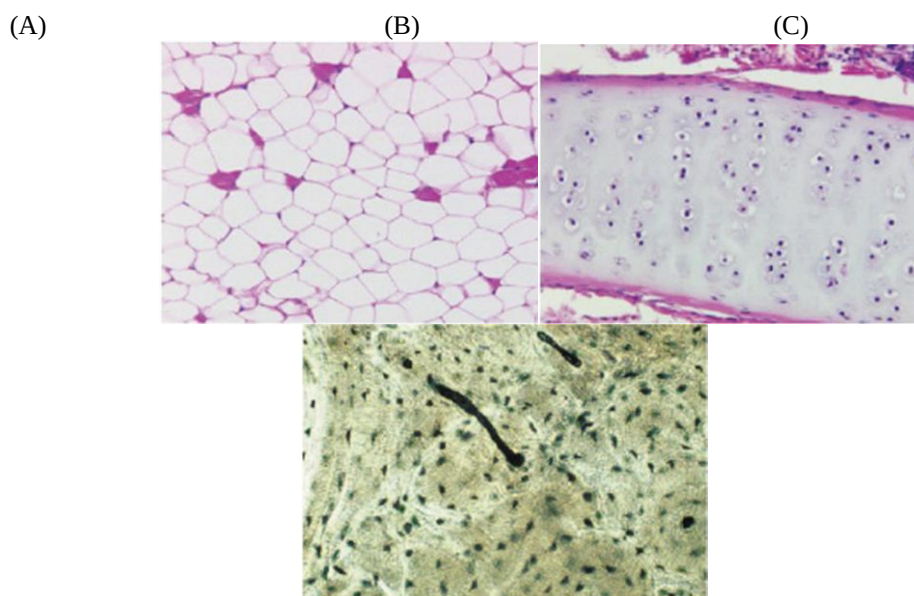


Рисунок 1-8. (А) Адипозная (жировая) ткань. (В) Гиалиновый хрящ. (С) Кость в поперечном сечении. Остеоциты располагаются в маленьких отверстиях в концентрических кругах системы центрального (гаверсова) канала. Источник: (А, В) любезно предоставлено: Сандра Питкэйтли, DVM; (С) изд. Bacha&Wood, 1990. С разрешения изд. John Wiley&Sons, Inc.

Хрящем называется особый тип соединительной ткани, которая тверже волокнистой

ткани, но не так тверда, как кость. Природа хряща обусловлена структурой межклеточного материала, находящегося между **хондроцитами** (клетками хрящевой ткани). Ниже описаны три типа хрящей: гиалиновый, эластический и волокнистый.

Гиалиновый хрящ (Рисунок 1-8) - это стеклоподобное покрытие костей в суставах. Этот тип хряща образует гладкую поверхность, которая уменьшает трение, таким образом, что одна кость с легкостью скользит по другой. Активно растущие участки вблизи концов длинных костей также состоят из гиалинового хряща.

Эластический хрящ состоит из хрящевого вещества и эластичных волокон. Этот вид хрящей придает форму и твердость внешнему уху. **Волокнистый хрящ** состоит из хрящевых и коллагеновых волокон, которые образуют полуэластичную подушку большой прочности. Межпозвоночные диски между телами соседних позвонков состоят из волокнистого хряща.

Кость образуется из клеток, формирующих костную ткань, которые называются **остеобластами**. Эти клетки производят **остеоидную ткань**, которая позже кальцинируется для образования кости. Кость может быть расположена в виде спикул (небольших шипов) и плоских пластин, образующих губчатую сеть, называемую **спонгиозной костью** или **губчатой костью**. В других случаях остеоид может быть уложен в виде слоистых цилиндров (**Гаверсовых или остеональных систем**), плотно расположенных вместе для образования **компактной кости** (Рисунок 1-8).

Кровь состоит из жидкого матрикса (жидкой части), плазмы, различных клеток (Рисунок 1-9), белков, моносахаридов (простой сахар), продуктов распада жиров и других циркулирующих питательных веществ, отходов, электролитов и химических промежуточных химических продуктов клеточного метаболизма. В некоторых случаях кровь рассматривается в качестве соединительной ткани в связи с происхождением некоторых ее компонентов.

Красные кровяные тельца (ККТ) также называются **эритроцитами**. У большинства домашних млекопитающих они представляют собой неядерные двояковогнутые диски, содержащие белок **гемоглобин**. Основной функцией эритроцитов является перенос гемоглобина. Гемоглобин в свою очередь имеет основную функцию переносить кислород от легких во все другие ткани животного. На тканевом уровне кислород выделяется для клеток, в то время как углекислый газ, который вырабатывается клетками, рассеивается в крови для того, чтобы перенести его обратно в легкие, где он может быть выделен во время дыхания.

Анемия - это снижение концентрации функциональных эритроцитов в крови. Она может возникнуть в результате потери эритроцитов (как при кровоизлиянии), недостаточной выработки эритроцитов, или ненадлежащей или преждевременной дегенерации эритроцитов.

Белые кровяные тельца (также называемые **лейкоцитами**) являются одним из первых оборонительных рубежей тела против инфекции. Они включают агранулоциты и гранулоциты. **Агранулоциты** бывают двух типов: **моноциты** - большие клетки, которые охватывают и разрушают чужеродные частицы, а также **лимфоциты**, которые обычно меньше по размеру и связаны с иммунной реакцией. Избыток агранулоцитов указывает на хронические болезни.

Гранулоциты (полиморфноядерные лейкоциты) бывают трех типов и отличаются по способности окрашивать в разные окрасы: гранулы в **нейтрофилах** придают индифферентный окрас; **базофилы** имеют гранулы, которые окрашивают в темный цвет при окрашивании обычными оттенками крови; **эозинофилы** имеют гранулы красного цвета. Кровяные **пластинки (тромбоциты)** представляют собой небольшие, клеточные фрагменты неправильной формы, которые относятся к свертыванию крови. В тромбоцитах млекопитающих отсутствует ядро.

Плазма - это жидкая часть неагулированной крови. Плазма особенно полезна в качестве заменителя крови при переливании крови, поскольку содержащиеся в ней белки

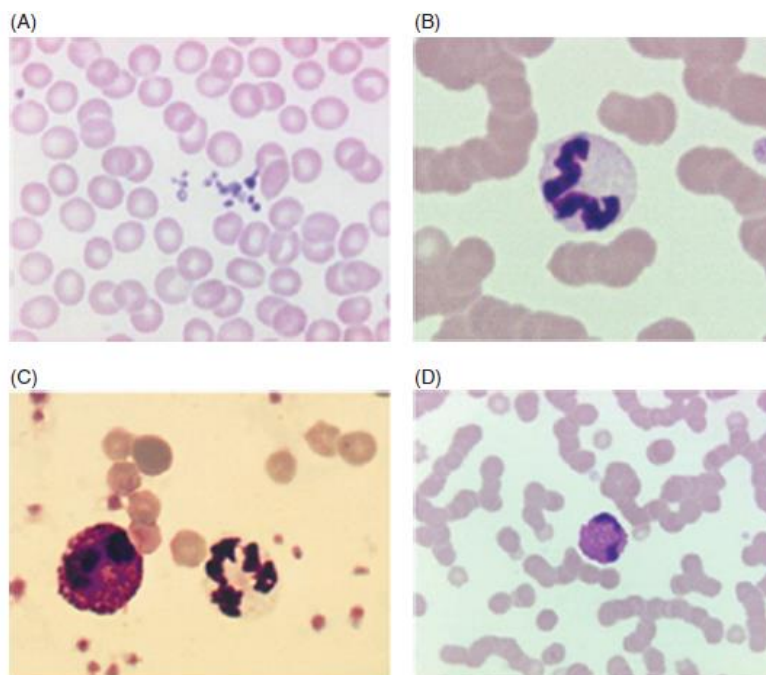
придают ей такое же осмотическое давление как в крови. Плазма не вытекает из кровеносных сосудов так же быстро, как например раствор электролита (например, физ.раствор).

Сыворотка крови - это надосадочная жидкость в крови, образующаяся после того, как сгусток крови сформирует и объединит клеточные компоненты крови. Она похожа на плазму, но не имеет большинства факторов свертывания, потому что они были использованы для образования сгустка крови. Сыворотку иногда вводят для профилактики и лечения заболеваний, так как она содержит частицы антител крови.

Мышечная ткань

Различаются три типа мышечной ткани: скелетная, гладкая и сердечная (Рисунок 1-10). Как скелетные, так и сердечные мышечные клетки состоят из волокон, которые при рассматривании под микроскопом имеют характерные поперечные борозды, поэтому оба классифицируются как **поперечно полосатая мышца**. У гладких мышечных клеток отсутствуют четкие поперечные борозды.

У каждой клетки скелетной мышцы должна быть своя иннервация, и при стимуляции, волокно полностью сокращается. Это - закон сокращения мышц "все или ничего".



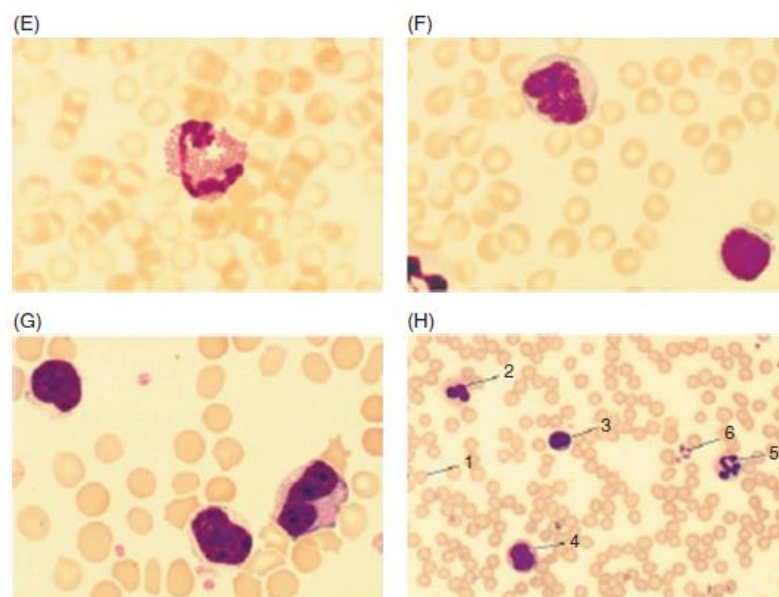


Рисунок 1-9. А) красные кровяные тельца собаки (эритроциты). В центре поля находятся мелкие, темноокрашенные, энуклеированные тромбоциты. (Б) нейтрофилы собаки. С) базофилы лошадей (слева) и нейтрофилы (справа). Также видны мелкие тромбоциты и эритроциты. (Д) эозинофилы лошади. (Д) эозинофилы быка (Ф) слева направо: нейтрофилы, моноциты и лимфоциты. (Г) слева направо: два лимфоцита и моноцита. (Н) кровь кошки, микрограф малой мощности, показывающий различные типы клеток крови: 1-эритроциты; 2-эозинофилы; 3-лимфоциты; 4-моноциты; 5-нейтрофилы; 6-тромбоциты.

Как бы там ни было, сила сокращения зависит от состояния волокон в момент стимуляции. Например, какова степень утомления? Был ли осуществлен разогрев? Растянута ли мышца? Поперечно полосатая скелетная мышечная ткань плюс некоторая соединительная ткань составляют плоть убойных животных.

Гладкомышечные клетки - это веретенообразные клетки, которые содержат по одному расположенному в центре ядру на клетку. Гладкая мышца имеется в стенках пищеварительного тракта, в стенках кровеносных сосудов, а также в стенках мочевыводящих и половых органов. Эти клетки сокращаются медленнее, чем скелетные мышцы, и в ответ на различные стимулы, хотя они не находятся под произвольным управлением.

Сердечная мышца также известна как непроизвольная поперечно полосатая мышца, потому что она обычно не подвергается бессознательному контролю, несмотря на то, что у нее есть поперечно - полосатые полосы. Сердечная мышца, состоит из сложного разветвленного расположения клеток сердечной мышцы. Модифицированные мышечные клетки называются **волокнами Пуркинье**, которые проводят электрические импульсы внутри сердца, как и нервные волокна в других частях тела.

Нервная ткань

Важная клетка нервной ткани - **нейрон** (нервная клетка). Нейрон состоит из тела нейрона и двух или более нервных окончаний (нервные волокна). Их называют **аксонами**, в случае, если они проводят импульсы от клеточного тела и **дендритами**, если они проводят импульсы в сторону клеточного тела (Рисунок 1-11).

Пучки аксонов в спинном мозге называются **трактами**, и те пучки, которые находятся на периферии, называются **нервами**. Нервное волокно может быть покрыто **миелиновой оболочкой**, это особая оболочка, созданная стромальными клетками, называемыми **шванновскими клетками** в нервах или олигодендроцитами в головном и

спинном мозге.

Особые соединительные ткани нервной ткани называют **невроглией** и они находятся только в центральной нервной системе. За пределами центральной нервной системы, в дополнение к шванновским клеткам, защитным покрытием для нервов служит обычная белая волокнистая ткань. Нервная система более подробно описана в главе 11.

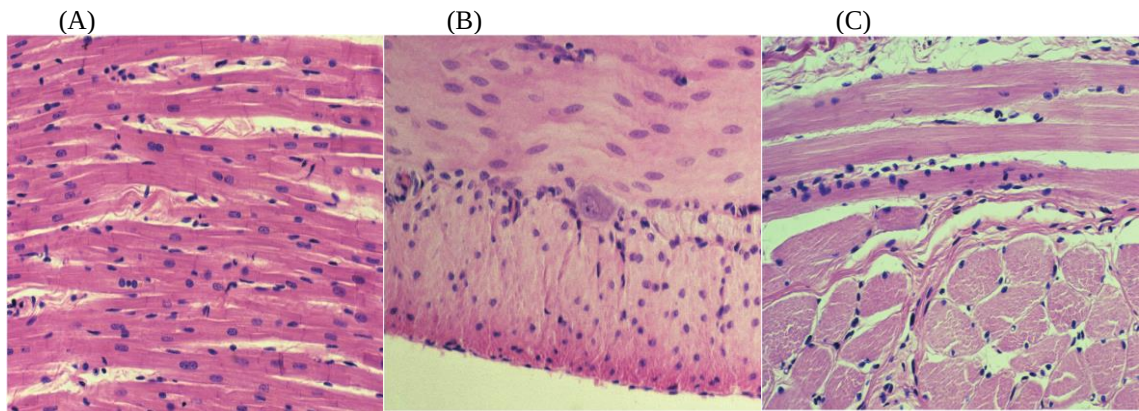


Рисунок 1-10. Типы мышечной ткани. (А) Гладкая мышца. (В) Скелетная мышца. (С) Сердечная мышца. Источник: Vacha и Vacha, 2012г. С разрешения изд. John Wiley&Sons, Inc.

Общее строение организма животного

Тело и конечности всех четвероногих млекопитающих имеют определенное структурное сходство, даже в случаях, когда внешне они кажутся различными, как например, в случае со свиньей и лошадью. Признание общих черт может значительно упростить изучение сложных видов. Термины, которые используются для идентификации областей туловища и конечностей, показаны на рисунке 1-12.

Конечности, туловище и голова представляют двустороннюю симметрию. Это означает, что правая и левая стороны являются зеркальными отражениями друг друга.

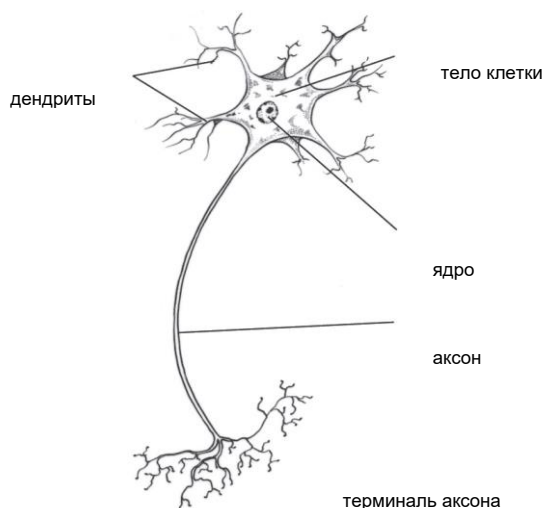


Рисунок 1-11. Типичный мотонейрон

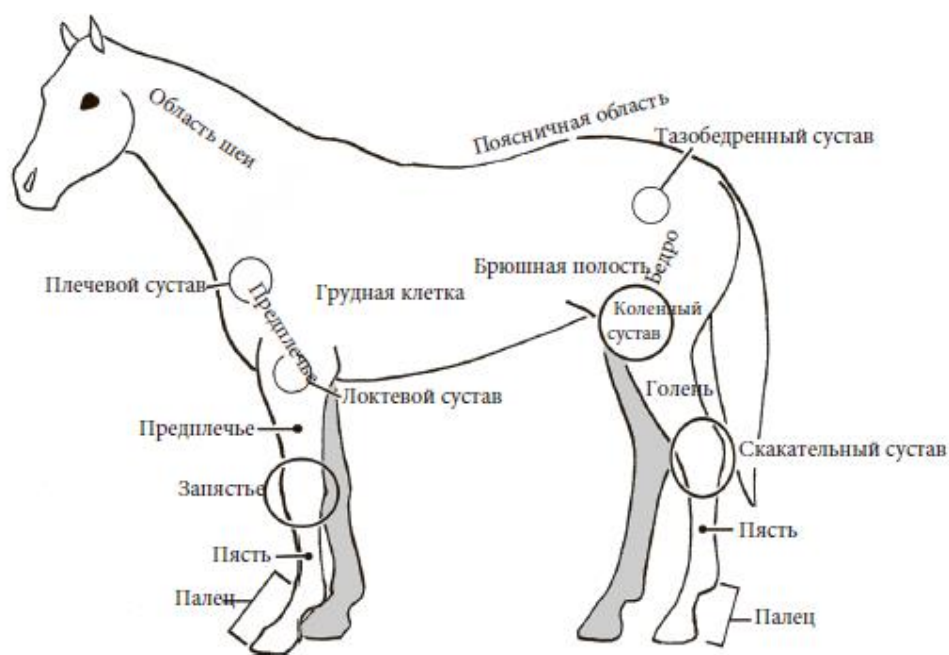


Рисунок 1-12. Области тела

Похожие правые и левые строения называются парными и имеют те же отношение к друг - другу, что и пара перчаток - они похожи, но не взаимозаменяемы. Органы в полостях тела, напротив, обычно не непарные и несимметричные; примеры включают сердце, печень и кишечник.

Во всех случаях, когда органы должны находиться в состоянии более или менее непрерывного движения, соприкасаться с друг – другом и стенкой тела без трения (например, бьющееся сердце и двигающиеся кишки), имеется серозная полость. Эти полости выстланы простым плоским эпителием, называемым *мезотелием*, который также имеется на поверхности внутренних органов; мезотелий плюс соединительная ткань, на которой он располагается, составляют серозную оболочку или *серозу*. Пространство внутри серозной полости обычно очень маленькое и наполнено лишь небольшим количеством жидкости для облегчения движения тканей без трения. Термин "потенциальное пространство" описывает нормальное расположение, где серозные оболочки органов и стенки тела находятся в контакте друг с другом (без “настоящего” пространства), но не взаимодействуют с друг - другом таким образом, что органы могут свободно перемещаться относительно друг друга и стенки.

Серозные оболочки каждой полости образуют мешочек, где серозная оболочка на стенке тела соединяется с серозной оболочкой на органах с внутренней стороны мешочка. То есть, внутренние органы никогда не находятся внутри серозных мешков. Можно привести простую аналогию с тем, как вы заталкиваете свой кулак в частично надутый воздушный шар. Кулак фактический не находится внутри шара, но все же он окружен им (Рисунок 1-13).

Часть серозной оболочки на поверхности органа называется *висцеральной серозной оболочкой* (эпикард, висцеральная плевро и висцеральная брюшина). Серозная мембрана, выстилающая полости, называется *париетальной серозной оболочкой* (Париетальные листки перикарда, париетальная плевро и париетальная брюшина).

Целостность каждого серозного мешка обеспечивается соединительными слоями

серозной мембраны, которые простираются от висцерального слоя каждой серозной мембраны до париетального слоя серозной мембраны. Названия этих соединительных слоев серозных мембран основаны на определенных областях, которые они соединяют, и они подробно рассматриваются вместе с соответствующими системами в этой книге.

Диафрагма делит эмбриональную полость тела (целом) на грудную полость и брюшно-тазовую полость. Каждый из них далее разделяется на части.

В *грудной полости* имеется *околосердечная сумка*, происходящая из перикарда, окружающего сердце, и две *плевральные полости*, пространства, окружающие легкие. Эти полости образованы серозной оболочкой, плеврой, слоем простого плоского эпителия, под которой находится соединительная ткань, увлажненной небольшим количеством жидкости внутри полости мешочка (полость перикарда и полость плевры) (Рисунок 1-14)

Брюшно-тазовая полость в некоторой степени в произвольном порядке разделяется на брюшную и тазовую полости. *Брюшная полость* включает почки, большинство органов пищеварения и различное количество внутренних репродуктивных органов представителей обоих полов. *Тазовая полость* включает конечный участок пищеварительной системы (прямую кишку) и все внутренние части мочеполовой системы, не относящиеся к брюшной полости.

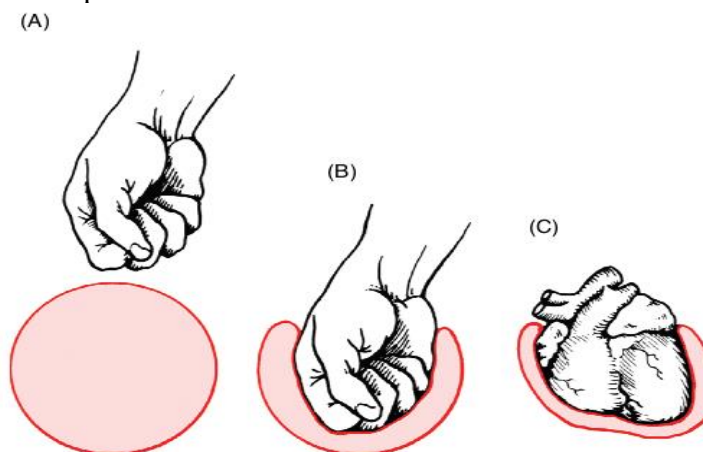


Рисунок 1-13. (А, В) Кулак, затолканный в воздушный шар, никогда не входит во внутреннюю часть воздушного шара; он окружен двойной стеной шара. Сердце в перикардальном мешочке. В этом случае стенка шара аналогична перикарду, серозной мембране. Это создает внешний (теменной) и внутренний (висцеральный) слои перикарда.

Брюшная и тазовая полости неразрывны от друг друга, но в области таза отмечается переход между ними. Серозная мембрана, окружающая брюшную полость и часть брюшной полости таза, называется *брюшиной*.

Схематическое поперечное сечение через брюшную полость, иллюстрирует общий план тела в виде трубки (пищеварительный тракт и его производные) внутри трубки (стенка тела) (Рисунок 1-15). Для внесения ясности на этой и многих других иллюстрациях показано значительное разделение между строениями в теле животного, которые фактически находятся в контакте. За исключением дыхательной системы и среднего уха в теле отсутствуют заполненные воздухом большие полости; органы и тело будут непосредственно соприкасаться с друг-другом.

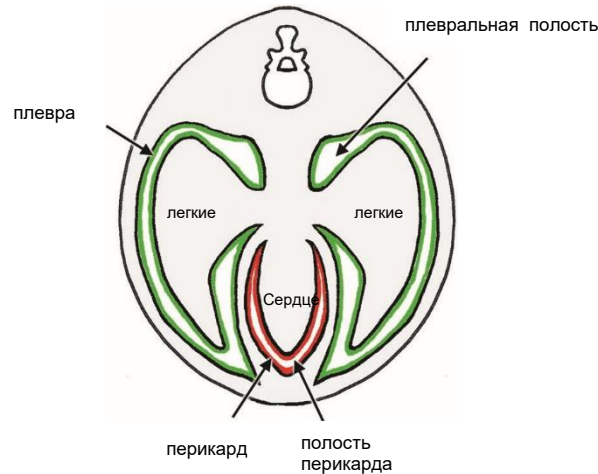


Рисунок 1-14. Схема поперечного сечения через грудную клетку. Грудная полость имеет три серозные полости внутри: полость перикарда, объединенная с сердцем, и две полости плевры, каждая из которых объединяется с легкими. Перикард (помечено красным) покрывает полость перикарда и плевра (помечено зеленым) покрывает полость плевры.

Слои стенки тела и слои пищеварительного тракта демонстрируют поразительное сходство, хотя и в обратной последовательности. Слои стенки тела, при перечислении их по расположению в теле, начиная с самой внешней: (1) эпителий (эпидермис кожи), (2) соединительная ткань (дерма и фасции), (3) мышцы (поперечно-полосатые), (4) соединительная ткань (поперечная фасция) и (5) мезотелий (париетальная брюшина). Слои стенки кишечника при перечислении, начиная с внешней: (1) мезотелий (висцеральная брюшина), (2) соединительная ткань (подслизистый слой), (3) мышцы (гладкие), (4) соединительная ткань (подслизистая оболочка) и (5) эпителий (слизистая оболочка) (Рисунок 1-15).

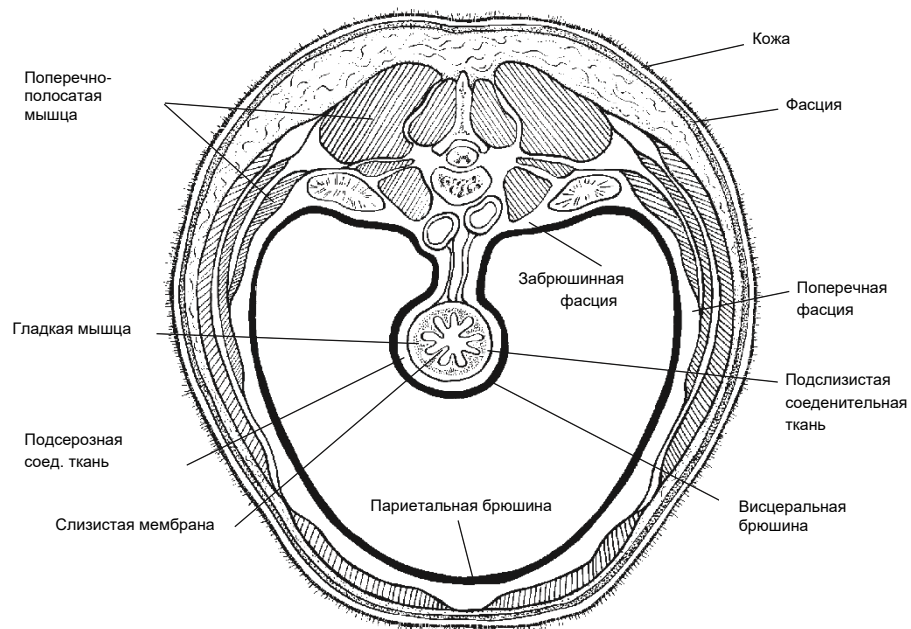


Рисунок 1-15. Поперечное сечение тела и пищеварительного тракта

Анатомия и физиология клеток

Особенности жизнедеятельности

Химический состав клеток

Вода

Белки

Липиды

Углеводы

Неорганические вещества

Кислоты, щелочи и РН

Микроскопическое исследование клетки

Оптическая микроскопия

Электронная микроскопия

Клеточная мембрана

Структура мембраны

Межклеточная связь и адгезия

Транспорт через клеточные мембраны

Простая и облегченная диффузия

Осмос

Активный транспорт

Трансмембранный потенциал и возбудимые клетки

Мембранный потенциал покоя

Возбудимые клетки и потенциалы действия

Мембранные рецепторы и внутриклеточные импульсы

Цитоплазма и цитоплазматические органеллы

Цитоплазма

Аппарат Гольджи

Эндоплазматический ретикулум и рибосомы

Митохондрия

Лизосомы

Другие строения

Ядро

Строение ядра

ДНК и репликация ДНК

РНК: Транскрипция и трансляция

Биотехнология

Цитокинез

Митоз

Мейоз

Регуляция роста клеток и репликация

Цели обучения

- Определить и объяснить значение терминов, выделенных *жирным курсивом* в этой главе.
- Кратко описать основные свойства клетки и связь организации клетки с каждой из основных свойств.
- Описать химический состав клетки и каким образом эти химические вещества способствуют процессу гомеостаза.
- Знать различия использования световой микроскопии и электронной микроскопии при изучении клетки и ее компонентов.
- Описать каким образом осуществляется транспорт через клеточную мембрану. Различить скорость транспортировки и потребность в энергии для ее достижения.
- Какие клетки способны к потенциалу действия и каким образом это осуществляется в клетке?
- Каковы функции каждой из органоидов?
- Каковы основные различия между рецепторами поверхности клетки и рецепторами цитоплазмы или ядерным рецептором?
- Уметь охарактеризовать тип лиганда, тип рецептора, скорость биологической реакции, и связана ли реакция с транскрипцией генов, вторичными мессенджерами или с обоими.
- Что такое центральная догма молекулярной биологии? Можете ли вы описать каждый из этих этапов и где они происходят в клетке?
- Каковы различия между митозом и мейозом?

Открытие живых клеток было бы сложным, возможно даже невозможным, до того момента когда в 1590 году Захария Янсен из Нидерландов изобрел ставной микроскоп. Роберт Гук из Англии использовал термин «клетка» для описания полостей, которые он видел в срезах коры. В 1665 году Гук опубликовал описание клеток коры на основе исследования, проведенного на его улучшенном составном микроскопе. Уже в 1772 году Корти обнаружил желеобразный материал в клетке, который позже был назван *протоплазмой*. С тех пор было определено, что протоплазма клетки содержит цитоплазму и оргanelлы, необходимые выполнения функций клеток.

В 1839 году немецкий ботаник Матиас Шлейден и анатом животных Теодор Шванн сформировали *клеточную теорию*, в которой определили концепцию о том, что «элементарные частицы всех тканей формируются из клеток аналогичным, но весьма разнообразным образом, таким образом, что можно говорить о существовании одного универсального принципа развития простых частей организмов, различных каким-либо образом, и этим принципом является образование клеток».

Слово *клетка* происходит от латинского слова *cella*, которая означает маленькую полость. В биологии, в особенности в биологии животных, термин клетка в большинстве случаев подразумевает отдельные единицы живого организма, а не полости, которые могут содержать их. За исключением кости и хряща, в большинстве тканей полости практически отсутствуют. Живые единицы организма, клетки, найдены в группах, которые мы затем классифицировали на ткани или органы и затем в системы.

Особенности жизнедеятельности

Довольно сложно дать определенное удовлетворительное определение понятию жизнедеятельности. Тем не менее, клетка является функциональной единицей всей животной жизни. Это единица, которая формирует все ткани, органы и системы, которые в свою очередь формируют полноценное животное. Поэтому свойства клетки

приравниваются к свойствам жизнедеятельности. Эти свойства включают в себя гомеостаз, рост, размножение, всасывание, метаболизм, секрецию, раздражение, проводимость и способность к сокращению. Последние две характеристики, однако, не относятся к свойству всех клеток. Проводимость является важной функциональной характеристикой как нервных, так и мышечных клеток, в то время как способность к сокращению является свойством только мышечных клеток.

Гомеостазом называется стремление живых существ поддержать состояние относительной стабильности. Все живые существа реагируют на стрессы, возникающие в результате изменений окружающей среды, как на уровне всех животных, так и на клеточном уровне. Их реакция - это попытка установить состояние гомеостаза.

Рост - это увеличение в размерах. Увеличение размеров клетки или органа сверх нормы называется **гипертрофией**. Увеличение размера строения за счет увеличения количества клеток называется **гиперплазией**. Уменьшение размера по сравнению с нормой называется **атрофией**. Неспособность ткани или органа развиваться называется **аплазией**, в то время как неполное развитие или дефектное развитие ткани или органа называется **гипоплазией**.

Размножение клетки или организма подразумевает способность производить больше клеток или больше организмов по подобию оригинала. Некоторые полностью дифференцированные клетки, например, нервные клетки, обычно не сохраняют способность к размножению у взрослой особи.

Клетки могут находиться в растворах, чей состав сильно отличается от состава жидкости внутри клеток. Для поддержания внутриклеточного гомеостаза в этих условиях требуется регулировка прохождения частиц и воды в клетку и из нее.

Абсорбция - это процесс проникновения растворенных веществ или воды через клеточную мембрану в вещество клетки. Это может быть пассивный процесс, зависящий от мощности диффузии и осмоса, или активный процесс, требующий расхода энергии из аденозинтрифосфата, или результат электрохимических ионных сил и средств, которые не требуют прямого расхода энергии. Все три могут происходить одновременно через одну и ту же клеточную мембрану.

Эндоцитоз является еще одним средством, с помощью которого внеклеточные материалы могут проникать в клетку. В процессе эндоцитоза наружная клеточная мембрана перемещается в сторону окружающих внеклеточных материалов в мембранном кармане (Рисунок 2-1). Эта мембранная везикула отделяется от внутренней поверхности клеточной мембраны и перемещается внутрь клетки.

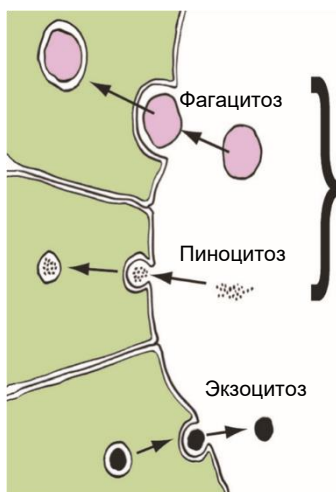


Рисунок 2-1. Эндоцитоз (фагоцитоз и пиноцитоз) и экзоцитоз

Если большое количество материала в виде частиц подвергается эндоцитозу вследствие амебоидных движений клетки, этот процесс более конкретно называется **фагоцитозом** (Рисунок 2-1), и клетки, способные поглощать большие количества материала, называются фагоцитами. Эта способность характерна для некоторых белых кровяных клеток, которые поглощают крупные твердые частицы, остатки тканей или бактерии. После того, как фагоцитарный пузырь попадает в вещество клетки, он может сливаться с мембранным пузырьком другого типа, **лизосомой**, которая образовалась внутри клетки. Лизосомы представляют собой особые мембранные везикулы, которые содержат ферменты, также вырабатываемые в клетке, которые должны содержаться в их мембранных пузырьках, иначе они будут ферментативно разрушать оставшуюся часть клетки. Слияние фагоцитарного пузырька с лизосомой позволяет лизосомальным ферментам воздействовать на содержимое фагоцитарного пузырька в небольшой локальной области, которая изолирована от цитозола. Большинство типов клеток способны эндоцитозировать небольшое количество жидкости, содержащей растворенные частицы. Этот тип эндоцитоза называется **пиноцитозом** (Рисунок 2-1).

Метаболизм относится к суммарному итогу физических и биохимических реакций, происходящих в каждой клетке, и поэтому у всего животного. Реакции, которые строят и поддерживают клеточные компоненты, называют **анаболическими**, а те, которые разрушают клеточные компоненты, или элементы называют **катаболическими**. Окисление соединений углерода в углекислый газ и воду, с высвобождением энергии, являются катаболической реакцией.

Секреция продуктов, синтезируемых клеткой во внеклеточную жидкость, которая окружает клетки, называется **экзоцитозом** (Рисунок 2-1), который является по существу противоположностью эндоцитоза. Мембраносвязанные секреторные везикулы, содержащие вещества, синтезированные внутри клетки и упакованные аппаратом Гольджи мигрируют в цитоплазме к плазматической мембране. Здесь мембрана секреторного пузырька сливается с внешней клеточной мембраной, в точке слияния появляется открытое пространство, и содержание пузырька выпускается во внеклеточную жидкость (ВКЖ). Слияние мембран, в виде двух везикул внутри клетки, либо в виде везикулы с клеточной мембраной, часто требует помощи протеинов растворимого чувствительного к N-этилмалеимиду фактора, обеспечивающего прикрепления белков для обеспечения соответствующего слияния мембран. Токсины, вырабатываемые бактериями, вызывающими ботулизм и столбняк являются целью растворимого чувствительного к N-этилмалеимиду фактора, обеспечивающего прикрепления белков, таким образом, препятствуют нормальному слиянию везикул.

Раздражительность (также называемая возбудимостью) - это способность реагировать на раздражитель. Реакция обязательно должна состоять из одного из других свойств протоплазмы, таких как проводимость, сокращение или секреция.

Проводимость - это свойство передачи электрического импульса из одной точки клетки в другую. Это свойство более подробно рассматривается далее в этой главе. Нервные клетки и мышечные клетки специализируются на проводимости и раздражительности.

Сокращаемость - способность сокращаться в одном направлении. Мышечные клетки специализируются для сокращений, хотя много других клеток и органоидов клетки также содержат сокращающиеся белки и показывают движение в ограниченном количестве (например, ресницы).

Химический состав клетки

Химический состав различных частей клетки играет важную роль в функции клеток. Примерный состав протоплазмы: вода, 85% - белок, 10% - жиры, 2% - неорганическое вещество, 1,5% - другие вещества, включая углеводы - 1,5%. Примечание: по всему

тексту вырезки из клинической практики выделены синим цветом. Это - примеры применения основ анатомии и/или физиологии в клинических условиях.

Вода

Каждая клетка состоит приблизительно на 60-65% из воды. Вода, безусловно, является основной составляющей протоплазмы, в значительной степени это - коллоидная суспензия в воде. Вода действует как растворитель для неорганических веществ и вступает во многие биохимические реакции.

Большая часть воды в организме содержится в клетках, и эта жидкость называется **внутриклеточной жидкостью**. Объем этой жидкости составляет приблизительно 40% массы тела. Остающуюся жидкость (приблизительно 20% массы тела), которая содержится не в клетках, называют **внеклеточной жидкостью**. Большая часть ВКЖ (приблизительно 15% массы тела) окружает клетки в организме и называется **промежуточной жидкостью**. Особые межклеточные жидкости включают спинномозговую жидкость, жидкость вокруг суставов (синовиальная жидкость), жидкость в глазах (водные и стекловидные жидкости) и серозную жидкость в полостях внутренних органов (т.е. перикардальных, плевральных, и брюшинных полостях). Плазма крови, определенный тип ВКЖ, составляет приблизительно 5% всей массы тела. Процентные показатели различных типов жидкостей в организме варьируются от одного животного к другому. Факторы, влияющие на эти показатели, включают состояние (количество жира), возраст, степень гидратации и разновидность животного. Вода в организме постоянно теряется и запас потерянной воды должен быть пополнен для того, чтобы животное сохранило водный баланс и не произошло его обезвоживание. Большая часть воды выводится из организма в виде мочи, а также в экскрементах и в виде испарений на поверхности организма, таких как кожа и дыхательные пути. Восполнение запаса воды для гидратации практически полностью происходит через питье воды потому, что в процессе клеточного метаболизма (метаболическая вода) в организме домашних животных производится минимальное количество воды. Этот орोगастральный (рот-желудок) путь потребления для поддержания гидратации может быть серьезно нарушен, если животное не в состоянии правильно поглощать воду из кишечника; сильное обезвоживание может возникнуть у животных с признаками рвоты или диареи.

Белки

Белки являются следующей по величине составляющей протоплазмы после воды. **Белки** представляют собой сложные высокомолекулярные коллоидные молекулы, состоящие в основном из аминокислот, которые полимеризуются (соединяются) в **полипептидные** цепи (Рисунок 2-2А). Двадцать различных аминокислот определены генетическим кодом млекопитающих и объединены, чтобы сформировать множество белков. Объединение аминокислот в молекуле белка осуществляется посредством соединения пептида, связи между аминогруппой (NH₂) из одной аминокислоты и карбоксильной группой (COOH) другой аминокислоты, с устранением воды. Маленькая цепь аминокислот называется пептидом. Полипептид – это цепь из более 50 аминокислот, связанных пептидными связями, а цепь, которая содержит более 100 аминокислот, называется белком. Эти цепи аминокислот называются **основная структура** белка.

Пептидные связи между аминокислотами в белке являются гибкими, и это позволяет цепи изгибаться в различные трехмерные формы (Рисунок 2-2Б). Конфигурации в этой **вторичной структуре** могут стать относительно стойкими, потому что химические сродства (водородные связи) формируются между аминокислотами в различных точках цепи. Последняя трехмерная форма или **третичная структура** белка является важным

детерминантом своей биологической функции, потому что форма может определить, какие сегменты белковой цепи выставлены и доступны для взаимодействия с другими молекулами.

Аминокислоты, и соответственно белки, содержат углерод, водород, кислород и азот. Белки могут также содержать другие элементы, например как сера, фосфор или железо. Простые белки приводят только к аминокислотам или их производным после гидролиза.

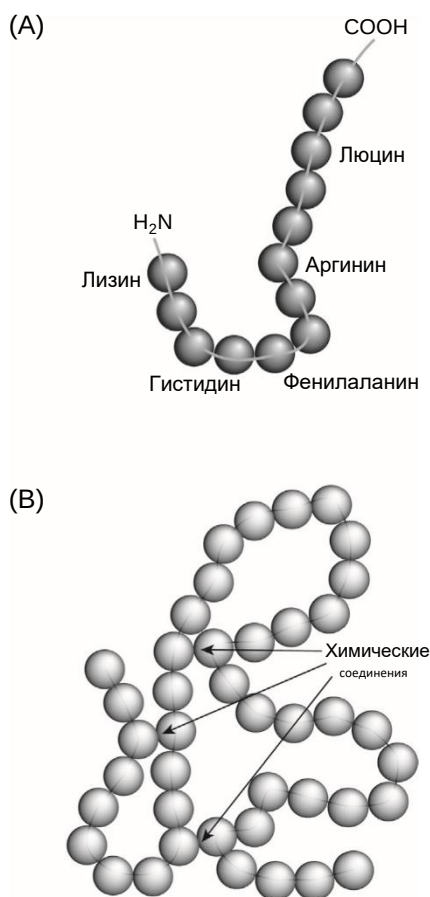


Рисунок 2-2. (А) Цепь аминокислот соединена пептидными связями для того, чтобы сформировать белок. (В) Большой белок. Каждый заполненный круг представляет единственную аминокислоту. Химические связи между аминокислотами в отдаленных пунктах цепи производят трехмерные формы молекулы белка.

Простые белки и примеры по каждому из них следующие:

1. Альбумины (плазменный альбумин, молочный альбумин)
2. Глобулины (плазменные глобулины, глобулины в семенах растений)
3. Протамины (в сперматозоидах)
4. Гистоны (с нуклеопротеинами в клеточных ядрах)
5. Альбуминоиды (коллаген и эластин соединительной ткани)

Конъюгированные белки состоят из простых белков в сочетании с компонентом, который не является ни белком, ни аминокислотой. Скорее, это называется протезной группой. Конъюгированные белки и примеры каждого из них являются следующими:

1. Гликопротеин: углеводная протезная группа, включает мукополисахариды и олигосахариды (в соединительной ткани и слюнной слизи)
2. Липопротеиды: протезная группа-липиды (в плазме крови и яичном желтке)

3. Нуклеопротеины: протезная группа нуклеиновых кислот (в ядрах клеток, хромосомах и вирусах)
4. Хромопротеины: белки с окрашенным веществом в качестве их протезной группы (гемоглобин, цитохромы)
5. Металлопротеины: содержат железо, цинк или медь (кровавой трансферрин, ферритин, карбоангидраза)
6. Фосфопротеины: фосфатная протезная группа (казеин в молоке, вителлин в яйцах)

Большинство протеинов можно классифицировать как **структурные протеины** и **реактивные протеины**. Структурные протеины включают в себя следующие фиброзные протеины: **коллагены**, которые являются основными протеинами для соединительной ткани и составляет около 30% протеина всего организма. **Эластины**, которые присутствуют в эластичных тканях, таких как связки затылка, брюшная оболочка и некоторые артерии; и **кератины**, которые являются белками шерсти, волос, рогов и копыт. Реактивные белки включают **ферменты, белковые гормоны и гистоны**, которые связаны с нуклеиновыми кислотами в ядре клеток, а также **сократительные белки** в мышцах (актин и миозин). Многие разновидности белков содержатся в плазме крови. Функции белков плазмы крови включают транспортировку таких веществ, как гормоны и липиды в крови, что способствует процессу свертывания крови и создает эффективную разницу осмотического давления между плазмой и интерстициальной жидкостью. Белки плазмы крови также включают антитела, которые вырабатываются определенными клетками крови и являются частью общей иммунной реакции.

Все клеточные мембраны содержат белки, и подобно белкам плазмы крови, белки в клеточных мембранах выполняют различные функции.

Они включают в себя функцию мембранных рецепторов для гормонов и лекарственных препаратов, способствующих транспорту воды и частиц в клетки и из них, действуя в качестве мембраносвязанных ферментов, и служат маркерами, позволяющими иммунной системе распознавать клетки в качестве нормальных или ненормальных компонентов организма. Различия в последовательности аминокислот полипептидных цепей белков обычно существуют между видами. Например, сывороточный альбумин в плазме крови лошадей отличается от альбумина в плазме крупного рогатого скота и овец. У крупного рогатого скота белковый гормон инсулин немного отличается от такого у свиней. Такие различные белки все еще могут функционировать в различных видах, хотя обычно на уровнях ниже уровня естественной формы молекулы.

Липиды

Липиды (жировые вещества) состоят в основном из углерода, водорода и кислорода, но некоторые липиды также содержат незначительное количество фосфора, азота и серы. Большинство липидов являются неполярными молекулами и поэтому не растворяются в воде. Четыре основных химических типа липидов животных - это жирные кислоты, триглицериды или триацилглицерины, фосфолипиды и стероиды.

Жирные кислоты представляют собой цепочки ковалентно связанных атомов углерода с водородом (Рисунок 2-3). Если каждый атом углерода имеет четыре одиночных ковалентных связей, жирная кислота **насыщена**. Если какой-либо атом углерода имеет менее четырех одиночных связей, жирная кислота **ненасыщена**. Полиненасыщенная жирная кислота имеет несколько атомов углерода с менее чем четырьмя одиночными связями. Животные ткани, как правило, содержат большее количество насыщенных жирных кислот, чем растительные масла.

Простагландины и **лейкотриены**, полученные из жирных кислот, вырабатываются различными клетками по всему организму. Во многих случаях они служат локальными мессенджерами, которые позволяют одной клетке влиять на

функцию другой, находящейся поблизости. Как простагландины, так и лейкотриены являются локальными мессенджерами в процессе воспаления, а простагландины у некоторых видов регулируют функцию яичников.

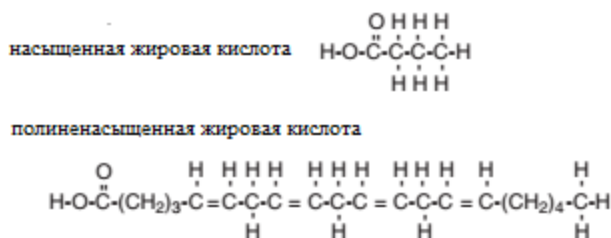


Рисунок 2-3. Насыщаемые и полиненасыщенные жирные кислоты. 4-углеводонасыщенная жирная кислота - масляная кислота, и 20-углевод жирная кислота - арахидоновая кислота

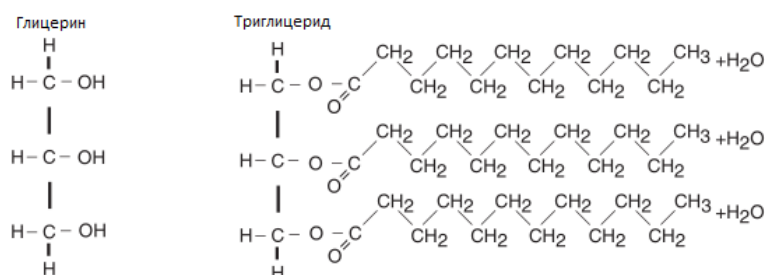


Рисунок 2-4. Три жирные кислоты объединились с глицерином, чтобы сформировать триглицерид.

Триглицериды состоят из молекул глицерина с тремя присоединенными жировыми кислотами (Рисунок 2-4). Также известные как нейтральные жиры, триглицериды являются основной формой хранения липидов в жировой ткани у животных. Жировые кислоты должны быть отделены от глицерина, прежде чем они смогут подвергнуться дальнейшему метаболизму. Эта отслойка является функцией ферментов, она известна как **липазы**. Поскольку триглицериды не растворяются в воде, большинство из них не транспортируются в виде отдельных молекул в плазме крови. Для транспортировки они объединяются с другими липидами и белками в относительно крупные частицы, известные как **липопротеины**. В таком виде их можно транспортировать от одного места к другому внутри организма.

Глицерин и жирные кислоты, полученные в результате распада триглицеридов, являются источниками энергии. Глицерин может служить субстратом для **гликолитического пути** в цитозоле. Жировые кислоты попадают в митохондрии, где они расщепляются на две углеродные единицы, которые превращаются в **ацетилкоэнзим А (ацетилКоА)**. Метаболизм ацетилкоэнзима А в митохондриях в конечном счете приводит к образованию высокоэнергетического соединения – **аденозинтрифосфата (АТФ)**. Роль митохондрий в производстве АТФ подробно описана далее в разделе, посвященном органеллам.

Фосфолипиды похожи на триглицериды, за исключением того, что молекула, содержащая фосфатную группу, заменила одну из трех жирных кислот. Замена неполярной (**гидрофобной**) жирной кислоты на нелипидную, полярную (**гидрофильную**) молекулу создает уникальное соединение с двумя областями, различающимися по степени растворимости в воде. Фосфатсодержащая область становится растворимой в воде (напоминающей “головку”), а остальная часть фосфолипидной молекулы становится нерастворимой в воде (напоминающей “хвост”). Эта уникальная характеристика важна для роли фосфолипидов в структуре клеточных мембран. Клеточные мембраны всего

организма в основном состоят из фосфолипидов.

Стероиды - это липиды, в которых атомы углерода соединены в кольцевые структуры. **Холестерин**-это стероид (Рисунок 2-5), и большинство стероидов животных, получают из холестерина (например, соли желчи и различные гормоны, включая несколько репродуктивных гормонов).

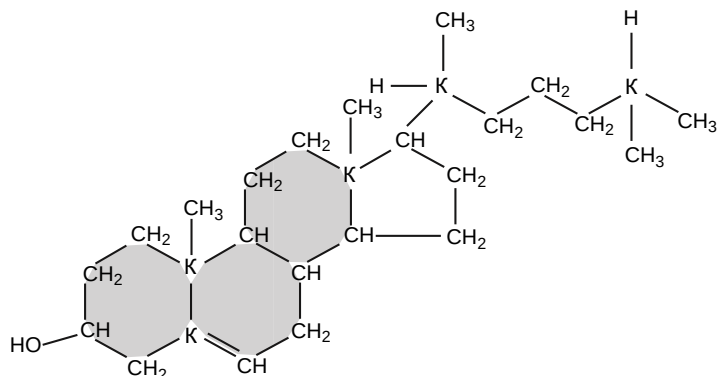


Рисунок 2-5. Холестерин. Различные биологические стероиды формируются путем изменения молекулы холестерина, но четыре углеродных кольца остаются целыми.

Холестерин сам по себе является важной составляющей клеточной мембраны всех клеток животных. Холестерин может быть получен из пищи, он также синтезируется в печени животных, а также людей. Неправильные темпы синтеза холестерина печенью могут быть причиной повышения уровня холестерина в сыворотке крови у людей, несмотря на снижение уровня получения холестерина через пищу.

Эфиры - это класс липидов. Эфиры, синтезируемые в организме животного, в основном находятся в эпителиальных клетках кожи. Здесь эфиры образуют защитное покрытие на коже или волосах в качестве водоотталкивающего средства и барьера против бактерий. Ланолин - это шерстный жир, а сера - это ушная сера.

Углеводы

Углеводы, как и липиды, состоят из углерода, кислорода и водорода. Простые сахара, или моносахариды, являются углеводами, которые содержат от трех до семи атомов углерода. Глюкоза, состоящая из шести атомов углерода, является наиболее распространенным простым сахаром в организме. Две простые молекулы сахара могут быть объединены для образования дисахарида. Некоторые общие и важные дисахариды: сахароза, или столовый сахар (глюкоза + фруктоза); лактоза, или молочный сахар (глюкоза + галактоза); и мальтоза (глюкоза + глюкоза).

Многочисленные молекулы глюкозы могут быть связаны (полимеризованы) для образования полисахарида, который называется **гликоген**. Два основных участка, где проходит синтеза гликогена - это печень и скелетные мышцы. В печени накопленный гликоген может расщепляться до глюкозы и распадаться клетками печени или выделяться в виде глюкозы в кровь. В скелетных мышцах запасы гликогена являются непосредственным источником энергии, но они не могут быть источником глюкозы для выброса в кровь.

Глюкоза является источником энергии клетки, и ферментативный путь, где глюкоза распадается для того, чтобы произвести энергию, называется **гликолизом**. Этот путь может быть закончен в цитозоли, в результате которого формируется аденозинтрифосфат и пируват. Если кислород доступен в этот момент, то пируват может войти в митохондрии, где он будет усвоен.

Дезоксирибоза сахара встречается в сочетании основа (пурин или пиримидин) плюс фосфат, формируя **ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота)**. ДНК - переносчик всей генетической информации из поколения в поколение, и от клетки до клетки, и по сути управляет всеми функциями клетки. ДНК практически встречается только в ядре клетки. Связанное вещество, **РНК (рибонуклеиновая кислота)**, включает сахарную рибозу, объединенную с основой и фосфатом. РНК преобразовывается от ДНК в ядре клетки и в конечном счете переводится для синтеза белка в цитоплазме клетки.

Даже при том, что углеводы содержатся в большинстве кормов для животных, количество углеводов в организме животного относительно небольшое. Углеводы составляют менее 1% большинства клеток.

Неорганические вещества

Более 99% атомов или элементов, находящихся в протоплазме, составляют водород, углерод, кислород и азот, содержащиеся органических соединениях, которые были описаны выше. Кость содержит приблизительно 65% неорганического материала по объему. Большая часть этого минерального материала встречается в форме кристаллов гидроксиапатита, молекулярная формула которых следующая: $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{O})_2$. В дополнение, натрий, магний и железо могут быть включены в минеральную структуру. У протоплазмы также имеются неорганические соединения, содержащие йод, железо, фосфор, кальций, хлор, калий, серу, натрий, магний, медь, марганец, цинк, кобальт, хром, селен, молибден, фтор, кремний, олово и ванадий. 20 из 24 элементов, обнаруженных в клетках организма, составляют менее 1% от общего количества элементов живой ткани

Электролит – это любое молекулярное вещество, которое в растворе распадается в электрически заряженные компоненты, называемые **ионами**. Например, это происходит, когда поваренная соль в растворе распадается в Na^+ и Cl^- . Раствор далее может переносить электрический заряд и ток.

Основные ионы, которые встречаются в клетках, при указании с большего к меньшему по количеству содержания в организме, выраженные в миллиэквивалентах на литр жидкости: калий (K^+) 140 мэкв/л; фосфат (HPO_4^{2-}), 75 мэкв/л; магний (Mg^{2+}): 60 мэкв/л; натрий (Na^+) 10 мэкв/л; бикарбонат (HCO_3^-) 10 мэкв/л; и хлорид (Cl^-) 4 мэкв/л.

Миллиэквивалент – один из тысячи эквивалента. Эквивалентный вес - вес в граммах, которые будут перемещать или реагировать с 1-граммовым атомным весом водородного иона ($\text{H}^+ = 1,008 \text{ г}$).

Практическое значение этой концепции заключается в том, что лабораторные отчеты и записи об измерениях уровня электролита в жидкости в организме и концентрации ионов обычно выражаются в миллиэквивалентах за литр (мэкв/эл).

Другой способ выражения измерений - в мг % или миллиграммах на 100 миллилитров (мг/100 мл). В некоторых случаях используют или миллимоль на литр (ммоль/л) или миллиграммы на децилитр (мг/дл); 1 децилитр равен 100 мл, или одной десятой литра. 1 литр равен 1 000 мл или 1,06 кварт.

Кислоты, щелочи и pH

Кислота - вещество, способное к ионизации и производству водородного иона. pH раствора – это доля концентрации H^+ . Однако pH выражается как **отрицательный логарифм** по отношению к основанию концентрации 10 из H^+ в молях, таким образом, чем больше концентрация H^+ , тем отрицательнее, или ниже уровень pH. Уровень концентрации H^+ в нормальных биологических жидкостях намного ниже, чем в других электролитах. Типичная концентрация H^+ в плазме равна 4×10^{-9} молей на литр или 4 наномолей на литр, что эквивалентно pH 7,45. Наномоль – это одна миллионная часть миллимоли.

Основание - соединение, которое способно к сокращению концентрации водородных ионов в растворе путем объединения с ними. Когда растворам добавляют основания, концентрация H^+ уменьшается, таким образом, pH повышается. Химические **буферные** растворы содержат и кислоты и основания и поэтому и к выпуску и к объединению с H^+ . Эта двойная способность имеет тенденцию обеспечивать относительно стабильный уровень pH.

Все жидкости в организме, включая и внутриклеточные и внеклеточные, содержат смеси нескольких химических буферов. Эти буферы действуют одновременно для поддержания относительно стабильного pH в жидкостях, в которых они содержатся. Эта стабильность имеет решающее значение для стандартных метаболических процессов и ферментативных реакций.

Микроскопическое исследование клетки

Диаметр клеток может варьироваться от 10 до 100 мкр (микрометров). Диаметр активно разделяющихся клеток может составлять 20 до 30 мкр. В таблице 2-1 перечислены соотношения метрических единиц, используемых для измерений в микроскопии. (Например, 1 мкр равен одной тысячной миллиметра, 1 дюйм = около 25 мм; таким образом примерно 100 клеток, диаметр каждой из которых составляет 25 мкм, можно расположить между метками линейки в 1-дюйм и 2-дюйма). Размеры клеток значительно варьируются от одного типа клеток к другому, за исключением желтков птичьих яиц (которые считаются одиночными клетками), расстояние от центра клетки до некоторой части клеточной мембраны (поверхности клетки) редко превышает несколько микрометров.

Таблица 2-1. Метрические линейные измерения

<i>Ед.изм.</i>	<i>Аббревиатура</i>	<i>Соотношение</i>
	<i>ра</i>	
Метр	м	$1\text{ м} = 10^2\text{ см}, 10^3\text{ мм}, 10^6\text{ мкр}, 10^9\text{ нм}, 10^{10}\text{ \AA}$
Сантиметр	см	$1\text{ см} = 10^{-2}\text{ м}, 10^1\text{ мм}, 10^4\text{ мкр}, 10^7\text{ нм}, 10^8\text{ \AA}$
Микрометр (микрон)	мкр	$1\text{ мкр} = 10^{-6}\text{ м}, 10^{-4}\text{ см}, 10^{-3}\text{ мм}, 10^3\text{ нм}, 10^4\text{ \AA}$
Нанометр	нм	$1\text{ нм} = 10^{-9}\text{ м}, 10^{-7}\text{ см}, 10^{-6}\text{ мм}, 10^{-3}\text{ мкр}, 10\text{ \AA}$
Ангстрем	\AA	$1\text{ \AA} = 10^{-10}\text{ м}, 10^{-8}\text{ см}, 10^{-7}\text{ мм}, 10^{-4}\text{ мкр}, 10^{-1}\text{ нм}$

Внешняя клеточная мембрана также является тонкой (от 7 до 10 нм). Независимо от своего состава, мембрана этого размера может иметь меньшую прочность растяжения; это другая причина, по которой клетки должны оставаться маленькими.

Одинаково маленький размер клеток и еще более меньшие размеры структур внутри клетки сделали эффективное изучение клеток сложным. Как отмечалось ранее, существование клеток не было подтверждено до изобретения микроскопа. Детали реальной структуры различных частей клеток не были известны с какой-либо степенью уверенности до тех пор, пока не был изобретен электронный микроскоп. Изучение общей анатомии начинается несколько столетий назад, но на понимание более тонкого строения организма животного потребовалось появление более поздних технологических разработок.

Оптическая микроскопия

Некоторые клетки находятся в тканях, которые являются достаточно тонкими для, чтобы осветить ткань с одной стороны, и проводить наблюдения с помощью микроскопа с другой стороны. Сюда можно отнести паутину лапки лягушки, брыжейку кишечника и некоторые другие виды тканей. В этих случаях имеется возможность непосредственного наблюдения за живыми клетками. Этот метод полезен для исследования образцов жидкости, включая кровь, мочу и молоко. Также существует возможность получить определенные клетки и ткани из животного и выращивать их в искусственной среде с помощью **культуры тканей**. Эти клетки в дальнейшем можно изучать даже с очень близкого расстояния в живучем состоянии. Данный процесс обычно требует разделения (ферментативной диссоциации) ткани на отдельные клетки, таким образом, что клетки не находятся в своем "естественном" состоянии. Репликация и генерация новых клеток является важным процессом *in vivo* (в организме животного). Эта пролиферативная способность часто теряется в диссоциированных клетках *in vitro* (в пробирке или чашке), и эти первичные клетки будут иметь конечный период времени, в течение которого они будут "жить" в культуре, в то время как некоторые типы клеток могут быть бессмертными и размножаться бесконечно в культуре. Бессмертная природа раковых клеток позволила ученым сделать большие успехи в области здоровья человека и животных, которые в противном случае были бы невозможны.

Также как и при изучении клеток в тканевой культуре, исследование клеток из образцов тканей обычно требует некоторой степени манипуляции, так что то, что на самом деле видно с помощью микроскопа, может иметь мало сходства с живой клеткой. Типичная обработка ткани перед ее исследованием с помощью оптического микроскопа включает в себя следующее:

1. **Фиксация** агентом, как альдегид, который будет сшивать тканевые белки и предотвращать дальнейшие изменения в ткани, такие как аутолиз и бактериальная деградация. Альтернативно, ткань может быть замороженной в жидком азоте, чтобы предотвратить такие дегенеративные изменения.

2. **Вставка** ткани в материал, который позволит разрезать очень тонкие срезы. Парафин используется для изготовления срезов толщиной от 5 до 10 мкм; срезы толщиной от 1 до 2 мкм можно получить путем встраивания в пластик, как метакрилат гликоля. Поскольку большинство сред для встраивания не растворяются в воде, фиксированная ткань должна быть обезвожена, а затем пропитана некоторым материалом, таким как ксилол, который смешивается со средой для встраивания. Замороженные ткани не нужно встраивать.

3. **Разделение** ткани на очень тонкие ломтики для того, чтобы их можно было поместить на стеклянную пластинку. Для этого используется **микротом**. Он состоит из острого лезвия, механизма для передвижения ткани через лезвия и последующего продвижения ткани на определенное расстояние после каждого разрезания. Замороженные ткани срезают в криостате, который представляет собой микротом, помещенный в морозильный шкаф.

4. **Окрашивание** сечения для того, чтобы различные клетки или разные части клеток можно было дифференцировать по цвету. **Гематоксилин** и **эозин** обычно используются под одним окрасом и описываются как окрас ГиЭ. Гематоксилин окрашивает кислотные части клетки темно-синим или фиолетовым цветом (эти **базофильные** области включают ядро клетки, которое содержит нуклеиновые кислоты), а эозин имеет тенденцию окрашивать основные части клетки в от розового до красного цвета (эти **ацидофильные** области включают большую часть основного белка в клетке). **Краска Райта**, используемая для окрашивания клеток крови (см. Рисунок 1-9), окрашивает базофильные области синим при помощи метиленового синего, а ацидофильные области в красный цвет при помощи эозина. Срезы также можно обрабатывать различными химическими растворами, чтобы продемонстрировать наличие

определенных типов химикатов или активность ферментов в ткани или клетке, этот метод называется *гистохимией* (Рисунок 2-6).

Наличие определенных типов молекул может быть определено путем помещения среза в раствор, содержащего *антитела* к этим молекулам. Этот метод называется *иммуногистохимией*.

5. Последним этапом, конечно же, является фактическое исследование окрашенного участка ткани на предметном стекле с помощью микроскопа и света, проходящего через этот участок.

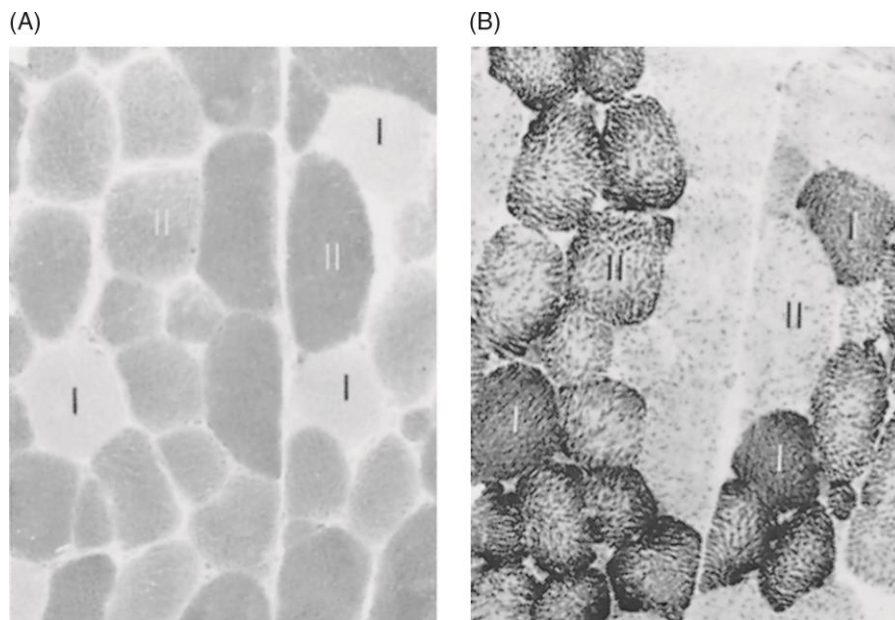


Рисунок 2-6. Серийный срез трехглавой мышцы плеча лошади, окрашенной гистохимическим методом для ферментативной активности. Похожие мышечные клетки (I и II) видны в обоих срезах. (A) Кальций-зависимая активность АТФазной деятельности. (B) Деятельность митохондриального окислительного фермента.

Такой подход к изучению организма животного являлся стандартным на протяжении многих лет и будет по-прежнему полезным независимо от появления новых разработок. Однако следует учитывать некоторые факторы при изучении разрезов или фотографий разрезов.

Отношение разрезов ткани к фактической ткани примерно такое же, как у пакета с картофельными чипсами с растущей картошкой. Как разрезы, так и картофельные чипсы были обработаны таким образом, что фактическое сходство с исходной структурой ограничено. И то, и другое видно в двух измерениях: длина и ширина, причем толщина относительно не важна для визуализации. Последние технологические достижения, такие как конфокальная микроскопия и компьютерная реконструкция, дают возможность увидеть трехмерное изображение клеточных и тканевых строений.

Оптический микроскоп может увеличивать объекты максимум в 1500 раз от исходного размера. Это называется увеличение или мощность микроскопа. Разрешающая способность означает свойство показывать два объекта в качестве отдельных структур. Оптический микроскоп может разделять (разделять) две структуры, которые находятся на расстоянии около 0,2 мкм (около 200 нм). Эта разрешающая способность в значительной степени зависит от длины волны света, используемого для наблюдения ткани, и оптического качества объектива микроскопа.

Другие разработки в области оптической микроскопии включают метод фазового контраста и флуоресцентную микроскопию. Микроскопия фазового контраста может быть использована с неокрашенными и/или живыми клетками, поскольку она зависит от различий в преломлении различных частей клетки для формирования изображения.

Флуоресцентная микроскопия часто объединяется с иммуноцитохимией, в которой клетки, меченные антителами, идентифицируются, заставляя их флуоресцировать при воздействии света определенной длины волны.

Дифракция рентгеновских лучей используется для изучения структуры неорганических и органических кристаллов и молекулярной структуры биологических веществ, таких как ДНК, коллаген и гемоглобин. Он представляет собой прохождение пучка рентгеновских лучей через вещество и регистрации дифракционной картины (рассеивание луча) на фотографической эмульсии.

Электронная микроскопия

Электронные микроскопы не используют видимый свет для разграничения структур, как в оптическом микроскопе; они используют пучок электронов, сфокусированных электромагнитными склерами. Электронный пучок может проходить через тонкий образец в *просвечивающем электронном микроскопе* или отражаться от поверхности объекта и изучаться с помощью *сканирующего электронного микроскопа*. Изображения полученные при помощи электронного микроскопа, получаются черно-белые. (см. пример электронного микроснимка на Рисунок 1-2.)

Сканирующий электронный микроскоп – это универсальный прибор с диапазоном увеличения от 15 до 10000 и разрешением около 10 нм. Глубина резкости у сканирующего электронного микроскопа намного больше, чем у любого оптического микроскопа. Подготовка образцов для наблюдения с помощью сканирующего электронного микроскопа относительно проста. Неметаллический биологический материал обычно обезвоживают и покрывают тонким слоем металлического золота перед тем, как поместить его в сканирующий электронный микроскоп.

Просвечивающий электронный микроскоп способен значительно увеличить изображение (до 1 миллиона раз) с эффективным разрешением в 0,1 нм. При использовании методов фотографического увеличения и проецирования увеличение может превышать 1 миллион раз и при этом довольно хорошо показывать детали. Хотя на небольшой площади можно увидеть гораздо больше деталей, подготовка ткани для просвечивающей электронной микроскопии гораздо более требовательна и трудоемка, чем для оптической микроскопии. (Типичная просвечивающая электронная микроскопия показана на рисунке 2-9.)

Наилучшим способом фиксации является применение фиксатора (обычно глутарового альдегида, за которым следует тетроксид осмия) на живую ткань или образец биопсии. Время с момента извлечения живой ткани до ее помещения в фиксатор не должно превышать 2 минуты, а боковой разрез ткани не должен превышать 1 мм. Тетроксид осмия действует в качестве фиксатора и в качестве красителя. Другие тяжелые металлы, включая свинец, могут использоваться в качестве так называемых *красителей*. Термин «краситель» может использоваться в узком смысле, потому что области, в которых концентрируются металлы, препятствуют прохождению электронов, создавая электронно-плотный вид, который проявляется в качестве темной области на конечном фотографическом снимке.

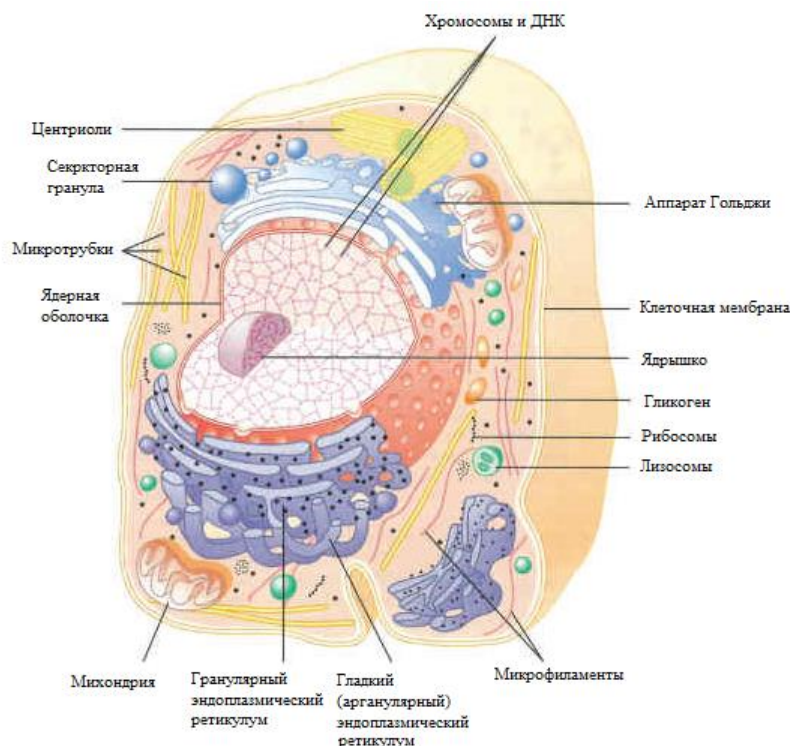


Рисунок 2-7. Общая организация клетки. Источник: адаптировано из Guyton and Hall, 2006г. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

После фиксации ткань обезвоживают и устанавливают в пластик для изготовления срезов. Срезы нарезают очень тонкими слоями (менее 30 нм), помещают в сетку и исследуют с помощью электронного микроскопа.

Изображение типичной клетки (Рисунок 2-7), которое видно через электронный микроскоп (см. Рисунок 1-2), также показывает большинство структур, описанных с помощью оптической микроскопии, но с гораздо большей детализацией. Типичная клетка, видимая в оптической микроскопии, состоит из ядра и цитоплазмы, окруженной клеточной мембраной. Ядро состоит из **ядрышка** и **материала хроматина**, из которого формируются **хромосомы** во время деления клетки. Мембрана, называемая ядерной оболочкой, окружает ядро. Цитоплазма содержит ряд структур или органелл, включая эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, митохондрии и пузырьки.

Клеточная мембрана **Структура мембраны**

Внешняя клеточная мембрана, также известная как плазмменная мембрана, и другие мембраны внутри клетки в основном состоят из фосфолипидов, белков и холестерина.

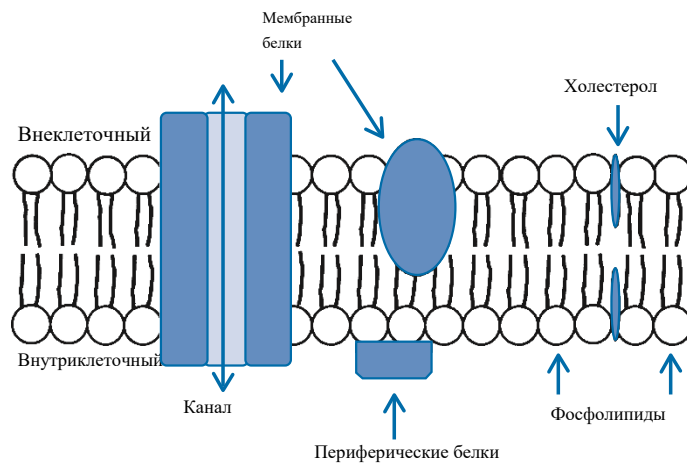


Рисунок 2-8. Модель жидкой мозаики клеточной мембраны и белков, связанных с мембраной.

Согласно модели жидкой мозаики, фосфолипиды обращены своими полярными (гидрофильными) конечностями в сторону белковых слоев, а их неполярные (гидрофобные) конечности обращены друг к другу в центре мембраны (Рисунок 2-8). Из-за гидрофобных свойств фосфолипидов, мембрана образует водонепроницаемый барьер, который отделяет внутреннюю часть клетки от ВЖ (внутриклеточной жидкости). Этот барьер защищает клетку, предотвращая простую диффузию воды и водорастворимых частиц. Плазматические мембраны содержат различные количества холестерина, который находится между молекулами фосфолипидов и регулирует текучесть и гибкость мембраны.

Белковый состав наружной клеточной мембраны чрезвычайно различен среди разных типов клеток, и эта вариация оказывает большое влияние на функциональные различия между клетками. Некоторые мембранные белки прочно встраиваются в мембрану среди фосфолипидов (Рисунок 2-8). Это цельные белки, и они могут быть расположены так, чтобы они полностью проходили через мембрану. Белки, которые подвергаются воздействию как цитозоля внутри клетки, так и внеклеточной жидкости, окружающей клетку, являются трансмембранными белками (Рисунок 2-8). Многие трансмембранные белки участвуют в транспортных процессах в целях переноса веществ через клеточную мембрану. На рисунке 2-8 трансмембранный белок образует канал, позволяющий проходить через клеточную мембрану. Белки могут встречаться в виде, связанном с поверхностью мембраны, и такие белки классифицируются как **периферические белки** (Рисунок 2-8). Большинство из них находятся на цитозольной поверхности мембраны, и их часто связывают с цельным белком.

Функции белков клеточной мембраны включают: (1) транспорт веществ через мембрану; (2) обеспечение участка связывания для веществ, находящихся во внеклеточной жидкости, таких как например гормоны; (3) вклад в формирование межклеточных соединений; (4) обеспечение ферментов активными участками, обращенными либо к цитозолю, либо к внеклеточной жидкости; и (5) идентификация или распознавание типа клетки или происхождения клетки другими клетками. Эти функции более подробно рассматриваются далее в этой главе.

Структурные модификации клеточной мембраны происходят в основном на свободной поверхности клеток (поверхности, не примыкающей к каким-либо другим клеткам). Эти модификации обычно увеличивают клеточную поверхность и предположительно функционируют в абсорбции или секреции. При рассматривании на электронном микрофотоснимке **полосатой или щеточной каймы**, видимой при рассматривании с использованием оптической микроскопии, обнаруживается, что они состоят из однородных выступов, похожих на пальцы, называемых **микроворсинками**.

Менее регулярные выступы, называемые стереоцилия, являются неправильно разветвленными расширениями клеточной цитоплазмы, которые являются неподвижными.

Подвижные реснички (киноцилия) представляют собой сложные вытянутые, похожие на пальцы выступы с поверхности клеток, которые встречаются в областях, где материал перемещается через поверхности, например в слизистой оболочке трахеи и маточных труб.

Каждая ресничка связана с базальным телом, которое напоминает центриоль, обычно видимую в цитоплазме всех клеток.

Межклеточные соединения и адгезия

Все позвоночные развиваются от деления одной клетки, оплодотворенной яйцеклетки. Одноклеточные организмы также развиваются путем деления одной родительской клетки. Когда родительская клетка одноклеточного организма делится, каждая получающаяся дочерняя клетка проходит свой собственный путь. В противоположность данному, дочерние клетки оплодотворенной яйцеклетки многоклеточного животного остаются едиными и дифференцируются в клетки, образующие разные ткани и далее, в конечном счете, формируется другое животное.

Способность множества отдельных клеток оставаться вместе и функционировать как ткань или орган зависит от локальных модификаций наружной клеточной мембраны. В некоторых случаях эти модификации просто физически соединяют одну ячейку с другой. В других случаях эти модификации соединяют ячейки и образуют проход для обмена между ними. Модификации клеточной мембраны влекут за собой очаговые скопления специфических мембранных белков, называемых *молекулами клеточной адгезии*. Участки клеточных мембран, принимающие участие в межклеточных соединениях, и адгезия получили свои названия после первоначального исследования при помощи оптической и электронной микроскопии.

На электронных микроснимках, *десмосомы* проявляются в виде локальных уплотнений смежных плазматических мембран с крошечными фибриллами, вращающихся от уплотнения в сторону цитоплазмы клетки (Рисунок 2-9). Десмосомы плотно связывают соседние клетки благодаря взаимодействиям между мембранными белками, простирающимися от поверхности клеточных мембран. Они видятся как единый участок или как более обширный поясоподобный круг, окружающий клетки.

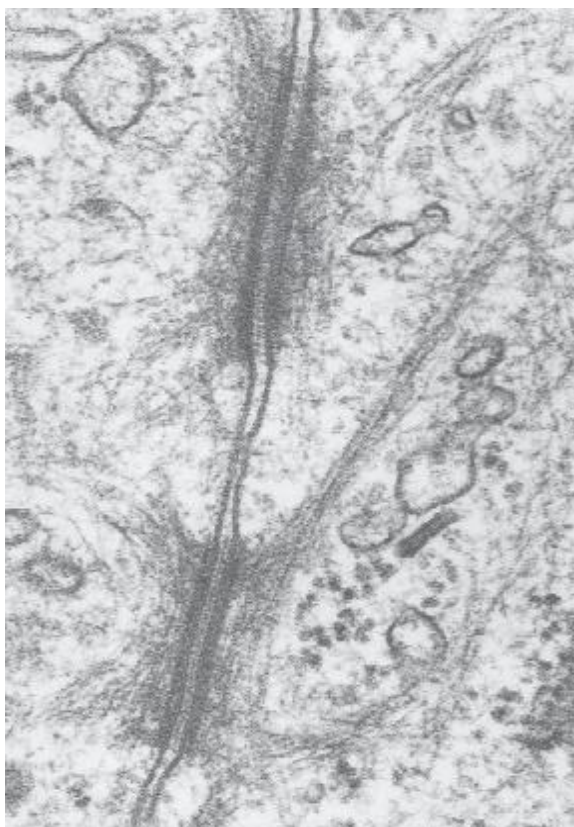


Рисунок 2-9. Просвечивающий электронный микроснимок двух демосом, соединяющих мембраны двух клеток. Источник: Dellmann and Eurell, 1998г. Воспроизведено с разрешения изд. John Wiley & Sons, Inc.

Плотные соединения выглядят как область или зона, где плазматические мембраны двух соседних клеток немедленно прилипают друг к другу. Они часто находятся чуть ниже свободной поверхности эпителиальных клеток. Каждое плотное соединение полностью проходит по периферии клетки на одном уровне. Плотные соединения ограничивают движение воды или растворенных веществ в пространстве между соседними клетками.

Щелевые контакты образованы мембранными белками, которые простираются между соседними клетками, образуя проход для обмена небольшими молекулами и ионами (Рисунок 2-10). Обмен ионами позволяет одной клетке влиять на электрическую активность соседней. Эти типы обменов имеют особое функциональное значение для сердечной мышцы и определенных типов гладких мышц в желудочно-кишечном тракте.

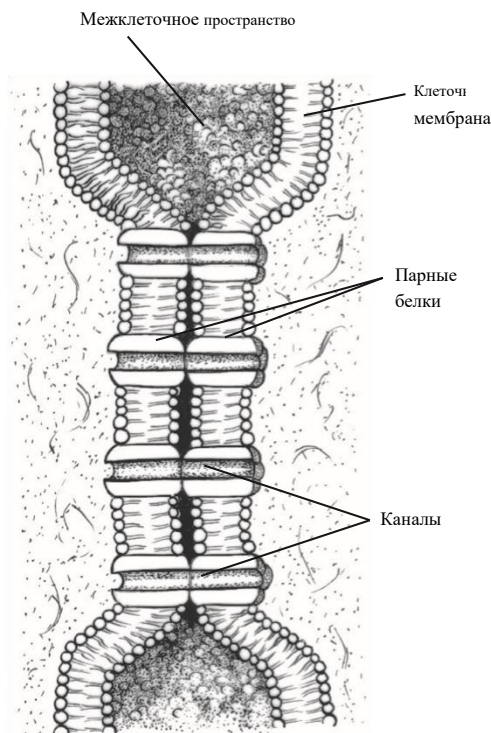


Рисунок 2-10. Две клеточные мембраны соединены в щелевом контакте белками, которые простираются между ними.

Транспорт через клеточные мембраны

Плазматическая мембрана и мембраны внутриклеточных органелл играют важную роль в определении того, что входит и выходит из клетки или ее органелл. Наша жизнь и жизнь животных зависят от этой способности контролировать то, что входит и выходит из клетки. Поэтому важно понять и оценить процессы мембранного транспорта, прежде чем обсуждать функции органов и систем животного. Транспорт в клетки и из них может происходить путем простой и облегченной диффузии, осмоса, активного транспорта, эндоцитоза или экзоцитоза. (Эндоцитоз и экзоцитоз описаны в начале этой главы.)

Простая и облегченная диффузия

Диффузия - это пассивный механизм. Это простое распределение вещества в растворяющейся среде, обычно в воде, таким образом, что концентрация вещества по всей среде становится равномерной. Диффузия происходит потому, что все молекулы и ионы имеют кинетическую энергию. Они сталкиваются друг с другом и отскакивают, становясь настолько рассеянными в растворителе, что повсюду появляется одинаковая концентрация. В растворах диффузия проходит из области с большей концентрацией частиц в область с более низкой концентрацией, поэтому говорят, что общая диффузия происходит вниз по **градиенту концентрации**. Скорость, с которой происходит транспорт, также определяется механизмом транспорта. Пассивные механизмы, которые используют движение частиц вниз по градиенту концентрации, обычно имеют самую большую скорость транспорта (от 10^7 до 10^8 ионов в секунду) по сравнению с активным транспортом (от 10^0 до 10^3 ионов в секунду) или облегченным транспортом (от 10^2 до 10^4 молекул в секунду).

Лишь немногие вещества, такие как кислород, углекислый газ и спирт, растворяются в мембране, то есть способны свободно осуществлять диффузию через липидный бислой

плазматических мембран. Такие молекулы должны быть жирорастворимыми. Некоторые лекарственные средства, такие как барбитураты, класс анестетиков, являются растворимыми в мембране. Если вещество не может свободно осуществлять диффузию через липидный бислой клеточной мембраны, его способность осуществлять диффузию в клетку или из нее зависит от некоторых других способов пересечения мембраны.

Нерастворимые в липидах вещества одного направления проходят через клеточную мембрану посредством трансмембранного белка или белков, которые образуют канал или проход через мембрану (Рисунок 2-8). Если имеется канал, который позволяет проходить данной молекуле, то говорят, что мембрана **проницаема** для молекулы. Степень проницаемости отдельного канала также может регулироваться такими факторами, как электрический потенциал через мембрану. Каналы, проницаемость которых изменяется в зависимости от электрического потенциала через мембрану, называются **электровентильными** или **потенциалозависимыми**. Изменение мембранного потенциала может привести к изменению конформации или конфигурации мембранного белка, что приводит к открытию или закрытию канала и последующему изменению уровню проницаемости в канал (Рисунок 2-11).

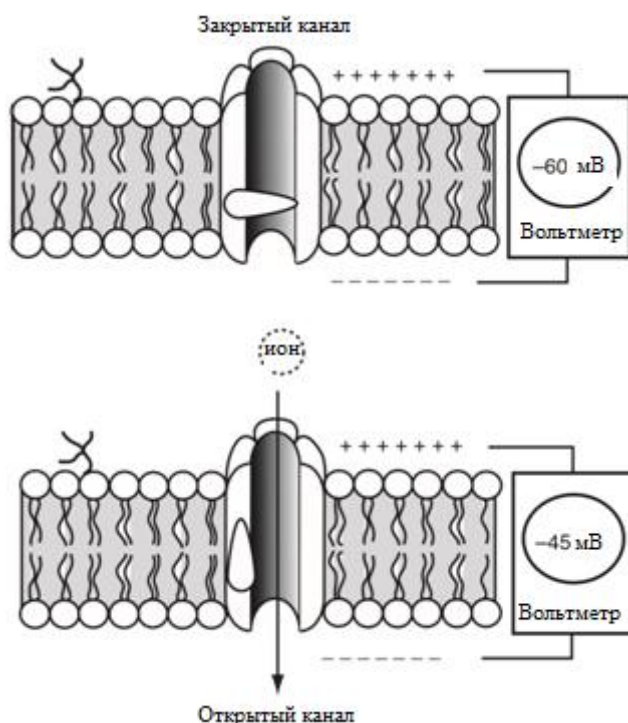


Рисунок 2-11. Электрически закрытый канал открывается и закрывается при изменении электрического потенциала через клеточную мембрану.

Ионы (атомы или радикалы, имеющие положительный или отрицательный заряд) не могут свободно диффузировать через липидный бислой плазматической мембраны. Требуется канал, который проницаем для данного иона, для того, чтобы ион диффузировал через клеточные мембраны. Большинство каналов проницаемы только для одного определенного иона или небольшого числа определенных ионов. Эта характеристика важна с клинической точки зрения, так как некоторые лекарства относительно специфичны для данного типа канала. Перемещение определенного иона через клеточные мембраны можно регулировать с использованием этих агентов. Например, с помощью таких лекарств можно регулировать внутреннее движение кальция в клетки сердца, и это является полезным при определенных типах аритмий сердца (нарушения электрической активности сердца).

Скорость и направление прохождения заряженного иона через канал зависит от двух факторов, которые могут действовать синергетически. То есть оба этих фактора могут оказывать одинаковое влияние на скорость и направление движения. Или они могут действовать антагонистически, когда каждый фактор оказывает противоположное другому влияние на скорость и направление движения. Одним из факторов является градиент концентрации между двумя сторонами мембраны для определенного иона. Вследствие диффузии ионы осуществляют полное движение через проницаемые каналы из областей с более высокой концентрацией в области с более низкой концентрацией. Вторым фактором является любой электрический градиент, генерируемый разностью концентраций среди других заряженных ионов с двух сторон мембраны. Во всех клетках животных концентрация заряженных ионов с двух сторон клеточной мембраны обычно происходит таким образом, что внутренняя часть клетки является отрицательной по сравнению с внешней (Рисунок 2-11). Чистый отрицательный заряд на внутренней стороне клетки препятствует внутренней диффузии отрицательно заряженных ионов (анионов), в то же время способствуя внутренней диффузии положительно заряженных ионов (катионов). Термин *электрохимический градиент* означает комбинированный эффект градиента концентрации и градиента электрического поля на скорость диффузии отдельного иона.

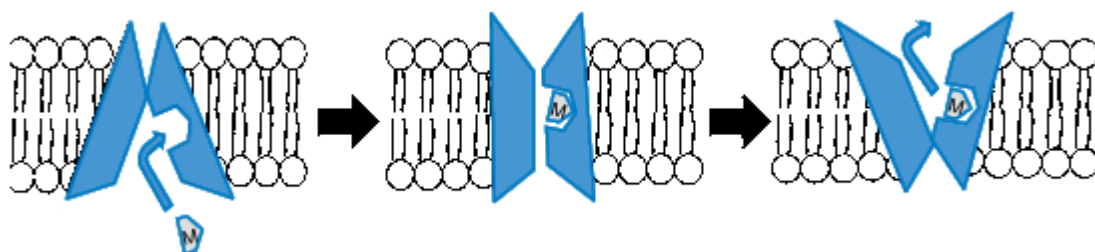


Рисунок 2-12. Облегченная диффузия раствора (обозначено как М) через клеточную мембрану под действием трансмембранного белка-носителя.

Облегченная диффузия - это то же самое, что и простая или свободная диффузия, в том, что она действует пассивно вниз по концентрации или электрохимическому градиенту. Однако для облегчения диффузии необходима *система-носитель* в мембране, чтобы способствовать пересечению. Система-носитель представляет собой трансмембранный белок, который связывает диффундирующую молекулу или молекулы на одной стороне мембраны, а затем переносит их на другую сторону, где высвобождаются транспортируемые молекулы (Рисунок 2-12). Движение или транспорт через мембрану, вероятно, влечет за собой изменение формы белка, но не требует прямого использования АТФ для получения энергии, как при активном транспорте.

Сахара, особенно глюкоза, зависят от облегчения диффузии в клетки путем соединения с белками-носителями при достижении липидного бислоя мембраны. Во многих типах клеток комплекс-носитель глюкозы транспортирует глюкозу вниз по концентрации градиента глюкозы внутрь клеточной мембраны. Здесь носитель высвобождает глюкозу, чтобы проникнуть в клетку. Носитель остается в мембране и переконфигурирует себя так, чтобы он был доступен для большей транспортировки. Другие вещества, помимо глюкозы, такие как аминокислоты, также зависят от облегчения диффузии через клеточные мембраны.

Скорость, с которой происходит облегченная диффузия, также зависит от количества белков-носителей, доступных в мембране. В случае глюкозы, скорость проникновения во многие клетки, такие как скелетные мышцы, значительно увеличивается с помощью гормона инсулина, который вырабатывается и высвобождается поджелудочной железой. Инсулин облегчает поступление глюкозы в скелетные мышцы, частично за счет увеличения количества белков-носителей в клеточной мембране этих клеток.

Осмос

Осмос - это движение воды через мембраны. Как и многие растворы, вода не диффундирует свободно через липидный бислой клеточных мембран, а скорее должна диффундировать через водные каналы, образованные трансмембранными белками. Эти белки называются **аквапоринами**. Если внутриклеточная жидкость внутри клетки имеет более высокую концентрацию недиффузионных растворов, чем межклеточная жидкость, омывающая клетку, вода будет поступать в клетку из межклеточной жидкости до тех пор, пока уровень концентрации не станет одинаковым на обеих сторонах мембраны. По мере поступления воды объем клетки увеличивается. Движущей силой, перемещающей воду из раствора с части с более низкой концентрацией раствора в сторону с более высокой концентрацией, является **осмотическое давление**.

Осмотическое давление водного раствора можно измерить с помощью U-образной трубки, в которой две стороны трубки разделены мембраной, проницаемой только для воды (Рисунок 2-13). Раствор с высокой концентрацией растворенного вещества помещается в одну сторону U-образной трубки, а дистиллированная вода - в другую. Гидростатическое давление - это давление, создаваемое жидкостью в результате действия силы тяжести. Сила осмоса перемещает воду через мембрану со стороны, содержащей дистиллированную воду, к стороне, содержащей раствор. Это движение продолжается до тех пор, пока гидростатическое давление, создаваемое увеличенной высотой столба жидкости на стороне раствора, не станет одинаковым с осмотическим давлением (Рисунок 2-13).

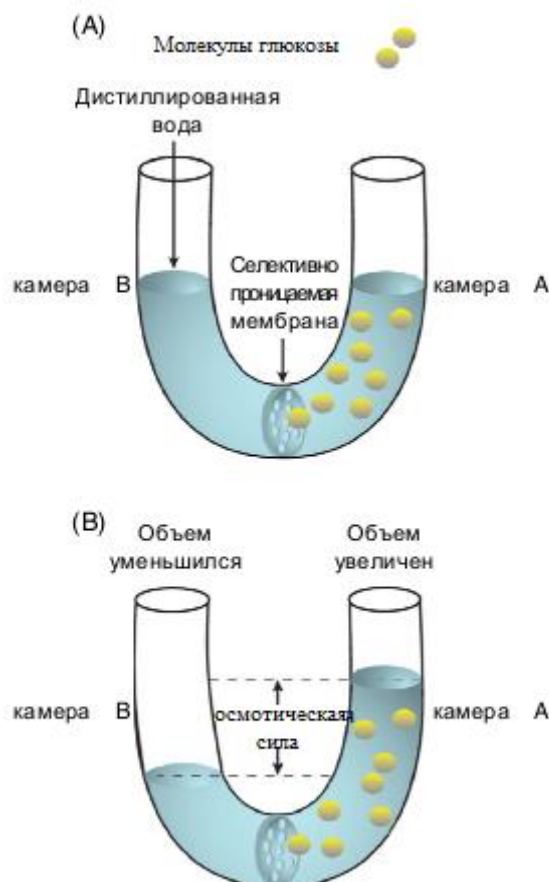


Рисунок 2-13. Осмос и осмотическое давление. Мембрана, непроницаемая для растворенных частиц, предотвращает их диффузию из камеры А в камеру В. Дистиллированная вода из камеры В мигрирует в камеру А, пока разница в высоте

водяных столбиков не станет равной осмотическому давлению раствора в камере А.

Единицы осмотического давления могут быть указаны в сантиметрах воды (высота водяного столба) или преобразованы в миллиметры ртутного столба (мм рт.ст.; высота ртутного столба, создающего равносильное количество гидростатического давления).

Осмотическое давление является важным механизмом поддержания клеточного объема, путем определения будет ли вода поступать или выходить из клеток. Если концентрация растворов на каждой из сторон мембраны одинакова, как это видно на клетках крови, то говорят, что внеклеточная или купальная жидкость является **изотонической** (изосмотической) по отношению к клеткам. Это означает, что осмотическое давление одинаково на обеих сторонах мембраны. 0,9% раствор натрия хлорида считается изотоничен с эритроцитами млекопитающих и по этой причине называется **нормальным** или **физиологическим раствором**. Обычный физиологический раствор можно использовать для увлажнения открытых тканей, таких как открытые раны, без повреждения клеток.

Если жидкость для купания имеет более низкое осмотическое давление, чем клетки, говорят, она является **гипотонической**, и вода имеет тенденцию пересекать мембрану и проникать в клетки. В случае эритроцитов в гипотонической плазме или в объеме воды вода попадет в эритроциты, что приведет к их набуханию и, в конечном итоге, разрыву - состоянию, называемому гемолизом. Если жидкость для купания является более концентрированной, чем цитоплазма клетки, то клетки будут терять воду и раствор станет **гипертоническим раствором**. Если эритроциты находятся в гипертонической плазме, они становятся морщинистыми, поскольку теряют воду, этот процесс называется кренацией. Что касается клеток млекопитающих, раствор, концентрированный на менее чем 0,9% хлорида натрия, считается гипотоническим; концентрированный на менее чем 0,9% хлорида натрия, называется гипертоническим; и, само собой, 0,9% раствор хлорида натрия является изотоническим.

Осмотическое давление раствора определяется количеством растворенных частиц: чем больше растворенных частиц в объеме жидкости, тем больше осмотическое давление. Количество частиц определяется **молярной концентрацией** раствора и количеством образовавшихся ионов, если растворенное вещество является электролитом. Например, глюкоза не является электролитом, имеющим одну частицу на молекулу, а хлорид натрия является электролитом, дающим две частицы (Na^+ и Cl^-) на молекулу при помещении в раствор. 1-молярный раствор хлорида натрия имеет в два раза больше осмотического давления, чем 1-молярный раствор глюкозы, поскольку в растворе хлорида натрия частиц больше в два раза.

Данные концепции осмоса и осмотического давления становятся важными, когда животным вводят внутривенную жидкость при таких проблемах со здоровьем как обезвоживание, анорексия, молочная лихорадка и диарея. Кроме того, они являются важными принципами в нормальном выполнении функций организма животных, таких как кровоток и лимфа, выведение продуктов жизнедеятельности через почки вместе с мочой, а также пищеварение и поглощение пищи. Все это описывается в последующих главах.

Активный транспорт

Некоторые молекулы и ионы могут перемещаться через клеточные мембраны (внутри или вне клеток) против концентрации или электрических градиентов. Используемый здесь термин *против* означает, что частицы движутся в направлении, противоположном направлению диффузии. Это движение через клеточную мембрану потребляет энергию, произведенную клеткой, и называется **активным транспортом**.

Наиболее признанным примером первичной системы активного транспорта является

калий-натриевый ($\text{Na}^+ - \text{K}^+$) насос. Этот насос на самом деле является мембранным белком, который также является ферментом. Белок обратимо связывает три иона Na^+ и два иона K^+ . Ферментативная активность этого белка позволяет ему гидролизовать АТФ для получения энергии. Прирост энергии заставляет белок изменить свою форму, таким образом, что Na^+ и K^+ перемещаются на другую сторону мембраны. Там ионы высвобождаются, и белок возвращается к своей первоначальной форме. Эти передвижения обобщены на рисунке 2-14. $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ насос или $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ АТФ, является компонентом мембраны всех клеток, и он всегда располагается в мембране, таким образом, что Na^+ выходит из клетки и K^+ перемещается внутрь клетки. Непрерывная работа этой транспортной системы является основным фактором поддержания внутриклеточной концентрации Na^+ на относительно низком уровне во всех клетках, тогда как внутриклеточная концентрация K^+ является относительно высокой во всех клетках.

Вторичный активный транспорт также требует наличия мембранного белка-носителя и клеточной энергии, но белки-носители не являются АТФ (ферментами, которые могут использовать АТФ напрямую). Поглощение глюкозы из просвета кишечника и просвета почечных канальцев эпителиальными клетками является примером вторичного активного транспорта.

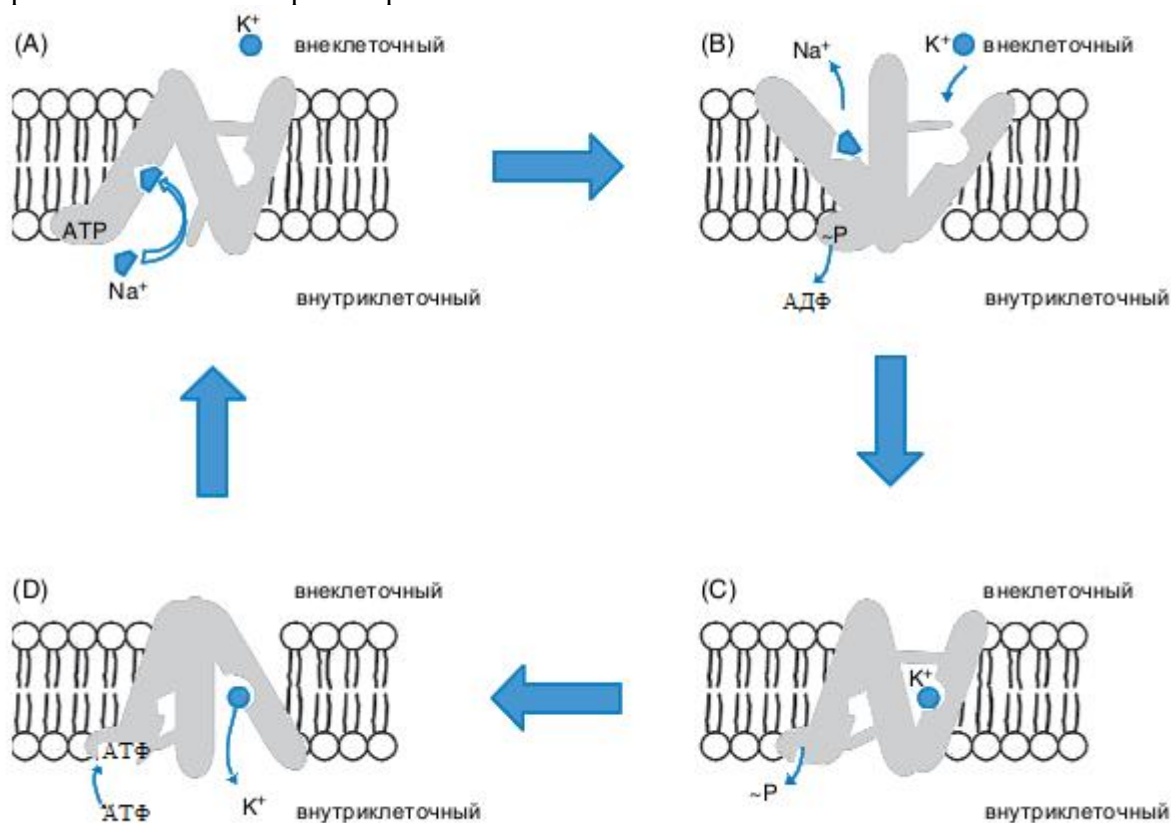


Рисунок 2-14. Схематическое представление гипотетической работы $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ насоса, $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ - АТФ. Значок Na^+ представляет три иона натрия, а значок K^+ представляет два иона калия.

В обоих типах эпителиальных клеток мембранный белок, выполняющий функции переносчика, находится в той части клеточной мембраны, которая обращена к просвету. Этот белок способен связывать Na^+ и глюкозу одновременно, когда оба они находятся в просвете. После связывания Na^+ и глюкозы белок меняет свою форму таким образом, что оба они перемещаются на противоположную сторону мембраны. Там они высвобождаются вовнутрь клетки. Этот транспорт может перемещать глюкозу против ее градиента концентрации из-за потенциальной энергии градиента концентрации для Na^+ .

Напомним, что низкая внутриклеточная концентрация Na^+ во всех клетках поддерживается благодаря непрерывной работе $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-АТФ}$. Таким образом, АТФ используется непосредственно для поддержания низкой внутриклеточной концентрации Na^+ , и эта энергия используется косвенно или во вторую очередь для переноса глюкозы.

Важная характеристика систем первичного и вторичного активного транспорта заключается в уровне их **специфичности**. В большинстве случаев данный транспортный белок переносит только особые ионы или молекулы. Например, $\text{Na}^+\text{-K}^+$ насос переносит только Na^+ и K^+ . Другие электролиты этой системой не переносятся.

Трансмембранный потенциал и возбудимые клетки

Мембранный потенциал покоя

Существует относительно небольшая разница в количестве заряженных ионов локально на противоположных сторонах наружной клеточной мембраны всех клеток животных. В большинстве условий (то есть в условиях покоя) наружная сторона клеточной мембраны имеет небольшой избыток положительных ионов (катионов), а внутренняя часть клеточной мембраны имеет небольшой избыток отрицательных ионов (анионов). Избыточные отрицательные и положительные заряды имеют тенденцию притягивать друг друга, поэтому они выстраиваются на каждой стороне мембраны, создавая **электрический потенциал** через мембрану. Измеримая разность напряжения на мембране - это **мембранный потенциал** (Рисунок 2-11). Размер мембранного потенциала бывает разным по типам клеток и составляет от -10 мВ (милливольт) до -100 мВ. Во многих нервных и мышечных клетках она составляет около -85 мВ. Это означает, что внутренняя часть мембраны на 85 мВ отрицательней, чем внешняя.

Концентрации различных катионов и анионов во внутриклеточной и внеклеточной жидкостях у нормальных, здоровых животных поддерживаются на относительно постоянном уровне. В результате две особенности мембраны в первую очередь определяют величину трансмембранного потенциала. Это транспортные механизмы, доступные для перемещения катионов и анионов через мембрану и проницаемость мембраны для различных ионов.

Напомним, что все клеточные мембраны содержат $\text{Na}^+ \text{--} \text{K}^+$ насос или систему $\text{Na}^+ \text{--} \text{K}^+ \text{--} \text{АТФ}$ (Рисунок 2-14). Общий эффект системы $\text{Na}^+ \text{--} \text{K}^+ \text{--} \text{АТФ}$ - это постоянное движение Na^+ из клетки и K^+ в клетку. Система фактически вытесняет три иона Na^+ в соотношении на каждые два иона K^+ , которые движутся внутрь. Эта разница способствует суммарному отрицательному заряду внутри мембраны.

Клеточные мембраны в состоянии покоя относительно непроницаемы для Na^+ (и белков, которые имеют тенденцию быть анионными), но достаточно проницаемы для K^+ . Хотя некоторое количество Na^+ имеет тенденцию просачиваться обратно в клетку по градиенту концентрации, относительно низкая проницаемость мембраны для Na^+ и непрерывная работа насоса $\text{Na}^+ \text{--} \text{K}^+$ поддерживают внутриклеточную концентрацию Na^+ (10 мэкв/л) меньше, чем во внеклеточной жидкости (140 мэкв/л).

Напротив, внутриклеточная концентрация калия (140 мэкв/л) намного превышает его внеклеточную концентрацию (5 мэкв/л). Поскольку клеточная мембрана достаточно проницаема для K^+ , она может свободно диффундировать из клетки вниз по градиенту концентрации. Этот выход положительно заряженного катиона является основным фактором относительного избытка отрицательно заряженных ионов на внутренней стороне мембраны. Важность этого выхода K^+ подтверждается результатами изменений концентрации внеклеточного K^+ на электрическую активность сердца. Аномальное увеличение объема внеклеточной концентрации K^+ , которое к примеру может возникнуть при заболеваниях почек, часто связано с аномальной электрической активностью сердца (сердечная аритмия), что может принести угрозу для жизни человека. Натрий и калий являются основными детерминантами мембранного потенциала обычной клетки,

находящейся в состоянии покоя. Однако в некоторых типах клеток и при определенных условиях проницаемость мембраны для других ионов, следовательно, прохождение этих ионов через мембрану, может вносить значительный вклад в потенциал мембраны. Например, если проницаемость мембраны для Cl^- увеличивается, Cl^- диффундирует в клетку по градиенту концентрации, и внутренняя часть клетки становится более отрицательной.

Возбудимые клетки и потенциалы действия

Нервные и мышечные клетки являются **возбудимыми клетками**. Их потенциал клеточной мембраны может подвергаться быстрому, но кратковременному изменению электрического потенциала в ответ на надлежащий стимул, таким образом, что внутренняя часть клеточной мембраны является более положительной, чем внешняя. Это явление известно как **потенциал действия** (Рисунок 2-15).

Мембранный потенциал покоя описывается как **деполяризация** мембраны, потому что в течение этого периода мембранный потенциал близок к нулю.

Изменения мембранного потенциала во время потенциала действия обусловлены быстрыми изменениями проницаемости мембраны для различных ионов и прохождение этих ионов через мембрану.

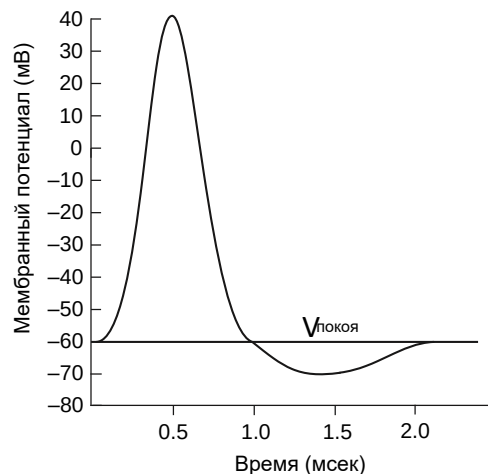


Рисунок 2-15. Потенциал действия нерва.

Быстрые изменения проницаемости обусловлены открытием и/или закрытием мембранных каналов (то есть каналов, образованных трансмембранными белками). Сам канал может реагировать на физические, химические или электрические стимулы, и реакция канала является связующим звеном между пороговыми стимулами и потенциалами действия. Стимул к клетке может привести к тому, что мембранный потенциал становится более или менее отрицательным. Может быть несколько стимулов, которые последовательно испытываются в клетке. Если все эти стимулы вместе способны привести к тому, что мембрана станет менее отрицательной, и в состоянии канала достаточно изменений, чтобы вызвать быстрое изменение мембранного потенциала, то это называется **пороговым стимулом**, потому что клетка достигла порогового потенциала для возникновения потенциала действия.

Когда потенциал действия возникает на отдельном участке на возбудимой клетке, мембранный потенциал смежных областей вдоль мембраны той же клетки также терпит изменения. Изменение потенциала в прилегающей области связано с движением заряда (ионов) между двумя областями (Рисунок 2-16).

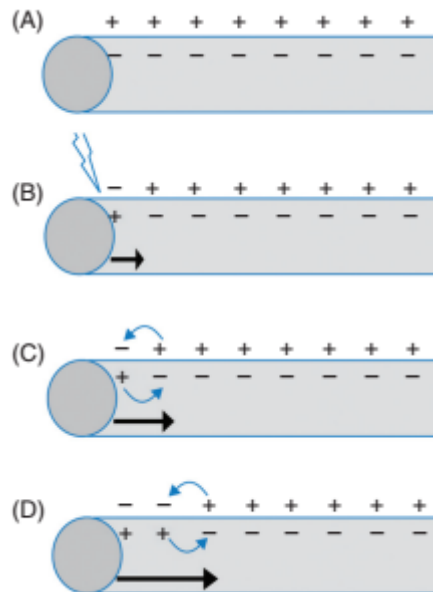


Рисунок 2-16. Распространение потенциала действия. (А) Мембранный потенциал покоя. (В) Начальный порог стимула. (С и D) Распространение. Черные стрелки указывают направление потенциала действия по отношению к прилегающей мембране, испытывающей порог стимула.

Если у мембраны в прилегающей области имеются мембранные каналы, чувствительные к изменению напряжения (потенциалзависимые каналы), и если изменение мембранного потенциала в прилегающей области достигает порогового потенциала (мВ), то в прилегающей области возникает еще один потенциал действия. Этот процесс может повторяться снова и снова таким образом, что ряд потенциалов действия перемещается по мембранной поверхности клетки (Рисунок 2-16). Это движение потенциалов действия называется **распространением** потенциала действия. Этот вид распространения типичен для всех возбудимых клеток (мышечных и нервных).

Нарушение активности мембранных каналов может препятствовать потенциалу действия и их распространению. Например, распространение потенциалов действия в периферических нервах зависит от быстрого открытия потенциалозависимых Na^+ -каналов. Местные анестетики, такие как лидокаин, способны блокировать эти потенциалозависимые Na^+ -каналы при применении вдоль периферического нерва и предотвращать распространение потенциала действия. Результатом является потеря чувствительности (анальгезия) и двигательной функции в области, снабжаемой нервом.

Мембранные рецепторы и внутриклеточные импульсы

Клеточная мембрана защищает клетку от внеклеточной среды, ограничивая обмен между внутриклеточным и внеклеточным пространством жидкости. Тем не менее, клетки также должны быть способны обнаруживать присутствие определенных химических веществ во внеклеточной жидкости и изменять соответствующие внутриклеточные функции, при наличии этих химических веществ. Эти способности необходимы для связи между отдельными нервными клетками, между нервными и мышечными клетками, а также между клетками эндокринных желез и клетками, на которые влияют гормоны, выделяемые эндокринными железами. Распознавание определенного химического вещества во внеклеточной жидкости и реакция на его присутствие основаны на взаимодействии химического вещества и мембранного белка. **Лиганд** - общий термин, применяемый к любому химическому веществу, которое способно взаимодействовать или

связывать к мембранному белку или мембранному рецептору. Важными характеристиками отношений лиганд-рецептор (ЛР) являются обратимость, специфичность, сродство и насыщенность. В дальнейшем мы опишем характеристики всех ЛР-взаимодействий, но сосредоточим внимание на наружном слое клетки или рецепторах мембраны клетки. Способность химического вещества проходить через мембрану клетки будет определять, связывается ли он с рецептором на наружном слое клетки или внутри клетки.

Связь лиганда с мембранным рецептором обычно *обратима*, поскольку взаимодействие происходит из-за относительно слабых химических притяжений ($L + R \rightleftharpoons LR$). Слабость этой связи также является причиной некоторых других характеристик соотношения ЛР. Мембранные рецепторы могут связываться только с ограниченным числом конкретных лигандов или химических веществ; то есть рецепторы демонстрируют *специфичность* по отношению к определенным лигандам. Например, даже если рецептор способен связывать любые два лиганда, сродство или сила связывания между рецептором и лигандом может быть сильнее для одного лиганда и слабее для другого. Лиганды, которые образуют прочную связь с рецептором, описываются как имеющие высокое сродство к рецептору. **Константа диссоциации** (K_d) - это термин, используемый в биологии и фармакологии для описания вероятности разделения двух объектов на их отдельные субъединицы ($LR \rightarrow L + R$). Таким образом, K_d является обратной величиной константы ассоциации (K_a), которая описывает вероятность объединения двух объектов ($L + R \rightarrow LR$). При описании сродства лиганда к рецептору, чем больше сродство, тем меньше K_d .

Количество рецепторов мембраны клетки в любой клетке или клеточной популяции является конечным. Таким образом, можно обеспечить достаточное количество лиганда, чтобы все молекулы рецептора имели примкнувшие к ним лиганды. Рецептор называется занятым, когда к нему примыкает лиганд. Когда все рецепторы заняты лигандом, имеет место их *насыщение*.

Указанные концепции и характеристики лигандов и рецепторов являются основой для множества фармацевтических агентов. Например, β -адреноблокаторы - это лиганды, которые связываются с β -адренергическими рецепторами, но не осуществляют какую-либо биологическую реакцию. Однако, связывание любого другого лиганда предотвращается поскольку β -блокатор занимает рецептор. Таким образом, β -блокаторы используются, когда необходимо уменьшить биологическую активность стимуляции β -адренергических рецепторов. Связывание β -блокатора с β -рецептором не позволяет нормальным эндогенным агентам (адреналину и норэпинефрину) связываться с рецептором и вызывать возникновение биологической реакции.

Связывание лиганда с мембранным рецептором - это только первый шаг в процессе, посредством которого химическое вещество во внеклеточной жидкости может изменять функцию клетки, не проникая в нее. Второй этап зависит от типа мембранного рецептора. В некоторых случаях рецептор мембраны клетки также является мембранным каналом. Связывание лиганда с этими типами рецепторов связано с изменением проницаемости канала; следовательно, эти каналы описываются *управляемыми лигандами*. Другие мембранные рецепторы также являются ферментами, которые активируются связыванием лиганда. Эти ферменты имеют активные участки, обращенные внутрь клетки, поэтому внутриклеточные функции изменяются в результате взаимодействия ЛР. Вещества, которые связываются с рецепторами или каналами на внешней поверхности клетки обычно являются гидрофильными и не способны проникать в плазматическую мембрану клетки. Связывание лиганда может также активировать рецепторы, которые функционируют в качестве протеинкиназы. Киназа - это фермент, который добавляет фосфатные группы (**фосфорилирование**) в определенные аминокислотные остатки, обычно это серин/треонин или тирозин. В противоположность этому, фосфатаза - это фермент, который удаляет фосфатные группы. Связывание инсулина с димеризованным

рецептором инсулина, трансмембранной рецепторной тирозинкиназой, инициирует фосфорилирование тирозина в цитоплазматической части рецептора, а также фосфорилирование других белков, которые рекрутируются для облегчения биологического воздействия взаимодействия ЛР.

Другой способ, которым функция клетки может быть изменена после того, как лиганд связывает мембранные рецепторы, включает другую специфическую группу мембранных белков, известных как **G-белки**. G-белки представляют собой гетеротримерные связывающий гуаниновые нуклеотиды белки, состоящие из альфа (α), бета (β) и гамма (γ) субъединиц внутри клеточной мембраны и тесно связанные с определенными рецепторными белками. Рецепторы, связанные с G-белками, называются сопряжёнными с G-белком рецепторами, и уникальны в том смысле, что они имеют семь трансмембранных доменов (Рисунок 2-17). Сопряжённые с G-белком рецепторы можно классифицировать на основании внутриклеточного ответа, который вызывается связыванием лиганда с рецептором. После связывания лиганда G-белки действуют как промежуточные звенья в цепи событий между сопряжёнными с G-белком рецепторами и клеточным ответом (Рисунок 2-18).

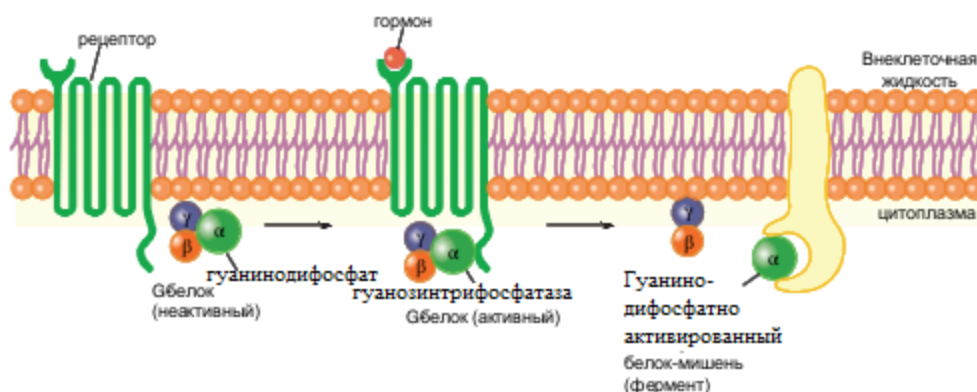


Рисунок 2-17. Лиганды для рецепторов, связанных с G-белком, обычно представляют собой гидрофильные вещества, которые не способны проникать через плазматическую мембрану, включая многие белковые и пептидные гормоны. Связывание лиганда с рецептором приводит к тому, что неактивный α , β и γ G белковый комплекс связывается с рецептором и активируется путем замены гуанизинтрифосфата (ГТФ) на гуанинодифосфат (ГДФ). Связанная с ГТФ α -субъединица затем диссоциирует от других субъединиц G-белка и способна взаимодействовать с мембранно-связанными белками-мишенями (ферментами), которые инициируют внутриклеточные сигналы. Источник: адаптировано из Guyton and Hall, 2006г. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

В противоположность этому, лиганды, которые связываются с внутриклеточными рецепторами, способны запустить процесс транскрипции генов (Рисунок 2-19). Эти лиганды, которые часто являются стероидными гормонами, являются гидрофобными и способны легко перемещаться по плазматической мембране после транспортировки через кровь и внеклеточную жидкость белком-носителем. Разнообразие внутриклеточных реакций, включая вторичные мессенджеры и транскрипцию генов, а также усиление сигнала, создаваемого взаимодействием ЛР, являются отличительными признаками трансмембранных рецепторов, включая рецепторы протеинкиназы и сопряжёнными с G-белком рецепторами.

Сопряжённые с G-белком рецепторы классифицируются как модифицирующий или **циклический аденозинмонофосфатный (цАМФ)** сигнальный путь или фосфатидилинозитольный сигнальный путь. **Аденилатциклаза** представляет собой фермент клеточной мембраны, активность которого регулируется ЛР-взаимодействиями. В некоторых случаях фермент также действует как рецептор клеточной мембраны, но в

других случаях фермент связан с рецептором через G-белок. Аденилатциклаза катализирует внутриклеточное образование цАМФ, который, в свою очередь, может активировать внутриклеточные киназы. Активированные киназы могут активировать другие внутриклеточные белки для изменения клеточной функции. В этой общей схеме говорят, что цАМФ является **вторым мессенджером** в том смысле, что он передает химический сигнал от мембраны внутрь клетки. Соединение определенных субюнитов G белка с цАМФ определяет биологическое воздействие связывания лиганда на вторые мессенджеры.

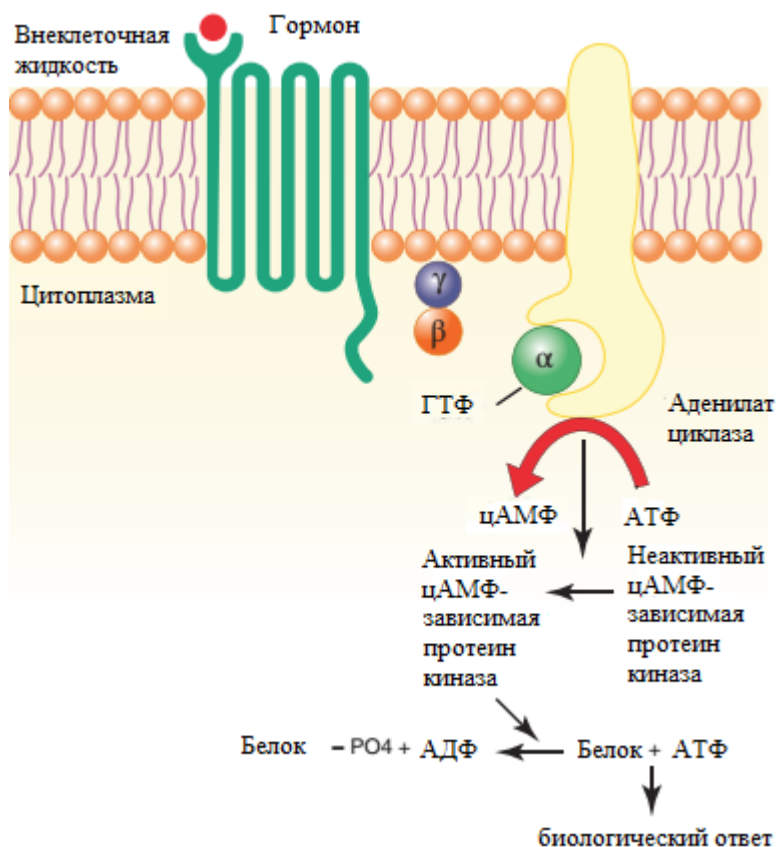


Рисунок 2-18. После связывания лиганда G-белки, связанные с мембранным рецептором, могут способствовать увеличению или уменьшению связанной с мембраной ферментативной активности, открытию или закрытию мембранных каналов, с многочисленными внутриклеточными воздействиями в результате вторичных мессенджеров, вызванных взаимодействием лиганд-рецептор. На этом рисунке G-белок стимулирует систему аденилатциклаза-цАМФ и называется G_{as} -белком, поскольку α -субъединица является стимулирующей. Белок G_{as} катализирует превращение цитоплазматического трифосфата аденозина (АТФ) в циклический монофосфат аденозина (цАМФ). Это активирует цАМФ-зависимую протеинкиназу, которая фосфорилирует специфические белки в клетке и запускает биологический ответ на лиганд из клетки. АДФ, аденозиндифосфат; ГТФ, гуаназинтрифосфатаза. Источник: адаптировано из Guyton and Hall, 2006г. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

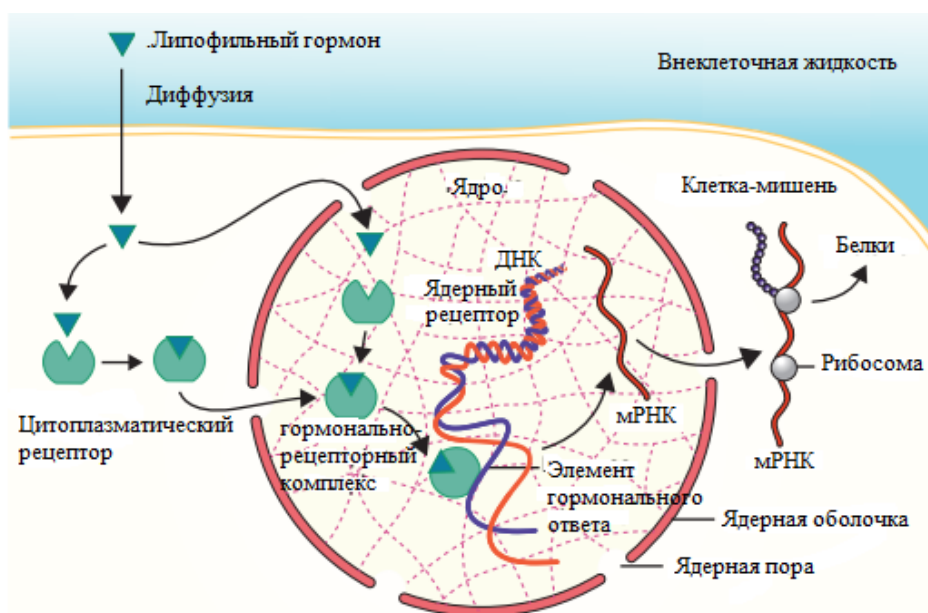


Рисунок 2-19. Липофильные лиганды, такие как стероидные гормоны, взаимодействуют с внутриклеточными рецепторами в клетках-мишенях. После того, как гормон связывается с рецептором в цитоплазме, либо в ядре, он часто димеризуется (не показано), а гормональный рецепторный комплекс (ГРК) связывается с элементом гормонального ответа (ЭГО) в промоторной области ДНК. Взаимодействие ГРК-ЭГО может активировать или ингибировать транскрипцию генов. На этом рисунке активирована транскрипция генов, образование мРНК и синтез белка. Источник: адаптировано из Guyton and Hall, 2006г. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

Субъединицы G-белка вместе с сопряжённым с G-белком рецептором будут определять биологическое воздействие связывания лиганда со вторыми мессенджерами. Если рецептор связан с субъединицей $G\alpha_i$, воздействие будет происходить в виде уменьшения активности аденилатического цикла; и наоборот, $G\alpha_s$ – связанный сопряженный с G-белком рецептор будет увеличивать активность аденилатциклазы, таким образом увеличивая или уменьшая образование цАМФ в клетке (Рисунок 2-18). В другом случае, сопряженные с G-белком рецепторы, которые взаимодействуют с $G\alpha_q$ -ассоциированными G-белками, будут инициировать активацию фосфолипазы C (PLC) внутри плазматической мембраны. PLC гидролизует фосфатидилинозитол-4,5-бисфосфат (PIP_2) в два вторичных мессенджера: **инозит-1,4,5-трифосфат (IP_3)** и **диацилглицерол (DAG)**. IP_3 приведет к высвобождению кальция из гладкой эндоплазматического ретикула. Активация киназы является стандартным следствием связывания $G\alpha_s$ - и $G\alpha_q$ -ассоциированного рецептора-лиганда. Протеинкиназа A (PKA) представляет собой цАМФ-зависимую киназу, активность которой зависит от доступности цАМФ в клетке, а протеинкиназа C (PKC) активируется DAG. Активность киназы после связывания ЛР ответственна за большую часть различной передачи сигнала в клетке, а также за завершение сигнала. Примеры гормонов, в которых используются сопряженные с G-белком рецепторы, включают все белковые и пептидные гормоны (за исключением паратиреоидного гормона, глюкагона и лютеинизирующего гормона), модифицированные гормоны, полученные из жирных кислот (за исключением простагландинов), и некоторые гормоны, производные аминокислот (за исключением адреналина). Эти гормоны подробно рассматриваются в главе 13.

Мембранные белки также могут действовать как участки рецепторов для прикрепления вызывающих болезни агентов, таких как вирусы. Некоторые вирусы связываются с соответствующими рецепторами мембраны клетки на чувствительных

клетках, которые затем эндоцитозуют комплекс вирусного рецептора. Это позволяет обеспечить средствами, при помощи которых вирус может заразить чувствительную клетку.

Цитоплазма и цитоплазматические органеллы

Цитоплазма

Цитоплазма - это материал, заполняющий внутреннюю часть клетки и содержащий внутриклеточные органеллы и ядро (Рисунок 2-7). **Органеллы** - это внутриклеточные структуры, организованные для выполнения определенной функции внутри клетки. К ним относятся аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум (гладкий и неровный), митохондрии, центриоли, свободные рибосомы, лизосомы, пероксисомы и различные кристаллы, гранулы и капли (ранее обобщенно называемые включениями). **Цитозоль** является относительно жидким компонентом цитоплазмы; органеллы расположены внутри цитозоля с помощью сложной системы внутриклеточных нитей и микротрубочек, называемых **цитоскелетом**.

В жидком цитозоле растворены или суспендированы различные белки, сахара и соли. Многие из белков являются ферментами, которые функционируют в метаболической деятельности клетки. Внутри некоторых клеток находятся белки, которые функционируют как лиганды, связывающие цитозольные рецепторы, которые получили доступ к цитозолю после прохождения через клеточную мембрану.

Аппарат Гольджи

Аппарат Гольджи различается размером и расположением в клетках разных тканей, но обычно выглядит как стопка сплюснутых мембранных мешочков (ламеллы) возле ядра (Рисунок 2-7). Он функционирует в качестве участка прохождения финальных стадий синтеза и комплектования продуктов жизнедеятельности клетки. Внутри аппарата Гольджи затем продукты жизнедеятельности размещаются в мембранном везикуле для временного хранения в клетке или для транспорта в плазму мембраны, где эндоцитоз выводит их во внеклеточную жидкость в качестве продукта жизнедеятельности. В аппарате Гольджи могут образоваться мукополисахариды, а также гликопротеины окончательно синтезируются здесь в виде комбинаций углеводов и белков, которые были транспортированы в аппарат Гольджи гладким и неровным эндоплазматическим ретикулумом.

Эндоплазматический ретикулум и рибосомы

Эндоплазматический ретикулум представляет собой мембранную сеть в цитоплазме клетки (Рисунок 2-7). Впервые он был описан в эндоплазме (самой глубокой цитоплазме в клетке), что привело к получению названия эндоплазматический ретикулум. Несмотря на свое название эндоплазматический ретикулум, он имеется во всех частях цитоплазмы и может неразрывным с внешней ядерной мембраной. Эндоплазматический ретикулум имеет форму канальцев и листочков, с редкими увеличенными мешочками или пузырьками, называемыми **цистернами**.

На некоторых участках эндоплазматический ретикулум связан с рибосомами, которые располагаются вдоль мембраны в похожем на шарики виде. Гранулярный или **неровный эндоплазматический ретикулум** (Рисунок 1-2 и 2-7) является эндоплазматическим ретикулумом, связанным с рибосомами, и участвует в синтезе белка. У агранулярного или **гладкого эндоплазматического ретикулума** нет рибосом и связан с синтезом липидов, включая холестерин и фосфолипиды. Эндоплазматический ретикулум также может служить внутриклеточным хранилищем кальция. Второй мессенджер IP₃

связывается с рецепторами IP₃, высвобождая кальций в цитозоль.

Митохондрии

Митохондрии представляют собой яйцевидные органеллы длиной около 10 мкм. Двойная мембрана митохондрии с кристами, выступающими внутрь, обеспечивает наличие большого участка для прикрепления ферментов (Рисунок 1-2 и 2-7). Исследования фрагментированных митохондрий показывают, что в митохондриях обнаружены все ферменты, связанные с окислением питательных веществ вплоть до углекислого газа, АТФ и воды. Таким образом, все ферменты и коферменты, участвующие в цикле *трикарбоксиловой кислоты* (также называемом циклом Кребса или циклом лимонной кислоты), в значительной степени локальны в отношении к митохондриям.

Окисление во время цикла трикарбоксиловой кислоты высвобождает пары диоксида углерода и атома водорода (H₂). H₂ поставляет свои электроны в систему транспорта митохондриальных электронов, чтобы запустить серию реакций восстановления, финальной стадией которых является образование воды и накопление энергии в форме АТФ. АТФ образуется в результате окислительного фосфорилирования АДФ (*аденозиндифосфата*), который добавляет одну молекулу неорганического фосфата в АДФ, создавая соединение с более высоким содержанием энергии. Энергия, включенная в АТФ, становится доступной для любой клеточной активности, которая требует энергии, такой как синтез белка, сокращение мышц и активный транспорт. Энергия выделяется при реконверсии АТФ в АДФ и неорганический фосфат. Большинство клеточных процессов, требующих энергии, происходят вне митохондрий.

Поскольку митохондрии производят энергию для клетки, из этого следует, что чем больше митохондрий в клетке, тем более активной может быть клетка. Митохондриальное производство АТФ зависит от кислорода, поэтому высокоактивные клетки также нуждаются в готовом запасе кислорода. Ферменты гликолитического пути могут продуцировать АТФ без кислорода в цитоплазме, используя глюкозу в качестве субстрата. Однако этот путь менее эффективен, чем производством митохондрий; при его помощи производится меньше АТФ в расчете на молекулу субстрата.

Митохондрии имеют собственную ДНК и РНК для размножения. Эта ДНК наследуется во время оплодотворения от цитоплазматического вклада ооцита, поэтому ее называют материнской ДНК. Размножение митохондрий может стимулироваться повышенным спросом на клеточную энергию и не зависит от клеточного деления. Митохондрии также осуществляют частичный синтез белков и липидов и имеют свои собственные рибосомы. Первым и ограничивающим скоростью этапом синтеза стероидных гормонов является расщепление боковой цепи холестерина до прегненолона в митохондриях.

Лизосомы

Лизосомы - это мембраносвязанные везикулы пищеварительных (гидролитических) ферментов. Они крупнее рибосом, но меньше митохондрий по размеру и их диаметр составляет от 0,25 до 0,75 мкм. Лизосомы происходят из эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи. Они содержат множество ферментов, которые разрушают все типы биологических молекул. Обычно мембрана лизосомы предотвращает воздействие лизосомальных ферментов на молекулы внутри цитоплазмы. Однако в определенных условиях ферменты высвобождаются в цитозоль, который затем может лизировать (разрушать) саму клетку.

Цитоплазматические везикулы, образованные фагоцитозом внеклеточного материала, могут сливаться с лизосомами, что позволяет ферментативное расщепление содержимого везикулы, защищая саму клетку от лизиса. Белые кровяные клетки, которые действуют как макрофагоциты, фагоцитируя бактерии, мертвые ткани и поврежденные

клеточные остатки, содержат много лизосом. Лизосомы также поглощают и разрушают внутриклеточные органеллы. Это методы, с помощью которых отдельные клетки могут удалять и восстанавливать компоненты своих поврежденных частей. Единственные клетки млекопитающих, которые, как известно, не содержат лизосом, - это эритроциты.

Когда клетки содержат неактивные лизосомы, это может привести к возникновению болезней. Примером является болезнь Помпе, при которой лизосомы не могут переваривать гликоген. Кроме того, изменения, вызванные солнечными ожогами, происходят, когда ультрафиолетовое излучение солнца разрушает лизосомы в клетках кожи.

Другие структуры

Пероксисомы меньше лизосом по размеру и чаще всего встречаются в клетках печени и почек. Пероксисомы содержат ферменты, ответственные за расщипление липидов, спиртов и различных потенциально токсичных веществ. В пероксисоме в результате ферментативного действия образуется перекись водорода. Другие ферменты, которые содержатся в пероксисоме, быстро разрушают потенциально токсичную перекись водорода для того, чтобы защитить клетку.

Микротрубочки, промежуточные филаменты и микрофиламенты представляют собой палочковидные органеллы, из которых формируется **цитоскелет**, который в первую очередь функционирует для определения формы клетки и способствует ее подвижности.

Микротрубочки разбросаны по всей цитоплазме в большинстве клеток и являются самым большим и самым жестким из трех компонентов цитоскелета (Рисунок 2-20). Микротрубочки представляют собой веретенообразные волокна в клеточном делении, подвижные элементы в ресничках и помощники транспорта молекул в некоторых клетках, например, в процессах нейронов (нервных клеток).

Промежуточные филаменты в основном обнаруживаются в связи со специализированными межклеточными соединениями, такими как десмосомы (Рисунок 2-9).

Микрофиламенты тоньше, чем микротрубочки, но они составляют большую часть цитоскелета. Микрофиламенты состоят из актина, белка, участвующего в процессе движения клетки и сокращения мышц.

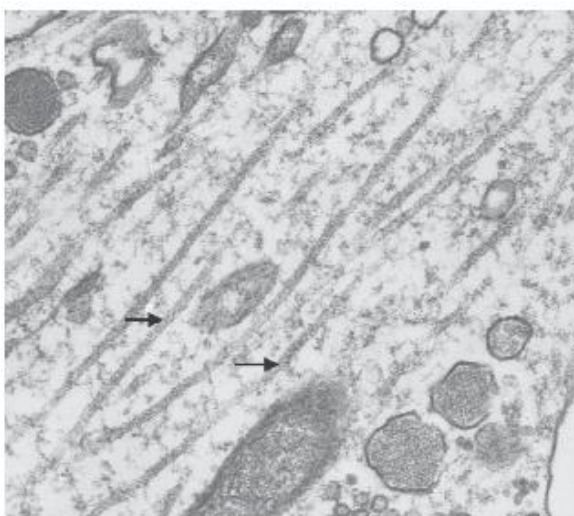


Рисунок 2-20. Микротрубочки в аксонах нейросекреторных нейронов. Источник: Dellmann and Eurell, 1998г. Воспроизведено с разрешения изд. John Wiley & Sons, Inc.

Центриоли – это короткий цилиндр шириной около 0,2 мкр и длиной около 0,4 мкр. Центриоли, которые обычно состоят из девяти триплетов микротрубочек, обычно

встречаются в основе ресничек, где они называются базальными телами. Пара центриолей, centrosома, также встречается во всех клетках вблизи ядра и организует микротрубочки, которые образуют митотическое веретено во время деления клетки.

Ядро

Строение ядра

Ядро содержит генетический материал клетки, с кодами в молекулах ДНК. С помощью оптической микроскопии ДНК и связанные с ней белки рассматриваются как более диффузно окрашенный **хроматин** в неделящейся клетке и как **хромосомы** в делящейся клетке. Ядра соматических клеток содержат информацию, необходимую для определения формы и структуры новых клеток, а ядра половых клеток содержат информацию, необходимую для определения характеристик нового индивида. **Ядрышко** в большинстве случаев состоит из пучковидной ДНК для транскрипции рРНК, процессинга и сборки рибосом; ядрышко видится как плотно окрашенное сферическое тело в ядре (Рисунок 1-2 и 2-7).

Ядерная оболочка (Рисунок 2-7 и 2-19), которая окружает ядро клетки, состоит из двух отдельных мембран, разделенных расстоянием примерно в 20 нм. Наружная мембрана непрерывна с эндоплазматическим ретикуломом. Поры (небольшие промежутки или разрывы) в ядерной оболочке позволяют осуществлять обмен между протоплазмой ядра (нуклеоплазмой) и цитоплазмой вне ядра, включая движение РНК, синтезированной в ядре во внешнем направлении – в цитоплазму.

Функциональная активность и продолжительность жизни клетки зависят от наличия и функциональной целостности ядра. Клетка, из которой ядро было удалено (энуклеировано), постепенно прекращает активность, атрофируется и, наконец, умирает. Однако, если ядро заменить ядром из клетки того же вида до момента возникновения необратимой атрофии, функция клетки может быть восстановлена. Единственными клетками у высших животных, у которых нет ядер, являются зрелые красные клетки крови. Этот недостаток ядра связан с их короткой продолжительностью жизни - всего 120 дней.

Основные функции ядра: (1) регулирование синтеза белка в клетке, регулируя тем самым биохимическую активность клетки, и (2) обеспечение прохождения генетического материала (хромосомы и их составляющие гены) в последующие поколения клетки и/или организмы.

ДНК и репликация ДНК

Генетический материал, необходимый для управления клеточными функциями, состоит в основном из цепочек ДНК. Цепочки ДНК образуются путем объединения небольших единиц (**нуклеотидов**), каждая из которых содержит фосфат, сахар (дезоксирибозу) и пуриновое или пиримидиновое основание. Пуриновыми основаниями в ДНК являются аденин и гуанин, а пиримидиновыми основаниями являются тимин и цитозин (Рисунок 2-21).

Уотсон и Крик определили структуру ДНК как **двойную спираль**, что-то вроде винтовой лестницы или витой металлической лестницы. Внешние рельсы состоят из двух длинных цепочек молекул сахара-фосфата, а ступеньки состоят из двойной спирали, парных оснований, которые удерживают две части все вместе. Аденин всегда в паре с тимином, а гуанин всегда в паре с цитозином. Две нити соединены водородными связями между основаниями. Две нити двойной спирали ДНК не идентичны, а дополняют друг друга (Рисунок 2-22). Другими словами, всякий раз, когда аденин появляется на одной нити, тимин находится в том же положении на противоположной нити, а всякий раз, когда гуанин находится на одной нити, цитозин находится в том же положении на другой нити.

Типичный дезоксирибонуклеотид:

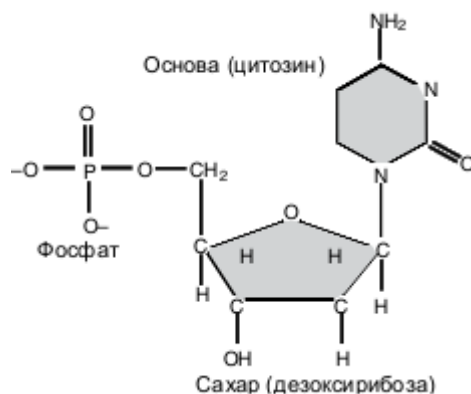


Рисунок 2-21. Общая структура нуклеотида (субъединица ДНК и РНК).

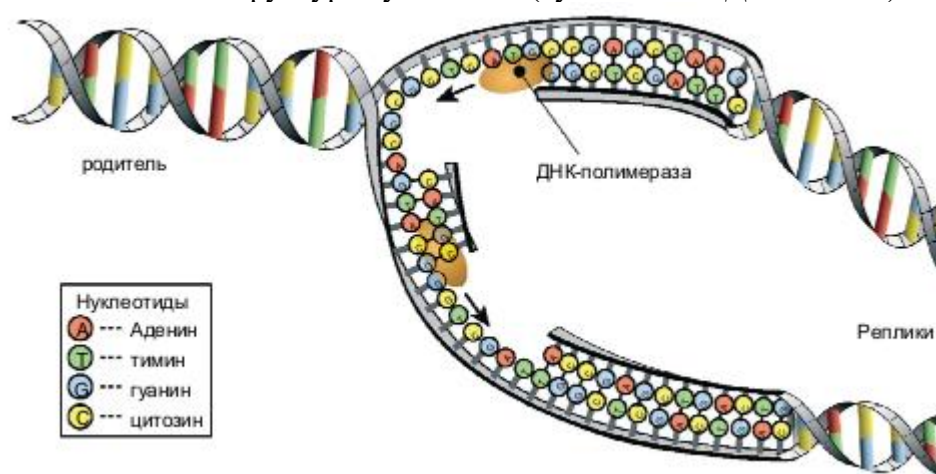


Рисунок 2-22. Репликация ДНК. Основания азота образуют комплементарные нити. Поскольку родительские цепи отделяются во время репликации ДНК, каждая цепь служит матрицей для образования двух комплементарных цепей.

Двойная спираль ДНК должна быть реплицирована, прежде чем передать генетическую информацию следующему поколению клеток или животных. Репликация ДНК начинается с раскручивания спирали и расщепления цепи в точке соединения дополнительной основы. Каждая отдельная нить служит **шаблоном** или моделью, для формирования его дополнительной нити, которая производит две двойные спирали ДНК, реплики оригинал. Каждая новая двойная спираль состоит из одной нити оригинальной двойной спирали и одной вновь синтезированной цепи (Рисунок 2-22). Ошибки в дублировании цепей ДНК во время репликации дают начало **генетическим мутациям**. Ошибки могут возникать спонтанно или их частота может быть увеличена при воздействии многочисленных внешних факторов или **мутагенов** (например, ионизирующие радиусы воздействия определенных химических веществ).

Генетическая информация в ДНК кодируется определенной последовательностью пуриновых и пиримидиновых оснований в молекуле ДНК. Это последовательное расположение основ и контроль над наследственностью, как на клеточном, так и на видовом уровне, были названы **генетическим кодом** или языком жизни. Интерпретация этого кода приводит к синтезу специфических белков, и этот процесс считается центральной догмой молекулярной биологии.

Единственным клеточным компонентом, синтез которого конкретно направлен генетическим кодом, является белок. Такие белки включают те, которые высвобождаются в виде клеточных продуктов, те, которые находятся в клеточной мембране, и те, которые

функционируют в цитозоле или в клеточных органеллах.

Говорят, что код ДНК представляет собой **триплетный код**, поскольку каждая группа из трех нуклеотидов в цепи ДНК в конечном итоге требует определенной аминокислоты в процессе синтеза белка. В клетке около 20 аминокислот. С четырьмя основаниями, которые могут быть включены в триплет, потенциальных триплетных кодов более чем достаточно для представления 20 аминокислот. Другие триплетные коды в ДНК служат в качестве сигналов для разграничения сегмента цепи ДНК, который представляет конкретный белок, и для регулирования начальных и конечных этапов синтеза белка.

Ген представляет собой сегмент ДНК, который содержит триплетные коды для всех аминокислот в одном или нескольких белках и сигнальные последовательности, необходимые для регулирования процессинга сегмента ДНК. Однако внутри гена вкраплены также последовательности нуклеотидов, которые не являются регуляторами процесса и не содержат необходимых триплетных кодов. Эти некодирующие, нерегулирующие сегменты являются **интронами**. Сегменты, кодирующие ДНК в гене, являются экзонами. Один ген может иметь несколько экзонов и интронов по всей длине.

РНК: транскрипция и трансляция

Процессы, согласно которым передается генетический код и происходит синтез белков требуют участия трех форм РНК. Три формы РНК - это **мессенджер РНК** (мРНК), **транспортная РНК** (тРНК) и **рибосомная РНК** (рРНК). Как и ДНК, все три формы РНК состоят из нуклеотидных единиц, которые содержат сахар (рибозу), фосфат и пуриновое или пиримидиновое основание. Два пурина, которые находятся в ДНК, аденин и гуанин, также находятся в РНК, также как и пиримидиновый цитозин. Однако РНК не содержит пиримидин тимин, который содержится в ДНК. Вместо этого РНК содержит пиримидин урацил. В то время как структура ДНК состояла из двух нитей или цепочек нуклеотидов, объединенных в двойную спираль, РНК существует в виде только одной цепочки.

Первый шаг в передаче генетического кода, **транскрипция**, приводит к образованию мРНК. Этот процесс схож с репликацией ДНК, за исключением того, что ДНК теперь служит темплатом для синтеза мРНК вместо новой комплементарной цепи ДНК. Специфический ядерный фермент, **РНК-полимераза II** и другие ядерные белки, совместно именуемые **общие факторы транскрипции**, связываются вместе на определенном участке ДНК для того, чтобы инициировать транскрипцию определенного гена. Участок ДНК, на котором происходит связывание и начинается транскрипция, называется **промотор**. Особый сегмент ДНК, прилегающий к области промотора, содержит стартовую последовательность нуклеотидов для передачи сигнала РНК-полимеразе II о начале синтеза мРНК. Другие регуляторные белки, которые действуют как **усиливающие** или **репрессорные** факторы транскрипции, также могут влиять на скорость транскрипции конкретного гена. Эти регуляторные факторы транскрипции могут связываться с участками ДНК, удаленными от области промотора, но из-за свертывания и скручивания цепи ДНК они могут взаимодействовать с белками, связанными в области промотора.

Используя ДНК в качестве темплата, РНК-полимераза II синтезирует одну комплементарную нить нуклеотидов. Как и в случае ДНК, каждая группа из трех нуклеотидов во вновь синтезированной мРНК является кодом для конкретной аминокислоты. Каждая группа из трех нуклеотидов в мРНК представляет собой **кодон**. Когда достигается конец сегмента ДНК, который представляет определенный белок, стоп-последовательность в ДНК завершает синтез мРНК, и нить мРНК отделяется от РНК-полимеразы. На рисунке 2-23 показаны этапы транскрипции.

Напомним, что сегмент ДНК, который представляет собой ген и служит в качестве матрицы для мРНК, содержит как экзоны, так и интроны (то есть как кодирующие, так и некодирующие области). Таким образом, вновь синтезированная мРНК должна быть

обработана для удаления сегментов, которые соответствуют интронам в ДНК. Эта обработка выполняется до того, как мРНК выходит из ядра и попадает в цитоплазму, где происходит синтез белка. Сегменты мРНК, которые соответствуют некодирующим интронам, иссекают, а сегменты, которые соответствуют кодирующим экзонам, скручиваются с помощью комплекса, состоящего из РНК и белка, называемого **сплайсосомой**. Во время скручивания сплайсосома иногда пропускает сегменты исходной мРНК, которые соответствуют некоторым кодирующим экзонам.

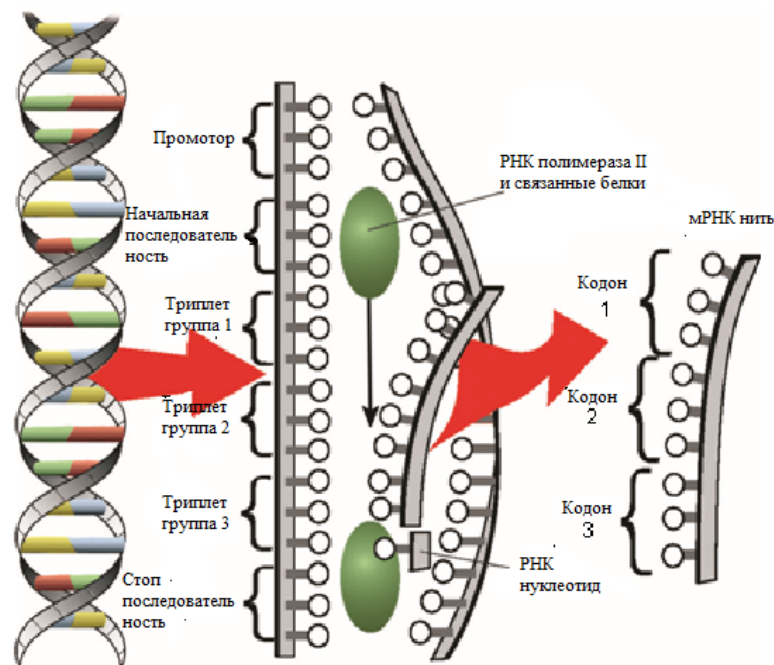


Рисунок 2-23. Транскрипция. (А) Разделение двойной спирали ДНК. (В) РНК-полимераза II использует триплетные группы в качестве кода для синтеза мРНК. (С) Кодоны в полной мРНК соответствуют триплетным группам в ДНК. Для наглядности показано минимальное количество триплетов и кодонов

Это упущение приводит к **переменно скрученным** РНК и в конечном итоге синтез различных белков от транскрипции одного гена.

В цитоплазме обработанная мРНК связывается с **рибосомой**. Это связывание происходит в определенном конце мРНК под руководством стартового кодона на этом участке. Стартовый кодон также сигнализирует о связывании исходной тРНК со специфической присоединенной аминокислотой. Существует по крайней мере одна специфическая тРНК для каждой из приблизительно 20 аминокислот в клетке. После того, как первая тРНК связана, вторая тРНК с присоединенной аминокислотой прибывает и связывается со следующим кодоном в линии. Затем рибосомные ферменты отделяют аминокислоту от первой тРНК и связывают две аминокислоты, чтобы начать образование пептидной цепи. Первая тРНК может быть отделена от рибосомы и перенести другую аминокислоту. Рибосома теперь направляет связывание третьей тРНК с соответствующей аминокислотой и последующее связывание третьей аминокислоты со второй. Рисунок 2-24 показывает эти начальные этапы синтеза белка.

Этот основной процесс связывания тРНК и аминокислотных связей продолжается, когда рибосома движется вдоль цепи мРНК. Результатом является специфическая последовательность аминокислот, которая подходит для кодонов, содержащихся в цепи мРНК. Стоп-кодон в конце мРНК сигнализирует рибосоме об отделении вновь синтезированной аминокислотной цепи от мРНК. мРНК остается интактной и может быть многократно использована. Декодирование мРНК и синтез соответствующей

аминокислотной цепи составляют *передачу*. Одна цепь аминокислот, которые были связаны, будет складываться в третичную структуру, необходимую для передачи биологической активности.

Биотехнология

Генная инженерия и биотехнология - это общие термины, используемые для описания множества методов, используемых для изменения генетического кода в организмах. Потому что одни и те же принципы хранения и передачи генетической информации применяются во всех живых организмах (начиная от вирусов, заканчивая иерархией растений, беспозвоночных, позвоночных и людей), эти методы и процедуры широко применимы. Благодаря общности используемых химических веществ (ДНК и РНК) также возможно пересаживать генетический материал от одного вида к другому. Например, ДНК млекопитающих может быть помещена в геном кишечной палочки, который затем способен продуцировать белки млекопитающих. *Рекомбинантная ДНК* - это общий термин, описывающий ДНК, которая содержит новые сегменты, введенные с использованием биотехнологических методов. Животное или растение, содержащее ДНК из другого организма, считается *трансгенным*.

Открытие группы ферментов, известных как *нуклеаза рестрикции*, было ключевым фактором в разработке методов рекомбинантной ДНК. Эти ферменты разрезают ДНК на более короткие сегменты, расщепляя связи между нуклеотидами. Ферменты не действуют в случайных местах через цепь ДНК; вместо этого каждая отдельная нуклеаза действует на определенном участке, называемом его *участком рестрикции*. Если ДНК двух разных организмов обрабатывается одной и той же нуклеазой, то нуклеаза будет фрагментировать ДНК в похожих участках рестрикции их обоих. Это порождает сегменты ДНК со сходными характеристиками на концах, но последовательности внутри сегментов могут быть совершенно разными. Поскольку концы сегментов двух организмов схожи, *ДНК-лигаза* (фермент, который восстанавливает нуклеотидные связи) может быть использована для соединения различных сегментов ДНК. Конечным результатом является цепь ДНК, которая содержит ДНК двух разных организмов.

Для получения трансгенного организма рекомбинантная ДНК должна быть введена в геном организма. У домашних животных это было достигнуто путем микроинъекции рекомбинантной ДНК в *пронуклеус* одноклеточных эмбрионов. Пронуклеус - это ядрообразная структура эмбриона, которая содержит генетический материал одного из родителей. Одноклеточные эмбрионы имеют два пронуклеуса, которые в конечном итоге объединяются таким образом, что генетический материал двух родителей может быть объединен уже в новом организме.

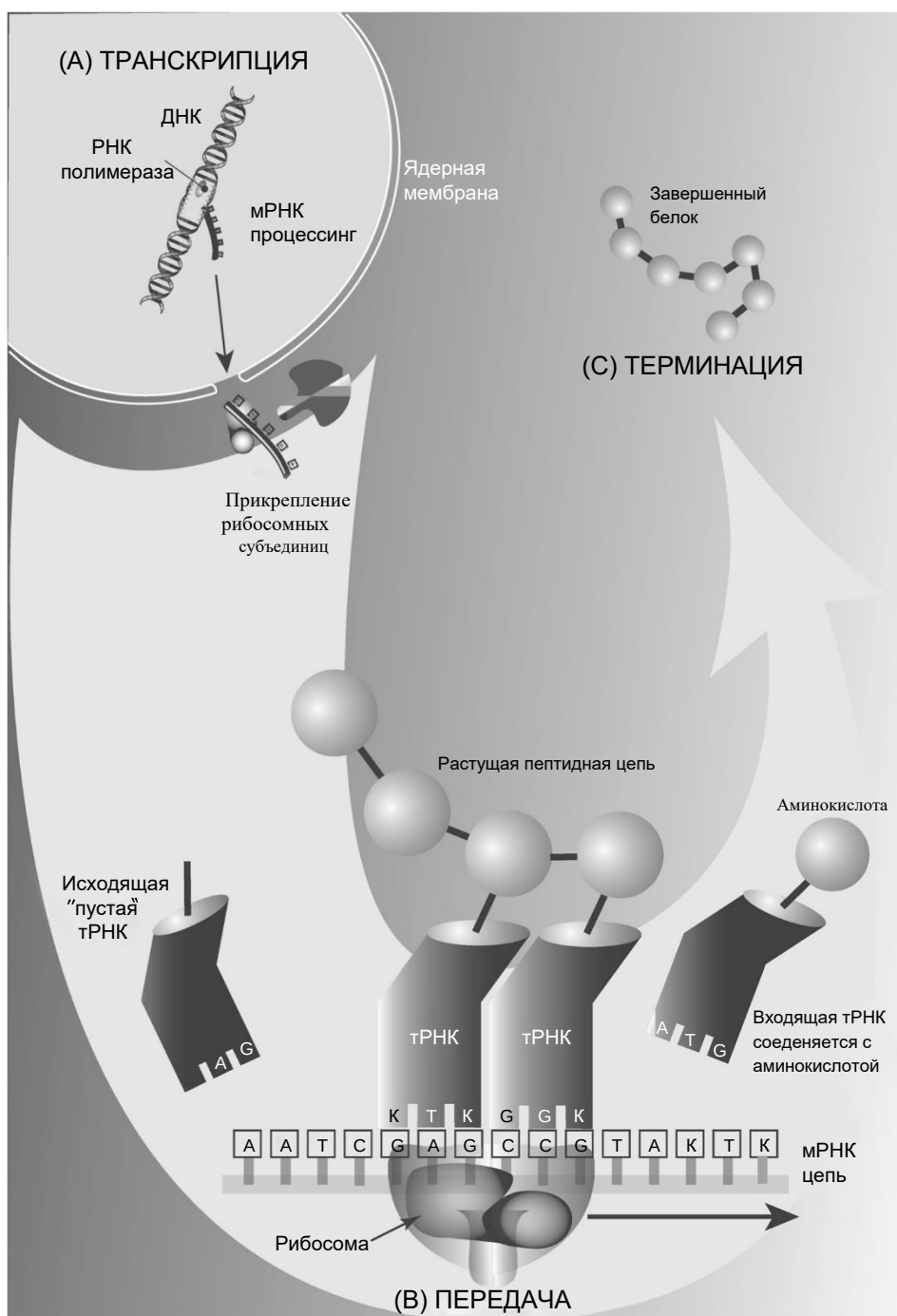


Рисунок 2-24. Синтез белка.

(А) Транскрипция приводит к обработанной мРНК, которая выходит из ядра. (В) Передача мРНК продуцирует пептидную цепь. (С) Законченный пептид высвобождается.

Рекомбинантная ДНК также была перенесена в эмбрионы путем заражения эмбрионов ранней стадии **ретровирусами**, содержащими рекомбинантный ДНК в своем геноме. Ретровирусы представляют собой особую группу вирусов, которые внедряют свой собственный генетический материал в геном организмов, которые они заражают. По мере того как они внедряют свой собственный генетический материал, они также внедряют рекомбинантную ДНК.

Клоны это генетически идентичные организмы, произведенные бесполом путем. Клонирование было достигнуто путем расщепления многоклеточного эмбриона на ранней

стадии на отдельные клетки, которые продолжают свое развитие на идентичных организмов. Эта техника была успешно протестирована на домашних животных. Клоны также были получены путем **ядерного переноса**. В этом методе ядра, полученные из клеток взрослых животных, переносятся в ооциты с удалением их исходного ядра. Ооциты с перенесенным ядром могут быть помещены в матку подходящей самки для созревания.

Разделение клеток

Митоз

Каждый день миллионы клеток в организме любого нормального животного умирают, разрушаются или удаляются с эпителиальных поверхностей. Эти клетки должны быть заменены для продолжения нормальной жизнедеятельности, и заменяющие клетки должны быть точной копией оригинальных клеток. **Митоз**, то есть деление соматических клеток с образованием двух дочерних клеток, включает дублирование генетического материала для каждой дочерней клетки. Несмотря на то, что процесс деления клеток, как правило, является непрерывным процессом, далее он был разделен на периоды или фазы для упрощения обмена информацией о процессе. Активные фазы в основном основаны на ядерных изменениях, видимых с помощью оптической микроскопии. Это профазы, прометафазы, метафазы, анафазы и телофазы (Рисунок 2-25).

Интерфаза. Период между активными клеточными делениями называется интерфазой. Этот период в активно пролиферирующей ткани может варьироваться от нескольких часов до состояния остановки деления клеток, таких как зрелые клетки сердечной мышцы. Репликация ДНК во время интерфазы готовит клетку к началу митоза. Две пары центриолей также реплицируются во время интерфазы и начинают отдаляться от друга, когда начинает формироваться комплекс микротрубочек. Микротрубочки, растущие в радиальном направлении от каждой центриоли, называются **астерами** и находятся на каждом конце клетки.

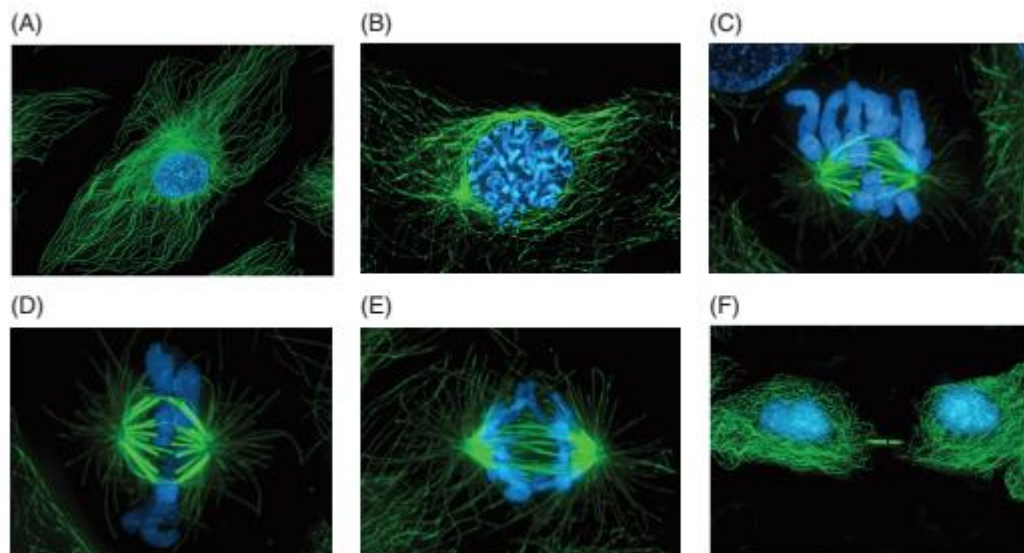


Рисунок 2-25. Обзор фаз митоза. (А) Интерфаза. В) Профаза. С) Прометафаза. D) Метафаза. Е) Анафаза. (F) Цитокинез с ДНК (отмечено синим цветом) и микротрубочками (отмечено зеленым цветом), видимыми в клетках PtK1 (кенгуровая крыса). Источник: микрофотография предоставлена Китом ДеЛука, Колорадский государственный университет, г.Форт Коллинз, штат Колорадо, США.

Профаза. Профаза является первой из активных фаз митоза. Она характеризуется конденсацией хроматина в скрученные нитевидные нити (*хроматиды*). (Термин митоз происходит от греческого слова *mitos*, означающего нить.) Также во время профазы ядерная оболочка и ядрышко начинают разрушаться и исчезать, и две пары центриолей движутся к противоположным полюсам клетки. Микротрубочки становятся организованными и располагаются в форме веера, распространяющегося наружу от центриолей к экватору клетки. Такое расположение микротрубочек, простирающееся между двумя центриолями, является началом *митотического веретена*.

Прометафаза. Хромосомы продолжают конденсироваться во время прометафазы, поскольку микротрубочки из астеров прикрепляются к парным хроматидам. Трубочки из митотического веретена затем начинают тянуть хроматиды к каждой паре центриолей, расположенных на противоположных полюсах.

Метафаза. Метафаза - это период, когда ядерная оболочка и ядрышко полностью исчезают и полностью формируется митотическое веретено. Хроматиды движутся и выстраиваются в линию через экватор ячейки в середине шпинделя, а микротрубочки шпинделя прикрепляются к центромерной области хроматид.

Анафаза. Анафаза - это стадия, на которой каждая центромера делится, разделяя две хроматиды, которые теперь снова правильно называются *хромосомами*. Клетка теперь содержит в два раза больше хромосом, чем в начале. Половина хромосом начинает мигрировать к одной центриоли у полюса веретена, а другая половина мигрирует к другой центриоли.

Телофаза. Телофаза начинается, когда половина хромосом протягивается микротрубочками к каждому полюсу клетки. Ядерная оболочка формируется вокруг каждого набора дочерних хромосом, и ядро появляется в каждом новом ядре. Каналы веретена исчезают, а хромосомы начинают разматываться в нити. В конечном итоге хромосомы теряют свою видимую идентичность и становятся хроматином межфазного периода.

Сама клетка должна затем разделиться на две дочерние ячейки. Деление цитоплазмы называется *цитокинезом*. Он начинается с инвагинации плазматической мембраны вокруг экватора клетки и заканчивается срыванием двух половин с ядром в каждой половине, создавая дочерние клетки. Каждая центриоль также реплицируется, и каждая дочерняя ячейка теперь является копией родительской ячейки. Митоз завершен.

Мейоз

Мейоз (редукционное деление) отличается от митоза по ряду причин. Это происходит во время *гаметогенеза*, образования яйцеклеток у самок (*оогенез*) и сперматозоидов у самцов (*сперматогенез*). Эти процессы подробно рассматриваются в главах 25 и 27. Количество хромосом варьируется в зависимости от вида, а когда речь идет о митозе и мейозе, число хромосом сокращается просто до «n». Поскольку оплодотворение приводит к тому, что вносится равное количество хромосом для самцов и гамет мейоз самок - это механизм, с помощью которого соматическое или *диплоидное* (2n) количество хромосом в каждой гамете уменьшается до *гаплоидного* (1n) числа хромосом до оплодотворения.

Мейоз не только уменьшает диплоидное число хромосом до гаплоидного числа, но также увеличивает генетическую изменчивость потомства путем *скрещивания*. Гомологичные хромосомы в первичных половых (зародышевых) клетках образуют пары во время профазы мейоза. Гомологичные хромосомы - это схожие хромосомы, которые были внесены двумя родителями индивида. Эти парные гомологичные хромосомы могут затем пересекаться и обмениваться сходными областями, что приводит к двум

хромосомам, которые отличаются от любой родительской хромосомы.

Регуляция роста клеток и репликация

Большинство типов клеток в организме может вырасти за пределы нормального размера (гипертрофия). Однако не все типы клеток у зрелого животного обладают одинаковой способностью реплицироваться и продуцировать две новые дочерние клетки. Некоторые типы клеток, например эпителий, выстилающий тонкую кишку и определенные клетки крови, непрерывно реплицируются для замены клеток, которые теряются из организма или умирают. Другие типы клеток, например клетки сердечной и скелетной мышцы, обычно не реплицируются и производят новые дочерние клетки. Что определяет способность клеток к репликации и делению, до конца не понятно. Однако различные химические сигналы стимулируют рост клеток и, в некоторых случаях, деление клеток. Химические сигналы с этими возможностями, как говорят, являются **факторами роста**. Как правило, факторы роста стимулируют только определенные популяции клеток. Например, колониестимулирующие факторы роста стимулируют клетки костного мозга производить клетки крови, в то время как инсулиноподобные факторы роста стимулируют пролиферацию хряща на ростовых пластинках в кости, способствуя увеличению размеров тела.

Нерегулируемый рост и репликация клеток являются факторами развития рака. Масса клеток, подвергающихся неконтролируемому росту, называется *опухоль*. Опухоль считается *доброкачественной*, если она локальна и не проникает в другие ткани. *Злокачественные* опухоли способны проникать в окружающие ткани и распространяться на другие участки организма (*метастаза*).

В некоторых случаях нормальные клетки должны подвергаться самопроизвольной или запрограммированной гибели и быть удалены без воспалительного ответа для того, чтобы нормальная функция ткани или органа могла быть продолжена. Например, желтое тело, сформированное в яичнике во время эстрального цикла, должно перестать функционировать до того, как может начаться другой эстральный цикл. Термин **апоптоз** применяется по отношению к спонтанной или запрограммированной гибели нормальных клеток. В некоторых случаях развитие опухолей может также включать снижение скорости нормального апоптоза.

Эмбриология

Развитие зародышевых листков

Принципы дифференциации

Нейруляция

Мезодермальная дифференциация

Тератогенез

Цели обучения

- Определить и уметь объяснить значение выделенных *жирным курсивом* терминов в этой главе.
- Описать события в разработке, которые происходят, когда продукт зачатия идет от зиготы к нейруле.
- Различать эмбриональный период и внутриутробный период.
- Назвать три основные зародышевые листки, какие ткани и структуры у взрослых они формируют.
- Определить эмбриональные стволовые клетки и установить, какими клетками развивающегося животного они являются.
- Определить тератогенез и узнать время наиболее вероятного появления аномалии развития.
- Описать общие категории аномалии развития.

Эмбриология — это изучение раннего внутриутробного развития организма. Как описательная дисциплина, она была в значительной степени вытеснена в учебных программах колледжей биологией развития - подходом, который, как правило, рассматривает клеточные, генетические и молекулярные события, лежащие в основе развития эмбриона. Независимо от биомедицинского уровня этих событий, знание морфологических изменений, которые являются предметом описательной эмбриологии, может облегчить понимание анатомии и сделать анатомию врожденных дефектов более логичной.

Развитие начинается с оплодотворения яйцеклетки (*женская половая клетка*) *сперматозоидом* с образованием *зиготы* (см. Главу 28). Яйцеклетка и сперматозоид каждый составляют половину ядерных хромосом новообразованной зиготы. Клетки зиготы подвергаются делению, миграции и дифференциации, последовательно становясь морулой, бластулой, гастролой, а затем нейрулой (Таблица 3-1). Зиготу и каждую из последующих стадий вплоть до рождения можно описать как *оплодотворённое яйцо*, подходящий термин, который также включает внезародышевые оболочки.

С точки зрения развития, *эмбриональный период* завершается при установлении различных органов и систем органов. Затем эмбрион становится плодом, более или менее похожим на взрослую особь того же вида. Этот последующий внутриутробный период в первую очередь влечет за собой увеличение размеров и функциональную дифференциацию органов. Плод становится новорожденным (новорожденным животным) при *родоразрешении* (родах).

Развитие зародышевых листьев

Одноклеточная зигота претерпевает первые митотические деления, известные как *дробление*, вскоре после оплодотворения. Дробление увеличивает количество клеток без увеличения объема развивающегося эмбриона, так что после каждого клеточного деления

дочерние клетки имеют меньшую цитоплазматическую массу. Однако ядра дочерних клеток обычного размера и содержат полный набор хромосом. Скопление мелких клеток, образовавшееся в результате дробления, имеет дольчатый вид, напоминающий ягоду; отсюда и дано название «**морула**» (лат. *мелкая шелковица*) этой стадии (Рисунок 3-1). После этого начинается дальнейшее деление, увеличивающее размер оплодотворённого яйца.

В матке внутри морулы образуется полость, **бластоцеле**, которая превращает морулу в полый шар, называемый бластулой. Бластула представляет собой слой клеток, **трофобласт**, окружающий бластоцеле, в который выступает совокупность клеток, **внутренняя клеточная масса**. Внутренняя клеточная масса в итоге формирует тело эмбриона. Трофобласт разовьётся во внеэмбриональные ткани, включая плаценту.

Поскольку они сохраняют способность стать любой клеткой эмбриона (за исключением внезародышевых тканей), клетки внутренней клеточной массы часто описываются как **плюрипотентные** или **мультипотентные**. Именно эти клетки раннего эмбриона, так называемые эмбриональные стволовые клетки, являются предметом такого пристального внимания и дискуссий в научном сообществе.

Таблица 3-1. Приблизительное время (в днях) до установления стадий развития

Тип	Достигающи й матку эмбрион	Морул а	Бластул а	Нейрул а	Приблизительно е завершение эмбрионального периода	Беременност ь
Свинья	2,5	4	5	14	30	114
Овца	4	4	6	15	32	150
Бык	4	4	7	19	30-40	280
Лошад	4	4	6	18	35-40	340

ь

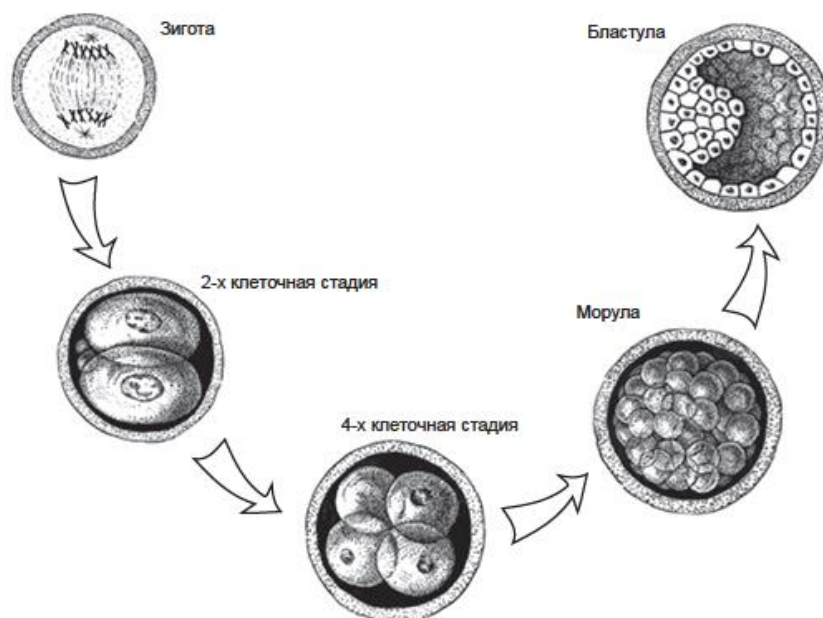


Рисунок 3-1. Развитие с зиготы до бластулы

Это стадия бластулы, которую собирают с животных-доноров для переноса эмбрионов.

По мере развития внутренней клеточной массы, в полости образуется хребет (но все еще внутри трофобласта); это **амниотическая полость**. Часть внутренней клеточной

массы, обращенная к амниотической полости, является **наружным слоем зародыша**, а часть, прилегающая к бластоцеле - **зародышником**.

Где-то в конце второй недели развития наружный слой зародыша начинает утолщаться с разрастающимися клетками по длинной оси эмбриона. Это утолщение представляет собой **первичную полосу**, и здесь клетки наружного слоя зародыша мигрируют внутрь эмбриона, занимая место глубоко в поверхностном слое клеток (теперь называемом **эктодермой**) и смещают зародышник, создавая глубокий слой, **энтодерму**. Между эктодермой и энтодермой устанавливается третий и последний слой зародышевых клеток, **мезодерма**. Эта миграция клеток называется **гастроуляцией** (Рисунок 3-2), и эмбрион на этой стадии называется **гастроулей**. К этому моменту у эмбриона сформировались три первичные зародышевые линии, которые дадут начало всем тканям взрослого тела, и их можно описать как трехслойный эмбрион.

Каждая из трех зародышевых линий будет формировать определенные виды тканей (Таблица 3-2). Эктодерма на дорсальной поверхности эмбриона станет эпидермисом и нервной тканью. Энтодерма — это линия зародышевых клеток, предназначенная для формирования слизистой оболочки желудочно-кишечной и дыхательной систем, эпителиальных частей желез, связанных с пищеварительной системой, и частей репродуктивной системы. Мезодерма образует мышцы, скелет и части мочевыделительной, сердечно-сосудистой и репродуктивной системы.

Трехслойный эмбрион имеет уплощенную дискообразную форму, но после гастроуляции стороны эмбриона, область головы и область хвоста начинают складываться внутрь, так что энтодерма втягивается внутрь эмбриона, а эктодерма покрывает его внешнюю часть, и все тело приобретает более узнаваемую цилиндрическую форму (Рисунок 3-3).

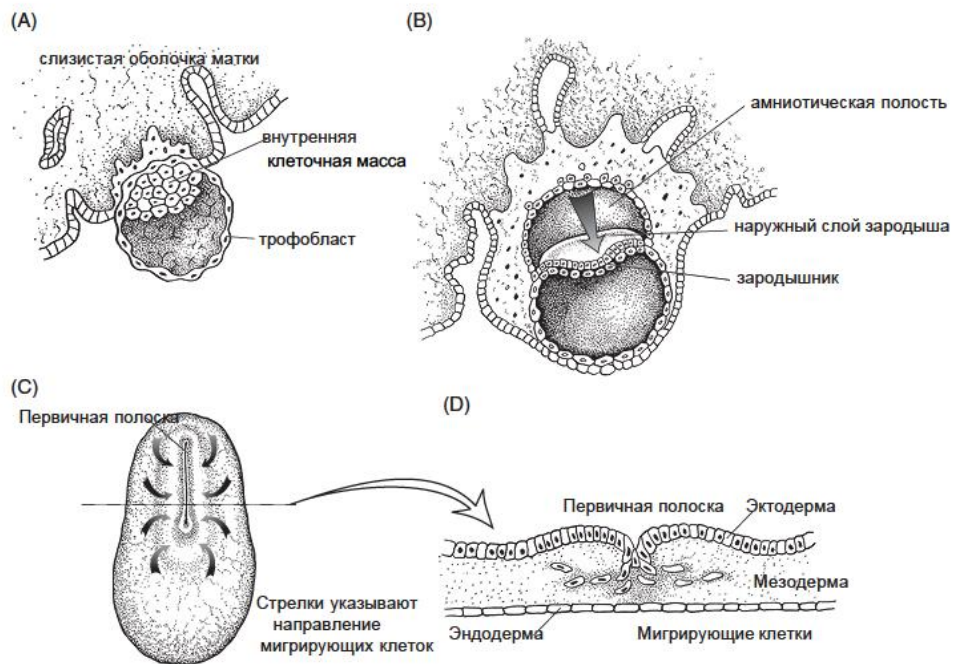


Рисунок 3-2. Гастроуляция. (A) и (B) Примерно во время имплантации, когда эмбрион внедряется в стенку матки, внутренняя клеточная масса становится диском из двух отдельных слоев, наружного слоя зародыша и зародышника. (C) Эмбрион, если смотреть сверху, как показано стрелкой на (B) (вид сверху). Клетки наружного слоя зародыша начинают разрастаться и мигрировать к продольной первичной полоске на дорсальной средней линии. (D) Вид эмбриона сверху (C) в разрезе области первичной полоски. Мигрирующие клетки перемещаются внутрь эмбриона, где они становятся энтодермой и мезодермой.

Таблица 3-2. Происхождение зародышевого слоя тканей

Эктодерма	Мезодерма	Эндодерма
Эпидермис, включая кожные железы, волосы, ногти (когти, копыта), хрусталик	Мышцы (все типы) Хрящ Кость Кровь, костный мозг Эндотелий	Эпителий: Зев, включая основание языка, слуховая труба, миндалины Гортань, трахея, легкие Щитовидная железа, паращитовидные железы, тимус
Эпителий органов чувств, носовой полости, придаточных пазух носа, полости рта	Мезотелий (слизистая серозных полостей)	Пищеварительная трубка и шейные железы
Зубная эмаль	Эпителий почки и мочеточника	Мочевой пузырь
Нервная ткань	Эпителий гонад, половых протоков	Влагалище, преддверие
Аденогипофиз	Кора надпочечников	Уретра и связанные с ней железы
Хромаффинные клетки надпочечников	Синовиум	

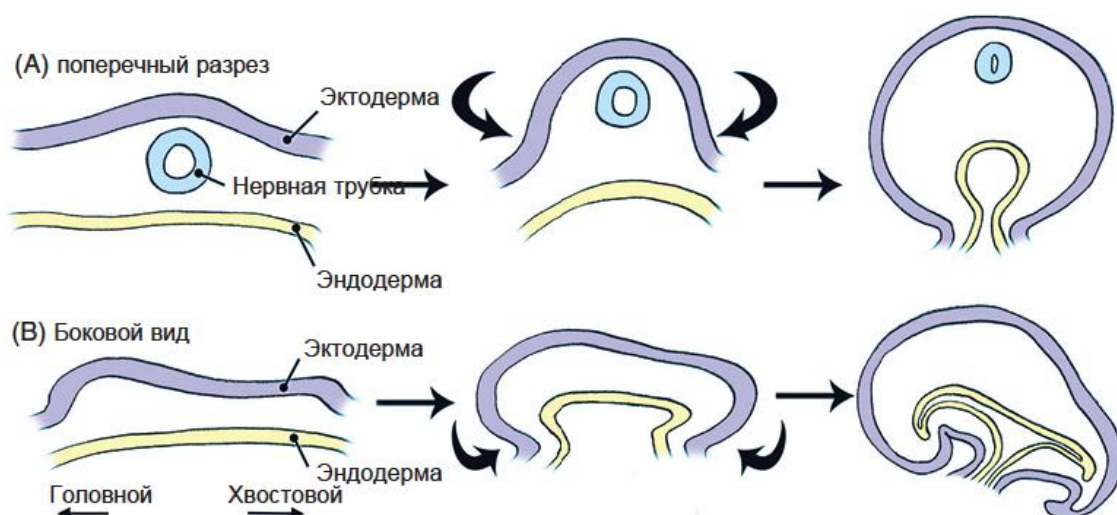


Рисунок 3-3. Складывание эмбриона. (А) Стороны эмбрионального диска растут таким образом, что загибаются внутрь, создавая в общих чертах круглую форму поперечного сечения тела. (В) При взгляде сбоку головной и хвостовой концы эмбриона загибаются вниз, в результате получается С-образное тело. Обратите внимание на то, как энтодерма покрывает поверхности канальцев желудочно-кишечного тракта после складывания эмбриона.

Принципы дифференциации

Клетки зиготы и морулы имеют вероятность стать любым из сотен типов клеток, которые составляют тело и внеэмбриональные мембраны (например, плаценту); это свойство называется **тотипотентностью**. Однако, когда развитие переходит в стадию бластулы, отдельные клетки больше не имеют возможности стать клетками любого типа. **Дифференциация** (также называемая **детерминацией** или **коммитированием**) - это процесс, с помощью которого клетка изменяет свою генетическую экспрессию, чтобы стать более ограниченной. Во время дифференциации наборы генов активируются или

инактивируются, и клетка приобретает более ограниченный вид и функцию в соответствии с экспрессией ее генов. Клетка, которая претерпела изменение в генетической экспрессии, которое снижает ее эффективность (то есть заставляет ее стать более ограниченной), считается **детерминированной** или **коммитированной**. Дифференциация - обычно необратимый процесс при нормальном развитии. Обычно это происходит поэтапно, соединяющимся многими поколениями клеток; поэтому существует много промежуточных уровней дифференциации между тотипотентной зиготой и, например, полностью дифференцированной костной клеткой.

Поскольку разные типы тканей эмбриона взаимодействуют друг с другом из-за своей близости, один тип может побуждать другой к дифференциации. Индукция — это молекулярный и генетический процесс, с помощью которого одни клетки влияют на другие соседние клетки, чтобы они приняли определенный исход развития. Индуцирующее вещество представляет собой белок, экспрессируемый на поверхности индуцирующей клетки или высвобождаемый им во внеклеточную среду, и для которого на индуцируемой клетке существует дополнительный рецептор. Существует строгая временная последовательность индукции и дифференциации эмбриональных тканей. То есть, одна группа клеток индуцируется, чтобы стать определенным типом ткани, присутствие которой вызывает другую дифференциацию соседних клеток, которая вызывает образование другой ткани и т.д. Эта последовательность продиктована тщательно рассчитанными по времени активацией и репрессией определенных генов, серией действий, частично контролируемых генетическим предварительным программированием и частично влиянием окружающей среды. Сбой любого действия в последовательности, вероятно, будет иметь далеко идущие влияния на последующие действия, поскольку любое данное событие развития обычно зависит от правильной экспрессии предыдущего действия.

Нейруляция

Приблизительно на второй неделе развития мезодерма на средней линии развивающегося эмбриона конденсируется в продольный стержень, **спинную струну**. Спинная струна у позвоночных важна для формирования вышележащей нервной системы и дифференциации прилегающей мезодермы в дефинитивные позвонки.

Поверхностная по отношению к спинной струне эктодерма утолщается, образуя **нервную пластинку**. С этого момента эти клетки, которым предстоит стать нервной системой, составляют **нейроэктодерму**. Боковые края нервной пластинки утолщаются и разрастаются дорсально, превращая нервную пластинку в нервный желобок. Рост краев нервного желобка продолжается до тех пор, пока они не встретятся и не срастутся, образуя **нервную трубку** (Рисунок 3-4), продольно ориентированную трубку на дорсальной средней линии тела. Клетки нервной трубки разовьются в головной и спинной мозг. Эти этапы (**нейруляция**) создают стадию развития, называемую **нейрулой**. Просвет нервной трубки остается у взрослой особи как желудочковая система головного мозга и центральный канал спинного мозга (см. Главу 10).

Мезодермальная дифференциация

Мезодермальные клетки по обе стороны от спинной струны конденсируются в серию блочных парных масс. Это сегментированные **сомиты**, которые образуют позвонки, дерму и мышцы. Мезодерма, латеральнее сомитов, называется **нефрогенной (промежуточной) мезодермой**. Она приведет к развитию мочеполовых органов (Рисунок 3-5).

По мере того, как уплощенный дискообразный зародыш начинает складываться в трубчатую форму, латеральная мезодерма, *латеральная пластинка мезодермы*, разделяется на два слоя, образуя полость, *целом*.

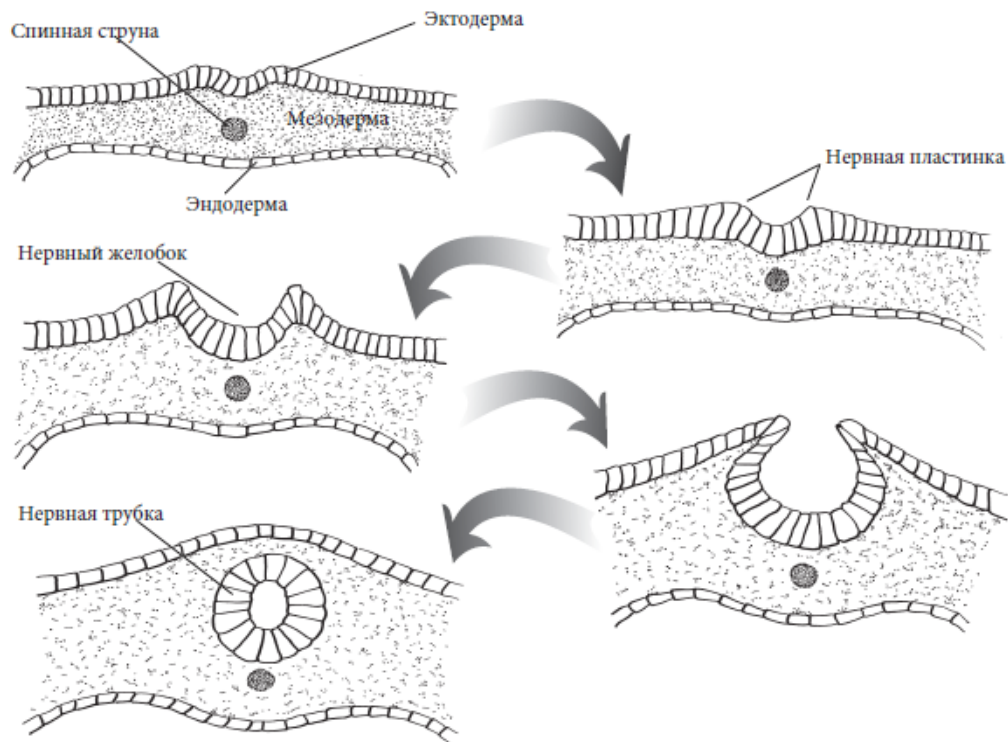


Рисунок 3-4. Нейруляция. На поперечном срезе эктодерма, лежащая над спинной струной, утолщается, образуя нервную пластинку. Дифференциальный рост клеток нервной пластинки вызывает углубление нервного желобка. Края нервного желобка приближаются друг к другу и объединяются, образуя нервную трубку, предшественницу спинного и головного мозга.

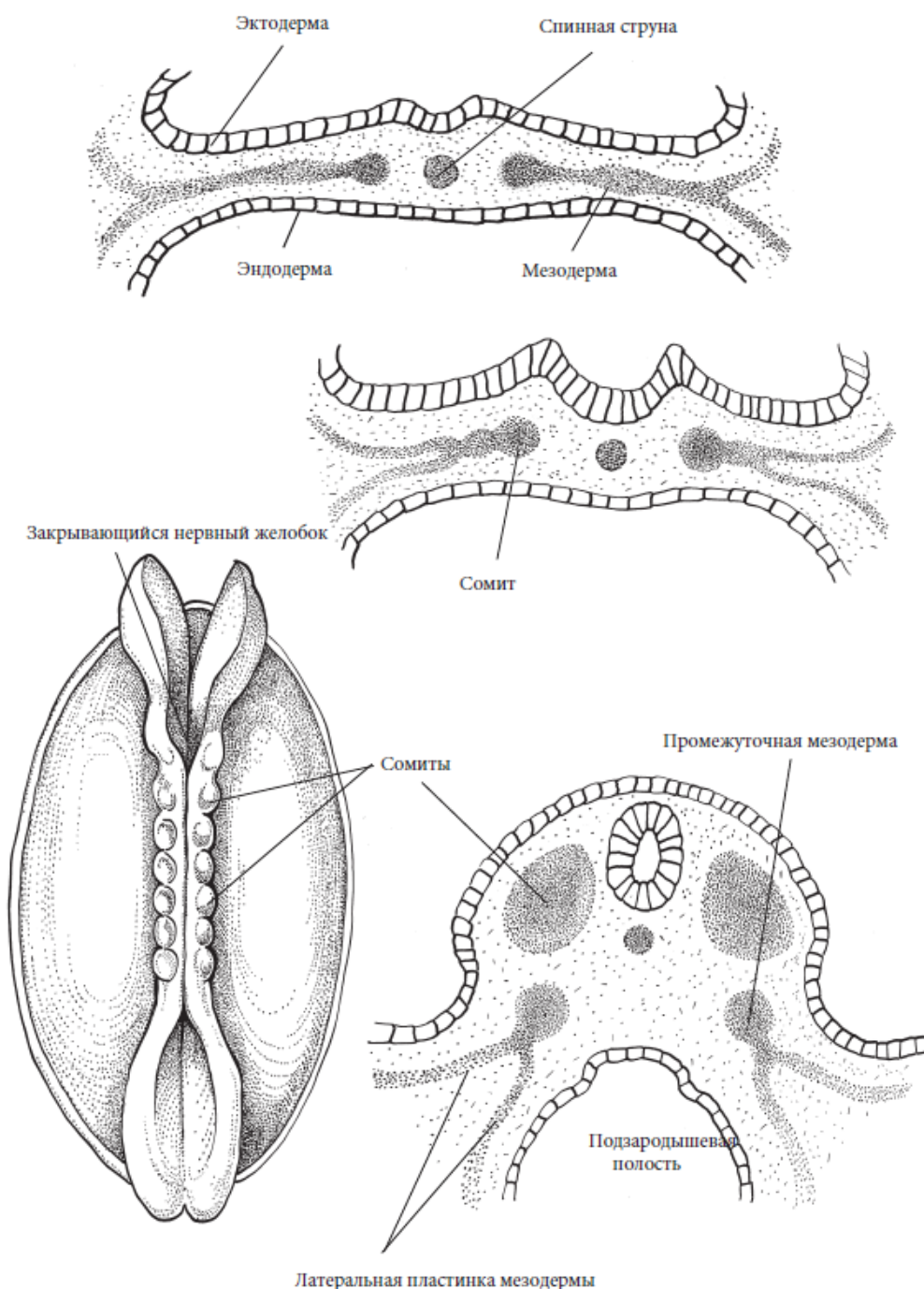


Рисунок 3-5. Дифференциация мезодермы. Сомиты формируются наиболее медиально. Они формируют мышцы и кости, связанные с позвоночником. Латеральнее сомитов находится промежуточная мезодерма, которая будет дифференцироваться в ткани мочеполовой системы. Наиболее латерально латеральная пластинка мезодермы станет частью стенки желудочно-кишечного тракта и стенки тела.

Целом в итоге превратится в грудную, брюшную и тазовую полости.

Наружный слой латеральной пластинки мезодермы и прилегающая к ней эктодерма составляют **соматоплевру**, которая является частью стенки тела и участвует в образовании плодных оболочек. Внутренний слой латеральной пластинки мезодермы и энтодерма образуют **спланхноплевру**, которая в свою очередь образует стенку кишечника (Рисунок 3-6).

Конечности начинаются как маленькие *зачатки конечностей* в форме весла, при этом передняя конечность формируется до образования задней конечности (Рисунок 3-7). Они состоят из мезодермальных предшественников хрящей, костей и мышц, покрытых эктодермой. Эмбриональные мышечные клетки мигрируют из сомитов в растущий зачаток конечности, неся с собой моторные аксоны нервных клеток. Сигнальные молекулы из специализированных тканей развивающейся конечности будут направлять ее рост так, чтобы конечность имела четкую краниальную к каудальной, медиальную к латеральной и проксимальную к дистальным осям. Аномалии развития конечностей - частые врожденные дефекты, так как они не угрожают выживанию оплодотворенного яйца.

Тератогенез

Тератогенез- это формирование аномалии развития. Причиной аномального развития (если известно) может быть агент (инфекционный или токсичный) или другое повреждение (например, радиация или передозировка витаминов) и называется **тератогеном**. Хотя существует множество известных агентов пороков развития, включая генетические аномалии, подавляющее большинство из них не имеют определённо устанавливаемые причины.

Единственным наиболее важным фактором развития аномалии в ответ на тератоген является стадия, на которой происходит воздействие.

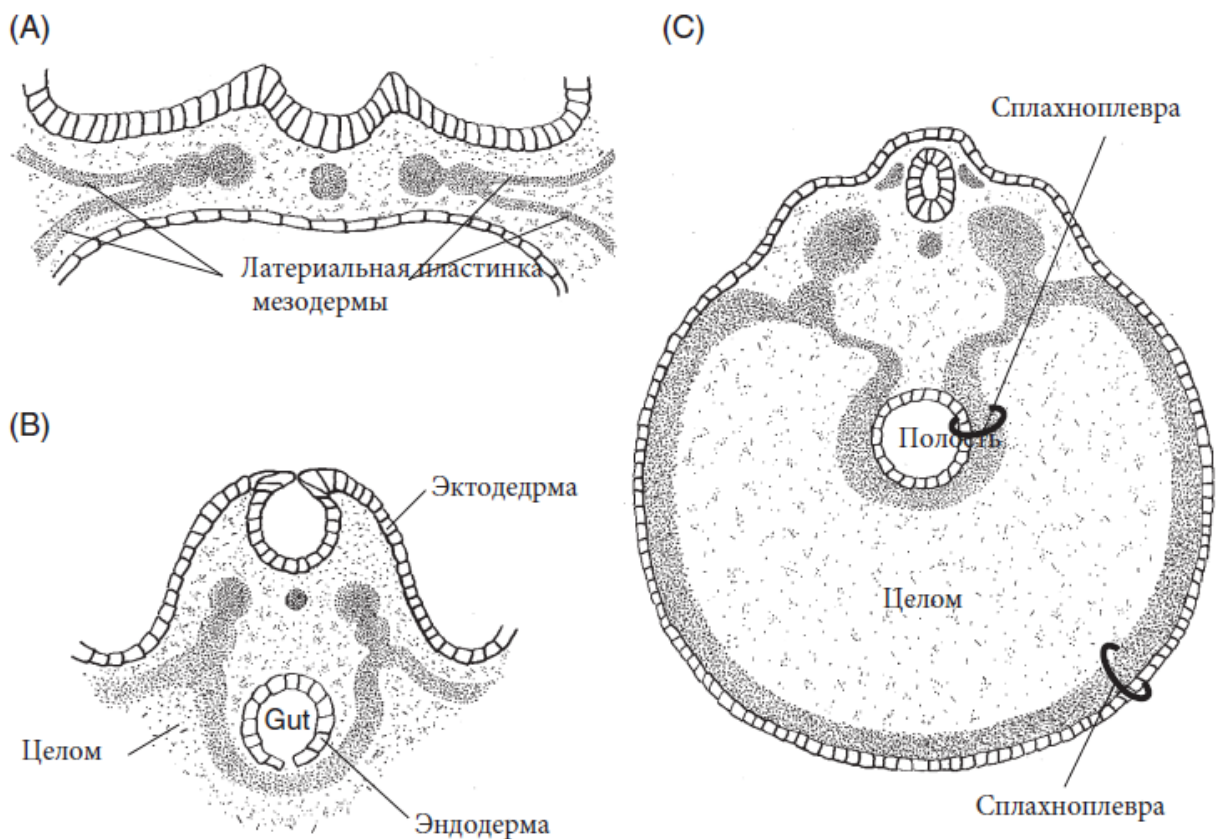


Рисунок 3-6. (А) Боковая пластинка мезодермы расщепляется на ранней стадии развития, образуя целом (ранняя полость тела). (В) Внешний слой связан с вышележащей эктодермой, а внутренний слой связан с энтодермой развивающейся кишки. (С) Эктодерма с внешним слоем латеральной пластинки мезодермы составляют соматоплеву; она станет стеной тела. Внутренняя мезодерма и энтодерма называются спланхноплеврой, которая становится стенкой желудочно-кишечного тракта.

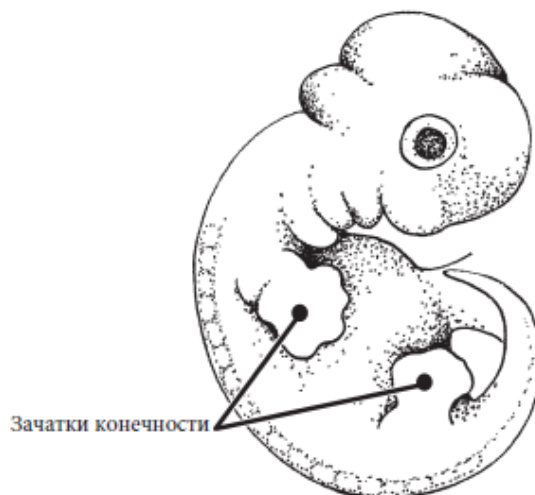


Рисунок 3-7. Вид сбоку на ранней стадии эмбрионального развития с зачатками конечностей

Ткани и эмбриональные структуры часто проходят критический период, в течение которого воздействие тератогена, скорее всего, вызовет аномалию развития. Критический период обычно связан с начальной индукцией или дифференциацией клеточного типа или структуры.

Ранние аномалии развития (впервые 2 недели беременности) очень часто приводят к летальному исходу и приводят к самопроизвольному аборту. Тератогенез на более поздних стадиях эмбрионального периода с большей вероятностью приведет к структурным аномалиям. Повреждающие факторы во время внутриутробного периода чаще всего проявляются в виде функциональных нарушений и/или задержки роста.

Аномалии, возникающие в результате измененного образования (происходящие в эмбриональном периоде), обычно подпадают под одну из нескольких категорий:

- Нарушение развития: когда структуры не формируются, что называют агенез этих структур.
- Экссессы развития: эксцесс развития обычно принимает форму увеличения размера или числа. Полидактилия (увеличенное количество цифр) - типичный пример такого рода аномалии.
- Неполное развитие: аномалия такого рода возникает, когда структура начинает формироваться, но не может достичь своей нормальной конечной точки. Это приводит к **аплазии** (полноенарушение формирования или практически невозможность формирования) или **гипоплазии** (неадекватное образование).
- Устойчивость эмбриональных структур: существует множество эмбриональных структур, которые формируются во время развития, но обычно не сохраняются во взрослой жизни. Сохранение структуры, которая не претерпела апоптоза или соответствующего развития в более зрелую форму, иногда не имеет клинического значения или может быть опасной для жизни, если влияет на жизненно важные структуры.

Эмбриональные стволовые клетки способны развиваться в любой из многих типов клеток тела. В отличие от большинства дифференцированных тканей, они могут выжить в долговременной культуре (вне организма). Эмбриональные стволовые клетки представляют большой интерес для специалистов по медико-биологическим исследованиям, поскольку, по-видимому, культивируемые стволовые клетки могут быть индуцированы к дифференциации в самые разные типы тканей. Этот метод обещает новый способ лечения заболеваний, связанных с потерей нормальной ткани. Некоторые из множества возможностей включают использование стволовых клеток для создания (1)

гемопозитических клеток для регенерации нормальных предшественников крови для лечения заболеваний крови и иммунитета, (2) хрящей и костей для замены поврежденных компонентов скелета и (3) предшественников нейронов для замены нейронов, утраченных при болезни Паркинсона или болезни Альцгеймера. Исследования эмбриональных стволовых клеток человека сопряжены со спорными этическими соображениями, поскольку эти клетки обычно получают от абортированных эмбрионов и плодов. Исследования с использованием эмбрионов животных, как правило, менее проблематичны с этической точки зрения, но они, естественно, приведут к ожесточенным спорам, поскольку методы, разработанные на животных моделях, экстраполируются для использования в медицине человека.

Костная система

Функции костей

Терминология

Классификация костей по общей картине

Осевой скелет

Череп

Позвоночник

Грудь и ребра

Аппендикулярный скелет

Грудные конечности

Тазовые конечности

Цель обучения

- Определить и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Описать функции костей.
- Уметь использовать стандартные термины, описывающие основные характеристики костей.
- Уметь классифицировать кости на основе их общей формы.
- Определить и идентифицировать кости осевого скелета.
- Определить и идентифицировать кости аппендикулярного скелета. Признать важные дистальные модификации конечности домашних животных.

Изучение костей, составляющих скелет или каркас тела относится к *остеологии*. Скелет дает основу для внешнего строения и внешнего вида большинства известных нам позвоночных животных (Рисунок 4-1 и 4-2). Все млекопитающие имеют общее строение тела с поразительным сходством строения скелета. Различия отражают адаптацию к определенному образу жизни.

Скелет живого животного состоит из костей, которые сами по себе являются живыми структурами. У них есть кровеносные сосуды, лимфатические сосуды и нервы; они подвержены болезням; их можно лечить; и они приспосабливаются к изменениям напряжения. Функции костей включают обеспечение защиты, придание жесткости и формы телу, работу в качестве рычагов, хранение минералов и формирование клеточных элементов крови.

Функции костей

Защита жизненно важных органов - одна из важных функций костей. Центральная нервная система защищена черепом и позвоночником; сердце и легкие - грудной клеткой; а внутренние части мочеполовой системы тазом.

У позвоночных движение, защита, нападение, хватание и другие действия этого типа в значительной степени зависят от действия мышц, прикрепленных к органу управления. Практически все без исключения органы управления выполнены из кости и являются неотъемлемой частью скелета.

Весь скелет служит динамическим хранилищем минералов, особенно кальция и фосфора. Эти минералы откладываются и удаляются по мере необходимости в продолжающемся гомеостатическом процессе. Кроветворение - это функция не самой

кости, а костного мозга в полости длинных костей и губчатого вещества всех молодых костей.

Терминология

Определенные термины (Рисунок 4-3), обычно используемые в отношении костей, особенно длинных костей, включают следующее.

Компактная (твердая или корковая) кость- это твердый слой, который составляет внешнюю часть большинства костей и формирует почти весь стержень длинных костей.

Трабекулярная (губчатая) кость состоит из спикул, образующих пористую сеть. Пространства обычно заполнены костным мозгом.

Костная полость (полость костного мозга)- это пространство, окруженное корой длинной кости. У молодых животных он заполнен **красным костным мозгом** (кроветворной тканью), который постепенно заменяется **желтым костным мозгом** (жиром) по мере старения животного.

Эпифиз относится к любому концу длинной кости. Ближайший к телу конец - это проксимальный эпифиз, а самый дальний от тела конец - дистальный эпифиз.

Диафиз- это цилиндрический стержень длинной кости между двумя эпифизами.

Метафиз зрелой кости - это расширяющаяся область, прилегающая к эпифизу.

Эпифизарный хрящ или **диск (пластинка роста)**- это слой гиалинового хряща в метафизе незрелой кости, который отделяет диафиз от эпифиза. Это единственная область, в которой кость может удлиняться.

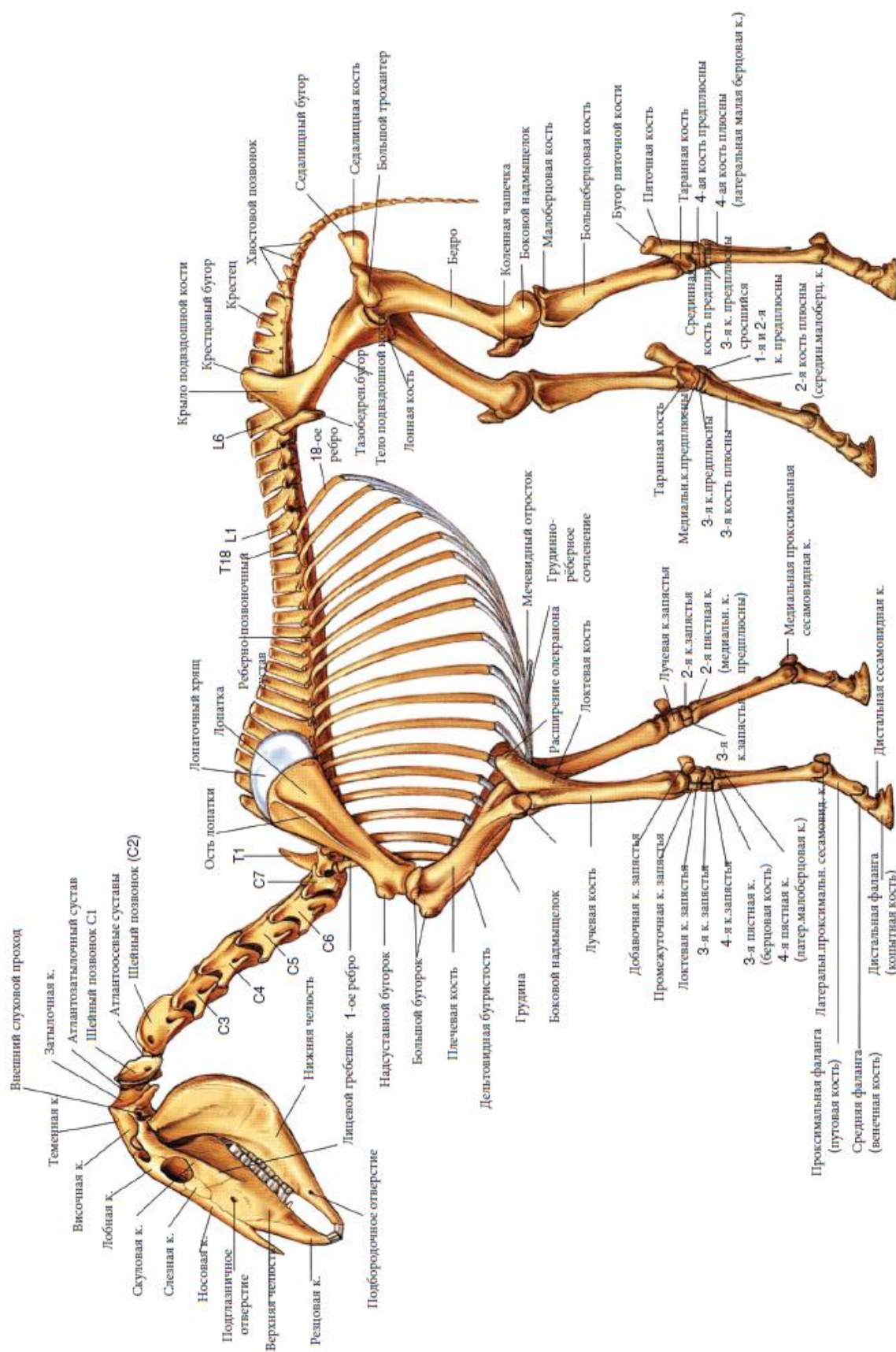
Суставной хрящ- это тонкий слой гиалинового хряща, который покрывает суставную поверхность кости.

Надкостница- это фиброзная оболочка, покрывающая поверхность кости, за исключением суставного хряща. **Остеобласты** (клетки, продуцирующие кость) надкостницы ответственны за увеличение диаметра костей, а активность клеток надкостницы важна для заживления переломов. Надкостница сосудистая и хорошо иннервируется.

Эндост- это фиброзная мембрана, выстилающая костный мозг и костные каналы (**остеоны**) кости. Эрозия существующей кости **остеокластами** (разрушающими кость клетками) в эндосте определяет размер полости костного мозга и толщину диафизарной коры. И надкостница, и эндост содержат остеобласты и остеокласты (см. Главу 5).

Многие выступы и углубления в костях имеют общие названия, которые в некоторой степени зависят от их размера и функции. И выступы, и углубления могут быть суставными или несуставными. Если они суставные, они составляют неотъемлемую часть сустава и покрыты суставным хрящом. Несуставные выступы и углубления существуют за пределами суставов. Многие из них обеспечивают места для прикрепления мышечных сухожилий или связок. В таблице 4-1 перечислены некоторые общие костные особенности.

Рисунок 4-1. Скелет лошади. к. - кость. Источник: МакКракен, Кайнер и Сперджен, 1999. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.



4-2.
быка. к. -



Источник: МакКракен, Кайнер и Сперджен, 1999. Воспроизведено с разрешения JohnWiley&Sons, Inc.

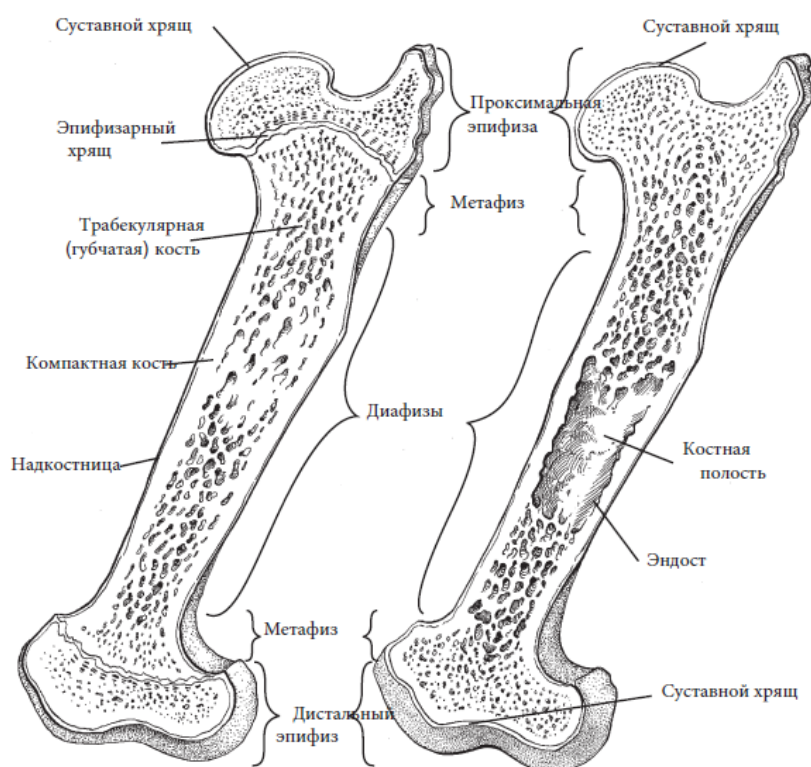


Рисунок 4-3. Продольный разрез бедренной кости лошади. Слева - незрелые (пластинки роста открыты). Справа - зрелые (пластинки роста срослись).

Классификация костей по внешнему виду.

Любую кость можно разделить на одну из следующих групп: длинные, короткие, плоские, сесамовидные, воздухоносные или смешанные.

Длинные кости в одном измерении больше, чем в любом другом. Каждая состоит из относительно цилиндрического диафиза и двух конечностей, эпифизов, с метафизами между каждым эпифизом и диафизом. Лучшие образцы длинных костей находятся в конечностях, где они в основном служат для опоры и передвижения. В верхней конечности длинные кости включают плечевую кость, лучевую кость, локтевую кость, пястные кости и фаланги. В нижней конечности длинные кости — это бедренная кость, большеберцовая кость, малоберцовая кость, плюсневые кости и фаланги.

Короткие кости кубовидной формы или примерно равны по всем параметрам. Короткие кости поглощают удары, и они находятся в сложных суставах, таких как **запястье** («колени» верхней конечности) и **предплюсны (пятка)**, где их суставные поверхности не только поглощают удары, но и способны выполнять разнообразные движения.

Таблица 4-1. Костные особенности

			Пример
Суставные отростки			
Голова	Сферическая проекция	суставная	Головка бедренной кости
Мыщелок	Приблизительно		Средний и латеральный

	цилиндрическая масса	суставная	мышелки бедренной кости
Трохлея	Блочное образование	суставное	Трохлея дистального отдела плечевой кости
Небольшая суставная поверхность	Относительно суставная поверхность	плоская	Суставная поверхность сустава между костями запястья
Несуставные отростки			
Процесс	Общий термин для костного отростка		Остистый отросток или поперечный отросток позвонка
Бугристость (бугор)	Относительно крупный несуставной отросток		Дельтовидный бугорок плечевой кости и бугорок крестцовых отверстий таза
Узелок (бугорок)	Меньший отросток		Большой и малый бугорки плечевой кости
Позвоночник	Остроконечный отросток или выступ		Носовая ость небной кости и ость лопатки
Гребешок	Острый выступ		Срединный крестцовый гребень
Шея	Часть кости, к которой крепится головка		Шейка бедра
Ось	Небольшой выступ или отметка на кости		Ягодичные линии подвздошной кости
Суставные вдавления			
Углубление	Небольшое вдавление (может быть суставным или нет)		Углубление головки на головке бедра
Суставная впадина	Неглубокое углубление	суставное	Суставная впадина лопатки
Вдавление	Впадина (может быть суставной или нет)		Серповидное вдавление локтевой кости и крыловидное вдавление шейного позвонка
Несуставные углубления			
Ямка	Большое углубление	несуставное	Надостная ямка лопатки
Отверстие	Очерченное отверстие в кости		Большое затылочное отверстие в основании черепа
Канал	Туннель через один или несколько костей		Позвоночный канал по всей длине позвоночника

Плоские кости – это относительно тонкие и расширенные в двух измерениях. Плоские кости функционируют главным образом для защиты жизненно важных органов,

таких как мозг (череп), сердце и легкие (лопатки и ребра), а также внутренние органы таза (подвздошная кость), но многие из них, особенно лопаточные кости и таз, предоставляют большие площади для прикрепления мышц.

Сесамовидные кости называются так из-за их воображаемого сходства с кунжутным семенем (по крайней мере, у людей), хотя многие сесамовидные кости домашних животных явно не похожи на форму и размеры семян. Сесамовидные кости развиваются внутри сухожилий, где они увеличивают нагрузку и защищают сухожилие от сил, возникающих при изменении направления мышечного напряжения. **Надколенник** (коленная чашечка) - самая большая сесамовидная кость в организме.

Воздухоносные кости содержат воздушные пространства или пазухи, которые сообщаются с атмосферой. Лобные кости и верхнечелюстные кости черепа являются примерами этого типа костей у млекопитающих. Многие птичьи кости также являются «воздухоносными» (см. Главу 30).

Смешанные кости - это кости, которые не подходят под другие описательные классификации. К ним относятся позвонки и некоторые непарные кости черепа; некоторые анатомы включают кости таза в число смешанных костей. Форма этих костей зависит от их местоположения.

Осевой скелет

Осевой скелет включает кости, расположенные на срединной линии (оси) тела или прикрепленные к ней, а также включает череп, позвоночник, грудину и ребра. В таблице 4-2 перечислены кости осевого скелета по областям.

Череп

Часть скелета в голове – это **череп**. Он защищает мозг, служит опорой многим органам чувств и образует проходы для входа в пищеварительную и дыхательную системы. Череп состоит из черепной части (полость черепа), окружающей мозг, и лицевой части (Рисунок 4-4, 4-5 и 4-6). Термин **черепная коробка** иногда используется для обозначения всего черепа, но чаще относится только к полости черепа, а не к лицевым костям. Большинство наблюдаемых различий между видами в том, что касается головы, зависит от лицевой части черепа.



Рисунок 4-4. Изображения сбоку (А) свиного черепа и (В) овечьего черепа. Обратите внимание на то, что глазница черепа свиньи неполностью каудальная, тогда как у овцы полностью.

Таблица 4-2. Кости осевого скелета

Череп		Позвоночный столб	Ребра	Грудина
Краниальная часть	Лицевая часть			
Парный:	Резцовая	Шейный	Истинные	Сегмент
Фронтальный	Слезница	Грудной	(соединен	грудины
Теменная	Нижняя челюсть	Поясничный	хрящами с	Грудная кость
Временный	Верхняя	Крестцовый	грудиной)	Мечевидный
Непарный:	челюсть	Каудальный	Грудной	хрящ
Этмоидальный	Небный		(«ложные») (не	
Межтеменный	Крыловидная		связаны	
Затылочный	Носовой		напрямую с	
Основная	Носовая		грудиной)	
клиновидная	раковина		Подвижные	
	(раковина)		(фиксируется	
	Сошник		только на	
	Скуловой		позвонках;	
	Подъязычная		последние 1	
	система		или 2 пары)	

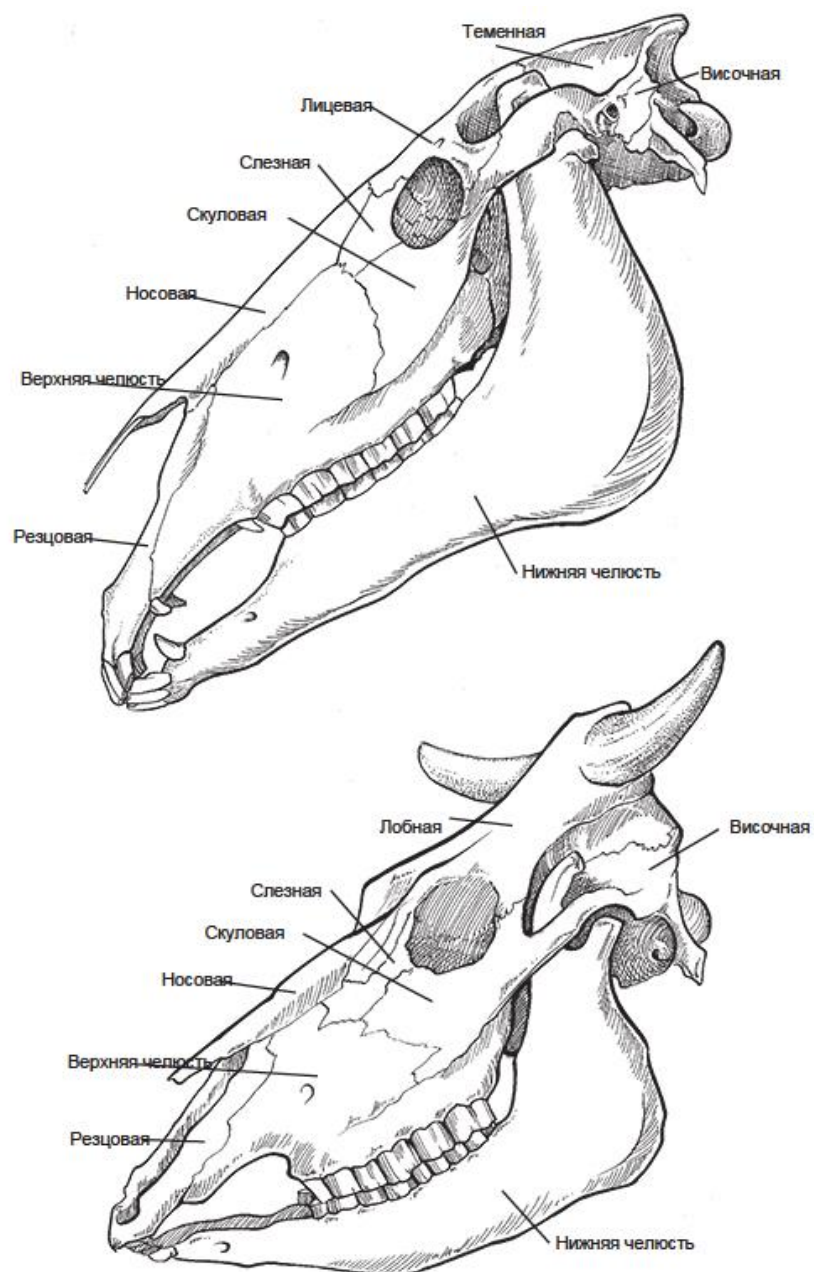


Рисунок 4-5. Конский (вверху) и бычий (внизу) черепа, вид сбоку.

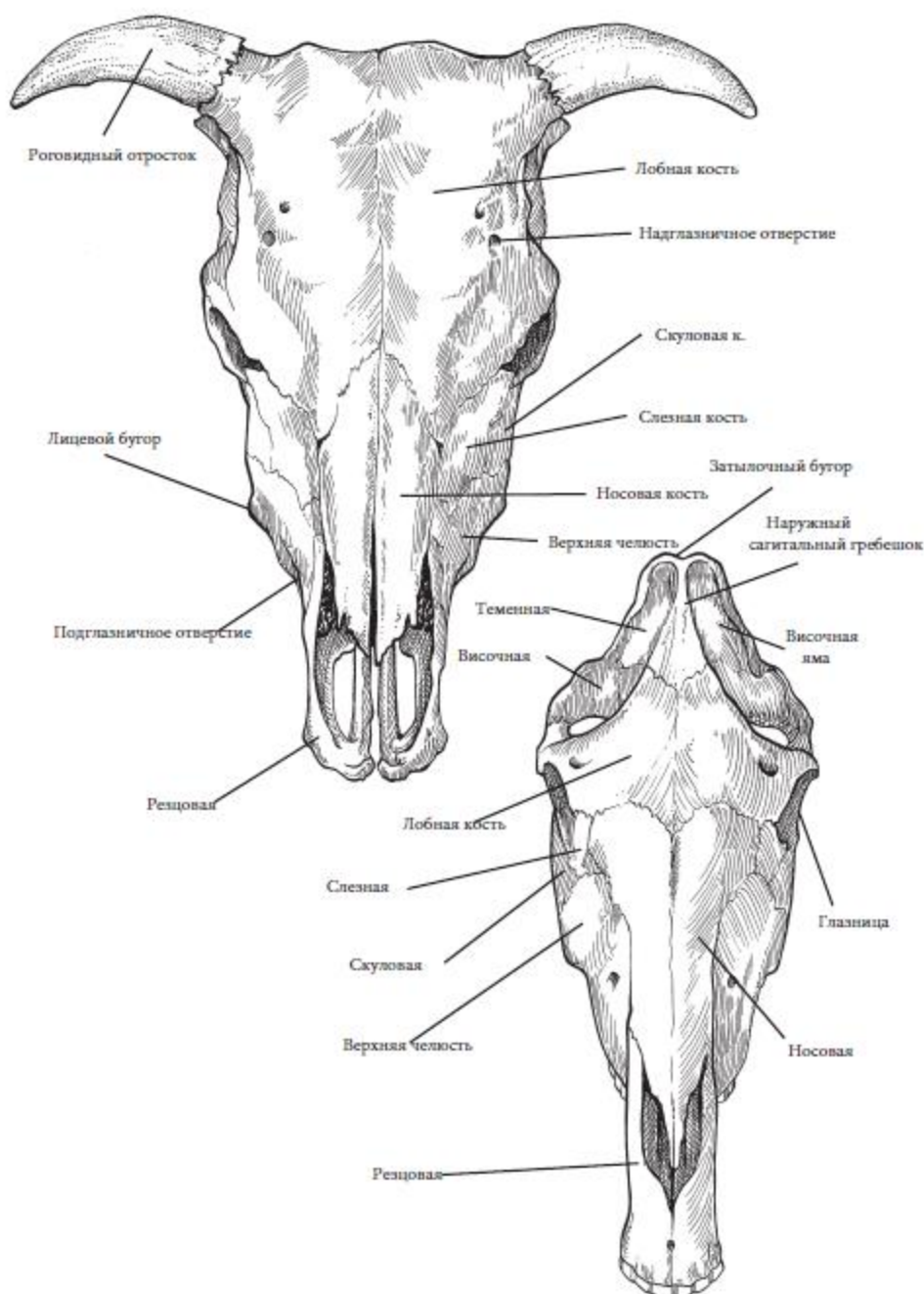


Рисунок 4-6. Бычий (слева) и конский (справа) черепа, вид сверху.

Каудальная и дорсальная стенки черепа образованы **затылочной, теменной, межтеменной** и **лобной костями**. Межтеменные кости, узкие кости, лежащие близко к срединной плоскости, обычно срастаются друг с другом и с двумя соседними теменными и одной затылочной костями, хотя это происходит в разное время у разных видов. У домашних животных, у которых они имеются, рога возникают из костных выступов лобных костей. Эти наросты представляют собой **роговые отростки**.

Боковые и вентральные стенки черепа образованы **височными костями**, в которых содержится среднее и внутреннее ухо, и **клиновидной костью**, поддерживающей мозг и придатки мозга. Ротрально непарная **решетчатая кость** не видна снаружи неповрежденного черепа. Находясь на границе между носовой полостью и черепной коробкой, она представляет собой многочисленные отверстия для прохождения обонятельных нервов, связанных с обонянием.

Лицевую часть черепа можно разделить на глазничную, носовую и ротовую области.

Глазница, что означает круг, обозначает костную впадину, защищающую глаз. Глазница окружена частями **лобной**, **слезной** и **скуловой костей**. Лобная, скуловая и височная кости участвуют в формировании выступающей **челюстной дуги**, которая граничит с вентральной и каудальной частями глазницы. Жвачные животные и лошади имеют полную глазницу с краями костей, окружающими глаз. У свиней неполная глазница (Рисунок 4-4), а каудальный край заканчивается крепкой **связкой глазницы**, а не костью.

Дыхательные пути через носовую часть черепа ограничены сверху **носовыми костями**, латерально **верхнечелюстными** и **резцовыми костями**, а вентрально - **небными отростками** верхнечелюстных, резцовых и **небных костей**. Правый и левый носовые ходы в продольном направлении разделены **сошниковой костью**, хрящевой и костной перегородками. Свитковидные **раковины (носовые раковины)** отходят от боковых стенок носовой полости и выступают в носовые ходы. Раковины покрыты сосудистой слизистой оболочкой, которая помогает согреть и увлажнить вдыхаемый воздух. Раковины в каудальных частях носовой полости являются частью **решетчатой кости** и иногда называются этмотурбинатами; они имеют **обонятельный эпителий**, который содержит нервные клетки, приспособленные на обнаружение запахов.

Верхняя челюсть и скуловая кость лошади имеют острый гребень, **лицевой гребешок**, который легко увидеть и ощутить на боковой стороне головы лошади, вентрально и рострально по отношению к глазу.

Заполненные воздухом дивертикулы из носовой полости, известные как **придаточные пазухи носа**, существуют в некоторых костях лица и головного мозга. К костям, в которых могут быть эти пазухи, относятся лобная, верхнечелюстная, решетчатая, клиновидная и небная кости. Поскольку он имеет дивертикул, который простирается в роговой отросток, лобная пазуха у крупного рогатого скота может быть обнажена при удалении рогов у зрелых животных (Рисунок 14-8).

Ротовая часть черепа покрыта верхнечелюстной, резцовой и небной костями. Верхнечелюстные и резцовые кости содержат зубы верхнего зубного ряда (хотя резцовые кости лишены зубов у жвачных животных). Вентролатерально нижняя челюсть завершает ротовую часть. Нижняя челюсть опирается на ямку височной кости ростральнее отверстия уха. Нижняя челюсть содержит все нижние зубы и дает прикрепление к мышцам, связанным с жеванием («жевательные мышцы»).

Подъязычный аппарат представляет собой костный каркас (Рисунок 4-7), который поддерживает зев (глотку) и обеспечивает прикрепление к некоторым глоточным, гортанным и язычным мышцам. Он лежит между правой и левой частями нижней челюсти и прикрепляется к **шиловидному отростку** каждой височной кости.

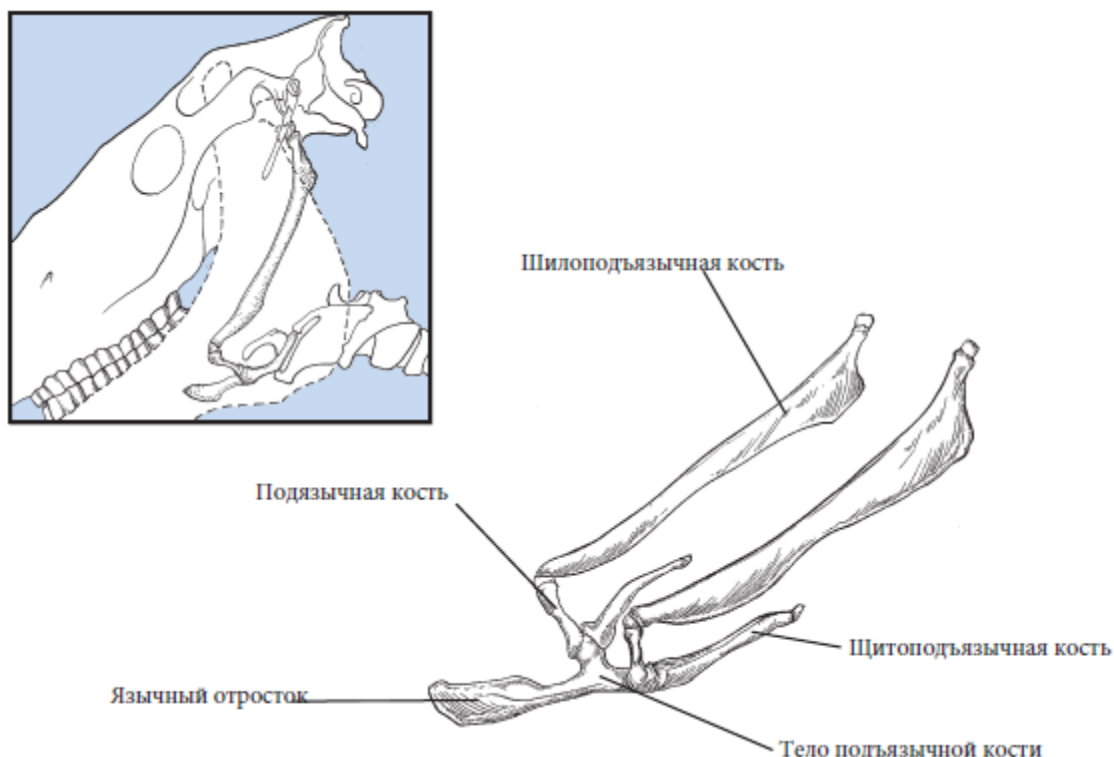


Рисунок 4-7. Подъязычный аппарат лошади. Шилоподъязычные кости сочленяются с шиловидными отростками черепа, а щитовидно-подъязычные кости - с гортанью. Язычный отросток простирается до основания языка и служит местом прикрепления некоторых язычных мышц; он большой у лошадей, меньше у жвачных.

Таблица 4-3. Формулы позвонков обычных домашних животных и человека

Вид	Шейный	Грудной	Поясничный	Крестцовый	Каудальный
Лошадь	7	18	6	5	15-20
Вол	7	13	6	5	18-20
Овца	7	13	6-7	4	16-18
Коза	7	13	7	4	12
Домашняя свинья	7	14-15	6-7	4	20-23
Собака	7	13	7	3	20-23
Курица	14	7	14 (пояснично-крестцовый)	5	6
Человек	7	12	5	4	

Позвоночный столб

Позвоночный столб состоит из срединных непарных неправильных костей, называемых позвонками. Для обозначения соответствующих позвоночных областей обычно используются следующие буквы:

C Шейный: шея

T Грудной: грудь

L Поясничный: поясница

S Крестцовый: тазовая область (сросшиеся позвонки)

Cd Каудальный: хвост

Формула позвоночника для данного вида состоит из буквенного символа для каждой области, за которой следует номер позвонков в этой области у этого вида. Формулы позвоночника обычных домашних животных и людей показаны в Таблице 4-3.

Внешний вид отдельных позвонков значительно отличается, но части типичного позвонка включают тело, дугу и отростки (Рисунок 4-8).

Тело представляет собой цилиндрическую массу, образующую вентральную часть позвонка и дно позвоночного отверстия. Первый шейный позвонок - атлант - лишен тела.

Дорсально **дуга** завершает **позвоночное отверстие**, в котором находится спинной мозг. Когда позвонки расположены последовательно, соседние позвоночные отверстия образуют **позвоночный канал**, через который продольно проходит спинной мозг.

Черепные и каудальные **суставные отростки** образуют суставы между соседними позвонками; в грудном отделе они также образуют суставы с ребрами. Все эти суставы являются типичными синовиальными суставами (см. Главу 6).

Остистый отросток выступает из дуги позвонка дорсально. Остистые отростки служат важными местами прикрепления эпаксиальных мышц. У копытных очень высокие остистые отростки первых нескольких грудных позвонков образуют спинной выступ, к которому крепится затылочная связка (см. Рисунок 7-18) для опоры головы. У лошадей выступ в этом месте называется **холкой**.

Поперечные отростки выступают в боковом направлении от дуги и обеспечивают места прикрепления мышц, которые перемещают позвоночник. Особенно велики поперечные отростки поясничных позвонков.

Межпозвоночные проходы образуются путем совмещения выемок на смежных дугах позвонков, создавая отверстие между этими позвонками. Спинномозговые нервы выходят из позвоночного канала через межпозвоночные отверстия на пути к иннервирующим периферическим структурам.

Шейные позвонки имеют хорошо развитые суставные отростки, позволяющие обеспечить широкий диапазон движений шеи. У всех домашних млекопитающих семь шейных позвонков.

Атлант - это первый шейный позвонок (Рисунок 4-9). Остистый отросток и тело отсутствуют. Атлант сочленяется с затылочными мыщелками черепа краниально и осью каудально.

Осевой позвонок – это второй шейный позвонок (Рисунок 4-9). Остистый отросток образует на его спинке продольное крыло. Тело осевого позвонка имеет краниальный отросток, называемый **зубом** (из-за его сходства с зубом), который сочленяется с первым шейным позвонком во вращательном суставе.

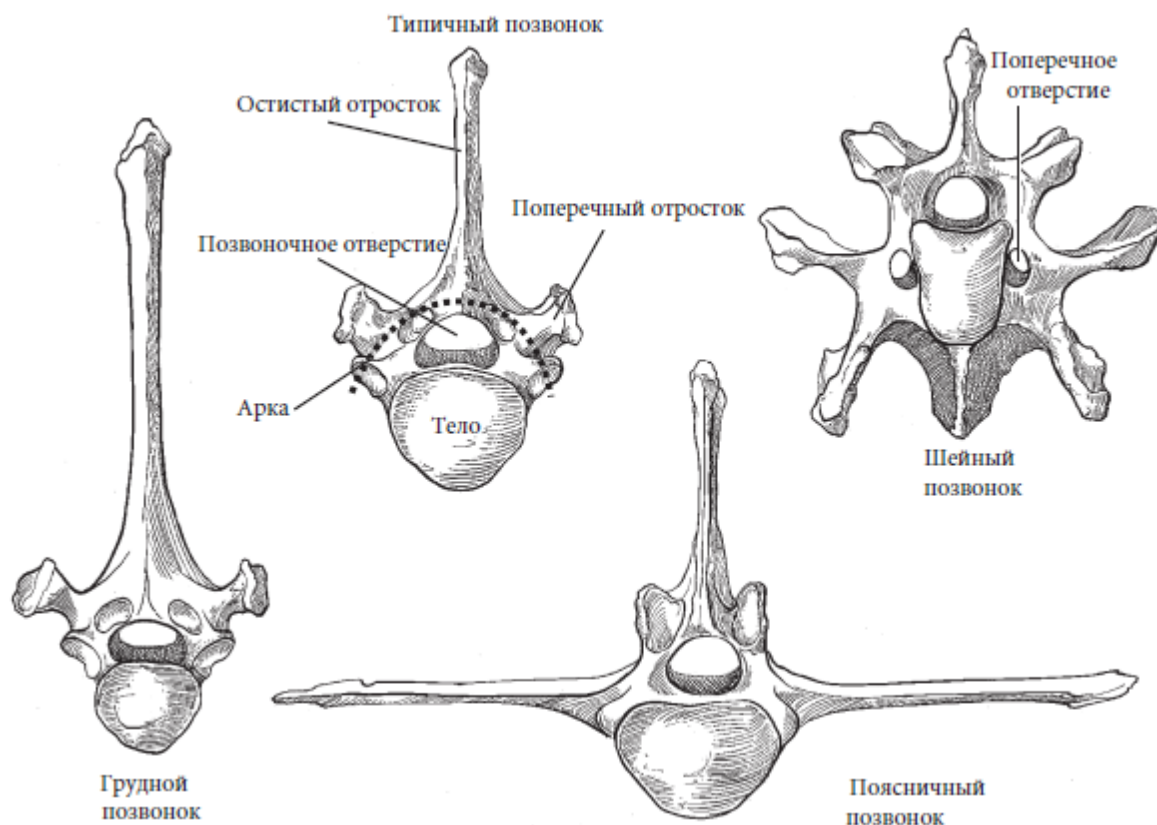


Рисунок 4-8. Типичные позвонки, краниальный вид

Остальные шейные позвонки похожи друг на друга, с небольшими остистыми отростками и довольно крупными поперечными и суставными отростками. За исключением последнего шейного позвонка (С7), каждый шейный поперечный отросток содержит **поперечное отверстие**, через которое проходит позвоночная артерия.

Грудные позвонки характеризуются хорошо развитыми остистыми отростками и суставными поверхностями ребер. **Реберные ямки** на телах соседних грудных позвонков образуют углубления для сочленения с головками ребер. Каждый поперечный отросток также имеет ямку для сочленения с бугорком ребра того же номера, что и позвонок.

Поясничные позвонки имеют большие плоские поперечные отростки, которые выступают в стороны. Остистые отростки сходны с таковыми нескольких последних грудных позвонков. Суставные отростки более крепкие, чем отростки грудных позвонков, но не такие большие, как суставные отростки в шейном отделе. Тело и каудальные суставные отростки последнего поясничного позвонка сочленяются с крестцом.

Крестцовые позвонки сливаются в единую клиновидную кость, **крестец** (Рисунок 4-10), которая сочленяется с последним поясничным позвонком краниально, с первым нижним поясничным позвонком каудально и с крыльями тазовой кости краниолатерально. Межпозвонковые отверстия крестца представлены дорсальными и вентральными рядами **крестцовых отверстий** на дорсальной и вентральной (или тазовой) сторонах крестца. Через эти отверстия, как и через другие межпозвонковые отверстия, проходят спинномозговые нервы.

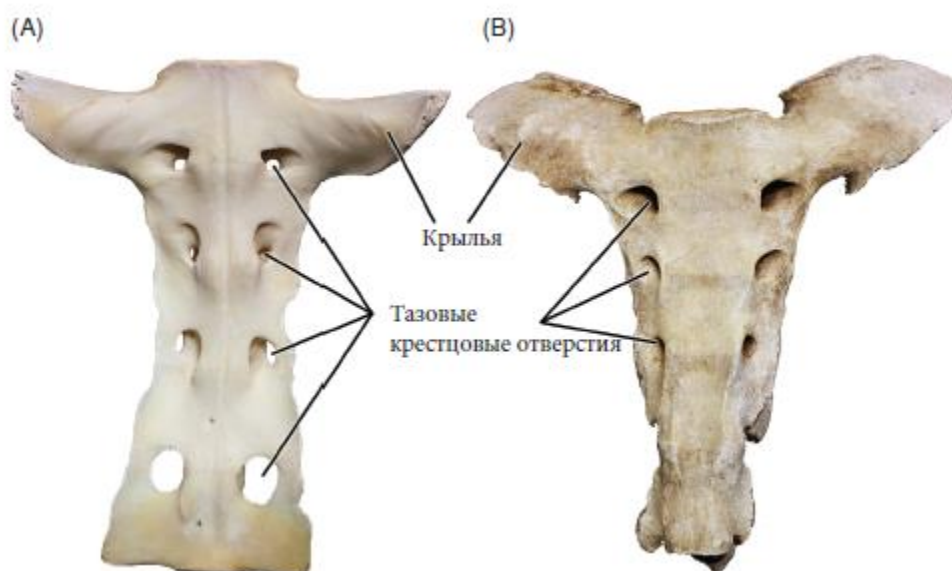


Рисунок 4-10. Вид крестца снизу. Краниальная часть сверху. (А) Бык. (В) Лошадь

Хвостовые позвонки составляют костную основу хвоста. В зависимости от длины хвоста их количество значительно отличается от вида к виду и даже внутри одного вида. Размер позвонков быстро уменьшается в каудальном направлении, пока последние несколько хвостовых позвонков не станут просто небольшими костными балками. Поскольку у животных отсутствует изогнутый, сросшийся копчик как у человека, термин анатомии человека «*копчиковый*» для описания позвонков хвоста не приветствуется.

Грудина и ребра

Грудина образует брюшную часть костной грудной клетки и обеспечивает прикрепление к **реберным хрящам** ребер, а также обеспечивает костное начало грудным мышцам (Таблица 4-4). Краниальный конец грудины - **манубриум**; средняя часть - **тело**; а каудальный конец - **мечевидный отросток**, который частично или полностью является хрящевым. Грудина изначально состоит из отдельных костей, называемых **сегментами грудины**, которые могут срастаться с возрастом.

Таблица 4-4. Номера ребер и сегментов

Вид	Истинные ребра	Ложные ребра	Сегменты
Лошадь	8	10	7
Жвачное	8	5	7
Свинья	7	7-8	6

Ребра образуют боковые стенки костной грудной клетки. Обычно количество пар ребер совпадает с количеством грудных позвонков. В редких случаях дополнительное ребро или пара ребер располагается краниально или каудально по отношению к грудным позвонкам. Тыльная конечность типичного ребра состоит из округлой **головки**, которая сочленяется с двумя соседними телами позвонков, и **бугорка**, который сочленяется с поперечным отростком позвонка. Тело ребра уплощено в поперечном сечении и более или менее изогнуто (в зависимости от области грудной стенки, из которой оно выходит) по мере приближения к грудному концу. На этом конце кость ребра прикрепляется к

реберному хрящу, через который она прикрепляется к груди. Реберно-позвоночные сочленения и реберно-грудные суставы имеют синовиальную природу.

Грудные концы наиболее краниальных ребер соединяются непосредственно с грудиной реберным гиалиновым хрящом; прикрепленные таким образом ребра называются **грудными (истинными) ребрами**. В более каудальном направлении реберные хрящи длиннее, образуют дугу краниально и присоединяются друг к другу, образуя реберную дугу. Через эту соединенную дугу хряща эти более каудальные ребра, называемые **астернальными (ложными) ребрами**, косвенно прикрепляются к груди. Когда реберный хрящ последнего ребра не может срастаться с реберной дугой, оно называется **подвижным ребром**. В то время как последняя пара ребер у людей, кошек и собак обычно представляет собой подвижные ребра, у копытных они встречаются гораздо реже.

Промежутки между соседними ребрами - это **межреберные промежутки**, пронумерованные в соответствии с номером ребра, краниального к пространству.

Аппендикулярный скелет

Аппендикулярный скелет состоит из костей конечностей. Кости верхней конечности сравниваются с костями задней конечности по областям в Таблице 4-5. Выступы аппендикулярного скелета вблизи кожи можно пальпировать и идентифицировать как клинические опознавательные точки (Рисунок 4-11).

Верхние конечности

Лопатка (заплечье) у всех животных представляет собой относительно плоскую треугольную кость (Рисунок 4-12). Дистальная часть - это ее вентральный угол, и она образует единственное истинное соединение между лопаткой и другой костью у большинства домашних животных. Птицы и приматы обладают **ключицей**, которая образует соединение с лопаткой, но у большинства четвероногих ключица представлена только **ключичным сухожилием**, связкой соединительной ткани внутри брахицефалической мышцы. Сросшиеся ключицы у птиц называются «дужкой» или **вилкой** (см. Главу 30). У птиц есть **воронья кость** как отдельная кость в дополнение к лопатке и ключице. Воронья кость у людей и домашних млекопитающих редуцировалась в **клювовидный отросток** (костный выступ), который выступает медиадой из лопатки около вентрального угла у большинства видов.

На боковой стороне лопатки есть гребень, называемый **спинной хребет**, идущий от вентрального угла до дорсальной границы. У жвачных животных дистальный конец хребта уплощен, образуя **акромионный отросток**. Спинной хребет делит латеральную часть лица на **надостную ямку**, которая находится краниально по отношению к хребту, и **подостную ямку**, которая расположена каудальнее спинного хребта. Реберная (медиальная или глубокая) поверхность лопатки дает прикрепление к некоторым мышцам, которые соединяют конечность с телом.

Плечевая кость - длинная кость, которая различается в зависимости от вида животного лишь незначительно. Имеет тело и две

Таблица 4-5. Сравнение костей верхних и нижних конечностей
Верхние конечности **Нижние конечности**

Часть конечности	Кости	Часть конечности	Кости
Грудной (плечевой) пояс	Лопатка, ключица, воронья кость	Пояс нижней конечности	Крестец, таз (подвздошная, седалищная, лонная)
Предплечье	Плечевая кость	Бедро	Бедренная кость
Подплечье	Лучевая кость, локтевая кость	Бёдро	Большеберцовая кость, малоберцовая

Запястье («колено»)	Кость запястья	Предплюсна (коленное сухожилие)	кость Кости предплюсны
Запястье Фаланги (палец)	Пястная кость Проксимальная, средняя и дистальная фаланги Проксимальная и дистальная сесамовидные кости	Плюсна Фаланги (палец)	Плюсневые кости Проксимальная, средняя и дистальная фаланги Проксимальная и дистальная сесамовидные кости

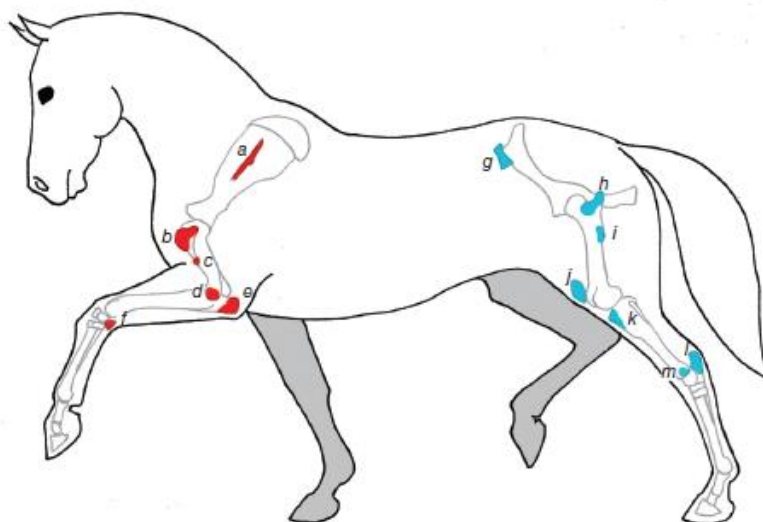


Рисунок 4-11. Некоторые пальпируемые опознавательные точки костей лошади. а – ость лопатки и бугорок; b - большой бугорок плечевой кости; c - дельтовидная бугристость плечевой кости; d - латеральный надмыщелок плечевой кости; e - локтевой отросток локтевой кости; f - добавочная кость запястья; g, бугорки тазобедренного сустава; h - большой трохантер бедренной кости; i, третий вертел бедренной кости; j, надколенник; k - бугристость большеберцовой кости; l, бугор пяточной кости; m, латеральный надмыщелок большеберцовой кости.

Проксимальный конец несет округлую суставную *головку*, которая вместе с вентральным углом лопатки образует *лопаточно-плечевой сустав*. Проксимальный конец плечевой кости также имеет ряд бугристостей и бугорков неправильной формы, обеспечивающих места прикрепления к мышцам плечевой области. Пальпируемый выступ, образованный этим концом плечевой кости, называется *вершиной плеча*. Дистальный конец плечевой кости образует катышковидный *мыщелок*, который сочленяется с проксимальными концами лучевой и локтевой костей в локте.

Лучевая и локтевая кости - это кости *предплечья*. У млекопитающих лучевая кость больше двух, хотя у птиц он меньше локтевой кости. Лучевая кость переходит в локтевой сустав проксимально и в запястье дистально. Лучевую кость можно прощупать непосредственно под кожей на медиальной стороне предплечья.

Локтевая кость отличается по степени развития от вида к виду. Выступающий *локтевой отросток (вершина локтя)* встречается у всех млекопитающих проксимально и каудально локтевого сустава. Этот отросток формирует рычаг для прикрепления мышц, разгибающих локоть. У лошади проксимальная часть тела локтевой кости хорошо развита, но срастается с лучевой; дистальный отдел локтевой кости отсутствует. У быка,

овцы, козы и свиньи есть целая локтевая кость, но с небольшим или отсутствующим движением между локтевой костью и лучевой костью. Кошка и собака имеют значительно больше движений между этими целыми костями, но не так сильно, как приматы, которые могут пронировать и супинировать свои руки за счет вращения лучевой и локтевой костей относительно друг друга.

Запястье у всех животных представляет собой сложную область, включающую два ряда мелких костей (Рисунок 4-13). Эта область соответствует запястью человека, и часто, хотя и ошибочно, всадники называют ее «коленом» (истинное колено - это коленная чашечка). Кости запястья в проксимальном ряду называются (от медиального к латеральному) **лучевыми, промежуточными и локтевыми**, а кости в дистальном ряду пронумерованы от 1 до 4 от медиального к латеральному. Кроме того, добавочная кость запястья выступает каудально с боковой стороны запястья. Нумерация костей запястья в дистальном ряду основана на четырех наследственных, но среди обычных домашних сельскохозяйственных животных только свинья постоянно имеет четыре запястные кости в этом дистальном ряду. Первая запястная кость лошади, при наличии, небольшая и не несет нагрузки. Первая запястная кость отсутствует у жвачных, а вторая и третья запястные кости срослись у этих видов.

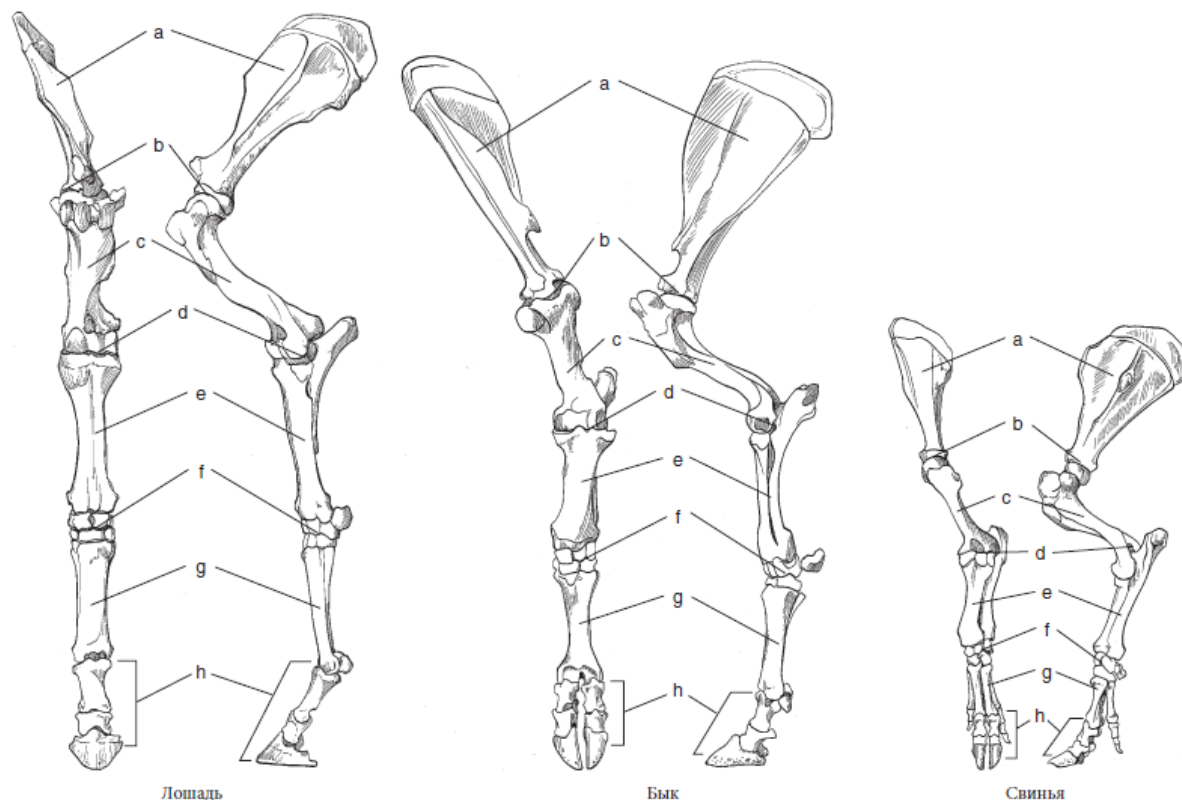


Рисунок 4-12. Сравнительная анатомия костей верхних конечностей. а- лопатка; б- лопаточно-плечевой (плечевой сустав); с- плечевая кость; d- локтевой сустав; е- предплечье (лучевая и локтевая); f- запястье; g- пястная кость; h- палец (фаланги).

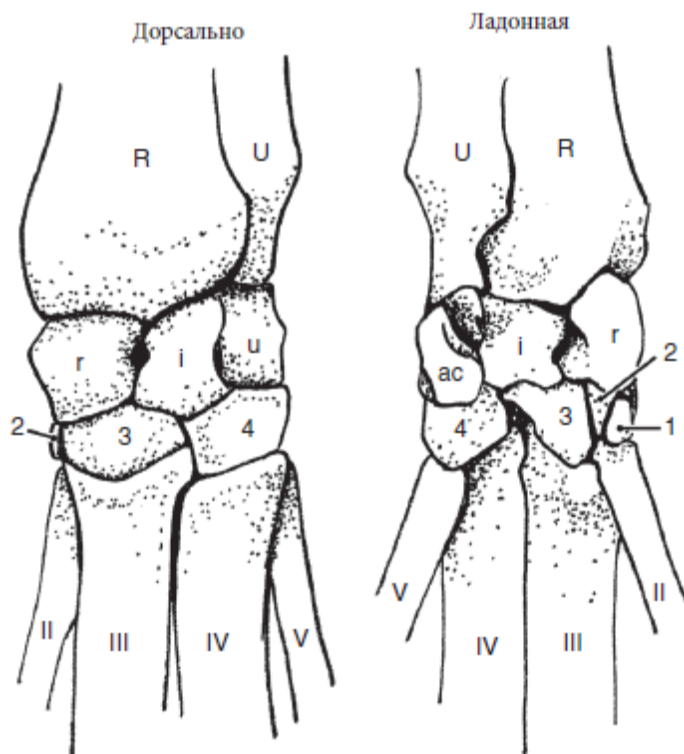


Рисунок 4-13. Запястье свиньи. R-лучевая; U- локтевая; r - лучевая кость запястья; i- промежуточная кость запястья; u- локтевая кость запястья; 1 – 4- пронумерованные кости запястья; II – V- пястные кости.

Пястная кость расположена непосредственно дистальнее запястья. У лошади это одна большая **пястная (берцовая) кость**, основание третьего пальца (соответствующего среднему пальцу) и две маленькие пястные (**малые берцовые**) кости. Вторая пястная кость находится на медиальной стороне, а четвертая - на латеральной. Травма этих мелких костей с последующим избыточным образованием костной ткани приводит к образованию **сплинтов**. Сплинты у лошадей иногда вызывают хромоту, но часто представляют собой только **недостаток**, изъян, обычно не связанное с болезнью.

Берцовая кость быка и овцы представляет собой сращение третьей и четвертой пястных костей. Вертикальный желобок на тыльной стороне пястной кости ограничивает линию развития сращения.

У свиньи четыре пястные кости. Первый отсутствует; вторая и пятая редуцированы в размерах; а третий и четвертый несут большую часть нагрузки.

Пальцы нумеруются от одного до пяти, в зависимости от вида (Рисунок 4-14). Лошадь, имея только один палец, буквально ходит на кончике среднего пальца, или третьего пальца. Пальцы, как и пястные кости, пронумерованы от одного до пяти от медиального до латерального. Каждый палец полностью состоит из трех **фаланг (проксимальная фаланга, средняя фаланга и дистальная фаланга)**. У лошади проксимальную фалангу также называют **путовой костью**; средняя фаланга соответствует **венечной кости**; а дистальная фаланга также известна как **копытная кость**. Каждый палец также включает две **проксимальные сесамовидные кости** на ладонной стороне сустава между третьей пястной костью и проксимальной фалангой и **дистальную сесамовидную (ладьевидную) кость** на стыке средней и дистальной фаланг.

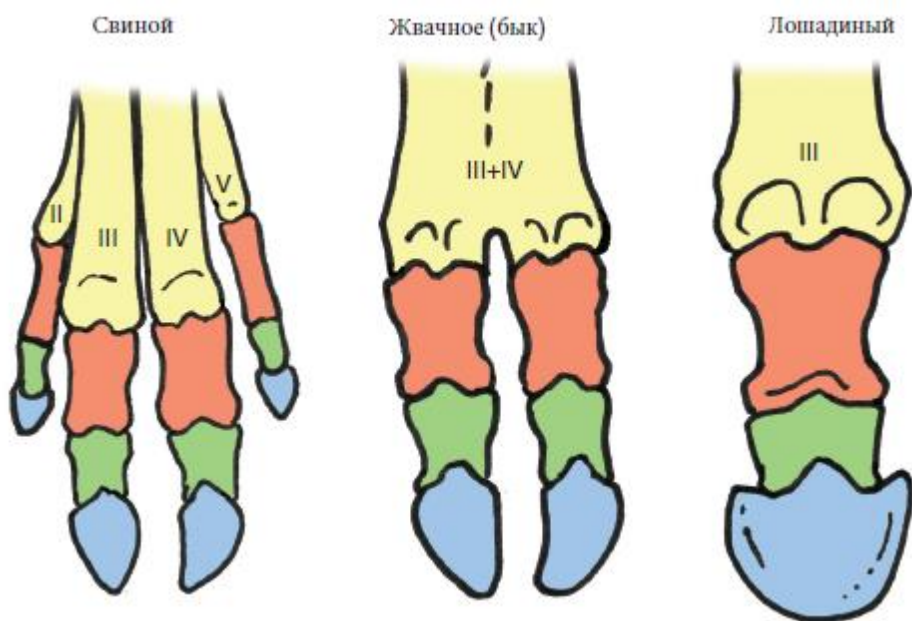


Рисунок 4-14. Пальцы. Каждый принимающий нагрузку палец состоит из трех фаланг. Желтые кости - это пястные кости. Красная - проксимальная фаланга; зеленая - средняя фаланга; синяя - дистальная фаланга.

Всадники называют сустав между пястной костью и проксимальной фалангой (пястно-фаланговым суставом) **надкопытцем**. Область пальца между надкопытцем и копытом - это **пудовая кость**. У быка, овцы и козы есть два основных пальца, третий и четвертый, тогда как второй и пятый пальцы представлены только маленькими рудиментарными пальцами на задней части пясти. В них нет костных элементов. У свиньи, однако, рудиментарные пальцы полностью развиты как пальцы с нормальным набором фаланг внутри каждого (Рисунок 4-13). Стоя на твердом грунте, пальцы свиней не касаются земли, но на мягких поверхностях (например, песке или грязи) они несут некоторый вес.

Нижние конечности

Таз состоит из круга костей, с помощью которых нижние конечности соединяются с позвоночником. Каждый **полутаз** (половина таза) состоит из трех костей, которые срослись, образуя **безымянную кость** или **тазовую кость** (Рисунок 4-15). Эти две безымянные кости прочно прикреплены друг к другу у **тазового симфизиса** вентрально и соединены с крестцом осевого скелета двумя прочными **крестцово-подвздошными суставами**. Три кости, входящими в формирование каждой тазовой кости быка, являются **подвздошная, седалищная и лонная кости**. Все три из них участвуют в формировании вертлужной впадины тазобедренного сустава.

Подвздошная кость - самая большая и самая дорсальная из костей таза. Она представляет собой несимметричный треугольник с вершиной у вертлужной впадины и выступающим основанием кранио-дорсально. Медиальный угол, **бугорок крестца**, находится близко к крестцово-подвздошному суставу по средней линии. Латеральный угол, **бугор тазовой кости**, известен как **вершина бедра** (часто называемые скотоводами **маклок**). Перелом бугра тазобедренной кости у лошади приводит к очевидной асимметрии в двух вершинах бедер, если смотреть сзади. Всадники называют это состояние **сбитым бедром**.

Широкая плоская часть между бугром тазобедренной кости и бугром крестца является **крылом** подвздошной кости, а задний край - **ребром подвздошной кости**. Тело

подвздошной кости выступает вперед и назад между крылом и вертлужной впадиной и помогает формировать боковую стенку полости таза.

Седалищная кость выступает назад и вентрально от вертлужной впадины, образуя большую часть дна полости таза. Седалищная кость имеет большой шершавый каудальный выступ, **седалищный бугор**, обычно называемый у крупного рогатого скота седалищной костью.

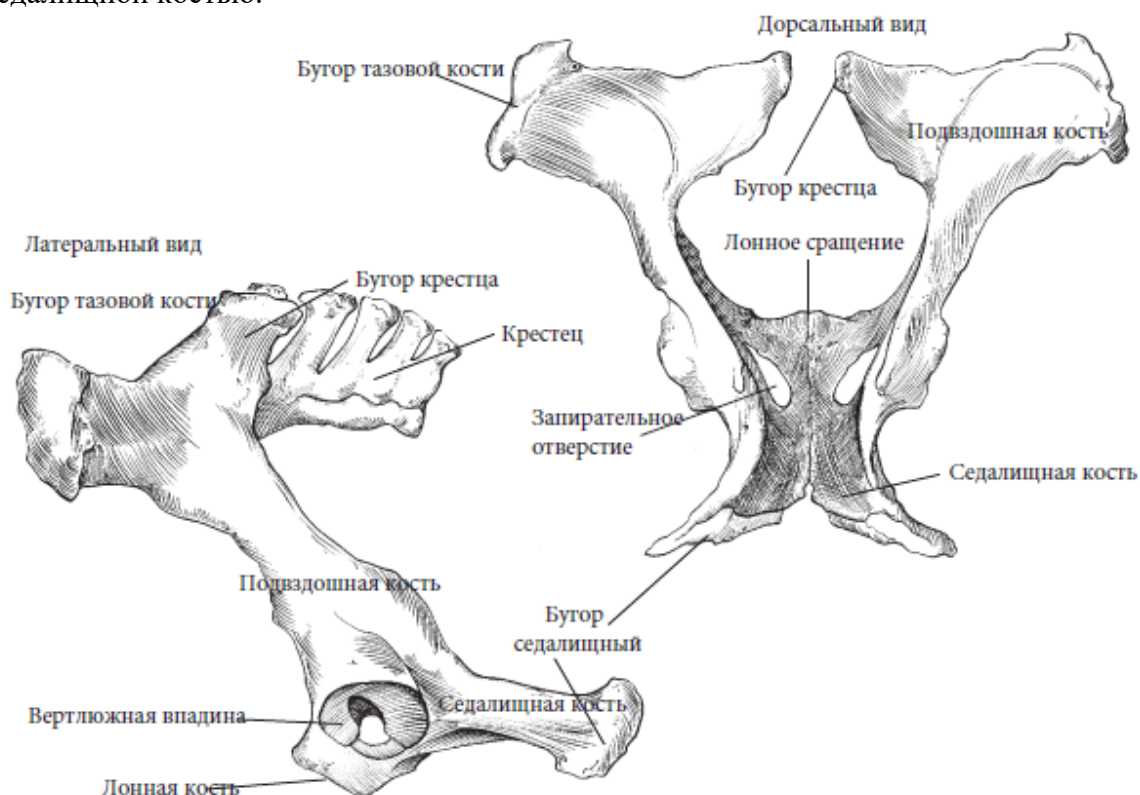


Рисунок 4-15. Таз лошади. Латеральный (слева) и дорсальный (справа) виды.

Лонная кость, самая маленькая из трех костей таза, образует краниальную часть дна полости таза. Лонная кость также входит в формирование вертлужной впадины и встречается с лонной костью противоположной стороны у симфиза. Лонная кость и седалищная кость образуют границы **запирательного отверстия**.

Бедро (бедренная кость) простирается от **коксофemorального (тазобедренного) сустава** до **коленного сустава** (сустава, соответствующего колену человека) (Рисунок 4-16). Проксимальный конец бедренной кости имеет почти сферическую **головку**, которая сочленяется с вертлужной впадиной тазовой кости, образуя тазобедренный сустав. Есть также несколько шероховатых выступов (два у жвачных и свиней, три у лошадей), называемых **трохантерами**, для прикрепления тяжелых мышц бедра и таза. Прямой диафиз (Рисунок 4-3) бедренной кости в поперечном сечении почти круглой формы. Дистальный конец имеет два мыщелка для сочленения с большеберцовой костью и трохлею для сочленения с **надколенником**, сесамовидной костью, окруженной сухожилием прикрепления большой четырехглавой мышцы.

Большеберцовая и малоберцовая кости — это кости собственно колена (**круры**), часть нижней конечности между коленным и скакательным суставами. Большеберцовая кость, большая из двух, пальпируется под кожей медиально. Малоберцовая кость, которая намного меньше по размеру, лежит на латеральной стороне голени. Это полная кость, хотя и тонкая у свиней, но у жвачных и непарнокопытных малоберцовая кость редуцирована. В голени жвачных она существует в виде двух отдельных бугорчатых

костей, по одной на каждой латеральной ножке. У лошади малоберцовая кость в проксимальной круре принимает тонкую каплевидную форму.

У большеберцовой кости есть расширенный проксимальный конец, который участвует в коленном суставе. Его тело имеет треугольное сечение. На дистальном конце большеберцовой кости есть две вогнутые впадины, которые образуют шарнирный сустав скакательного сустава с таранной костью (тибиотарзальной костью). У собак, свиней и людей малоберцовая кость — это длинная тонкая кость, идущая от проксимального конца большеберцовой кости до латеральной стороны коленного сухожилия.

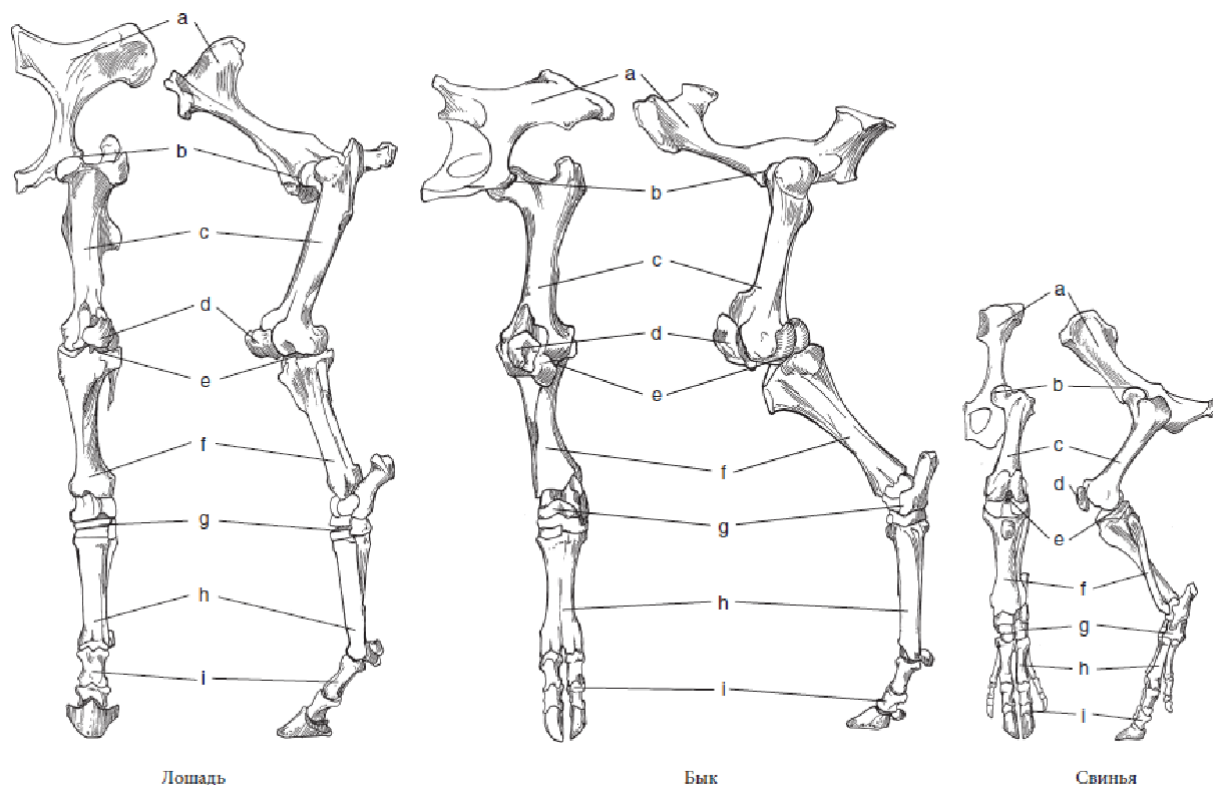


Рисунок 4-16. Сравнительная анатомия костей нижней конечности. а - таз; б - коксофemorальный (тазобедренный) сустав; с - бедренная кость; d - надколенник; е - коленная (коленный сустав) чаша; f - крура (большеберцовая кость и малоберцовая кость); g - предплюсна (коленное сухожилие); h - плюсневая кость; i - палец (фаланги).

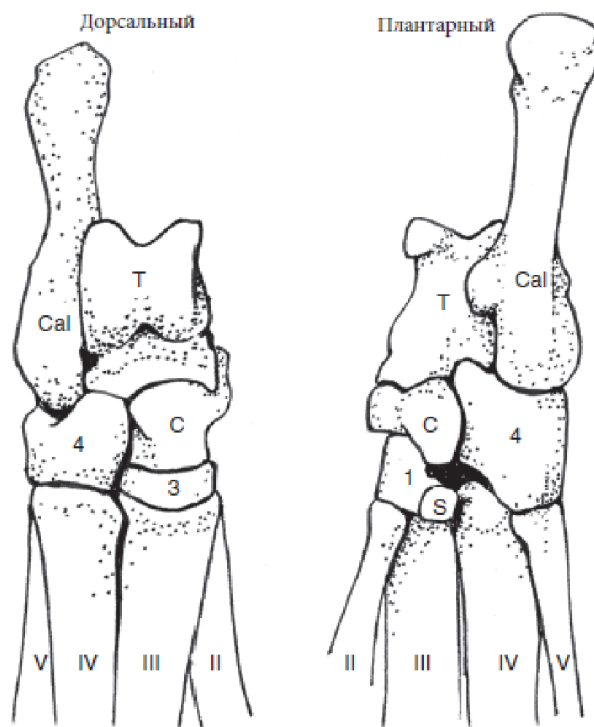


Рисунок 4-17. Свиная тарзальная кость. Cal - пяточная кость; Т, осыпь; с - центральная кость предплюсны; 1–4 - пронумерованные кости предплюсны; II–V - пястные кости.

У лошади есть как проксимальный конец, так и часть тела кости, тогда как у домашних жвачных есть только остатки проксимального конца малоберцовой кости. У всех домашних видов есть дистальный конец малоберцовой кости, образующий выступающую **латеральную лодыжку** коленного сухожилия. Латеральная лодыжка у лошади срослась с большеберцовой костью, но у жвачных животных представляет собой отдельную небольшую кость, сочленяющуюся с дистальной частью большеберцовой кости и предплюсны.

Тарзальная кость (коленное сухожилие), как и запястье верхней конечности, состоит из множества мелких костей; она соответствует голеностопному суставу человека (Рисунок 4-17). Проксимальный ряд костей предплюсны состоит из двух крупных костей. **Таранная кость** дорсально имеет два катушечных гребня для сочленения с большеберцовой костью. **Пяточная кость** выступает проксимально и каудально, образуя вершину коленного сухожилия. Пяточная кость, которая соответствует пятке человека, действует как рычаг для мышц, расширяющих коленное сухожилие.

У лошади центральный ряд костей предплюсны редуцирован до единственной **центральной кости предплюсны**. Кости дистального ряда пронумерованы от 1 до 4 от медиального к латеральному, а 1-я и 2-я предплюсневые кости срослись в одну кость. У крупного рогатого скота сращены 2-я и 3-я предплюсневые кости, центральная и 4-я.

Плюсна и пальцы нижней конечности сходны с пястью и пальцами верхней конечности.

Микроскопическая анатомия, рост и развитие костей

Микроскопическая анатомия и формирование костной ткани

Окостенение

Эндохондральный (внутрихрящевой)

Окостенение

Внутримембранозное окостенение

Физиология кости

Механика и ремоделирование костной ткани

Кальций костей

Переломы и заживление переломов

Другие патологические состояния

Цели обучения

- Определить и уметь объяснить значение терминов, выделенных жирным курсивом в этой главе.
- Основной состав костной ткани и его формирование
- Краткое описание остеона и его взаимосвязи с ассоциированными нервно-сосудистыми структурами, остеоцитами, надкостницей и эндостом.
- Разница между первичным и вторичным очагами окостенения
- Факторы, которые регулируют эндохондральную оссификацию
- Краткое описание способов заживления костей и ремоделирование после перелома.
- Регулирование кальция в организме

Микроскопическая анатомия и формирование костной ткани

Около трети веса кости состоит из органического каркаса фиброзной ткани и клеток. Это органическое вещество в основном состоит из коллагена и полисахаридов, называемых *гликозаминогликанами (ГАГ)*, которые содержат хондроитинсульфат. Они придают костям упругость и прочность. Остальные две трети костной массы составляют неорганические соли кальция и фосфора в органической структуре. Около 80% этих солей представляют собой фосфат кальция, а остальное в основном карбонат кальция и фосфат магния. Фосфат кальция в основном содержится в кристаллах *гидроксиапатита*, образованных гидроксидом кальция. Эти соли придают твердость и жесткость костям и дают им сопротивление прохождению рентгеновских лучей. Если неорганические соли удаляются путем вымачивания кости в разбавленной кислоте, полученная декальцинированная кость сохранит свою первоначальную форму, но будет достаточно гибкой, что можно было бы связать ее в узел. С другой стороны, если органическое вещество удаляется обжигом в печи так, что остаются только неорганические соли, кость сохранит свою форму, но будет хрупкой и сломается, если с ней не обращаться с особой осторожностью.

Зрелая кость состоит из *остеоцитов* (костных клеток), окруженных межклеточным матриксом, состоящим из кальцинированного *остеоидного* материала. Остеоциты находятся в небольших полостях кости, называемых *лакунами* (то есть небольшими озерами) (Рисунок 5-1). Система крошечных каналов, называемых канальцами, соединяет

лакуны в веществе кости. Несмотря на то, что кость имеет большое количество сосудов, а капилляры расположены близко друг к другу, по канальцам передается тканевая жидкость, которая необходима для поддержания жизнедеятельности остеоцитов.

И лакуны, и канальцы образуются потому, что цитоплазматические отростки соединяют **остеобласты** (костеобразующие клетки) в момент отложения остеοидного материала. Таким образом, клетки и их отростки действуют как форма до тех пор, пока остеοидная ткань не застынет и не минерализуется. Затем цитоплазма частично удаляется, оставляя клетки, теперь известные как остеοциты, в лакунах, которые соединены канальцами, содержащими цитоплазматические расширения.

Трабекулярная кость или губчатая кость состоит из сети пальцеобразных костных спикул или **трабекул**. Этот тип костей встречается в конечностях длинных костей, где необходимо сопротивление сжатию без чрезмерного веса. Плоские кости между двумя слоями компактной кости, как в черепе, также губчатые. Костные спикулы расположены таким образом, чтобы противостоять нагрузкам и деформациям, создаваемым костью под действием веса или напряжения мышц.

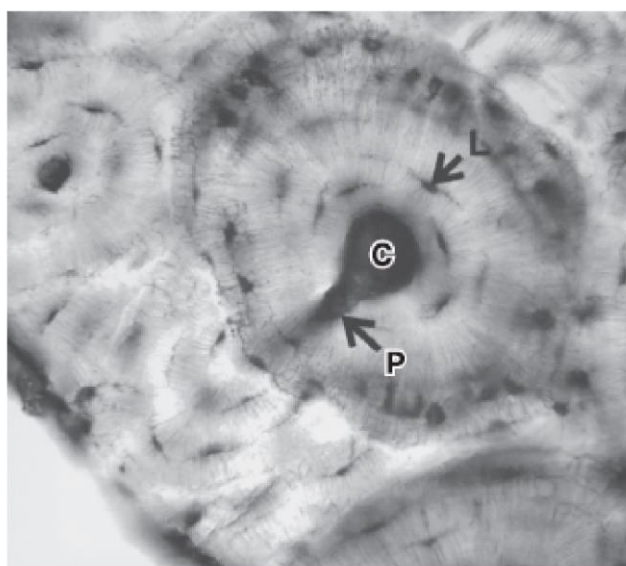


Рисунок 5-1. Неокрашенная молотая кость. Остеοциты в лакунах (L) и тонкие канальцы отходят от каждой лакуны. Центральный (C) и перфорирующий (P) каналы содержат кровеносные сосуды, нервы и лимфатические сосуды. Источник: Дельманн и Эурелл, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Компактная кость, находящаяся в стволе длинных костей, состоит в основном из множества многослойных трубок, известных как **остеональные** системы (официально называемые **гаверсова системами**). Каждый остеон состоит из одного центрального канала, содержащего сосуды и нервы, окруженного круглыми костными пластинами (**тонкими слоями остеона**), образующими слоистый цилиндр (Рисунок 5-2). Эти пластины укладываются центростремительно (от периферии к центру). После формирования кости остеобласты, внедрившиеся в костное вещество, называются остеοцитами. Как правило, эти остеоны добавляются на периферии тела кости по мере увеличения диаметра кости. Кровеносные сосуды проходят от надкостницы к центральным каналам через **перфорантные каналы** (также известные как каналы Фолькмана), которые часто проходят под прямым углом к центральным каналам (Рисунок 5-2).

Остеобласты обычно происходят из мезенхимальных клеток, родительских клеток всех соединительных тканей. Остеобласты легко делятся, но только часть новых клеток действительно выделяет остеοидное вещество и образует кость; остальное остается в резерве в виде остеοгенного слоя **надкостницы** и **эндоста** в полости костного мозга и

центральных каналах. Эти резервные клетки делятся и образуют больше остеобластов всякий раз, когда требуется больше кости, например, при заживлении переломов, реакции на стресс или росте. Поскольку межклеточный матрикс не податлив, костная ткань может быть добавлена только на поверхности, а остециты (зрелые остеобласты), вероятно, потеряли способность делиться.

Тело длинной кости увеличивается в диаметре в результате активности остеогенного слоя надкостницы, в то время как кость вдоль внутренней поверхности обычно резорбируется эндостом, увеличивая размер костного мозга (Рисунок 5-3). Резорбция кости также может происходить в аномальных условиях, например, в период дефицита кальция. Всякий раз при резорбции кости (в нормальных или аномальных условиях) обычно обнаруживаются большие многоядерные клетки, называемые **остеокластами** (клетки, разрушающие кость) (Рисунок 5-4). Эти клетки, происходящие из макрофагов, принимают активное участие в разрушении костей, выделяя органические кислоты и ферменты.

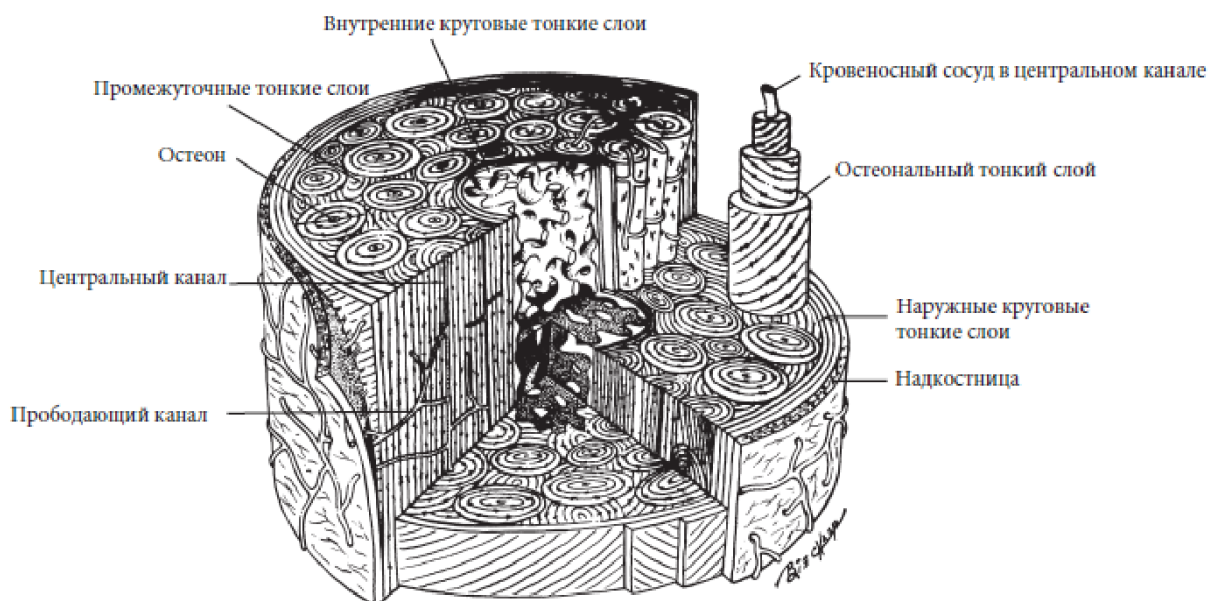


Рисунок 5-2. Структурной единицей компактной кости является остеон. Остеон выдвинут, чтобы показать концентрические слои кости, окружающие центральный канал. Межуточные тонкие слои кости заполняют пространство между остеонами, а внутренняя и внешняя поверхности образованы внутренними и внешними кольцевыми пластинками. Источник: Дельманн и Эурелл, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

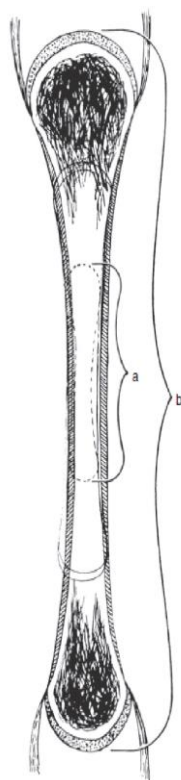


Рисунок 5-3. Ремоделирование, которое происходит при увеличении размера длинной кости. Происходит как резорбция, так и отложение кости. а - размер и форма молодой кости; b - размер и форма зрелой кости.

Осификация

Осификация - это формирование истинной кости путем отложения солей кальция в матриксе остеонидной ткани. **Кальцификация** относится к отложению солей кальция в любой ткани. Кальцификация тканей, отличных от остеоида, обычно связана с каким-либо патологическим процессом.

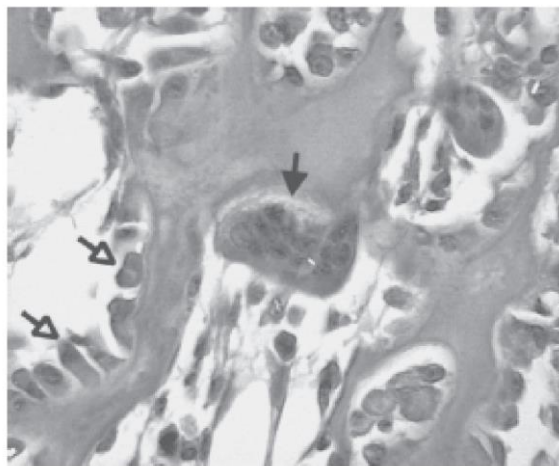


Рисунок 5-4. Остеокласт (сплошная стрелка) резорбирует кость. Остеобласты (пустые стрелки) образуют кость. Источник: Дельманн и Эурелл, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Независимо от местоположения, последовательность фактического формирования кости состоит из остеобластов, откладывающих остеонидную ткань, которая впоследствии

кальцинируется под действием фермента щелочной фосфатазы. Локальный участок костеобразования называется **ядром окостенения** (Рисунок 5-5). Среда, в которой формируется кость, определяет, будет ли тип окостенения эндохондральным или внутримембранозным.

Эндохондральное (внутрихрящевое) окостенение

Во время внутриутробного развития большая часть скелета сначала развивается как образ или модель хряща, а затем хрящ в этой модели постепенно заменяется костью. Этот процесс называется эндохондральным окостенением. Ядро окостенения, которое развивается в средней части диафиза длинной кости, является первичным ядром окостенения (Рисунок 5-5). Затем у концов длинных костей развиваются вторичные ядра окостенения. Эти ядра окостенения растут и расширяются, но область хряща, **физис**, по-прежнему разделяет ядра во время роста и развития. **Хондроциты** в этой области продолжают размножаться и продуцировать хрящ, чтобы обеспечить это разделение и, таким образом, обеспечить непрерывный рост по длине длинной кости.

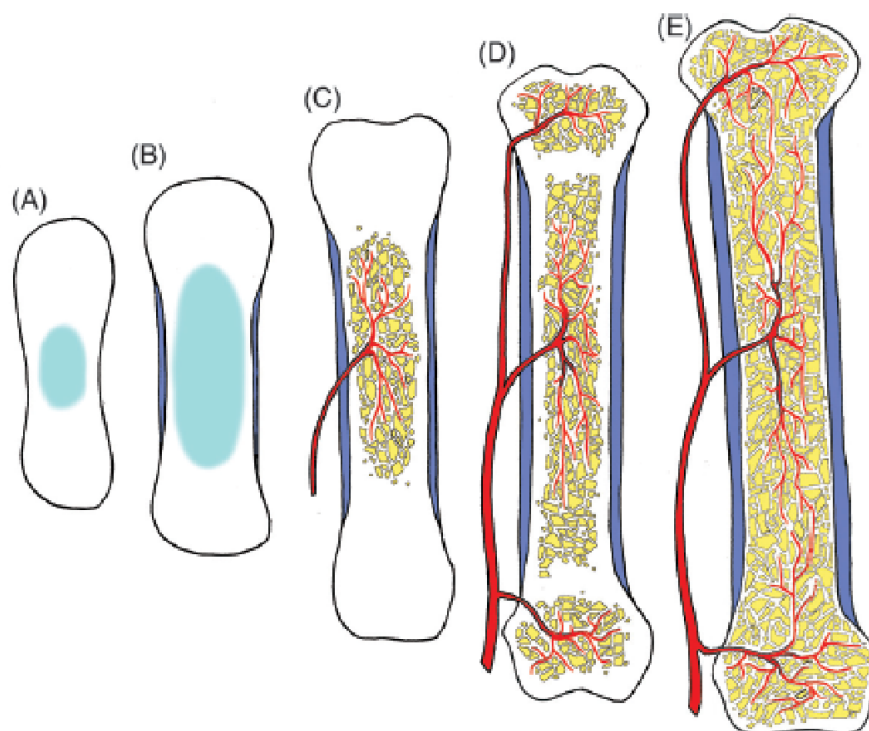


Рисунок 5-5. Этапы эндохондрального окостенения длинной кости. (А) Хондроциты в центре модели гипертрофии. (В) Ключица начинает формироваться вокруг модели хряща. (С) Кровеносные сосуды от надкостницы (периостального зачатка) проникают в модель хряща, приводя костеобразующие клетки, чтобы инициировать первичное ядро окостенения. (D) Физические и вторичные ядра окостенения расположены на обоих концах кости (показаны только на одном конце для простоты изображения). (Е) Пластинка роста закрывается в зрелой кости, и образуется сливная полость костного мозга от эпифиза к диафизу. Источник: адаптировано из Дельманн и Эурелл, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Область середины диафиза длинной кости, которая содержит первичное ядро окостенения - это **диафиз**; каждый конец, содержащий вторичное ядро окостенения, представляет собой **эпифиз** (Рисунок 5-5). По мере роста и взросления животных область хряща, разделяющая костный диафиз и эпифизы, продолжает сужаться. Эпифизарная

пластинка, еще один термин, используемый для описания этой области хряща у растущих животных, подчеркивает, насколько узкой она может стать.

Когда хрящ в **эпифизарных пластинках** полностью заменяется костью, увеличивается в длину, а значит, рост животного невозможен. Это закрытие эпифиза. Эпифизарную линию часто можно увидеть на костях, где произошло это закрытие. Область длинной кости, где встречаются диафиз и эпифиз, представляет собой **метафиз** (Рисунок 5-5).

Некоторые гормоны влияют на скорость роста длинных костей, но **гормон роста** и половые гормоны (**андрогены** и **эстрогены**) являются ключевыми регуляторами. В целом гормон роста способствует удлинению длинных костей, а половые гормоны способствуют росту и закрытию эпифизов. Сам по себе гормон роста имеет небольшое прямое влияние на хондроциты в эпифизарных пластинках. Он стимулирует другие клетки в области пластин и в печени производить пептиды, **инсулиноподобные факторы роста** (ИФР), которые, в свою очередь, стимулируют пролиферацию хондроцитов и увеличивают скорость образования хрящевой ткани. Это дает больше хряща, в котором может образовываться кость, что увеличивает длину длинной кости. Важная роль ИФР подтверждена в некоторых условиях карликовости человека, включая африканскую группу охотников-собирателей, обычно называемых пигмеями, средний рост которых необычно мал в результате низких уровней ИФР, несмотря на нормальный гормон роста.

Андрогены, такие как половой гормон тестостерон и эстрогены, оказывают комплексное воздействие на скорость роста костей. Считается, что хорошо известный всплеск роста, связанный с половым созреванием, связан со стимулирующим действием андрогенов и эстрогенов, которые в это время усиливают кровообращение. Андрогены, по-видимому, обладают более сильным стимулирующим действием, чем эстрогены, и это различие отчасти является причиной различий в размерах тела мужчин и женщин. Стимулирующее действие андрогенов на рост отчасти связано с их способностью увеличивать секрецию гормона роста. Хотя половые гормоны способны стимулировать скорость роста, они также вызывают закрытие эпифиза, что в конечном итоге ограничивает размер тела. Механизмы, ответственные за этот эффект, полностью не изучены, но могут быть ответственны различия в величине их стимулирующего воздействия на оссификацию по сравнению с их стимулирующим действием на образование хряща.

Оссификация в соединительнотканной мембране

Многие плоские кости, такие как кости черепа, предварительно сформированы в виде фиброзной мембраны или матрикса, который пропитан остеодной тканью. Остеодная ткань кальцинируется, образуя настоящую кость. Затем слои надкостницы по обе стороны от кости образуют дополнительную кость. Как и длинные кости конечностей, большие плоские кости у взрослых животных состоят из компактной кости, окружающей ядро губчатой кости.

Физиология кости

Механика и ремоделирование костной ткани.

Эластичность - это характеристика вещества, которое позволяет ему изменять форму при воздействии нагрузки, но возвращаться к своей первоначальной форме при снятии нагрузки. Зрелая кость относительно неэластична. Костную балку можно удлинить только примерно на 0,5% от ее длины до разрушения. Однако даже такая большая деформация не является идеально эластичной; деформация носит постоянный характер, и кость не вернется полностью к своей первоначальной длине, если растянуть ее почти до точки

разрыва. Эта характеристика деформации под действием нагрузки без возврата к исходной форме увеличивается при заболеваниях костей, таких как рахит.

Помимо натяжения (растяжения) кость может подвергаться нагрузкам сжатия, сдвига, изгиба и скручивания (закручивания). Кость выдержит значительно больший вес в статическом положении действия (поддержка веса без движения), чем при динамической нагрузке. Динамическая нагрузка возникает в результате удара костью о другой объект. Например, кости ног лошади несут статическую нагрузку, когда лошадь спокойно стоит, но будут нести динамическую нагрузку, когда лошадь бежит, прыгает или пинает. Сжатие, сгибание и деформирование костей ног - все это нагрузки, вызываемые этим видом деятельности. Когда лошадь или другое животное поворачивается одной или несколькими ногами, несущими вес, к другим нагрузкам добавляются скручивание или закручивание. Особенно хорошо это видно в действии подседельных лошадей. Мышцы и сухожилия, которые проходят параллельно кости, в большинстве случаев действуют как провода и уменьшают нагрузки, особенно нагрузки изгиба и сдвига.

Кость даже в свежей туше кажется твердой, плотной, неэластичной и почти безжизненной. На самом деле кость довольно динамичная ткань, и вся кость постоянно формируется и резорбируется. Непрерывное обновление костей у взрослых животных называется **ремоделированием**. В результате ремоделирования кость может сжиматься (атрофироваться), увеличиваться в размерах (гипертрофия), восстанавливать переломы и перестраивать свою внутреннюю структуру, чтобы лучше противостоять нагрузкам и деформациям. Как в нормальных, так и в патологических состояниях кость может изменять свою форму в соответствии с хорошими инженерными принципами, чтобы выдерживать максимальные нагрузки при минимальном количестве костной ткани. Атрофия костей возникает при постоянном и чрезмерном давлении или при небольшой или нулевой нагрузке, например, при невесомости в космосе или когда конечность обездвижена и не несет веса. Быстрое разрастание костей может происходить в ответ на ушиб или переменное давление. Таким образом, давление может вызвать атрофию или разрастание в зависимости от степени и продолжительности нагрузки, а также зрелости кости. Чрезмерное давление на растущую кость замедляет или останавливает рост, тогда как в зрелой кости оно может стимулировать либо чрезмерный рост, либо перестройку структуры.

Костный кальций

В 100 см³ кости содержится 10 г кальция, по сравнению с 6 мг на 100 см³ для большинства тканей и примерно 10 мг на 100 мл для крови. Таким образом, кость служит резервуаром минералов (особенно кальция), которые постоянно либо пополняются, либо истощаются. Под действием остеокластов и остеоцитов кальций может быть взят из этого резервуара при низком уровне кальция в сыворотке. Резервуар можно пополнить за счет действия остеобластов и остеоцитов.

Активность клеток в кости регулируется гормонами **паратиреоидного гормона (ПТГ) и кальцитонином**. Источники этих гормонов и регулирование их секреции обсуждаются в главе 13. Общее влияние ПТГ заключается в повышении содержания кальция в сыворотке за счет увеличения чистого высвобождения солей кальция из костей. Это влияние частично обусловлено повышенной активностью остеокластов и ингибированием активности остеобластов. ПТГ также влияет на остециты зрелой кости, и эти клетки также играют роль в быстром высвобождении солей кальция в результате ПТГ. Однако механизм, с помощью которого остециты способствуют быстрому высвобождению кальция, все еще не выяснен. Основным влиянием кальцитонина является снижение активности остеокластов, что приводит к снижению уровня кальция в сыворотке. Таким образом, нормальное регулирование концентраций кальция в сыворотке включает уравнивание влияний ПТГ и кальцитонина на клетки кости.

Переломы и заживление переломов

Перелом кости - это просто разрыв целостности кости. Среди множества описанных типов переломов можно выделить следующие (Рисунок 5-6):

Простой перелом - это перелом, при котором кожа над местом перелома не повреждена.

Открытый перелом - это перелом, при котором внешняя рана контактирует с костью в точке перелома. Это может быть вызвано сломанным концом кости, пробивающим кожу, или проникающим предметом, например пулей, вызвавшей перелом.

Перелом кости по типу «зеленой ветки» - это перелом, при котором одна сторона кости сломана или расколота, а другая только согнута. Этот тип перелома обычно встречается только у молодых животных.

Полный перелом - это перелом, при котором кость полностью сломана.

Метафизарный перелом (официально известный как эпифизарный перелом) - это перелом, который возникает на стыке эпифиза и диафиза кости. Этот тип перелома встречается только у молодых животных.

Перелом с раздроблением кости - это перелом, при котором кость расколота или раздавлена с образованием небольших фрагментов. Если сломанные концы сломанной кости привести в соприкосновение (прикосновение) и зафиксировать (не допускать движения), произойдет нормальный процесс заживления (Рисунок 5-7). Когда происходит перелом, некоторые кровеносные сосуды разрываются, выделяя кровь вокруг сломанных концов кости. При этом образуется сгусток или гематома, в которую проникают клетки соединительной ткани, образующие **грануляционную ткань** (термин, обозначающий массу ткани, состоящей в основном из фибробластов и капилляров). Сначала отмирают элементы надкостницы и костного мозга из-за недостаточного кровоснабжения, а затем остеобласты с поверхности кости, надкостницы и эндоста, выстилающего костные полости и центральные каналы начинают быстро делиться и производить огромное количество остеοидной ткани, называемой **каллус**. По мере перестройки гематомы остеοидная ткань заполняет щель между сломанными концами кости и заполняет костномозговую полость, образуя внутреннюю (эндостальную) каллус.

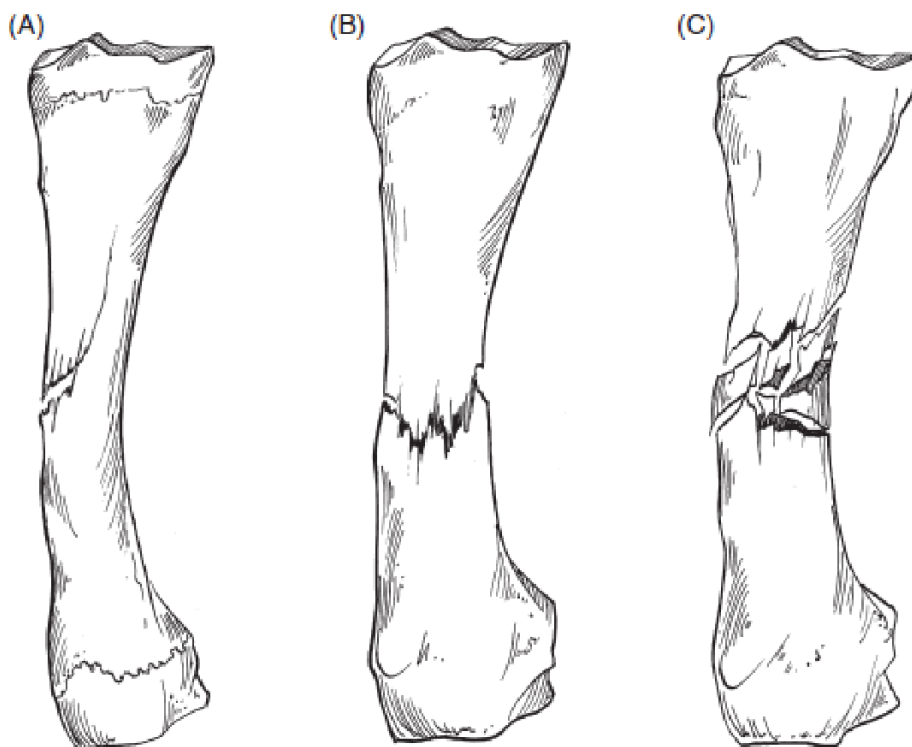


Рисунок 5-6. Типы переломов. (А) Перелом кости по типу «зеленой ветки». (В) Полный. (С) Перелом с раздроблением кости.

Вдоль надкостницы происходит дополнительное разрастание, и внешний каллус полностью охватывает сломанные концы кости, образуя действительную шину, которая обычно предотвращает движение между сегментами. Однако это быстрое разрастание остеогенных клеток надкостницы быстро опережает кровоснабжение, и хрящевой матрикс начинает формироваться рядом с щелью перелома. Внутренняя часть костного каллуса подвергнется минерализации с образованием настоящей кости без хрящевого посредника; в результате именно внутренний каллус, посредством которой достигается заживление перелома, и ремоделирование внутренней костного каллуса для формирования типичного тела кости с костномозговой полостью будет необходимо для завершения внутреннего процесса заживления. Окончательное рассасывание внешнего костного каллуса потребует замены хряща незрелой костной тканью, как при эндохондральной оссификации.

Смещение сломанной кости в некоторой степени корректируется действием остецитов и остеокластов, которые также удаляют излишки внутреннего и внешнего костных каллусов. Как только кость применяют, начинается функциональная нацеленность костного каллуса, свойственная к устранению недостатков выравнивания кости. Костный каллус будет увеличиваться в размере на вогнутой стороне, где нагрузка является наибольшей, и склонен разрушаться на выпуклой стороне, что позволяет исправить любую деформацию. Объем самопроизвольной коррекции, возможной при переломах, зависит от ряда факторов, включая возраст животного, кровоснабжение кости, степень необходимой коррекции, наличие или отсутствие инфекции и степень повреждения окружающих тканей. Чрезмерное разделение отломков, которое может быть вызвано слишком большим натяжением или неполной иммобилизацией перелома, может привести к несращению, если фиброзная ткань заполняет промежуток между фрагментами. Недостаточное кровоснабжение пораженного участка также может привести к незаживанию и омертвлению кости, называемой **секвестром**.

У молодых животных происходит быстрое заживление перелома, особенно если место перелома имеет хорошее кровоснабжение и полностью иммобилизовано, а концы фрагментов соприкасаются. У людей перелом может полностью зажить в течение месяца у младенца, но для заживления аналогичного перелома у человека старше среднего возраста может потребоваться 6 месяцев или больше.

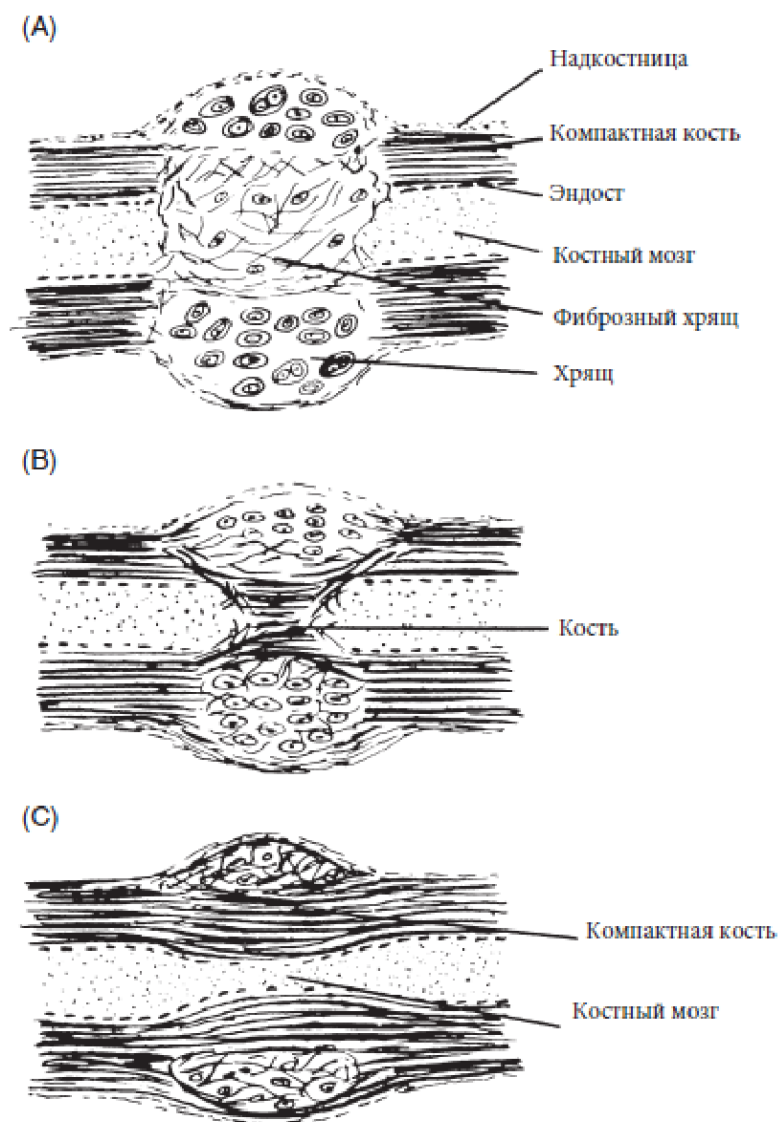


Рисунок 5-7. Некоторые этапы заживления перелома длинной кости. (А) Ранний мягкий каллус заменяет сгусток крови. (В) Промежуточный каллус. (С) Почти заживший каллус.

Если заживление кости задерживается или возник существенный дефект в результате серьезного перелома или хирургического удаления кости, пересадка или трансплантация кости в поврежденный участок может стимулировать заживление. Кость для трансплантатов может быть получена от того же животного, которое получает трансплантат (**аутогенный трансплантат**), или от другого животного того же вида (**аллогенный трансплантат**). Аутогенные трансплантаты обычно представляют собой губчатую кость, полученную из участка, как проксимальный конец плечевой кости. Аллогенные трансплантаты кортикальной кости могут использоваться, если кость относительно не повреждена, или в качестве костной стружки для заполнения дефектных участков. Аутогенные трансплантаты имеют преимущество в том, что часть кости, контактирующая с тканевой жидкостью, может выжить, а остеобласты станут активными. В то же время остеокласты удаляют мертвые части аутогенного трансплантата, которые заменяются здоровой костью, если трансплантат функционирует и подвергается надлежащей нагрузке. Остеобласты в аллогенных трансплантатах умирают, потому что организм животного склонен отвергать любой чужеродный белок.

Другие патологические состояния

Другие патологические состояния костей могут быть вызваны инфекциями, опухолями, эндокринными нарушениями или дисбалансом питания. Туберкулез костей и **остеомиелит** (воспаление костей и костного мозга) - две инфекции, которые иногда наблюдаются в костях. У людей бактериальный остеомиелит обычно вызывается *Staphylococcus sp.* или *Streptococcus sp.*, которые достигают кости через кровоток и развиваются в общую инфекцию или поступают через рану, и в этом случае инфекция может оставаться локальной.

Доброкачественные (медленно растущие, неинвазивные и не способные вызвать смерть) опухоли костей называют в соответствии с костными клетками, из которых они происходят. Сама опухоль костной ткани называется **остеомой**. **Хондромы** могут развиваться из эпифизарного хряща или из неабсорбированных островков хряща, предшествовавших развивающейся кости. Опухоли развиваются и растут в результате внутренних изменений в исходных клетках, но костные разрастания также могут возникать на поверхности кости просто в результате продолжительного раздражения. Такие наросты называют **экзостозами**.

Злокачественные опухоли быстро растут, метастазируют (распространяются в другие места) и часто приводят к летальному исходу, если не лечить. **Остеогенные саркомы** — это злокачественные опухоли кости, которые чаще всего развиваются около концов длинных костей. **Саркома** — это общий термин для обозначения злокачественных опухолей, происходящих из тканей мезодермального происхождения, таких как соединительная ткань.

Остеодистрофия — это общий термин для обозначения любых аномалий развития костей. Многие остеодистрофии возникают из-за некоторых нарушений нормальной регуляции кальция и фосфора. Нарушение может быть вызвано неправильной диетой или некоторым болезненным состоянием, нарушающим регуляцию кальция и фосфора.

Рахит у молодых растущих животных и **остеомалация** у взрослых — это условия недостаточной минерализации остеоида. Без соответствующей минерализации кости относительно слабые и гибкие. И рахит, и остеомалация обычно возникают из-за недостатка витамина D, который необходим для нормального всасывания кальция из желудочно-кишечного тракта. Однако они также могут быть вызваны дисбалансом или недостатком кальция и/или фосфора в рационе. Рахит поражает в основном растущие участки кости, тогда как остеомалация, которую иногда называют рахитом взрослых, поражает всю кость, поскольку во взрослой кости нет быстрорастущих участков.

Ахондроплазия — это наследственное заболевание, при котором метафизы срастаются в раннем возрасте, но кости продолжают увеличиваться в диаметре. Животное, пораженное им, называется ахондропластическим карликом. Такса - порода собак, специально разводимая из-за этого состояния. Карликовость крупного рогатого скота очень напоминает ахондроплазию.

Суставы

Классификация суставов

Фиброзные суставы

Хрящевые соединения

Синовиальные суставы

Другие синовиальные структуры

Движения суставов

Типы синовиальных суставов

Суставы осевого скелета

Суставы аппендикулярного скелета

Суставы верхней конечности

Суставы нижней конечности

Патология суставов и родственных структур

Цели обучения

- Дать определение и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Описать суставы на основе ткани, которая их объединяет, или по типу движений, которые они обеспечивают. Привести примеры мест в теле, где встречается каждый тип.
- Знать части синовиального соединения.
- Уметь описывать анатомию и функцию других синовиальных структур (слизистая сумки и влагалища сухожилий).
- Использовать термины, указывающие на расположение и направление, которые правильно описывают движения.
- Определить суставы осевого скелета, верхних и нижних конечностей.
- Описать распространенные виды патологии суставов.

Синдесмология (артрология) — это исследование сочленений (соединений) между костями, которые обычно называются **суставами**. Не все суставы кости подвижны; многие при нормальных обстоятельствах допускают лишь очень незначительное движение или даже полное его отсутствие. При описании суставов их можно классифицировать по множеству принципов, обычно по анатомии или по степени движения. Ткань, соединяющая кости соединения, обычно представляет собой фиброзную ткань или хрящ. Структура и расположение этих тканей отражают конкретную задачу сустава.

Классификация суставов.

Суставы можно описать по материалу, который их объединяет, или по типу обеспеченных ими движений. В зависимости от типов тканей, из которых они состоят, суставы можно разделить на фиброзные, хрящевые или синовиальные.

Фиброзные суставы

Фиброзные суставы не имеют суставной полости. Кости объединены фиброзной тканью (Рисунок 6-1). Таким образом, сустав может совершать лишь очень ограниченное движение.

Синдесмоз относится к суставу, объединенному фиброзной тканью, которая допускает лишь незначительные движения. Нормальное соединение туловищных костей с пяточной костью лошади является примером синдесмоза.

Шов — это особый фиброзный сустав между плоскими костями черепа. Швы часто полностью окостеневают в зрелом возрасте.

Гомфоз — это специальный фиброзный сустав, соединяющий зубы с костными лунками (альвеолами) нижней и верхней челюсти. Коллагеновые ткани и фибробласты, соединяющие зуб с лункой, составляют **пародонт**.

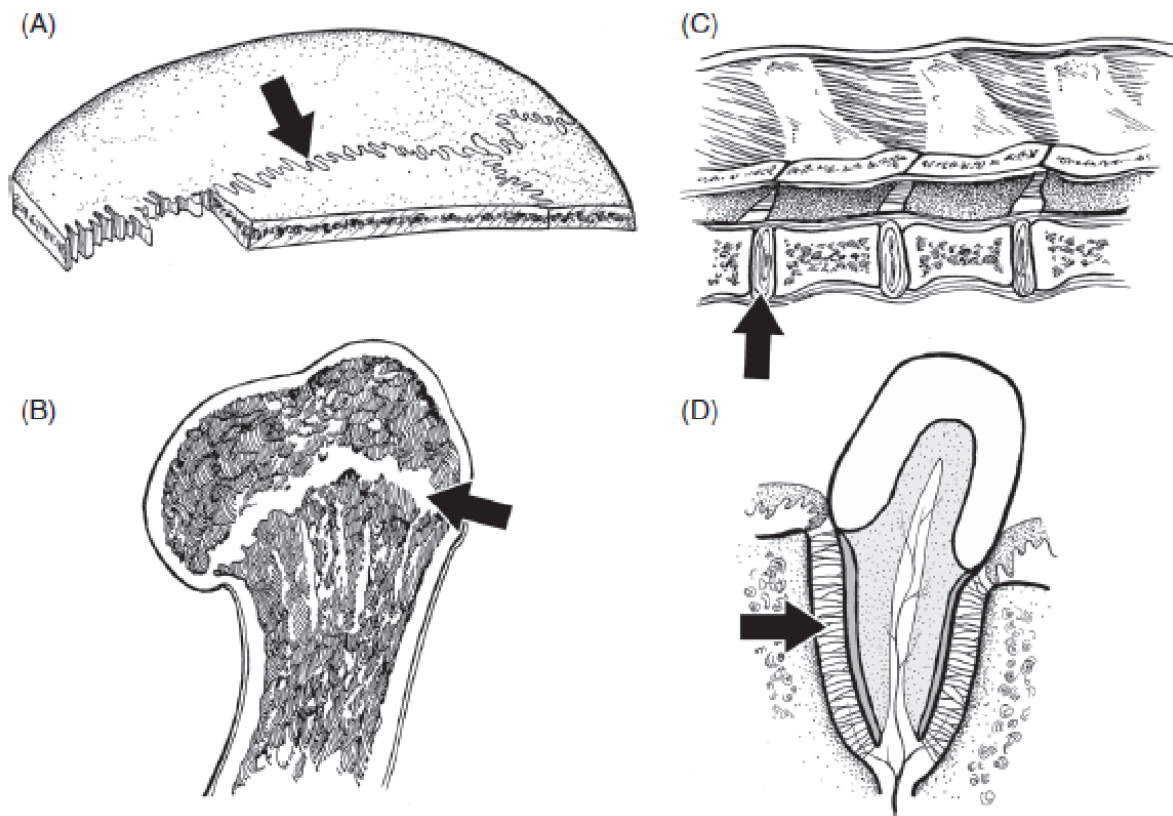


Рисунок 6-1. Типы несиновиальных соединений. (А) Шов между плоскими костями черепа. (В) Синхондроз (пластинка роста), видимый на продольном срезе незрелой плечевой кости. (С) Симфиз (межпозвоночный диск) между телами позвонков (срединный разрез). (D) Гвоздевидное укрепление между зубом и костью.

Хрящевые суставы

Кости **хрящевого сустава** соединены хрящом без промежуточной полости сустава. Они тоже относительно неподвижны; наличие хряща обеспечивает некоторую амортизацию и поглощает энергию сжатия при нагрузке.

Синхондроз — это неподвижный сустав, объединяющей средой которого является гиалиновый хрящ. Соединение диафиза и эпифиза незрелой кости (ее зона роста или пластинки роста) является примером синхондроза (Рисунок 6-1).

Симфиз (фиброзно-хрящевой сустав) объединен фиброзной тканью и хрящом, находящимся между двумя половинами таза и между телами соседних позвонков. Последние достаточно уникальны и заслужили свое собственное название: **межпозвоночные диски**.

Фиброзные или хрящевые ткани, разделяющие соседние кости в синдесмозах, синхондрозах и симфизах, могут заменяться костью в результате старения или дегенеративных процессов. Когда это происходит, сустав можно назвать **анкилоз**.

Синовиальные суставы

Большинство **синовиальных** (ранее называвшихся диартродными) **суставами** имеют сходную общую структуру, которая включает суставные поверхности, суставные хрящи, суставную полость, суставную капсулу и связки (Рисунок 6-2).

Суставные поверхности — это специальные слои компактной кости на поверхностях, которые соединяются с другими костями.

Суставной хрящ — это слой гиалинового хряща, покрывающий суставную поверхность.

Суставная полость — это пространство между соседними костями сустава, окруженное суставной капсулой. Поскольку это пространство обычно очень мало и в нем находится очень небольшое количество смазочной жидкости, оно называется потенциальным пространством. Воспаление может расширять пространство за счет накопления жидкости — это состояние называется **суставным выпотом**.

Суставная капсула состоит из двух компонентов. Более глубокий слой — это **синовиальная оболочка (суставная смазка)**, тонкий слой специальной соединительной ткани, простирающейся от краев суставных хрящей соседних костей, но не покрывающей суставной хрящ. Эта оболочка выделяет **синовиальную жидкость (синовию)**, которая смазывает нормальный сустав. Площадь поверхности синовиальной оболочки может быть увеличена за счет складок (**plicae synoviales**), которые могут содержать жировые подушечки, выступающие в полость сустава. Ворсинки (**villi synoviales**), которые представляют собой пальцевидные выступы, также могут выступать в полость сустава.

Поверхностный слой суставной капсулы — это **фиброзная капсула**, более тяжелая фиброзная оболочка, прилегающая к синовиальной оболочке. Этот фиброзный слой может быть утолщен в определенных областях с образованием внекапсулярных (или околоуставных) связок, которые соединяют соседние кости и помогают стабилизировать сустав.

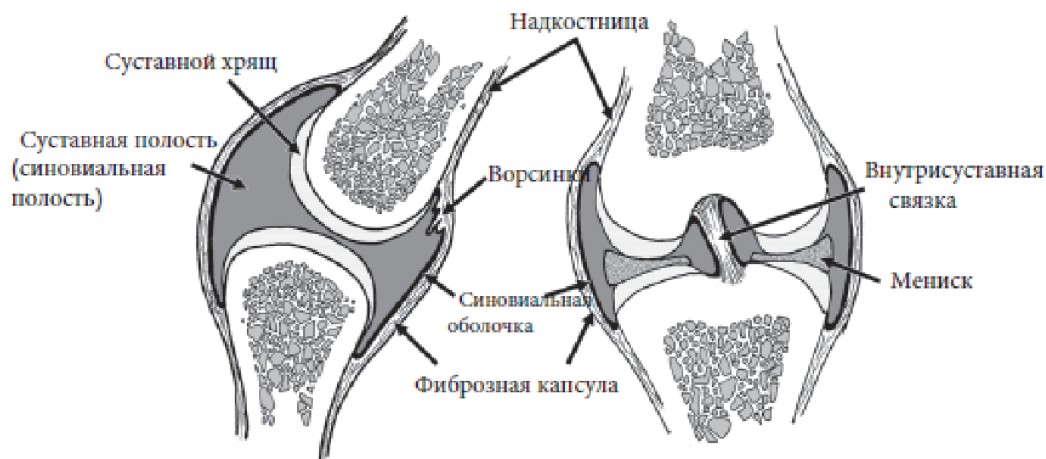


Рисунок 6-2. Синовиальные суставы. На этих рисунках жирная черная линия представляет синовиальную оболочку. Обратите внимание, что она не покрывает суставной хрящ или мениски, но окружает внутрисуставные связки. Фиброзная капсула непрерывна в местах прикрепления к надкостнице костей.

Связки — это связки соединительной ткани, которые проходят от кости к кости. (Складки серозной оболочки в грудной, брюшной и тазовой полостях также называются связками и описываются с соответствующими органами в других главах.) **Сухожилия** — это связки соединительной ткани, соединяющие мышцы с костью. Они описаны в главе 7. И связки, и сухожилия состоят в основном из плотных, регулярно упорядоченных пучков коллагена.

Внутри суставов находятся **внутрисуставные (внутрикапсулярные) связки**, покрытые синовиальной оболочкой (Рисунок 6-2). Крестообразные связки коленного сустава — это внутрикапсулярные связки.

Внекапсулярные (околосуставные) связки находятся снаружи сустава и представляют собой лентоподобные утолщения фиброзной капсулы. К ним относятся коллатеральные, дорсальные, ладонные, подошвенные и кольцевые связки. **Коллатеральные связки** лежат на медиальной и латеральной части сустава. Спереди и сзади сустава лежат **дорсальные** и **ладонные** (или **подошвенные**) **связки**. **Кольцевые связки** окружают сустав, а их волокна обычно окружают сустав, чтобы укрепить и защитить капсулу.

Мениски (фиброзно-хрящевые диски) располагаются между поверхностями некоторых суставов, где они способствуют конгруэнтности суставных хрящей и, вероятно, играют роль в сложных суставных движениях. Мениски истинно внутрикапсулярны, поскольку они не покрыты синовиальной оболочкой. Выступающие мениски находятся в коленном суставе и височно-нижнечелюстном суставе.

Другие синовиальные структуры

Синовиальная оболочка также является важной особенностью двух других структур, более подробно обсуждаемых в главе 7. **Бурса** — это небольшой заполненный жидкостью мешок, выстланный синовиальной оболочкой. Бурсы действуют как подушки и обычно встречаются там, где сухожилия пересекают костный выступ.

Сухожилия также могут быть защищены от костных выступов **синовиальным (сухожильным) влагалищем**, трубкой, выстланной синовиальной оболочкой, которая обвивает окружность сухожилия (Рисунок 6-3). Синовиальные влагалища особенно заметны в дистальных отделах конечностей, где длинные сухожилия проходят над суставами. Воспаление синовиального влагалища и его сухожилия или **тендосиновит** может быть следствием травмы или проникающего ранения и может привести к очень очевидному и болезненному растяжению влагалища. Сухожилия и синовиальные оболочки более подробно рассматриваются в главе 7.

Движения суставов.

Суставы также можно описать на основе того вида движений, для выполнения которых они дают возможность. Из различных типов суставов только синовиальные суставы обеспечивают значительные движения. Они могут проявлять одно или несколько из следующих движений: скольжение, сгибание, разгибание, вытяжение, вращение, приведение, отведение и вращательные движения (Рисунок 6-4).

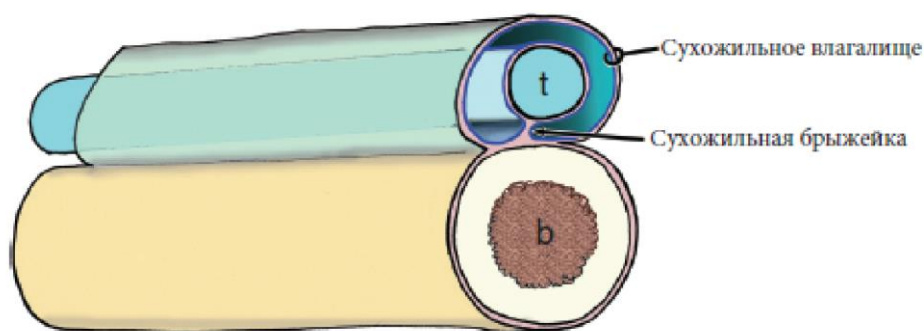


Рисунок 6-3. Сухожильное влагалище. Сухожилие (t) плотно прилегает синовиальной оболочкой (синяя линия), которая отражается от сухожилия в сухожильной брыжейке и окружает сухожилие как часть сухожильного влагалища. Небольшое пространство между сухожилием и влагалищем содержит синовиальную жидкость. Соединительная ткань

влагалища может сливаться с надкостницей соседних костей (b), чтобы закрепить сухожилие, как показано здесь. Кровеносные сосуды, нервы и лимфатические сосуды достигают сухожилия через сухожильную брыжейку.

Скользящее движение происходит между двумя более или менее плоскими поверхностями в плоских стыках.

Сгибание — это движение в сагиттальной плоскости, которое уменьшает угол между частями, составляющими сустав. Запястье необходимо согнуть, когда переднюю ногу лошади поднимают для чистки.

Разгибание противоположно сгибанию и представляет собой движение в сагиттальной плоскости, которое увеличивает угол между сегментами, образующими сустав. Многие суставы конечностей в нормальном положении находятся в разгибании.

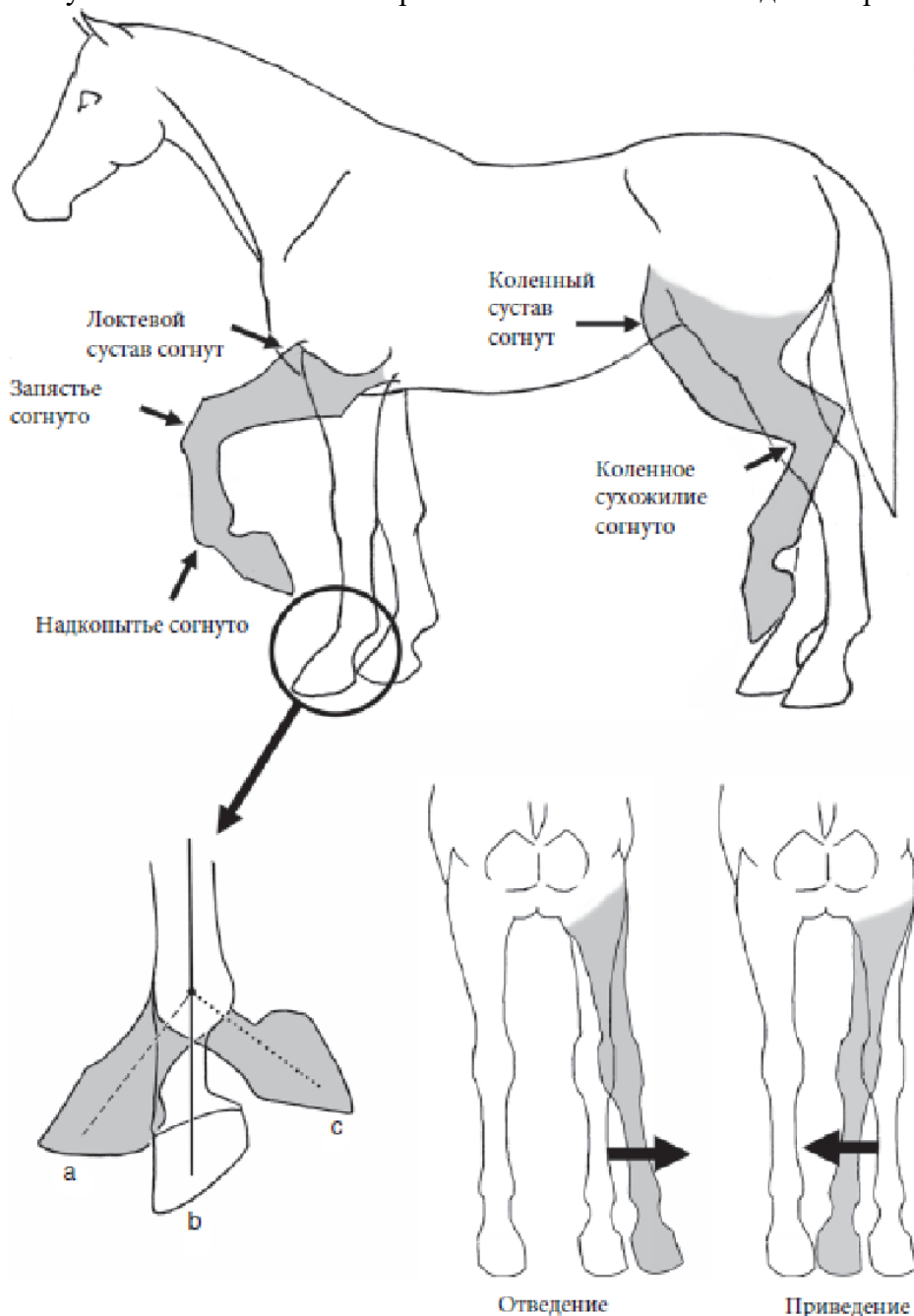


Рисунок 6-4. Суставные движения. На верхнем рисунке заштрихованные конечности показаны согнутыми, как в фазе переноса конечности при ходьбе. На нижнем левом рисунке показан широкий диапазон движений путового сустава. а - нормальное

физиологическое вытяжение связки при стойке; *b* - прямолинейное выдвинутое положение; *c* показывает *согнутое* положение сустава.

Вытяжение — это движение, при котором угол между сегментами увеличивается более чем на 180° (прямая линия). Пястные и плюсневые суставы лошади чрезмерно вытянуты в нормальном положении стоя (часто это называется **физиологическим вытяжением**). Другие суставы обычно чрезмерно не вытягиваются, если они не утомлены, не подвержены нагрузке или когда плохая форма тела не обеспечивает соответствующей опоры сустава. Вытяжение запястья лошади, например, может произойти в конце гонки, когда скачущая лошадь устала, и может привести к травме сустава. Лошадь, у которой запястья чрезмерно вытянуто из-за плохого экстерьера, говорят, что она *с запавшим запястьем*, и она склонна хромать от тяжелой работы.

Вращение представляет собой вращательное движение сегмента вокруг собственной оси. Покачивание головой «нет» - хороший пример вращения, в данном случае между шейным позвонком C1 и осью позвоночного столба.

Приведение (аддукция) — это движение к срединной плоскости. **Отведение (абдукция)** — это движение от средней плоскости.

Вращательное движение - сочетает в себе другие типы движения, за исключением вращения; его можно определить как движение, при котором конечность описывает конус, а дистальный конец конечности описывает круг. Лошадь, которая топчет (нежелательное раскачивание ступней наружу во время движения), демонстрирует вращательное движение.

При пронации конечность поворачивается вверх спиной. **Супинация** — это движение, при котором конечность поворачивается так, что ладонная или подошвенная сторона конечности поднимается вверх. У сельскохозяйственных животных пронация и супинация наблюдаются редко, хотя собаки и кошки в большей степени способны к пронации и супинации лап.

Типы синовиальных суставов

Синовиальные суставы можно описать в соответствии с формой суставной поверхности и движениями (Рисунок 6-5). **Простые суставы** включают только две суставные кости, в то время как **составные (сложные) суставы** включают более двух костей в одной суставной капсуле. Типы синовиальных суставов, обычно встречающиеся у домашних животных, включают шарнирный, тугоподвижный, цилиндрический, шаровидный и мыщелковый. Дополнительным типом сустава, описанным в первую очередь у собак, является седловидный сустав.

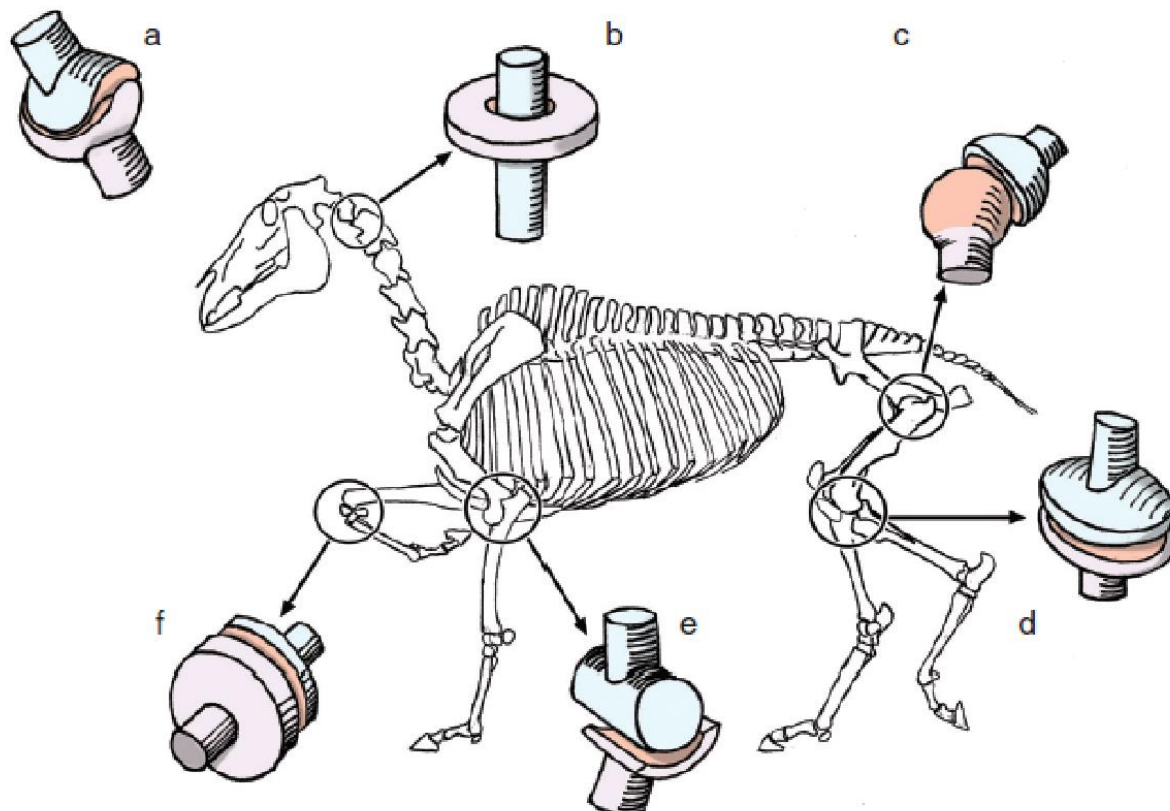


Рисунок 6-5. Типы суставов в зависимости от формы и движения. а - седловидный сустав, нетипичный для сельскохозяйственных животных; b - цилиндрический сустав, например, атлантоаксиальный сустав; с – шаровидный сустав, например, тазобедренный сустав; d - мыщелковый сустав, например бедренно-большеберцовый сустав; e – шарнирный сустав, например, локтевое; f - тугоподвижный сустав, например, межзапястный сустав.

Шарнирные (гинглимусные) суставы перемещаются только в сагиттальной плоскости. Движения в этом типе сустава - сгибание, разгибание и, в некоторых суставах, вытяжение. Путовый сустав - хороший пример гинглимусного сустава.

Тугоподвижные суставы имеют лишь небольшое скользящее движение между относительно плоскими соприкасающимися поверхностями. Эти поверхности называются **суставными поверхностями**. Суставы между соседними костями запястья одного ряда являются примерами тугоподвижных суставов.

Вращательный (цилиндрический) сустав — это сустав, в котором вращательное движение происходит вокруг одной оси. Атланто-осевой сустав - лучший пример вращательного сустава.

Шаровидные (чашеобразные) суставы обеспечивают движение практически в любом направлении. Сферическая головка на одной кости входит в чашеобразное углубление в другом. Сгибание, разгибание, приведение, отведение, вращение и дуговое движение - все это возможно в шаровидных суставах. **Коксофemorальный (тазобедренный) сустав** является лучшим примером шаровидного сустава, хотя у большинства сельскохозяйственных животных способность тазобедренного сустава ограничена сгибанием и разгибанием из-за мягких тканевых компонентов сустава.

В **мышцелковом суставе** выпуклые суставные мыщелки сочленяются с несколько вогнутыми суставными поверхностями. Примерами являются височно-нижнечелюстные и бедренно-большеберцовые (коленные) суставы. Некоторые специалисты называют этот вид сустава **эллипсоидным суставом**, который описывает суставные поверхности, которые расширяются больше в одном направлении, чем в другом. Различие между мыщелковыми и эллипсоидными суставами очень мало, и этот вид суставов, помимо

примеров, приведенных выше, не является распространенным у сельскохозяйственных животных.

Седловидный сустав имеет поверхности, напоминающие английское седло. Он обеспечивает все типы движения, кроме вращения. Лучшим примером является запястно-пястный сустав большого пальца человека, но межфаланговые суставы собаки иногда классифицируются как седловидные суставы.

Суставы осевого скелета

Суставами черепа в основном являются швы, прилегающие к ним кости соединены фиброзной тканью. В старости они обычно окостеневают, превращаясь в синостозы. В дополнение к швам, связанным с черепной коробкой, череп также имеет симфиз нижней челюсти, синхондроз на стыке клиновидной кости и затылочной кости у основания черепа и височно-нижнечелюстной сустав.

Височно-нижнечелюстной сустав между нижней челюстью и височной костью черепа состоит из суставной поверхности на черепе и еще одной на нижней челюсти с хрящевой пластиной (суставным диском или мениском) между ними. Височно-нижнечелюстной сустав действует как гинглимусный сустав, когда рот открывается и закрывается, и как тугоподвижный сустав, когда челюсть перемещается из стороны в сторону, вперед и назад, как при измельчении пищи. Такое сочетание движений с формой суставных поверхностей означает, что височно-нижнечелюстной сустав можно описать как мыщелковый сустав.

Атлanto-затылочный сустав между затылочной костью черепа и первым шейным позвонком (атлант) строго гинглимусный. Два мыщелка затылочной кости входят в соответствующие углубления атланта. Единственно возможные движения - это сгибание и разгибание в сагиттальной плоскости, например, кивок головой «да».

Вращение головы происходит между атлантом и осью в **атлantoаксиальном суставе**. Зуб, зубчатый выступ от краниального конца оси, выступает в позвоночное отверстие атланта, где он удерживается группой прочных связок, которые обеспечивают значительные вращательные движения. Атлantoаксиальный сустав - лучший пример вращательного сустава, в котором один сегмент вращается вокруг длинной оси другого.

Симфизарные (фиброзно-хрящевые) суставы между соседними позвонками по всей остальной части позвоночного столба проявляют относительно небольшое движение. Тела соседних позвонков объединены тяжелым фиброхрящевым диском, **межпозвоновым диском (МПД)**, который достаточно гибок, чтобы обеспечить изгиб в любом направлении, даже скручивание.

Этот волокнистый хрящ имеет мягкое ядро, **пульпозное ядро**, которое может аномально выступать через окружающее **фиброзное кольцо** в позвоночный канал. Возникающее в результате состояние - разрыв межпозвоночного диска - может вызвать серьезное повреждение выходящего спинного мозга.

Суставные отростки соседних позвонков имеют плоские поверхности, которые соединяются, образуя плоские суставы с ограниченными скользящими движениями. Эти поверхности больше, и движения более обширны около головы, уменьшаются в грудном отделе и снова более обширны в поясничном отделе. Суставы между крестцовыми позвонками полностью срастаются, и крестец становится единой костью с сегментами, соединенными синостозами.

Ребра прикреплены к позвоночнику двумя отдельными суставами (Рисунок 6-6). Один находится между головкой ребра и чашевидным углублением (ямкой), образованным телами двух соседних грудных позвонков; другой - между бугорком ребра и поверхностью на поперечном отростке позвонка того же номера, что и ребро. Головки парных ребер на противоположных сторонах межпозвоночного промежутка связаны **межголовковой связкой**, которая образует усиленную полосу на дорсальной стороне

межпозвоночного диска. Наличие межголовковой связки способствует редкости протрузий дорсального диска в грудном отделе позвоночника.

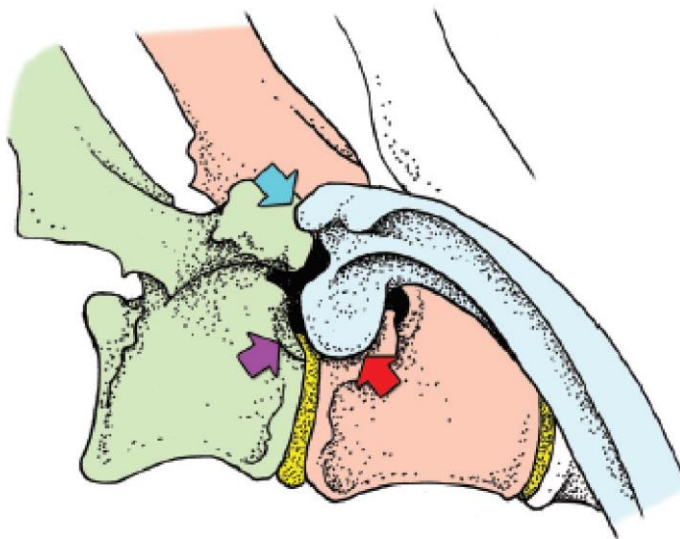


Рисунок 6-6. Реберно-позвоночные сочленения. Краниальное - справа; показаны сочленения между проксимальной частью ребра (синее) и двумя соседними позвонками (зеленое и красное). Головка ребра сочленяется с телами двух соседних позвонков в реберных ямках (фиолетовые и красные стрелки). Бугорок ребра сочленяется с поперечным отростком каудального позвонка (синяя стрелка). Оба этих сустава имеют синовиальный характер. Межпозвоночный диск, специальный симфизарный сустав, показан желтым цветом.

Суставы аппендикулярного скелета

Суставы верхней конечности

Лопатка не имеет истинного костного соединения с грудной клеткой. Она удерживается на месте рядом мышц и связок. Этот тип сустава иногда называют *синсаркозом*.

Плечевой (лопаточно-плечевой) сустав сфероидальный. Возможны движения во всех направлениях, включая вращение. Однако у домашних животных расположение мышц плеча практически ограничивает движение шарнирного действия в сагиттальной плоскости. Таким образом, разгибание и сгибание - главные движения. Головка плечевой кости - большая сфера, намного более обширная, чем сопоставимая впадина лопатки. Суставная капсула обширная с плохо развитыми коллатеральными связками. Вместо этого сухожилия мышц, пересекающих плечевой сустав со всех сторон, эффективно действуют как поддерживающие связки. (Именно эти хорошо развитые сухожилия сливаются у людей, образуя так называемую «ротаторную манжету плеча». Однако этот термин не используется в ветеринарной анатомии.)

Локоть — это настоящий гинглимусный сустав, образованный мыщелком плечевой кости, который встречается с проксимальными концами лучевой и локтевой костей. Проксимальный конец лучевой кости слегка вогнут и расширен, чтобы обеспечить обширную поверхность для опоры. В сочетании с серповидной впадиной локтевой кости лучевая кость образует полукруг, охватывающий мыщелок плечевой кости. У копытных движение в локтевом суставе ограничивается сгибанием и разгибанием. У людей и, в меньшей степени, у плотоядных животных сустав лучевой кости и локтевой кости допускает супинацию и пронацию.

Запястье (Рисунок 4-12, 6-7 и 6-8) представляет собой сложный сустав, который обеспечивает сгибание и разгибание не только лучевой кости и проксимального ряда костей запястья (**лучезапястный сустав**), но и в меньшей степени между проксимальным

и дистальным рядами костей запястья (*среднезапястный сустав*). Весь сустав способен поглощать значительные удары из-за множества мелких суставов, образованных соседними костями запястья, соединенными короткими связками. Сустав между дистальным рядом костей запястья и пястной костью (*запястно-пястный сустав*) почти полностью представляет собой тугоподвижный сустав, который допускает только очень ограниченные скользящие движения и почти не влияет на степень сгибания всего запястья.

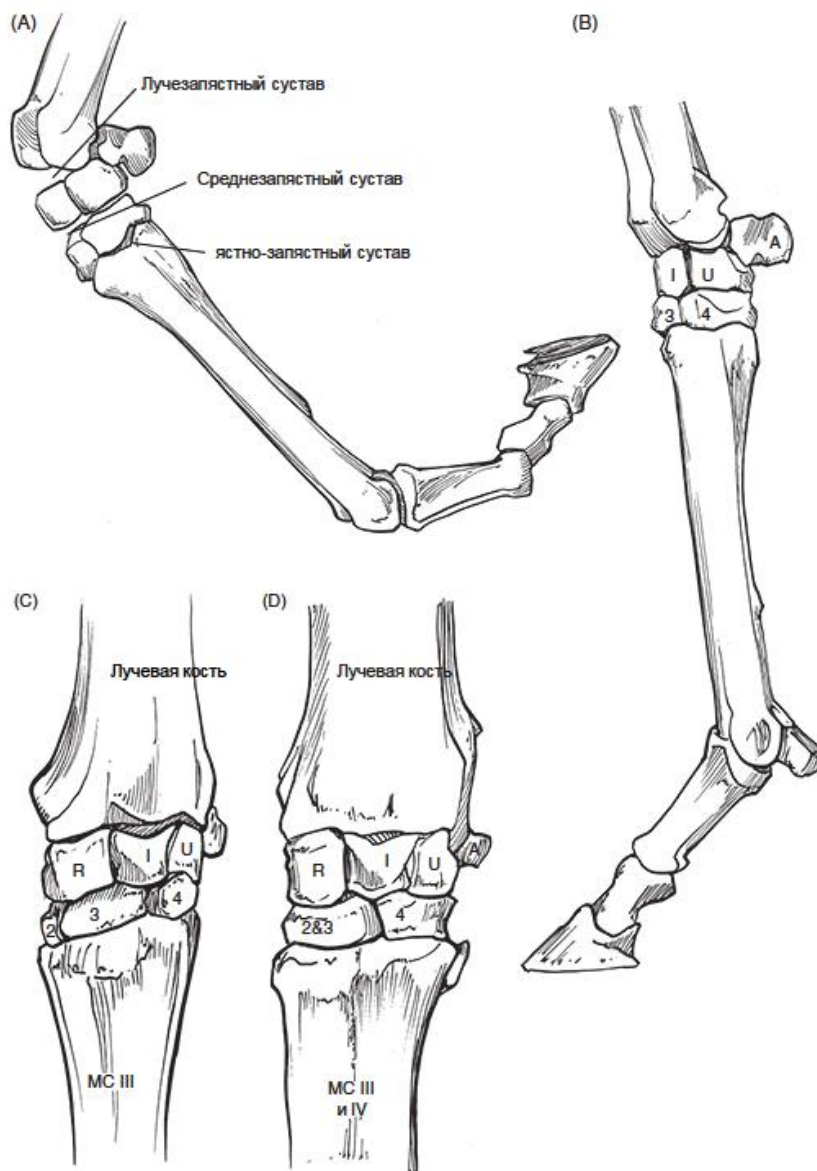


Рисунок 6-7. Запястные и дистальные суставы верхней конечности лошади. (А) Конечность в сгибании. Большая часть сгибания запястья происходит из-за сгибания лучезапястных и среднезапястных суставов; запястно-пястный сустав мало подвижен. (В) Боковой вид верхней конечности лошади в положении нагрузки. (С) Вид запястья лошади сзади. (D) Вид сзади на запястье крупного рогатого скота. Небольшая первая кость предплюсны лежит на латеро-ладонной стороне сустава и не видна на этом виде сверху. А - добавочный запястный; I - промежуточный запястный; МС - пястная кость; R - лучевой запястный; U, локтевой сустав запястья.



Рисунок 6-8. Рентгеновские снимки запястья лошади. (А) Дорсально-ладонный выступ. (В) Боковая проекция. ас - добавочная кость запястья; ic - промежуточная кость запястья; МСII - пясть 2; МСIII - пясть 3; МСIV - пястная кость; гс - лучевая кость запястья; uc - локтевая кость запястья; Дистальный ряд костей запястья пронумерован. Наложенные кости запястья сбоку не маркированы. Источник: рентгеновские снимки любезно предоставлены Сьюзан Крафт, доктор ветеринарии.

Фиброзный слой суставной капсулы запястья обширен и представляет собой длинный рукав, идущий от лучевой кости к пястной кости и охватывающий кости запястья. Однако синовиальная оболочка образует три отдельных мешка: **лучезапястный мешок, срединнозапястный мешок и запястно-пястный мешок.**

У лошади обычно мало подвижности между большой пястной костью III и меньшими пястными костями II и IV (малые берцовые кости). Чрезмерное движение или травма приводят к воспалению в этом месте и образованию «сплинта». В остром состоянии сплонт представляет собой болезненную опухоль в месте пересечения тел большой и малой пястных костей. Позже эта опухоль может окостенеть и образовать костный выступ, который может вообще не вызывать хромоты (Рисунок 6-9).

У жвачных животных третья и четвертая пястные кости срачиваются, образуя единую пястную кость, которая соединяется проксимально с дистальными костями запястья и дистально с проксимальными фалангами. У собаки и свиньи проксимальные концы соседних пястных костей примыкают друг к другу в серии тугоподвижных суставов (**межпястных суставов**).

Пястно-фаланговый (путовый) сустав лошади (Рисунок 6-10) образуется дистальным концом пястной кости; проксимальным концом первой фаланги или длинной

писти; и двумя проксимальными сесамовидными костями. Это блоковидный сустав, который в нормальном положении стоя чрезмерно растянут (Рисунок 6-4).

Проксимальный межфаланговый (пугово-венечный) сустав - блоковидный сустав между первой и второй фалангами (длинной и короткой пястными костями). Несмотря на то, что это блоковидный сустав, он довольно ограничен в движении. Дегенеративные изменения в этом суставе называют **высокой кольцевой жабкой**.

Дистальный межфаланговый сустав (венечный сустав) образован второй и третьей фалангами и дистальной сесамовидной (ладьевидной) костью. Венечный сустав в значительной степени заключен в копыте и по существу представляет собой блоковидный сустав. Дегенеративное заболевание сустава в этом суставе обычно называют **низкой кольцевой жабкой**. Аналогичный образ сочленений наблюдается для каждого пальца у животных, имеющих более одного пальца на каждую ногу (например, жвачные животные и свиньи) (Рисунок 4-13).



Рисунок 6-9. Дорсальный вид конской передней конечности. Слева синие стрелки указывают на «сплинт» - увеличение, образовавшееся при травме синдесмоза между II и III пястной костью. Розовые стрелки справа показывают нормальный гладкий контур этой области.

Суставы нижней конечности

Крестцово-подвздошный сустав - единственное костное соединение между осевым и аппендикулярным скелетами. У молодых животных для этого сустава характерны черты как синхондроза, так и синовиального сустава, хотя его подвижность постепенно снижается у взрослых.

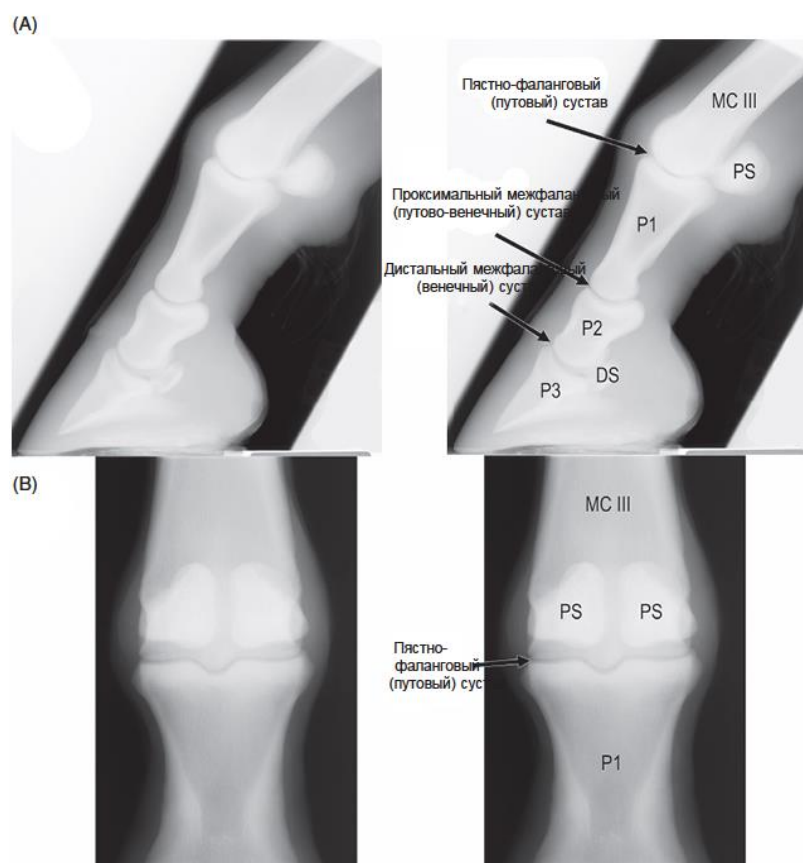


Рисунок 6-10. Рентгеновские снимки конского пальца (боковая проекция) (А) и надкопытия (краниально-каудальная проекция) (В). DS - дистальная сесамовидная (ладьевидная) кость; МСIII - третья пястная кость; P1 - проксимальная фаланга; P2 - средняя фаланга; P3 - дистальная фаланга; PS - проксимальные сесамовидные кости. Источник: рентгеновские снимки любезно предоставлены Сьюзан Крафт, доктор ветеринарии.

Суставная поверхность крестца плотно прилегает к крылу подвздошной кости множеством коротких прочных связок. Движение в этом суставе обычно сильно ограничено, но оно может стать более обширным непосредственно перед родами, когда связки растягиваются под действием гормона *релаксина* (см. Главу 28). Другие связки в этой области включают дорсальные и вентральные **крестцово-подвздошные и крестцово-бугристые связки**. Последняя представляет собой прочную широкую перевязь, идущую от крестца до седалищного бугра. Она частично образует боковую стенку таза и обеспечивает широкое место прикрепления некоторых мышц бедра и каудальной части бедра (Рисунок 6-11).

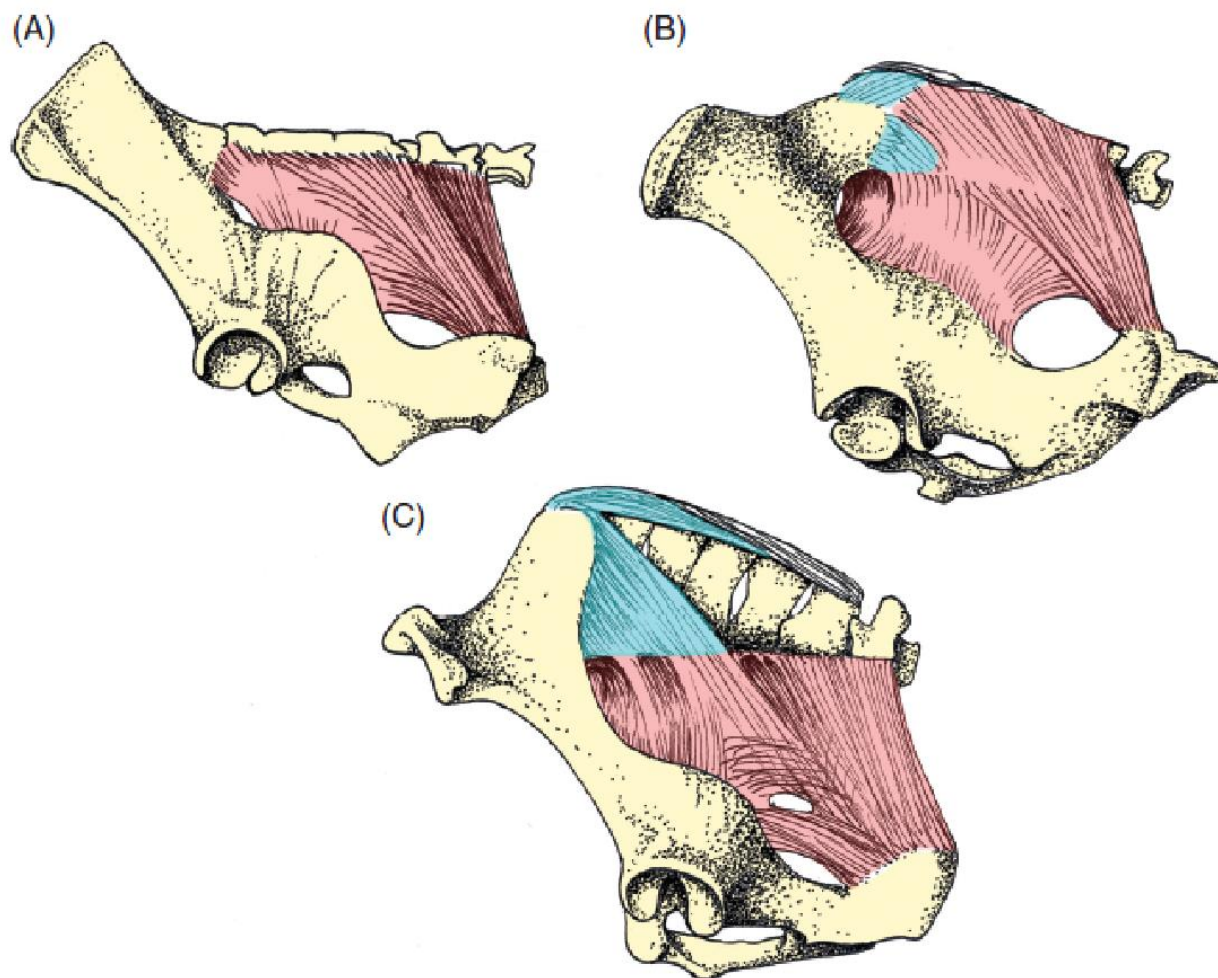


Рисунок 6-11. Связки подвздошной кости таза, вид слева сбоку. Крестцово-бугорная связка красная, дорсальные подвздошно-крестцовые связки синие. (А) Свинья. (В) Крупный рогатый скот. (С) Лошадь.

Крестцово-подвздошный сустав лошади может быть частично отделен (*крестцово-подвздошный подвывих*) в результате падения или другой травмы. Такая травма вызывает боль и мышечный спазм и часто становится источником хронической болезненности спины. Иногда возникает видимая асимметрия двух трубчатых крестцов, при этом сторона подвывиха смещен вверх. Этот знак принято называть *горб охотника*.

Коксофemorальный (тазобедренный) сустав - лучший пример сфероидального (шаровидного) сустава. Головка бедренной кости составляет около двух третей сферы, которая частично покрыта вертлужной впадиной безымянной кости. Край вертлужной впадины укреплен и углублен краевым хрящом (*хрящевой губой*).

Суставная капсула тазобедренного сустава обширная, но не такая обширная, как плечевая. Связка головки бедренной кости (ранее *круглая связка*) соединяет головку бедренной кости с несуставной областью внутри вертлужной впадины. Тазобедренный сустав лошади укреплен *дополнительной связкой*, которая простирается от сухожилия предблочковой кости до головки бедренной кости. Предполагается, что это предотвращает значительное отведение тазовой конечности. В тазобедренном суставе теоретически возможны движения почти во всех направлениях, но, как и в плечевом суставе, мышцы, сухожилия и связки эффективно ограничивают нормальный диапазон движений разгибанием и сгибанием.

Коленный сустав соответствует колену человека (Рисунок 6-12 и 6-13). Он включает мышечки дистального отдела бедра, надколенника и проксимального отдела

большеберцовой кости. Мыщелки бедренной кости частично отделены от проксимального отдела большеберцовой кости двумя внутрисуставными **менисками**. Каждый мениск представляет собой диск в форме полумесяца, который соответствует поверхности проксимального отдела большеберцовой кости и вогнут на верхней поверхности, чтобы подходить соответствующему мыщелку бедренной кости. Эти мениски помогают поддерживать конгруэнтность сустава и поглощают удары. Коленный сустав стабилизируется **медиальной и латеральной коллатеральными связками** и двумя внутрикапсулярными **крестообразными связками**, которые образуют X, когда они пересекаются от большеберцовой кости к бедренной кости в середине сустава.

Надколенник (коленная чашечка) представляет собой сесамовидную кость (самую большую часть тела), встроенную в сухожилие прикрепления больших краниальных мышц бедра.

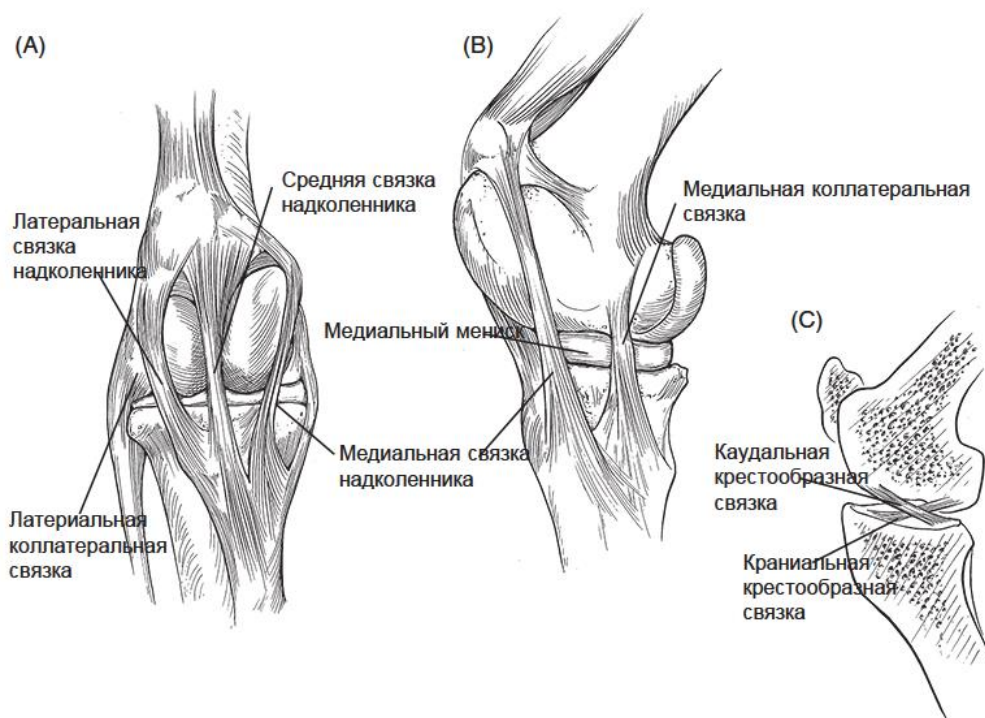


Рисунок 6-12. Коленный сустав лошади. (А) Краниальный вид правого коленного сустава. Обратите внимание на взаимосвязь медиальной связки надколенника с медиальным гребнем блока бедренной кости и наличие медиального и латерального менисков в пределах бедренно-большеберцового сочленения. (В) Медиальный вид правого коленного сустава. В этом положении надколенник заблокирован над блоком, и для сохранения сустава в вытянутом состоянии не требуется никаких мышечных усилий. (С) Сагиттальный разрез коленного сустава, указывающий крестообразные связки, внутрисуставное расположение которых обеспечивает суставу от краниальной стабильности к каудальной.



Рисунок 6-13. Боковой рентгеновский снимок коленного сустава лошади. Источник: рентгеновские снимки любезно предоставлены Сьюзан Крафт, доктор ветеринарии.

Эта группа мышц (см. Главу 7) является мощным разгибателем коленного сустава, действуя через связь с краниальной стороной проксимального отдела большеберцовой кости через одну (у свиньи) или три (у лошади и жвачных животных) крепкие **связки надколенника**. У лошади **медиальная связка надколенника** прикреплена к медиальной части надколенника через большой крюкообразный фиброзный хрящ. Комбинированный хрящ и сухожилие образуют прочную петлю, которую можно в любой момент зафиксировать на медиальном гребне бедренной кости (Рисунок 6-12, см. Также Рисунок 8-15). В этом положении колено вытягивается с минимальным мышечным усилием; поэтому такое анатомическое расположение обуславливает способности лошади стоять во время сна.

Иногда коленная чашечка молодых лошадей может периодически блокироваться над медиальным гребнем блока бедренной кости во время ходьбы и вызывать внезапное несоответствующее разгибание коленного сустава. Это называется **верхней фиксацией надколенника**; обычно она лечится с помощью соответствующей силовой подготовки, хотя иногда требуется хирургическая перерезка медиальной связки надколенника.

Сустав предплюсны (скакательный сустав), как и запястье, представляет собой сложный сустав (Рисунок 6-14, 6-15 и 6-16). Часть гинглима, называемая тибиотарзальным соединением, образуется между дистальным концом большеберцовой кости и таранной костью. Три других горизонтальных сустава внутри коленного сухожилия (Рисунок 6-14) практически не вносят движения в общий диапазон движений сустава.

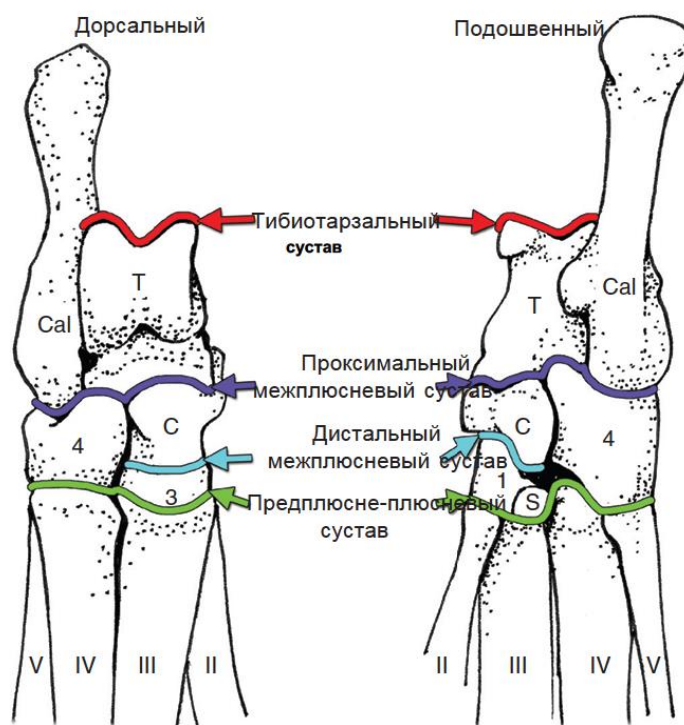


Рисунок 6-14. Предплюсневая кость свиньи. На предплюсне с тремя рядами костей предплюсны четыре горизонтальных сустава, обозначенных здесь цветными линиями. Из них сустав между дистальным концом большеберцовой кости и таранной костью обеспечивает большую часть диапазона движений предплюсны. У парнокопытных есть небольшое количество движений, которое также вносит проксимальный межплюсневый сустав. С - центральная предплюсневая кость; Cal - пяточный; s - сесамовидная кость; Т - таранная кость.

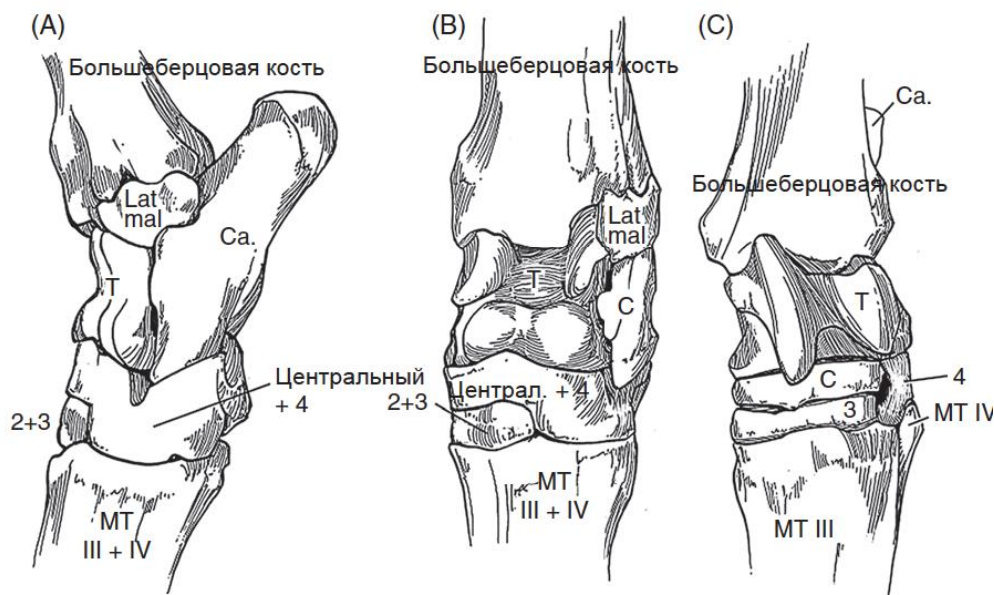


Рисунок 6-15. Коленное сухожилие. (А) Вид сбоку левой предплюсны крупного рогатого скота. (В) Каудальный вид левой предплюсневой кости крупного рогатого скота. (С) Каудальный вид левой предплюсны лошади. Т - таранная кость; Ca - пяточная кость; lat mal - латеральная лодыжка (малоберцовой кости); С - центральная предплюсна; МТ - плюсневая кость.

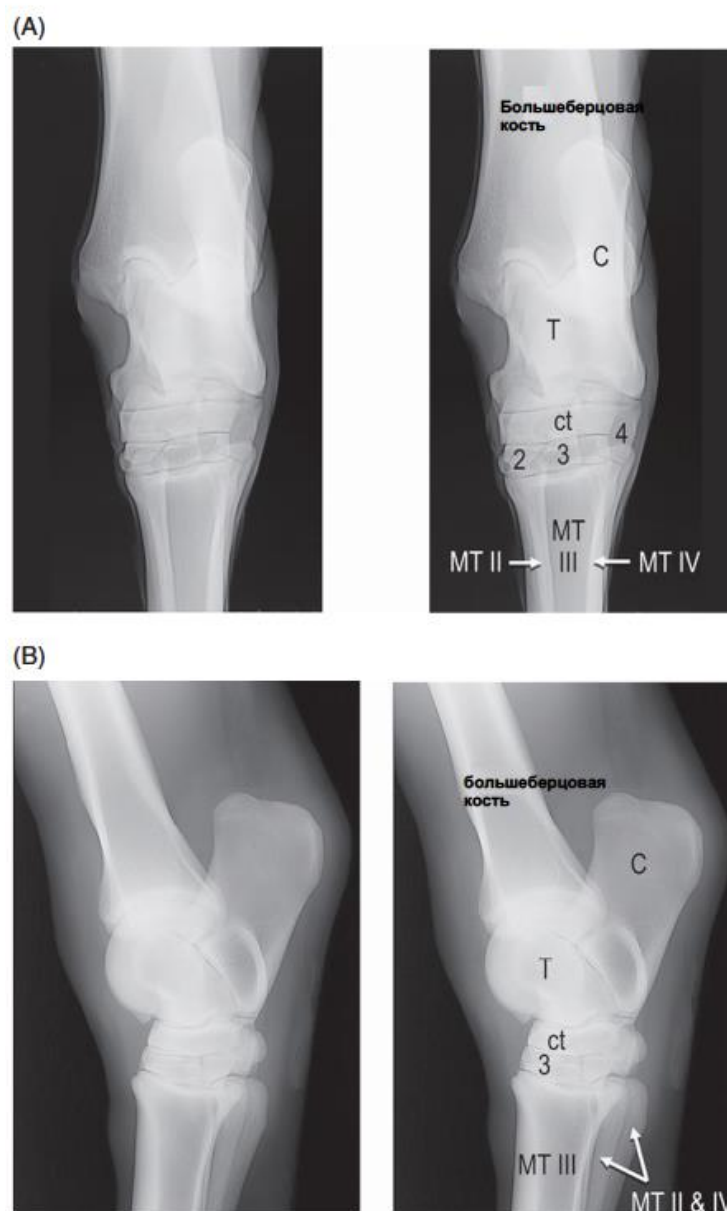


Рисунок 6-16. (А) краниально-каудальная проекция предплюсневой кости лошади. (В) Латеральная проекция предплюсневой кости лошади. С - пяточная кость; Т – таранная кость; ct - центральная кость предплюсны; 2 - вторая предплюсневая кость; 3 - третья предплюсневая кость; 4 - четвертая предплюсневая кость; МТ III - третья плюсневая кость; МТ II - вторая плюсневая кость (медиальная малая берцовая кость); МТ IV - четвертая плюсневая кость (латеральная малая берцовая кость). Вторая и четвертая кости предплюсны в значительной степени накладываются друг на друга на виде сбоку и поэтому не маркированы. Источник: рентгеновские снимки любезно предоставлены Сюзан Крафт, доктор ветеринарии.

Среди костей предплюсны большая пяточная кость выступает в проксимальном и каудальном направлении, образуя рычаг для прикрепления **общего пяточного сухожилия (ахиллова сухожилия)**, которое является обычным инсерционным сухожилием разгибающих мышц коленного сухожилия. Пяточная кость прочно прикреплена к другим костям предплюсны множеством коротких прочных связок. Связки менее обширны над краниомедиальной стороной коленного сухожилия. В этом месте суставная капсула находится непосредственно под кожей, и растяжение этого сустава приводит к заметной мягкой шишке, обычно называемой **мягким шпатом**. У лошади движение между

соседними костями предплюсны ограничено очень небольшой степенью скольжения. Однако у быка, овцы и свиньи проксимальный межплюсневой сустав имеет некоторое шарнирное движение. Дистальное коленного сухожилия суставы аналогичны суставам передних конечностей.

Патология суставов и связанных структур

Поскольку синовиальные суставы зависят от свободного движения для эффективного функционирования, все, что мешает их подвижности, может привести к нарушению походки. Заболевания, поражающие суставы, обычно возникают в результате травм, инфекций или воспалений.

Вывих, также известный как смещение, — это состояние, при котором суставные поверхности претерпевают значительную потерю конгруэнтности (менее тяжелые вывихи - это подвывихи). Вывих сустава почти всегда включает растяжение или разрыв связок, а если вывих достаточно серьезный, капсула сустава также может разорваться. Обычное лечение вывиха состоит из возврата сустава в его нормальное положение («*вправление*» смещения), хирургического восстановления сильно поврежденных элементов, если необходимо, и внешней опоры и/или фиксации во время заживления. Вправление может быть затруднено, если животное не будет полностью анестезировано, чтобы все мышцы были расслаблены. Своевременное лечение важно для предотвращения заполнения полости сустава соединительной тканью. Из-за чрезмерного растяжения или разрыва связок восстановление после вывиха может быть менее удовлетворительным и занять больше времени, чем восстановление после правильно вылеченного перелома.

Иногда на месте хронического вывиха может развиваться достаточно функциональный сустав, называемый *ложным суставом*. В ложном суставе волокнистая соединительная ткань, которая развивается в результате воспаления и при аномальных нагрузках при вывихе, может обеспечить достаточную стабильность, чтобы позволить значительные движения, даже при отсутствии развития суставной капсулы или хряща, как в настоящих суставах. Ложные суставы также могут образовываться в месте перелома, если концы перелома не зафиксированы.

Переломы или трещины костей могут повлиять на один или несколько сегментов, составляющих сустав. Переломы внутри сустава или рядом с ним часто трудно вправить правильно, поскольку даже незначительные нарушения целостности суставной поверхности могут привести к серьезным артритическим изменениям. Фиксация после вправления также часто затруднена из-за небольшой длины хотя бы одного из сегментов.

Растяжение связок — это состояние, при котором связки растягиваются, но сустав не смещен после снятия смещающей силы. Термин «*напряжение*» иногда используется вместо растяжения связок, хотя «*напряжение*» чаще используется для обозначения чрезмерного растяжения мышцы или сухожилия. Несмотря на то, что после растяжения связок может возникнуть значительный отек, пораженный сустав обычно восстанавливается самопроизвольно при адекватном отдыхе.

Раны, например, от колючей проволоки, могут распространяться в полость сустава, вызывая потерю синовиальной жидкости и подвергая внутреннюю часть сустава воздействию внешней среды. Травма такого характера серьезна и может быть трудно поддаваться лечению. Опасность заключается не в потере синовиальной жидкости (которая быстро восполняется), а в инфицировании полости сустава. Синовиальная жидкость является хорошей средой для роста бактерий, а многочисленные углубления в большинстве полостей суставов затрудняют дренаж и лечение инфицированного сустава. Существует опасность необратимого повреждения суставного хряща от инфекции.

Колотые раны суставов также могут возникать в результате проникновения острого предмета, такого как гвоздь, проволока или щепка. Такие раны особенно опасны, поскольку рана часто не заметна, она обычно плохо дренируется, а среда, в которую

попадают бактерии, часто анаэробна (не подвержена воздействию воздуха). В таких условиях колотая рана может спровоцировать особо тяжелую инфекцию.

Инфекция также может попасть в сустав через кровь или лимфу. Например, свинья краснуха у свиней и пупочные инфекции, вызванные различными бактериями у жеребят, часто приводят к инфекциям суставов. Некоторые вирусные заболевания, например вирус артрита-энцефалита (ВАЕ) коз, могут вызывать несептический артрит нескольких суставов.

Таблица 6-1. Патологические заболевания суставов и связанных структур

Название состояния	Патология
Бицепсный бурсит	Воспаление синовиальной сумки между сухожилием <i>трёхглавой мышцы плеча</i> и плечевой костью
Мягкий шпат	Растяжение суставной капсулы коленного сухожилия; опухоль на краниомедиальной стороне коленного сухожилия
Мягкий шпат (костный шпат)	Дегенеративная болезнь суставов дистальных межплюсневых и предплюсневых суставов
Искривлённое сухожилие (тендосиновит)	Воспаление, обычно из-за растяжения, сухожилий сгибателей пальцев и их синовиальных влагалищ каудальнее пястной кости; обычно поражаются верхние конечности
Бурсит	Воспаление любой синовиальной сумки
Опухание сумки локтевого сустава	Воспаление синовиальной сумки над локтевым отростком (вершина локтя)
Коленное сухожилие с твёрдой опухолью	Воспаление синовиальной сумки над пяточной костью (коленное сухожилие)
Карпит (выпученное колено)	Воспаление капсулы и/или связок запястного сустава
Опухоль на ноге	Утолщение длинной подошвенной связки на каудальной стороне коленного сухожилия.
Вывих (смещение)	Компоненты сустава смещены
Гнойное поражение холки	Воспаление или инфекция свищевого хода от синовиальной сумки над остистым отростком
Грыжа (смещение) межпозвоночного диска	Выпадение пульпозного ядра межпозвоночного диска, обычно в позвоночный канал; может вызвать повреждение спинного мозга
Шишка охотника	Подвывих крестцово-подвздошного сустава
Воспаление копыта (фаундер)	Воспаление пластинок между роговой стенкой копыта и дистальной фалангой
Подоторохлит	Воспаление ладьевидной сумки и кости, часто с поражением связанных сухожилий
Косточки	Периостит проксимальной фаланги и/или дистального отдела пясти III с воспалением капсулы путового сустава
Остеоартрит	Воспаление любого сустава. Поскольку термин включает костные элементы сустава, он более информативен, чем артрит.
Затылочная пухлина	Воспаление или инфекция сумки над атлантом (C1)
Некроз копытных хрящей	Инфекция коллатеральных хрящей дистальной фаланги

Кольцевая жабка	Образование энтезиофитов в межфаланговых суставах
Боковая жабка	Оссификация коллатеральных хрящей дистальной фаланги
Сплинты	Воспаление и экзостоз с вовлечением сустава между малой берцовой костью и берцовой костью (обычно медиальной)
Растяжение	Растяжение связок любого сустава
Ослабление (фиксация надколенника вверх)	Непреднамеренное ограничение подвижности надколенника над медиальным гребнем бедренной кости; держит надколенник и коленное сухожилие в положении разгибания
Напряжение	Чрезмерное растяжение мышц и/или сухожилий
Смещение	Частичный вывих любого сустава
Синовит	Воспаление любой синовиальной оболочки
Мягкая опухоль	Синовит влагалища сухожилия глубокого сгибателя пальца проксимальнее коленного сухожилия
Бурсит большого бугра бедренной кости	Воспаление сумки между большим бугром бедренной кости и сухожилием средней ягодичной мышцы
Синовит	Синовит путового сустава или теносиновит сухожилий сгибателей пальцев в области путового сустава

Артрит или точнее **остеоартрит** — это воспаление компонентов сустава, вызывающее опухоль и боль; он обычно сопровождает каждое из ранее упомянутых условий. Хроническое воспаление может привести к костным и хрящевым изменениям, которые могут навсегда повлиять на функцию сустава. **Дегенеративное заболевание сустава (ДЗС)** - это медицинское выражение, которое часто используется для описания множественных изменений в хронически воспаленном суставе; он включает потерю суставного хряща, эрозию подлежащей кости и развитие костных шпор (**энтезиофитов** или **остеофитов**) по краям сустава. Очевидное увеличение, связанное с высокой и низкой кольцевой жабкой у лошадей, связано с энтезиофитами, связанными с остеоартритом пястных и копытных суставов соответственно. Эти и другие заболевания, поражающие суставы или связанные с ними структуры (в основном у лошадей), перечислены в Таблице 6-1.

Анатомия мышечной системы

Анатомическая номенклатура мышц

Типы мышечной ткани

Строение скелетных мышц

Места прикрепления мышц

Функциональная разбивка мышц на группы

Синовиальные структуры

Мышцы верхней конечности

Скелетные мышцы верхней конечности

Мышцы, действующие на плечевой сустав

Мышцы, действующие на локоть

Мышцы, действующие на дистальную часть конечности

Мышцы нижней конечности

Мышцы, действующие на тазобедренный сустав

Мышцы, действующие на колено

Мышцы, действующие на коленное сухожилие

Мышцы, действующие на палец

Мышцы головы

Мышцы жевания

Мышцы выражения лица

Другие мышцы головы

Мышцы туловища и шеи

Разгибатели позвоночного столба

Сгибатели позвоночного столба

Мышцы брюшной полости

Дыхательные мышцы

Цели обучения

- Определить и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Различать три гистологических типа мышц.
- Описать основное строение мышц, определив, какие из них способны к наибольшему сокращению, а какие - наиболее сильные.
- Определить место прикрепления и присоединения, а также уметь описывать строение, с помощью которого мышца прикрепляется к кости и другим структурам.
- Правильно использовать термины сгибатель, разгибатель, агонист, антагонист и синергист при описании функций отдельных мышц и движений.
- Определить и описать синовиальные структуры, которые защищают движущиеся сухожилия.
- Определить внешние и внутренние мышцы верхней конечности по названию, действию, иннервации, месту прикрепления и присоединения.
- Определить внешние и внутренние мышцы нижней конечности по названию, действию, иннервации, месту прикрепления и присоединения.
- Определить мышцы головы по названию, прикреплению, иннервации и действию.
- Определить мышцы туловища и шеи по названию, прикреплению и действию.

Анатомическая номенклатура мышц.

Перед проведением исследования мышц домашних животных следует отметить номенклатуру. Традиционно мышцы называют латинскими названиями, а поскольку это иностранные слова, они выделены курсивом. Латинские названия обычно хорошо описывают функцию и/или внешний вид мышцы, и студенту рекомендуется использовать медицинский словарь, чтобы изучить их значение. В латыни, как и во многих романских языках, сначала пишется существительное, а затем прилагательные, описывающие его. Следовательно, *musculus triceps brachii* (буквально, трехглавая мышца руки) начинается с существительного *musculus*, обычно сокращенно *m.*, Множественное число *mm.* В английском языке существительным обычно предшествуют их признаки, поэтому аббревиатура мышцы ставится в конце цепочки прилагательных, например, *deep finger flexor m.* (Обратите внимание, что английское название не выделено курсивом.) На латыни та же самая мышца - *m. flexor digitalis profundus*. В этом тексте используются английские или латинские названия, в зависимости от того, что широко используется, но оба варианта следует считать правильными.

Типы мышечной ткани

Три типа мышц - скелетные, гладкие и сердечные. Основная часть мышцы тела — это **скелетная мышца**, которая отвечает за произвольные движения конечностей, туловища и головы. Это также мышечная ткань, с которой мы больше всего знакомы как мясо наших пищевых животных. Отдельные мышцы состоят из агрегатов больших многоядерных мышечных клеток (также называемых **мышечными волокнами**) (см. Главу 9). Обычно они прикрепляются к костям скелета (отсюда и термин «скелетные» мышцы) и находятся под произвольным контролем. Под микроскопом волокна скелетных мышц демонстрируют характерный полосатый рисунок, обусловленный упорядоченным расположением сократительных белков внутри клеток (см. Рисунок 1-10). Как следствие, скелетную мышцу также называют **поперечно-полосатой мышцей**.

Гладкая (непроизвольная) мышца состоит из мышечных клеток, на которых нет полосок, видимых под микроскопом. Гладкая мускулатура находится в системах тела с вегетативной функцией. Таким образом, гладкие мышцы являются основным компонентом стенки органов пищеварительной и мочеполовой систем и большинства кровеносных сосудов. Сокращение гладкой мускулатуры является внутренним свойством самих волокон, что означает, что сокращение обычно не требует стимуляции нервом; однако сократимость гладких мышц регулируется и координируется вегетативной нервной системой.

Сердечная мышца характеризуется волокнами с видимыми бороздками, поэтому считается разновидностью поперечно-полосатой мышцы. Однако сердечная мышца, как и гладкая мышца, сокращается внутренне и находится под вегетативным, а не произвольным контролем. Сердечная мышца ограничена сердцем, где она составляет основную часть стенок органа.

Строение скелетных мышц

Мышца позвоночных выполняет только одну функцию: **сокращение**. «Расслабление» — это пассивный процесс, отсутствие сжатия. Таким образом, все различные функции мышечной системы основаны на сокращении (обычно сопровождаемом уменьшением) мышечных волокон. В опорно-двигательном аппарате это может привести к изменению углов в суставах или стабилизации суставов при определенном угле под нагрузкой (например, держать конечность прямо под весом).

Мышечные волокна устроены пучками, окруженными фиброзной соединительной тканью. Очень тонкий слой соединительной ткани, покрывающий отдельные мышечные клетки, называется **эндомизием**. Соединительная ткань, окружающая пучки мышечных волокон, образует оболочку, называемую **перимизием**, а прочная соединительная ткань вокруг всей мышцы известна как **эпимизий**. Эпимизий также называют **глубокой фасцией** мышцы.

Мышечные волокна могут быть расположены в виде параллельных пластин, как в мышцах живота, или более узких параллельных полос, как в портняжной мышце на медиальной стороне бедра; мышцы с таким расположением волокон называются **ленточными мышцами** или **параллельными мышцами**. В других случаях мышечные волокна отклоняются друг от друга наискось и образуют округлое мышечное брюшко с зауженными концами; такое расположение характерно для **веретеновидных** мышц. Когда отдельные пучки мышечных волокон прикрепляются под углом к связкам соединительной ткани внутри мышцы, образуются различные **перистые** или **имеющие форму контурного пера** (перовидные) структуры. В перовидных формах связка соединительной ткани представляет собой перо, а мышечные волокна, прикрепляющиеся к нему под углом, представляют собой опахало пера. Если волокна идут только с одной стороны полосы, такое расположение называется **одноперистое**; с двух сторон **удвоенноперистое**; а с трех и более сторон – **мультипеннатное** (Рисунок 7-1).

Параллельное расположение мышечных волокон в ленточных мышцах обеспечивает наибольший потенциал для общего сокращения мышц, но является относительно слабым расположением, в то время как перистое расположение увеличивает силу мышцы, но за счет расстояния, на котором она может сокращаться (Таблица 7-1).

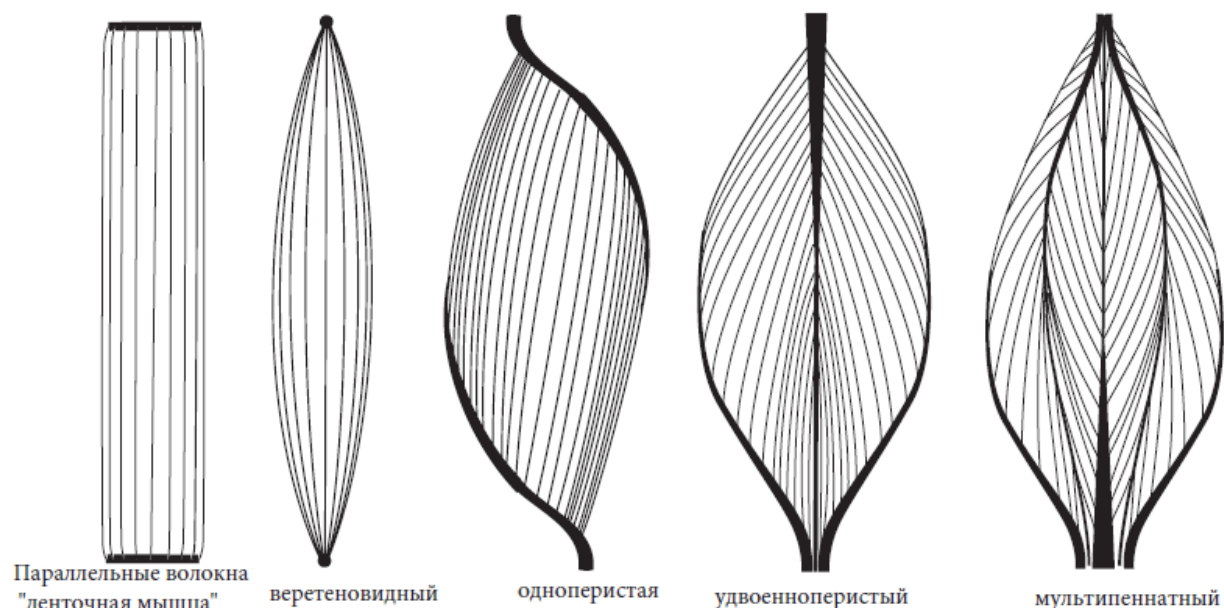


Рисунок 7-1. Расположение мышечных волокон.

Таблица 7-1. Характеристики устройства мышц

	Строение мышечных волокон	Относительное возможное сокращение	Относительная прочность	Пример
Ленточная/параллельная	Параллельно длинной оси мышцы	Максимальное сокращение	в малой степени	портняжная мышца
Веретеновидная	Некоторые волокна под углом к длинной оси	Несколько меньше, чем ленточная мышца	увеличенная	Длинный пальцевый разгибатель

перистая	Большинство волокон расположено под углом относительно длинной оси мышцы, прикреплено к связкам соединительной ткани в мышце	в малой степени	наибольшая	трёхглавая мышца плеча
----------	---	--------------------	------------	------------------------------

Прикрепления мышц

Если мышца возникает непосредственно из кости, считается, что он имеет **мясистое прикрепление**. На самом деле мышечные волокна прикреплены к надкостнице кости посредством короткого прочного соединения, создаваемого соединительными тканями, связанными с эндо-, пери- и эпимизием мышцы.

Сухожилия, фиброзные связки, соединяющие мышцы с костью, состоят из плотных параллельных пучков обыкновенного коллагена. Большинство сухожилий представляют собой узы или ленты, которые прикрепляют веретеновидные или перистые мышцы к костям. Другие сухожилия представляют собой плоские листы, известные как **апоневрозы** (в единственном числе **апоневроз**), обычно прикрепленные к несколько сплюснутым мышцам. Тяжелые волокнистые листы, покрывающие мышцы поясницы, являются хорошими примерами апоневрозов.

Большинство мышц прикреплены к двум или более костям. Некоторые мышцы также прикрепляются/вместо этого к мягким тканям, таким как кожа, или к другим мышцам (например, мышца-напрягатель фасции предплечья (*m. tensor fasciae antebrachii*) и ее прикрепление к широчайшей мышце спины (*m. latissimus dorsi*). Традиционно более проксимальное прикрепление называется **местом прикрепления** мышцы, а более дистальное прикрепление - ее **присоединением**. Это расположение достаточно отчетливо видно на конечностях, но менее заметно в других местах. В этих других местах (например, туловище и шея) менее подвижное прикрепление обычно обозначается как место прикрепления, а более подвижная точка — ее место присоединения. Поскольку единственное, что мышца может активно выполнять — это сокращение, она почти всегда стремится сблизить свое место прикрепления и присоединения, вызывая перемещение одной или обеих точек прикрепления.

Важно отметить, что различить место прикрепления и присоединение некоторых мышц особенно сложно, поскольку относительное движение может измениться. Например, сокращение плечеголовной мышцы (*m. brachiocephalicus*), прикрепленной к шейным позвонкам и черепу краниально и к плечевой кости каудально, может выдвигать верхнюю конечность, когда ступня оторвана от земли и может свободно качаться; или она может согнуть шею в сторону, если ступня несет вес. В таких случаях различие между местом прикрепления и присоединения является в первую очередь семантическим, без какого-либо реального анатомического значения.

У некоторых мышц есть отличительные деления, называемые **головками**, которые имеют разное место прикрепления, но общее присоединение. Трехглавая мышца (*m. triceps brachii*) - пример мышцы с несколькими головками, в данном случае с тремя.

Функциональное разделение мышц на группы.

Если мышца находится на той стороне сустава, к которой она изгибается (уменьшая угол, описываемый суставом), она является **сгибателем** этого сустава. Мышца на противоположной стороне - **разгибатель** (Рисунок 7-2). Двуглавая мышца (*m. biceps*

brachii) на краниальной стороне конечности сгибает локоть. Трехглавая мышца (*m. triceps brachii*) на каудальной стороне конечности крепится на лопатке и плечевой кости и присоединяется к локтевой кости. Таким образом, трицепс является **разгибателем** локтя (Рисунок 7-3).

Мышцы, которые направлены тянуть конечность к средней плоскости, являются **приводящими (аддукторами)**, а те, которые направлены на перемещение конечности от средней плоскости, являются **отводящими (абдукторами)**. Мышцы, проходящие над более чем одним суставом, часто имеют разное описание своих функций в зависимости от сустава, на который они действуют. Глубокий сгибатель пальцев задней конечности является сгибателем пальцевого сустава и одновременно разгибателем коленного сухожилия.

Мышцы, окружающие отверстие, будь то поперечнополосатые или гладкие, являются **сфинктерами**. Гладкая мышца, окружающая отверстие между желудком и кишечником, образует пилорический сфинктер, который контролирует прохождение пищи из желудка. Круговая мышца глаза (*m. orbicularis oculi*) состоит из поперечно-полосатых мышечных волокон век, сокращение которых сжимает веки.

Кожные мышцы возникают в поверхностной фасции (слое соединительной ткани) между кожей и глубокой фасцией, покрывающей скелетные мышцы. Эти кожные мышцы прикрепляются к коже и отвечают за движение кожи. Когда муха сидит на лошади, кожные мышцы позволяют лошади встряхнуть кожу, чтобы сбросить муху.

Мышцы, участвующие в определенном действии, таком как разгибание локтя, также можно классифицировать в соответствии с той ролью, которую каждый играет в действии. **Агонисты** — это мышцы, непосредственно отвечающие за выполнение желаемого действия. **Антагонисты** — это мышцы, которые противостоят этому действию; их действие прямо противоположно действию агонистов. **Синергисты** — это мышцы, которые противодействуют любому нежелательному действию агонистов. Например, при разгибании локтя (движение, производимое сокращением двуглавой мышцы (*m. triceps brachii*), агониста разгибания локтя), двуглавая мышца (*m. biceps brachii*) и плечевая мышца (*m. Brachialis*) являются антагонистами, потому что их сокращение вызывает противоположное действие - сгибание локтя. Поскольку длинная головка трицепса может сгибать плечевой сустав, а также разгибать локоть, любая мышца, препятствующая сгибанию плечевого сустава, является синергистом сгибания локтя. Надостная мышца (*m. Supraspinatus*) и плечеголовная мышца (*m. brachiocephalicus*) являются синергистами именно этого действия.

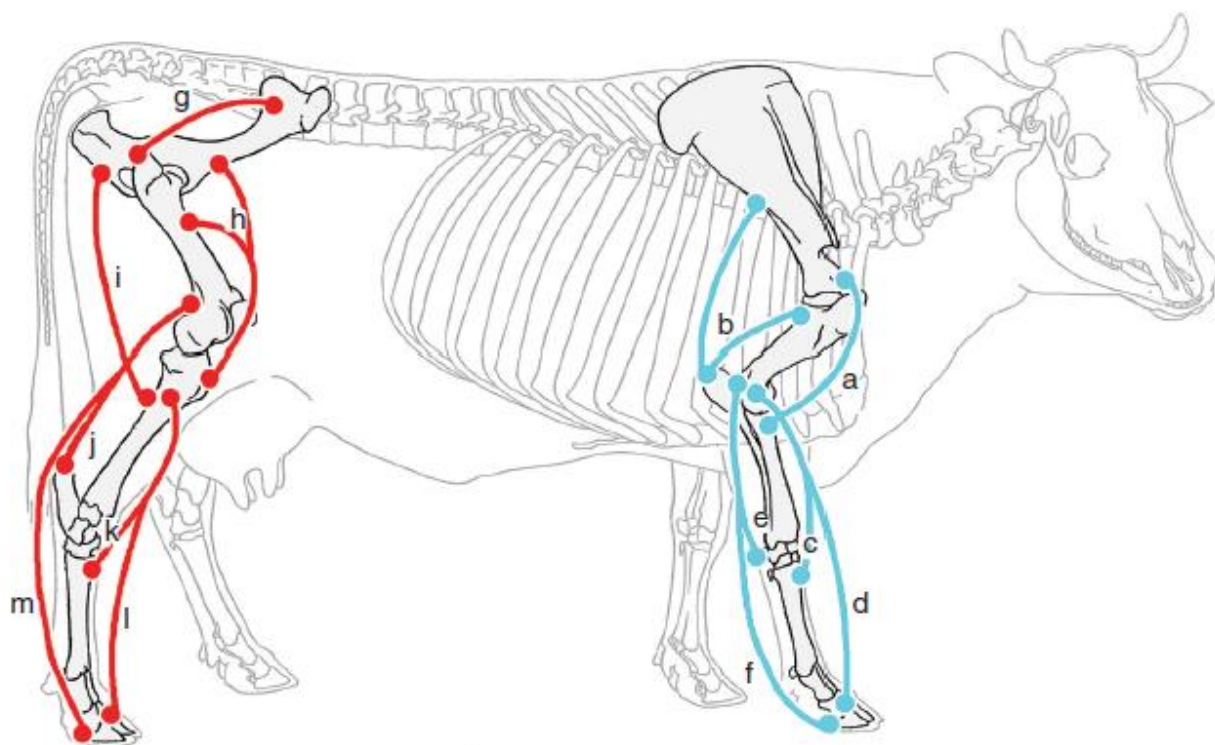


Рисунок 7-2. Прикрепления мышц предсказывают их основные действия. а - разгибатели плеча и сгибатели локтя; b - сгибатели плеча и разгибатели локтя; c - разгибатели запястья; d - разгибатели запястья и пальцев; e - сгибатели запястья; f - сгибатели запястья и пальцев; g - разгибатели бедра; h - сгибатели бедра и разгибатели коленного сустава; i - разгибатели бедра и сгибатели коленного сустава; j - сгибатели коленного сустава и разгибатели коленного сухожилия; k - сгибатели коленного сухожилия; l - сгибатели коленного сухожилия и разгибатели пальцев; m - разгибатели коленного сухожилия и сгибатели пальца.

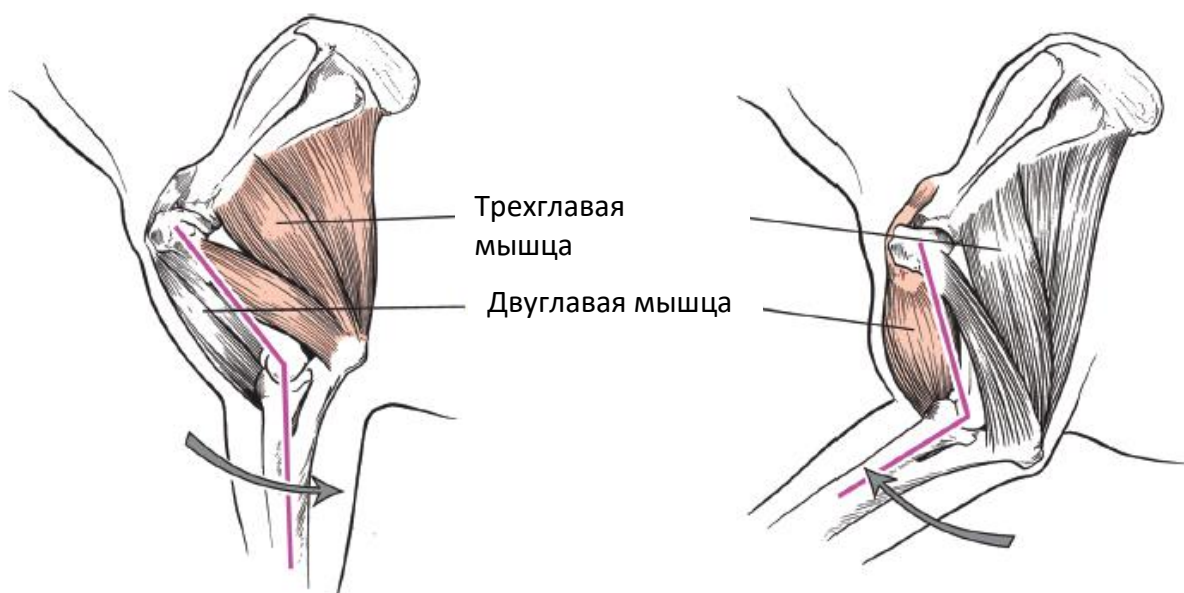


Рисунок 7-3. Функциональное разделение мышц на группы. Линии обозначают длинные оси плечевой кости в плече и лучевой кости в предплечье лошади. Слева локтевой сустав полностью разогнут, по мере уменьшения угла между костями сустав сгибается. *Двуглавая мышца* (*m. biceps brachii*) - сгибатель локтя, а *трехглавая мышца* (*m. triceps brachii*) - разгибатель. В этом случае *двуглавая мышца* (*m. biceps brachii*) является агонистом

сгибания локтя (справа), а *трехглавая мышца (m. triceps brachii)* выступает антагонистом этого движения. Любые мышцы, которые косвенно помогают сгибанию локтя, обеспечивая устойчивость других суставов, считаются синергистами этого движения.

Классификация данной мышцы как агонист, антагонист или синергист, полностью зависит от конкретного действия. Если желаемое действие - сгибание (вместо разгибания) локтя, то *двуглавая мышца (m. biceps brachii)* и *плечевая мышца (m. brachialis)* становятся агонистами, а *трехглавая мышца (m. triceps brachii)* и *локтевая мышца (m. anconeus)* становятся антагонистами.

Синовиальные структуры

Синовиальные структуры тела включают **суставные капсулы, сумки и синовиальные (сухожильные) влагалища**. Внутренний слой каждого из них состоит из соединительнотканной мембраны, вырабатывающей синовиальную жидкость для уменьшения трения. Подробное описание синовиальных суставов дается в главе 6.

Сумка - это синовиальный мешок между двумя структурами, которые трутся друг о друга, обычно это сухожилие в месте соприкосновения с костным выступом (Рисунок 7-4). С клинической точки зрения к важным сумкам относятся: (1) **бицепсная сумка** между сухожилием двуглавой мышцы плеча и проксимальным концом плечевой кости; (2) **краниальная вейная сумка** между вейной связкой и атлантом; (3) **надостная сумка** между вейной связкой и остистым отростком второго грудного позвонка; (4) **поверхностная бурса** между кожей и локтевым отростком локтевой кости в точке локтя и между кожей и сухожилием поверхностного сгибателя пальцев в точке коленного сухожилия; и (5) **ладьевидная сумка** между сухожилием глубокого сгибателя пальца и ладьевидной (дистальной сесамовидной) костью. Обычно в сумке содержится столько жидкости, сколько необходимо для уменьшения трения между соседними частями.

Воспаление сумки, обычно связанное с увеличением в ней жидкости, называется **бурситом**. Увеличение сумок может быть связано с травмой, как это обычно бывает при **коленном сухожилии с твердой опухолью, опухании сумки локтевого сустава (опухоль локтевого сустава) и запястной гигроме**. Воспаление может сопровождаться образованием свищевого хода; это признак, лежащий в основе состояния лошади **затылочная пухлина** (в атлантальной сумке) и **гнойники на загривке** (в надостной сумке).

Сумка обеспечивает соответствующую защиту структур, которые перемещаются только на небольшое расстояние по отношению друг к другу. Однако сухожилия, которые должны проходить большое расстояние (иногда до нескольких дюймов) по движущимся суставам, требуют защиты и движения без трения по всей своей длине. Это обеспечивается **синовиальным влагалищем** (Рисунок 6-3, 7-4).

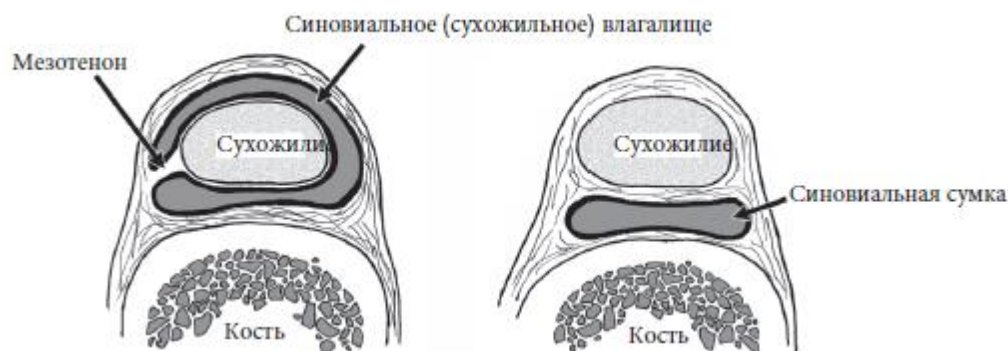


Рисунок 7-4. Синовиальные структуры. Слева синовиальное влагалище окружает сухожилие на большем расстоянии и способствует его движению без трения. Отражение синовиальной оболочки создает поддерживающий мезотенон, через который сосуды и

нервы получают доступ к сухожилию. Справа сумка расположена между сухожилием или связкой и костным выступом.

Синовиальное влагалище напоминает удлиненную сумку, расположенную между сухожилием и подлежащей тканью, при этом края синовиальной оболочки отражаются вокруг сухожилия, пока не встретятся. Это приводит к образованию внутреннего слоя синовиальной оболочки на поверхности сухожилия и поверхностного слоя синовиальной оболочки вне сухожилия, образуя замкнутый мешок, содержащий небольшое количество синовиальной жидкости для уменьшения трения между движущимся сухожилием и соседними структурами. Двойная складка оболочки, образованная на стыке краев синовиального влагалища, и есть *мезоэндрон*. Сосуды и нервы к сухожилию достигают его, проходя через мезо сухожилие.

Воспаление синовиального влагалища и его сухожилия называется *теносиновитом*. Травма низкой степени тяжести (например, связанная со строгим обучением молодых лошадей) может привести к легкому безболезненному теносиновиту влагалища сухожилия сгибателя пальца (*вздутие эпифизов*) или влагалища сухожилия глубокого сгибателя пальца проксимальнее коленного сухожилия (мягкая опухоль).

Мышцы верхней конечности

Обзор мышц верхней конечности см. на Рисунок 7-5 и в таблице 7-2.

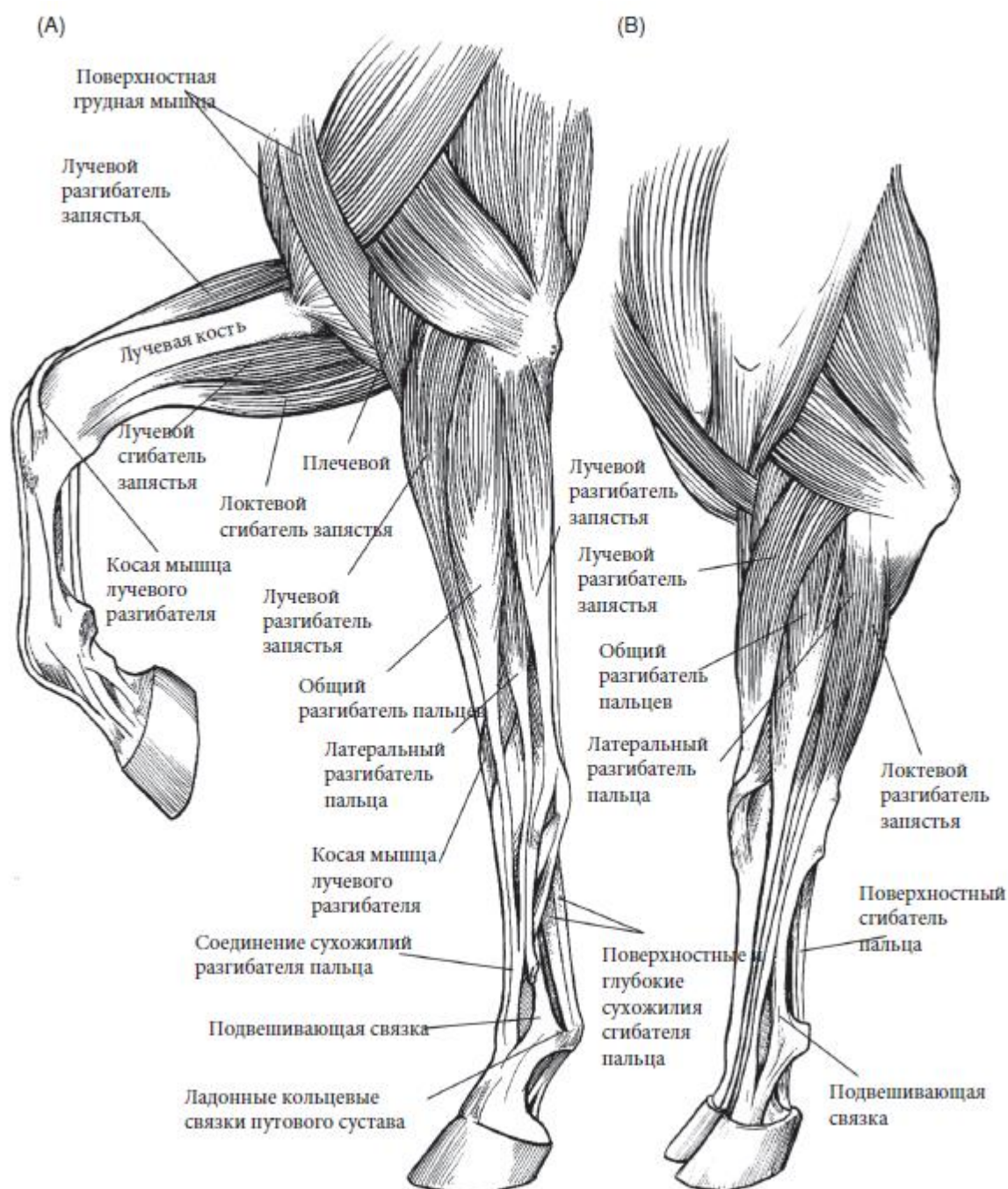


Рисунок 7-5. Мышцы (м.) верхней конечности. (А) Лошадь. (В) Крупный рогатый скот.

Таблица 7-2. Мышцы верхней конечности

Мышца	Место прикрепления	Присоединение	Основное движение	Иннервация
<i>Трапецевидная мышца (m. trapezius)</i>	Связки дорсальной средней линии	Лопаточный отдел позвоночника	Поднятие, продвижение и втягивание лопатки	Добавочный нерв
<i>Ромбовидная мышца (m. rhomboideus)</i>	Связки дорсальной средней линии	Медиальный боковой лопаточный хрящ	Поднятие и продвижение лопатки, поднятие шеи	Шейный и грудно-спинной нервы.
<i>Вентральная зубчатая мышца (m. serratus ventralis)</i>	Поперечные отростки хвостовых шейных и черепно-грудных позвонков, первые 8 или 9 ребер	Медиальная сторона лопатки и лопаточный хрящ	Поддержка туловища, поднятие шеи, выдвигание и втягивание лопатки	Шейно-позвоночные нервы, длинный грудной нерв.
<i>Плечепоперечная мышца (m. omotransversarius)</i>	Фасция плеча и руки	Поперечные отростки краниальных шейных позвонков	Продвижение конечности, сгибание шеи в стороны	Шейно-позвоночные нервы
<i>Плечеголовная мышца (m. brachiocephalicus)</i> <i>Ключично-плечевая мышца (m. cleidobrachialis)</i> <i>m. cleidocephalicus</i> <i>Грудино-ключично-сосцевидная мышца (m. cleidomastoideus)</i>	Затылочная кость, поперечные отростки шейных позвонков	Медиальная фасция руки и предплечья, латеральная сторона плечевой кости, дельтовидная бугристость	Боковое сгибание шеи, разгибание плеча, продвижение конечности	Шейно-позвоночные нервы, добавочный нерв.
<i>Широчайшая мышца спины (m. latissimus dorsi)</i>	Остистые отростки грудных и поясничных позвонков	Медиальная плечевая кость	Отвод конечности, сгибание плеча	Грудноспинной нерв
<i>Поверхностная грудная мышца (m. pectoralis superficialis)</i>	Грудина и краниальные реберные хрящи	Медиальная плечевая кость и фасция руки и предплечья	Приведение конечностей	Краниальные и каудальные грудные нервы
<i>Глубокая грудная мышца (m. pectoralis profundus)</i>	Грудина, ребра, фасция живота	Краниомедиальная плечевая кость	Приведение и отведение конечности, продвижение туловища, когда конечность несет вес	Краниальные и каудальные грудные нервы
<i>Подключичная мышца (m. subclavius)</i>	Краниальная грудина и реберные хрящи	Эпимизий <i>Надостная мышца (m. supraspinatus)</i>	Поддержка туловища, фиксация плеч	Краниальный грудной нервы
<i>Надостная мышца (m. supraspinatus)</i>	Надостная ямка лопатки	Большой бугорок плечевой кости	Фиксация и разгибание плеча	Надлопаточный нерв

<i>supraspinatus)</i>				
<i>Подостная мышца (m. infraspinatus)</i>	Подкостная ямка лопатки	Большой бугорок плечевой кости	Фиксация и сгибание плеча	Надлопаточный нерв
<i>Подлопаточная мышца (m. subscapularis)</i>	Подлопаточная ямка	Медиальная плечевая кость	Фиксация плеча	Подлопаточный нерв
<i>Большая круглая мышца (m. teres major)</i>	Каудальный край лопатки	Медиальная плечевая кость (круглая основная бугристость)	Сгибание плеча	Подмышечный нерв
<i>Малая круглая мышца (m. teres minor)</i>	Каудальный край лопатки	Проксимальнее дельтовидной бугристости	Сгибание плеча	Подмышечный нерв
<i>Дельтовидная мышца (m. deltoideus)</i>	Лопаточный отдел позвоночника	Дельтовидная бугристость	Сгибание плеча	Подмышечный нерв
<i>Клюво-плечевая мышца (m. coracobrachialis)</i>	Кораконидный отросток лопатки	Медиальная плечевая кость	Разгибание плеча	Кожно-мышечный нерв

<i>двуглавая мышца (m. biceps brachii)</i>	Надсуставной бугорок	Краниальная сторона проксимального отдела лучевой кости и локтевой кости	Сгибание локтя, разгибание плеча	Мышечно-кожный нерв
<i>плечевая мышца (m. brachialis)</i>	Каудальная сторона проксимального отдела плечевой кости	Медиальная сторона проксимального отдела лучевой кости	Сгибание локтя	Мышечно-кожный нерв
<i>трехглавая мышца (m. triceps brachii)</i>	Каудальный край лопатки, проксимальный отдел плечевой кости	Локтевой отросток	Разгибание локтей, сгибание плеч (только длинная головка)	Лучевой нерв
<i>локтевая мышца (m. anconeus)</i>	Каудолатеральная плечевая кость	Локтевой отросток	Разгибание локтя	Лучевой нерв
<i>Мышца-напрягатель фасции предплечья (m. tensor fasciae antebrachii)</i>	Каудальный край лопатки (через эпимизий трицепса)	Локтевой отросток, глубокая фасция переднего плеча	Разгибание локтя, напряжение фасции предплечья	Лучевой нерв
<i>Лучевой разгибатель кисти (m. extensor carpi radialis)</i>	Боковой надмыщелок плечевой кости	Краниальная сторона проксимального пястного сустава	Расширение запястья	Лучевой нерв
	Краниолатеральная лучевая кость	Медиальная пясть	Расширение запястья	Лучевой нерв

<i>Косой разгибатель кисти (m. extensor carpi obliquus)</i>	Боковой надмыщелок плечевой кости	Дистальная фаланга	Разгибание пальца, разгибание запястья	Лучевой нерв
<i>Общий разгибатель пальцев (m. extensor digitorum communis)</i>	Боковая коллатеральная связка локтя, проксимального отдела лучевой кости и локтевой кости	Дорсальная сторона пальца	разгибание пальца, разгибание запястья	Лучевой нерв
<i>Латеральный разгибатель пальцев (m. extensor digitorum lateralis)</i>	Латеральный надмыщелок плечевой кости	Латеральная пясть, добавочная кость запястья	Сгибание запястья (?)	Лучевой нерв
<i>Локтевой разгибатель кисти (m. extensor carpi ulnaris) (m. ulnaris lateralis)</i>	Медиальный надмыщелок плечевой кости	Медиальная сторона проксимального отдела лучевой кости	Сгибание локтя	Срединный нерв
<i>Круглый пронатор (m. pronator teres)</i>	Медиальный надмыщелок плечевой кости	Пальмеромедиальная сторона проксимального пястного сустава	Сгибание запястья	Срединный нерв
<i>Лучевой сгибатель кисти (m. flexor carpi radialis)</i>	Медиальный надмыщелок плечевой кости, отросток	Добавочная кость запястья	Сгибание запястья	Локтевой нерв
<i>Локтевой сгибатель кисти (m. flexor carpi ulnaris)</i>	Медиальный надмыщелок плечевой кости	Средняя фаланга	Сгибание пальцев, сгибание запястья	Локтевой нерв
поверхностный сгибатель пальцев (m. flexor digitorum superficialis)	Медиальный надмыщелок плечевой кости	Ладонная поверхность дистальной фаланги	Сгибание пальцев, сгибание запястья	Срединный и локтевой нервы.
глубокий сгибатель пальцев (m. flexor digitorum profundus)				

Скелетные мышцы верхней конечности

Скелетные мышцы — это мышцы, одна прикрепляющаяся к шее или туловищу, а другая - к аппендикулярному скелету. По большей части это прикрепление к верхней конечности происходит на лопатке или плечевой кости, что означает, что эти скелетные мышцы воздействуют либо на конечность в целом (например, вытягивая ее вперед или назад относительно туловища, Рисунок 7-6) или движением в плечевом суставе. В отличие от приматов, у которых плечевой сустав способен к широкому диапазону движений, у домашних животных основным движением проксимальной части верхней конечности является колебательное движение вперед и назад.

Внешне **трапецевидная мышца (*m. trapezius*)** — это плоская треугольная мышца, которая крепится по средней линии спины от головы до поясничных позвонков. Мышечные волокна трапецевидной мышцы (*m. trapezius*) сходятся для присоединения на ости лопатки. Часть, прикрепленная краниально к лопатке, помогает двигать ее вперед; прикрепленная сзади отводит ее назад.

Ромбовидная мышца (*m. rhomboideus*) - более тяжелая мышца, расположенная глубоко в глубине трапеции. Ромбовидная мышца также прикрепляется от дорсальной средней линии как краниально, так и каудально до лопатки; она присоединяется на глубокой (медиальной) поверхности лопаточного хряща.

Вентральная зубчатая мышца (*m. serratus ventralis*) - самая большая и важная мышца, прикрепляющая верхнюю конечность к туловищу. Это большая веерообразная мышца. Место прикрепления вентральной зубчатой мышцы (*m. serratus ventralis*) - это самая широкая часть мышцы, которая простирается от поперечных отростков шейных и грудных позвонков и от ребер по изогнутой линии, расположенной чуть дорсально от грудины, вплоть до каудального края десятого реберного хряща. Присоединение находится на медиальной стороне дорсальной части лопатки. Вентральные зубчатые мышцы (*m. serratus ventralis*) на каждой стороне тела вместе образуют значительную часть повязку, которая поддерживает туловище между верхними конечностями (Рисунок 7-7). Шейная часть при сокращении больше вращает дистальную часть лопатки назад, в то время как грудная часть вращает ее вперед. Шейные прикрепления мышцы позволяют ей поднимать и шею.

Плечепоперечная мышца (*m. omotransversarius*) начинается от поперечных отростков более краниальных шейных позвонков и прикрепляется к дистальной части позвоночника лопатки (на фасции, связанной с плечом у лошади). С этими прикреплениями плечепоперечная мышца (*m. omotransversarius*) обычно тянет дистальный конец лопатки вперед, хотя, когда конечность находится в несущем положении, она вместо этого способствует боковому сгибанию шеи.

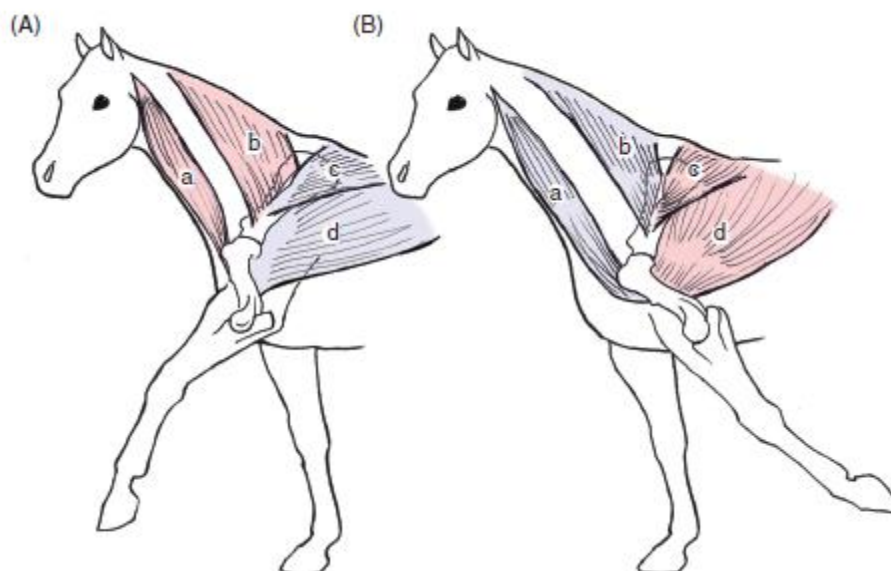


Рисунок 7-6. Примеры мышц, которые тянут всю верхнюю конечность вперед (А) или назад (В). а - *m. плечеголовная кость (brachiocephalicus)*; b - шейная часть трапецевидной мышцы (*m. trapezius*); c – верхняя часть трапецевидной мышцы (*m. trapezius*); d - широчайшая мышца спины (*m. latissimus dorsi*). а и b выдвигают всю конечность, в то время как c и d отводят ее каудально.

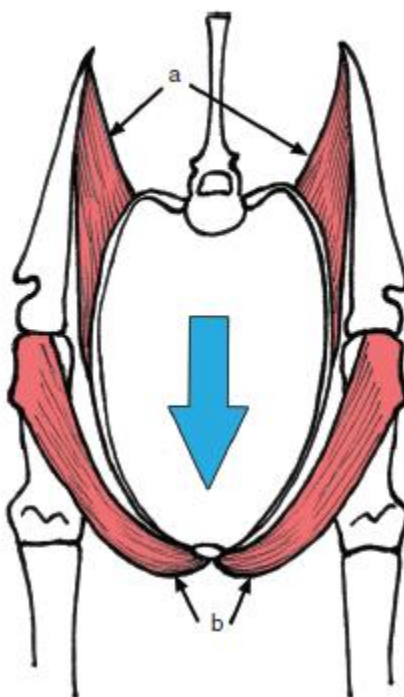


Рисунок 7-7. Мышечное подвешивание грудной клетки между верхними конечностями. Синяя стрелка показывает вес туловища, шеи и головы. а – вентральная зубчатая мышца (*m. serratus ventralis*); b, большие грудные мышцы. Другие мышцы, не изображенные на рисунке, также участвуют в этой мышечной опоре.

Широчайшая мышца спины (*m. latissimus dorsi*) - широкая треугольная мышца, которая начинается с остистых отростков грудных и поясничных позвонков через широкий толстый апоневроз, **пояснично-грудную фасцию**. Она присоединяется с большой круглой мышцей (*m. teres major*) на медиальной стороне плечевой кости, где ее

сокращение может тянуть каудально верхнюю конечность или, если конечность зафиксирована, продвигать туловище вперед.

Мышцы, действующие на плечевой сустав.

Плечо, будучи шаровидным суставом, обладает потенциалом для создания широкого диапазона движений. Однако у четвероногих его главные действия - разгибание и сгибание.

Разгибатели плеча. Плечеголовная мышца (*m. brachiocephalicus*), как следует из названия, простирается от головы до предплечья (плеча) и, следовательно, также является скелетной мышцей передней конечности. Она начинается на затылочной кости черепа и поперечных отростках шейных позвонков и присоединяется к латеральной стороне проксимальной части плечевой кости проксимальнее дельтовидного бугорка. Плечеголовная мышца (*m. brachiocephalicus*) покрывает краниальную часть вершины плеча. Поднимает и продвигает плечо. Плечеголовная мышца (*m. brachiocephalicus*) также является основным разгибателем плеча и действует как латеральный сгибатель шеи, когда конечность несет нагрузку.

У приматов и птиц плечеголовная мышца (*m. brachiocephalicus*), полностью разделен на краниальную и каудальную части наличием ключицы, но эта кость представляет собой остаток соединительной ткани (определяемый как «ключичное сухожилие») или отсутствует у копытных. У этих видов рудиментарная ключица подразделяет плечеголовную мышцу (*m. brachiocephalicus*) в ключично-плечевую мышцу (*m. cleidobrachialis*), простирающуюся от сухожилия ключицы до плечевой кости, и ключично-головную мышцу (*m. cleidocephalicus*), простирающуюся от ключичного сухожилия к голове и шее. У других видов, кроме лошади, ключично-головную мышцу (*m. cleidocephalicus*) можно подразделить на сосцевидную часть, прикрепляющуюся к сосцевидному отростку височной кости, и либо на затылочную часть (у жвачных и свиней), либо на шейную часть (у плотоядных). У лошадей единственное прикрепление ключично-головной мышцы (*m. cleidocephalicus*) осуществляется к сосцевидному отростку, и у этого вида мышцу часто называют грудино-ключично-сосцевидной мышцей (*m. cleidomastoideus*).

Надостная мышца (*m. supraspinatus*) начинается от надостной ямки лопатки краниальнее позвоночника. Он прикрепляется к большому бугорку плечевой кости. Надостная мышца (*m. supraspinatus*) может способствовать разгибанию плеча, но действует главным образом как закрепляющая мышца плечевого сустава. Это одна из мышц, которая атрофируется (сокращается) у лошадей во время **афосфороза**, что является следствием повреждения его двигательной иннервации, надлопаточного нерва.

Сгибатели плеча. **Большая круглая мышца (*m. teres major*)** начинается от дорсальной части каудального края лопатки и прикрепляется к бугристости большой круглой кости на медиальной стороне диафиза плечевой кости. Это сильный сгибатель плечевого сустава.

Широчайшая мышца спины (*m. latissimus dorsi*) описывалась выше как скелетная мышца верхней конечности. Ее прикрепление к груднопоясничным позвонкам и медиальной части плечевой кости делает ее очень сильным сгибателем плеча. Когда ступня твердо стоит на земле, сокращение Широчайшая мышца спины (*m. latissimus dorsi*) вытягивает туловище вперед, что является важным действием во время ходьбы.

Подостная мышца (*m. infraspinatus*) начинается от подостистой ямки каудально и вентрально до ости лопатки. Он входит в каудальную часть большого бугорка плечевой кости. Подостная мышца (*m. infraspinatus*) также действует как прочная связка плечевого сустава и может отводить, сгибать и поворачивать плечо наружу. Эта мышца также атрофируется при афосфорозе.

Малая круглая мышца (m. teres minor) лежит чуть дистальнее подостной мышцы и действует так же, как *подостная мышца (m. infraspinatus)*. Малая круглая мышца (*m. teres minor*) начинается от дистального каудального края лопатки и присоединяется к бугорку *teres minor* плечевой кости чуть дистальнее большого бугорка плечевой кости.

Дельтовидная мышца (m. deltoideus) простирается от ости лопатки до дельтовидного бугорка плечевой кости. Это отводящий и сгибатель плечевого сустава.

Приводящие мышцы плеча. *Грудные мышцы* составляют основу грудины. Они начинают от грудины и присоединяются в основном к проксимальной части плечевой кости. Обычно они делятся на *поверхностную мышцу груди (m. pectoralis superficialis)* и *глубокую грудную мышцу (m. pectoralis profundus)*. Эти грудные мышцы являются сильными приводящими мышцами передней конечности, а глубокая грудная мышца также продвигает туловище, когда ступня зафиксирована на земле (опора на землю).

Подключичная мышца (m. subclavius) отсутствует у плотоядных, мелкая у жвачных и хорошо развита у лошадей и свиней. Иногда ее считают частью глубокой грудной мышцы. Подключичная мышца (*m. subclavius*) возникает от краниальной грудины и реберных хрящей и изгибается краниодорзально для присоединения в глубокую фасцию. Надостная мышца (*m. supraspinatus*). Эта мышца является частью опоры туловища и способствует стабилизации плечевого сустава.

Клювово-плечевая мышца (m. coracobrachialis) — это небольшая мышца от клювовидного отростка на медиальной стороне лопатки до медиальной стороны тела плечевой кости. Расположение мышцы живота предполагает наличие сгибателя плеча, но ее прикрепления делают эту мышцу разгибателем этого сустава.

Подлопаточная мышца (m. subscapularis) придерживает плечо с медиальной стороны. Она начинается от подлопаточной ямки на медиальной стороне лопатки ниже прикреплений ромбовидной мышцы (*m. rhomboideus*) и вентральной зубчатой мышцы (*m. serratus ventralis*). Она присоединяется на малый бугорок плечевой кости и обеспечивает некоторое приведение плечевому суставу.

Мышцы, действующие на локоть.

Поскольку локоть является шарнирным суставом, мышцы, действующие на него, являются либо сгибателями, либо разгибателями. У четвероногих разгибатели обычно сильнее сгибателей потому, что они поддерживают вес тела, удерживая конечности в разогнутом состоянии в покое.

Разгибатели локтя. *Трехглавая мышца (m. triceps brachii)* имеет три головки. *Длинная головка* начинается от каудальной границы лопатки, а *медиальная и латеральная головки* - от соответствующих сторон диафиза плечевой кости. У плотоядных есть *дополнительная головка*, которая также происходит от плечевой кости между медиальной и боковой головками (несмотря на то, что такое расположение дает хищнику четыре головки на этой мышце, она все еще называется трехглавой). Все головки присоединяются на локтевом отростке локтевой кости. Трехглавая мышца плеча - самый сильный разгибатель локтя. Длинная головка также может сгибать плечо.

Локтевая мышца (m. anconeus), глубоко до *трехглавой мышцы (m. triceps brachii)* — это небольшая мышца, покрывающая каудальную сторону суставной капсулы локтя. Она также начинается на плечевой кости, прикрепляется к локтевому отростку и номинально расширяет локоть. Поскольку глубокая сторона мышцы прикрепляется к капсуле локтевого сустава, вероятно, что важная функция на самом деле заключается в отрыве суставной капсулы от движущихся костей и предотвращении «защемления» тканей между плечевой и локтевой костями, когда сустав расширен.

мышца-напрягатель фасции предплечья (m. tensor fasciae antebrachii) начинается через тонкий апоневроз, который сливается с длинной головкой трехглавой мышцы и широчайшая мышца спины (*m. latissimus dorsi*). Уплощенный мышечный живот лежит на

каудомедиальной стороне руки и через второй апоневроз входит в локтевой сустав и переднюю фасцию. Название мышцы отражает ее действие на переднюю фасцию (она напрягает ее), но через эти фасциальные связи мышца-напрягатель фасции предплечья (*m. tensor fasciae antebrachii*) также помогает трёхглавой мышце плеча разгибать локоть.

Сгибатели локтя. *Двуглавая мышца (m. biceps brachii)* начинается на надсуставном бугорке чуть дорсальнее и краниальнее суставной поверхности лопатки. Она присоединяется к (1) лучевому бугорку на краниальной стороне проксимального отдела лучевой кости, (2) медиальной коллатеральной связке локтя и (3) антебрахиальной фасции. У лошадей сухожилие, сливающееся с передней фасцией, образует на сгибательной поверхности локтя веревчатую структуру, называемую **фиброзным слоем**. Двуглавая мышца помогает удерживать плечевой сустав в аппозиции и может способствовать его разгибанию. Однако главное действие *двуглавой мышцы (m. biceps brachii)* - сгибание локтя.

Плечевая мышца (m. brachialis) является только сгибателем локтя, поскольку начинается в плечевой кости и прикрепляется к краниальной части лучевой кости (а у некоторых видов - в локтевой кости). Поскольку копытные имеют лишь ограниченную способность пронировать и супинировать конечности или вообще ее не имеют, то **Круглый пронатор (m. pronator teres)** редуцируется до связки у лошадей и только до небольшой слабой мышцы у жвачных и свиней. У этих видов она действует прежде всего как слабый сгибатель локтя. Она начинается на медиальном надмыщелке плечевой кости и присоединяется на медиальной стороне лучевой кости.

Мышцы-разгибатели запястья и пальца (обсуждаются в следующем разделе), которые начинаются на латеральном надмыщелке плечевой кости, могут способствовать сгибанию локтя в качестве дополнительной функции.

Мышцы, действующие на дистальную часть конечности.

За некоторыми исключениями, разгибатели запястья и пальцев начинаются от латерального надмыщелка плечевой кости и имеют мышечные животы, которые занимают краниальную и латеральную части переднего плеча (предплечья). Точно так же мышцы, которые сгибают запястье и пальцы, начинаются от медиального надмыщелка плечевой кости и медиальных частей проксимального отдела лучевой кости и локтевой кости; их мышечные животы составляют основную часть каудальной части переднего плеча (Рисунок 7-8).

Разгибатели запястья. *Лучевой разгибатель кисти (m. extensor carpi radialis)* - самый большой разгибатель запястья. Он простирается от латерального надмыщелка плечевой кости до проксимального конца пястной области, где он прикрепляется к бугорку пястной кости на дорсальной поверхности проксимальной пястной кости.

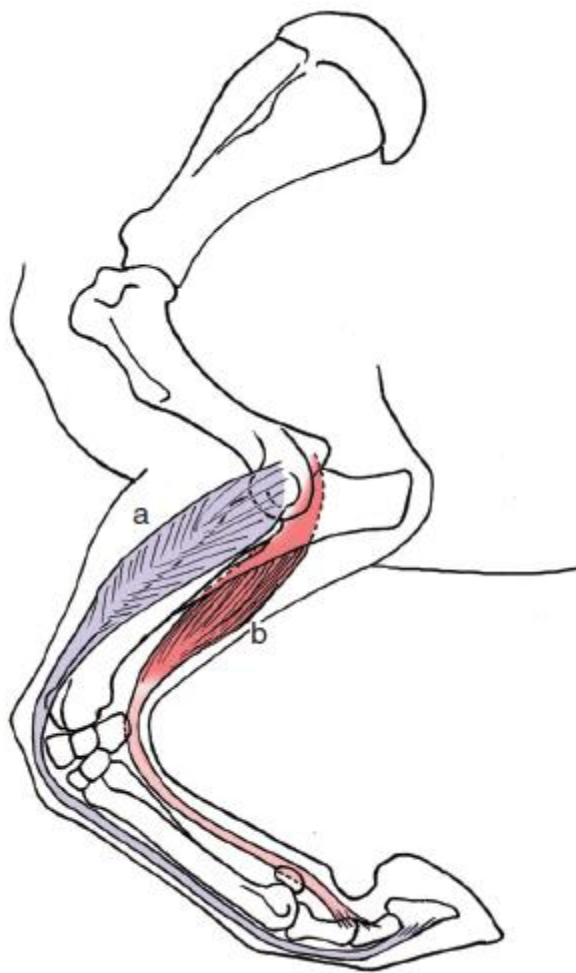


Рисунок 7-8. Мышцы, разгибающие запястье и фаланговые суставы, лежат на краниальной части переднего плеча; мышцы, которые сгибают эти суставы, лежат на каудальной стороне. Показаны два примера: а - обычный разгибатель пальцев; b - поверхностный сгибатель пальцев.

Это самая заметная мышца передней части предплечья и самая краниальная мышца группы.

Косой разгибатель запястья (*m. extensor carpi obliquus*) - плоский треугольный разгибатель запястья, лежащий глубоко от разгибателей пальцев переднего плеча. Он возникает из краниолатеральной стороны дистальной половины лучевой кости (и локтевой кости у видов с полной локтевой костью). Его косое сухожилие пересекает среднюю часть краниального запястья, поверхностно по отношению к сухожилию лучевого разгибателя кисти (*m. extensor carpi radialis*), для вставки в самую медиальную пястную кость, которая является второй у лошади, третьей у коровы и овцы и второй у свиней. У человека эта мышца является одним из хорошо развитых отводящих и разгибающих мышц большого пальца (пальца), поэтому у этого вида она называется *длинной мышцей, отводящей большой палец* (*m. abductor pollicis longus*). Это название редко используется в ветеринарной анатомии, поскольку у большинства домашних видов отсутствует хорошо развитый первый палец. Другой синоним той же мышцы - *m. abductor digiti I*, название, которое также отражает его функцию как отводящего первого пальца.

Локтевой разгибатель запястья (*m. extensor carpi ulnaris*), ранее - (*m. ulnaris lateralis*) является самой каудальной из разгибателей. Он также начинается от латерального надмыщелка плечевой кости, но проходит вниз по латеральной стороне запястья и вставляется в самую боковую пястную кость и на добавочную кость запястья. Несмотря на свое официальное название, эта мышца у копытных животных, вероятно,

вызывает различную степень сгибания запястья, хотя по происхождению и нервному состоянию она принадлежит к группе разгибателей (по этой причине многие ветеринарные анатомы рекомендуют альтернативное название, *m. ulnaris lateralis*).

Вдобавок к этим разгибателям запястья, разгибатели пальцев, сухожилия которых проходят по дорсальной поверхности запястья, могут дополнительно действовать как разгибатели запястья.

Сгибатели запястья. На медиальной стороне предплечья *лучевой сгибатель кисти* (*m. flexor carpi radialis*) расположен каудальнее лучевой кости, который пальпируется непосредственно под кожей. Начинается от медиального надмыщелка плечевой кости и присоединяется к ладонной стороне проксимального конца пястной кости (медиальная сторона).

На каудальной стороне переднего плеча *локтевой сгибатель кисти* (*m. flexor carpi ulnaris*) оказывает значительное влияние в качестве сгибателя запястья, присоединяясь в добавочную кость запястья, которая выступает в ладонном направлении из латеральной стороны запястья.

Разгибатели пальца. *Общий разгибатель пальцев* (*m. extensor digitorum communis*) - самый длинный разгибатель в верхней конечности. Начинается от латерального надмыщелка плечевой кости рядом с лучевым разгибателем запястья (*m. extensor carpi radialis*). Его сухожильное прикрепление находится на разгибающем отростке дистальной фаланги и на проксимальных концах средней и проксимальной фаланг. Сухожилие у лошади одинарное; удвоенное у коровы, овцы и козы; и разделяется на четыре отдельных сухожилия у свиней и плотоядных животных, у которых они прикрепляются к пальцам со второго по пятый. Эта мышца является разгибателем всех суставов пальца, включая пястно-фаланговый (путовый) сустав. Он также может способствовать разгибанию запястья и даже сгибанию локтя (из-за того, что он исходит из плечевой кости).

Общий разгибатель пальцев животных с более чем одним пальцем имеет несколько отдельных головок. У жвачных животных одна из этих головок дает начало собственному сухожилию, которое присоединяется к третьему пальцу (медиальному пальцу ноги). Это головка общего разгибателя пальца иногда определяется как отдельная мышца, медиальный разгибатель пальцев.

Латеральный разгибатель пальцев (*m. extensor digitorum lateralis*) встречается у всех видов. Его начало просто каудальнее общего разгибателя пальцев на боковой коллатеральной связке локтевого сустава, а также на боковой лучевой и локтевой связках. Присоединение отличается в зависимости от количества присутствующих пальцев, и существуют межвидовые различия в отношении того, к какой фаланге прикрепляется сухожилие. У свиней он присоединяется на четвертой и пятой пальцах; у жвачных - на средней фаланге четвертого пальца; а у лошади - на проксимальной фаланге третьего (и единственного) пальца.

Сгибатели пальца. У всех животных основными сгибателями пальцев являются поверхностные и глубокие сгибатели пальцев. *Глубокий сгибатель пальцев* (*m. flexor digitorum profundus*) лежит ближе всего к пястным костям. Он начинается от плечевой, лучевой и локтевой костей. Его длинное крепкое сухожилие проходит дистальнее через запястный канал, затем вдоль ладонной стороны пястной кости и вставляется на ладонную поверхность дистальных фаланг. Как и в случае с обычным сухожилием разгибателя пальцев, количество присоединений зависит от количества пальцев, при этом основное сухожилие делится на отдельные отростки, по одному на палец, непосредственно проксимальнее пальца. Глубокий сгибатель пальцев - единственная мышца, которая сгибает дистальный межфаланговый сустав. Во-вторых, он также сгибает более

проксимальные суставы пальца и запястья. Глубокий сгибатель пальцев также важен для опоры путового сустава.

Поверхностный сгибатель пальцев (*m. flexor digitorum superficialis*) аналогичен глубокому сгибателю пальцев, но присоединяется в основном к проксимальной части средней фаланги каждого пальца. У лошади сухожилие поверхностного сгибателя пальца присоединяется к ладонной поверхности проксимального конца средней фаланги и дистального конца проксимальной фаланги. Сухожилия как поверхностного, так и глубокого сгибателей пальца можно пальпировать ладонью до берцовой кости. Выражение «*искривленные сухожилия*» описывает травматическое состояние лошади, связанное с тендинитом одного или обоих этих сухожилий в области берцовой кости (Рисунок 7-9).

Межкостные мышцы лежат между пястными костями плотоядных и человека. У крупных копытных животных большая часть мышечной ткани заменена соединительной тканью, и эти структуры известны как подвешивающие связки. Они начинаются в ладонной части проксимальной пястной кости и прикрепляются к проксимальной части сесамовидной кости. Подвешивающие связки являются частью пассивной опоры пястно-фалангового сустава.

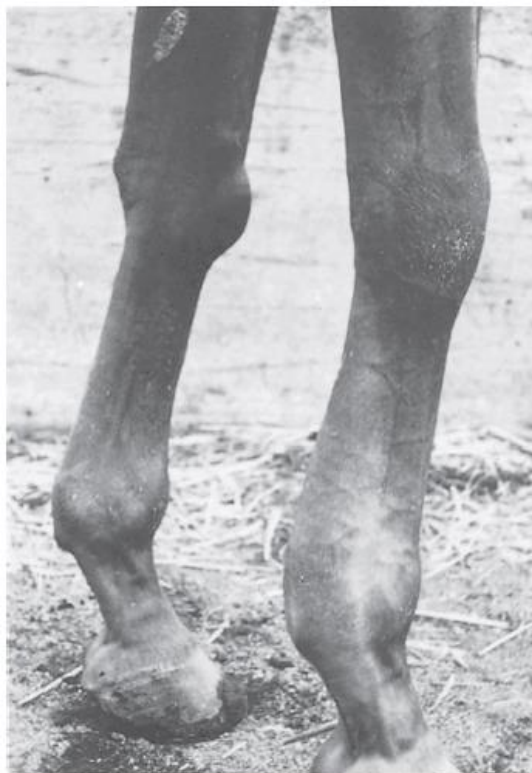


Рисунок 7-9. Теносиновит (искривление сухожилия). Обратите внимание на припухлость на ладонной поверхности над путом в области сухожилий сгибателей.

Мышцы тазовой конечности

См. Рисунок 7-10 и таблицу 7-3, где представлен обзор мышц нижней конечности. В отличие от верхней конечности, нижняя конечность соединяется с осевым скелетом синовиальным суставом, коксофemorальным или тазобедренным суставами. Бедро представляет собой шаровидный сустав и поэтому может двигаться практически в любом направлении. Однако у копытных основными движениями являются разгибание и сгибание. Также возможны меньшее количество приведении, отведении и некоторых вращении. Суставы дистальнее бедра функционируют преимущественно в сагиттальной плоскости, производя в основном сгибание и разгибание.

Мышцы, действующие на тазобедренный сустав.

Разгибатели тазобедренного сустава. Главными разгибателями бедренного сустава являются так называемые **задние мышцы бедра**, которые проходят каудально к бедренному суставу от подвздошной кости таза до проксимального конца большеберцовой кости, малоберцовой кости или пяточной кости предплюсневой кости.

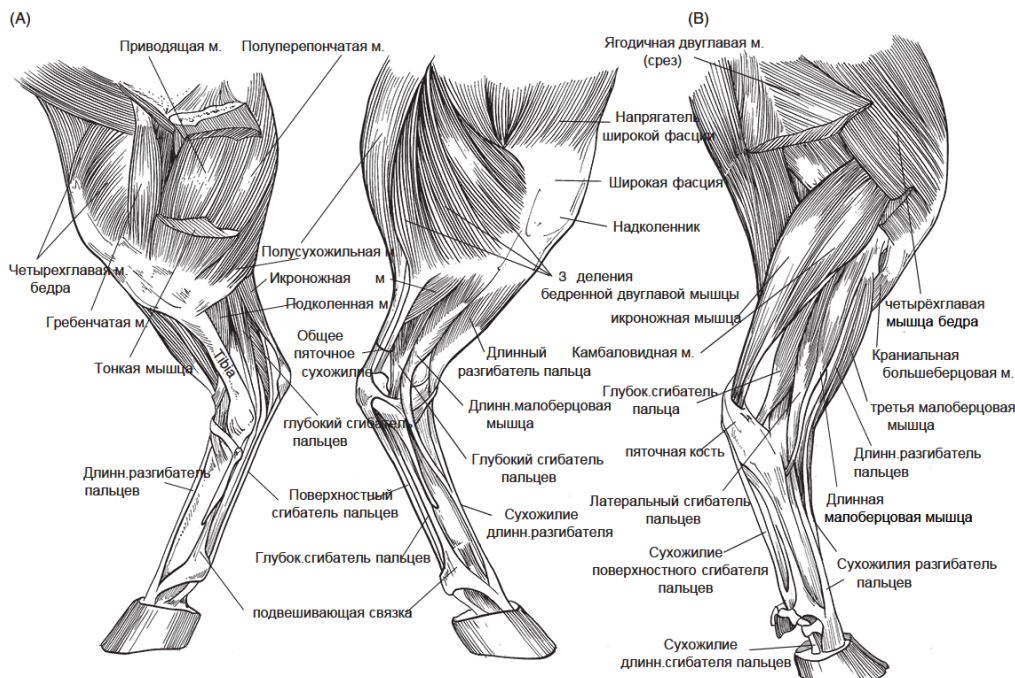


Рисунок 7-10. Мышцы (м.) Нижние конечности. (А) Лошадь. Слева - вид со стороны. Справа - вид сбоку. (В) КРС: вид сбоку.

Таблица 7-3. Мышцы нижней конечности

Мышца	Место прикрепления	Присоединение	Основные действия	Иннервация
двуглавая мышца (<i>m. biceps femoris</i>) (ягодичная у жвачных животных)	Крестец, крестцово-седалищная связка, седалищный бугор	Связка надколенника, надколенник и большеберцовая кость через бедренную и бедренную фасцию, пяточный бугорок	Разгибание бедра и колена (краниальная часть м.); сгибание коленного сустава и разгибание коленного сухожилия (каудальная часть)	Каудальные ягодичные и большеберцовые нервы.
полусухожильная мышца (<i>m. semitendinosus</i>)	Крестец и хвостовой позвонок, крестцово-седалищная связка, седалищный бугор	Краниальная большеберцовая кость, голени, фасция пяточной кости	Разгибание бедра, коленного и коленного сухожилия (при нагрузке); сгибание коленного сустава (когда конечность оторвана от земли)	Хвостовая ягодичная и большеберцовая нервы.
полуперепончатая мышца (<i>m. Semimembranosus</i>)	Хвостовые позвонки, крестцово-седалищная связка, седалищный бугор	Медиальный дистальный отдел бедра, медиальный проксимальный отдел большеберцовой кости	Разгибание бедра и колена (при несущей способности); сгибание коленного сустава (когда конечность оторвана от земли)	Каудальные ягодичные и большеберцовые нервы.
подвздошно-поясничная мышца (<i>m. iliopsoas</i>)	Брюшные отделы поясничных позвонков, подвздошной кости, крестца	Малый вертел бедренной кости	Сгибание бедра	Вентральные ветви спинномозговые нервы.
портняжная мышца (<i>m. sartorius</i>)	Подвздошная кость	Медиальная фасция коленного сустава	Сгибание бедра, разгибание коленного сустава	Бедренный нерв.
Четырехглавая мышца бедра (<i>m. quadriceps femoris</i>) прямая мышца (<i>m. rectus femoris</i>) латеральная широкая мышца бедра (<i>m. vastus lateralis</i>) промежуточная широкая мышца бедра (<i>m. vastus intermedius</i>) медиальная широкая мышца бедра (<i>m. vastus medialis</i>)	Проксимальный отдел бедра (<i>broadus mm.</i>), Тело подвздошной кости (<i>m. rectus femoris</i>)	Надколенник	Разгибание колена, сгибание бедра (только прямая мышца)	Бедренный нерв.
Мышца, напрягающая широкую фасцию бедра (<i>m. tensor fasciae latae</i>)	Бугор тазовой кости	Широкая фасция бедра	Сгибание бедра, разгибание коленного сустава	Краниальный ягодичный нерв.
Поверхностная ягодичная мышца (<i>m. gluteus superficialis</i>)	Ягодичная фасция	Третий вертел бедренной кости	Отведение бедра	Краниальные и каудальные ягодичные нервы.

Средняя ягодичная мышца (<i>m. gluteus medius</i>)	Крыло подвздошной кишки, клубень тазиков, крестец, крестцово- седалищная связка	Большой вертел бедренной кости	Разгибание бедра	Краниальный ягодичный нерв.
Глубокая ягодичная мышца (<i>m. gluteus profundus</i>)	Тело подвздошной кости	Большой вертел бедренной кости	Отведение бедра	Краниальный ягодичный нерв.
Нежная мышца (<i>m. gracilis</i>)	Тазовый симфиз	Медиальный аспект большеберцового ребра	Аддукция конечности	Запирательный нерв
Гребешковая мышца (<i>m. pectineus</i>)	Лонная кость	Медиальный аспект проксимального отдела большеберцовой кости	Аддукция конечности, сгибание бедра	Запирательный нерв
приводящая мышца (<i>m. adductor</i>)	Вентральная подвздошная кость таза	Медиальная бедренная кость	Аддукция конечности	Запирательный нерв

Таблица 7-3. Продолжение

Мышца	Место прикрепления	Присоединение	Основные действия	Иннервация
Квадратная бедренная мышца (<i>m. quadratus femoris</i>)	Вентральный крестец	Каудальный проксимальный отдел бедра	Вращение бедра наружу, разгибание бедра	Седалищный нерв
Наружная запирательная мышца (<i>m. obturatorius externus</i>)	Вентральная подвздошная кость таза, закрывающая запирательное отверстие	Вертелковая ямка проксимального отдела бедра	Вращение бедра наружу, приведение конечностей	Запирательный нерв
Внутренняя запирательная мышца (<i>m. obturatorius internus</i>)	(Отсутствует у жвачных), закрывающая запирательное отверстие внутри тазового канала	Вертелковая ямка проксимального отдела бедра	Вращение бедра наружу, разгибание бедра	Седалищный нерв
Близнецовая мышца (<i>mm. gemelli</i>)	Седалищная кость	Вертелковая ямка проксимального отдела бедра	Вращение бедра наружу, разгибание бедра	Седалищный нерв
Подколенный мускул (<i>m. popliteus</i>)	Латеральная сторона латерального мышцелка бедра	Каудопроксимальная большеберцовая кость	Сгибание коленного сустава	большеберцовый нерв
Икроножная мышца (<i>m. gastrocnemius</i>)	Каудальная сторона мышцелков бедренной кости	Бугор пяточной кости	Расширение коленного сухожилия	большеберцовый нерв
Сгибатель пальцев кисти поверхностный (<i>m. flexor digitorum superficialis</i>)	Каудально-дистальная бедренная кость, между головками икроножной мышцы (<i>m. Gastrocnemius</i>)	Бугор пяточной кости, подошвенная сторона средней фаланги	Разгибание коленного сухожилия, сгибание пальцев	большеберцовый нерв
Краниальная берцовая мышца (<i>m. tibialis cranialis</i>)	Краниолатеральная сторона проксимального отдела	Медиальная предплюсна и плюсна	Сгибание коленного сухожилия	Малоберцовый нерв

<i>Третья малоберцовая мышца (m. fibularis tertius)</i>	большеберцовой кости Разгибательная ямка дистолатерального отдела бедра	Краниальная сторона дистальной предплюсны и проксимальной плюсневой кости	Сгибание коленного сухожилия	Малоберцовый нерв
<i>длинная малоберцовая мышца (m. fibularis longus)</i>	Головка малоберцовой кости и латеральный мыщелок бедренной кости	Подошвенная сторона дистальной предплюсны и плюсны	Сгибание коленного сухожилия	Малоберцовый нерв
<i>длинный разгибатель пальцев (m. extensor digitorum longus)</i>	Разгибательная ямка дистолатерального бедра	Дорсальная сторона дистальной фаланги	Сгибание коленного сухожилия, разгибание пальцев	Малоберцовый нерв
<i>латеральный разгибатель пальцев (m. extensor digitorum lateralis)</i>	Проксимальный отдел малоберцовой кости	Средняя фаланга (парнокопытные), сухожилие длинного разгибателя пальцев (<i>Equidae</i>)	Сгибание коленного сухожилия, разгибание пальцев	Малоберцовый нерв
<i>глубокий сгибатель пальцев (m. flexor digitorum profundus)</i>	Проксимокаудальный отдел большеберцовой кости	Подошвенная сторона дистальной фаланги	Разгибание коленного сухожилия, сгибание пальцев	Большеберцовый нерв

Таблица 7-4. Мышцы головы и туловища

Мышца	Место прикрепления	Присоединение	Основные действия	Иннервация
<i>Височная мышца (m.temporalis)</i>	Сторона черепа	Нижняя челюсть	Закрывает рот	краниальный нерв V (тройничный нерв)
<i>Жевательная Мышца (m.masseter)</i>	Скуловая дуга	Нижняя челюсть	Закрывает рот	краниальный нерв V (тройничный нерв)
<i>крыловидные мышцы (mm.pterygoideus)</i>	Основание черепа	Медиальная сторона нижней челюсти	Закрывает рот, движения нижней челюсти из стороны в сторону	краниальный нерв V (тройничный нерв)
<i>Двубрюшная мышца (m.digastricus)</i>	Основание черепа	Нижняя челюсть	Открывает рот	краниальные нервы V и VII (тройничный и лицевой нервы)
<i>Круговая мышца глаза (m.orbicularis oculi)</i>	Окружает глаз		Плотно закрывает глаза	краниальный нерв VII (лицевой нерв)
<i>Круговая мышца рта (m.orbicularis oris)</i>	Окружает губы		Закрывает губы	краниальный нерв VII (лицевой нерв)
<i>Скуловая мышца (m.zygomaticus)</i>	Пересекает боковую часть лица до угла рта		Втягивает уголок рта	краниальный нерв VII (лицевой нерв)
<i>Носогубная мышца (m. levator nasolabialis)</i>	От лобной кости до верхней губы и внешнего края ноздри		Поднимает губу и расширяет ноздрю	краниальный нерв VII (лицевой нерв)
<i>подбородочноязычная мышца (m. genioglossus)</i>	Краниальная нижняя челюсть	Язык	Вытаскивает язык ротрально	краниальный нерв XII (подъязычный нерв)
<i>челюстно-подъязычная мышца (m. mylohoideus)</i>	Крепится к правой и левой сторонам нижней челюсти		Поднимает дно ротовой полости	Краниальный нерв V (тройничный нерв)
<i>подъязычно-язычная мышца (m. Hyoglossus)</i>	Подъязычный аппарат	Язык	Тянет язык каудально	краниальный нерв XII (подъязычный нерв)
<i>длиннейшая мышца (m. longissimus)</i>	Подвздошная кость, все позвонки	Прилегающие позвонки, череп	Расширение позвоночника	Спинальные нервы
<i>поперечно-спинные мышцы (mm. transverso-spinalis)</i>	Отростки позвонков	Прилегающие позвонки	Разгибание и вращение позвоночника	Спинальные нервы
<i>подвздошно-рёберная мышца (m. iliocostalis)</i>	Каудальные шейные и поясничные позвонки, ребра	Ребра	Придерживает и расширяет позвоночный столб	Спинальные нервы
<i>ремённая мышца головы (m. splenius)</i>	Грудные позвонки и затылочная связка Каудальные шейные и краниальные	Череп и шейные позвонки	Расширение шеи	Спинальные нервы и краниальный нерв XI

<i>полуостистая мышца головы (m. semispinalis capitis)</i>	грудные позвонки	Затылочная кость	Разгибание шеи и головы	(добавочный нерв) Спинальные нервы
<i>прямые мышцы головы (mm. rectus capitis)</i>	Атлант и шейный позвонок C2	Затылочная кость	Движения головы	Спинальные нервы
<i>косая мышца головы (mm. obliquus capitis)</i>	Атлант и шейный позвонок C2	Атлант и затылочная кость	Движения головы	Спинальные нервы
<i>грудноголовная мышца (m. sternocapalicus)</i>	Ключица	Нижняя челюсть и/или черепная коробка	Сгибание шеи	Краниальный нерв XI (добавочный нерв)

Таблица 7-4. продолжение

Мышца	Место прикрепления	Присоединение	Основные действия	Иннервация
<i>Грудноподъязычная мышца (m. sternohyoideus)</i>	Ключица	Подъязычный аппарат	Втягивает подъязычную кость и язык	С1
<i>Грудно-щитовидная мышца (m. Sternothyroideus)</i>	Ключица	Гортань	Втягивает гортань	С1
<i>Длинная мышца шеи (m. longus colli)</i>	Шейный и первые несколько грудных позвонков	Соседние позвонки	Сгибание шеи	Спинальные нервы
<i>Длинная мышца головы (m. longus capitis)</i>	Шейные позвонки	Основание черепа	Сгибание головы/шеи	Спинальные нервы
<i>Большая поясничная мышца (m. psoas major)</i>	Вентральная сторона поясничных позвонков	Малый вертел бедренной кости	Сгибание бедра, сгибание поясничного отдела позвоночника	Спинальные нервы
<i>Малая поясничная мышца (m. psoas minor)</i>	Последние несколько грудных и первые несколько поясничных позвонков	Подвздошная кость	Сгибание поясничного отдела позвоночника	Спинальные нервы
<i>Квадратная мышца поясницы (m. quadratus lumbocum)</i>	Поясничные позвонки вентральной стороны	Крестец и близлежащие связки	Сгибание поясничного отдела позвоночника (слабое)	Спинальные нервы
<i>Прямая мышца живота (m. rectus abdominis)</i>	Реберные хрящи	Тазовый вход	Сжатие внутренних органов брюшной полости, сгибание позвоночника	Спинальные нервы
<i>Наружная косая мышца живота (m. obliquus externus abdominis)</i>	Ребра	Тазовый вход, белая линия живота, бугор тазовой кости	Сжатие внутренних органов брюшной полости	Спинальные нервы
<i>Внутренняя косая мышца живота (m. obliquus internus abdominis)</i>	Бугор тазовой кости и близлежащие связки	Каудальные ребра, белая линия живота, тазовый вход	Сжатие внутренних органов брюшной полости	Спинальные нервы
<i>Поперечная мышца живота (m. transversus abdominis)</i>	Каудальные ребра, поясничные позвонки	Белая линия живота	Сжатие внутренних органов брюшной полости	Спинальные нервы
<i>Глубокие мышцы груди (mm. intercosta les externi)</i>	Межреберные промежутки		Вдох	Спинальные нервы
<i>Внутренние межрёберные мышцы (mm. intercosta les interni)</i>	Межреберные промежутки		Выдох	Спинальные нервы

К ним относятся двуглавая мышца бедра (*m. biceps femoris*) (самая латеральная из каудальных мышц бедра), полусухожильная мышца (*m. semitendinosus*) (средняя мышца каудальной группы) и полуперепончатая мышца (*m. semimembranosus*) (медиальная мышца этой группы). Разделения между этими мышцами можно рассматривать как вертикальные бороздки у мышечных животных, дающих тощее мясо. У лошади двуглавая мышца бедра (*m. biceps femoris*) и полусухожильная мышца (*m. semitendinosus*) простираются дорсально над крестцом, чтобы прикрепиться к крестцовым и каудальным (копчиковым) позвонкам (так называемым «головкам позвонков» этих мышц). У большинства других животных мышцы подколенного сухожилия образуются почти исключительно из седалищного бугра (*tuber ischiadicum*). У жвачных животных двуглавая мышца бедра (*m. biceps femoris*) соединяется с поверхностной ягодичной мышцей и поэтому называется *m. gluteobiceps*. Эта сложная мышца является мощным разгибателем бедра, коленного и скакательного суставов.

Средняя ягодичная мышца (*m. gluteus medius*) - еще один сильный разгибатель бедра. Он начинается от крыла подвздошной кости и присоединяется к большому вертелу бедренной кости, коленному суставу, выступающему над бедром.

Сгибатели бедра. Сгибатели бедра находятся краниальнее бедра. Самыми важными являются подвздошная мышца (*m. iliacus*) и большая поясничная мышца (*m. psoas major*), которые присоединяются на малый вертел на медиальной стороне бедра. Вследствие слияния мышечных брюшков и прикреплений эти мышцы часто вместе называют подвздошно-поясничной мышцей. Подвздошная мышца (*m. iliacus*) начинается с вентральной поверхности крыла подвздошной кости. Большая поясничная мышца (*m. psoas major*) начинается от вентральных поверхностей поперечных отростков поясницы.

Портняжная мышца - тонкая, похожая на ремни мышца, которая простирается от бугра тазовой кости к большеберцовой кости и пересекает по диагонали медиальную поверхность бедра. **Прямая мышца бедра** (одна головка четырехглавой мышцы бедра) и мышца наружной группы мышц таза также сгибает бедро и также описывается как разгибатели коленного сустава.

Отводящие мышцы бедра. Отводящие мышцы бедра проходят латерально над тазобедренным суставом, отводя конечность от средней плоскости. **Глубокая ягодичная мышца (*m. gluteus profundus*)** проходит от позвоночника латеральной седалищной кости над тазобедренным суставом и присоединяется с большим вертлугом.

Поверхностная ягодичная мышца (*m. gluteus superficialis*) у видов, отличных от жвачных, простирается от позвоночника крестцового отдела позвоночника до третьего вертела чуть дистальнее большого вертела. **Мышца наружной группы мышц таза (*m. tensor fasciae latae*)** простирается от бугра тазобедренного сустава до латеральной бедренной фасции, которая прикрепляется к надколеннику. Эта мышца не только отводит тазобедренный сустав, но и сгибает тазобедренный сустав и разгибает колено.

Приводящие мышцы и вращатели бедра. Приводящие мышцы бедра тянут конечность к средней плоскости. Все они расположены на медиальной стороне бедра, простираясь от таза до бедра или большеберцовой кости. **Тонкая мышца (*m. gracilis*)** - самая медиальная мышца, идущая от симфиза таза до большеберцовой кости. **Гребенчатая мышца (*m. pectineus*)** - небольшая веретенообразная мышца, идущая глубоко в глубину тонкой мышцы, одновременно является приводящим звеном и из-за своего несколько краниального положения сгибатель бедра. **м. приводящая мышца** - самая большая мышца на медиальной стороне бедра. Он простирается от вентральной части таза до медиальной стороны бедра и голени. Это сильная приводящая мышца, но она также может участвовать в разгибании бедра. **Четырехглавая мышца бедра (*m. quadratus femoris*)** - приводящая мышца бедра. Несколько других мелких мышц в этом глубоком слое мускулатуры бедра, простирающемся от области запирающего отверстия

до проксимального отдела бедра, являются вращающими элементами бедра наружу. К ним относятся **внутренние и внешние запираательные мышцы** (*mm. obturatorius internus et externus*) и **близнецовые мышцы** (*mm. gemelli*). У жвачных животных отсутствует внутренняя запираательная мышца.

Мышцы, действующие на коленный сустав.

Коленный сустав функционирует в основном как шарнирный сустав, поэтому мышцы, действующие на него, являются либо разгибателями, либо сгибателями.

Разгибатели коленного сустава. Одна большая мышца, четырёхглавая мышца бедра (*m. quadriceps femoris*), является основным разгибателем коленного сустава. У этой мышцы четыре головки; их четкое место прикрепления и четко различимые мышечные брюшки сделали обычной практикой называть их отдельными мышцами. Самая длинная головка, **прямая мышца** (*m. rectus femoris*), начинается от подвздошной кости чуть выше вертлужной впадины. Остальные три головки, медиальная широкая мышца бедра (*m. vastus medialis*), промежуточная широкая мышца бедра (*m. vastus intermedius*) и латеральная широкая мышца бедра (*m. broadus lateralis*), начинаются от соответствующих участков диафиза бедренной кости. Все четыре головки присоединяются на надколеннике. Надколенник, прикрепленный к передней части большеберцовой кости связками надколенника, расширяет коленный сустав, когда он тянется проксимальнее четырехглавой мышцы бедра (*m. quadriceps femoris*). Из-за своего места прикрепления на подвздошной кости прямая мышца (*m. rectus femoris*) также сгибает бедро.

Сгибатели коленного сустава. Главными сгибателями коленного сустава являются мышцы подколенного сухожилия, которые также разгибают бедро (двуглавая мышца бедра (*m. biceps femoris*), **полусухожильная мышца** (*m. semitendinosus*), полуперепончатая мышца (*m. semimembranosus*); обсуждалось ранее). Кроме того, разгибатели коленного сухожилия, которые прикрепляются на каудальной поверхности дистального конца бедренной кости, также могут сгибать колено. К этим мышцам относятся икроножная мышца (*m. gastrocnemius*) и поверхностный сгибатель пальцев (подробнее ниже). **Подколенная мышца** (*m. Popliteus*) - относительно небольшая мышца каудальнее коленного сустава. Ее основное действие - сгибание коленного сустава, хотя она может немного поворачивать среднюю часть голени (голени и малоберцовой кости).

Мышцы, действующие на коленное сухожилие

Основные действия коленного сухожилия — это разгибание и сгибание.

Разгибатели коленного сухожилия. Разгибатели коленного сухожилия в основном прикрепляются к пяточной кости (вершина коленного сухожилия) посредством **общего пяточного сухожилия**. **Икроножная мышца и поверхностный сгибатель пальцев** начинаются в каудальной части дистального отдела бедренной кости, и их сухожилия составляют основную часть общего пяточного сухожилия. К ним частично присоединяются части **двуглавой мышцы бедра, тонкой мышцы и полусухожильной мышцы**, которые также участвуют в разгибании коленного сухожилия и бедренного сустава и сгибании колена. Глубокий сгибатель пальцев также расширяет коленное сухожилие.

Сгибатели коленного сухожилия. Сгибатели коленного сухожилия включают **переднюю большеберцовую мышцу** и различные малоберцовые (ранее перонеальные) мышцы, сухожилия которых проходят по дорсальной поверхности коленного сухожилия и присоединяются к предплюсне и плюсне. **Третья малоберцовая мышца** - единственная названная малоберцовая мышца у лошади. Дополнительно длинная малоберцовая мышца

встречается у быков, овец, коз, свиней и собак. Короткая малоберцовая мышца встречается только у плотоядных животных и людей. Разгибатели пальцев также сгибают коленное сухожилие, потому что их сухожилия проходят по его сгибающей поверхности.

Мышцы, действующие на палец

Разгибатели пальцев верхней конечности также могут разгибать запястье, но разгибатели пальцев нижней конечности производят сгибание в коленном сухожилии. Точно так же сгибатели пальцев верхней конечности участвуют в сгибании запястья, а сгибатели пальцев нижней конечности - разгибании коленного сухожилия (Рисунок 7-11). Мышцы, воздействующие на пальцы нижней конечности, по прикреплению и расположению аналогичны мышцам верхней конечности.

Разгибатели пальцев. *Длинный разгибатель пальцев (m. extensor digitorum longus)* начинается от дистального конца бедренной кости и проходит дистально и присоединяется к дистальной фаланге каждого пальца. Как и в случае с общим разгибателем верхней конечности, у сухожилия лошади есть одна часть; две части у быка, козла и овцы; и четыре части у свиньи и хищников.

Латеральный разгибатель пальца (m. extensor digitorum lateralis) лежит между разгибательной и сгибательной группами мышц голени. У лошади его сухожилие соединяется с сухожилием длинного разгибателя пальцев примерно в середине берцовой кости. У жвачных животных он прикрепляется через отдельное сухожилие к проксимальной средней фаланге четвертого пальца. У свиней он похож на положение у жвачных с добавлением небольшой глубокой части мышцы, которая имеет отдельное сухожилие, прикрепленное к пятому пальцу.

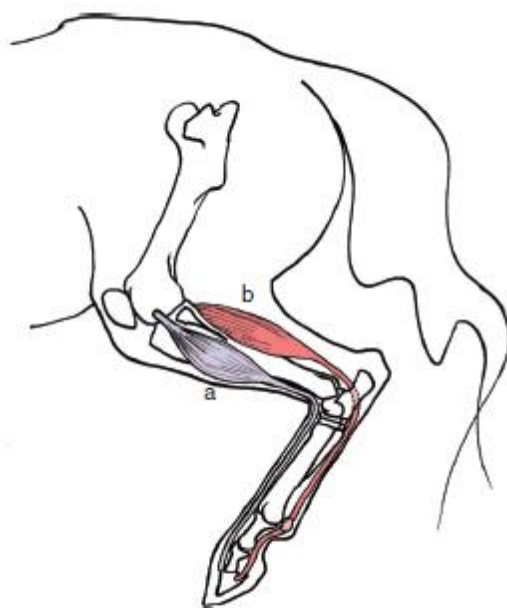


Рисунок 7-11. Мышцы краниальной части нижней конечности, которые доходят до фаланг, сгибают коленное сухожилие, но удлиняют палец; тогда как те, что на каудальной стороне, расширяют коленное сухожилие при сгибании пальца. Изображены два примера: а - длинный пальцевый разгибатель; b - глубокий сгибатель пальцев.

Сгибатели пальца. Поверхностные и глубокие сгибатели пальца расположены в нижней конечности аналогично верхней конечности. Однако сухожилие поверхностного сгибателя пальцев также прикрепляется к пяточной кости.

Мышцы головы

Мышцы жевания

Мышцы жевания — это те, которые прикреплены к нижней челюсти и чьи сокращения вызывают движения челюсти, связанные с жеванием (Рисунок 7-12). Как правило, значительно больше мышечной массы (и, следовательно, силы) тратится на подъем (закрытие) нижней челюсти, чем на снижение (раскрытие). Почти все жевательные мышцы иннервируются тройничным нервом (см. Главу 10), за исключением двубрюшной мышцы (*m. digastricus*) хвостового живота, иннервируемый лицевым нервом.

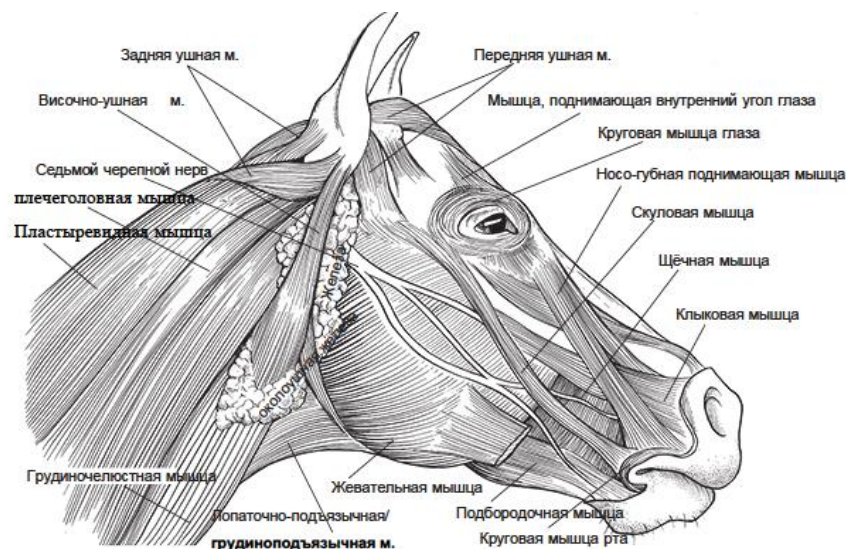


Рисунок 7-12. Поверхностные мышцы (м.) головы лошади.

Височная мышца (*m. temporalis*) - это сильная мышца, отходящая от сагиттального гребня и расширенной височной ямки бокового черепа и присоединяющаяся к венечному отростку (выступающее в дорсальном направлении лезвиеобразное расширение) нижней челюсти. Ее действие состоит в том, чтобы приподнять нижнюю челюсть, сводя вместе верхние и нижние зубы.

Жевательная мышца (*m. masseter*) особенно хорошо развита у травоядных видов. Эта мощная жевательная мышца возникает из верхней челюсти лица и скуловой дуги. Она присоединяется в каудолатеральную нижнюю челюсть, и ее основные действия заключаются в том, чтобы поднять нижнюю челюсть и потянуть ее латерально. Широкая щека лошади образована жевательной мышцей.

Медиальнее нижней челюсти расположены две **крыловидные мышцы (*mm. pterygoidei*)**. Они возникают из вентральных частей черепа (крыловидная и небная кости) и присоединяются к нижней челюсти. Эти мышцы участвуют в закрытии нижней челюсти и играют важную роль в поперечных дробильных движениях, типичных для жевания травоядных.

Открытию рта в значительной степени способствует сила тяжести, но сильное вдавливание нижней челюсти в первую очередь является функцией **двубрюшной мышцы (*m. Digastricus*)**. Эта мышца отходит от каудальной области к височно-нижнечелюстному суставу и присоединяется к каудовентральной границе нижней челюсти. Как следует из названия, мышца имеет два брюшка, разделенных соединительной тканью рядом с центром мышцы.

Мимические мышцы лица

Мышцы, которые двигают кожу и придатки лица и головы, являются **мускулами выражения лица** или **мимическими мышцами**. Обычно это тонкие кожные мышцы, иннервируемые лицевым нервом (см. главу 10).

Мышцы предсердия условно делятся на ростральную и каудальную группы. Сокращение мускулов ушных раковин вызывает диапазон движений ушей, характерный для домашних животных.

Круговая мышца глаза (*m. orbicularis oculi*) - сфинктероподобная мышца, окружающая глазную щель (отверстие между веками). Сокращение *m. orbicularis oculi* производит резкое закрытие щели.

Большое количество мышц производит движения губ и щек; они важны для схватывания пищи и помогают при жевании, помещая пищу между зубами и в ротовой полости. Сфинктероподобная мышца (*m. orbicularis oris*), окружает губы; ее сжатие сжимает губы. Щёчная мышца (*m. buccinator*) образует стенку щеки. Другие миметические мышцы приподнимают и сжимают губы, изменяют форму ноздрей и производят другие лицевые движения (Таблица 7-4).

Другие мышцы головы

Ряд поперечнополосатых мышц находится в границах глазницы, связанной с глазным яблоком. Эти **экстраокулярные мышцы** (так называемые, потому что они прикреплены к внешней стороне глазного яблока) перемещают глазное яблоко во многих направлениях, на которые оно способно. Экстраокулярные мышцы описаны в главе 12, посвященной анатомии зрительного аппарата.

Большое количество мышц, связанных с глоткой и мягким небом, играют важную роль в **акте глотании** (проглатывании) и **фонации** (звукообразовании). Их различные функции заключаются в том, чтобы поднимать или сдавливать небо, а также сужать или расширять глотку. В этой же области находится множество мышц, которые прикрепляются к подъязычной кости. Они действуют для перемещения подъязычного аппарата относительно языка и гортани или, когда подъязычный аппарат фиксируется на месте, для перемещения этих последних строении относительно него.

Язык домашних животных - орган, обладающий необычайными двигательными возможностями; его используют для усваивания и пережевывания пищи, для питья воды и сосания груди, а также в качестве инструмента чистки. **Внутренние мышцы** языка (мышцы, полностью содержащиеся в нем) расположены в пучках, которые проходят продольно, поперечно и вертикально, что позволяет языку изменять форму во многих плоскостях. К **внешним мышцам** языка, те, которые прикрепляются за пределами языка, относятся **подбородочно-язычная мышца (*m. genioglossus*)**, которая начинается из ростральной части нижней челюсти (колена) и присоединяется к основанию языка, так что ее сокращение втягивает весь язык рострально. **Подъязычно-язычная мышца (*m. hyoglossus*)** выходит из подъязычного аппарата и присоединяется к основанию языка; она втягивает язык каудально. **Челюстно-подъязычная мышца (*m. mylohyoideus*)** лежит поперечно между ветвями нижней челюсти. Следовательно, это не только мышца языка, но ее сокращение приподнимает дно рта и, следовательно, язык, прижимая его к нёбу.

Мышцы туловища и шеи

Разгибатели позвоночника

Группа мышц, расположенных дорсальнее поперечных отростков позвонков по обе стороны от остистых отростков — это **эпаксиальные мышцы** (Рисунок 7-13). В совокупности их можно обозначить как **мышца, выпрямляющая позвоночник (*m. erector***

spinae). Эпаксиальные мышцы иннервируются дорсальными ветвями спинномозговых нервов сегментарно (т.е. отдельные мышечные пучки иннервируются ближайшими к ним ветвями спинномозговых нервов).

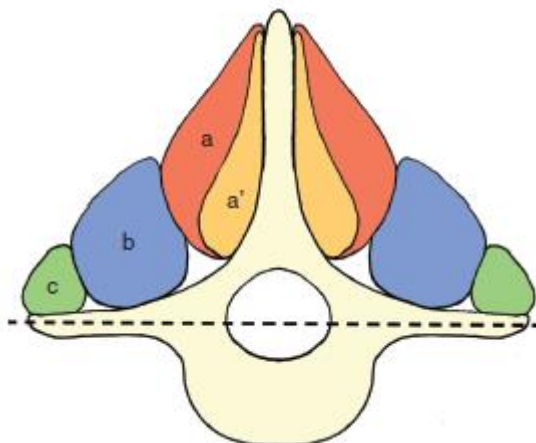


Рисунок 7-13. Схема поперечного сечения эпаксиальных мышечных систем. По определению, эти мышцы расположены дорсальнее поперечных отростков позвонков (пунктирная линия). Выделяют три основные группы: а - поперечно-остистая мышца (включая а' - многораздельная мышца); б - длинная мышца; с - подвздошно-рёберная система.

Эпаксиальные мышцы образуют длинные столбы, параллельные позвоночнику и прикрепляются к позвонкам, подвздошной кости (в поясничной области), ребрам (в грудной клетке) и черепу (в области шеи) (Рисунок 7-14). Их положение дорсально по отношению к поперечному отростку означает, что эти мышцы отвечают за разгибание и, при одностороннем действии, боковое сгибание позвонка. Они также могут вызывать вращение (скручивание) позвоночника, как это видно, когда вздыбленная лошадь отбрасывает передние лапы в одну сторону, а задние - в противоположную.

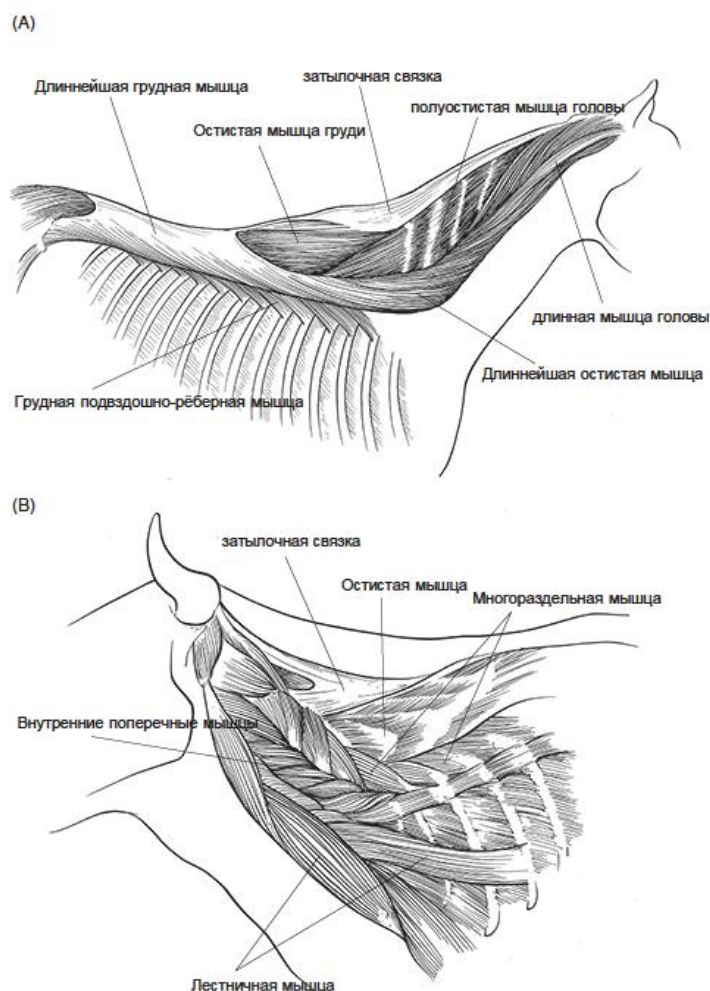


Рисунок 7-14. Эпаксиальные мышцы. (А) Поверхностные мышцы лошади. (В) Более глубокие мышцы быка

Эпаксиальные мышцы, расположенные ближе всего к поперечным отросткам позвонков, вместе являются частью **поперечно-остистой системы (transversospinalis system)**. Сюда входят многие специально названные мышцы, которые действуют непосредственно на суставы между позвонками. Волокна этих мышц обычно охватывают один или несколько позвонков от поперечных до остистых отростков.

Сбоку от него находится самая большая (как по массе, так и по длине) из эпаксиальных мышц **длиннейшая мышца (m. longissimus)**, части которой простираются от черепа до крестца. Она состоит из множества небольших пучков мышечных волокон, которые проходят от поперечных отростков позвонков до остистых отростков, от поперечных отростков до поперечных или между остистыми отростками. Эти прикрепления могут проходить от одного позвонка к другому или перекрывать один или несколько позвонков.

Наиболее латеральной является подвздошно-реберная мышца, характеризующаяся отличительными сухожильными перевязками, соединяющими ее с ребрами, и широким фасциальным прикреплением в поясничной области.

Такое же общее расположение эпаксиальных мышц продолжается и в шее, где дополнительные мышцы способствуют гибкости движений головы. Самая поверхностная из этих мышц - **пластыревидная мышца (m. splenius)**, а в глубине - **полуостистая мышца головы (m. semispinalis capitis)**, которая является продолжением поперечно-остистой мышцы в области шеи (Рисунок 7-15–7-17). Кроме того, имеется ряд более коротких мышц, соединяющих затылочную часть черепа с атлантом и/или шейным

позвонком С2. Они составляют *прямую мышцу живота (mm. rectus capitis)* и *верхнюю косую мышцу головы (mm. obliquus capitis)*, и в каждой категории есть несколько отдельно установленных мышц. Все действуют на атланто-затылочные и/или атлантоаксиальные суставы.

Тяжелая эластичная ленточная мышца, *ligamentum nuchae (затылочная связка)*, тянется от холки до черепа (Рисунок 7-18). Тыльная связка оказывает значительную вспомогательную помощь мышцам, которые выдвигают и поддерживают голову и шею. Она имеет канатоподобную *фуникулерную* часть, прикрепленную к черепу, и пластинчатую *ламинарную* часть, которая прикрепляется к дорсальным сторонам от С2 до С7. У свиньи отсутствует затылочная связка.

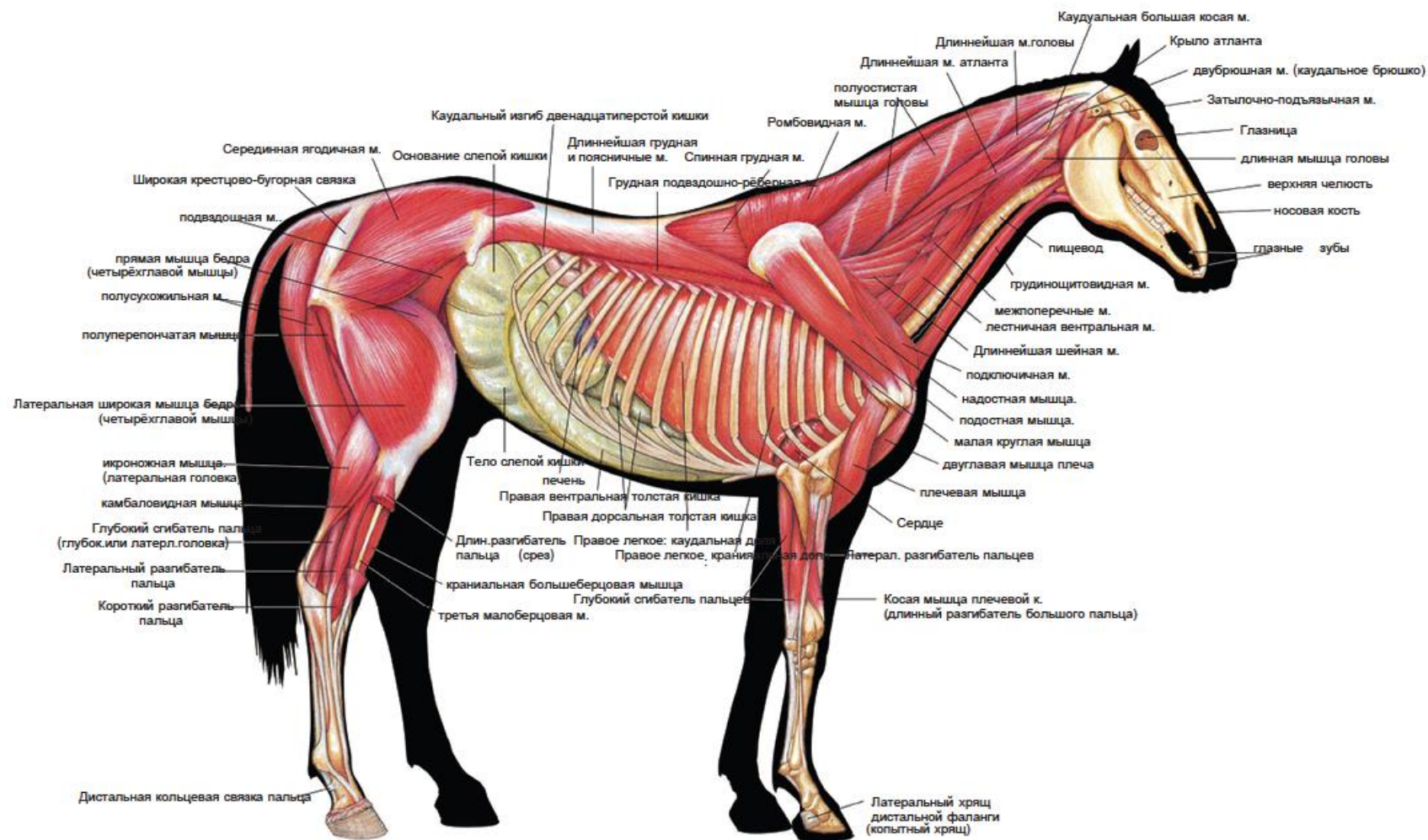


Рисунок 7-16. Более глубокие мышцы лошади. к. - кость; м. - мышца. Источник: McCracken and Kainer, 1999. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

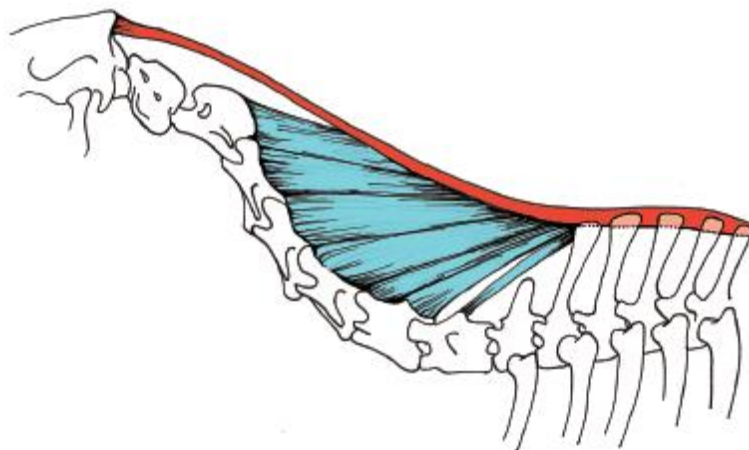


Рисунок 7-18. Затылочная связка лошади. Красная - фуникулерная часть; синяя - ламинарная часть.

Сгибатели позвоночного столба

Мышцы вентральнее поперечных отростков позвонков — это *гипаксиальные мышцы*. Они сгибают туловище, шею и голову. В области шеи к ним относится *грудноголовная мышца*, которая простирается от грудины до нижней челюсти у лошади и до нижней челюсти и сосцевидного отростка черепа у жвачных животных. Кроме того, *грудно-щитовидная мышца*, *грудноподъязычная мышца*, *длинная мышца шеи* и *длинная мышца головы* - сгибатели шеи.

Каудально по отношению к шее сгибание позвоночника в значительной степени обеспечивается вентральными мышцами, которые являются частью брюшной стенки (см. далее). В поясничной области длинные толстые мышцы, прикрепляющиеся к вентральной части тел позвонков и/или их поперечным отросткам, могут выполнять сильное сгибание. К ним относятся *большая поясничная мышца*, *малая поясничная мышца* и *квадратная мышца поясницы*. У мясного крупного рогатого скота именно эти мышцы составляют вырезку и часть стейка на косточке.

Мышцы живота

Мышцы, составляющие основную часть брюшной стенки, поддерживают органы пищеварения и многие репродуктивные органы, особенно беременную матку. Мышцы живота также сгибают позвоночник. Сжимаясь только с одной стороны, они сгибают его в сторону или даже скручивают позвоночник. Благодаря своей возможности сжимать содержимое брюшной полости, эти мышцы важны для опорожнения содержимого пищеварительного тракта (дефекация), мочевыводящих путей (мочеиспускание, также называемое микцией) и женских

половых путей во время родов (родоразрешения). Мышцы живота также используются при срыгивании и рвоте и служат сильными мышцами для принудительного выдоха воздуха из легких, как это наблюдается при кашле или чихании.

Мышцы живота устроены слоями, как фанера, с мышечными волокнами, идущими в разных направлениях. Большинство этих мышц имеют широкие апоневротические прикрепления, которые встречаются на средней брюшной линии, известной как **белая линия живота**.

Наружная косая мышца живота (*m. obliquus externus abdominis*) - самая поверхностная мышца. Волокна этой мышцы проходят наклонно вентрально и каудально. Ее прикрепление от последних нескольких ребер и грудопоясничной (поясничной) фасции на спине и пояснице. Присоединение осуществляется с помощью широкого плоского сухожилия (апоневроза), которое соответствует присоединению мышцы с противоположной стороны у белой линии. Каудально мышца продолжается апоневрозом, иногда называемым **паховой связкой**, в месте соединения брюшной стенки с верхней конечностью. Эта связка образует поверхностную стенку пахового канала, через которую проходит **семенной канатик** мужской особи. Он содержит разрез, поверхностное паховое кольцо, через которое семенной канатик проходит из пахового канала в мошонку.

Внутренняя косая мышца живота (*m. obliquus internus abdominis*) проходит непосредственно глубоко в наружную косую мышцу живота. Ее волокна проходят наклонно вентрально и краниально, а мышца также присоединяется к белой линии посредством апоневроза. У некоторых животных эта мышца образует глубокую стенку пахового канала, а также часть **глубокого пахового кольца**. Самая каудальная группа волокон внутренней косой мышцы живота проходит через паховый канал с семенным канатиком и присоединяется к внешнему покрытию яичка. Этот отводок мышцы составляет **мышца, поднимающая яичко (*cremaster m.*)**, которая тянет яичко к паховому каналу.

Поперечная мышца живота (*m. transversus abdominis*) - самая глубокая из мышц живота. Она начинается в самом глубоком слое грудопоясничной фасции, а волокна направлены перпендикулярно длинной оси тела и присоединяются к белой линии.

Прямая мышца живота (*m. rectus abdominis*) образует мышечное дно живота. Прикрепляется в хрящах ребер и грудины. Волокна проходят прямо каудально в горизонтальной плоскости и прикрепляются к лонной кости с помощью прочного прелонного сухожилия. Прямая мышца живота обычно делится серией **сухожильных перемычек**. Вентральные апоневрозы других мышц живота образуют плотную соединительнотканную оболочку, **влагалище прямой мышцы живота**, окружающую прямую мышцу живота.

Дыхательные мышцы

Дыхательные мышцы либо выдыхательные, вытесняя воздух из легких путем уменьшения размера грудной клетки, или вдыхательные, заставляющие воздух попадать в легкие за счет увеличения размера грудной клетки.

Диафрагма - главная мышца вдыхания. Это куполообразный лист скелетной (произвольно сокращающейся) мышцы, разделяющий грудную и брюшную полости. Он прикреплен вентрально к груди, латерально вдоль самых каудальных ребер и дорсально к поясничным позвонкам; **купол** диафрагмы глубоко торчит в грудную клетку (Рисунок 7-19). Сокращение волокон диафрагмы приводит к сглаживанию диафрагмы и выталкиванию каудальных внутренних брюшной полости в брюшную полость. Это, по сути, увеличивает объем грудной клетки и снижает внутригрудное давление, втягивая воздух в легкие.

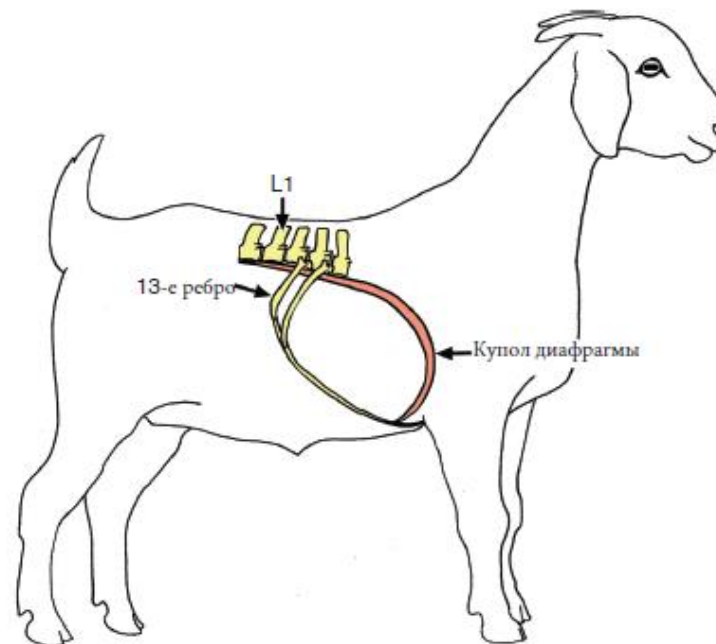


Рисунок 7-19. Проекция диафрагмы в грудном отделе. Из-за формы диафрагмы значительный процент содержимого брюшной полости находится под левой грудной клетки.

Наружные межрёберные мышцы (*mm. intercostales externi*) простираются от каждого ребра до следующего ребра сзади. Волокна направлены вентрально и каудально, как и наружная косая мышца живота. Когда эти мышцы сокращаются, они вращают ребра вверх и вперед, увеличивая размер грудной клетки. **Внутренние межрёберные мышцы (*mm. intercostales interni*)**, которые лежат глубоко по отношению к наружным межрёберным мышцам, проходят от каждого ребра к следующему впереди, а волокна направлены вентрально и краниально. Хотя не все исследования согласны с этим, большинство анатомов описывают их действие как уменьшение объема грудной клетки и таким образом помогают в форсированном выдохе. Некоторые специалисты считают, что как внешние, так и внутренние межрёберные мышцы могут функционировать как на вдохе, так и на выдохе. Как упоминалось ранее, мышцы брюшного пресса могут действовать как мышцы выдоха, прижимая внутренние органы брюшной полости к диафрагме и подтягивая каудальные ребра, что уменьшает размер грудной клетки.

Нога и пассивная часть опорно-двигательного аппарата лошади

Строение ноги

Кости и хрящи

Ороговевшие ткани

Сухожилия

Связки

Синовиальные структуры

Функция

Удар и накопление энергии

Опорно-двигательный аппарат

Верхняя конечность

Нижняя конечность

Цели обучения

- Дать определение и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Уметь описывать кости и суставы «рук и стопы» лошади.
- Описать слои и анатомические особенности копыта.
- Узнать значение мякишный хрящ и болезни, поражающей этот слой (пластину).
- Установить принципы строения пассивной части опорно-двигательного аппарата, роль связок и других коллагеновых тканей, которые обеспечивают пассивную поддержку веса тела.
- Определить и описать определенные роли элементов пассивной части опорно-двигательного аппарата в верхней конечности.
- Определить и описать определенные роли элементов пассивной части опорно-двигательного аппарата в нижней конечности.
- Подробно описать анатомических элементы, предотвращающих перерастяжение путовых и межфаланговых суставов.

Нога лошади — это сильно видоизмененный один палец, приспособленный для большой скорости на лугах. Строение от запястья (которые непрофессионалы часто называют коленом) и дистального отдела верхней конечности соответствуют запястьям и кистям рук человека (Рисунок 8-1). Эти строения составляют **кисть** руки, и исследование костных компонентов выявит один и тот же базовый план для обоих видов: два горизонтальных ряда костей запястья, одна полностью сформированная пястная кость для каждого пальца (из которых только одна присутствует у лошади) и три фаланги на каждом пальце. Точно так же коленное сухожилие и более дистальные строения в нижней конечности лошади гомологичны голеностопному суставу и стопе человека; они составляют **стопу**. Судя по дистальному отделу костей, кисть и стопа лошади почти идентичны, за исключением некоторых деталей кровоснабжения и иннервации. У домашних лошадей большая часть хромоты связана со стопой (и большинство случаев связано с передним отделом стопы, который несет больший вес, чем задний).

Копыто - ороговевшее покрытие дистальной части пальца. Эта глава объединяет подробную анатомию копыта с другими компонентами стопы и описывает специальный связочный аппарат (опорный аппарат и возвратно-поступательный аппарат), характерный для конечностей *семейства лошадиных*.

Строение ноги

Кости и хрящи

Анатомия запястья и предплюсны рассматривается в главах 4 и 6. В верхней конечности большая III (*берцовая кость*) и малая (II) и латеральная (IV) пястные кости (*шибы*) сочленяются проксимально с запястьем; берцовая кость дистально сочленяется с проксимальной фалангой и двумя проксимальными сесамовидными костями. Точно так же проксимально соединяются суставы II и IV плюсневых костей нижних конечностей с предплюсной, а берцовая кость (III плюсневая кость) сочленяется дистально с проксимальной фалангой и двумя проксимальными сесамовидными костями. Как правило, III плюсневая кость несколько длиннее и округлее в поперечном сечении, чем пястная кость III.

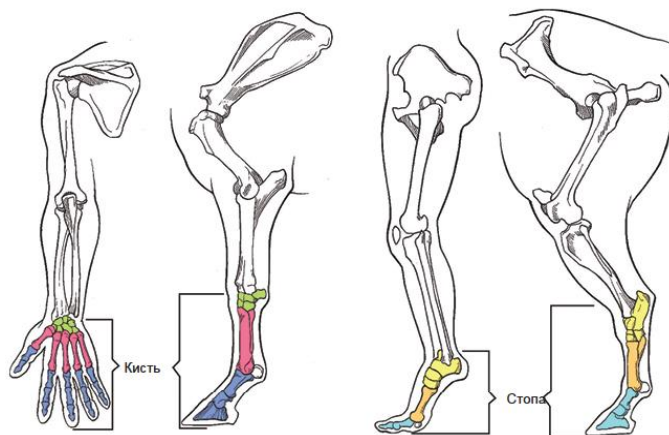


Рисунок 8-1. Сравнительная анатомия конечностей человека и лошади. В верхней конечности кисть включает запястье и более дистальные элементы (соответствующие запястью и руке человека). В нижней конечности стопа включает предплюсну и более дистальные элементы (голеностопный сустав и стопу человека). Следовательно, лошадь стоит на одном пальце, аналогичном среднему пальцу руки или ноги человека.

Три фаланги включают: (1) *проксимальную фалангу (длинную пястную кость)*; (2) *среднюю фалангу (короткая пясть)*; и (3) *дистальную фалангу (копытная кость)* (Рисунок 8-2). Проксимальная фаланга сочленяется с пястной костью в области *надкопытя* (пястно-фаланговые и плюсно-фаланговые суставы) и со средней фалангой в области *путово-венечного сустава* (проксимальный межфаланговый сустав). Средняя и дистальная фаланги сочленяются в области *венечного сустава* (дистальный межфаланговый сустав).

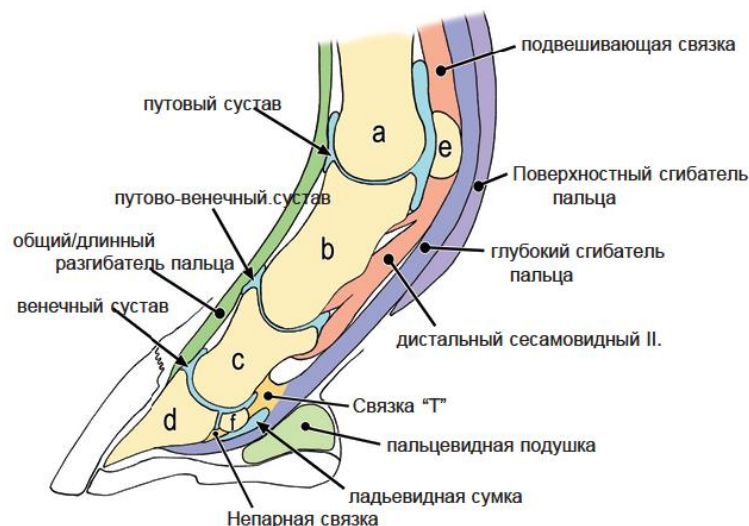


Рисунок 8-2. Сагиттальный разрез конского пальца. а - пястная/плюсневая III; б - проксимальная фаланга; с - средняя фаланга; d - дистальная фаланга; е - ладонная связка; f - ладьевидная кость. Обратите внимание, что сухожилие разгибателя на дорсальной стороне пальца будет либо частью общего разгибателя пальца в передней конечности или длинном разгибателе пальцев в задних конечностях.

Две **проксимальные сесамовидные кости** лежат на ладонно-подошвенной поверхности надкопытия. Непарная **дистальная сесамовидная (ладьевидная) кость** лежит на ладонной или подошвенной стороне венечного сустава.

Дистальная фаланга имеет медиальный и латеральный ладонно-подошвенные отростки, к которым прикрепляются ромбовидные **копытные хрящи** (коллатеральные хрящи) (Рисунок 8-3). Дорсальные края этих гибких хрящей простираются проксимальнее копыта, где их можно пальпировать под кожей около пяток ноги. Гибкость копытного хряща, вероятно, помогает откачивать кровь от ноги.

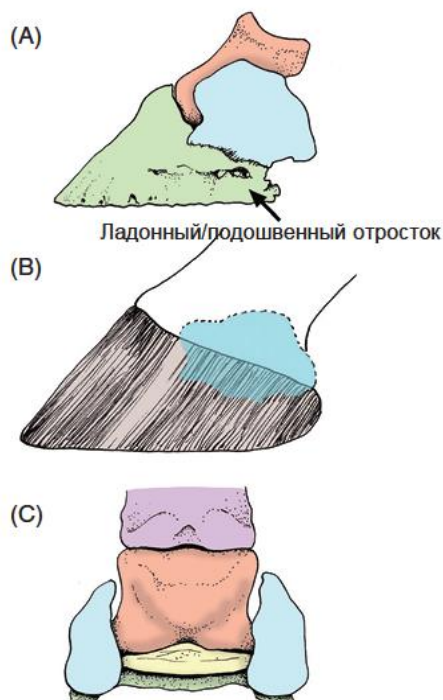


Рисунок 8-3. (А) Вид сбоку средней (красной) и дистальной (зеленый) фаланг. (В) Копыто сбоку. (С) Ладонный/подошвенный вид средней и дистальной фаланг. На этом снимке

также видны проксимальная фаланга (фиолетовый) и ладьевидная кость (желтый). Копытные хрящи (синие) прикрепляются к ладонным (или подошвенным в задней части стопы) отросткам дистальной фаланги. Эти хрящи, присутствующие на латеральной и медиальной сторонах ноги, простираются проксимальнее средней фаланги и пальпируются у живой лошади проксимальнее копытного венчика (контур хряща обозначен пунктирной линией на В).

Травма (прямая травма или постоянная тяжелая работа) может привести к окостенению хрящей копыта. Это приводит к состоянию, называемому **боковой жабкой** (Рисунок 8-4). Боковая жабка может сопровождаться хромотой или нет. Проникающая травма в области коронарного кольца может привести к инфицированию копытного хряща и развитию хроническим свищевым ходам. Это называется **некрозом копытных хрящей**.

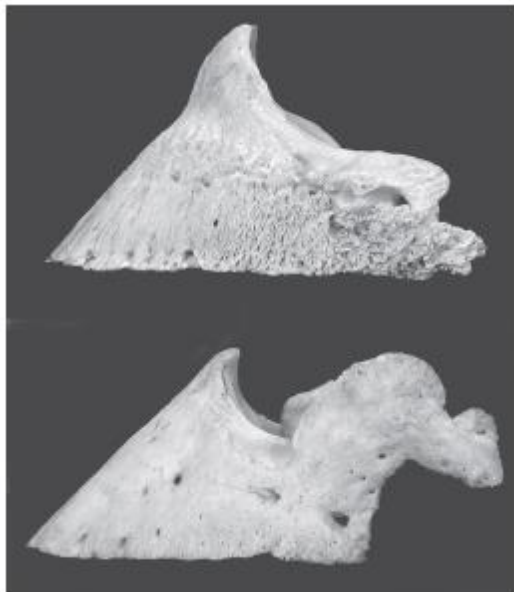


Рисунок 8-4. Вид сбоку дистальных фаланг. Вверху нормальная дистальная фаланга. Внизу: окостенение копытного хряща, видимое как неровный костный выступ из ладонного отростка этой фаланги. Это состояние известно как боковая жабка. Источник: фото предоставлено А. Фейлом, Университет штата Колорадо, Форт-Коллинз, Колорадо, США.

Ороговевшие ткани

Копыто представляет собой ороговевшее изменение эпидермиса под которой находится сосудистый слой, кориум (Рисунок 8-5). Область, где волосистая кожа сменяется копытом — это **копытный венчик**. **Роговая стенка** — это часть копыта, которая видна, когда лошадь стоит. Она разделена на **зацеп** спереди и медиальную и латеральную части по бокам, а также медиальную и латеральную **пятки** сзади. Роговая стенка у пятки резко заворачивается на **углах**, которую продолжают **перекладины** на нижней части копыта (Рисунок 8-6).

Пигментация зародышевого слоя эпидермиса определяет цвет роговой стенки. Белые копыта встречаются там, где волосы на копытном венчике также белые, а темные копыта связаны с темными волосами в этом участке. Широко распространенное убеждение, что черные копыта сильнее, чем непигментированные (белые) копыта, не имеет научного обоснования, но остается твердым убеждением.

Сосудистые, иннервируемые ткани глубоко до ороговевшего копыта аналогичны дерме кожи, хотя, когда они связаны с копытом, эти ткани называются кориумом. В копытном венчике тонкая полоса **дермы копытной стенки** прилегает к слою

эпидермиса, который образует тонкую восковидную *глазурь (stratum tectorium)* на поверхности роговой стенки копыта. Более широкая полоса кориума лежит под частью эпидермиса, которая образует основную часть роговой стенки (часто называемую *средним слоем*). Коронарный кориум имеет сильно выступающие сосочки (микроскопические выступы), которые пересекаются с коронарным эпидермисом; роговая стенка, образованная эпидермисом, прилегающим к этим сосочкам, принимает трубчатую форму. Этот *трубчатый рог* можно отличить от окружающего *межтрубчатого рога* при микроскопическом исследовании. Оба участвуют в пластовой среде (Рисунок 8-7).

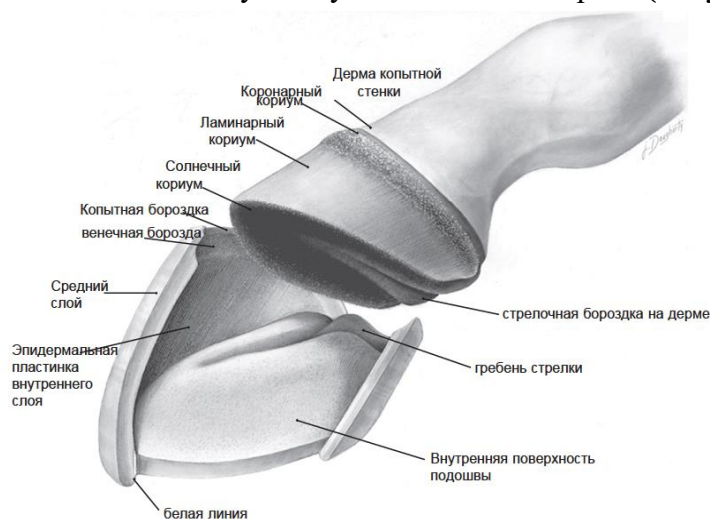


Рисунок 8-5. Изображение в разрезе копыта относительно подлежащему кориуму. Источник: Baxter, 2011. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

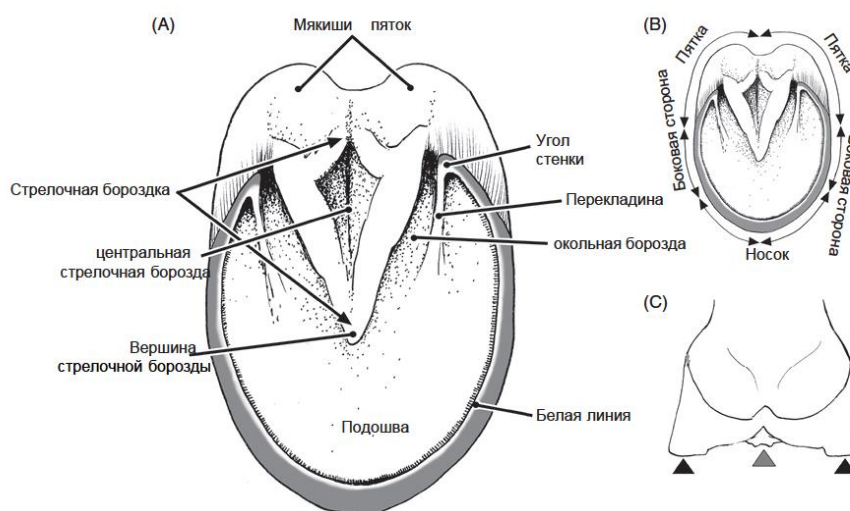


Рисунок 8-6. Анатомия копыта лошади. (А) Нижняя (солнечная) поверхность. (В) Область. (С) Ладонный / подошвенный вид неподкованного копыта на земле. Обычно вес переносится на копытную стенку (черные треугольники) и на стрелочную борозду (серый треугольник).

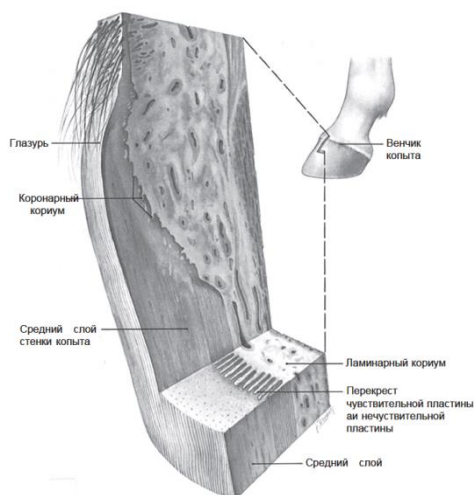


Рисунок 8-7. Связь кориума коронарной области (венчика) и роговой стенки копыта. Иллюстрация - общее расположение этого сегмента. Обратите внимание на поперечный вид пластинок. Источник: Baxter, 2011. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Надкостница на выпуклой поверхности дистальной фаланги сливается с продольными листками кориума, называемого **ламинарным кориумом**, который, поскольку он хорошо иннервируется, часто называют **чувствительными пластинками** копыта. Чувствительные пластинки расположены между пальцами эпидермальных пластинок (Рисунок 8-7 и 8-8), которые, поскольку они не иннервируются, описываются как **нечувствительные пластинки**. Большая площадь поверхности, обеспечиваемая тысячами пересекающихся пластинок, создает прочную связь между дистальной фалангой и стенкой копыта. Большую часть веса лошади переносит пластинка скорее к роговой стенке, чем непосредственно к подошве стопы.

Воспаление пластинок - **ламинит**. Поскольку копыто - относительно закрытое пространство, такое воспаление очень болезненно. Ламинит достаточной степени тяжести может привести к отслоению нечувствительных пластинок от чувствительных, так что внутренняя связь между роговой стенкой и дистальной фалангой теряется (Рисунок 8-9). В таком случае дистальная фаланга может вращаться вниз, а копытная стенка растет ненормально, образуя неправильную расширяющуюся стенку и загнутый вверх носок. Это хроническое заболевание называется **фаундером**.

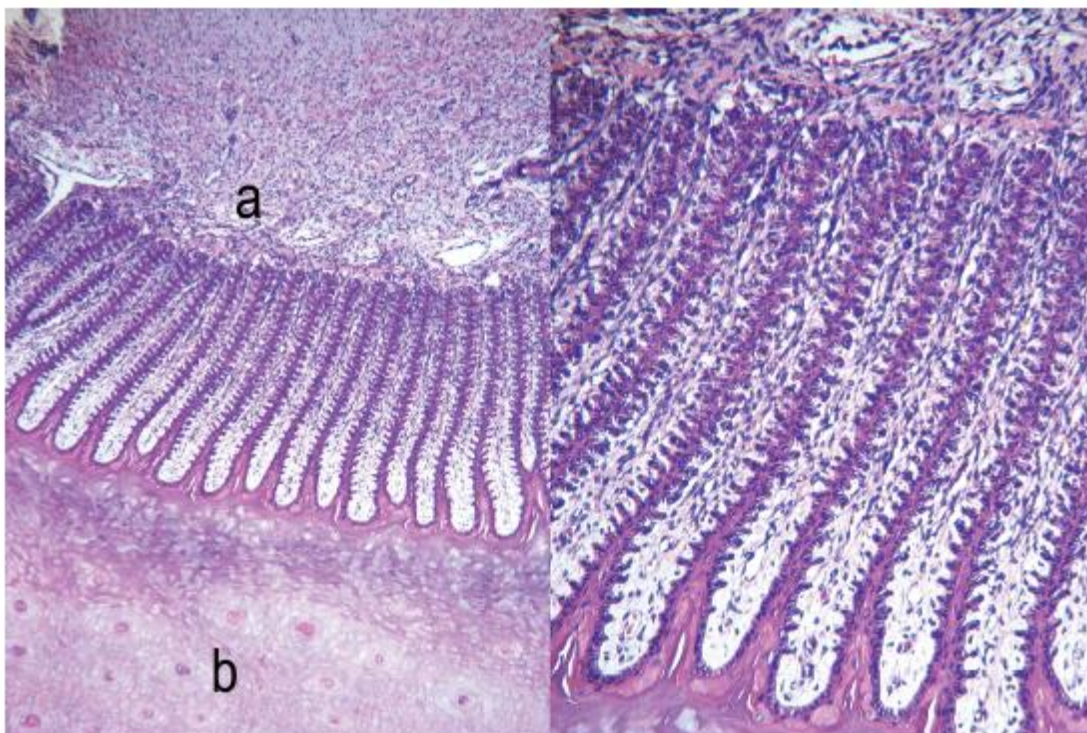


Рисунок 8-8. Микрофотографии поперечного сечения копыта плода лошади в области пластинок. Слева: а - кориум; b - трубчатый рог. Справа: мощное увеличение показывает пересечение нечувствительных (более темных) пластинок с чувствительными (более светлыми) пластинками. Источник: фото предоставлено Гретхен Делкамбре, Государственный университет Колорадо, Форт-Коллинз, Колорадо, США.

Подощва стопы представляет собой вогнутую кератинизированную пластину, которая прикрепляется к ладонной/подошвенной поверхности третьей фаланги. Она включает всю поверхность стопы, не занятую стенкой или стрелкой (см. далее). Обычно вогнутость подошвы позволяет стенке и стрелке нести большую часть веса (Рисунок 8-6С).

Непрофессионалы и кузнецы узнают тонкую полосу самой глубокой части среднего слоя, которая обычно немного светлее остальной части копытной стенки. Это **белая линия**. Белая линия используется как ориентир для забивания гвоздей при ковке. Правильно забитый гвоздь, начатый на или за пределами белой линии, не коснется чувствительных структур стопы.

Стрелка (*cuneus unguis*) представляет собой специальную подушечку клиновидной формы в центре и в области пятки на нижней поверхности. Рог стрелки относительно гибкий, и прижатие стрелки к земле важно для оттока крови с ноги. Глубокие бороздки (**коллатеральные борозды** или **околострелочные борозды**) отделяют стороны стрелки от прилегающей подошвы, а единственная центральная борозда соответствует выступу ткани, называемому **ребеню стрелки**, на дорсальной (глубокой) стороне стрелки (Рисунок 8-5). Глубоко до стрелки находится **подушечка пальцев**, толстый клин фибро-жировой ткани (Рисунок 8-2).

Сухожилия

Мышечные брюшки не простираются дистальнее запястья или предплюсны у взрослой лошади. Сухожилия нескольких мышц переходят в стопу, где каждое сухожилие присоединяется к одной или нескольким фалангам, как описано в главе 7.

Сухожилие общего разгибателя пальца проходит вниз по дорсальной части запястья над путовым суставом и присоединяется к отростку разгибателя дистальной фаланги. Сухожилие длинного разгибателя пальца имеет такое же направление и присоединение к нижней конечности (Рисунок 8-2).



Рисунок 8-9. Хронический ламинит (воспаление суставов ног) характеризуется потерей связи между эпидермальными и дермальными пластинами. Дистальная фаланга вращается от роговой стенки копыта за счет отвлекающей силы сухожилия глубокого сгибателя пальцев. Вверху нормальное копыто в сагиттальном разрезе. Стрелками подчеркиваются параллельные поверхности копытной стенки и дистальной фаланги. Ниже копыто при хроническом ламините и вращении дистальной фаланги. Источник: фото предоставлено А. Фейлсом, Университет штата Колорадо, Форт-Коллинз, Колорадо, США.

В верхней конечности сухожилие бокового разгибателя пальца присоединяется к проксимальному концу проксимальной фаланги после прохождения латерального направления сухожилия общего разгибателя пальца. В тазовой конечности сухожилие бокового разгибателя пальца присоединяется с сухожилием длинного разгибателя пальца и через него присоединяется к отростку разгибателя дистальной фаланги.

Сухожилие глубокого сгибателя пальца (как в верхней, так и в нижней конечностях) проходит вниз по ладонной/подошвенной стороне пястной кости и пересекает путовый сустав; оно присоединяется к ладонной/подошвенной части дистальной фаланги. По этому пути оно проходит поверхностно к проксимальной и дистальной сесамовидным костям. Сухожилие поверхностного сгибателя пальца проходит дистально по пяточной кости только поверхностно до сухожилия глубокого сгибателя пальца, с которым оно разделяет синовиальное влагалище. Дистальнее путового сустава сухожилие поверхностного сгибателя пальца делится на две ветви, которые проходят с каждой стороны сухожилия глубокого сгибателя пальца и присоединяются к проксимальному концу средней фаланги и дистальному концу проксимальной фаланги.

Растяжение сухожилий сгибателей может привести к тендиниту, который более правильно называть **теносиновитом**, чтобы подтвердить роль воспаления синовиальных

структур. Воспаление приводит к выпуклому профилю обычно прямых сухожилий. Это **искривленное сухожилие** чаще всего встречается у лошадей, бегающих на большой скорости (например, у скаковых лошадей) (Рисунок 7-12).

Связки

Связки стопы включают **медиальную и боковую коллатеральные связки** пальцевого, пястного и копытного суставов. Это типичные коллатеральные связки, которые встречаются в любом гинглимусном суставе. Кроме того, специальная структура, **подвешивающая связка** проходит параллельно пястной кости на ладонно-подошвенной стороне. У животных с более чем одним пальцем это строение обычно имеет значительную мышечную массу; у таких животных оно лежит между соседними пястными или плюсневыми костями и поэтому называется межкостной мышцей. Подвешивающая связка жеребят часто имеет значительную мышечную ткань, которая впоследствии заменяется соединительной тканью во время созревания.

Подвешивающая связка лошади находится между берцовой костью и сухожилием глубокого сгибателя пальца. Она прикрепляется проксимально к проксимальному концу берцовой кости и к дистальному ряду костей запястья или предплюсны. Она проходит вниз между шинами на ладонной/подошвенной поверхности берцовой кости лошади (Рисунок 8-10).

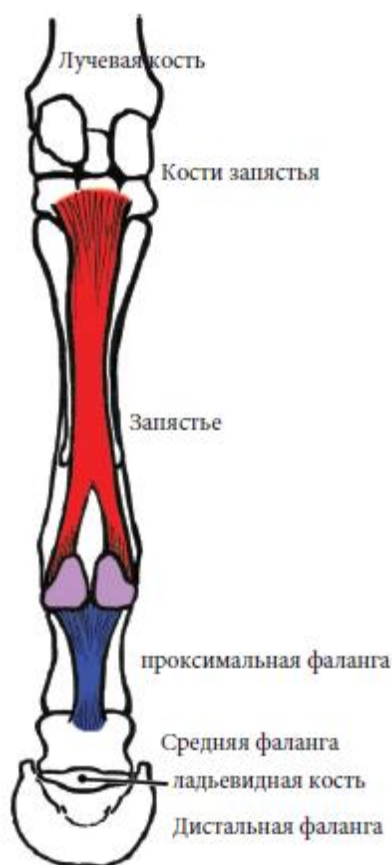


Рисунок 8-10. Вид ладонной кости лошади с элементами подвешивающего аппарата: подвешивающая связка (красный цвет), проксимальные сесамовидные кости (фиолетовый) и дистальные сесамовидные связки (синий цвет). Подвешивающий аппарат образует непрерывную связочную связку, которая проходит от запястья и проксимальной пястной кости к проксимальной и средней фалангам. Эта часть опорного аппарата является самой важной опорой для путового сустава.

Достигнув путового сустава, подвешивающая связка разделяется на несколько ветвей. Основное продолжение подвешивающей связки прикрепляется к проксимальным сесамовидным костям и к связкам, которые связывают эти две кости вместе. Кроме того, медиальная и боковая связки (**отростки разгибателя или ветви разгибателя**) доходят до дорсальной стороны путовой кости и прикрепляются к сухожилию общего разгибателя пальцев (Рисунок 8-11В). Подвешивающая связка действует как сильный поддерживающий механизм для путовой кости, что будет обсуждаться далее с опорным аппаратом.

Проксимальные сесамовидные кости образуют критическую физическую связь между подвешивающей связкой и тремя наборами **дистальных сесамовидных связок**, которые соединяют проксимальные сесамовидные кости со средней и проксимальной фалангами. Взятые вместе, этот набор строений обеспечивает пояс, поддерживающий путовую кость (подробнее в разделе, посвященном опорному аппарату). Сесамовидные связки, которые соединяют проксимальные сесамовидные кости с более дистальными строениями, включают от поверхностной до глубокой **прямой сесамовидной связки**, две **косые сесамовидные связки** и пару **крестообразных сесамовидных связок** (Рисунок 8-11А). Их названия описывают их общую картину; прямая связка прикрепляется к средней фаланге, а остальные к проксимальной фаланге.

Проксимальные сесамовидные кости также связаны между собой широкой связкой **ладонной (подошвенной) связкой**. Эта связка образует гладкое углубление между сесамовидными костями, покрытое синовиальной оболочкой для беспрепятственного движения сухожилий сгибателей, которые проходят над ладонно-подошвенной стороной сесамовидных костей.

Дистальная сесамовидная кость (ладьевидная кость) имеет ряд связанных с ней связок. **Медиальная и боковая коллатеральные связки** прикрепляют ладьевидную кость к дистальной фаланге, а дополнительная непарная связка (**impar ligament**) проходит от дистальной сесамовидной кости до солнечной поверхности дистальной фаланги. Проксимальная поверхность ладьевидной кости соединяется со средней фалангой и сухожилием глубокого сгибателя пальца **Т-образной связкой** (Рисунок 8-2).

Множество связок и сухожилий пальца лошади связаны вместе множеством кольцевых связок, окружающих их. Это достаточно дискретные утолщения локальной глубокой фасции. **Ладонно-подошвенная кольцевидная связка** возникает из проксимальных сесамовидных костей и обвивается вокруг ладонно-подошвенной части путовой кости, где ее коллагеновые волокна сливаются с влагалищем сухожилия сгибателя (Рисунок 8-11В). Более дистальные, две (проксимальные и дистальные) **пальцевые кольцевые связки** окружают кости пальца и сухожилия сгибателя пальцев.

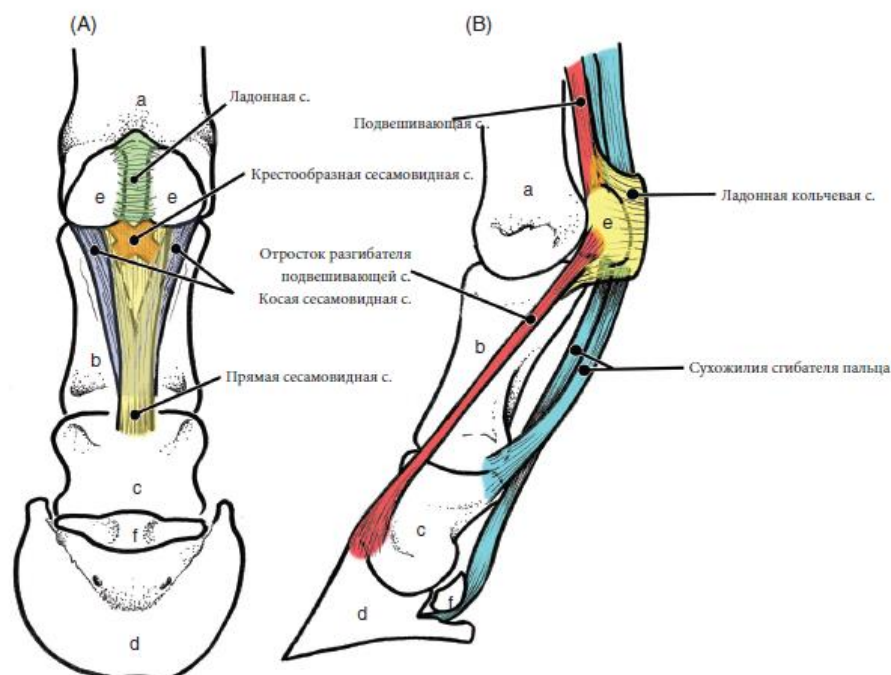


Рисунок 8-11. Связки (с.) стопы лошади. (А) Ладонный вид пальца. Сухожилия сгибателей удалены, изображены ладонная связка и дистальные сесамовидные связки. (В) Вид пальца сбоку. Видны глубокие и поверхностные сухожилия сгибателей пальцев, проходящие дистально на ладонной стороне (дистальные сесамовидные связки не показаны). Они удерживаются в бороздке между проксимальными сесамовидными костями с помощью ладонной кольцевой связки, которая обвивает ладонную часть пальца. а - запястье/плюсневая кость; b - проксимальная фаланга; c - средняя фаланга; d - дистальная фаланга; e - проксимальные сесамовидные кости; f - дистальная сесамовидная (ладьевидная) кость.

Синовиальные структуры

Сухожилия поверхностных и глубоких сгибателей пальцев имеют общее синовиальное влагалище, проксимально простирающееся на 5–8 см над фалангой пальца и простирающееся дистальнее до середины средней фаланги. **Ладьевидная сумка** находится между ладьевидной костью и сухожилием глубокого сгибателя пальца. Воспаление этой сумки является одним из компонентов **подоторохлита**.

Подоторохлит - частая причина хромоты передних конечностей у подседельных лошадей и чистокровных пород лошадей. При заболевании ладьевидной кости описываются самые разные патологии, и далеко не у каждой пораженной лошади они проявляются. К ним относятся, эрозия суставных хрящей ладьевидной кости, бурсит ладьевидной сумки, спайки между сухожилием глубокого сгибателя пальца и ладьевидной костью, а также эрозии или некроз ладьевидной кости. У этого заболевания есть наследственный компонент, вероятно связанный с определенным конформационным типом, часто описываемым как тяжелоупряжная лошадь на маленьких ногах с вертикальными путовыми костями, что подвергает ладьевидную кость и связанные с ней строения чрезмерной нагрузке. Неправильная обрезка копыта, когда палец остается слишком длинным и/или слишком укорочены пятки, увеличивает нагрузку на глубокое сухожилие сгибателя пальца и может усугубить предрасположенность к заболеванию ладьевидной кости.

Строение суставов между фалангами, а также между плюсной и проксимальной фалангой типично для синовиальных суставов (см. Главу 6). Полость сустава в путовом суставе особенно объемна, чтобы приспособиться к широкому диапазону движений в этом

гинглимусном суставе. Часть полости сустава проходит проксимальнее между пястной костью и подвешивающей связкой. Накопление избыточной синовиальной жидкости в **ладонном (подошвенном) углублении** может быть связано с травмой, вызванной тяжелыми тренировками. Это вызывает видимое расширение углубления, называемое **вздутием эпифизов** или **синовитом**.

Функция

Функции стопы заключаются в том, чтобы помочь в передвижении и обеспечить поддержку в стоячем положении. Единственный палец ноги лошади - это хорошо приспособленный помощник для хода, так как стопа поглощает удар, накапливает энергию в своих эластичных тканях и обеспечивает рычаг для мышц, которые присоединяются к костям внутри него. Точно так же известной лошадей спать стоя лошадь обязана, прежде всего, связочным строениям стопы и других, более проксимальных, частей конечностей.

Удар и накопление энергии

Большая часть механизма поглощения удара зависит от угла наклона суставов конечностей во время воздействия и сразу после контакта ступни с землей. Мышцы, сухожилия и связки действуют как пружины, поглощающие ударную нагрузку, позволяя некоторое сгибание плеча и локтя и физиологическое перерастяжение связок, пястей и копытных суставов. Некоторая часть энергии удара стопы о землю накапливается при растяжении связок и сухожилий; эта энергия высвобождается, когда ступня отрывается от земли. Отскок связок и сухожилий выпрямляет суставы и помогает поднять стопу, так что на эти этапы хода расходуется очень мало энергии.

Копыто и его содержимое поглощают удар из-за эластичности копытной стенки, копытного хряща, подушечки пальцев и стрелки. Когда стрелка ударяется о землю, и подушечка пальцев, и стрелка сжимаются, разгибаются и истончая их. Давление на перекладки, копытные хрящи и стенку раздвигает пятки и вытесняет кровь из сосудистого русла стопы. Эффект пружинящего действия стрелки и подушечки пальцев усиливается за счет упругости стенки и гидравлического ударопоглощающего действия крови в копыте. В то же время, когда копыто растягивается под давлением стрелки, кровь вытесняется из сосудистых строении стопы, что не только поглощает удар, но и перекачивает кровь из стопы в вены ноги против силы тяжести. Это насосное действие стопы является важным средством возврата венозной крови из стопы в общий кровоток.

Лошади, содержащиеся в стойле или иным образом обездвиженные на длительные периоды времени, часто лишены насосных преимуществ активной ноги, в результате чего тканевая жидкость накапливается в дистальной части конечности. Это дает видимость отека, которая в просторечии называется **запас**, в пястях, кистях, а иногда и в более проксимальных отделах. Отек, однако, не вызван воспалением, не вызывает боли и очень быстро проходит, если лошадь некоторое время двигается.

Гибкость копыта также является важным фактором при правильной подковке. В большинстве случаев подкову следует прибивать гвоздями только до четверти, чтобы пятки могли свободно расширяться над верхней частью подковы. По той же причине большинство кузнецов надевают подкову, которая немного шире в пятке, чем ступня, к которой она прикреплена. Таким образом, расширяющиеся пятки копыт могут расширяться и при этом поддерживать контакт с подковой.

Опорный аппарат

Связочные строения, которые накапливают и выделяют энергию во время движения, также считаются проксимальными в отношении к ноге. Эти элементы **опорного аппарата** также являются элементами конечности, которые позволяют лошади стоять с минимальными физическими усилиями.

Чтобы понять функцию опорного аппарата, необходимо держать несколько основных концепций:

1. Связки, при том, что они упругие, не растягиваются почти столько же, сколько мышцы. Поэтому сухожилия, поскольку они соединяются с мышцами, обладают *гораздо* меньшим сопротивлением к растяжению, чем связки.

2. Когда суставы нагружены (т.е. несут вес), они склонны к разрушению.

3. Чтобы суставы не разрушались при наименьших мышечных усилиях, связочные ремни должны пересекать сустав, чтобы противодействовать сгибанию во время нагрузки (Рисунок 8-12).

Верхняя конечность

Верхняя конечность частично прикреплена к туловищу веерообразной вентральной лестничной мышцей (*m. serratus ventralis*), простирающаяся от лопатки до ребер. Эта мышца характеризуется толстым сухожильным слоем, способным поддерживать туловище без сокращения мышечных волокон. Таким образом, вес туловища легко поддерживается ремневидным строением, состоящим из правой и левой лестничных мышц (*mm. serrati ventrales*) (см. Рисунок 7-8); благодаря этой конструкции большая часть веса лошади переносится на верхние конечности.

При весовой нагрузке плечевой сустав сгибается, а путовый сустав, суставы пясти и копыта чрезмерно вытягиваются за пределы своих обычных физиологических углов, в то время как запястье и локоть относительно стабильны при нагрузке в разогнутом положении. Компоненты опорного аппарата пересекают все эти суставы, противодействуя их склонность к разрушению под нагрузкой (Рисунок 8-12).

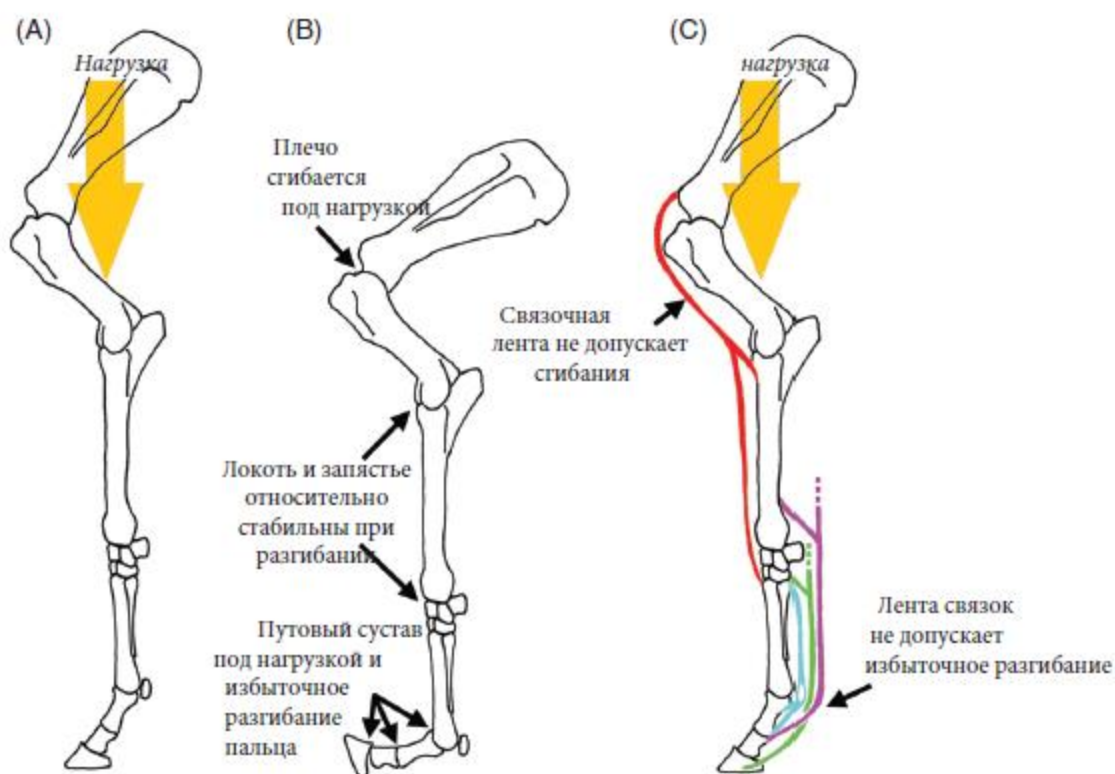


Рисунок 8-12. Когда аппендикулярный скелет нагружен весом (А), суставы склонны к разрушению (В). Опорный аппарат представляет собой серию связок, которые пересекают суставы и пассивно предотвращают это разрушение (С).

Поверхность разгибателя плеча пересекает сухожилие, являющееся местом прикрепления двуглавой мышцы плеча, очень широкое, частично хрящевое сухожилие, которое непрерывно с очень плотной фиброзной полосой, проходящей по всей длине брюшка мышцы. Эта фиброзная полоса сливается с сухожилиями присоединения, включая *апоневроз двуглавой мышцы плеча*, прочную полосу, которая продолжается в глубокую фасцию (эпимизий) лучевого разгибателя запястья. Эта особенность двуглавой мышцы плеча создает непрерывное связочное соединение от лопатки по всей длине плеча, через локоть и с проксимальным отделом лучевой кости через сухожилие присоединения двуглавой мышцы плеча, а также к проксимальной пястной кости через его соединение с сухожилием лучевого разгибателя запястья. Именно эта полоса соединительной ткани будет без мышечных усилий сопротивляться сгибанию плеча, когда конечность несет вес. Эта же непрерывная полоса, связанная с лучевым разгибателем запястья, дополнительно способствует стабильности запястья при разгибании.

Локоть на удивление стабилен, когда он полностью вытянут и нагружен. Трехглавая мышца плеча, основной разгибатель локтя, участвует в создании этой стабильности, поддерживая небольшой тонус, даже когда лошадь спит стоя.

Остальная часть опорного аппарата в первую очередь предназначена для удержания путового сустава и, в меньшей степени, пястного и копытного суставов в физиологическом положении. Без связочной опоры на ладонной стороне этих суставов путовый сустав упадет на землю, а палец ноги будет указывать вверх, а подошва будет оторвана от земли при нагрузке на конечность.

Первичная опора путового и пястного суставов состоит из подвешивающей связки, проксимальных сесамовидных костей и связок проксимальных сесамовидных костей. Напомним, что эти строения образуют непрерывное связочное соединение между ладонной стороной запястья и проксимальной пястью, дистальнее проксимальной и средней фаланг (Рисунок 8-10).

Сухожилия обоих сгибателей пальцев обеспечивают дополнительную поддержку суставов пальцев и пястей, а сухожилия глубоких сгибателей пальцев сопротивляются чрезмерному растяжению копытного сустава. Однако помните, что эта мышца имеет склонность к легкому растягиванию и быстрому утомлению при отсутствии изменений связок. Сгибатели пальцев могут поддерживать дистальные суставы без мышечных усилий, так как оба они имеют дополнительные связки, связочные соединения между более проксимальными костями и местами присоединения сухожилий.

Поверхностный сгибатель пальцев имеет связочную головку, которая прикрепляется к каудальной части дистального отдела лучевой кости и соединяется с сухожилием мышцы около запястья. Эта *дополнительная связка поверхностного сгибателя пальца* обычно известна как *радиальная или проксимальная фиксирующая связка*, и ее наличие создает непрерывное связочное соединение от лучевой кости до места присоединения сухожилия на проксимальной и средней фалангах. Это обеспечивает дополнительную опору для кисти и пясти.

Глубокий сгибатель пальцев также имеет дополнительную связку, которая прикрепляется к каудальной части капсулы запястного сустава и присоединяется с сухожилием мышцы чуть дистальнее запястья. Эту *дополнительную связку глубокого сгибателя пальца* чаще называют *запястной* или *дистальной фиксирующей связкой*. Она создает непрерывную связочную полосу, которая простирается от запястья до дистальной фаланги, поддерживая все суставы пальца.

Травма сухожилий сгибателей вызывает некоторое опускание путового сустава из-за потери некоторого сопротивления к гиперэкстензии. Если травма включает сухожилие

глубокого сгибателя пальца, носок, вероятно, оторвется от земли, так как это сухожилие - единственное, которое сопротивляется перерастяжению копытного сустава. Однако наиболее тяжелые травмы связаны с подвешивающей связкой и/или проксимальной сесамовидной костью. Переломы проксимальных сесамоеидов - самые частые из всех переломов передней конечности. Если переломы полные (поперечные переломы обоих сесамоеидов) или если подвешивающая связка перерезана, связка теряет связь с фалангами, и путовый сустав упадет на землю. Такая травма часто бывает непоправимой и может потребовать эвтаназии лошади (Рисунок 8-13).

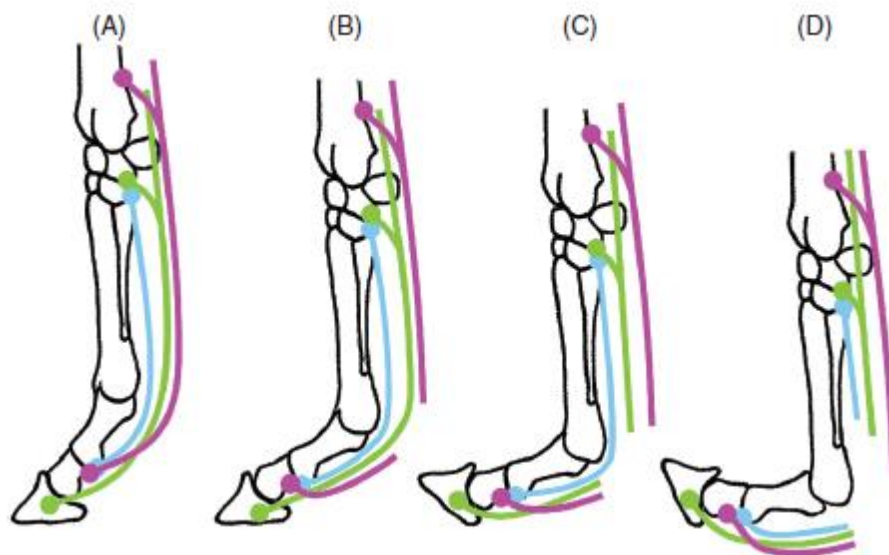


Рисунок 8-13. Усиливающаяся травма пассивной части опорного аппарата дистальной конечности (изображена верхняя конечность). (А) Нормальная опора, обеспечиваемая сухожилиями поверхностных (фиолетовый) и глубоких (зеленый) сгибателей пальцев, а также опорным аппаратом (синий). (В) Потеря опоры сухожилия поверхностного сгибателя пальца приводит к гиперэкстензии суставов пальцев и пястей. (С) При повреждении обоих сухожилий сгибателей путовый и пястные суставы дополнительно чрезмерно разогнуты, но теперь копытный сустав также чрезмерно разогнут, теряя пассивное ограничение сухожилия глубокого сгибателя пальца. (D) Потеря опоры через подвешивающий аппарат приведет к такому чрезмерному разгибанию связки, что сустав рухнет на землю.

Нижняя конечность

Дистальнее предплюсны опорный аппарат в нижней конечности более или менее аналогичен таковому в верхней конечности (Рисунок 8-14). Вместо крестообразной связки запястья **дополнительная связка глубокого сгибателя пальца (фиксирующая связка предплюсны)** отходит от подошвенной части предплюсны и проксимального отдела плюсневой кости; эта дополнительная связка довольно длинная и очень тонкая и у некоторых людей может даже отсутствовать. Поверхностный сгибатель пальцев нижней конечности почти полностью является сухожильным и поэтому не требует дополнительной связки для создания непрерывной полосы от начала (каудально-дистальный отдел бедренной кости) до присоединения к проксимальной и средней фалангам. Кроме того, сухожилие поверхностного сгибателя пальца плотно прикрепляется к бугру пяточной кости, фактически обеспечивая в этом месте фиксирующую связку.

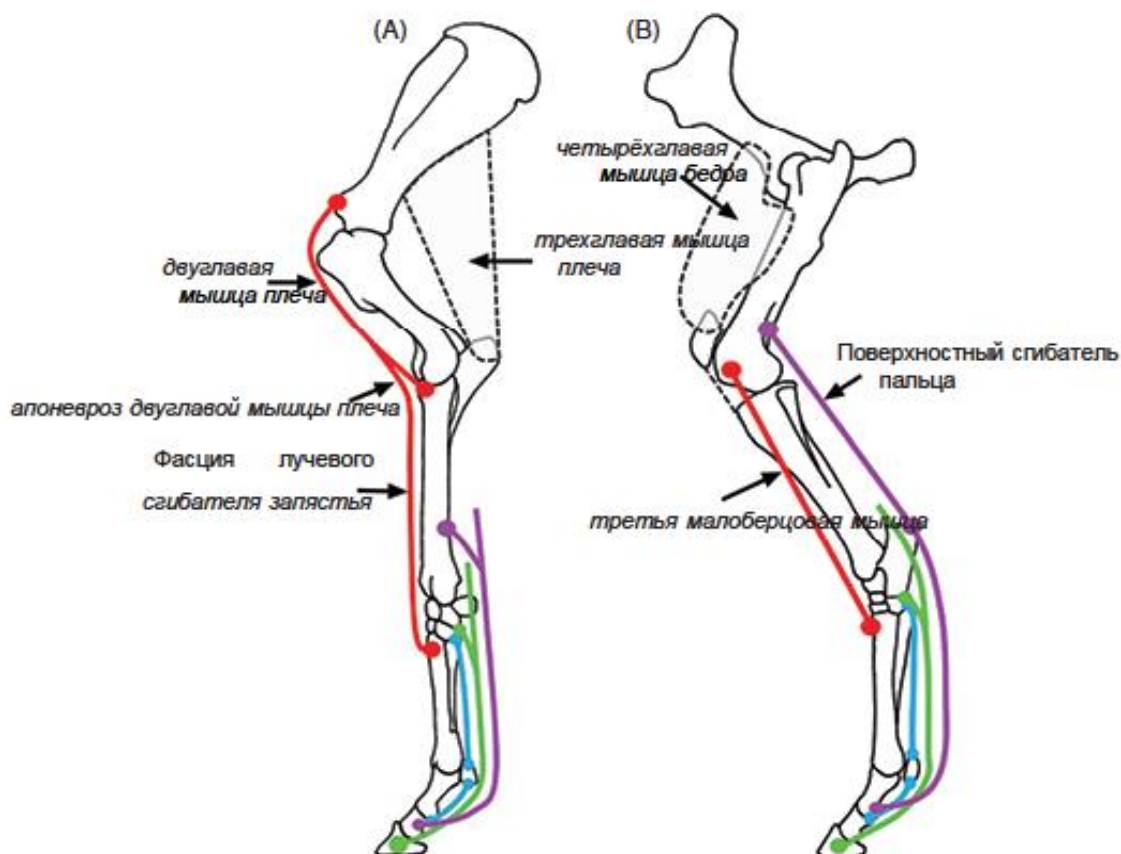


Рисунок 8-14. Опорный аппарат верхней (А) и нижней (В) конечностей. На обеих конечностях: пурпурное - сухожилие поверхностного сгибателя пальцев; зеленое - сухожилие глубокого сгибателя пальцев; синее – поддерживающий аппарат. Обратите внимание на фиксирующие связки запястья и предплюсны на передних и задних конечностях соответственно, а также на радиальную фиксирующую связку на передней конечности. Кружками обозначены точки костного прикрепления. В передней конечности очень небольшой тонус трехглавой мышцы способствует общей стабильности; точно так же четырехглавые мышцы задних конечностей поддерживают небольшой тонус, чтобы надколенник удерживался в зафиксированном и разогнутом положении.

Чтобы нижняя конечность могла выдерживать вес и не сжималась, необходимо предотвратить сгибание коленного сустава и коленного сухожилия. Это достигается одним механизмом для фиксации коленного сустава в разгибании и вторым механизмом (**возвратно-поступательный аппарат**), который гарантирует, что коленное сухожилие всегда будет сгибаться и разгибаться в унисон с коленным суставом. Возвратно-поступательный аппарат предусматривает, что, пока колено зафиксировано в разгибании, коленное сухожилие будет в том же положении.

Напомним, что надколенник лошади имеет крючковидный медиальный парapatеллярный хрящ и три связки надколенника, которые присоединяются к бугристости большеберцовой кости (Рисунок 6-12). Во время движения надколенник скользит вверх и вниз по блоку бедренной кости, при этом четырехглавая мышца сокращается и расслабляется соответственно. Однако когда лошадь стоит в состоянии покоя, надколенник втягивается в проксимальном направлении, так что парapatеллярный хрящ и медиальная связка надколенника зацепляются за большой медиальный гребень блока (Рисунок 8-15). В этом положении колено вытягивается с минимальным мышечным усилием. Обычно лошадь активизирует этот механизм в одной нижней конечности, упирая другую носком в землю; эту позу иногда называют «стойкой бедра».

Коленное сухожилие и коленный сустав обычно сгибаются и разгибаются в унисон из-за возвратно-поступательного аппарата, комбинации связочных структур, соединяющих бедренную кость с предплюсной и плюсневой костью (Рисунок 8-16). На краниальной стороне голени *третья малоберцовая мышца (tertius fibularis)*, полностью связочное строение, простирается от латерального мыщелка бедра до присоединения на предплюсне и проксимальной части плюсны. При этом она образует относительно нерастягивающуюся полосу на разгибательной поверхности коленного сустава и на сгибающей поверхности предплюсны. На каудальной стороне голени поверхностный сгибатель пальцев, который также является полностью сухожильным, отходит от дистокаудальной бедренной кости и прикрепляется к пяточной кости, прежде чем продолжить в дистальном направлении на стопе, чтобы присоединиться в дистальную фалангу. Это образует связочное соединение, которое пересекает сгибательную поверхность коленного сустава и разгибательную поверхность предплюсны. Как показано на рисунке 8-16, эти элементы образуют параллелограмм связок, причем изменение угла в коленном суставе сопровождается аналогичным изменением предплюсны. У лошади, стоящей с зафиксированным коленом, в обязательном порядке также фиксируется коленное сухожилие в разгибании.

При *верхней фиксации надколенника* надколенник фиксируется над медиальным гребнем бедренной кости в неподходящее время. Состояние может быть связано с аномалиями развития или нервно-мышечным заболеванием. Пораженное животное демонстрирует внезапное разгибание суставов (и коленных сухожилий), которое может быть прерывистым или постоянным. Консервативное лечение включает в себя общеукрепляющие физические упражнения для улучшения способности лошади контролировать надколенник. Если это не удастся, можно перерезать медиальную связку надколенника; это предотвращает закрепление надколенника над гребнем.

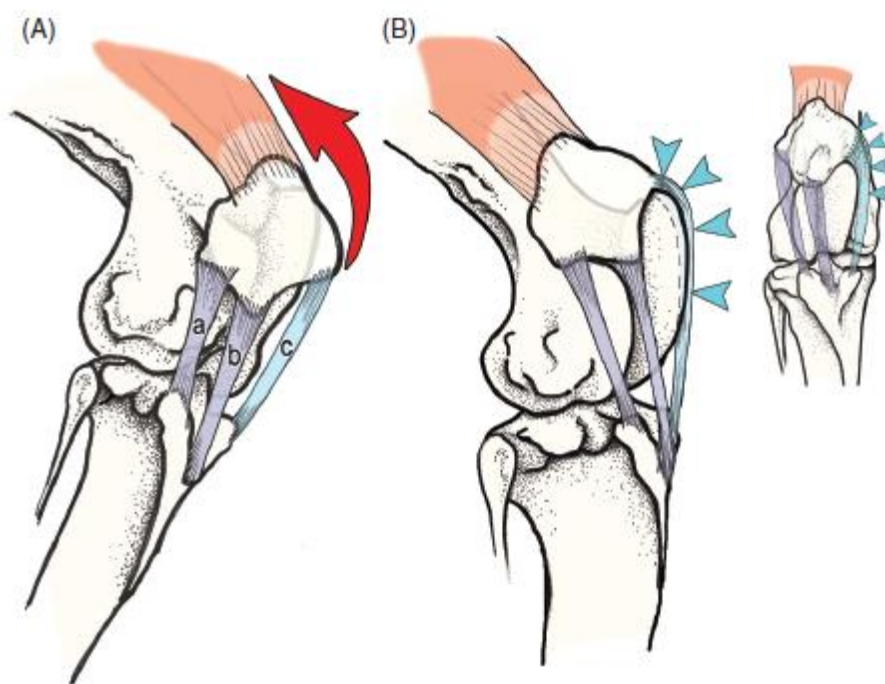


Рисунок 8-15. (А) Краниолатеральный вид правого коленного сустава. а - боковая связка надколенника; b - средняя связка надколенника; с - медиальная связка надколенника. Красная стрелка указывает направление тяги, когда сокращаются четырехглавые мышцы. Через большеберцовые прикрепления связок надколенника происходит разгибание коленного сустава. (В) Когда лошадь желает «зафиксировать» коленный сустав в разгибании, надколенник тянется в проксимальном направлении и поворачивается таким образом, чтобы медиальная связка надколенника (синие наконечники стрелок) обвивалась

вокруг медиального гребня блока. На небольшой иллюстрации показано непосредственно краниальный вид этого зафиксированного положения.

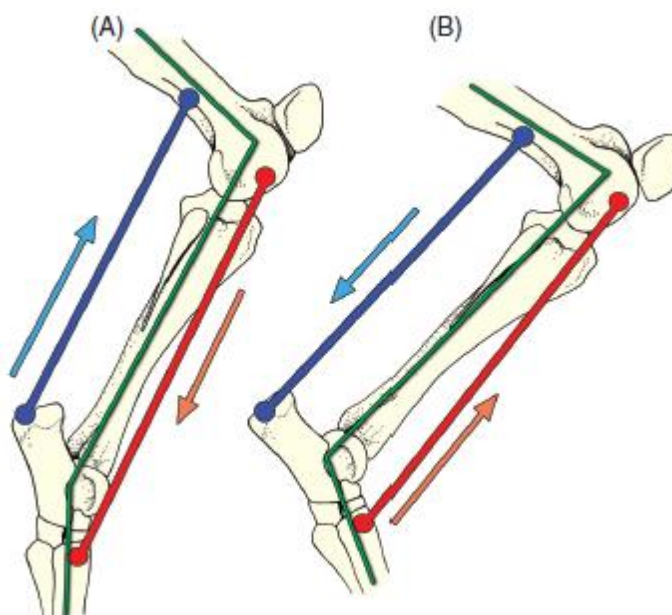


Рисунок 8-16. Возвратно-поступательный аппарат. Синяя линия, поверхностный сгибатель пальцев. Красная линия - третья малоберцовая мышца. Углы суставов обозначены зеленой линией. Обратите внимание на то, что при разгибании коленного сустава (А) место прикрепления поверхностного сгибателя пальцев тянется вверх, разгибая коленный сустав за счет пяточной кости. Место прикрепления третьей малоберцовой мышцы поворачивается ближе к большеберцовой кости, снимая напряжение с места прикрепления и позволяя разгибать коленное сухожилие. Когда коленный сустав сгибается (В), поверхностный сгибатель пальца, но место прикрепления третьей малоберцовой мышцы поворачивается дальше от большеберцовой кости, эффективно тянется вверх на присоединении и тем самым сгибает коленное сухожилие.

Могут ли лошади спать стоя? Да и нет. Сон разделен на пять стадий, пронумерованных с I по V. Стадии с I по IV представляют собой непрерывный процесс увеличения глубины сна, при этом I и II указывают на легкий сон (дремоту), а III и IV указывают на глубокий сон («медленноволновой сон»). Стадия V описывается у людей как быстрый сон (парадоксальный сон). Это часть сна чаще всего связана со сновидениями. Одна из определяющих характеристик быстрого сна состоит в том, что все скелетные мышцы, за исключением глазных и дыхательных, находятся в состоянии вялого паралича. Лошади бодрствуют около 19 часов в день и проводят около 2 часов в легком и медленноволновом сне, во время которого они могут стоять с минимальным мышечным тонусом благодаря опорному аппарату. Лошади обычно спят в фазе быстрого сна только около часа в день, но поскольку быстрый сон связан с параличом произвольных мышц, лошади должны в это время лечь.

Микроскопическая анатомия и физиология МЫШЦЫ

Скелетная мускулатура

Строение

Возбуждение, сокращение и расслабление

Сила сокращения

Препараты, оказывающие влияние на функцию скелетной мускулатуры

Типы сокращения мышц

Гладкая мускулатура

Строение

Снятие напряжения

Сокращение и расслабление

Роль кальция и его источники

Потенциалы действия и медленноволновая активность

Вегетативная иннервация

Сердечная мышца

Возбуждение и сжатие

Гипертрофия сердца

Цели обучения

- Дать определение и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Сравнить и сопоставить микроскопическую структуру и расположение скелетных, гладких и сердечных мышц.
- Сравнить и сопоставить возбуждение и сокращение скелетных, гладких и сердечных мышц.
- Сравнить и сопоставить иннервацию вегетативной нервной системы скелетных, гладких и сердечных мышц. Описать важную роль, которую кальций играет в гладких и скелетных мышцах.
- Какие пути пополнения АТФ существуют в клетке и его роль в мышцах?
- Дать краткое описание образования потенциала действия в гладких мышцах.

Основой движения в живых клетках являются сократительные белки, которые могут преобразовывать химическую энергию в механическую энергию напряжения и движения. Мышечные клетки предназначены только для сокращения, и их основные составляющие - сократительные белки. Однако белки с сократительными свойствами также были извлечены из многих других типов клеток. Например, такие белки ответственны за миграцию некоторых лейкоцитов из капилляров в периферические ткани, за движения митохондрий и за движение ресничек на некоторых эпителиальных клетках.

Скелетная мускулатура

Строение

Волокно скелетных мышц (также называемое произвольным поперечно-полосатым мышечным волокном) на самом деле является длинной, многоядерной клеткой с видимыми бороздами. Непосредственно под внешней клеточной мембраной (*сарколемма*) находятся многочисленные ядра, отражающие прямое слияние более коротких примитивных мышечных клеток во время развития. Внутри волокна расположены удлиненные белковые нити (*миофибриллы*), и заполнение щелей и промежутков между этими нитями представляет собой обширную сеть гладкого *эндоплазматического ретикулума* (*саркоплазматического ретикулума*) и связанных канальцевых инвагинаций сарколеммы (*поперечные трубочки миоцита или Т-трубочки миоцита*) (Рисунок 9-1). Как вы уже заметили, многие из строения, относящихся к мышцам, изменены с помощью аффикса «сарко» от греческого слова *sark*, что означает плоть.

Хотя волокна скелетных мышц выглядят практически одинаково при обычных гистологических окрашиваниях (см. Рисунок 1-10), их биохимические различия можно оценить с помощью гистохимических методов. Окрашивание на активность миозин-аденозинтрифосфатазы (АТФазы), фермента, который расщепляет аденозинтрифосфат (АТФ) для выработки энергии для сокращения мышц, показывает, что одни мышечные волокна окрашиваются темным (волокна типа II), другие слабо (волокна типа I) (см. Рисунок 2-6). Эти гистохимические результаты коррелируют с физиологическими свойствами самих мышечных волокон: волокна типа I сокращаются медленно (*медленно сокращающийся*), но могут сокращаться в течение длительного времени. Волокна типа II быстро сокращаются (*быстрого сокращающийся*), но более подвержены утомлению. Скорость сокращения, следовательно, является свойством активности миозиновой АТФазы и скорости гидролиза АТФ; прочность связана с внутриклеточным содержанием и активностью митохондрий, а также со способностью генерировать АТФ для сокращения за счет окислительного или аэробного метаболизма.

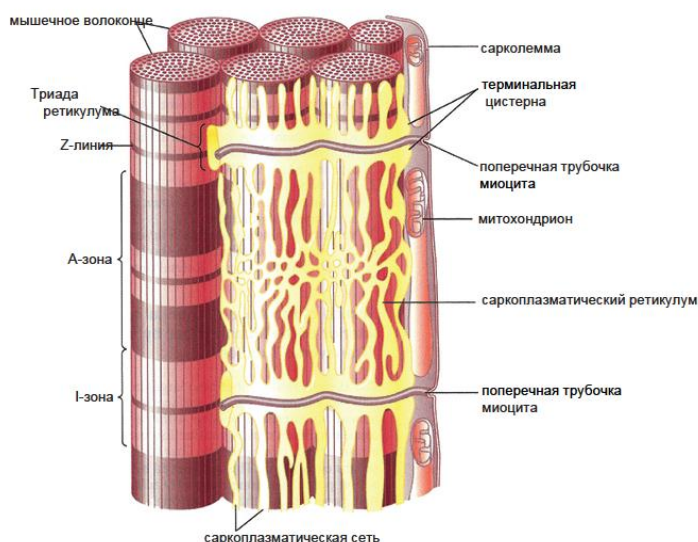


Рисунок 9-1. Миофибриллы клетки скелетных мышц окружены саркоплазматической сетью. Т-трубочки миоцита выходят в саркоплазму от сарколеммы и окружают миофибриллы. Источник: Guyton and Hall, 2006. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

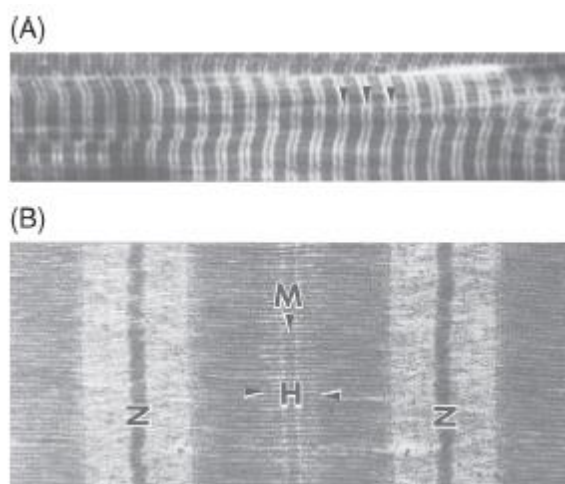


Рисунок 9-2. Световая микрофотография (А) и электронная микрофотография продольной скелетной мышцы (В). Источник: Dellman and Eurell, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Отдельные типы мышечных волокон, из которых состоит мышца, определяют функциональные характеристики всей мышцы. Мышцы, требующие устойчивого сокращения, такие как мышцы, действующие против гравитации, обычно содержат больше медленных прочных волокон, чем мышцы, которые сокращаются кратковременно, но быстро и с большой силой. Можно даже показать разницу между породами лошадей в отношении состава мышечных волокон одной и той же мышцы; средняя ягодичная мышца американской скакуна обычно характеризуется большим количеством крупных, быстро сокращающихся, но с низкой выносливостью волокон типа II, чем такая же мышца более медленной у арабской лошади, могущей долго бежать не задыхаясь.

При поверхностном осмотре под световым микроскопом поперечные полосы скелетных мышц кажутся дисками по всему волокну. Однако электронный микроскоп показывает полосы только в миофибриллах, а не в саркоплазме (цитоплазме мышечной клетки). Чередующиеся светлые и темные полосы всех миофибрилл появляются в соответствующих местах волокна (Рисунок 9-2 и 9-3). Тот факт, что соответствующие полосы соседних миофибрилл совпадают, создает впечатление, что эти полосы проходят через все волокно (Рисунок 9-1, 9-2 и 9-3). Видимые полосы миофибрилл возникают из-за относительной плотности и частичного перекрытия **толстых** и **тонких нитей**. Для обозначения различных полос используют буквы.

Светлые зоны или полосы, называемые **I-зонами**, состоят только из тонких нитей. Темные области, называемые **A-зонами**, состоят из перекрывающихся толстых и тонких нитей (Рисунок 9-2). Таким образом, чередование А и I зон создает рисунок полос на миофибрилле. Внутри зоны А находится область толстых нитей, не перекрытых тонкими нитями, называемая зоной Н. В самом центре зоны Н находится линия М, которая является еще одной особенностью, видимой в результате перекрестного соединения толстых нитей (Рисунок 9-2).

Плотная линия, **Z-линия**, разделяет каждую зону I пополам (фактически, один конец каждой тонкой нити прикреплен к линии Z; противоположный конец каждой тонкой нити свободен). Сегмент миофибриллы между соседними линиями Z — это саркомер, основная единица сокращения поперечно-полосатой мышцы (Рисунок 9-2 и 9-3).

Каждое поперечно-полосатое мышечное волокно содержит сотни или тысячи миофибрилл, и каждая миофибрилла содержит приблизительно 1500 толстых и 3000 тонких **миофиламентов** (Рисунок 9-3). Каждая толстая нить состоит из сотен молекул **миозина**, белковой молекулы в форме клюшки для гольфа с молекулярной массой 332000 (для сравнения, водород имеет молекулярную массу 2). Тонкая нить состоит в основном

из цепи молекул актина, глобулярного белка с молекулярной массой 70 000. Структура этих нитей и детали их действия при сокращении описаны более подробно в следующем разделе.

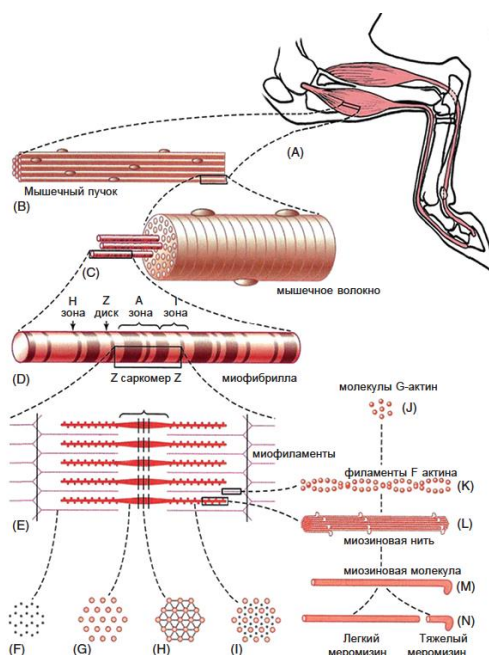


Рисунок 9-3. Строение скелетных мышц от общего до молекулярного уровня. Скелетная мышца (A) состоит из пучков (гроздь) мышечных волокон, где функциональной единицей сокращения является саркомер (E). Представлены виды в разрезе (F-I) саркомера на (E). Показано строение миозинового филамента (L) и актинового филамента (K) и их соответствующих компонентов. Мономеры актина (J) полимеризуются с образованием филаментов (K), тогда как миозиновые филаменты образуются серией молекул м-йозина (M), состоящих из тяжелых и легких субъединиц меромизина (N). Источник: взят из Guyton and Hall, 2006. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

Саркоплазматический ретикулум является агранулярным (не содержит рибосом) и функционирует при взаимодействии возбуждения-сокращения (подробнее ниже в этой главе). В мышечных волокнах также обнаруживаются аппарат Гольджи, большое количество митохондрий и включения гликогена.

Поперечные трубочки миоцита (или Т-трубочки миоцита) продолжают плазматическую мембрану и проходят внутрь мышечного волокна под прямым углом в миофибриллах и саркоплазматическом ретикулуме. Т-трубочка миоцита пропускает потенциалы действия от сарколеммы внутрь мышечного волокна (Рисунок 9-1), чтобы создать сокращение всего волокна.

Волокна скелетных мышц имеют диаметр от 10 до 100 мкм. В общем, большие волокна кажутся длинными и чаще встречаются в больших, чем в мелких мышцах. Сообщается, что животные, получающие полноценный корм, имеют более крупные волокна, чем животные, получавшие ограниченный корм. Принято считать, что у мужчин мышечные волокна крупнее, чем у женщин. Длина скелетных мышечных волокон резко отличается в зависимости от длины мышцы и расположения мышечных волокон (параллельных или перистых). Некоторые волокна в параллельных мышцах, вероятно, простираются на всю длину мышцы.

Обычно считается, что волокна скелетных мышц представляют собой такие специальные клетки, что после рождения практически не происходит их размножения или образования новых. Все увеличения размеров мышц на любом этапе жизни после рождения происходят из-за гипертрофии (увеличения размера) отдельных мышечных волокон с синтезом большего количества миофибрилл и увеличением кровоснабжения.

Хорошо известно, что упражнения могут способствовать развитию мускулатуры, что наблюдается у штангистов. Это, конечно, достигается за счет увеличения размеров существующих отдельных мышечных волокон.

Если нервное питание мышцы нарушено, мышечные волокна практически не уменьшаются — это состояние называется **денервацией** или **нейрогенной атрофией**. Когда лошади использовались в качестве основного средства передвижения, оно чаще всего наблюдалось как «афосфороз» у упряжных лошадей с неправильной посадкой хомута. Надлопаточный нерв будет подвергаться повторяющимся повреждениям от хомута, вызывая денервацию и атрофию надостной и подостной мышц, а также нарушение устойчивости плечевого сустава.

Возбуждение, сокращение и расслабление мышц

Сокращение скелетных мышц запускается образованием потенциала действия на саркомере. Этот потенциал действия запускается возбуждением двигательного нейрона, чья аксонная ветвь заканчивается в **нервно-мышечном синапсе** около середины мышечного волокна. Нервно-мышечный синапс (Рисунок 9-4) — это тип возбуждающего синапса.

Потенциал действия нерва не распространяется непосредственно на соседнюю мышечную клетку. Вместо этого при деполяризации окончания двигательного нерва высвобождается химический нейротрансмиттер, **ацетилхолин (АЦХ)**. Когда АЦХ диффундирует через синаптическую щель нервно-мышечного соединения, он связывается со специальными рецепторами клеточной мембраны (никотиновыми рецепторами АЦХ) на постъюнкционной мембране мышечного волокна (Рисунок 9-4). Связывание АЦХ с его рецепторами вызывает открытие лиганд-зависимых мембранных каналов, которые позволяют ионам натрия проникать в мышечную клетку.

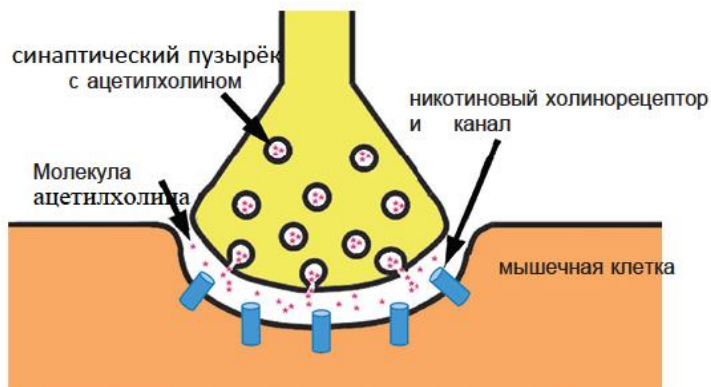


Рисунок 9-4. Структурные особенности нервно-мышечного соединения. Терминальный конец аксона содержит синаптические пузырьки с нейромедиатором ацетилхолином. Никотиновые холинорецепторы находятся на клеточной мембране клетки скелетных мышц.

Вход натрия (положительно заряженного катиона) сдвигает электрический потенциал мембраны в положительном направлении (**деполяризация**). Эффект АЦХ сохраняется лишь на мгновение, поскольку другой фермент, **ацетилхолинэстераза**, быстро разрушает АЦХ.

АЦХ синтезируется в цитоплазме пресинаптических нервных окончаний и хранится в мембраносвязанных синаптических пузырьках в конце нервного волокна (Рисунок 9-4). Каждый потенциал действия, достигающий конца нерва, стимулирует высвобождение определенного количества везикул и, таким образом, установленного количества АЦХ.

Непрерывный синтез поддерживает постоянный запас пузырьков, так что АЦХ не истощается даже при интенсивных упражнениях.

Концевая пластинка и потенциал действия. Локальная деполяризация сарколеммы в нервно-мышечном соединении называется **потенциалом концевой пластинки**. Это изменение потенциала вызывает локальный поток тока, который деполяризует соседние области сарколеммы. Обычно деполяризации соседней сарколеммы достаточно, чтобы достичь порогового потенциала электро-зависимых каналов в этих областях клеточной мембраны. Когда это происходит, эти каналы открываются, чтобы позволить внутрь диффузию натрия, и возникает другой потенциал действия. Локальный поток тока происходит снова, и генерируются другие потенциалы действия в других областях, прилегающих к месту первого потенциала действия. Процесс повторяется, и общее действие заключается в распространении потенциалов действия по всей сарколемме мышечного волокна. Этот процесс аналогичен процессу распространения потенциалов действия по аксону нервной клетки (см. Рисунок 2-16).

Поскольку Т-трубочки миоцита являются внутренними продолжениями сарколеммы, потенциал действия (или импульс) проходит по этим трубочкам через мышечное волокно (Рисунок 9-5). В определенных местах, где Т-трубочки проходят непосредственно рядом с саркоплазматическим ретикулумом, существует структурная связь между белком в сарколемме Т-трубочки (**дигидропиридиновый рецептор**) и мембранным белковым каналом в саркоплазматическом ретикулуме. Когда потенциал действия возникает на сарколемме в области дигидропиринового рецептора, канал в саркоплазматическом ретикулуме становится проницаемым для Ca^{2+} . Изменение проницаемости возможно из-за связи между двумя мембранными белками.

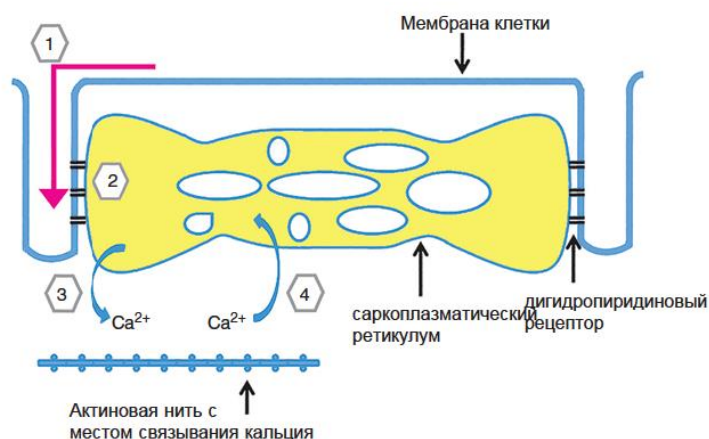


Рисунок 9-5. Источники и роль кальция при взаимодействии возбуждения и сокращения в скелетных мышцах. Потенциал действия распространяется по Т-трубочке миоцита (1). Потенциал действия на Т-трубочке миоцита достигает области с дигидропиридиновыми рецепторами (2). Ионы кальция высвобождаются из саркоплазматического ретикулума и связываются с регуляторными белками актиновых филаментов (3), что приводит к сокращению мышц. Когда кальций высвобождается из мест связывания и транспортируется обратно в саркоплазматический ретикулум, происходит расслабление мышц (4).

Перед стимуляцией концентрация Ca^{2+} в саркоплазматическом ретикулуме намного больше (более чем в 100 раз), чем в саркоплазме. Когда Ca^{2+} каналы в саркоплазматическом ретикулуме открываются, Ca^{2+} диффундирует в окружающую саркоплазму мышечного волокна и в миофибриллы. Повышение Ca^{2+} в миофибриллах приводит к взаимодействию толстых и тонких нитей и движению (скольжению) тонких нитей мимо толстых нитей к центру саркомера. Это скользящее движение укорачивает

саркомеры, что сокращает миофибриллы, и укорачивает все мышечные волокна. На рисунке 9-5 показаны движения Ca^{2+} во время *электромеханического сопряжения* в скелетных мышцах.

Гиперкалиемический периодический паралич (ГКПП) — это наследственное заболевание лошадей, вызванное генетической мутацией трансмембранного белка. Потенциалзависимый натриевый канал (описанный ранее как участвующий в генерации потенциалов действия на клеточных мембранах скелетных мышц) у пораженных животных дефектен, и в результате проницаемость канала для натрия может быть увеличена ненадлежащим образом. Это допускает проникновение натрия, деполяризацию мембраны и непроизвольные мышечные сокращения. Гиперкалиемия — это повышение концентрации калия в сыворотке, и это один из стимулов, который может увеличить проницаемость аномальных каналов, отсюда и название состояния. Клинические признаки включают мышечные спазмы, тремор, потливость и слабость. Это состояние также известно как импрессивный синдром, потому что оно в первую очередь встречается у американских лошадей ранчо и других потомков американской лошади породы Sire Impressive.

Миозиновые и актиновые нити. Каждая толстая нить в саркомере представляет собой пучок молекул миозина. Каждая молекула состоит из двух частей: (1) нитетоподобная часть, которая расположена параллельно аналогичным частям других молекул миозина, составляя длину толстой нити, и (2) часть, которая выступает наружу, как рука, из конца нити (Рисунок 9-6). Увеличение на конце руки называется миозиновой головкой. Рука, прикрепляющая миозиновую головку к нити, гибкая, как шарнир, где она соединяется с сегментом нити, а также там, где она присоединяется к головке. Головки миозина выступают со всех сторон вокруг толстой нити. Они отходят от центра в обоих направлениях к окружающим тонким нитям (Рисунок 9-6).

Каждая тонкая нить состоит из трех белков: **актина, тропомиозина и тропонина**. Молекулы актина являются наиболее заметными и расположены в виде двух длинных пучков, намотанных друг на друга по спирали. Молекулы тропомиозина также объединены в пучки, которая закручивается по спирали вокруг пучков актина. Третий белок, тропонин, прикреплен к тропомиозину в определенных участках пучка. Вместе они называются **тропонин-тропомиозиновый комплекс**.

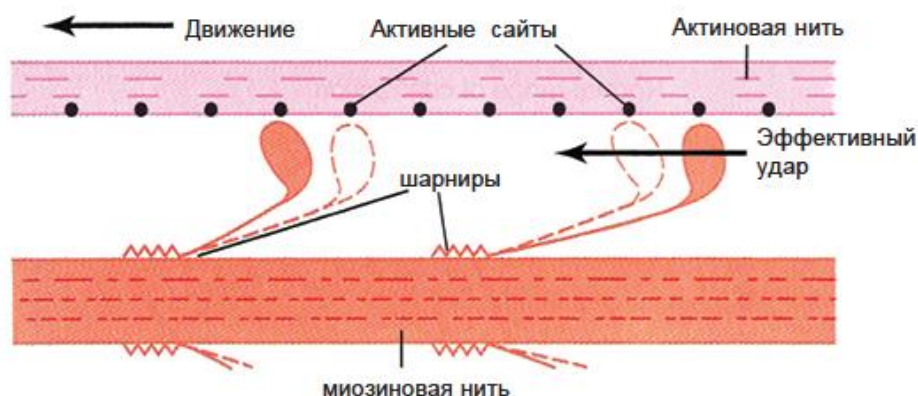


Рисунок 9-6. Гипотетический механизм «ходьбы» для мышечного сокращения. Головки двух поперечных мостиков прикрепляются к активным участкам актиновой нити и разъединяются с ними. Считается, что прикрепление головки к активному сайту заставляет голову наклоняться к руке, перемещая актиновую нить вместе с ней, создавая тем самым эффективный удар. Источник: взято из Guyton and Hall, 2006. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

Нити тропомиозина лежат на участках актиновой нити, где могут связываться миозиновые головки. Ионы кальция, высвобождаемые из саркоплазматического

ретикулума, связываются с тропониновой частью комплекса тропонин-тропомиозин и вызывают молекулярные изменения в цепи тропомиозина. Это изменение раскрывает сайты связывания миозина на актиновых нитях, так что миозиновая головка может прикрепляться.

Связывание миозиновой головки с актином приводит к высвобождению аденозиндифосфата (АДФ) и фосфата, которые были связаны с миозиновой головкой. Головка миозина также поворачивается из положения покоя к центру саркомера; это движение тянет цепь актина, с которой она связана, мимо толстой нити (Рисунок 9-6).

Головка миозина остается под своим конечным углом и связана с актином тонкой нити до тех пор, пока неповрежденная молекула АТФ не свяжется с другим местом на головке миозина. Этот участок на головке миозина является АТФазой, которая также способствует гидролизу АТФ перед движением головки. При связывании нового АТФ головка миозина отделяется от актиновой цепи и восстанавливает свой угол покоя. Он готов повторить процесс присоединения к актину, переходя от состояния покоя к конечному углу и вытягивая прикрепленную тонкую нить дальше к центру саркомера, отделяясь, а затем связывая еще одну молекулу АТФ.

Цикл событий, вызывающих укорачивание каждого саркомера, - *модель скользящих нитей мышечного сокращения* - представлен на рисунке 9-6. Каждое натяжение актиновой нити создает новый силовой удар и добавляет к действию «ход» или «прерывистому» действию, которое укорачивает саркомер и укорачивает I-зоны. Зона А всегда остается одной длины. Во время укорачивания тонкие нити скользят по толстым нитям, когда они вытягиваются с обоих концов, сближая линии Z (Рисунок 9-2). Сами по себе нити не укорачиваются.

Расслабление. Сокращение мышц будет продолжаться до тех пор, пока в саркоплазме присутствует избыток Ca^{2+} , но когда действие потенциалов действия на сарколемму заканчивается, Ca^{2+} секвестрируется обратно в саркоплазматический ретикулум (Рисунок 9-5). Ионные насосы в мембране саркоплазматического ретикулума используют энергию АТФ для закачки Ca^{2+} из саркоплазматической жидкости обратно в хранилище, чтобы он был готов к следующей деполяризации. (Без АТФ расслабление мышцы невозможно.) В саркоплазме расслабленной мышцы в состоянии покоя остается лишь небольшое количество Ca^{2+} , которого недостаточно для воздействия на тропонин-тропомиозиновый комплекс. Таким образом, во время расслабления тонкие и толстые нити диссоциируют, позволяя эластичности мышцы вернуть ее к исходной длине, что оттягивает линии Z и тонкие нити в исходное положение.

Восполнение АТФ. Требуется большое количество АТФ, так как энергия для сокращения происходит от гидролиза (дефосфорилирования) АТФ до АДФ. Кроме того, мышечные волокна используют АТФ для секвестрации Ca^{2+} обратно в саркоплазматический ретикулум. Он также необходим для полного восстановления мембраны после деполяризации - системы $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{АТФаза}$.

Концентрация АТФ в скелетных мышцах в состоянии покоя относительно невелика, обеспечивая достаточно энергии только для поддержания сокращения в течение короткого периода. Поскольку мышцы продолжают сокращаться после использования первоначального запаса АТФ, образующийся АДФ снова фосфорилируется из другого источника, *креатинфосфата* (КФ).

Обычно в саркоплазме скелетных мышц хранится примерно в пять раз больше КФ, чем АТФ. Когда КФ используется для сокращения и расслабления, происходит трансфосфорилирование от КФ к полученному АДФ, снова образуя АТФ. Эта реакция пополнения происходит почти так же быстро, как и использование АТФ. Следовательно, уровень АТФ мало меняется, пока концентрация КФ остается стабильной. КФ действует

как непосредственный источник энергии для ресинтеза АТФ. Это удобное средство передачи энергии для сокращения мышц.

Концентрация КФ также ограничена. Таким образом, если сокращение мышц продолжается дольше нескольких секунд, КФ и новый АТФ в конечном итоге должны быть восстановлены с помощью цикла лимонной кислоты (цикла Кребса) в митохондриях мышечных волокон. Если мышечная активность превышает способность митохондрий продуцировать АТФ аэробно, начинается анаэробный метаболизм углеводного топлива, и молочная кислота накапливается в мышечной клетке. Глюкоза (основное углеводное топливо) получается из кровоснабжения мышц и из *гликогена*, хранящегося в мышечных волокнах. Гликоген расщепляется путем *гликогенолиза*. Гликогенолиз и *гликолиз* - сложные процессы, включающие ряд реакций, ферментов и промежуточных соединений.

Кислород из крови также должен поступать в митохондрии в мышцах, чтобы обеспечить работу цикла лимонной кислоты и получения окислительного фосфорилирования АДФ до АТФ. В то время как молочная кислота в основном вырабатывалась анаэробно во время мышечного сокращения, накапливалось *кислородное голодание*. Это кислородное голодание должно быть устранено во время расслабления, прежде чем появится возможность возобновления оптимальной мышечной активности.

Цепочка реакций, участвующих в обеспечении энергией для сокращения и восстановления мышц, показана в Таблице 9-1.

Таблица 9-1. Цепочка реакций, обеспечивающих энергию для сокращения и восстановления мышц

АТФ →	АДФ + фосфорная кислота + энергия (для немедленного использования при сокращении)
КФ →	Креатин + фосфорная кислота + энергия (для ресинтеза АТФ из АДФ)
Глюкоза (гликоген или кровь) →	Молочная кислота + энергия (для ресинтеза КА из креатина и фосфорной кислоты)
Молочная кислота + кислород →	Вода + углекислый газ + энергия (для ресинтеза АТФ и СР)
АТФ = аденозинтрифосфат; АДФ = аденозиндифосфат; КФ= креатинфосфат.	

Сила сокращения

Когда одно мышечное волокно получает нервный импульс и на мышечном волокне генерируются потенциалы действия, они распространяются по всему волокну и заставляют все волокно сокращаться. Это закон сокращения мышц: «все или ничего».

Закон «все или ничего» применяется к одиночному мышечному волокну или *единичной двигательной единице* (мотонейрону и всем мышечным волокнам, которые он снабжает); он не распространяется на всю мышцу, например, двуглавая мышца плеча. Закон «все или ничего» также не утверждает, что мышечное волокно всегда будет сокращаться с одной и той же скоростью или с одинаковой силой; скорее, он утверждает, что для условий во время стимуляции мышечное волокно будет сокращаться до максимума. Сила сокращения зависит от состояния волокна в тот момент, то есть от того, насколько оно утомлено, растянуто до оптимальной длины и так далее. Механизм скольжения нитей возможен из-за перекрытия тонких и толстых нитей. Это перекрытие позволяет связывать актин и миозин. Экспериментальные исследования показали, что степень перекрытия волокон перед началом сокращения влияет на силу сокращения отдельных мышечных волокон. Когда мышечные волокна растягиваются перед стимуляцией, сила сокращения увеличивается до оптимальной степени растяжения. Любое дальнейшее растяжение приводит к снижению силы сокращения. Это же

соотношение верно и для другой поперечно-полосатой мышцы, сердечной мышцы, и является важным фактором в регуляции силы сердечного сокращения.

Суммация. Каждая крупная мышца, состоящая из нескольких двигательных единиц и множества отдельных мышечных волокон, способна сокращаться с разной степенью силы. Это результат суммации сокращений двумя способами. **Суммация** (накопление) **двигательных единиц** происходит, когда большее количество двигательных единиц стимулируются одновременно сокращаться в крупной мышце. Следовательно, больше мышечных волокон и пучков сокращаются и производят большую силу во всей мышце. **Временная суммация** происходит, когда частота стимуляции одной или нескольких двигательных единиц увеличивается. То есть частота стимуляции такова, что первое сокращение не закончится к моменту начала второго сокращения. Эти два элемента складываются, что увеличивает силу сокращения (Рисунок 9-7). Обычно при нормальной функции мышц оба типа суммации происходят одновременно.

Тетания (столбняк). Когда частота стимуляции становится настолько высокой, что дальнейшее увеличение частоты не увеличивает силу сокращения, достигается максимальная сила, которую может развить мышца. Это называется **тетанией**, **столбняком** или тетанизацией. Все эти термины определяются как непрерывный тонический спазм мышцы или устойчивое состояние сокращения (Рисунок 9-8). Заболевание, вызванное токсином столбнячная палочка (*Clostridium tetani*), которое вызывает спазм жевательных мышц (тризм), за которым следует спазм других мышц, также конкретно называемый столбняком. Токсин *Clostridium* вызывает тетанию скелетных мышц, подавляя высвобождение тормозных нейромедиаторов в центральной нервной системе. Эти ингибиторы обычно действуют в спинном мозге, регулируя активность двигательных нейронов скелетных мышц. Без этих ингибиторов любая двигательная активность может привести к спастическим или тетаническим сокращениям скелетных мышц. Громкие звуки или резкие движения могут привести к напряжению мышц пораженных животных и вызвать общие спазмы.

Утомляемость. *Утомляемость* - это снижение работоспособности, вызванное самой работой. Утомляемость может возникать на уровне отдельного мышечного волокна или может быть общим состоянием, затрагивающим животное в целом. В целом на животных устойчивость к утомляемости влечет за собой некоторые плохо определенные факторы, такие как условный раздражитель. Факторы, способствующие утомлению отдельных мышечных волокон, лучше всего изучены на мышечных клетках в изолированных препаратах в лабораторных условиях вне организма. Эти исследования показывают, что утомляемость является функцией самих мышечных клеток, а не вызвана отказом или усталостью нейронов, иннервирующих скелетные мышцы.

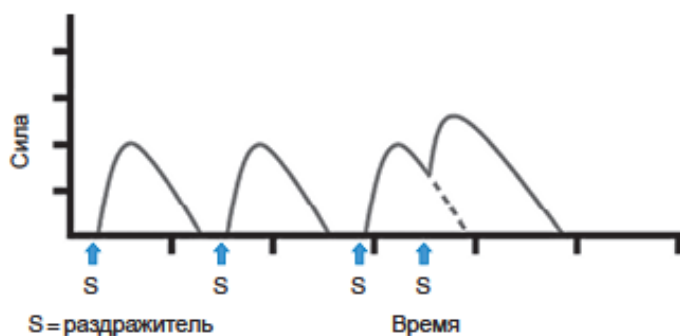


Рисунок 9-7. Временная суммация мышечных подергиваний. Первые два сокращения иллюстрируют силу, создаваемую одним раздражителем (потенциал действия). Когда второй раздражитель применяется до того, как возможно полное расслабление мышцы происходит суммация и сила сокращения увеличивается (третья запись)

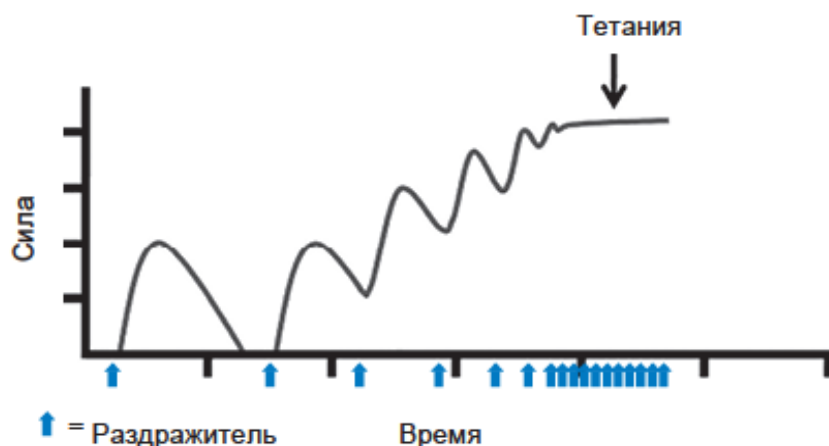


Рисунок 9-8. Тетания. Интервал между раздражителями (потенциалами действия) неуклонно уменьшается до тех пор, пока не перестанет происходить расслабление между потенциалами действия.

На уровне отдельных клеток одним из факторов утомляемости является снижение доступности АТФ, так как его использование увеличивается с увеличением мышечных сокращений. Однако даже при длительных физических нагрузках АТФ никогда полностью не истощается, потому что внутриклеточная выработка АТФ также увеличивается во время упражнений. Повышение внутриклеточной концентрации различных метаболитов, образующихся в результате сокращения, также способствует утомлению. Среди них - фосфат от расщепления АТФ до АДФ и органические кислоты, такие как **молочная кислота**. Молочная кислота может диффундировать из клетки и снижать pH межклеточной жидкости внутри мышцы. Накопление молочной кислоты в мышцах вызывает боль и болезненность мышц после напряженной физической активности.

Скорость, с которой вырабатывается АТФ в работающей мышце, зависит от доступности субстратов для различных метаболических путей, производящих АТФ. Если мышца в основном использует гликолитический путь, глюкоза должна быть легко доступна. Глюкоза может храниться в мышечной клетке в виде гликогена или доставляться через кровоток. Если мышца использует окислительный путь для производства АТФ, еще должен быть доступен кислород в дополнение к жирным кислотам или другим подобным субстратам. Кислород, конечно же, должен поступать через циркуляцию. Адекватный кровоток во время физической активности для доставки кислорода, жирных кислот и/или глюкозы к скелетным мышцам является ключевым фактором сопротивления утомляемости.

Препараты, оказывающие влияние на функцию скелетных мышц

Почти сразу после подачи АЦХ импульса сокращения мышц, фермент ацетилхолинэстераза инактивирует АЦХ. Этот фермент, который расщепляет АЦХ, находится в области нервно-мышечного соединения. Вещества, которые способны ингибировать действие фермента ацетилхолинэстеразы, называются **антихолинэстеразами**. Действие антихолинэстераз на нервно-мышечный переход заключается в продлении доступности и действия АЦХ.

Эти действия могут быть желательными при некоторых болезненных состояниях, и неостигмин и физостигмин обычно используются в качестве антихолинэстеразных препаратов. Однако слишком высокая активность антихолинэстеразы может вызвать токсичность, характеризующуюся мышечными спазмами и асфиксией из-за спазмов

скелетных мышц, необходимых для дыхания. Признаки токсичности антихолинэстеразы также включают сужение зрачка глаза, кишечные спазмы, рвоту и диарею. Эти признаки связаны с повышенной доступностью АЦХ в нервных синапсах парасимпатического отдела вегетативной нервной системы. Парасимпатические нервы более подробно рассматриваются в главе 11.

Антихолинэстеразная активность лежит в основе некоторых эффективных инсектицидов и так называемых «нервно-паралитических газов», которые широко изучались вооруженными силами со времен Второй мировой войны. Большинство этих соединений представляют собой алкилфосфаты, а инсектициды также известны как **органические фосфаты** или **органофосфаты**. К инсектицидам относятся такие продукты, как малатион, паратион и диазинон. В состав фосфорорганических инсектицидов входят продукты как для наружного применения, так и для перорального применения. При неправильном использовании любой из органофосфатов чрезвычайно опасен не только для домашних животных, но и для человека, который его использует. Поэтому крайне важно, чтобы этот класс инсектицидов использовался под надлежащим контролем и строго соблюдались инструкции по применению.

Еще одна группа препаратов, влияющих на нервно-мышечный синапс - это курареподобные препараты. Эти препараты действуют как **кураре**, смертельный яд, который используют на наконечниках стрел некоторые южноамериканские индейцы, охотящиеся на диких животных. Эти вещества связываются с рецепторами АЦХ на постсинаптической мембране, так что АЦХ не может связываться с рецепторами и создавать потенциал концевой пластинки. Кураре не разрушается ацетилхолинэстеразой. Смерть может наступить в результате удушья из-за паралича мышц, необходимых для дыхания. Паралич, вызываемый лекарствами курариформ, зависит от концентрации лекарства, и такие вещества используются в терапевтических целях для получения различной степени паралича, например, для расслабления мышц во время определенных типов хирургических вмешательств.

Ботулинический токсин, который вырабатывается бактерией *Clostridium botulinum*, также действует на нервно-мышечный синапс. Он не допускает высвобождение АЦХ из нервного окончания, предотвращая связывание синаптических везикул, содержащих АЦХ, с клеточной мембраной для экзоцитоза. Возникает вялый паралич из-за того, что на саркомере не могут возникнуть потенциалы действия, чтобы вызвать сокращение мышц. Термин «**ботулизм**» применялся к характерному вялому параличу шеи у домашней птицы, отравленной ботулотоксином.

Типы сокращения мышц

Основная функция мышц - сокращение, то есть развитие напряжения и сокращение. Однако сокращение часто описывается как имеющее четыре типа: концентрическое (укорачивание), эксцентрическое (удлинение), изометрическое (такая же длина, но увеличенное натяжение) и изотоническое (такое же натяжение, но с изменением длины).

Концентрическое сокращение - обычная форма, при которой мышца перемещает кость или сегмент путем укорочения. Пример - сгибание локтя путем сокращения двуглавой мышцы плеча.

Изометрическое сокращение происходит естественным образом, когда конечность или часть тела удерживаются неподвижно против равного сопротивления, такого как сила тяжести. Чтобы удерживать голову в фиксированном положении, спинные мышцы шеи должны сокращаться изометрически.

Эксцентрическое сокращение разгибателей шеи происходит, когда животное постепенно опускает голову. Антагонистические мышцы могут также подвергаться эксцентрическому сокращению при безуспешном противодействии действиям движущей силы.

Изотоническое сокращение происходит, когда длина мышцы изменяется, но напряжение остается прежним, в первую очередь, когда мышца поднимает заданный вес. Вес постоянный; следовательно, напряжение не меняется.

Ригидность и мышечное окоченение. Если большая часть АТФ в мышце истощена, миозиновые головки не могут отделиться от актина в тонких нитях, и кальций больше не может секвестрировать обратно в саркоплазматический ретикулум с помощью кальциевого насоса. Следовательно, расслабление невозможно, так как актиновые и миозиновые нити связаны в непрерывном сокращенном состоянии. Это называется **ригидностью**, и она сохраняется до тех пор, пока не поступит больше АТФ. **Мышечное окоченение** - это окоченение, которое возникает через несколько часов после смерти, когда АТФ больше не доступен. Мышцы всего животного постепенно становятся жесткими и твердыми; без АТФ, который секвестрирует кальций и разделяет поперечные мостики, нити остаются соединенными вместе. Ригидность сохраняется до тех пор, пока клеточный автолиз и деградация белка не разрушат мышцу.

Тонус. Термин «**мышечный тонус**» относится к легкому напряжению всех мышц в состоянии покоя. Это связано с непрерывной передачей импульсов очень низкой частоты от спинного мозга к мышцам. Тонус удерживает мышцы в частично сокращенном состоянии и не дает им стать вялыми (дряблыми), как при параличе.

Когда животное становится тревожным, напуганным или возбужденным, мышечный тонус усиливается. Таким образом, мышцы становятся подтянутыми (увеличивается напряжение), и животное быстрее реагирует на любой раздражитель. Это часто наблюдается у пугливых или нервных животных. Во время сна мышечный тонус низкий, что позволяет оптимально расслабиться.

Гладкая мышца

Гладкую мышцу иногда называют **непроизвольной мышцей**, потому что она находится в строениях, которые не являются добровольно или сознательно регулируемые (например, желудочно-кишечный тракт, кровеносные сосуды, репродуктивный тракт). Около 99% гладкой мускулатуры тела животного относится к **висцеральному типу**, который также называется **единичной гладкой мышцей**. Клетки этого типа гладкой мускулатуры соединены щелевыми соединениями, чтобы обеспечить механические и электрические связи между клетками. Электрические соединения позволяют передавать потенциалы действия непосредственно от клетки к клетке. Распространение потенциалов действия и вызываемое сокращение позволяют группе мышечных клеток действовать вместе как единое целое. Этот вид активности подходит для общей активности всего органа, например, для сокращения желудка.

Около 1% гладкой мускулатуры тела животного - это **многокомпонентные гладкие мышцы** (например, радужная оболочка и цилиарное тело глаза и пиломоторные волокна, которые поднимают волосы на коже). В этом типе гладких мышц сокращение каждой отдельной гладкомышечной клетки больше зависит от ее аутономической иннервации. Между этими клетками не наблюдается щелевых контактов.

Строение

Гладкомышечная клетка представляет собой веретеновидную сократительную единицу с центральным ядром. Размер гладкомышечных волокон значительно отличается. Большинство клеток имеют длину от 50 до 250 мкм и наибольший диаметр от 5 до 10 мкм. Основная часть клетки состоит из саркоплазмы. Поперечные полосы, миофибриллы или сарколемма не видны с помощью светового микроскопа (см. Рисунок 1-10). Нити

присутствуют в виде молекул актина и миозина, но не существует упорядоченного устройства для образования полос. Считается, что взаимодействия между актиновыми и миозиновыми нитями (т. е. скользящими нитями) являются основой сокращений гладких мышц, но характерного укорочения саркомеров не наблюдается, потому что нет четкой организации нитей. Саркоплазматический ретикулум, в котором накапливается кальций, присутствует, но он не такой обширный или высокоорганизованный, как в скелетных мышцах.

Как и скелетные мышцы, гладкомышечные клетки могут гипертрофироваться, увеличивая размеры органов. Однако, в отличие от скелетных мышц, гладкомышечные клетки могут также делиться митотическим путем, увеличивая количество клеток. Например, увеличение размера стенки матки во время беременности до нескольких раз по сравнению с объемом в небеременном состоянии в значительной мере связано с увеличением количества гладких мышц в стенке. Отчасти это увеличение связано с увеличением размера отдельных мышечных волокон, но также наблюдается увеличение количества клеток. Эта гипертрофия и гиперплазия матки находятся под влиянием репродуктивных гормонов. На поздних сроках беременности также происходит изменение строения клеточных мембран гладкомышечных клеток матки. Увеличение щелевых контактов между клетками на поздних сроках беременности создает основу для механического и электрического взаимодействия между гладкомышечными клетками, которое будет необходимо для нормальных родов. В целом строение и функция гладких мышц больше подвержены изменениям под воздействием внешних факторов, таких как гормоны, чем скелетные мышцы.

Снятие напряжения

Гладкие мышцы обладают особым свойством, называемым **снятием напряжения** или **пластичностью**. Это способность приспосабливаться к растяжению без увеличения конечного натяжения или давления, оказываемого на содержимое внутри полого внутреннего органа, окруженного гладкой мускулатурой. По мере того, как мышца растягивается, напряжение сначала увеличивается, но затем через несколько секунд или несколько минут гладкая мышца снова расслабляется до исходного напряжения, даже если она все еще остается удлинённой.

Это снятие напряжения происходит в желудке, когда он наполняется пищей, в кишечнике по мере продвижения обработанной пищи, в кровеносных сосудах, когда увеличивается объем крови, в мочевом пузыре, когда увеличивается объем мочи, и в матке по мере развития беременности.

Пластичность позволяет расширить растяжку в физиологических пределах без увеличения давления и без боли; гладкая мускулатура не теряет сократительной способности. Обратное происходит при опорожнении висцерального органа, когда растянутая мышца укорачивается до своей первоначальной длины: сначала все напряжение теряется, но вскоре возвращается. Считается, что пластичность обусловлена изменениями в расположении или связывании нитей миозина и актина при растяжении или укорачивании.

Сокращение и расслабление

Все сокращения скелетных мышц зависят от высвобождения АЦХ в нервно-мышечном соединении, а также от генерации и распространения потенциалов действия на клеточной мембране. Это не относится к гладким мышцам. Раздражители, вызывающие сокращение и расслабление гладких мышц, весьма разнообразны. Таким образом, гладкая мышца представляет собой гораздо более функционально разнообразную ткань, чем скелетная мышца.

Сокращение и расслабление большинства гладких мышц происходит гораздо медленнее, чем быстрое мышечное сокращение, характерное для скелетных мышц. Это позволяет поддерживать относительно постоянное давление с использованием небольшой энергии клетки. Это характерно для гладкой мышцы органов, которым для нормального функционирования требуется постоянное состояние тонуса или некоторая степень сокращения (например, гладкие мышцы стенок кровеносных сосудов).

Роль кальция и его источники

Как и в скелетных мышцах, сокращение и расслабление гладких мышц связаны с концентрацией Ca^{2+} в цитозоле гладкомышечных клеток. Однако то, как эта концентрация регулируется, и роль Ca^{2+} в процессе сокращения сильно различается в двух типах мышц. Некоторое количество кальция хранится в саркоплазматической сети гладкомышечных клеток, но многие типы гладкомышечных клеток также содержат значительное количество **кальциевых каналов** во внешней клеточной мембране (Рисунок 9-9). Эти кальциевые каналы могут быть **напряжение-** или **лиганд-зависимыми**, а гладкая мышца в данном органе может иметь оба типа каналов или в основном только один тип канала. Когда эти каналы открываются в ответ на соответствующий раздражитель (изменения мембранного потенциала или присутствие определенных лигандов), кальций может диффундировать в клетку, чтобы создать сокращение (Рисунок 9-9). На гладких мышцах различных органов обнаруживаются рецепторы, специфичные для многих различных лигандов (например, гормонов и нейротрансмиттеров). Это важно с функциональной точки зрения, потому что данный гормон вызывает сокращение только органов с рецепторами для этого конкретного гормона. Кальций, поступающий извне по каналам, может стимулировать дальнейшее высвобождение кальция из саркоплазматического ретикула, что еще больше усиливает сокращения.

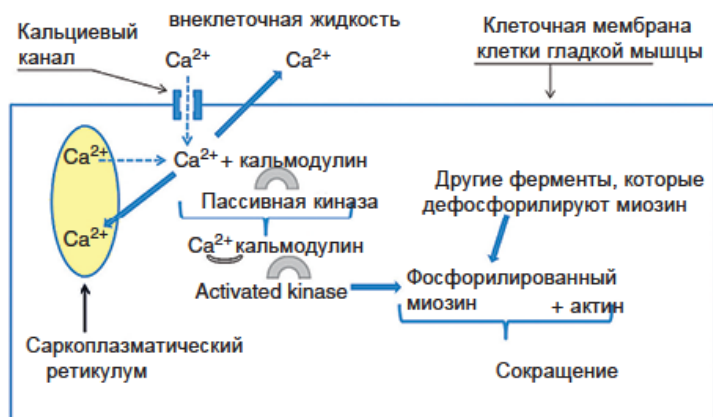


Рисунок 9-9. Источники и роль ионов кальция в создании и регуляции сокращения гладких мышц. Пунктирные линии, связанные с ионами кальция, указывают на движение путем диффузии. Сплошные линии, связанные с ионами кальция, указывают на удаление кальция из цитозоля для ускорения расслабления. Расслаблению также может способствовать действие других внутриклеточных ферментов, дефосфорилирующих миозин.

Понимание роли кальциевых каналов во внешней клеточной мембране гладкомышечных клеток привело к разработке группы лекарств, называемых блокаторами кальциевых каналов. Эти вещества способны связываться с этими кальциевыми каналами и инактивировать их, что снижает силу сокращений. Гладкомышечные клетки в стенках многих артериальных кровеносных сосудов имеют эти типы каналов, и этот тип лекарств

доказал свою эффективность в снижении артериального давления как у людей, так и у животных.

Когда цитозольный Ca^{2+} увеличивается в гладких мышцах, ионы кальция связываются с регуляторным белком (**кальмодулином**) (Рисунок 9-9). В отличие от скелетных мышц, чьи регуляторные белки связаны с актиновыми нитями, кальмодулин в гладких мышцах связан с головками молекул миозина в миозиновых нитях. Связывание кальция с кальмодулином активирует **киназу**, также связанную с миозином, и эта киназа **фосфорилирует** другие участки миозина. Это фосфорилирование в конечном итоге приводит к сокращению, поэтому **фосфорилирование миозина** является ключевым регуляторным этапом (Рисунок 9-9). В этом состоит отличие от скелетных мышц, миозин которых не требует фосфорилирования. Для расслабления фосфорилирование миозина отменяется другими внутриклеточными ферментами, которые всегда присутствуют и активны (Рисунок 9-9). Эта перемена и расслабление могут происходить при снижении концентрации кальция в цитозоле. Кальций удаляется из цитозоля путем транспорта обратно в саркоплазматический ретикулум или из клетки. Большая часть этого транспорта осуществляется активной транспортной системой (Ca^{2+} -АТФаза) на мембране эндоплазматического ретикулума и внешней клеточной мембране.

В отличие от скелетных мышц, некоторые гладкие мышцы реагируют на определенные раздражители расслаблением или уменьшением силы сокращения. Например, стимуляция β_2 -адренорецепторов гладких мышц дыхательных путей в легких вызывает расслабление и увеличение диаметра дыхательных путей. В целом, этот тип расслабления обусловлен либо уменьшением количества или доступности кальциевых каналов в клеточной мембране, либо снижением фосфорилирования миозина в миофиламентах гладкомышечных клеток.

Потенциалы действия и медленноволновая активность

Не все гладкомышечные клетки обладают потенциалом действия на клеточных мембранах во время сокращения и расслабления. Клетки с преимущественно лиганд-зависимыми кальциевыми каналами в их клеточных мембранах могут претерпевать цикл сокращения-расслабления без потенциалов действия. Клеточная мембрана может немного деполяризоваться из-за поступления кальция, но потенциал действия не наблюдается. Гладкомышечные клетки, обладающие потенциалом действия во время сокращения, имеют в своей клеточной мембране электрически зависимые каналы как натрия, так и кальция.

Потенциалы действия в скелетных мышцах возникают после связывания АЦХ с рецепторами его клеточной мембраны. В гладких мышцах потенциалы действия могут быть вызваны различными раздражителями. Некоторые гладкие мышцы похожи на скелетные в том, что потенциалы действия возникают только после связывания лигандов с рецепторами клеточных мембран, но потенциалы действия могут также возникать в гладких мышцах в результате **механического растяжения** или во время **медленноволновой электрической активности**. Считается, что гладкая мышца, которая реагирует на растяжение, имеет мембранные каналы, которые подвергаются механической стимуляции.

Висцеральные или единичные гладкие мышцы в некоторых органах (классический пример - желудочно-кишечный тракт) демонстрируют уникальный тип мембранной электрической активности, называемый медленными волнами. Это волны или периоды спонтанных колебаний мембранного потенциала покоя, которые распространяются по всему телу гладкой мускулатуры и обычно возникают в определенном регулярном ритме (Рисунок 9-10). Сами по себе медленные волны не вызывают сокращения, но потенциалы действия могут возникать на пике этих волн, а потенциалы действия связаны с сокращениями (Рисунок 9-10). Поскольку потенциалы действия и сокращения

наблюдаются только на пике медленных волн, скорость, с которой развиваются медленные волны, определяет скорость, с которой могут происходить сокращения гладких мышц. Точное происхождение медленных волн неясно, но различные раздражители, такие как гормоны, нейротрансмиттеры и локальная химическая среда, могут определять возникновение потенциалов действия на пике медленных волн. Связь между медленноволновой активностью и потенциалами действия важна для регуляции моторики желудочно-кишечного тракта и более подробно описывается в главе 21.,

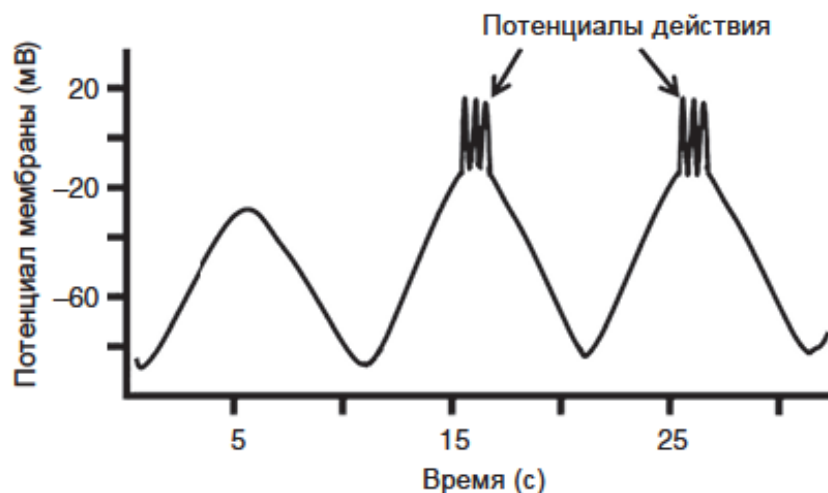


Рисунок 9-10. Медленноволновая электрическая активность в гладких мышцах с потенциалами действия, возникающими на пике медленных волн.

Потенциалы действия распространяются по группам единичных гладкомышечных волокон из-за щелевых соединений между волокнами (там, где соприкасаются плазматические мембраны соседних клеток). Таким образом, единичные гладкомышечные клетки могут быть связаны электрически, оставаясь при этом независимыми химически (не требуется секреции передающего вещества от клетки к клетке).

Вегетативная иннервация

В висцеральных или единичных гладких мышцах волокна вегетативной нервной системы перемещаются между клетками гладких мышц в разветвленную сеть терминальных фибрилл. Эти фибриллы имеют варикозные узлы (бусовидные увеличения) на промежутках вдоль их аксонов. Когда потенциалы действия деполяризуют их, передающее вещество высвобождается и диффундирует к мембранам гладкомышечных клеток нескольких клеток, где происходит стимуляция. В гладких мышцах, состоящих из нескольких единиц, каждое мышечное волокно иннервирует ветвь вегетативного нерва. Это обеспечивает более прямой нервный контроль каждой мышечной клетки, но соединение между нейроном и мышцей менее структурировано, чем нервно-мышечное соединение скелетных мышц. Для обоих типов гладких мышц иннервация обычно двойная; то есть оба отдела вегетативной нервной системы иннервируют гладкие мышцы. Важным исключением являются кровеносные сосуды (артерии, артериолы и вены), которые имеют преимущественно симпатическую иннервацию, а также в коже, где пилomotorные нервные волокна и потовые железы получают только симпатическую иннервацию.

Ацетилхолин высвобождается из **парасимпатических постганглионарных** нервных волокон, а **норэпинефрин** - из **симпатических постганглионарных** волокон. Реакция гладкой мускулатуры (сокращение или расслабление) на эти нейромедиаторы зависит от типа вегетативного рецептора (см. Таблицы 11-1 и 11-2) в гладких мышцах и

внутриклеточных событий, инициированных связыванием нейромедиаторов к их рецепторам. Например, стимуляция β_2 -адренорецепторов вызывает расслабление гладких мышц, тогда как стимуляция α_1 -адренорецепторов вызывает сокращение гладких мышц. Также можно стимулировать сокращению некоторых гладких мышц путем стимуляции мускариновых рецепторов АЦХ. Отдельные гладкомышечные клетки могут иметь несколько типов рецепторов в своих клеточных мембранах и реагировать на оба аутономических нейротрансмиттера. В этом случае общая реакция гладких мышц также зависит от относительных уровней различных нейротрансмиттеров.

Сердечная мышца

Сердечная мышца (иногда известная как непроизвольная поперечно-полосатая мышца) имеет много анатомических характеристик, аналогичных характеристикам поперечно-полосатых волокон скелетных мышц, хотя полосы более тусклые, чем в скелетных мышцах. Оба типа мышц состоят в основном из саркоплазмы, миофибрилл, саркоплазматического ретикулула, поперечных канальцев, ядер и сарколеммы. Наиболее явным отличием является свойство волокон сердечной мышцы к ответвлению и соединению, образуя сеть. Сердце состоит из клеток, которые являются отдельными сетями; однако уникальные строения, обнаруженные там, где клетки сердечной мышцы встречаются встык, представляют собой **вставочные диски**. Эти диски можно увидеть в световой микроскоп (Рисунок 1-10), и они расположены между мышечными клетками. Диски представляют собой наложенные друг на друга клеточные мембраны и щелевые соединения. Щелевые соединения обеспечивают механическое соединение между клетками и обеспечивают электрическую передачу от одной клетки сердечной мышцы к другой. Потенциалы действия могут легко распространяться от клетки к клетке, заставляя сердечную мышцу действовать электрически и механически как функциональный синцитий, как если бы это была единичная клеточная масса.

В сердечной мышце много кровеносных и лимфатических сосудов. Обильное кровоснабжение важно, потому что большая часть выработки АТФ зависит от аэробного метаболизма. У человека нарушение кровоснабжения сердечной мышцы быстро приводит к ишемии миокарда и симптомам сердечного приступа. Сердечная мышца также может подвергнуться некрозу (гибели клеток), если потеря кровоснабжения является длительной или чрезвычайно серьезной.

Возбуждение и сокращение

Отдельные клетки сердечной мышцы не нуждаются в нервной стимуляции для сокращения, но на клеточной мембране должны возникать потенциалы действия. Потенциалы действия сначала возникают спонтанно в специальных миокардиальных клетках пейсмекера в сердце, и они распространяются по всему сердцу с помощью специальной проводящей системы и от клетки к клетке через щелевые соединения (в интеркалированных дисках). **Система генерации и проведения импульсов** подробно описана в главе 18. Вегетативные нервы иннервируют пейсмекерные клетки, и они служат для изменения скорости потенциалов спонтанного действия, которые, в свою очередь, определяют скорость сокращения всего сердца.

Потенциал действия сердца намного ниже, чем у скелетных мышц. Он длится сотни миллисекунд ($1 \text{ мс} = 1/1000 \text{ с}$) в отличие от 5-10 мс в скелетных мышцах. Кроме того, время сокращения сердечной мышцы длится столько, сколько длится потенциал действия. Вместо резкого скачка потенциала у сердечного потенциала есть длинное плато, которое увеличивает время как потенциала действия, так и сокращения мышц.

Как и в случае с двумя другими типами мышц, должно происходить увеличение внутриклеточного Ca^{2+} , чтобы вызвать сокращение сердечных клеток. В сердечных

клетках Ca^{2+} попадает в клетку через электрически закрытые каналы клеточной мембраны, а также высвобождается из обширной сети саркоплазматического ретикулума. Таким образом, сердечная мышца имеет некоторое сходство как с гладкими, так и со скелетными мышцами. Ca^{2+} связывается с регуляторными белками актиновых нитей, и сокращение происходит аналогично тому, как это происходит в скелетных мышцах.

Гипертрофия сердца

Гипертрофия (увеличение размера клеток) возникает в сердечной мышце, когда сердцу приходится выполнять чрезмерную работу, но, как и скелетные мышцы, зрелые клетки сердечной мышцы не регенерируют быстро или не подвергаются гиперплазии.

Жизнь на большой высоте может вызвать гипертрофию сердца как у людей, так и у животных, отчасти из-за повышенного сосудистого сопротивления и артериального давления в легких. *Горная болезнь* крупного рогатого скота возникает, когда гипертрофия сердца не может адекватно компенсировать повышенное сопротивление сосудов. Частым клиническим признаком является отек грудинки. Гипертрофия сердца также встречается у людей и животных, которые проходят тяжелую физическую деятельность.

Анатомия нервной системы

Микроскопическая нейроанатомия

Эмбриология

Центральная нервная система

Мозг

Мозговая оболочка

Спинной мозг

Периферическая нервная система

Спинномозговые нервы

Черепные нервы

Вегетативная нервная система

Симпатическая нервная система

Парасимпатическая нервная система

Энтеральная нервная система

Цели обучения

- Дать определение и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Описать характерную анатомию и функции сенсорных нейронов и мотонейронов.
- Описать анатомию типичного нейрона.
- Определить серое и белое вещество и описать местоположение каждого из них как в центральной нервной системе, так и в периферической нервной системе.
- Дать определение глии. Определить, какие глии обеспечивают миелинизацию.
- Описать события, которые привели к формированию ранней нервной системы. Определить отдельные части мозга взрослого человека, которые возникают из примитивного мозга.
- На образцах и/или схемах определить основные части мозга и ствола мозга и кратко описать их функции.
- Описать производство, поток и реабсорбцию спинномозговой жидкости в желудочковой системе и субарахноидальном пространстве.
- Описать анатомию мозговых оболочек.
- На поперечном сечении спинного мозга определить серое и белое вещества и указать, какие области в первую очередь являются сенсорными по своей природе, а какие - моторными.
- Назвать нервы плечевого сплетения с указанием, какие из них сенсорные, какие моторные, а какие относятся к обоим видам.
- Назвать нервы пояснично-крестцового сплетения с указанием, какие из них сенсорные, какие моторные, а какие относятся к обоим видам.
- Назвать 12 черепных нервов и описать функции каждого из них. Указать на образце или диаграмме мозга место возникновения каждого из них.
- Описать анатомию и функции вегетативной нервной системы, проведя различие между симпатическим и парасимпатическим отделами.

Нервная система состоит из *мозга, спинного мозга и периферических нервов*, которые соединяют различные части тела с мозгом или спинным мозгом. В нервной системе обнаруживаются различные типы клеток, но основной функциональной клеткой является *нейрон*. Основная функция других типов клеток (*глии*), как представляется, заключается в сохранении клеточной среды для поддержки активности нейронов.

Основные функции нервной системы можно кратко описать следующим образом:

1. Инициировать и/или контролировать движение частей тела путем стимулирования и/или контроля сокращения скелетных, сердечных и гладких мышц
2. Регулировать секрецию желез
3. Собирать информацию о внешней среде и о состоянии внутренней среды тела, используя органы чувств (зрение, слух, осязание, равновесие, вкус) и механизмы для определения боли, температуры, давления и некоторых химических веществ, таких как углекислый газ, водород и кислород
4. Сохранять соответствующее состояние сознания
5. Выбатывать поведение в ответ на основные побуждения к выживанию (например, питье в ответ на жажду).

Все функции нервной системы требуют быстрой передачи информации от одного участка тела к другому. Эта передача возможна, потому что нейроны обладают свойством *возбудимости* (см. Главу 2). Это свойство позволяет нейронам развивать волны деполяризации мембраны, называемые *потенциалами действия*, которые быстро распространяются по длинным клеточным отросткам, *аксонам*, в отдаленные места. Когда потенциал действия достигает конца аксона, информация, закодированная в потенциале действия, передается другому нейрону или некоторому другому типу клеток (ярким примером являются мышечные клетки). Эта передача осуществляется через специальные соединения, известные как *синапсы*.

Для наглядности всю нервную систему (Рисунок 10-1) можно разделить на две части: *центральную нервную систему (ЦНС)*, которая включает головной и спинной мозг, и *периферическую нервную систему (ПНС)*, которая в основном состоит из краниальных нервов и спинномозговых нервов, идущие к соматическим (телесным) структурам и от них. *Вегетативная нервная система (ВНС)* - это часть нервной системы, которая координирует деятельность внутренних строений (гладких мышц, сердечной мышцы и желез). ВНС имеет компоненты, как в центральной, так и в периферической нервной системе, а также включает как сенсорные, так и моторные компоненты. Еще одной частью ПНС является *энтеральная нервная система*, частично автономный набор нейронов, содержащихся в стенках желудочно-кишечного тракта, который локально контролирует функцию желудочно-кишечного тракта и на активность которого влияет ВНС.

В ПНС *сенсорные (афферентные) нервы* собирают информацию о внешней и внутренней среде и передают эту информацию в ЦНС. Информацию получают специальные органы, клетки или окончания аксонов, которые реагируют на определенные энергии окружающей среды и стимулируют потенциалы действия в связанных сенсорных аксонах. Специальные строения, обнаруживающие раздражители окружающей среды, являются *сенсорными рецепторами*. Сенсорные системы более подробно рассматриваются в главе 12.

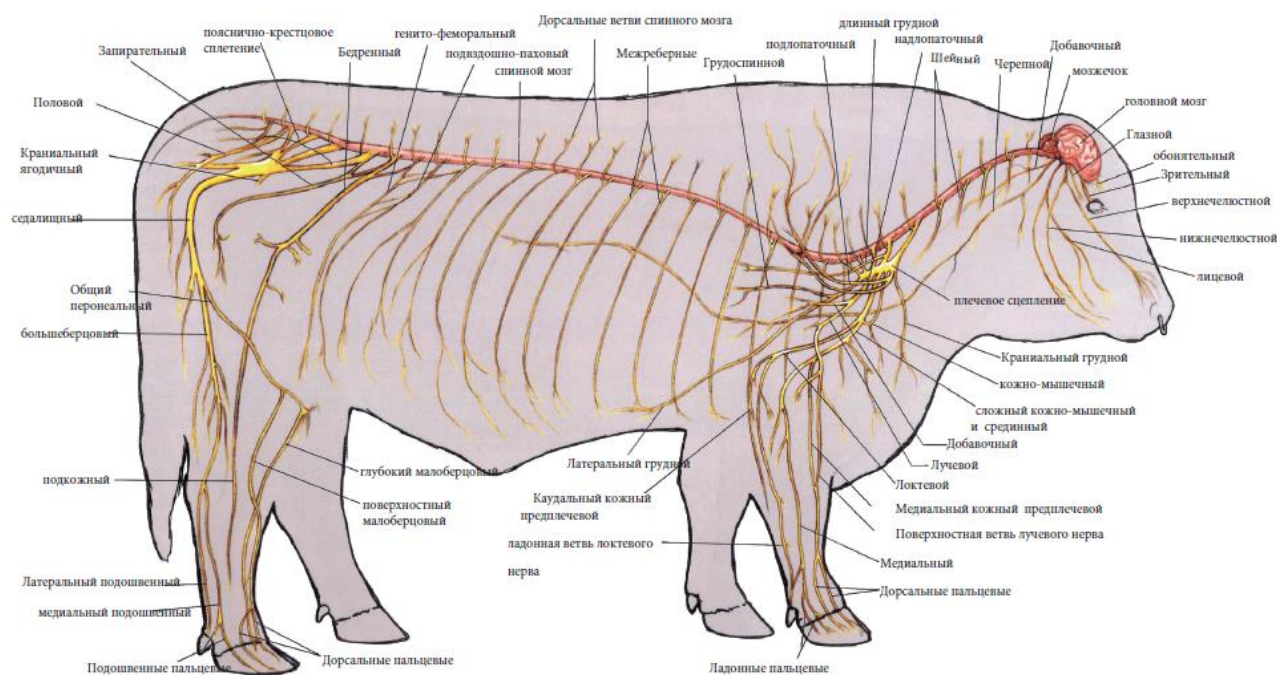


Рисунок 10-1. Нервная система быка. Источник: McCracken and Kainer, 1999. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

ЦНС получает информацию, поступающую через ПНС, интегрирует эту информацию и стимулирует соответствующее движение частей тела, секрецию желез или ответное поведение. Это может происходить посредством произвольной или непроизвольной (т.е. автономной или рефлексивной) обработки. Связь между ЦНС и целевыми мышцами и железами на периферии осуществляется через **моторные (эфферентные) нервы** ПНС.

Микроскопическая нейроанатомия

Отдельная нервная клетка называется **нейроном** (Рисунок 10-2). Нейроны обладают обычными клеточными свойствами, но в соответствии со своей функцией коммуникации на больших расстояниях, они также обладают рядом предназначений. Каждое тело нейронной клетки дает начало одному или нескольким **нервным отросткам**, цитоплазматическим расширениям клетки. Нервные отростки называются **дендритами**, если они передают электрические сигналы телам клеток; их называют **аксонами**, если они проводят электрические сигналы от тел клеток. Аксон (каждый нейрон дает начало только одному аксону, который обычно разветвляется) возникает из конического выступа клетки, **аксонного бугорка** и его конечных ответвлений в разветвление, называемое **телодендрионом**. Телодендрион контактирует с другими нейронами или **эффекторными органами** (мишенями), такими как мышечная или железистая ткань.

В общих чертах совокупность тел нейронных клеток образуют **серое вещество** ЦНС, тогда как области, характеризующиеся в основном пучками аксонов, представляют собой **белое вещество** (Таблица 10-1). Серое вещество ЦНС обычно находится на поверхности головного мозга (**коры**), скоплениями (**ядрами**) глубоко на поверхности головного мозга и в центре спинного мозга (**серое вещество спинного мозга**). Группы тел нервных клеток в ПНС называются **ганглиями** (в единственном числе **ганглии**). Связки аксонов нейронов в ЦНС называются **нервными путями**, а иногда **пучками** или **жгутиками**, а связки аксонов в ПНС называются **нервами**.

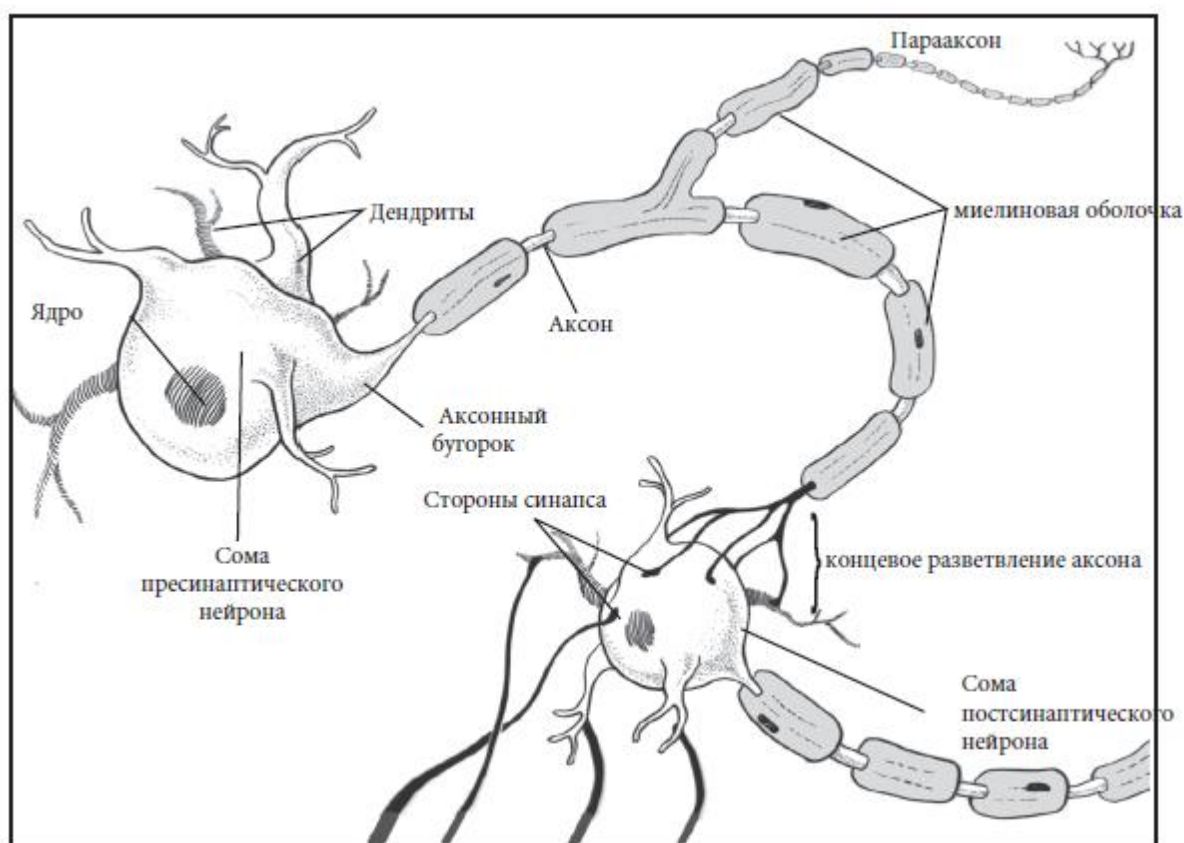


Рисунок 10-2. Клеточная анатомия мультиполярного нейрона.

Таблица 10-1. Расположение серого и белого вещества

	Серое вещество (тела нейронных клеток)	Белое вещество (аксоны)
ЦНС	Кора головного мозга Кора мозжечка Ядра	Пути / пучки / жгутики
ПНС	Серое вещество спинного мозга Ганглий	Нервы

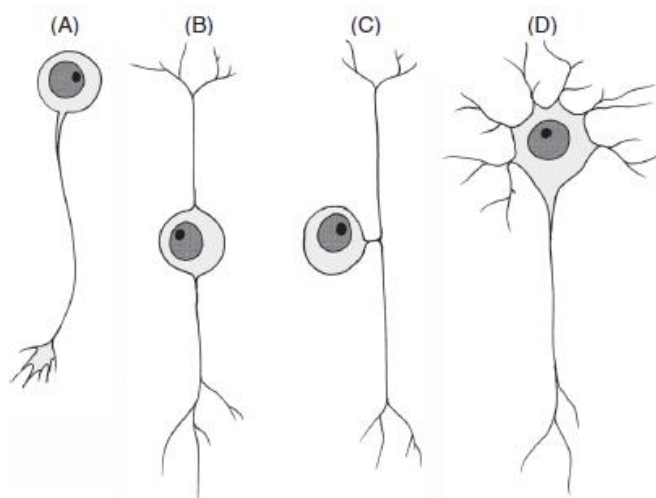


Рисунок 10-3. Морфологические типы нейронов. Классификация основана на количестве отростков, исходящих из тела клетки. Униполярные нейроны (А) не встречаются в нервной системе взрослых позвоночных; здесь униполярный нейрон изображен с конусом роста на конце его аксона, что иллюстрирует его характер развития. Биполярные (В) и псевдоуниполярные (С) нейроны характерны для сенсорных систем. Большинство нейронов нервной системы мультиполярны (D) и могут принимать самые разные формы.

Соединение между аксоном одного нейрона и другим нейроном или клеткой-мишенью - это **синапс**. Нейрон, принадлежащий аксону, является **пресинаптическим нейроном**, а тот, который получает информацию от аксона, является **постсинаптическим нейроном**. Информационный поток в значительной степени односторонний, пресинаптический нейрон посылает информацию постсинаптическому нейрону. Синапсы могут возникать между аксоном одного нейрона и телом клетки, дендритами и/или аксоном постсинаптического нейрона. Обычно каждый нейрон синапсирует со многими другими нейронами за счет обширного разветвления своего телодендриона и аксона; ветви главного аксона - это **парааксон**.

Нейроны можно классифицировать морфологически по количеству нервных отростков (Рисунок 10-3). У **униполярных нейронов** один отросток; истинные униполярные нейроны видны только во время развития. **Биполярные нейроны** имеют один дендрит и один аксон; они распространены в сенсорных системах. У многих сенсорных нейронов один дендрит и аксон слитны, чтобы создать вид и функцию одного отростка; это построение **псевдоуниполярно**. **Мультиполярные нейроны** помимо одного аксона имеют ряд дендритов. Большинство нейронов мультиполярны по своей природе.

Нервная ткань состоит не только из нейронов, но и из поддерживающих клеток, число которых превышает число нейронов в 10 раз. Эти поддерживающие клетки - **нейроглия** или иногда просто **глия**. Различные типы глии выполняют такие функции, как: действуют как иммунные клетки; фагоцитозирование клеточного мусора после травмы; регулирование среды внеклеточной жидкости; обеспечение миелинизации аксонов; и многие другие, связанные с нормальной функцией нервной ткани.

Нервные волокна могут быть **миелиновыми** или **немиелиновыми**. Миелиновые волокна окружены белой оболочкой из жирового материала или миелина. Миелиновая оболочка на самом деле состоит из многих слоев клеточной мембраны специальной глиальной клетки, обернутой вокруг аксонов, так что в поперечном сечении миелиновая оболочка напоминает ломтик желеобразного рулета. В ПНС миелинизирующей клеткой является **шванновская клетка (нейролеммоцит)**, тогда как в ЦНС эту функцию выполняет **олигодендроцит**. Немиелиновые нервные волокна не подвергаются прямому воздействию внеклеточной жидкости; скорее, они просто инвагинированы в клеточную мембрану соседней глиальной клетки, так что клетки окружают аксон. Покрытые таким образом аксоны не являются миелиновыми, что является очень специфическим условием нахождения в нескольких слоях мембраны глиальных клеток. Несколько немиелиновых волокон могут быть инвагинированы в отдельные области одной и той же шванновской клетки (Рисунок 10-4).

Нарушения миелинизации не особенно распространены у животных, но иногда наблюдаются у крупного рогатого скота, свиней и мелких животных. Причины могут быть наследственными, инфекционными или токсическими. Когда миелин поврежден (или не может нормально развиваться), нарушается нейротрансмиссия, и пациент может проявлять слабость и дефицит некоторых сенсорных функций. В отличие от людей, у которых рассеянный склероз является важным демиелинизирующим заболеванием ЦНС, заболевания миелина в ЦНС в ветеринарии встречаются редко.

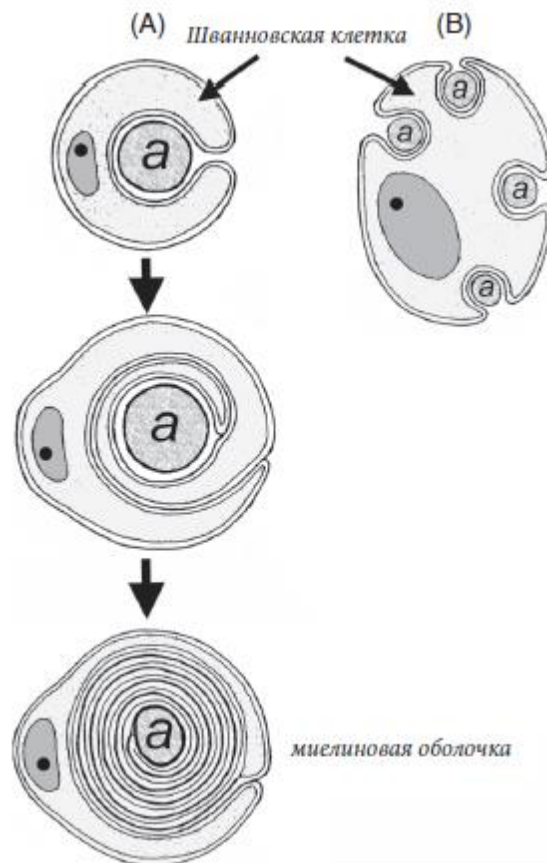


Рисунок 10-4. (А) Поперечный разрез развития миелинового аксона. В периферической нервной системе миелинизирующая глиальная клетка является шванновской клеткой; в ЦНС олигодендроциты откладывают миелиновые оболочки. (В) Некоторые шванновские клетки в периферических нервах охватывают несколько аксонов, не образуя миелиновых оболочек. Внедренные таким образом аксоны считаются немиелиновыми.

Эмбриология

Нервная система - это первая система органов, которая начинает формироваться у эмбриона (см. Главу 3). Вскоре после гаструляции эктодермальные клетки на дорсальной поверхности краниальнее примитивной полосы начинают пролиферировать и дифференцироваться в **нервную пластинку**. Нервная пластинка разрастается быстрее по своим латеральным краям, чем по средней линии, создавая **нервную бороздку**, края которой (**нервные складки**) в конечном итоге встречаются дорсально, образуя **нервную трубку** (Рисунок 10-5). Вся ЦНС сформирована из клеток нервной трубки. Просвет нервной трубки сохраняется у взрослых как центральный канал спинного мозга и как желудочки головного мозга (подробнее ниже).

Закрытие нервной трубки не происходит одновременно по всему эмбриону. Сначала слияние развивается на уровне, который в конечном итоге станет продолговатым мозгом (самая каудальная часть ствола головного мозга), и оттуда идет краниально и каудально.

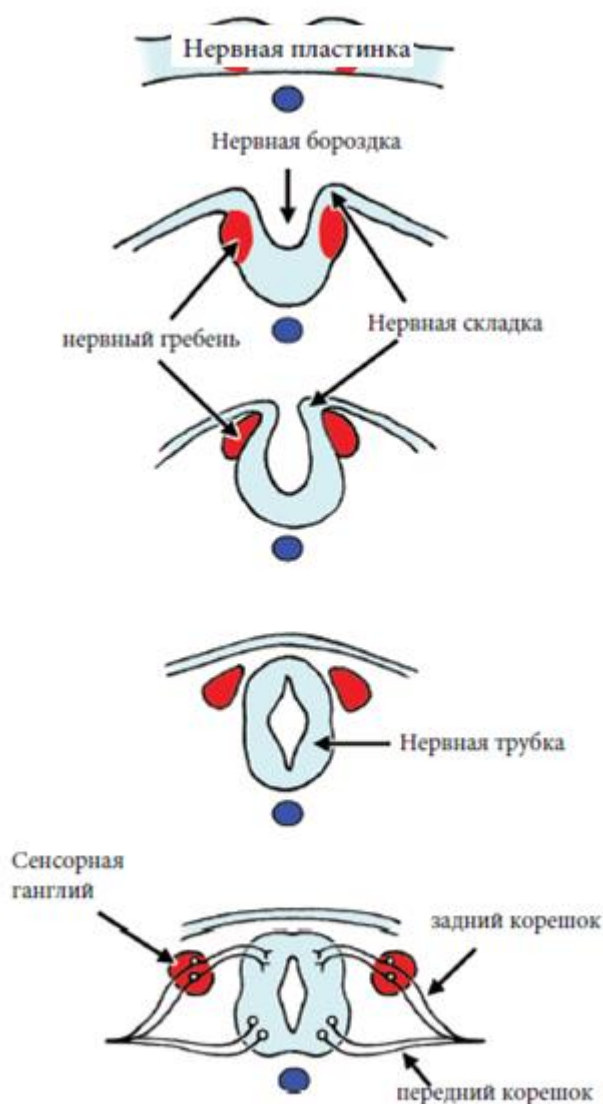


Рисунок 10-5. Формирование нервной трубки. Утолщенная эктодерма нервной пластинки развивается в бороздку, которая впоследствии сливается на дорсальной стороне, образуя закрытую трубку. Клетки нервного гребня, прилегающие к нервным складкам, дифференцируются во множество тканей, включая нейроны ганглиев.

Отверстия в краниальном и каудальном конце закрывающейся трубки называются **ростральными** и **каудальными нейропорами** соответственно (см. Рисунок 3-5).

Ростральные нейропоры закрываются на ранней стадии развития; несоблюдение этого правила нарушает развитие мозга, что приводит к глубокому недоразвитию головы. Возникает **анэнцефалия** (полное отсутствие головного мозга, часто с одновременным отсутствием мозговых оболочек и черепа) в самой тяжелой форме (за исключением гибели эмбриона). Каудальный нейропор закрывается позже. Отсутствие закрытия в каудальной части нервной трубки приводит к множеству аномалий спинного мозга, называемых **миелодисплазиями**. Иногда они также связаны с позвоночными аномалиями, такими как расщепление позвоночника (*spina bifida*).

Когда края углубляющейся нервной борозды приближаются друг к другу по дорсальной средней линии, продольный столб клеток дифференцируется в месте соединения эктодермы и нейроэктодермы с каждой стороны бороздки. Эти клетки, **нервный гребень**, заканчиваются латеральнее нервной трубки с каждой стороны от нее и в

конечном итоге образуют сенсорные и вегетативные ганглиозные клетки, шванновские клетки и другие родственные ткани. Кроме того, нервный гребень порождает множество других типов клеток, включая части мозговых оболочек и многие кости и мышцы головы. Развитие спинного мозга продолжается увеличением толщины стенки нервной трубки. Когда клетки делятся и дифференцируются, возникают три концентрических слоя нервной трубки: внутренняя желудочковая зона, средняя промежуточная зона и поверхностная маргинальная зона (Рисунок 10-6).

Тонкая **желудочковая зона** клеток (также называемая **эпендимной** или **зародышевой зоной**) окружает просвет нервной трубки и является местом митоза нейрональных и глиальных предшественников в развивающейся нервной системе. В конечном итоге это сформирует эпендиму центрального канала спинного мозга и желудочков головного мозга.

Когда клетки рождаются в зародышевом слое, они мигрируют наружу, образуя **промежуточную зону** (также называемую **мантийной зоной**). Промежуточная зона состоит из нейронов и нейроглии и становится серым веществом около центра спинного мозга. Дорсальные части промежуточной зоны переходят в **спинные рога**. Именно здесь происходит сенсорная обработка. Вентральная промежуточная зона становится **вентральными рогами**, местом расположения мотонейронов, чьи аксоны выходят на периферию, иннервируя мышцы и железы.

Маргинальная зона, которая является наиболее поверхностной, состоит из нервных отростков, составляющих белое вещество спинного мозга. Белый цвет происходит из-за жировых миелиновых оболочек. Белое вещество спинного мозга делится на **дорсальный, латеральный и вентральный канатики**, которые ограничены дорсальными и вентральными рогами серого вещества.

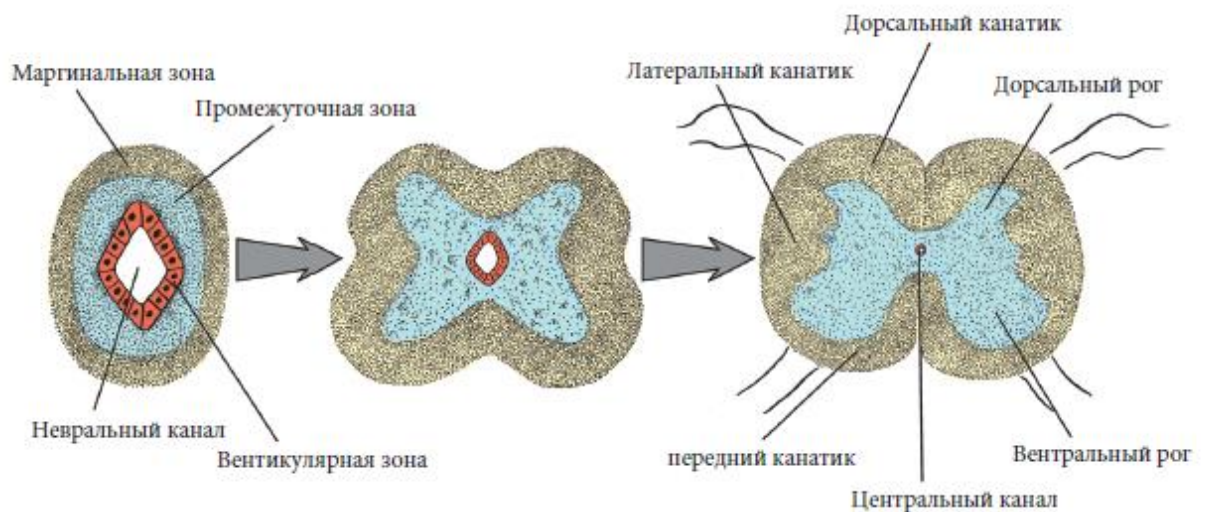


Рисунок 10-6. Вид в разрезе развития спинного мозга.

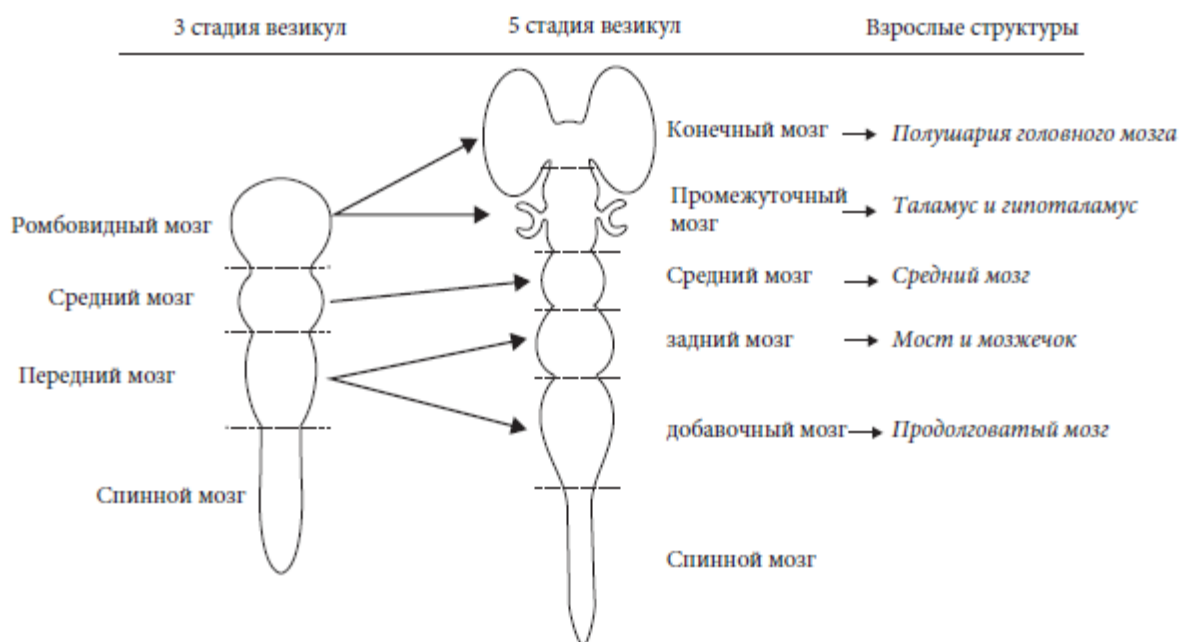


Рисунок 10-7. Вид нервной трубки сверху. Ранний мозг делится на три пузыря, которые в дальнейшем дифференцируются на пять пузырей. Они дают начало основным областям мозга взрослого человека. Обратите внимание на глазные чашки (примитивные сетчатки и зрительные нервы), развивающиеся из промежуточного мозга.

Развитие мозга (Рисунок 10-7) начинается до того, как нервная трубка полностью каудально закроется. Он быстро растет на протяжении всей жизни эмбриона и плода, а также в неонатальный период. Первые примитивные подразделения мозга создают стадию трех пузырей. Эти подразделения, которые состоят из трех расширенных частей предполагаемого мозга - это **прозэнцефалон** или передний мозг; **мезэнцефалон** или средний мозг; и **ромбэнцефалон** или задний мозг. В переднем мозге развиваются латеральные отростки, **зрительные пузырьки**, предшественники зрительных нервов и сетчатки.

При дальнейшем развитии три пузырька дифференцируются на пять отдельных областей. На этой стадии развития с пятью пузырьками передний мозг далее подразделяется на **конечный мозг** (будущий головной мозг) и **промежуточный мозг**, а ромбовезикулярный мозг делится на **средний мозг** (будущий мост и мозжечок) и **продолговатый мозг** (будущий продолговатый мозг). Средний мозг не разделяется; он станет будущим средним мозгом (часто называемым мезэнцефалон).

Центральная нервная система

Мозг

Крупные подразделения мозга взрослого человека включают **головной мозг**, **мозжечок** и **ствол мозга** (Рисунок 10-8 и 10-9). Головной мозг развивается из эмбрионального конечного мозга. Компоненты ствола мозга определяются по-разному; для наших целей мы включаем **промежуточный мозг**, **средний мозг**, **мост** и **продолговатый мозг** как части ствола мозга.

Телеэнцефалон. Конечный мозг или головной мозг состоит из двух **полушарий головного мозга**, включая **кору головного мозга**, **базальные ядра** и другие подкорковые ядра, а также совокупность функционально связанных структур, называемых **ринэнцефалом**. Конечный мозг охватывает полости боковых желудочков.

Площадь поверхности головного мозга у домашних млекопитающих увеличена за счет многочисленных складок, которые образуют выпуклые гребни, называемые

извилинами (сингулярная извилина), которые разделены желобками, называемыми **бороздами**. Особенно заметная борозда **продольная щель** лежит в средней плоскости и разделяет головной мозг на правое и левое полушария. В отличие от спинного мозга, в головном мозге большинство тел нервных клеток (то есть серого вещества) находится снаружи. Этот слой серого вещества головного мозга называется **корой головного мозга** (множественное число: **коры**). У людей и некоторых животных области коры головного мозга тщательно картированы для локализации определенных сенсорных и моторных функций. Анатомические области, определяемые последовательными извилинами и бороздами и общей функцией, называются **долями**. Кора головного мозга - это место, где инициируются произвольные движения, ощущения доводятся до сознания и выполняются высшие функции, такие как рассуждение и планирование.

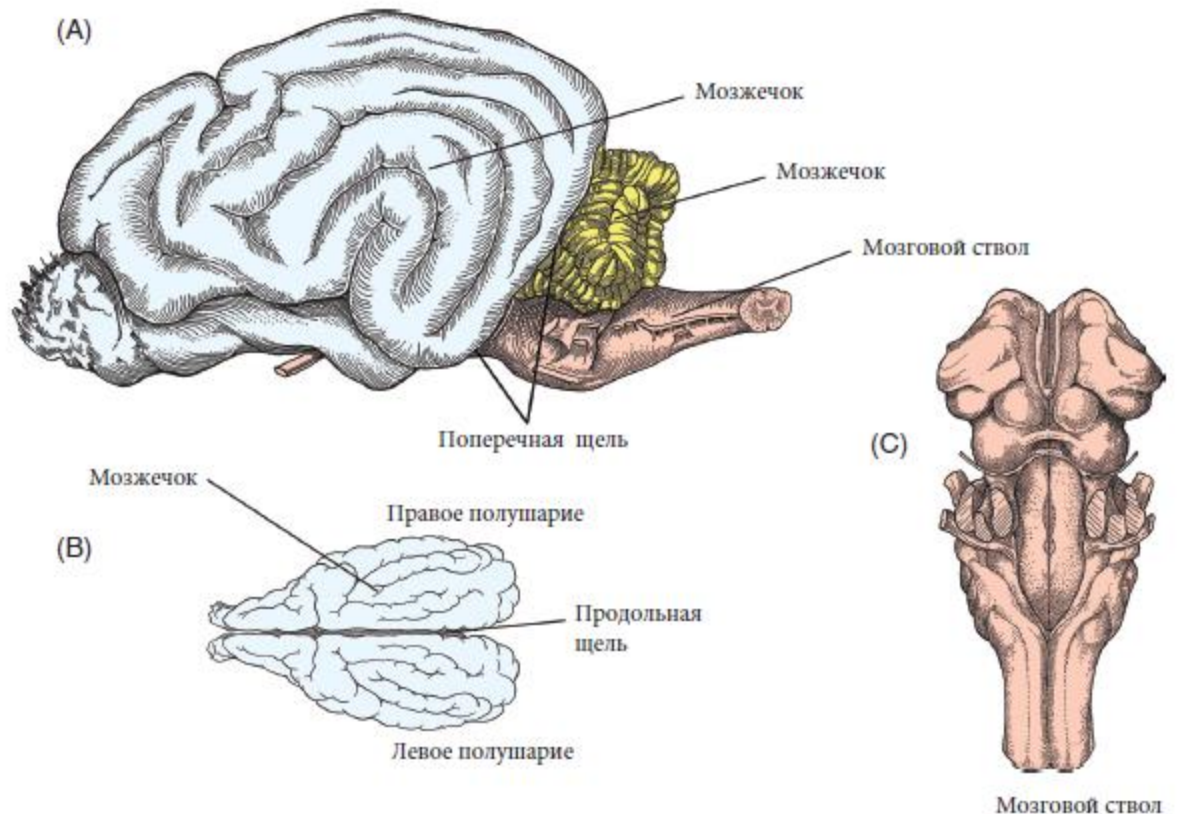


Рисунок 10-8. Деления головного мозга. (А) Вид слева сбоку. (В) Вид сверху. Головной мозг состоит из правого и левого полушарий головного мозга. (С) Верхний вид ствола мозга с удаленным головным мозгом и мозжечком.

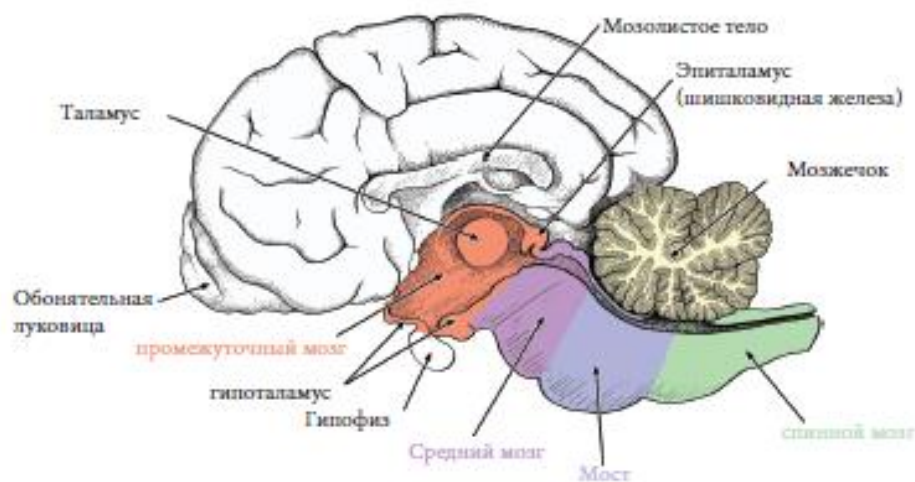


Рисунок 10-9. Срединный (среднесагиттальный) отдел головного мозга.

Кора обоих полушарий анатомически и функционально соединена массивным пучком аксонов - **мозолистым телом**. Эта структура позволяет двум половинам мозга обмениваться информацией и объединять ее. Глубоко в коре головного мозга находятся скопления подкоркового серого вещества, называемые **базальными ядрами** (более старый термин - *базальные ганглии*, не приветствуется, так как слово ганглии обычно относится к скоплению клеточных тел *вне ЦНС*). Базальные ядра важны для стимулирования и поддержания нормальной двигательной активности. У людей *хорея Сиденхама* и *болезнь Паркинсона* представляют собой двигательные нарушения, вызванные дегенерацией частей базальных ядер. Базально-ядерная болезнь у животных встречается редко. Ринэнцефалон, с эволюционной точки зрения, является одной из самых старых частей головного мозга. Он состоит из ряда вентральных и глубоких корковых структур, связанных в первую очередь с обонянием (нюхом). Ринэнцефалон имеет явные связи с частями мозга, которые контролируют вегетативные и эндокринные функции, эмоциональное поведение и память, и этот факт объясняет поразительное свойство запахов влиять на эти функции.

Промежуточный мозг. *Промежуточный мозг* происходит от переднего мозга. Таламус, эпителиамус, гипоталамус и третий желудочек входят в промежуточный мозг.

Таламус - важный ретрансляционный центр для нервных волокон, соединяющих полушария головного мозга со стволом головного мозга, мозжечком и спинным мозгом. **Эпителиамус**, расположенный позади таламуса, включает шишковидную железу, которая является эндокринным органом у млекопитающих. Его первичная секреция, **мелатонин**, важна для циркадных (суточных) ритмов и циклов сна. Кроме того, активность шишковидной железы, как представляется, важна для видов с сезонным репродуктивным циклом.

Гипоталамус, расположенный вентрально от таламуса, окружает вентральную часть третьего желудочка и включает множество ядер, которые участвуют в вегетативной деятельности и поведении. К вентральной части гипоталамуса прикреплен **гипофиз** или **мозговой придаток**, одна из самых важных эндокринных желез. Нейронные связи между гипоталамусом и гипофизом составляют критическую точку интеграции двух основных коммуникационных систем организма, нервной и эндокринной систем.

Средний мозг. *Средний мозг* или **мезенцефалон** лежит между промежуточным мозгом рострально и мостом каудально. Две ножки мозга и четыре холмика являются наиболее характерными чертами среднего мозга.

Две ножки мозга, также называемые основанием мозга (*crura cerebri*, единственное число *crus cerebri*), представляют собой большие пучки нервных волокон, соединяющих спинной мозг и ствол мозга с полушариями головного мозга. Эти ножки состоят в основном (но не исключительно) из нисходящих трактов моторных волокон.

Холмики (*corpora quadrigemina*) - это четыре небольшие шишки (*colliculus* в переводе с латинского означает небольшой холм) на дорсальной стороне среднего мозга. Они состоят из правого и левого **ростральных холмиков** и правого и левого **каудальных холмиков**. Ростральные холмики координируют определенные зрительные рефлексы, а каудальные холмики являются ретрансляционными ядрами для слуха.

Меденцефалон. *Средний мозг* включает **мозжечок** дорсально и **мост** вентрально. Мозжечок состоит из двух **латеральных полушарий** и среднего гребня, называемого **червем** из-за его сходства с ним. Поверхность мозжечка состоит из множества пластинок, называемых **листочками**. В мозжечке, как и в головном мозге, белое вещество занимает важное место, а серое вещество находится на периферии **коры мозжечка**. Мозжечок имеет решающее значение для точного определения времени и выполнения движений; он действует для плавности и координации мышечной активности.

Мост расположен вентрально от мозжечка, и на его поверхности видны **поперечные волокна**, которые образуют мост от одного полушария мозжечка к другому. Остальную часть моста составляют многие другие волокна и ядра черепных нервов.

Добавочный мозг. **Добавочный мозг** у взрослого человека становится **продолговатым мозгом**. Это черепное продолжение спинного мозга, от которого он произвольно отделяется на большом затылочном отверстии. Продолговатый мозг (часто называемый просто мозговым веществом) содержит важные вегетативные центры и ядра черепных нервов.

Желудочковая система. **Желудочки** мозга развиваются из просвета нервной трубки эмбриона (Рисунок 10-10). Правый и левый **латеральные желудочки** находятся в соответствующих полушариях головного мозга. Они сообщаются со срединным **третьим желудочком** посредством двух **межжелудочковых отверстий**. Третий желудочек окружен промежуточным мозгом. Он соединяется с **четвертым желудочком** через узкий **среднемозговой проток** (церебральный водопровод), проходящий через средний мозг. Четвертый желудочек между мозжечком вверху и мостом и мозговым веществом внизу сообщается с **субарахноидальным пространством**, окружающим ЦНС, через два **латеральных отверстия**.

Каждый желудочек имеет **сосудистое сплетение**, пучок капилляров, который выступает в просвет желудочка. Сплетение капилляров покрыто слоем эпендимных клеток, которые продолжают выстилающей оболочкой желудочков.

Сосудистое сплетение отвечает за формирование основной части спинномозговой жидкости (СМЖ), которая заполняет желудочковую систему и окружает ЦНС. Меньшее участие в этом образовании выполняет эпендима, выстилающая желудочки. СМЖ постоянно образуется, циркулирует и реабсорбируется в пространствах нервной системы; весь ее объем заменяется несколько раз в день.

Циркуляция спинномозговой жидкости начинается в двух боковых желудочках (где вырабатывается большая часть). Он течет через межжелудочковые отверстия в третий желудочек, затем через церебральный водопровод в четвертый желудочек и, наконец, через боковые отверстия в субарахноидальное пространство, где он окружает головной и спинной мозг. СМЖ реабсорбируется обратно в венозную кровь через особые виды мозговых оболочек, называемые **арахноидальными грануляциями**. Эти крошечные структуры выступают в наполненные кровью дуральные синусы (см. далее) и действуют как односторонние клапаны для возврата спинномозговой жидкости из субарахноидального пространства в венозную кровь. Реабсорбция спинномозговой жидкости является пассивной и обусловлена градиентом давления в арахноидальных грануляциях (т.е. более высокое давление спинномозговой жидкости в субарахноидальном пространстве приводит к попаданию спинномозговой жидкости в синус низкого давления).

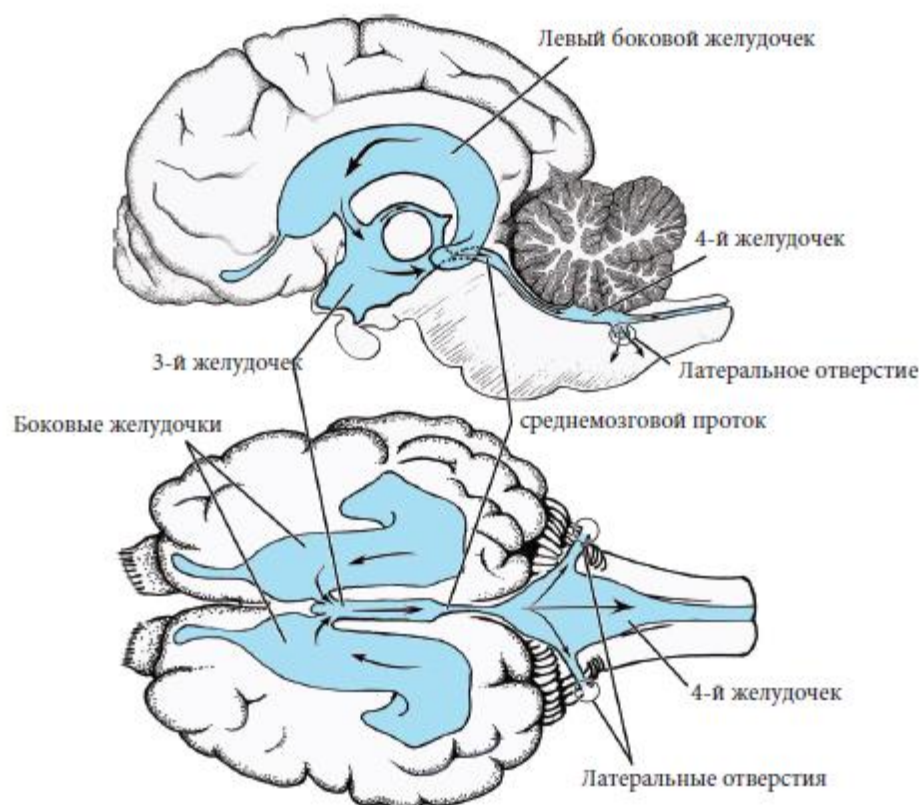


Рисунок 10-10. Желудочковая система головного мозга. Стрелки указывают направление потока спинномозговой жидкости, которая вырабатывается в желудочках и течет через латеральные отверстия в субарахноидальное пространство, окружающее головной и спинной мозг. Сверху - вид сбоку; снизу - вид сверху.

Любая обструкция спинномозгового кровообращения может повредить мозг, поскольку сосудистые сплетения производят спинномозговую жидкость независимо от давления в желудочковой системе. Накопление спинномозговой жидкости расширяет пораженные желудочковые пространства за счет нервной ткани, которая в результате может быть значительно сжата. Если это происходит во время развития (как это часто бывает, когда среднемозговой проток сформирован неправильно), голова может заметно увеличиться, а ткань головного мозга сильно сжаться. Это состояние называется *гидроцефалией*. У пожилого человека, у которого черепные кости полностью сформированы и срослись в швах, накопление спинномозговой жидкости не приводит к заметному увеличению головы; однако повышенное давление внутри свода черепа может серьезно повлиять на мозг внутри.

Оболочка головного мозга

Соединительнотканые оболочки головного и спинного мозга - это *оболочки головного мозга*. К ним относятся *мягкая мозговая оболочка*, *паутинная оболочка* и *твердая мозговая оболочка* от глубокого до поверхностного (Рисунок 10-11).

Мягкая мозговая оболочка самая глубокая из мозговых оболочек представляет собой тонкую оболочку, которая покрывает головной и спинной мозг, внимательно повторяя бороздки и впадины. Мягкая мозговая оболочка образует оболочку вокруг кровеносных сосудов и направляется вместе с ними в вещество ЦНС.

Средняя мозговая оболочка на эмбриологическом уровне возникает из того же слоя, что и мягкая мозговая оболочка, но отделяется от нее во время развития, так что между ними образуется пространство. Остатки их прежней связи у взрослого человека

принимают форму множества нитей соединительной ткани, проходящих между ними. Из-за паутинообразного вида этих нитей этот средний слой называется **паутинной оболочкой**, а соединительные нити - **арахноидальными трабекулами**. Пространство между двумя слоями, соединенное арахноидальными трабекулами, представляет собой **субарахноидальное пространство**. Оно наполнено СМЖ. Именно из этого пространства собирают СМЖ при проведении спинномозговой пункции.

На каудальном конце спинного мозга тонкий слой мягкой мозговой оболочки следует за тонкой нитью нервной ткани, **концевой нитью**, через позвоночный канал крестца, в итоге соединяясь с другими мозговыми оболочками, образуя соединительную ткань, называемую **каудальной связкой**. Это крепит каудальный конец спинного мозга на дне крестцового позвоночного канала (Рисунок 10-11).

Твердая мозговая оболочка - это внешнее твердое волокнистое покрытие ЦНС. Внутри свода черепа твердая мозговая оболочка тесно связана с внутренней частью костей черепа и, таким образом, выполняет роль надкостницы. Она также образует **серп большого мозга**, срединную серповидную складку, которая лежит в продольной щели и частично разделяет полушария головного мозга. Другая складка твердой мозговой оболочки - **намёт мозжечка** - проходит поперек мозжечка и большого мозга. В некоторых местах черепа твердая мозговая оболочка разделяется на два слоя, разделенных каналами, заполненными кровью. Эти **дуральные синусы** получают кровь из вен головного мозга и впадают в яремные вены. Они также являются местом реабсорбции спинномозговой жидкости через паутинные грануляции обратно в кровоток.

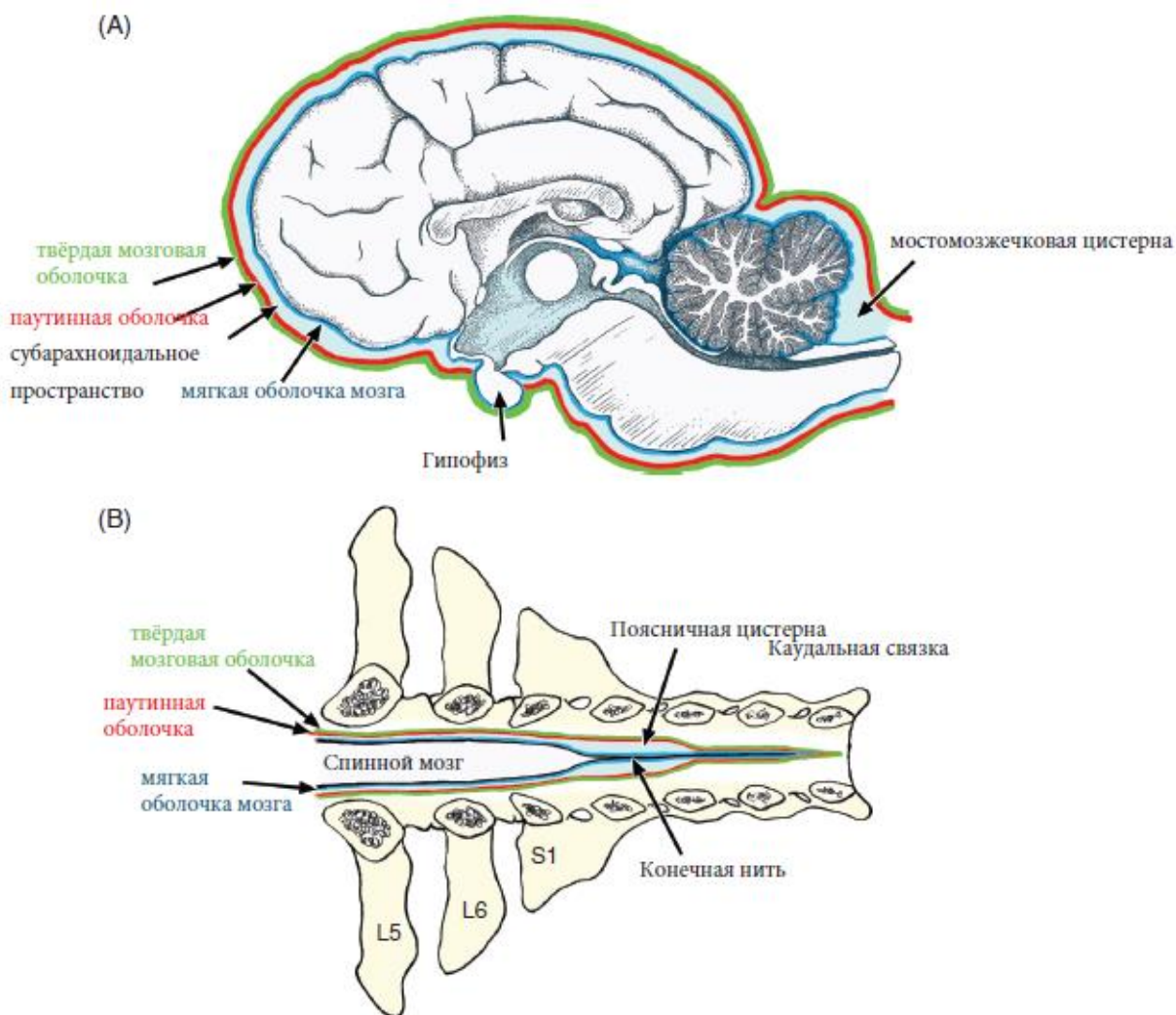


Рисунок 10-11. Оболочки головного мозга. (А) Черепные мозговые оболочки. (В) Спинные мозговые оболочки, изображенные на каудальном конце спинного мозга

крупного рогатого скота. Поясничная цистерна и мостомозжечковая цистерна представляют собой анатомические расширения субарахноидального пространства.

Мягкая мозговая оболочка и паутинная оболочка спинной мозговой оболочки такие же, как и внутри свода черепа. Однако твердая мозговая оболочка спинных мозговых оболочек отделена от надкостницы позвоночного канала заполненным жиром пространством - **эпидуральным пространством**.

Врачи и ветеринары вводят местные анестетики в эпидуральное пространство, чтобы произвести анестезию в каудальных частях тела. Эта процедура, **эпидуральная анестезия**, часто проводится при акушерских процедурах. Одним из распространенных способов применения является инъекция анестетика между первым и вторым каудальными позвонками быка в качестве средства для лечения выпадения матки, влагалища или прямой кишки.

Спинной мозг

Спинной мозг (Рисунок 10-12, 10-13 и 10-14) является каудальным продолжением продолговатого мозга. В отличие от головного мозга, серое вещество спинного мозга находится в центре спинного мозга, образуя на поперечном сечении форму бабочки. Волокнистые пути, белое вещество, окружают это ядро серого вещества. **Сегмент спинного мозга** определяется наличием пары спинномозговых нервов. Спинномозговые нервы образованы соединением дорсальных и вентральных корешков, которые объединяются как нерв в точке, где аксоны проходят через межпозвонковое отверстие. В шейном отделе спинномозговые нервы выходят в межпозвоночном отверстии краниально по отношению к позвонку с таким же номером (например, спинномозговой нерв C1, расположенный краниально к позвонку C1). Восьмой шейный спинномозговой нерв проходит между телами позвонков C7 и T1; после этого спинномозговые нервы выходят в межпозвоночном отверстии каудальнее тела позвонка с тем же номером (например, спинномозговой нерв T1 каудальнее T1 позвонка, спинномозговой нерв L5 каудальнее L5 позвонка и т. д.) (Рисунок 10-13).

Тела сенсорных нейрональных клеток представлены в скоплениях, называемых **ганглиями задних корешков**, латеральнее спинного мозга. Нейроны в этих ганглиях являются псевдоуниполярными, и они дают начало аксонам, которые входят в спинной рог спинного мозга, и другие аксоны, которые соединяются с моторными волокнами нейронов вентрального рога, чтобы стать **спинномозговым нервом**, простирающимся к периферии. Отростки, идущие от спинномозгового нерва к спинному мозгу, составляют задний корешок, который выполняет сенсорную функцию.

Передний корешок спинномозгового нерва состоит из моторных аксонов, которые возникают из нервных клеток в основном в вентральном роге спинного мозга. Задний и передний корешки соединяются, образуя спинномозговой нерв, расположенный рядом с межпозвонковым отверстием между соседними позвонками. Ганглий заднего корешка обычно очень близко расположен к соединению заднего и переднего корешков; его часто можно обнаружить прямо в межпозвоночном отверстии. В этом месте он подвержен сдавливанию, когда выступает межпозвоночный диск; в значительной степени именно это сжатие вызывает сильную электрическую боль, связанную с болезнью диска.

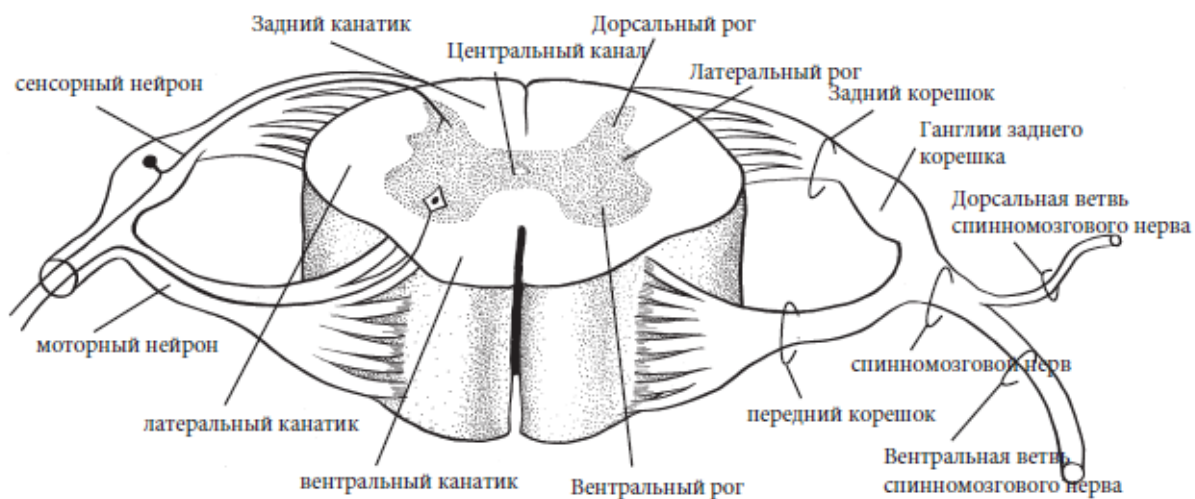


Рисунок 10-12. Поперечное сечение анатомии спинного мозга и спинномозговых нервов

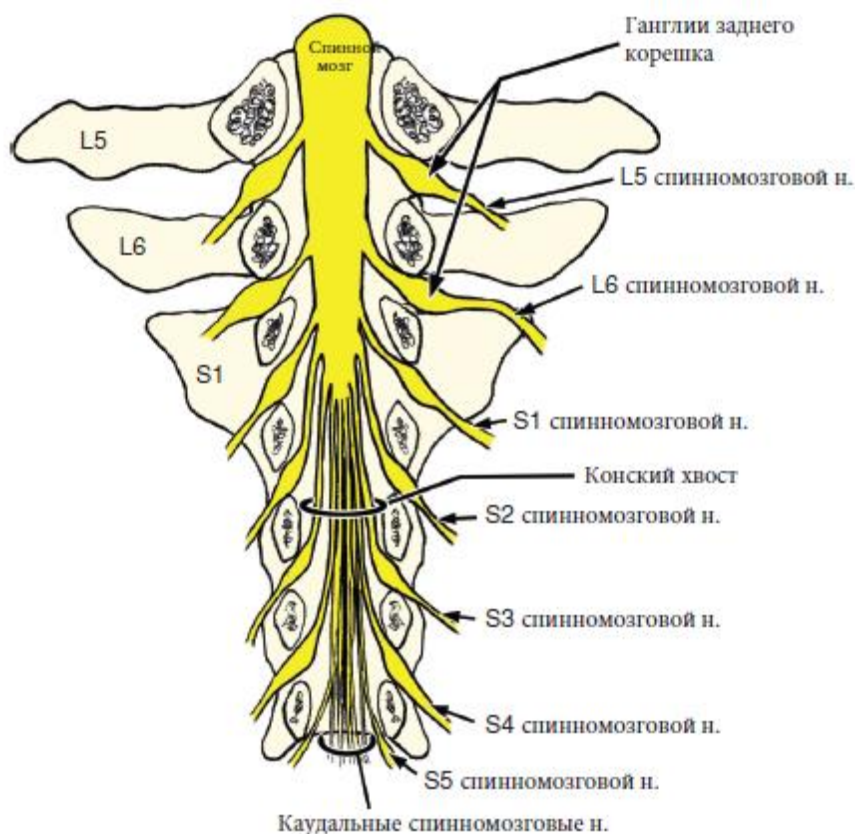


Рисунок 10-13. Каудальный конец спинного мозга крупного рогатого скота. Вид сзади с удаленными дугами позвонков, чтобы показать спинной мозг, нервные корешки и спинномозговые нервы (н.).

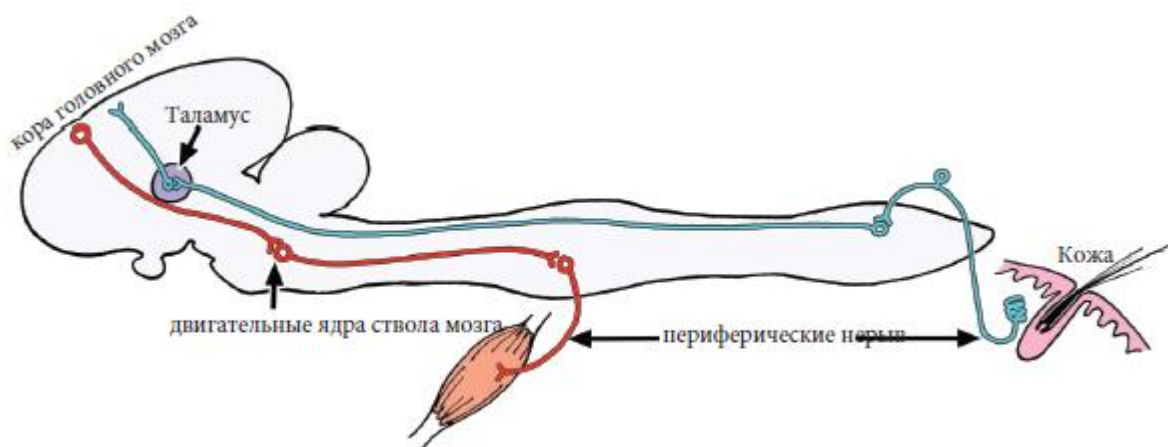


Рисунок 10-14. Схема осозательных сенсорных (синий) и произвольных моторных (красный) трактов головного и спинного мозга. Круги представляют тела нейронных клеток, а Y-образные формы - синаптические окончания.

По всей длине шейного, грудного и краниального отделов поясничного отдела спинного мозга сегмент спинного мозга и его спинномозговые нервы тесно связаны с позвонком того же номера, но в самой каудальной части позвоночного столба сегменты спинного мозга становятся короче, так что спинной мозг заканчивается перед концом позвоночного столба (на позвонках S1 – S2 у лошадей и жвачных, S2 – S3 у свиней). В результате формирующиеся корешки спинномозговых нервов каудального отдела спинного мозга становятся все длиннее, поскольку они проходят каудально в позвоночном канале, чтобы достичь своего соответствующего межпозвоночного отверстия. Это означает, что позвоночный канал каудальнее окончания спинного мозга содержит нервные корешки большей части крестцовых и всех каудальных спинномозговых нервов. Этот пучок нервных корешков называется **конским хвостом** в честь его сходства с хвостом лошади (Рисунок 10-13).

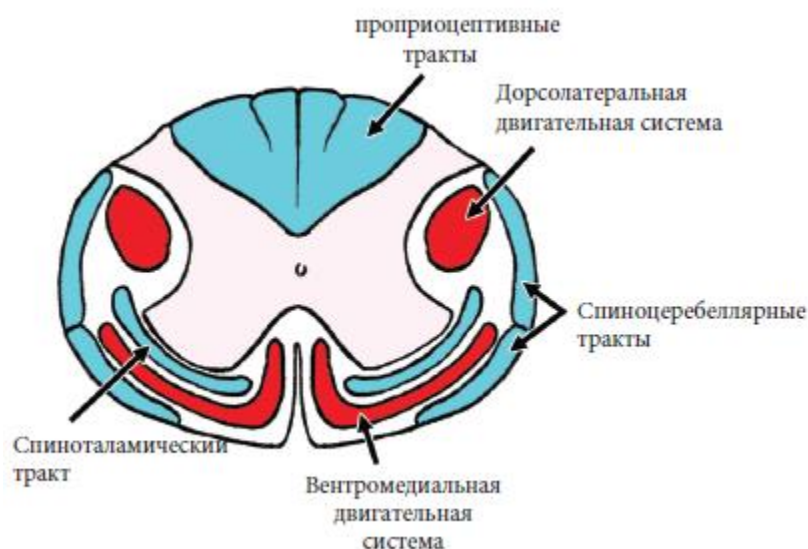


Рисунок 10-15. Поперечный разрез шейного отдела спинного мозга с примерным расположением основных сенсорных (синий) и моторных (красный) трактов.

Участки спинного мозга. Тракт - это связка функционально связанных аксонов в ЦНС. Тракты, несущие **сенсорную** информацию, являются **восходящими** трактами, тогда как те, которые передают **моторные** команды, являются **нисходящими**. Белое вещество спинного мозга, где находятся тракты, можно грубо разделить на три столба на каждой

половине спинного мозга: **задний канатик** (часто называемый **задний столб**), **боковой канатик** и **передний канатик** (Рисунок 10-12 и 10-15).

Сенсорные тракты. Тракты, несущие сенсорную информацию для сознательного восприятия, в итоге оканчиваются в сенсорных областях коры головного мозга после первой передачи через таламус (Рисунок 10-14). Однако не все ощущения отправляются в кору, поскольку они также могут использоваться для координации постуральных рефлексов, выступать промежуточным звеном для рефлексов или для управления вегетативным и эмоциональным поведением.

Задние канатики содержат афферентные тракты, несущие информацию о положении тела от суставов, сухожилий и мышц. Этот тип восприятия называется **проприоцепцией**. Повреждение этого пути приводит к нескоординированным и неточным движениям, так как кора головного мозга испытывает недостаток в некоторой информации, необходимой для внесения текущих корректировок в планирование и выполнение произвольных движений. Такое нарушение координации является **сенситивная атаксией**.

Проприоцептивная информация также поднимается по спинному мозгу по нескольким **спинномозжечковым трактам**, расположенным в боковых и передних канатиках. Как следует из названия, эти тракты направляются к мозжечку, где проприоцептивная информация используется в формировании произвольных движений для их точности и плавности.

Информация о боли передается по ряду отдельных трактов, но их часто объединяют под названиями **спиноталамический тракт** или **переднебоковая система**. Эта большая группа волокон находится в широкой полосе через латеральный и вентральный канатики. Некоторые из этих трактов заканчиваются в стволе головного мозга, где они выступают промежуточным звеном для определенных рефлексов, связанных с болезненными раздражителями. Другие устанавливают связи, которые предупреждают всю кору и вызывают негативное поведение. Также другие передаются непосредственно в те части коры головного мозга, которые создают сознательное восприятие болезненного раздражителя.

Как и информация о боли, восприятие прикосновения и температуры передается по множеству восходящих трактов. Некоторые из них находятся в спинных столбах, а другие - в переднебоковой системе.

Моторные тракты. Двигательные системы можно функционально разбить на две основные категории: вентромедиальную моторную систему, в основном расположенную в переднем канатике, и дорсолатеральную моторную систему, находящуюся в задней части бокового канатика. Движение, управляемое головным мозгом (в отличие от локальных рефлекторных дуг), может быть как произвольным и, следовательно, находится под контролем коры головного мозга (обычно косвенно; см. Рисунок 10-14), так и непроизвольным, как в случае больших изменений положения, возникающих рефлексорно от ствола мозга.

Вентромедиальная моторная система в первую очередь отвечает за активность осевых и проксимальных мышц конечностей, особенно разгибателей и антигравитационных мышц. Активность в трактах этой системы помогает в фазе опоры походки, когда конечности находятся в положении весовой нагрузки с разогнутыми суставами. Особого внимания заслуживает тракт вентромедиальной моторной системы - **латеральный вестибулоспинальный тракт**, начинающийся в области моста и продолговатого мозга.

Дорсолатеральная моторная система во многом дополняет вентромедиальную систему. Дорсолатеральные тракты, как правило, контролируют мышцы дистального отдела конечности, особенно сгибатели. Активность здесь наиболее важна в фазе сгибания или переноса конечности при отрыве конечности от земли и движении вперед

при сгибании. У четвероногих наиболее заметным трактом в дорсолатеральной моторной системе является **руброспинальный тракт**, который выходит из среднего мозга. У приматов, и особенно у людей, существенно хорошо развиты **кортикоспинальные тракты**, отходящие непосредственно от моторной коры головного мозга.

Периферическая нервная система

К ПНС относятся нервы и ганглии вне ЦНС. Ее цель – передача сенсорных данных до головного и спинного мозга, а также выполнение движений мышц и секреции желез через двигательные нервы.

Спинномозговые нервы

Как указывалось ранее, спинномозговые нервы выходят из позвоночного канала в межпозвонковых отверстиях. Первая пара шейных нервов выходит через боковые позвоночные отверстия атланта, а вторая пара - между атлантом (C1) и вторым позвонком (C2). Таким образом, существует восемь пар шейных нервов и только семь шейных позвонков. В грудном, поясничном и крестцовом отделах имеется такое же количество сегментов спинного мозга (и пар спинных нервов), что и позвонков в каждом отделе. Обычно пар каудальных нервов меньше, чем краниальных позвонков. У домашних копытных обычно встречается пять или шесть пар.

Спинной нерв образуется при слиянии заднего и переднего корешков, возникающих из спинного мозга. В этот момент соединенные сенсорные волокна заднего корешка и моторные волокна переднего корешка создают **смешанный нерв**, так как он имеет как сенсорные, так и моторные элементы (Рисунок 10-12).

Как только спинномозговой нерв выходит через межпозвонковое отверстие на периферию, он разделяется на **дорсальную ветвь** и **вентральную ветвь**. Обе эти ветви представляют собой смешанные нервы, поскольку каждая содержит как сенсорные, так и моторные волокна.

Как правило, дорсальные ветви спинномозговых нервов иннервируют строения (мышцы и кожу), которые расположены дорсальнее поперечных отростков позвонков. Вентральные ветви снабжают структуры вентрально поперечными отростками и большей частью верхних и нижних конечностей.

Спинномозговые нервы, как правило, иннервируют части тела в области, прилегающей к месту их выхода из позвоночного столба. Однако конечности снабжены сенсорными и моторными волокнами внутри запутанных спинномозговых нервов, известных как **сплетения**. Области спинного мозга, снабжающие сплетения, заметно больше в диаметре, потому что в них больше сенсорных и моторных нейронов, обеспечивающих скопления в конечностях. Эти увеличения называются **утолщениями**.

Плечевое сплетение. Каждая верхняя конечность снабжена **плечевым сплетением**, сетью нервов, происходящих от последних трех шейных и первого одного или двух грудных нервов (Рисунок 10-1 и 10-16А). Спинной мозг, связанный с плечевым сплетением, больше в диаметре, чем прилегающие части спинного мозга, и лежит в основном в пределах каудальных шейных позвонков; следовательно, его называют **шейным утолщением**.

От плечевого сплетения начинаются особые нервы, которые иннервируют мышцы верхней конечности и обеспечивают чувствительность одних и тех же общих участков кожи. В таблице 10-2 перечислены нервы, отходящие от плечевого сплетения, а также области и мышцы, отвечающие за каждое из них.

Пояснично-крестцовое сплетение. Правое и левое **пояснично-крестцовые сплетения** снабжают нервы соответствующими тазовыми конечностями (Рисунок 10-1 и 10-16В). Пояснично-крестцовые сплетения состоят из вентральных ветвей последних

нескольких поясничных и первых двух или трех крестцовых нервов. Видимое увеличение спинного мозга здесь называется **поясничным утолщением**. Описание нервов, отходящих от пояснично-крестцового сплетения, дается в таблице 10-3.

Черепные нервы

Классически описывается 12 пар **черепных нервов**, отходящих от мозга (Рисунок 10-17). Они обозначаются римскими цифрами от самого рострального (I) до самого каудального (XII). За исключением черепных нервов I (обонятельный) и II (зрительный), черепные нервы возникают из среднего мозга, моста и продолговатого мозга и в целом напоминают обычные спинномозговые нервы. Однако у них нет заметных задних и передних корешков, а некоторые из них являются строго моторными или сенсорными (в отличие от спинномозговых нервов, которые представляют собой смешанные нервы).

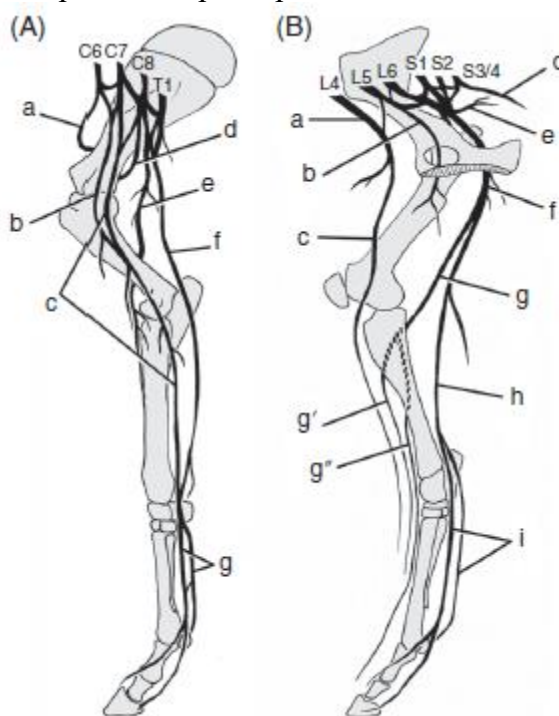


Рисунок 10-16. (А) Иннервация нервов (н.) верхней конечности лошади. а - надлопаточный н.; b - мышечно-кожный н.; c - срединный н.; d - подмышечный н.; e - лучевой н.; f - локтевой н.; g - срединный и латеральный ладонные н. (В) Иннервация нижних конечностей лошади. а - бедренный н.; b - запирающий н.; c - подкожный венозный н.; d - половой н.; e - ягодичный н.; f - седалищный н.; g - общий малоберцовый н.; g' - малоберцовый поверхностный н.; g'' - глубокий малоберцовый н.; h - большеберцовый н.; i - медиальный и латеральный подошвенные н.

Черепной нерв II, зрительный нерв, только внешне напоминает настоящий нерв ПНС. Его аксоны на самом деле представляют собой тракт ЦНС, покрытый мозговыми оболочками и миелином, обеспечиваемым олигодендроцитами. Характеристики и функции 12 черепных нервов даны в Таблице 10-4.

Таблица 10-2. Нервы плечевого сплетения

Нерв	Иннервированная мышца	Кожное распределение
Надлопаточный	Надостная и подостная	Нет чувствительных волокон
Грудной	Поверхностная грудная глубокая	Нет чувствительных волокон
Подлопаточный	Подлопаточная мышца	Нет чувствительных волокон
Кожно-мышечный	Двуглавая мышца плеча Клювовидно-плечевая Плечевая	Медиальная сторона переднего плеча, запястья; Краниомедиальная сторона пястной кости
Подмышечный	Малая и большая круглая Дельтовидная плечевая	Плечевая область
Лучевой	Трехглавая плечевая Локтевая Лучевой разгибатель запястья Общие и боковые разгибатели пальца Латеральная локтевая кость Косой разгибатель Супинатор	Краниолатеральная сторона предплечья
Локтевой	Локтевой сгибатель запястья Глубокий сгибатель пальца Внутренний миллиметр пальца (при наличии)	Каудальная сторона переднего плеча, краниолатеральная сторона пястной кости, пять/ступня
Срединный	Лучевой сгибатель запястья Поверхностный и глубокий сгибатель пальцев Круглый пронатор (при наличии)	Каудальная пясть, пясть/стопа
Грудоспинной	Широчайшая мышца спины	Нет чувствительных волокон
Латеральный грудной	Поверхностная фасция	Нет чувствительных волокон

Вегетативная нервная система

ВНС - это часть нервной системы, которая регулирует деятельность внутренних органов и других структур, которые обычно не находятся под произвольным контролем (Рисунок 10-18). Распространенное представление о ВНС как о моторном отделении периферической нервной системы игнорирует тот факт, что (1) сенсорные волокна из внутренних органов составляют большую часть волокон вегетативных нервов и (2) некоторые тракты и ядра ЦНС интегрируются и контролируют висцеральную деятельность. Тем не менее, для целей этого введения мы рассматриваем только периферические моторные компоненты ВНС. Это нервы, которые влияют на активность гладких мышц, сердечной мышцы и желез.

В соматической двигательной системе (произвольная мышечная система) клеточные тела нейронов, непосредственно иннервирующих мишень, находятся в сером веществе ЦНС, и телодендрии этих нейронов находятся в прямом контакте с мишенью. Двигательные нервы ВНС, напротив, состоят из серии из двух нейронов (Рисунок 10-19). У первого тело клетки находится в ЦНС, а его аксон простирается на периферию, где он синапсирует с телом клетки второго нейрона. Аксон второго нейрона контактирует с висцеральной мишенью. Из-за такого расположения двух нейронов вегетативные нервы

характеризуются наличием **вегетативных ганглиев**, периферических скоплений тел клеток вторых нейронов. Если взять за точку отсчета вегетативный ганглий, первый нейрон называется **преганглионарным**, а второй - **постганглионарным**.

Выход двигательного нерва ВНС связан с **гомеокинезом**, динамическим процессом регулирования внутренней среды для удовлетворения потребностей организма. Как следствие, конечность двигательного нерва ВНС функционально и анатомически разделена на две части. **Симпатический отдел** ВНС подготавливает организм к нагрузке, производя комбинацию физиологических изменений, которые увеличивают количество доступных молекул кровотока, приток крови к мышцам и систолический объем крови, одновременно снижая пищеварительные процессы. **Парасимпатический отдел** ВНС во многих отношениях противоположен симпатическому отделу. Парасимпатическая активность приводит к перевариванию и хранению молекул кровотока и приводит организм в состояние покоя. Описание физиологических действий этих двух отделов более полно дается в главе 11.

Таблица 10-3. Нервы пояснично-крестцового сплетения

Нерв	Иннервированные мышцы	Кожное распределение
Краниальный ягодичный	Средние и глубокие ягодичные, напрягатель широкой фасции	Нет чувствительных волокон
Каудальный ягодичный	Поверхностная ягодичная Части средней ягодичной, полусухожильная мышца, двуглавая бедренная мышца у лошади	Нет чувствительных волокон Медиальная сторона бедра
Бедренный	Портняжная мышца Четырехглавая мышца бедра Подвздошно-поясничная	Нет чувствительных волокон
Запирающий	Приводящая Тонкая Гребенчатая Наружная запирающая	
Седалищный	Полусухожильная и полуперепончатая Двуглавая мышца бедра Внутренняя запирающая Близнецовая Квадратная мышца бедра	Чувствительные волокна возникают из дистальных ветвей (малоберцовый и большеберцовый нервы)
Общий	Краниальная большеберцовая мышца	Дорсальная плюсневая кость и пясть/ступня
Малоберцовый	Длинный и латеральный разгибатель пальцев Третья малоберцовая мышца	
Большеберцовый	Икроножная Поверхностный и глубокий сгибатель пальцев Большая большеберцовая мышца Подколенная	Каудальное берцо, подошвенная плюсна, пясть/ступня

Симпатическая нервная система

Симпатические нервные волокна возникают из грудного и поясничного сегментов спинного мозга, поэтому симпатический отдел иногда называют **груднопоясничным отделом**. Преганглионарные симпатические нейроны имеют свои клеточные тела в небольшом **боковом роге** серого мозга спинного мозга между задним и передним рогами. Миелиновые аксоны этих волокон выходят через вентральный корешок, входят в спинномозговой нерв, а затем отходят от него на периферии к межпозвоночному отверстию и присоединяются к продольной цепи вегетативных ганглиев. По одной нити этих ганглиев лежит по обе стороны от позвоночника. Каждый получает преганглионарные волокна от спинномозговых нервов только в грудном и поясничном отделах, хотя сами цепи простираются от черепно-шейной области до наиболее каудальных частей позвоночного столба. Ганглии вместе с нервными волокнами, соединяющими их в продольном направлении, называются **симпатическим стволом**. Сами ганглии правильнее всего называть ганглиями симпатического ствола, хотя их еще называют **паравертебральными ганглиями** или **ганглиями симпатической цепи**. Здесь находятся клеточные тела многих постганглионарных симпатических нейронов. Из ганглиев симпатического ствола немиелиновые аксоны постганглионарных нейронов достигают своих мишеней через спинномозговые нервы либо через уникальные вегетативные нервы.

Преганглионарные аксоны симпатических нервов, нацеленные на внутренние органы брюшной полости, проходят через ствол без синапсов, становясь **внутренними нервами**, которые выступают в брюшную полость из симпатического ствола. Эти преганглионарные синапсы находятся на других симпатических ганглиях за пределами симпатического ствола. Эта вторая группа, вместе известная как **коллатеральные** или **превертебральные ганглии**, иногда связана с большими непарными артериальными ветвями брюшной аорты, в честь которых они обычно называются, или с конкретными органами-мишенями.

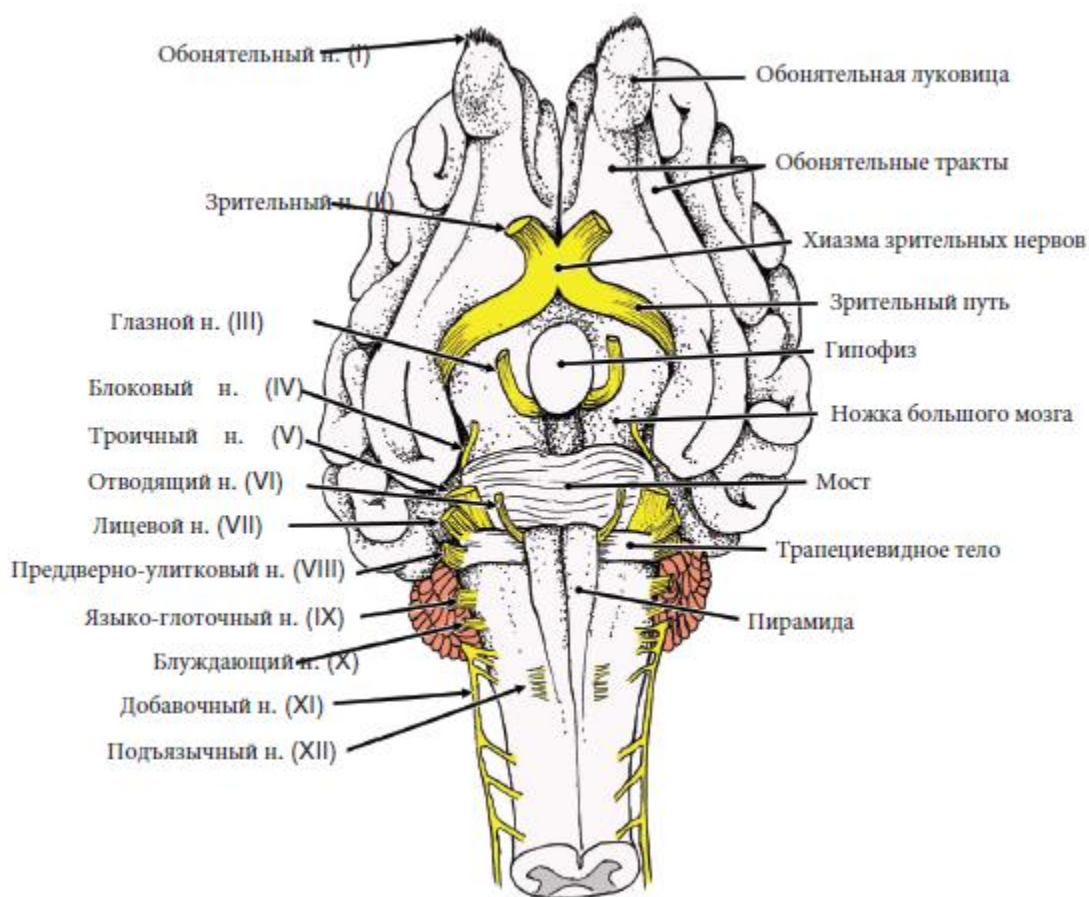


Рисунок 10-17. Вентральный вид головного мозга крупного рогатого скота. н. - нерв.

Тела симпатических преганглионарных клеток не лежат краниальнее грудного спинного мозга, поэтому симпатическая иннервация строения головы (например, радужная оболочка, потовые железы, слюнные железы) достигает своих мишеней путем перемещения краниально в правом и левом пучках волокон в вентральной части шеи. Это шейное продолжение симпатических стволов в грудной клетке. Эти преганглионарные симпатические волокна связаны в соединительнотканной оболочке с волокнами каждого блуждающего нерва (черепной нерв X); комбинированные волокна поэтому называют **вагосимпатическим стволом**, легко идентифицируемым дорсолатерально и параллельно трахее (дыхательное горло). Эти преганглионарные симпатические волокна в синапсе вагосимпатического ствола в **краниальном шейном ганглии** расположены вентральнее от основания черепа, и от этого ганглия распространяются постганглионарные волокна на железы и гладкие мышцы головы.

Таблица 10-4. Краткий обзор черепных нервов

Номер	Название	Вид	Начинается с	Функция и распределение
I	Обонятельный	Чувствительный	Обонятельная луковица	Обоняние (запах); слизистая оболочка носа
II	Зрительный	Чувствительный	Промежуточный мозг	Зрение; сетчатка
III	Глазодвигательный	Двигательный	Средний мозг	Двигательный нерв к экстраокулярным мышцам глаза; парасимпатическая иннервация сфинктера зрачка и цилиарных мышц

IV	Блоковый	Двигательный	Задний средний мозг Мост	Косая спинная мышца глаза
V	Тройничный	Смешанный		
	Глазная ветка	Чувствительный		Чувствительный нерв к глазу и дорсальной части головы
	Верхнечелюстное деление	Чувствительный		Чувствительный нерв к области верхней челюсти, полости носа, нёбу, верхним зубам
	Нижнечелюстное деление	Смешанный		Чувствительный нерв к языку, нижним зубам и челюсти; двигательный нерв к жевательным мышцам
VI	Отводящий	Двигательный	Продолговатый мозг	Латеральные мышцы, отводящие и втягивающие глазное яблоко
VII	Лицевой	Смешанный	Продолговатый мозг	Чувствительный нерв (вкусовые) к ростральной двух третей языка; парасимпатический нерв к слюнной и слезной железам; двигательный нерв к мускулам выражения лица
VIII	Преддверно-улитковый	Чувствительный	Продолговатый мозг	Слух (улитка) и чувство ускорения (вестибулярный отдел)
IX	Глоссофарингеальный	Смешанный	Продолговатый мозг	Чувствительный нерв (вкус) к каудальной трети языка; парасимпатический нерв к слюнным железам; двигательный нерв к глоточным мышцам
X	Блуждающий	Смешанный	Продолговатый мозг	Чувствительный нерв к слизистой оболочке глотки, гортани, большинству внутренностей; парасимпатический нерв к шейному отделу, грудным и большинству внутренних органов брюшной полости; двигательный нерв к мышцам глотки, гортани
XI	Добавочный	Двигательный	Продолговатый мозг и шейный отдел спинного мозга	Двигательный нерв к шейным, плечевым мышцам (например, трапецивидная)
XII	Подъязычный	Двигательный	Продолговатый мозг	Двигательный нерв к мышцам языка

Тела симпатических преганглионарных клеток не существуют каудальнее средней поясничной области, поэтому симпатическая иннервация к органам малого таза (прямая кишка и мочеполовые органы) поступает через правый и левый гипогастральные нервы, являющиеся продолжением каудальных частей симпатического ствола. Волокна *гипогастрального нерва (подчревного нерва)* смешиваются с парасимпатическими волокнами в диффузной сети вегетативных нервов на боковой поверхности прямой кишки, называемой *тазовым сплетением*.

Симпатическая иннервация надпочечников (см. Главу 11) уникальна тем, что преганглионарные симпатические волокна синапсируются непосредственно на хромоффинных клетках мозгового вещества надпочечников без промежуточного ганглия. Симпатическая стимуляция заставляет эту ткань выделять **катехоламины** (адреналин и норэпинефрин) в кровоток, вызывая широко распространенную, выраженную и длительную реакцию борьбы или бегства. Это физиологически важный участок, в котором система быстрой коммуникации тела (нервная система) объединяется с медленной, более длительной системой коммуникации тела (эндокринной системой).

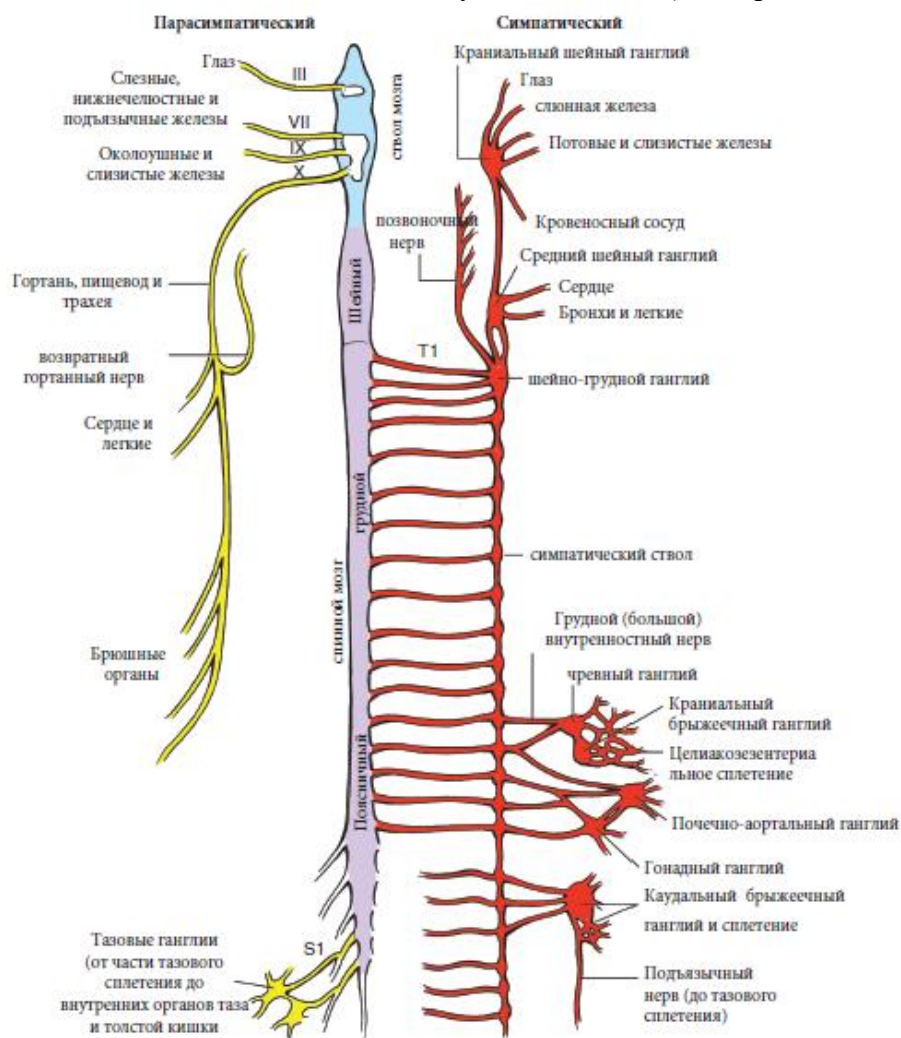


Рисунок 10-18. Вегетативная нервная система. Слева: парасимпатический отток (желтый) с черепными нервами III, VII, IX и X и крестцовыми сегментами спинного мозга, несущими парасимпатические волокна. Справа - симпатический отдел (красный). Грудной и краниальный поясничные сегменты участвуют в формировании симпатического ствола. Эти нервы двусторонние и для ясности показаны на этом чертеже только с одной стороны.

Парасимпатическая нервная система

Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы возникает из черепных нервов и крестцовых сегментов спинного мозга; по этой причине его иногда называют **краниосакральным отделом**. Волокна черепной части проходят через четыре черепных нерва: глазодвигательный (III), лицевой (VII), языкоглоточный (IX) и блуждающий (X) нервы. Первые три из них иннервируют парасимпатические волокна для пластичности мышц и желез головы. Блуждающий нерв иннервирует парасимпатические волокна во

внутренние органы грудной клетки и шеи и почти во все внутренние органы брюшной полости.

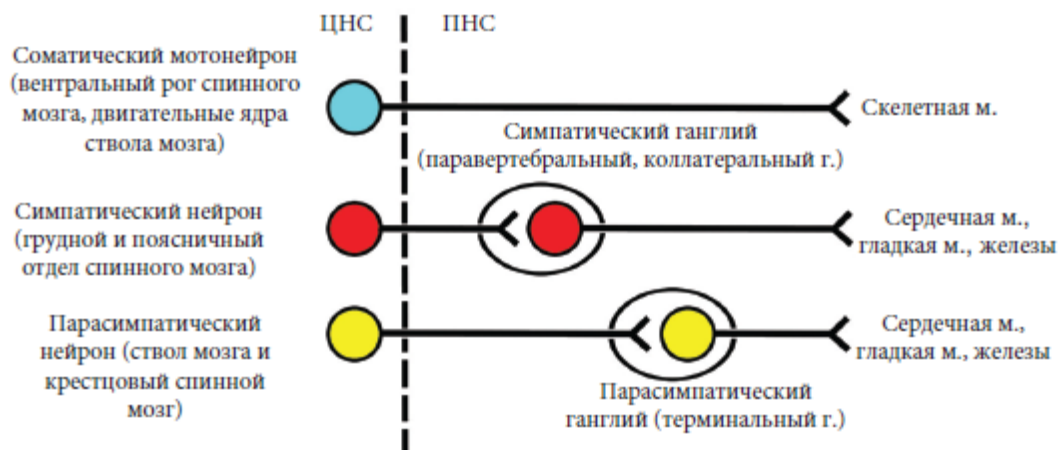


Рисунок 10-19. Сравнение соматической (произвольной) двигательной системы с висцеральной двигательной системой (вегетативной нервной системой). м. - мышца. г. - ганглий.

Каудальная часть пищеварительного тракта (включая поперечную ободочную кишку и область каудальной к ней) и внутренние органы малого таза иннервируются парасимпатическими волокнами из крестцовой части парасимпатической нервной системы. Эти тазовые волокна смешиваются с симпатическими нервами в этой области, образуя тазовое сплетение, сеть вегетативных волокон, лежащих на боковых стенках прямой кишки.

Как правило, синапсы между пре- и постганглионарными нейронами парасимпатического отдела возникают на стенках органов, которые они иннервируют, или внутри них. По этой причине эти ганглии часто называют **терминальными ганглиями**.

Кишечная нервная система

Нейроанатомы выделяют еще одно подразделение нервной системы - **кишечную нервную систему**. Это сеть двигательных и чувствительных нейронов в стенках желудочно-кишечного тракта и его добавочных желез (например, поджелудочная железа, печень). На активность кишечной нервной системы влияют парасимпатический и симпатический отделы ВНС, но система функционирует без внешнего импульса на внутренние органы. В стенках этих органов обнаруживаются две плотные сети нейронов. Первое, **подслизистое сплетение (Мейснера)**, находится глубоко во внутренней оболочке кишечника. Второе, **мизентерическое сплетение (сплетение Ауэрбаха)** находится в мышечном слое.

Обычно выход двигательного нерва ВНС контролирует общую активность внутренних органов, но в значительной степени внутренние нейроны кишечной нервной системы контролируют локальные изменения. Чувствительные нейроны контролируют локальное растяжение, химический состав содержимого кишечника и гормоны желудочно-кишечного тракта. Активность этих чувствительных нейронов стимулирует местные рефлекторные движения, опосредованные мотонейронами кишечной нервной системы. Таким образом, перистальтика кишечника, расширение местных кровеносных сосудов и секреция могут быть скорректированы для удовлетворения непосредственных локальных потребностей пищеварения, в то время как **общее** поведение желудочно-кишечного тракта координируется с помощью импульсов ВНС.

Физиология нервной системы

Функциональные области нейрона

Физиология нервного импульса

Скорость проводимости и миелинизация

Синаптическая передача

Нейромедиаторы

Нейронное управление скелетной мускулатуры

Рефлексы, включающие сокращение скелетной мускулатуры

Произвольное движение

Физиология вегетативной нервной системы

Управление деятельностью вегетативной нервной системы

Вегетативные нейромедиаторы и их рецепторы

Регенерация и восстановление нервной системы

Цели обучения

- Дать определение и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Уметь подробно описывать события, связанные с созданием и распространением потенциала действия. Уметь графически обрисовать потенциал действия и объяснить, какие события производят каждую часть графика.
- Объяснить анатомию и роль миелинизации в распространении потенциала действия.
- Описать анатомию синапса и объяснить события, которые приводят к синаптической передаче.
- Назвать наиболее распространенные нейромедиаторы; описать их местонахождения и их основные действия.
- Уметь рисовать и объяснять части типичной рефлекторной дуги.
- Уметь объяснить природу мультисинаптической рефлекторной дуги и указать, чем она отличается от большинства рефлексов.
- Объяснить, как сознательное желание двигаться распространяется на мышцы.
- Описать роль мозжечка в произвольных движениях.
- Описать и уметь иллюстрировать висцеральную моторную систему и предсказывать действия парасимпатического и симпатического импульса на органы, на которые они направлены.
- Определить нейромедиаторы и рецепторы, обнаруженные в синапсе вегетативного ганглия, между симпатическими нейронами и их мишенями, а также между парасимпатическими нейронами и их мишенями.
- Объяснить отличие регенерации аксонов в ПНС от регенерации в ЦНС.

Функциональные области нейрона

Напомним из рисунков 10-2 и 10-3, что у нейронов есть тела клеток с отходящими от них отростками. Одно из этих клеточных расширений является аксоном, а все остальные считаются дендритами. За исключением псевдоуниполярных нейронов в периферической нервной системе (ПНС), дендриты и тело клетки представляют собой **рецептивную зону** нейрона, где он получает информацию от других нейронов. Аксон - это **проводящая зона** нейрона, где специальные ионные каналы в мембране аксона позволяют быстро проводить

волну деполяризации (потенциал действия) до телодендриона, где она инициирует шаги, ведущие к синаптической передаче информации в мишеневидные клетки (Рисунок 11-1).

Физиология нервных импульсов

Нервы быстро передают информацию от одного участка тела к другому посредством потенциалов действия, распространяющихся вдоль аксонов нейронов внутри нервов. Генезис мембранного потенциала покоя и развитие потенциалов действия и их распространение подробно описаны в главе 2 и только кратко рассматривается здесь.

Конкретный мембранный потенциал покоя нейронов зависит от: (1) **электрогенного насоса Na^+-K^+-ATP или Na^+-K^+** , который перемещает ионы калия (K^+) внутрь клетки и ионы натрия (Na^+) из клетки; (2) **Калиевый потенциал-управляемый канал («утечки»)** в клеточной мембране; и (3) наличие больших отрицательно заряженных молекул внутри клетки (Рисунок 11-2). Совокупный эффект этих сил состоит в том, что внутренняя часть клетки более негативна, чем ее внешняя.

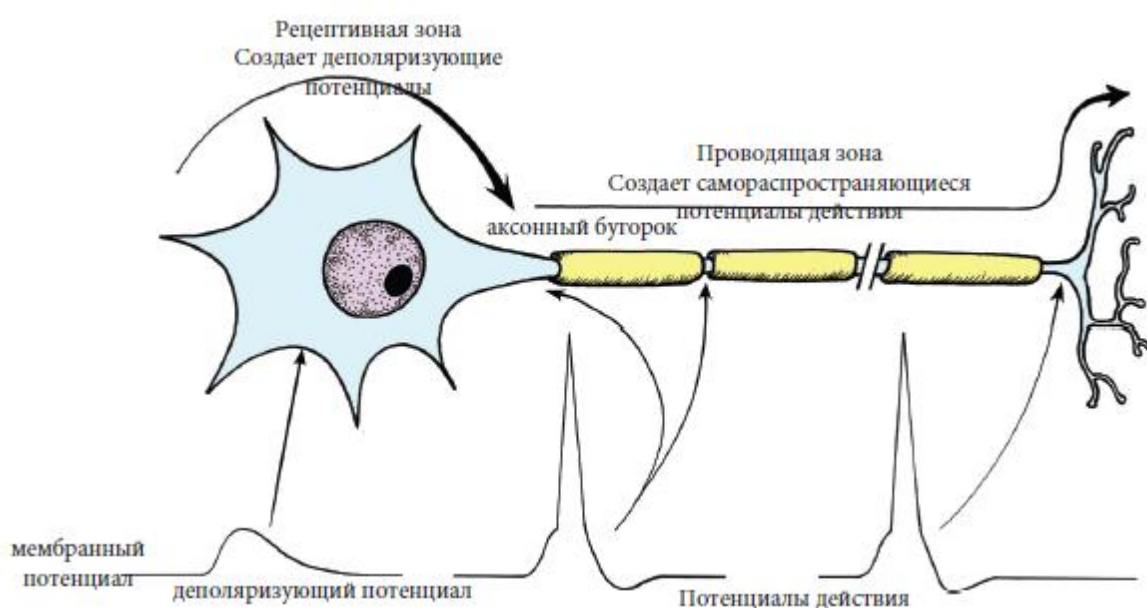


Рисунок 11-1. В рецептивную зону нейрона входят тело клетки и дендриты. Синапс других нейронов проходит на этой части нейрона. Изменения мембранного потенциала в результате этого импульса пропорциональны силе раздражителя; другими словами, изменение - это деполяризующий потенциал. Проводящей зоной нейрона является его аксон (и телодендрион). Изменения мембранного потенциала здесь являются потенциалами действия. Эти сигналы всегда имеют одинаковую степень поляризации и при инициировании будут двигаться вдоль аксона, не теряя своей силы.

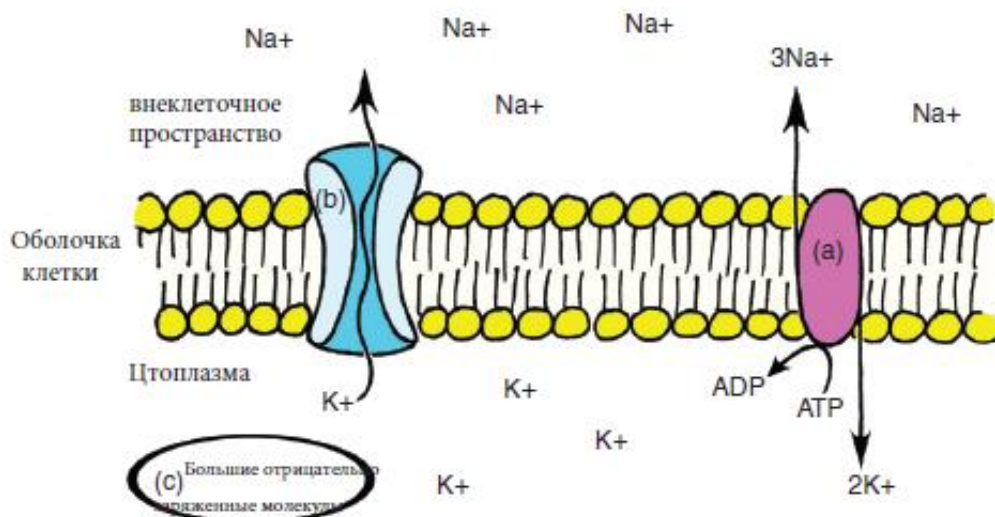


Рисунок 11-2. Клеточная мембрана нейрона в состоянии покоя поляризуется за счет разделения зарядов. (а) Положительно заряженные ионы натрия активно откачиваются из нейрона в обмен на ионы калия (в соотношении 3Na на 2K). (b) Ионы калия медленно выходят из нейрона в результате их электрических и химических градиентов. (c) Большие молекулы с большим количеством отрицательных зарядов захватываются внутри клетки, так как они слишком велики, чтобы пересечь мембрану.

Передача сигналов между нейронами обычно включает временное изменение проницаемости клеточной мембраны для ионов. Например, когда белковые каналы, которые позволяют иону натрия проходить через них, открываются, натрий входит в клетку в результате ее химических и электрических градиентов; этот приток положительных ионов деполяризует (делает менее отрицательными) внутреннюю часть нейрона. В рецептивной зоне это происходит в локализованных областях клеточной мембраны из-за сигналов от других нейронов пропорционально силе сигнала, так называемый **деполяризующий потенциал**. Эти виды деполяризации распространяются лишь на небольшое расстояние от места, где они возникают, и тем слабее, чем дальше они распространяются.

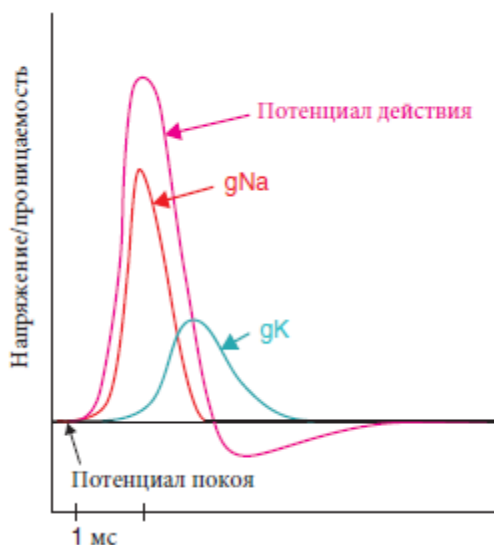


Рисунок 11-3. Изменение проницаемости для натрия и калия при потенциале действия нейрона. g_{Na} - проводимость по натрию; g_{K} - проводимость по калию. Ранний приток натрия (g_{Na}) запускает самую крутую часть деполяризации потенциала действия. Поток натрия начинает снижаться, а проводимость калия (g_{K}) увеличивается. Отток калия

вносит значительный вклад в возвращение мембраны в ее гиперполяризованное состояние покоя.

Однако на стыке аксона с телом клетки на **бугре аксона** деполяризация имеет другое действие. Именно здесь начинается **потенциал действия** - большая самораспространяющаяся волна деполяризации.

Мембрана аксонного бугра и аксона содержит **натриевые потенциал-управляемые каналы**. Эти каналы закрываются при нормальном мембранном потенциале покоя, но быстро открываются, когда мембранный потенциал деполяризуется до порогового напряжения. Это открытие приводит к движению внутрь натрия и большой быстрой деполяризации мембраны (Рисунок 11-3). На пике потенциала действия (максимальная деполяризация) натриевые каналы закрываются и открываются дополнительные калиевые потенциал-управляемые каналы. Закрывание натриевых каналов и выход дополнительного калия **реполяризует** мембрану. Быстрый выход калия вызывает небольшую **постгиперполяризацию** (более отрицательную, чем нормальный потенциал покоя) до тех пор, пока условия покоя не могут быть восстановлены (Рисунок 11-3).

Когда на аксоне нейрона возникает потенциал действия, мембранный потенциал близлежащих областей деполяризуется из-за локального движения заряда. Это приводит к тому, что натриевые каналы в прилегающей области достигают своего порогового напряжения, и в этих смежных областях создаются события потенциала действия. Это снова оказывает влияние на другие области, и, таким образом, потенциалы действия могут распространяться вдоль аксонов (Рисунок 2-16). Распространение обычно происходит только в одном направлении, прежде всего потому, что натриевые каналы, в которых только что возник потенциал действия, на короткое время нечувствительны или **рефрактерны** к другому раздражителю. Этот рефрактерный период характерен для нормальных натриевых каналов; рефрактерный период не допускает распространение потенциала действия обратно «вверх» по аксону (обратно к телу клетки), но он краток, так что аксон способен передавать потенциалы действия с высокой частотой.

Скорость проводимости и миелинизация

Как описано в главе 10, аксоны нейронов могут быть немиелиновыми или миелиновыми. Немиелиновые аксоны имеют натриевые потенциал-управляемые каналы по всей их клеточной мембране, и, таким образом, распространение потенциалов действия вдоль немиелиновых аксонов происходит так, как описано выше. Такие аксоны относительно медленны в проводимости, поскольку каждая часть мембраны должна пройти этапы деполяризации и реполяризации во время распространения потенциала действия вдоль аксона.

Для более быстрой проводимости нервная система позвоночных использует **миелин** - жировую оболочку, которая является хорошим изолятором против ионных потоков. Каждая клетка, которая образует миелин (шванновские клетки в ПНС и олигодендроциты в центральной нервной системе [ЦНС]), занимает около 1 мм вдоль аксона. Небольшая щель - **перехваты Ранвье** - возникает на стыке между миелиновыми оболочками и именно здесь преимущественно сконцентрированы натриевые потенциал-управляемые каналы. Следовательно, ток, создаваемый деполяризацией аксональной мембраны, распространяется от узла к узлу, инициируя потенциал действия только в этих ограниченных участках и эффективно перескакивая промежуточную мембрану, покрытую миелином. Так как это аналогично прыжку с одного узла на другой, это называется **скачущей проводимостью** (от латинского saltare, прыгать) (Рисунок 11-4). Этот тип проводимости способствует увеличению скорости проведения импульса в миелиновых аксонах.

Скорости проводимости аксонов также зависят от их диаметра. Аксоны большого диаметра распространяют потенциалы действия с более высокими скоростями, чем аксоны малого диаметра, потому что большие аксоны имеют меньшее внутреннее сопротивление потоку тока. Самые большие (до 20 мкм в диаметре) волокна с наиболее высоким миелиновым покрытием достигают скорости проводимости 250 миль в час (130 м/с). При такой скорости импульс может пройти 6 футов примерно за 16 мс. Наименьшие немиелиновые волокна тела диаметром около 0,5 мкм проводят со скоростью всего около 20 дюймов в секунду (0,5 м/с).

Самые быстрые проводящие аксоны - в одной общей системе - аксоны А-альфа - в нервной системе передают сенсорные данные о проприоцепции (положении тела) и двигательные команды произвольным мышцам. Самые медленные аксоны - аксоны С - передают данные о глубокой висцеральной боли.

Синаптическая передача

Синапсы - это особые соединения, где данные передаются между нейронами или между нейроном и клеткой или клетками, которые он иннервирует. Между нейронами нервной системы обнаруживаются два общих типа синапсов, электрические и химические, причем химические синапсы более распространены. Электрические синапсы - это, по сути, щелевые соединения (см. Рисунок 2-10) между клеточными мембранами соседних нейронов, которые обеспечивают ионный обмен.

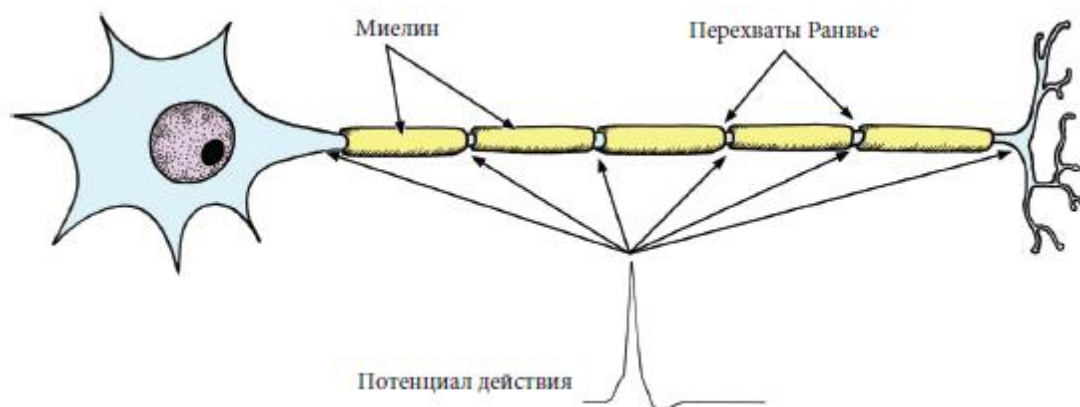


Рисунок 11-4. Распространение потенциала действия в миелиновом аксоне за счет скачущей проводимости. После возникновения на бугре аксона потенциалы действия «прыгают» от узла к узлу вдоль аксона.

Обмен информацией в химических синапсах влечет за собой высвобождение химического **нейромедиатора** из одного нейрона (описываемого как **пресинаптический нейрон**), который затем влияет на поведение другого нейрона (**постсинаптического нейрона**) или другой клетки-мишени (Рисунок 11-5). Когда потенциал действия достигает конечного конца пресинаптического нейрона, изменение мембранного потенциала отвечает за открытие кальциевых потенциал-управляемых каналов. Концентрация кальция в клетке ниже, чем концентрация кальция во внеклеточной жидкости, поэтому поток кальция будет проходить через открытые каналы в клетку вниз по градиенту концентрации. Увеличение внутриклеточного кальция в терминальном конце пресинаптического нейрона запускает сложную серию событий, кульминацией которых является высвобождение нейромедиаторов, хранящихся в секреторных пузырьках пресинаптического нейрона. Обычно отдельный нейрон содержит везикулы только с одним основным нейромедиатором, но большинство нейронов выделяют различные химические посредники, которые влияют на поведение постсинаптической клетки.

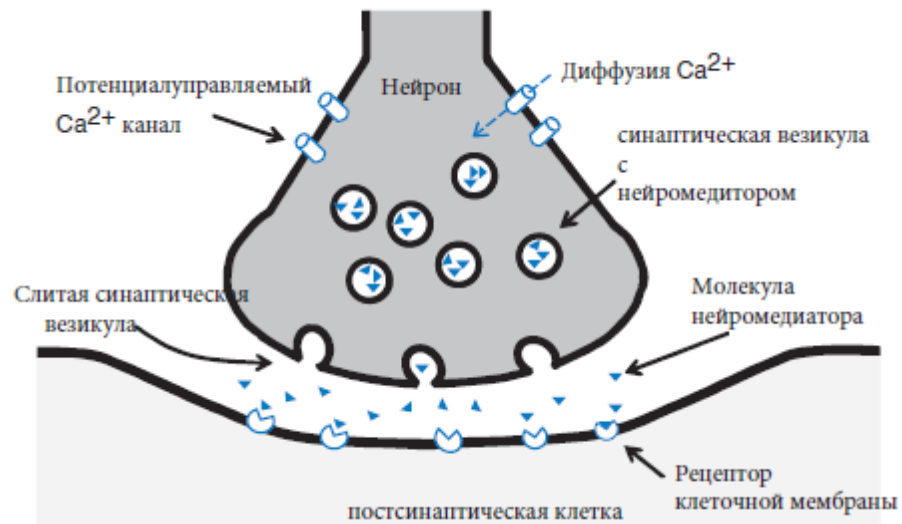


Рисунок 11-5. Краткое описание событий, связанных с синаптической передачей. Возникаемый потенциал действия приводит к открытию потенциал-управляемых кальциевых каналов. Поступление кальция способствует слиянию синаптических пузырьков, которые высвобождают нейромедиатор. Нейромедиатор диффундирует к постсинаптической клеточной мембране и связывается со своим рецептором клеточной мембраны.

Клеточные мембраны пресинаптических и постсинаптических нейронов (или других клеток-мишеней) не находятся в прямом контакте. Существует небольшое, но отчетливое разделение, и пространство между ними - *синаптическая щель*. Нейромедиаторы, выделяемые пресинаптическим нейроном, должны диффундировать через синаптическую щель, чтобы оказывать свое влияние на постсинаптические клетки. Однако эта диффузия происходит почти мгновенно из-за очень небольшого размера щели (в среднем 20 нм, или около одной миллионной дюйма).

Нейромедиаторы связываются с рецепторами клеточных мембран на постсинаптических клетках. В синапсах между нейронами связывание чаще всего изменяет проницаемость постсинаптической мембраны для ионов (прямо или косвенно через вторичные посредники), что, в свою очередь, вызывает изменение мембранного потенциала постсинаптического нейрона. Синапсы и нейромедиаторы, которые деполяризуют постсинаптический нейрон, являются *возбуждающими синапсами* и *возбуждающими нейромедиаторами*, в то время как синапсы и нейромедиаторы, которые *гиперполяризуют* постсинаптический нейрон, являются *тормозящими*.

Обычно возбуждающие нейромедиаторы вызывают деполяризацию мембраны, увеличивая проницаемость мембраны для натрия, что позволяет этому положительному иону следовать за своей концентрацией и электрическими градиентами, перемещаясь внутрь клетки.

Тормозящие нейромедиаторы вызывают *гиперполяризацию* мембраны, увеличивая проницаемость мембраны для калия (положительный ион, который будет вытекать из клетки) или хлорида (отрицательный ион, который будет течь в клетку). Это делает внутреннее пространство клетки более отрицательным, гиперполяризация клеточной мембраны снижает возбудимость постсинаптической клетки.

Количество возбуждающего нейромедиатора, высвобождаемого одним потенциалом действия в одном пресинаптическом нейроне, является постоянным. Однако, как правило, также обычно недостаточно деполяризации постсинаптического нейрона до порогового напряжения, при котором может быть вызван другой потенциал действия. Следовательно, чтобы достичь порогового напряжения в постсинаптическом нейроне, изменение напряжения, производимое несколькими событиями единичного потенциала действия

должны складываться или **суммироваться**. Суммация подразделяется на **пространственную или временную** (Рисунок 11-6).

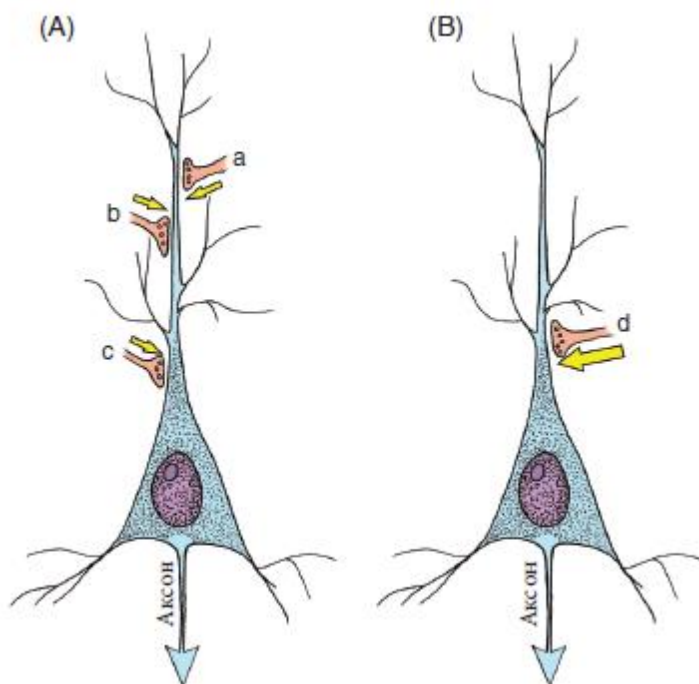


Рисунок 11-6. (А) Пространственная суммация. Каждый из нескольких синапсов (от а до с) срабатывает одновременно, и аддитивные эффекты каждого синапса доводят постсинаптический нейрон до порога. (В) Временная суммация. Повторяющееся быстрое срабатывание одного синапса (d) обеспечивает достаточную деполяризацию для доведения постсинаптического нейрона до порога.

Пространственная суммация происходит, когда одновременное или почти одновременное высвобождение нейромедиатора происходит более чем в одном синапсе на постсинаптическом нейроне, и их совокупное воздействие приводит постсинаптический нейрон к пороговому значению. Пространственная суммация возможна, потому что тела нейронных клеток обычно содержат сотни или даже тысячи пресинаптических нейронов.

Временная суммация происходит, когда один пресинаптический нейрон многократно и быстро высвобождает нейромедиатор до потери действия каждого отдельного высвобождения. Когда происходит эффективная суммация, дополнительных эффектов множественных высвобождений достаточно, чтобы создать потенциал действия в постсинаптическом нейроне.

После того, как нейромедиатор высвободился и оказал влияние на постсинаптический нейрон, его необходимо удалить, чтобы предотвратить непрерывную стимуляцию постсинаптического нейрона. Специальные механизмы, с помощью которых нейромедиаторы удаляются из нервных синапсов, различаются в зависимости от нейромедиаторов. Однако, как правило, это может быть любой один или комбинация следующего: (1) ферменты в области синапса разрушают нейромедиатор; (2) клеточные мембранные транспортные системы поглощают нейромедиатор; или (3) нейромедиатор диффундирует из области синапса. Первые два из них являются наиболее важными механизмами, с помощью которых заканчивается синаптический сигнал.

Большой и важный класс инсектицидов, известных как органофосфаты, действует, подавляя распад нейромедиатора ацетилхолина (АЦХ) в синапсах, которые его используют. Это продлевает действие АЦХ, нарушая нормальную нейротрансмиссию и в конечном итоге убивая насекомое. Органофосфаты иногда используются для лечения блох, вшей и других внешних паразитов на животных. Поскольку нервная система

млекопитающих также использует АЦХ (см. далее), органофосфаты могут вызывать признаки отравления у людей и животных по одному и тому же механизму.

Как описано ранее, один нейрон и его дендриты содержат несколько синаптических соединений и получают синаптический сигнал от нескольких пресинаптических нейронов, поэтому один нейрон может получать импульсы из нескольких источников. Эта схема или построение описывается как **конвергенция** (Рисунок 11-7). **Дивергенция** противоположна: каждый аксон разветвляется, так что синаптические связи устанавливаются со многими нейронами (Рисунок 11-7). Эти схемы построения позволяют широко распределять информацию по нейронной сети (дивергенция) или позволяют сосредоточить внимание нескольких источников информации на одном нейроне для получения усредненного ответа (конвергенция). Это очень простые иллюстрации того, как организация нейронных сетей может способствовать обработке и интеграции информации. Например, один нейрон может одновременно стимулироваться возбуждающими и тормозящими нейромедиаторами от разных пресинаптических нейронов (конвергентная сеть). Свойство пространственной суммации позволяет нейрону, получающему эти комбинированные импульсы, интегрировать различные раздражители и соответствующим образом реагировать.

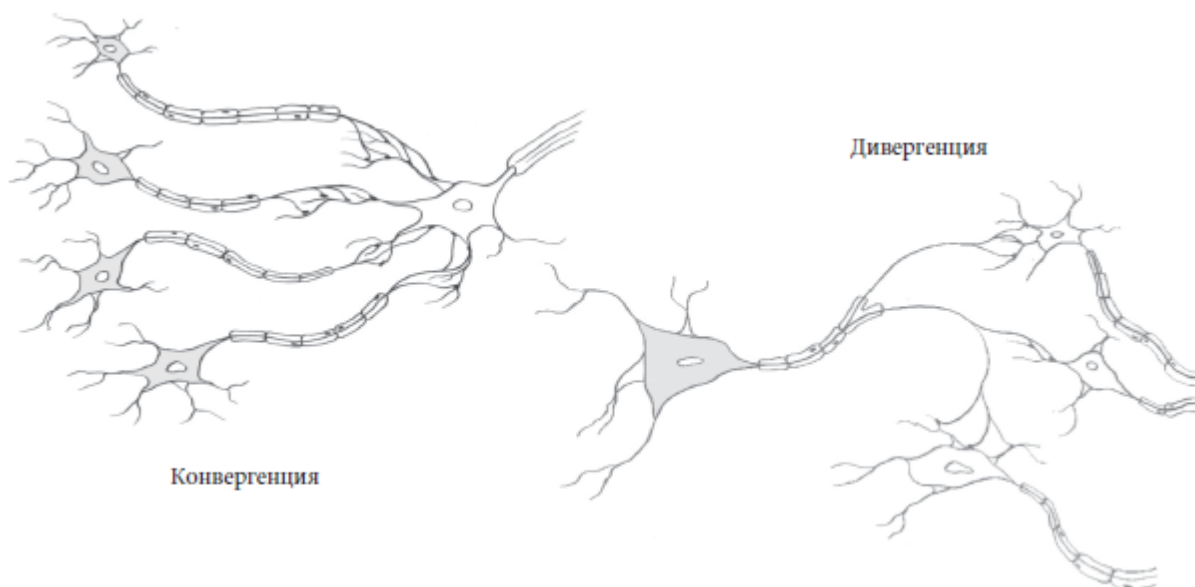


Рисунок 11-7. Сходимость и расхождение в нейронных сетях.

Нейромедиаторы

Большинство нейромедиаторов можно классифицировать как «маленькие молекулы» (из которых несколько важных молекул являются модифицированными аминокислотами) или полипептиды. Хотя было показано, что до сотни молекул функционируют как нейромедиаторы, небольшое их количество особенно широко распространено в нервной системе и требует отдельного рассмотрения (Таблица 11-1).

Ацетилхолин или **АЦХ** представляет собой нейромедиатор, высвобождаемый в нервно-мышечном соединении скелетных мышц и некоторыми периферическими нейронами вегетативной нервной системы, и обнаруживается во многих синапсах по всей центральной нервной системе. Нейроны, рецепторы и синапсы, использующие АЦХ, считаются **холинергическими**. В холинергических синапсах обнаружены два основных класса холинэргических рецепторов, **никотиновые** и **мускариновые**. Никотиновые рецепторы (часто сокращенно nAChR) представляют собой ионные каналы, управляемые лигандом, что означает, что они открывают ионный канал, когда связываются со своим нейромедиатором («лигандом»). При связывании АЦХ nAChR всегда возбуждает постсинаптическую мембрану. Мускариновые рецепторы (mAChR) связаны с множеством

белков вторичного посредника внутри клетки и в зависимости от подтипа могут быть возбуждающими или тормозящими. В холинергических синапсах фермент **ацетилхолинэстераза** отвечает за быстрое разложение АЦХ и, таким образом, прекращение его действия.

Норэпинефрин - нейромедиатор, используемый многими периферическими нейронами в симпатическом отделе вегетативной нервной системы (ВНС) и в синапсах в определенных участках ЦНС. Пресинаптические нейроны и синапсы, использующие норэпинефрин, описываются как **адренергические**, и этот термин также применяется к рецепторам клеточных мембран, которые связывают норадреналин. Термин **адренергический** был применен к этим рецепторам, потому что гормон **эпинефрин**, также называемый **адреналином**, тоже связывается с этими рецепторами. Адренергические рецепторы - это не ионные каналы, которые открываются для изменения поляризации; скорее, они связаны с белками внутри клетки, которые косвенно вызывают деполяризацию или гиперполяризацию, в зависимости от типа адренергического рецептора.

Таблица 11-1. Общие нейромедиаторы и их рецепторы

Нейромедиаторы	Местонахождение	Рецептор(ы)	Действие
Ацетилхолин (АЦХ)	Нервномышечное соединение	nAChR	Возбуждение
	Вегетативные ганглии	nAChR	Возбуждение
	Парасимпатический постганглионарные нейроны	mAChR	Возбуждение или торможение (в зависимости от типа рецептора)
	ЦНС	И nAChR, и mAChR	Возбуждение или торможение (в зависимости от типа рецептора)
Норэпинефрин	Симпатические постганглионарные нейроны	Адренергические рецепторы	Возбуждение или торможение (в зависимости от типа рецептора)
	ЦНС	Адренергические рецепторы	Возбуждение или торможение (в зависимости от типа рецептора)
Дофамин	ЦНС	Рецепторы D1 Рецепторы D2	Возбуждение Торможение
ГАМК	ЦНС	Рецептор ГАМК AMPA-рецептор	Торможение Возбуждающий (приток Na ⁺)
Глутамат	ЦНС	NMDA-рецептор	Возбуждающий (приток Na ⁺ и Ca ²⁺)

ЦНС = центральная нервная система; ГАМК = γ -аминобутановая кислота; mAChR = мускариновые рецепторы ацетилхолина; nAChR = никотиновые рецепторы ацетилхолина.

И нейромедиатор норэпинефрин, и эндокринный гормон адреналин классифицируются как **катехоламины** из-за их химической структуры, которая является производной аминокислоты тирозина. **Дофамин** - еще один катехоламин, который

функционирует как нейромедиатор в центральной и периферической нервной системе, также существуют определенные рецепторы дофамина.

Гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) является наиболее распространенным тормозящим аминокислотным нейромедиатором в ЦНС. Связывание ГАМК с ее рецептором вызывает гиперполяризацию (ингибирование) нейронов. Некоторые вещества, которые действуют как седативные средства, транквилизаторы и общие миорелаксанты, частично оказывают свое действие, усиливая действие ГАМК на ЦНС. К ним относятся алкоголь, барбитураты и бензодиазепины (например, диазепам или ValiumR). Некоторые из этих веществ связываются непосредственно с рецепторами ГАМК; другие скорее способствуют действию эндогенной ГАМК. Рецепторы ГАМК также могут быть основной мишенью для некоторых общих анестетиков.

Аминокислота **глутамат** является преобладающим возбуждающим нейромедиатором в ЦНС, и установлено несколько подтипов рецепторов глутамата. Первичный рецептор, AMPA-рецептор, представляет собой классический лигандуправляемый ионный канал натрия, и его открытие позволяет положительным ионам проникать внутрь клетки, чтобы деполяризовать (возбуждать) его. Другой подтип рецептора глутамата, NMDA-рецептор (названный в честь агониста N-метил-D-аспартата), связан с памятью и обучением. Стимуляция NMDA-рецепторов приводит к более энергичной реакции постсинаптической мембраны на последующую стимуляцию, процесс, который является физиологическим коррелятом активности «запоминания».

Нейронное управление скелетной мускулатуры

Как описано в главе 9, каждое сокращение скелетных мышц требует стимуляции мышцы соматическим мотонейроном. Соматический мотонейрон имеет свое клеточное тело в ЦНС, а его аксон простирается от ЦНС и касается клетки скелетных мышц в **нервно-мышечном соединении**. Один двигательный нейрон может возбудить более одной клетки скелетных мышц, но одна клетка скелетных мышц получает сигнал только от одного двигательного нейрона. Двигательный нейрон и все мышечные клетки, которые он иннервирует вместе, называются **двигательной единицей**.

Клиническая классификация, применяемая к двигательному нейрону, который простирается от ЦНС до волокон скелетных мышц, - это нижний двигательный нейрон (НДН). (Более подробно - это соматический НДН, но соматический обычно не часто используется.) Любое сокращение скелетных мышц - будь то произвольное или рефлекторное - зависит от неповрежденного и правильно функционирующего НДН.

Как правило, один нейрон получает импульсы от многих других нейронов из-за конвергенции в нейронных сетях. Следовательно, один НДН регулируется множеством импульсов от других нейронов в ЦНС. **Верхний двигательный нейрон (ВДН)** - это общий термин, применяемый к нейрону в ЦНС, который регулирует активность НДН. ВДН отвечают за стимулирование произвольных движений и поддержание относительно стабильной позы и положения тела относительно силы тяжести, так что произвольные движения являются нормальными. Если НДН в мышце не повреждены, но ВДН, которые обычно регулируют эти НДН, дисфункциональны, произвольные движения могут быть уменьшены или отсутствовать. Однако рефлексы будут присутствовать (см. далее), пока локальные рефлекторные связи не нарушены.

Полное отсутствие произвольных движений называется **параличом**. Уменьшение произвольных движений называется **парезом**. Мышцы могут быть парализованы, а также не иметь рефлекторного движения (как при повреждении НДН), или они могут быть парализованы и все еще иметь рефлекторное движение (как при повреждении ВДН).

Рефлексы, включающие сокращение скелетной мускулатуры

Рефлекс - это стереотипный ответ на данный импульс, который может действовать без сознательного/произвольного воздействия. Сказать, что реакция «стереотипна», означает, что она одинакова каждый раз, когда активируется рефлекс. Рефлексы существуют, чтобы поддерживать стабильную внутреннюю среду (например, учащение пульса при увеличении кислородного истощения во время упражнений), обеспечивать быструю коррекцию осанки (например, сокращение мышцы, растянутой из-за неожиданной нагрузки) или защищать человека от причинения вреда (например, отдергивание конечности от болевого раздражителя).

Подавляющее большинство рефлексов состоит из: (1) чувствительной конечности, которая состоит из рецептора и чувствительного нейрона; (2) центральной интеграции через интернейрон(ы); и (3) двигательной конечности, состоящей из двигательного нейрона и мишени рефлекса (Рисунок 11-8 и 11-9). Рефлексы могут вызывать сокращение скелетных мышц или, в случае вегетативных рефлексов, изменения в поведении гладких мышц, сердечной мышцы или желез.

Для одного конкретного типа рефлекторной дуги требуется всего два нейрона, при этом двигательный нейрон синапсирует непосредственно с двигательным нейроном; при этом присутствует только один синапс между входной и выходной конечностями рефлекса, этот **моносинаптический** рефлекс обеспечивает чрезвычайно быструю реакцию. Единственное обстоятельство, при котором рефлексы расположены таким образом, - это **миотатические рефлексы** (также называемые рефлексами постукивания по сухожилию или рефлексов растяжения). Миотатические рефлексы активируются при растяжении мышцы. Это тот вид рефлекса, который демонстрируется при ударе по связке надколенника рефлекторным молотком (Рисунок 11-10). Реакция - очень быстрое сокращение растянутой мышцы. Этот рефлекс необходим для поддержания стабильной осанки во время ходьбы, так как позволяет мышцам быстро реагировать на внезапное увеличение нагрузки.

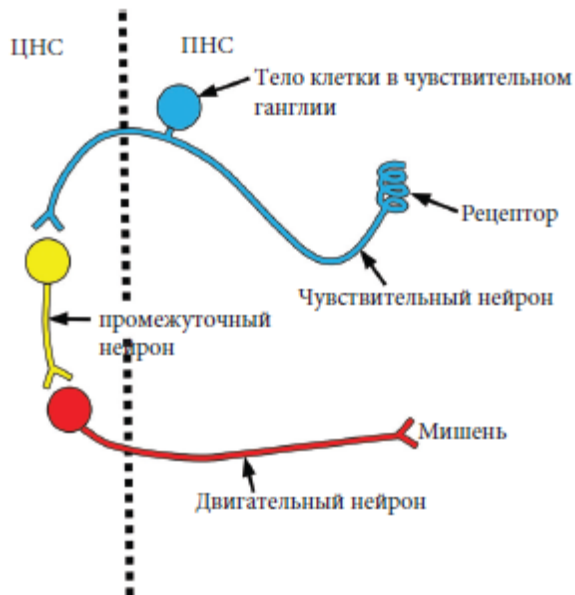


Рисунок 11-8. Схема типичной рефлекторной дуги.

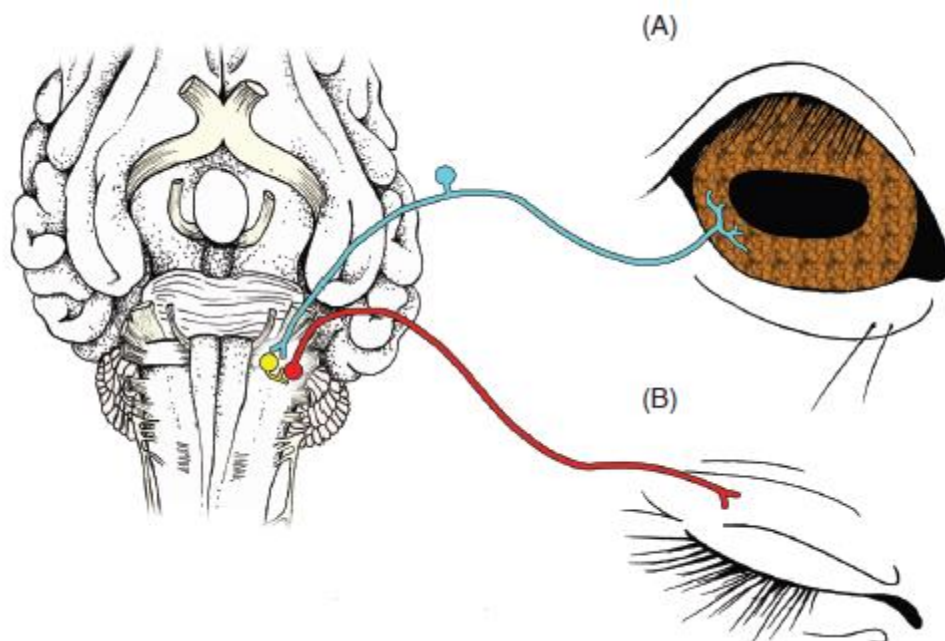


Рисунок 11-9. Пример отдельной рефлекторной дуги. Это роговичный рефлекс. (А) Роговица глаза плотно иннервируется сенсорными рецепторами, которые являются частью тройничного нерва. При прикосновении к роговице чувствительные аксоны (синие) переносят эту информацию в ствол мозга. Промежуточные нейроны (желтые) в стволе мозга передают информацию лицевому двигательному ядру и возбуждают двигательные нейроны (красный), которые являются частью лицевого нерва. (В) Они вызывают моргание глаза из-за сокращения круговой мышцы глаза.

Хотя рефлексы могут быть довольно простыми и затрагивать только ограниченную область спинного мозга или ствола мозга (как на рисунке 11-9 и 11-10), они могут быть довольно сложными и требовать интеграции на больших расстояниях. Например, рвота - это рефлекс, который можно стимулировать множеством разнообразных импульсов и который требует ряд хорошо скоординированных сокращений мышц диафрагмы, желудка, пищевода и брюшных мышц. Эти действия управляются рефлекторным центром в стволе мозга, называемым рвотным центром. Этот центр получает афферентную информацию из самых разных участков (таких как слизистая оболочка желудка и внутреннее ухо) и возбуждает эфферентные нейроны ко всем участвующим скелетным мышцам. Этот центр можно фармакологически возбуждать или подавлять введением любого из множества лекарств.

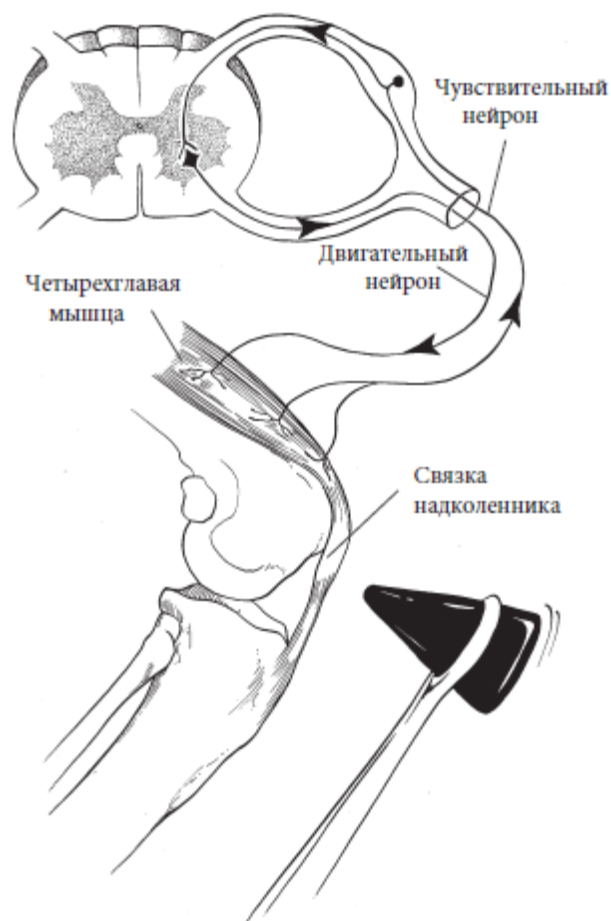


Рисунок 11-10. Рефлекторная дуга касания сухожилия надколенника - моносинаптический спинальный рефлекс. Удар по связке надколенника вызывает растяжение четырехглавой мышцы; это обнаруживается рецепторами растяжения в мышцах, которые посылают сигнал в спинной мозг через чувствительные нейроны. Эти синапсы непосредственно на НДН, которые иннервируют четырёхглавую мышцу бедра и стимулируют сокращение мышцы.

Произвольное движение

Определенная область коры головного мозга, **двигательная кора**, связана с произвольной двигательной активностью. Как правило, кора на одной стороне мозга дает команду на произвольные движения на противоположной или **контрлатеральной** стороне тела. Внутри двигательной коры более узкие области контролируют определенные группы скелетных мышц, для этого они влияют на реакцию НДН, которые иннервируют эти мышцы. Эти корковые двигательные нейроны являются верхними двигательными нейронами, и их расположение в двигательной коре создает функциональную «карту» тела. Кроме того, количество отдельных ВДН соответствует степени контроля мелкой моторики, которой обладает конкретная мышечная область тела. Группы скелетных мышц, используемых для мелкой двигательной активности (например, пальцы у людей или мышцы мимики у большинства животных), имеют большее количество ВДН и, следовательно, большую площадь представительства в двигательной коре, чем группы мышц, используемые для меньшей мелкой двигательной активности (например, мышцы крестца, разгибающие бедро) (Рисунок 11-11).

У домашних животных аксоны ВДН, возникающие в двигательной коре головного мозга, управляют произвольными движениями, прежде всего, за счет привлечения других ВДН в определенных ядрах ствола мозга. Они, в свою очередь, влияют на НДН в стволе

мозга (связанном с черепными нервами) и спинном мозге (связанном со спинномозговыми нервами). Это противоположно произвольным движениям у приматов (включая людей), у которых двигательная кора имеет множество аксонов, которые *напрямую* влияют на НДН. ВДН, которые возникают в стволе мозга домашних животных, передают двигательные команды от двигательной коры НДН для выполнения произвольных движений.

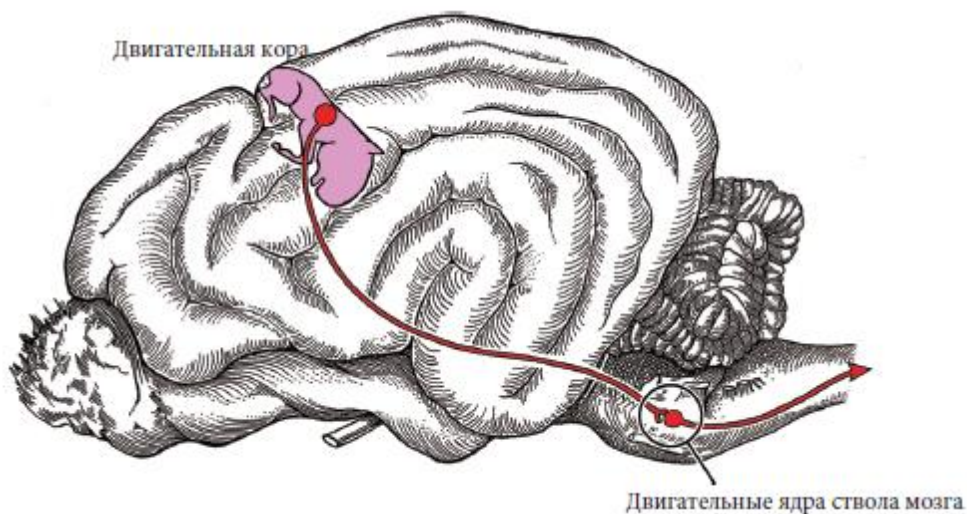


Рисунок 11-11. В двигательной коре имеются ВДН, распределение которых создает функциональную карту контралатеральной стороны тела. Таким образом, левая часть головного мозга (изображенная здесь) контролирует произвольные движения преимущественно правой стороны тела. Карта тела искажена, области (например, лицо) с мелкой моторикой занимают относительно большую область, чем области (например, туловище) с большей мощностью и меньшей точностью. ВДН двигательной коры производят большинство произвольных движений через посредников двигательных ядер в стволе мозга.

Точность и эффективность движений значительно повышаются за счет участия **мозжечка**. В качестве одной из своих основных функций мозжечок получает двигательную информацию о движении, сравнивает ее с предполагаемым двигательным планом, а затем изменяет выход ВДН, чтобы фактическое движение было более точным и плавным. Мозжечок не стимулирует движения, но необходим для нормальной координации произвольных движений. Дисфункция мозжечка не вызывает слабости или паралича, а вместо этого приводит к преувеличенным, грубым и плохо рассчитанным движениям.

Ясно, что повторение шаблонов движений увеличивает легкость, с которой эти движения могут повторяться; это своего рода обучение и память. После такого двигательного обучения серия отрабатываемых движений практически автоматическая и может выполняться с очень небольшим осознанным руководством. Неоднократное выполнение движения с целью сделать его более точным и автоматическим часто называют «мышечной памятью», но, поскольку обучается нервная система (а не мышечная ткань), это явление более точно называется «двигательной памятью» или «процедурной памятью». Предполагается, что мозжечок вместе с базальными ядрами (см. Главу 10) имеют особое значение в той памяти, которая делает выполняемые движения умелыми и автоматическими.

Физиология вегетативной нервной системы

Регулирование активности вегетативной нервной системы.

ВНС существует для поддержания относительно стабильной внутренней среды организма и для того, чтобы организм мог реагировать на факторы стресса. Это достигается за счет вегетативных рефлексов. Выход двигательного нерва вегетативных рефлексов, *висцеральная двигательная система*, разделен на *симпатический* и *парасимпатический* компоненты, описанные в главе 10. Эти два отдела двигательного выхода ВНС дополняют друг друга и им свойственно иметь более или менее противоположные действия на их мишени, которыми являются гладкие мышцы, сердечная ткань и железы. В норме управление активностью ВНС происходит ниже уровня сознания. Однако эмоциональные реакции (например, страх или возбуждение) и сигналы коры головного мозга также влияют на активность ВНС.

Большинство органов, которые иннервируются ВНС, имеют как симпатическую, так и парасимпатическую иннервацию, и реакция этого органа в любой момент времени является суммацией активности двух отделов. В условиях непосредственного воздействия факторов стресса (например, физических усилий, связанных с бегом) симпатическая активность является доминирующей, а парасимпатическая активность минимальна. И наоборот, когда организм находится в состоянии покоя или обрабатывает пищу, преобладает парасимпатическая активность. Мишени ВНС соответствующим образом реагируют на эти два физиологических состояния.

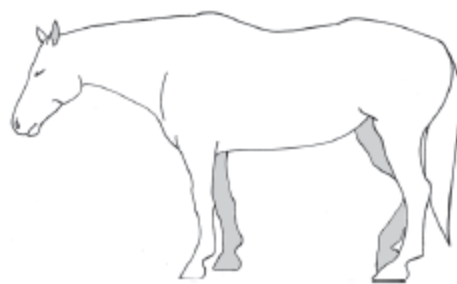
В качестве конкретного примера этих понятий представьте, что лошадь расслабляется и дремлет стоя на ногах (Таблица 11-2). В этих условиях ее сердце испытывает относительно высокую парасимпатическую активность и низкую симпатическую активность и поддерживает низкую частоту сердечных сокращений в состоянии покоя. Сравните это с той же лошадью, которая скачет галопом. Чтобы увеличить частоту сердечных сокращений, активность парасимпатических нервов снижается, что позволяет увеличить частоту сердечных сокращений, а симпатические нервы, ведущие к сердцу, активируются по мере увеличения нагрузки (и, следовательно, нагрузки на сердечно-сосудистую систему).

Изменения активности ВНС часто проявляются в виде рефлексов. Например, диаметр зрачка глаза частично контролируется рефлексом ВНС, активированным светом, обнаруживаемым сетчаткой. Двигательной частью рефлекса является сетчатка и зрительный нерв. Импульс через эту двигательную конечность активирует промежуточные нейроны, которые, в свою очередь, влияют на двигательную конечность рефлекса, в данном случае парасимпатические аксоны глазодвигательного нерва. Они иннервируют гладкие мышечные волокна радужки, сужающие зрачок. Другие примеры включают: производство слез в результате стимуляции поверхности глаза; вазоконстрикция сосудов в ответ на пониженное давление; или сокращение кишечника в ответ на растяжение стенок. Большинство вегетативных функций можно понять в терминах рефлекторной дуги (другими словами, вегетативной реакции на некоторое измеримое состояние тела), хотя некоторые из них очень сложны.

Таблица 11-2. Краткий обзор некоторых воздействий симпатической и парасимпатической активности



Симпатические воздействия



Парасимпатические воздействия

Увеличение частоты сердечных сокращений	Сокращение пульса
Увеличение силы сердечных сокращений	Уменьшение силы сердечных сокращений
Расширение дыхательных путей	Сужение дыхательных путей
Увеличение притока крови к скелетным мышцам	Уменьшение притока крови к скелетным мышцам
Уменьшение притока крови к внутренностям	Увеличение притока крови к внутренностям
Уменьшение сокращения кишечника	Увеличение сокращений кишечника
Снижение секреции пищеварительных желез	Увеличение секреции пищеварительных желез
Расслабление стенки мочевого пузыря	Сокращение стенки мочевого пузыря
Расширение зрачка	Сужение зрачка
Выброс эпи из надпочечников	Повышенная секреция слезной железы

Как описано выше, симпатический отдел ВНС активируется, когда телу необходимо удовлетворить некоторые физические потребности. Это также рычаг ВНС, который доминирует при переживании сильных эмоциональных состояний, таких как страх или гнев. В этих условиях может произойти типичная активация симпатических действий, называемая реакцией «борьба и бегство». Реакция «борьба и бегство» - это состояние, характеризующееся высоким уровнем симпатической активности во всем теле. Эта широко распространенная симпатическая активация не является результатом дискретного рефлекса, а является более общей симпатической активацией в ответ на сильные эмоциональные состояния. Эмоциональные центры мозга (*лимбическая система*) взаимодействуют с гипоталамусом, который играет важную роль в координации деятельности ВНС по всему телу.

В дополнение к широко распространенному увеличению активности симпатических нервов, реакция «борьба и бегство» включает увеличение высвобождения гормонов адреналина и норэпинефрина (также называемых адреналином и норадреналином) из мозгового вещества надпочечников. Хромаффинные клетки мозгового вещества надпочечников иннервируются преганглионарными симпатическими нейронами (см. Главу 10), и эти клетки выделяют свои гормоны при стимуляции. У большинства видов адреналин является основным веществом, выделяемым хромаффинными клетками. Адреналин и норэпинефрин в кровотоке связываются с адренергическими рецепторами по всему телу, усиливая общее действие повышенной активности симпатических нервов. Когда животные не подвергаются реакции «борьба и бегство», уровни этих гормонов в крови относительно низкие и функционально незначительные.

Вегетативные нейромедиаторы и их рецепторы.

Постганглионарные нейроны парасимпатического отдела ВНС выделяют АЦХ в качестве своего нейромедиатора, тогда как почти все постганглионарные нейроны симпатического отдела выделяют норадреналин. АЦХ также является нейромедиатором, используемым преганглионарными нейронами как в симпатическом, так и в парасимпатическом отделах (Рисунок 11-12).

Реакция органа на стимуляцию ВНС зависит от типа рецептора клеточной мембраны в клетках органа. Рецепторы АЦХ делятся на два основных типа, названных в честь химических веществ, используемых в исследовательских лабораториях, чтобы впервые выяснить природу рецепторов. **Никотиновые рецепторы ацетилхолина (nAChR)** обнаружены во всех вегетативных ганглиях (как симпатических, так и парасимпатических); эти рецепторы представляют собой ионные каналы, управляемые лигандами, и они возбуждают свои мишени. **Мускариновые рецепторы ацетилхолина**

(**mAChR**) обнаружены в большинстве органов, иннервируемых постганглионарными парасимпатическими нейронами. Существует ряд подтипов mAChR, и их стимуляция вызывает разнообразные клеточные реакции, начиная от гиперполяризации синоатриальных узловых клеток и заканчивая замедлением сердечного ритма и сокращением гладких мышц мочевого пузыря при мочеиспускании. В таблице 11-3 перечислены органы, в которых обнаружены мускариновые рецепторы, а также реакция органа на стимуляцию этих рецепторов парасимпатическими нервами.

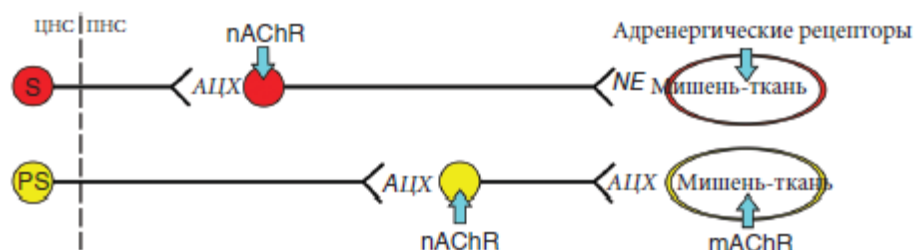


Рисунок 11-12. Нейромедиаторы и рецепторы в висцеральной двигательной системе. АЦХ - ацетилхолин; ЦНС - центральная нервная система; mAChR - мускариновые рецепторы ацетилхолина; nAChR - никотиновые рецепторы ацетилхолина; NE - норэпинефрин; ПНС - периферическая нервная система; PS - парасимпатический; S - симпатический.

Таблица 11-3. Расположение мускариновых рецепторов и влияния стимуляции нейромедиаторами вегетативных нервов

Местоположение	Влияние
Сердце	
Синоатриальный узел	Снижение частоты сердечных сокращений
Атриовентрикулярный узел	Уменьшение скорости проведения импульса
Слюнные железы	Увеличение секреции
Желудочно-кишечный тракт	Увеличение подвижности гладких мышц в стенках и секрецию выстилающего эпителия
Мочевой пузырь	Сокращение гладких мышц и опорожнение мочевого пузыря
Круговая мышца радужной оболочки глаза	Сокращение гладких мышц и уменьшение зрачка
Цилиарная мышца, контролирующая хрусталик глаза	Сокращение мышцы для сужения зрачка
Эндотелиальные клетки, выстилающие кровеносные сосуды	Стимулирование высвобождения оксида азота для расслабления гладких мышц
Гладкая мышца дыхательных путей легких (бронхиоларный)	Сокращение гладких мышц для сужения дыхательных путей

Парасимпатическая стимуляция увеличивает секрецию слюнных желез, стимулирует перистальтику желудочно-кишечного тракта, снижает частоту сердечных сокращений и склонна к снижению сердечного выброса, что часто нежелательно во время операции. Антагонисты мускариновых рецепторов (такие как атропин) часто используются в качестве преанестетических веществ для блокирования периферических мускариновых

рецепторов и уменьшения этих потенциально вредных эффектов парасимпатической стимуляции.

Адренергические рецепторы связывают норэпинефрин (а также гормон адреналин) и делятся на два основных класса: ***α-рецепторы и β-рецепторы***. Однако из-за их физиологической и клинической важности также необходимо учитывать подтипы α- и β-рецепторов. Стимуляция α₁-рецепторов вызывает сокращение гладких мышц, тогда как стимуляция β₂-рецепторов вызывает расслабление гладких мышц. β₁-рецепторы находятся исключительно в сердце, где они опосредуют сердечные эффекты симпатической нервной системы. В таблице 11-4 перечислены ключевые подтипы адренергических рецепторов, их расположение и эффекты их стимуляции.

Регенерация и восстановление нервной системы

У млекопитающих большинство нейронов полностью дифференцируются при рождении, хотя деление глиальных клеток (включая те, которые миелинизируют аксоны) продолжается постнатально. За очень редкими исключениями нейроны неспособны к митозу, и поэтому нервные клетки, потерянные в результате травмы или болезни, не восстанавливаются. Однако аксоны могут регенерироваться после травмы, если тело нейрональной клетки здоровое.

Регенерация аксонов в ЦНС обычно не приводит к восстановлению функции. Считается, что глиальная среда предотвращает повторный рост и восстановление значимых нейронных связей. Вот почему повреждения спинного мозга, рассекающие аксоны, обычно необратимы. Частичное восстановление функции, наблюдаемое с течением времени при некоторых повреждениях ЦНС, в основном связано с привлечением оставшихся неповрежденных связей и способностью человека научиться использовать эти оставшиеся связи.

Таблица 11-4. Расположение адренергических рецепторов и эффекты стимуляции нейромедиаторами вегетативных нервов

Подтип рецептора	Местоположение	Влияние
α ₁	Гладкие мышцы сосудов	Сокращает мышцу, чтобы сузить сосуд
	Сфинктеры гладких мышц в желудочно-кишечном тракте	Сокращает мышцы, чтобы сузить сфинктеры
	Лучевая мышца радужной оболочки глаза	Сокращает мышцы, чтобы увеличить зрачок
	Гладкомышечный сфинктер мочевыводящих путей мочевого пузыря	Сокращает мышцы, чтобы уменьшить отверстие в уретре
β ₁	Сердце: синоатриальный узел	Увеличивает частоту сердечных сокращений
	Сердце: атриовентрикулярный узел	Увеличивает скорость проведения импульса
β ₂	Сердце: мышца желудочка	Увеличивает силу сокращения
	Артериальные сосуды, снабжающие кровью скелетные мышцы	Расслабляет гладкие мышцы, позволяя расширять сосуды
	Гладкая мышца дыхательных путей легких (бронхиоларный)	Расслабляет мышцы, открывая дыхательные пути
	Гладкая мышца стенки желудочно-кишечного тракта	Расслабляет мышцы, снижая моторику
	Печень	Повышает гликогенолиз,

Аксоны периферической нервной системы (т.е. нервы) животных часто повреждаются в результате порезов (например, порезов проволокой) или раздавливания (как при принудительном извлечении тельца во время дистоции). В отличие от ситуации в ЦНС, периферические аксоны способны к значительному восстановлению. Вероятность того, что данное повреждение нерва подвергнется функциональному восстановлению, коррелирует с тем, (1) насколько близко находится повреждение к телу нервной клетки и (2) повреждена ли соединительнотканная оболочка нерва. Чем проксимальнее поврежден нерв, тем меньше вероятность его восстановления. Фактически, повреждение аксона, которое происходит очень близко к телу клетки, может привести к гибели нейрона. Аксональные травмы, которые сохраняют поддерживающие ткани нерва (например, раздавливание с минимальным разрушением миелиновой и соединительнотканной оболочки), имеют больше шансов на функциональное заживление, чем те, при которых оболочка нарушена (например, разрезанный нерв). Незначительные повреждения периферических нервов могут регенерироваться на 2–4 мм в день, тогда как более серьезные травмы могут занять много месяцев, если они вообще заживут.

У лошадей, находящихся под наркозом или удерживаемых в положении лежа на боку, следует удалить недоуздок во избежание повреждения лицевого нерва. Пряжки недоуздки часто располагаются чуть ниже уха, где ветви лицевого нерва прилегают к коже. Лицевой паралич, возникающий в результате сдавливания нерва недоуздной пряжкой, может быть или не быть обратимым в зависимости от тяжести и продолжительности компрессионного повреждения.

Дистоция или трудные роды часто встречается у первотелок, осемененных крупными быками. У молодой коровы могут возникнуть трудности с проходом очень крупного тельца через тазовый канал. Так как запирающий нерв проходит по медиальной части тела подвздошной кости рядом с репродуктивным трактом, он подвержен риску сдавливания слишком крупным теленком. Чрезмерное натягивание на большую икру может раздавить запирающие нервы с двух сторон, парализуя мышцы, соединяющие тазовые конечности. Пострадавшая корова может лечь в положение лежа, тазовые конечности будут раскинуты в стороны. Восстановление зависит от тяжести травмы.

Органы чувств

Чувствительные нервные окончания

Соматическое ощущение

Боль

Проприорецепция

Чувство осязания

Висцеральные ощущения

Вкус и обоняние

Вкусовые ощущения

Обоняние

Слух и равновесие

Наружное ухо

Среднее ухо

Внутреннее ухо

Физиология слуха

Механизмы равновесия

Зрение

Глазная аднексия

Глазное яблоко

Хрусталик глаза

Поле зрения и оптическая длина

Зрительные пути мозга

Цели обучения

- Определить и объяснить значение терминов, выделенных жирным курсивом в этой главе.
- Описать анатомические и функциональные типы сенсорных рецепторов.
- Объяснить, какие стимулы считаются вредными, и описать природу сенсорных нейронов, передающих вредоносную информацию.
- Обрисовать способы, при которых ноцицептивные пути могут изменить их чувствительность.
- Сравнить и сопоставить природу и анатомию различных сенсорных модальностей.
- Описать механический и неврологический путь звука между барабанной перепонкой и слуховой корой.
- Описать анатомию и функцию вестибулярного аппарата.
- Обозначить схему анатомии глаза и экстраокулярных структур, а также отслеживать путь света через диоптрийную среду.
- Определить места назначения визуальной информации в мозгу и объяснить, как эта информация используется на каждой зоне.

Сенсорные или **афферентные** системы - это средства, с помощью которых нервная система получает информацию о внешней среде (**экстерорецепция**), внутренней среде (**интерорецепция**), а также о положении и движении тела (**проприорецепция**). Тело использует сенсорную информацию для создания рефлекторных движений (например, моргание глаза при прикосновении, отрыв конечности от горячей поверхности, сокращение кишечника при его растяжении) без участия сознательных частей мозга.

Большая часть (но не вся) сенсорная информация также направляется в кору головного мозга для сознательного восприятия.

Строго говоря, «ощущение» - это сознательное восприятие сенсорных стимулов, которое имеет место, когда информация достигает коры головного мозга. Невозможно точно знать, что животное (или другой человек, заодно) видит, чувствует, слышит или обоняет.

Мы делаем вывод, какие ощущения может испытывать животное, наблюдая за его реакцией на различные стимулы, определяя гомологии между сенсорными системами человека и животных и представляя, что мы можем чувствовать в подобных ситуациях.

Переживание данного ощущения, как оно воспринимается на корковом уровне, имеет качества, которые отличают его от других типов ощущений. Это перцептивное различие определяет **сенсорную модальность**. Например, световой раздражитель для фоторецепторов сетчатки; сенсорная модальность, которая возникает при стимуляции фоторецепторов, - это зрение. **Соматическое ощущение** описывает условия, которые возникают в основном из иннервации поверхности тела и элементов опорно-двигательного аппарата; оно включает боль, прикосновение, температуру и чувство положения (проприорецепция). К **особым чувствам** относятся зрение, слух (**слуховое восприятие**) и **равновесие (вестибулярные ощущения)**.

Вкус и обоняние - это **запах (обоняние) и вкус (вкусовые ощущения)**. Сознательные сенсорные переживания, возникающие из внутренних органов, ограничиваются в первую очередь болью, растяжением и давлением.

У некоторых животных есть сенсорные системы, которые не имеют сходства у людей. Например, перелетные птицы и некоторые насекомые способны ощущать геомагнетизм Земли, информацию, которую они используют для навигации. Многие виды рыб могут обнаруживать и генерировать электрические поля. Другие животные используют традиционные способы восприятия в весьма специфических (и явно нечеловеческих) целях. Например, представители китообразных и летучие мыши используют мощные модифицированные слуховые цепи для сонарной навигации. Однако, несмотря на разрозненную поддержку, до сих пор нет надежных доказательств того, что домашние животные могут почувствовать надвигающееся землетрясение на основе сенсорного опыта, недоступного для людей.

Рецепторы чувств

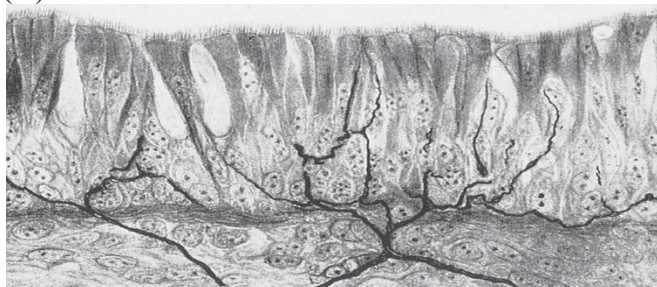
Сенсорные ощущения начинаются с **рецепторов**, определенных клеток или нервных окончаний, которые обнаруживают определенный аспект внутренней или внешней среды. Они представляют собой механизм, с помощью которого нервная система изменяет некоторую энергию окружающей среды (например, тепло, давление, свет) на электрическую активность нейронов, процесс, называемый **трансдукцией (преобразование)**.

В соматосенсорных системах рецептор обычно представляет собой специализированный периферический терминал **первичного афферентного нейрона** (сенсорный нейрон, простирающийся от центральной нервной системы [ЦНС] к периферии); для особых органов чувств рецептор обычно представляет собой отдельную специализированную нервную клетку, которая синапсирует с первичным афферентом.

Как описано ранее, сенсорные рецепторы можно описать по происхождению раздражителя: экстерорецепторы, интерорецепторы и проприорецепторы. Их также можно описать структурно как **инкапсулированные** и **неинкапсулированные** типы. Неинкапсулированные или свободные (оголенные) нервные окончания являются неизменными окончаниями первичных афферентных нейронов; они широко распространены и чувствительны в первую очередь к болевым раздражителям.

Инкапсулированные рецепторы, которые сильно различаются по структуре, в первую очередь связаны с ощущениями прикосновения; Эти рецепторы снабжены специальными капсулами из соединительной ткани, которые придают рецептору специфичность модальности (Рисунок 12-1).

(A)



(B)

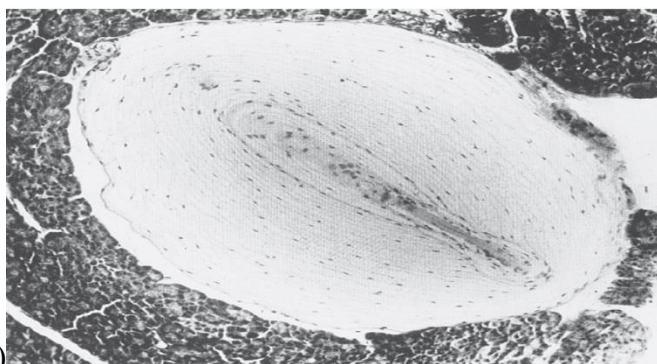


Рисунок 12-1. Инкапсулированные и неинкапсулированные рецепторы. (A) Обнаженные нервные окончания с пятном Гольджи (черный) в респираторном эпителии.

Эти рецепторы передают информацию о боли. (B) Пачиниево тельце, тип рецептора прикосновения, имеет капсулу соединительной ткани, окружающую окончание первичного афферентного нейрона.

В особом и химическом смысле рецептор - это специализированная клетка, отдельная от первичного афферента. Иногда это специализированные нейроны (например, фоторецепторы в глазу) или иногда клетки, происходящие из тканей, отличных от нервной, но которые дифференцируются, чтобы стать электрически возбудимыми (например, волосковые клетки уха или вкусовые клетки на языке).

Наиболее функционально подходящая схема классификации рецепторов основана на типе стимуляции, на которую рецептор лучше всего реагирует. Рецепторы в этой системе можно сгруппировать следующим образом: (1) **механорецепторы**, которые реагируют на физическую деформацию; (2) **терморецепторы**, реагирующие как на тепло, так и на холод; (3) **ноцицепторы**, которые реагируют на раздражители, потенциально вредных для тканей (вредные раздражители); (4) **фоторецепторы**, которые являются рецепторами света сетчатки; и (5) **хеморецепторы**, которые реагируют на химические изменения, связанные со вкусом, запахом, pH крови и концентрацией газов в крови. В нормальных условиях каждый рецептор предпочтительно чувствителен к одному типу стимула; уникальный стимул, к которому данный рецептор наиболее чувствителен, называется **адекватным стимулом** для этого рецептора.

Рецепторы преобразуют энергию окружающей среды в изменения мембранного потенциала. Адекватный стимул вызывает локальное изменение мембранного потенциала рецептора, изменение напряжения, известное как **потенциал рецептора** или **потенциал генератора**. Рецепторный потенциал для большинства типов рецепторов деполяризуется, что обусловлено открытием катионных каналов, проницаемых для Na^+ и / или K^+ .

Рецепторный потенциал - это ступенчатое событие, которое пассивно распространяется по локальной мембране рецептора; амплитуда изменения потенциала и расстояние вдоль мембраны, которое проходит рецепторный потенциал, пропорциональны силе стимула. Когда стимул достаточно силен и изменение мембранного потенциала достигает критического уровня (**порога**), в триггерной зоне периферического процесса сенсорного нейрона начинается потенциал действия. Этот сигнал активно распространяется по аксону в ЦНС (Рисунок 12-2) (см. Также главу 11).

Многие инкапсулированные рецепторы обладают физиологической характеристикой, называемой **адаптацией**. При длительной стимуляции рецепторы перестают активироваться после первоначального всплеска активности. Когда стимул снят, рецептор снова отвечает залпом потенциалов действия. При этом адаптирующийся рецептор сигнализирует о начале и конце стимула, а не срабатывает на протяжении всего его действия. Обычно рецепторы прикосновения быстро адаптируются; оголенные нервные окончания - ноцицепторы - как правило, не приспособляются, а непрерывно срабатывают на протяжении всего воздействия вредного раздражителя.

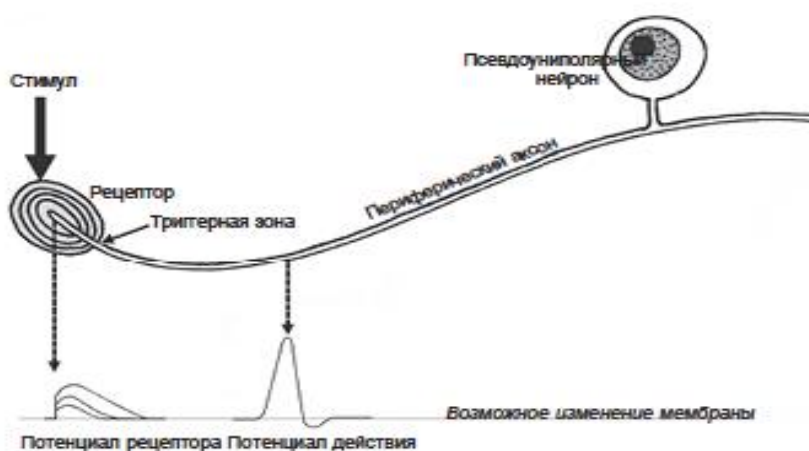


Рисунок 12-2. Соматосенсорные нейроны имеют псевдоуниполярную природу, а тело клетки расположено в сенсорном ганглии. Адекватный стимул будет производить рецепторный потенциал, пропорциональный силе стимула. При достижении порога в триггерной зоне генерируется потенциал действия одинаковой амплитуды и продолжительности, который направляется в аксоне к центральной нервной системе.

Соматические ощущения

Боль

Боль - это сознательное восприятие болевых раздражителей. Болевой раздражитель - это раздражитель, способный вызвать повреждение тканей; он может быть термическим, химическим или механическим.

Рецептором болевых раздражителей является **ноцицептор**, оголенное нервное окончание.

Как правило, аксоны, передающие болевую информацию, меньше и менее миелинизированы, чем аксоны, несущие тактильную информацию или информацию о положении тела. Активация болевых волокон среднего диаметра и миелинизации (так называемые **волокна Аδ**) связана с острой, колющей болью, о которой сообщают люди. Активация немиелинизированных **волокон С** наименьшего диаметра вызывает тупую, жгучую боль. Преобладание волокон С в висцеральных сенсорных волокнах объясняет жжение, ноющий признак висцеральной боли.

Как указано в главе 10, ряд восходящих трактов спинного мозга передают информацию о болевом раздражителе структурам мозга. Для головы большинство болевой информации передается по тройничному нерву. Помимо проецирования на кору головного мозга для осознанного восприятия, болевые пути обычно имеют прочные связи

с вегетативными центрами в стволе и частями мозга, которые вызывают повышенную умственную активность и поведенческие и эмоциональные реакции на болезненные стимулы.

Эти связи отвечают за появление признаков симпатической стимуляции (например, учащенное сердцебиение и дыхание, расширение зрачков), эмоциональные реакции и реакции избегания (Рисунок 12-3).

Способность данного болевого стимула вызывать ощущение боли - очень изменчивое свойство, которое можно изменять в периферии, в спинном мозге и в стволе мозга.

Порог ноцицепторов в периферии изменчив. Важно отметить, что многие вещества, выделяемые поврежденными тканями и воспалительными клетками, стимулируют или снижают порог ноцицепторов. Таким образом, в поврежденной или воспаленной ткани стимулы, которые обычно ниже порога обнаружения, могут вызывать активность ноцицептивных афферентов. Эти события способствуют развитию **первичной гипералгезии**, явления, при котором усиливается восприятие боли в поврежденных тканях. **Знакомый и яркий пример этого - обгоревшая на солнце человеческая кожа; воспаление поврежденной кожи снижает порог ноцицепторов, так что даже легкое прикосновение (например, контакт с одеждой) может активировать их.**

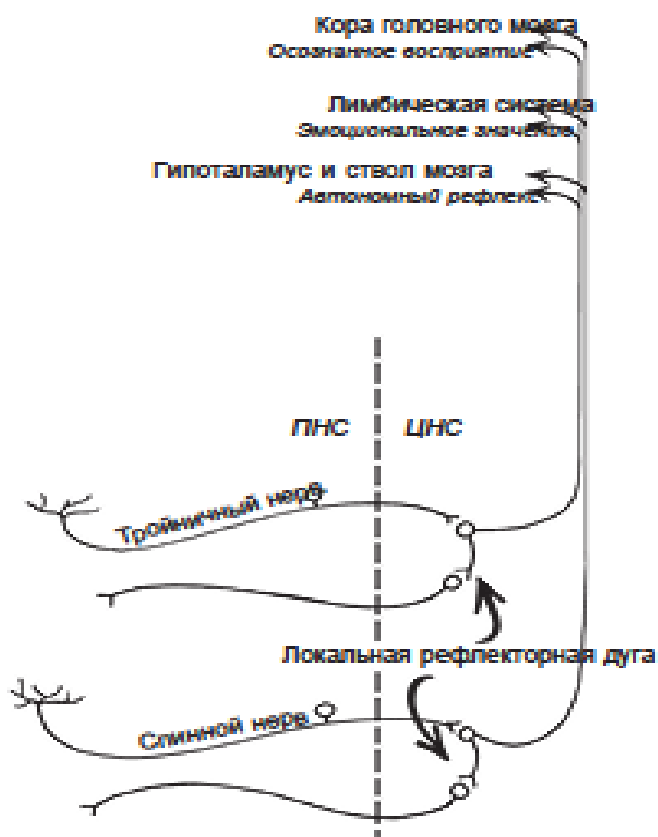


Рисунок 12-3. Расхождение ноцицептивных путей. Первичный афферентный нейрон черепных и спинномозговых нервов передает информацию о болевых стимулах в центральную нервную систему (ЦНС).

Оттуда информация стимулирует защитные рефлекторные движения и отправляется в другие части ЦНС, чтобы вызвать вегетативные и эмоциональные реакции. Восприятие в коре головного мозга - лишь одно из направлений ноцицепции, нерв (ы). ПНС, периферическая нервная система.

События в дорсальном роге спинного мозга также могут влиять на передачу ноцицептивной информации. Быстрое и продолжительное срабатывание потенциалов действия в первичном афферентном нейроне может вызвать изменения в нейроне на

которые он синапсирует, заставляя его более энергично реагировать на последующую стимуляцию. Это называется **завершением** или **облегчением боли в позвоночнике**.

На активность ноцицептивных путей спинного мозга также сильно влияют нисходящие антиноцицептивные системы, которые берут начало в стволе мозга. И средний мозг, и мозговой слой имеют ядра средней линии, которые ингибируют ноцицепцию через свои связи с ноцицептивными путями. Эти ядра используют различные нейромедиаторы, в первую очередь эндорфины, передатчики с мощными антиноцицептивными свойствами.

Стоицизм, очевидное безразличие к боли, во многом определяется личностью и обучением как людей, так и животных. Люди с высоким нервным напряжением могут проявлять чрезмерную реакцию на раздражители, которые вряд ли заслуживают внимания у более «расслабленных» людей. Интересно, что эффективность применения подергивания верхней губы лошади в качестве метода сдерживания во время умеренно болезненных процедур уже давно приписывается перенаправлению внимания лошади с процедуры на умеренно болевой стимул подергивания. Однако исследования показали, что правильно выполненное подергивание фактически стимулирует выброс эндорфинов, снижает частоту сердечных сокращений и вызывает поведенческие признаки седативного действия у лошади.

Этот очень старый метод сдерживания лошадей может на самом деле задействовать некоторые нейроанатомические пути, которые, как предполагается, стимулируются иглоукалыванием.

Проприорецепция

Проприорецепция - это невизуальное восприятие положения тела. Это сложная сенсорная модальность, которая создается за счет ввода множества рецепторов, вместе называемых **проприорецепторами**. К ним относятся **рецепторы суставов** (предоставляющие информацию о напряжении и давлении в суставах), мышечные веретена (сигнализирующие об изменении длины мышцы), **органы сухожилия Гольджи** (сигнализирующие о напряжении в сухожилиях) и **механорецепторы кожи** (сообщающие о физическом контакте с окружающей средой).

Восходящие проприорецептивные пути проходят как в кору головного мозга, так и в мозжечок (см. Рисунок 10-15). Кора головного мозга использует проприорецепцию, чтобы помочь сформулировать произвольные двигательные планы; мозжечок использует его для регулирования последовательных двигательных движений, чтобы они были плавными и точными. Информация, переносимая отдельными трактами к этим целям, исходит от одних и тех же периферических рецепторов и первичных афферентных нейронов; отличается только конечное назначение (и, следовательно, использование).

Чтобы кора головного мозга и мозжечок эффективно использовали обратную связь о положении тела для управления движениями, проприорецептивная информация должна очень быстро доставляться в эти области мозга. Следовательно, проприорецептивные тракты обычно имеют мало синапсов и состоят из сильно миелинизированных аксонов очень большого диаметра (так называемых **Aα-волокон**). Фактически, самые быстрые (до 120 м / с) аксоны всей нервной системы передают проприорецептивную информацию.

Мы и, предположительно, животные, как правило, не сосредотачиваем сознательное внимание на проприорецепции, но, тем не менее, это критически важно для выполнения точных, хорошо скоординированных движений. Повреждение проприорецептивных путей приводит к неловкой, неточной, нескоординированной походке и движениям. Нарушение координации, типичное для проприорецептивного дефицита, называется **атаксией**.

Чувство осязания

Осязание - это модальность, связанная с безвредным механическим контактом с телом. Рецепторы осязания инкапсулированы, а аксоны, передающие информацию прикосновения в мозг, обычно имеют средний диаметр и степень миелинизации. Пути спинного мозга, связанные с прикосновением, находятся во всех фуникулах спинного мозга.

Висцеральные ощущения

Висцеральные ощущения затрагивают структуры внутри полостей тела. Большая часть висцеральной афферентной информации недоступна для

сознания, но вместо этого важно для управления вегетативной активностью во внутренних органах. Рецепторы внутренних органов ограничены механорецепторами и хеморецепторами. Последние, как правило, не достигают корковых уровней, поэтому воспринимаемые ощущения в основном ограничиваются болью и давлением. Поскольку немиелинизированные С-волокна являются преобладающим типом сенсорных волокон, иннервирующих внутренние органы, висцеральная боль имеет жгучий, ноющий характер.

Примечательно, что внутренние органы обычно относительно нечувствительны к таким раздражителям, как сдавливание, порезы и термические травмы. Таким образом, хирургические манипуляции вызывают удивительно низкую активность сенсорных систем. Однако висцеральные афференты активно реагируют на растяжение, расширение, напряжение и ишемию (снижение кровотока). По этой причине спазмы (повышенное мышечное напряжение в стенке внутренних органов) и растяжения из-за скопления газов довольно болезненны. Спазмы, растяжение и / или ишемия, возникающие при скручивании или смещении толстого кишечника лошади, могут вызывать у лошадей сильную боль в животе, называемую коликами.

Вкус и обоняние

Вкус и обоняние - это те чувства, которые обнаруживают частичные молекулы во внешней или внутренней среде. Органы вкуса и обоняние, которые обнаруживают молекулы вне тела, включают **вкусовые ощущения** (вкус) и **обоняние** (запах). В организме органы вкуса и обоняние включают определение pH крови и концентрации углекислого газа. Эти последние афференты связаны с автономными рефлексам и не проецируются в кору головного мозга для восприятия.

Вкусовые ощущения

Вкус, или **вкусовые ощущения**, это модальность, связанная с контактом растворенных веществ со специальными рецепторными клетками на языке и в области горла. Рецепторы просто называются **вкусовыми клетками**, расположены в группе с поддерживающими клетками, кластер, составляющий **вкусовой сосочек** (Рисунок 12-4). Вкусовые сосочки распределяются по поверхности языка неравномерно; они ограничены определенными формами сосочков (крошечных выступов), **валиковидными**, **листообразными** и **грибовидными** сосочками, которые находятся на языке (наибольшее количество), мягком небе, частях глотки и надгортаннике гортани.

Сенсорные нервные волокна, отвечающие за вкус, распределяются по ростральным отделам языка через ветвь лицевого нерва, **барабанную струну**. Вкус в хвостовой части языка проходит по волокнам языкоглоточного нерва. Соматические ощущения (тепло, холод, прикосновение, боль) от языка передаются ветвями тройничного и языкоглоточного нервов. Вкусовые сосочки на других участках, кроме языка (например, на мягком небе), иннервируются блуждающим нервом.

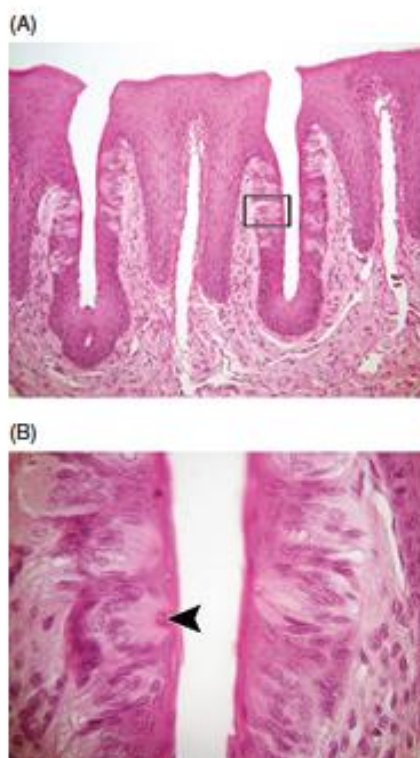


Рисунок 12-4. Микрофотография язычных сосочков. (А) 10 ×, прямоугольник указывает на один вкусовой сосочек на боковой стороне сосочка. (В) 40 × нескольких вкусовых сосочков; стрелка указывает открытие (вкусовые поры) в бутон, позволяющее растворенным веществам контактировать со вкусовыми клетками. Источник: микрофотография любезно предоставлена Гретхен Делкамбре, Государственный университет Колорадо, Форт-Коллинз, Колорадо, США.

Традиционно выделяли четыре основных вкусовых ощущения. Это **сладкий, соленый, горький и кислый**. У отдельных вкусовых клеток есть физиология мембранных рецепторов, предназначенная для обнаружения химических веществ, связанных с этими вкусами. Более сложные сенсорные ощущения, которые мы обычно связываем со вкусом (например, ароматы, которые мы обнаруживаем, когда различаем яблоко и морковь), возникают в основном из-за стимуляции обонятельных рецепторов в сочетании с основными модальностями вкуса. Чтобы они стимулировали вкусовые клетки, химические вещества должны находиться в растворе. Растворение веществ так, чтобы их можно было почувствовать на вкус, - важная функция слюны.

В дополнение к четырем основным вкусам также распознается пятая модальность вкуса со своим собственным специфическим рецептором вкусовых клеток. Этот вкус, который ощущается, когда наряду с натрием присутствует глутамат аминокислоты, придает пищевым продуктам пикантность. Поскольку этот способ вкуса был впервые описан японскими исследователями, он известен японским словом, обозначающим острый или вкусный: **умами**. Именно присутствие вкусового рецептора умами объясняет усиление вкуса продуктов при добавлении глутамата натрия.

Обоняние

Обоняние – это орган **обоняния**. **Обонятельные сенсорные нейроны** разбросаны среди поддерживающих клеток по всей обонятельной слизистой оболочке в дорсокаудальной части полости носа (Рисунок 12-5). На вершине каждого обонятельного нейрона находится единственный дендрит с пучком из нескольких тонких волосовидных выступов, на которых расположены химические рецепторы обоняния. Аксон от каждого

обонятельного нейрона проходит через решетчатую пластинку решетчатой кости; масса тонких волокон, попадающих таким образом в свод черепа, вместе составляет **обонятельный нерв**. Эти волокна синапсы в **обонятельной луковице** на нейронах, аксоны которых составляют обонятельные тракты головного мозга.

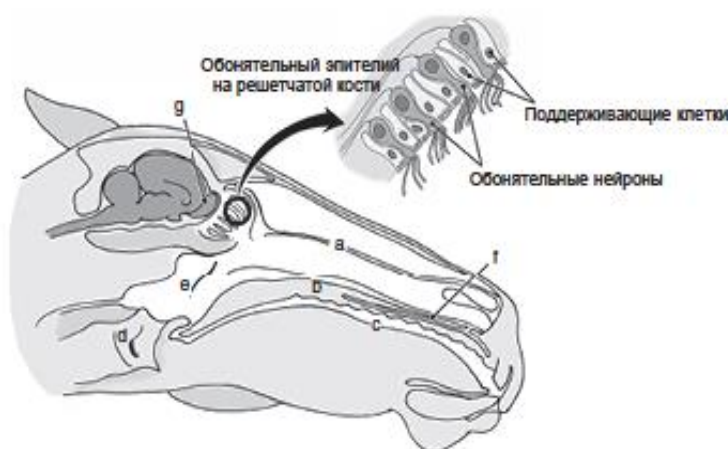


Рисунок 12-5. Обонятельная система. Вид головы лошади в сагиттальном разрезе. На разрезе показан обонятельный эпителий, покрывающий решетчатую кость в каудодорсальной полости носа, под микроскопом. а - полость носа; б, нёбо; в, полость рта; г, гортань; д, глотка; е, сошниково-носовой орган; г, обонятельная луковица головного мозга.

Нейронные связи в обонятельных частях мозга сложны. Обоняние - это единственная сенсорная модальность, которая не обязательно проходит через таламус до достижения коры головного мозга. Также известно, что обоняние имеет прочную связь с лимбической долей и гипоталамусом, частями мозга, которые генерируют эмоциональные и вегетативные реакции. Таким образом, запахи обладают уникальной способностью вызывать эмоции и поведение.

Существует подмножество обонятельных сенсорных нейронов вне обонятельного эпителия, которые иннервируют слизистую оболочку **сошниково-носового органа**, дивертикула носовой полости на твердом небе. Эти обонятельные нейроны, судя по всему, являются рецепторами **феромонов**, химических веществ, которые могут влиять на поведение других людей. Феромоны, вероятно, особенно важны для репродуктивного поведения. Несмотря на тщательные исследования, человеческие феромоны до сих пор не распознаны однозначно.

Слух и равновесие

Ухо можно разделить на три основные части: наружное, среднее и внутреннее ухо. **Наружное ухо** простирается от внешней стороны до **барабанной перепонки**. **Среднее ухо** начинается у барабанной перепонки; это заполненное воздухом пространство в височной кости. **Внутреннее ухо** также находится внутри височной кости и представляет собой сложную заполненную жидкостью систему камер и каналов (Рисунок 12-6).

Наружное ухо

Часть уха, видимая на внешней стороне головы, **ушная раковина**, значительно различается по форме и размеру у разных видов и внутри видов. Его внешний вид обусловлен прежде всего формой и жесткостью **ушного хряща**, воронкообразной структурой из эластичного и гиалинового хряща.

Ушная раковина действует как улавливающее устройство для волн давления воздуха, а ее форма и подвижность структурно важны для локализации звука. Многие

скелетные мышцы, которые двигают ушную раковину, условно классифицируются как ростральные и каудальные мышцы ушной раковины; все они иннервируются лицевым нервом.

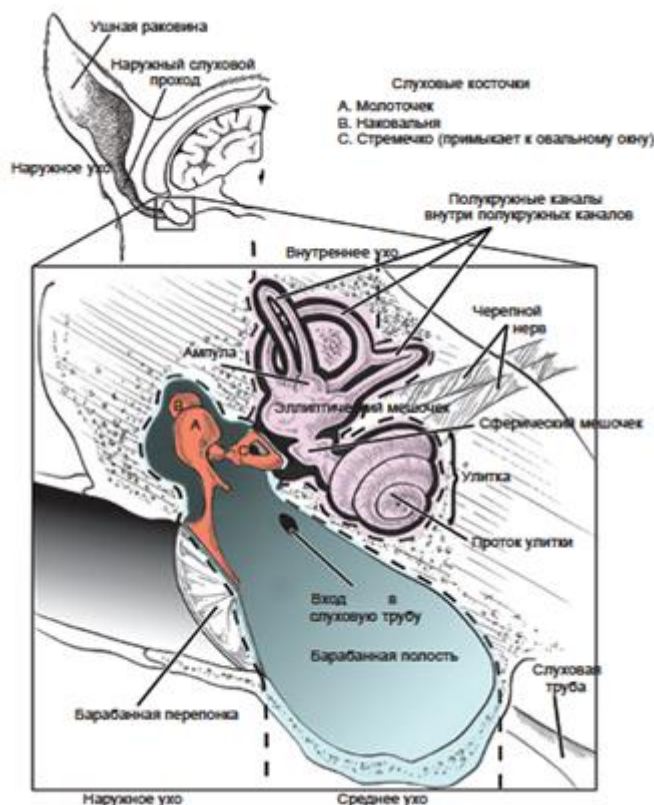


Рисунок 12-6. Анатомия слуха и вестибулярного аппарата. Наружные, средние (синие) и внутренние (розовые) уши с окружающей височной костью. Слуховые косточки (красные) охватывают среднее ухо от барабанной перепонки до внутреннего уха.

Трубчатое продолжение ушной раковины, хрящевой **наружный слуховой проход**, простирается от ушной раковины до барабанной перепонки. Внешний слуховой канал покрыт измененной кожей с небольшим количеством волосков и обилием сальных и серных желез. Комбинированная секреция этих желез называется **ушной серой**, коричневым воскообразным веществом, которое защищает канал. Отдельный **кольцевидный хрящ**, прилегающий к воронкообразному основанию ушного хряща, образует большую часть наружного слухового прохода. Третий хрящ, щитовидный хрящ, лежит медиальнее ушного хряща, встроенного в ростральные ушные мышцы. Он функционирует как точка опоры для прикрепленных мышц ушной раковины.

Среднее ухо

Среднее ухо - это заполненное воздухом пространство, **барабанная полость**, выстланная слизистой оболочкой и заключенная в височной кости. У большинства домашних животных в среднем ухе имеется вентрально расширенная полость, **барабанная булла**, видимая на вентральной поверхности черепа. Среднее ухо закрыто от внешнего слухового прохода здоровой барабанной перепонкой и сообщается с носоглоткой через **слуховую трубу** (бывшая евстахиева труба). У лошади слуховая труба расширена, образуя большой заполненный воздухом **гортанный мешок**, расположенный дорсокаудальнее носоглотки. Связь между средним ухом и глоткой обычно закрыта, за исключением кратковременного глотания.

Открытие слуховой трубы, вызванное глотанием или зеванием, позволяет уравнивать давление воздуха между средним и наружным ушами.

Три **слуховые косточки** охватывают среднее ухо от барабанной перепонки до **овального окна**. От поверхностных до глубоких - это молоточек, наковальня и стремечко (Рисунок 12-6).

Эти крошечные кости обеспечивают механическую связь барабанной перепонки с **овальным окном**, и через них колебания передаются от первого ко второму.

Размер слуховых косточек и их усилие обеспечивают механическое преимущество; энергия волн давления, ударяющих по барабанной перепонке, концентрируется на меньшем овальном окне, повышая чувствительность системы к слабым раздражителям.

В среднем ухе также есть две поперечно-полосатые мышцы – **мышца напрягающая барабанную перепонку** и **стременная мышца**. Эти две маленькие мышцы глушат колебания слуховых косточек при чрезмерно громких звуках. Постоянное сокращение этих мышц способствует временному снижению остроты слуха после, например, посещения очень громкого музыкального концерта.

Барабанная хорда, ветвь лицевого нерва, проходит через барабанную полость. Барабанная хорда несет волокна для вкуса от ростральных двух третей языка, а также парасимпатические волокна, предназначенные для нижнечелюстных и подъязычных слюнных желез. Инфекции среднего уха (средний отит) могут быть связаны с нарушением функции этого нерва. Точно так же симпатические волокна, которые иннервируют глаз, проходят через барабанную полость; Заболевания, поражающие среднее ухо, могут вызывать признаки потери симпатической иннервации структур головы, включая суженный зрачок, запавшее глазное яблоко и опущение верхнего века (**синдром Хорнера**).

У лошадей черепные нервы с VII и IX по XII и симпатические аксоны к голове проходят вдоль стенки воздухоносного мешка, отделенного от его внутренней части только слизистой оболочкой. Следовательно, заболевания воздухоносного мешка могут вызывать характерные неврологические дисфункции при поражении этих нервов.

Внутреннее ухо

Внутреннее ухо полностью располагается внутри каменистой височной кости. Для него характерен многокамерный перепончатый мешок (**перепончатый лабиринт**), плотно окруженный скульптурной костной полостью (**костный лабиринт**). Внутреннее ухо улавливает звук и ускорение (Рисунок 12-6).

Перепончатый лабиринт во внутреннем ухе представляет собой систему мешочков и протоков, заполненных жидкостью. Основными анатомическими особенностями перепончатого лабиринта являются: (1) два увеличения: **маточка** и **мешочек**; (2) три петли, прикрепленные к маточке, **полукружным каналам**; и (3) спиральный **канал улитки**. Они заполнены жидкостью - **эндолимфой**. Перепончатый лабиринт расположен в костном лабиринте - выемке аналогичной формы, немного большего размера, в каменистой височной кости. Костный лабиринт заполнен жидкостью, называемой **перилимфой**.

Внутреннее ухо можно разделить на две функциональные части. В одном костный лабиринт образует спиральную улитку в форме **раковины улитки**, внутри которой находится улитковый проток, часть перепончатого лабиринта. В канале улитки находятся рецепторы слуха. Эти рецепторы иннервируются **кохлеарным отделом** черепного нерва.

Вторая часть составляет **вестибулярный аппарат**. Внутри маточки, мешочка и полукружных каналов, составляющих вестибулярный аппарат, находятся рецепторы, которые обнаруживают ускорение, включая ускорение силы тяжести. Ускорения способствуют ощущению **равновесия или баланса**. Вестибулярный аппарат иннервируется **вестибулярным отделом** черепного нерва.

Физиология слуха

Энергия окружающей среды, улавливаемая при прослушивании, - это волны давления воздуха, создаваемые вибрацией. Эти волны давления могут быть описаны с точки зрения их **частоты**, времени между пиками волн давления, измеряемого в герцах (Гц, циклов в секунду).

Частота определяет воспринимаемую высоту звука, при этом более высокие частоты производят звуки более высокой высоты. Волны атмосферного давления также описываются с точки зрения их **амплитуды**, свойства, которое отражает энергию и, следовательно, громкость этих волн. Амплитуда выражается в **децибелах** (дБ), единицах измерения громкости. Шкала децибел является логарифмической, поэтому самые громкие звуки, которые можно услышать без дискомфорта (около 100 дБ), в миллион раз также сильнее как и самые слабые слышимые звуки.

Улитковая часть костного лабиринта напоминает раковину улитки (cochlea в переводе с латыни означает улитка). Пространство внутри улитки заполнено перилимфой и закручивается по спирали вокруг центрального костного ядра, **стержень улитки**. Соответствующей частью перепончатого лабиринта является канал улитки, который простирается по всей длине спирали улитки. Проток протягивается в поперечном направлении от стержня улитки к внешней стенке костной улитки, эффективно разделяя это заполненное перилимфой пространство на два: вестибулярную лестницу выше и барабанную лестницу ниже протока (Рисунок 12-7 и 12-8).

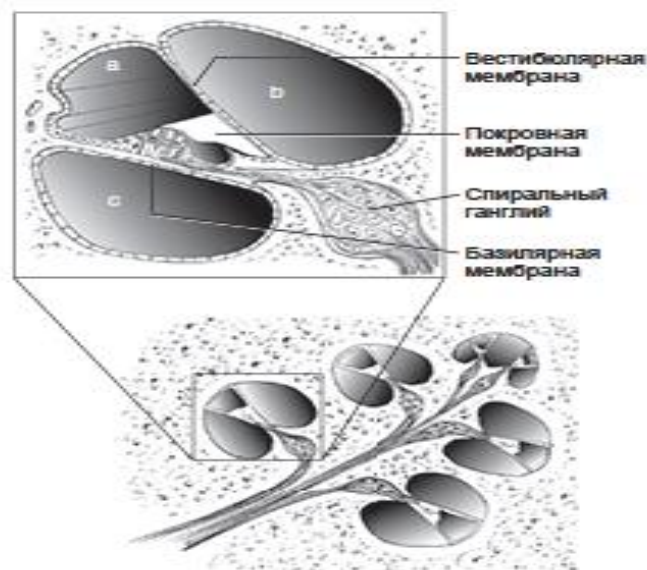


Рисунок 12-7. Срединный отдел улитки. В расширенном виде показан спиральный орган внутри: а, улиткового протока; б - между вестибулярной лестницей; и с, барабанная лестница.

Вестибулярная лестница берет свое начало в области вестибулярного окна, и благодаря этой связи перилимфа внутри нее получает волны давления от вибрации слуховых косточек. На вершине улитки вестибулярная лестница переходит в барабанную лестницу в соединении, называемом **геликотрема**. Барабанная лестница принимает волны давления от жидкости в вестибулярной лестнице (но, что более важно, через вибрации, передаваемые через промежуточный канал улитки); эти волны рассеиваются на окончании барабанной лестницы, **улиткового (круглого) окна**, которое примыкает к заполненному воздухом пространству среднего уха.

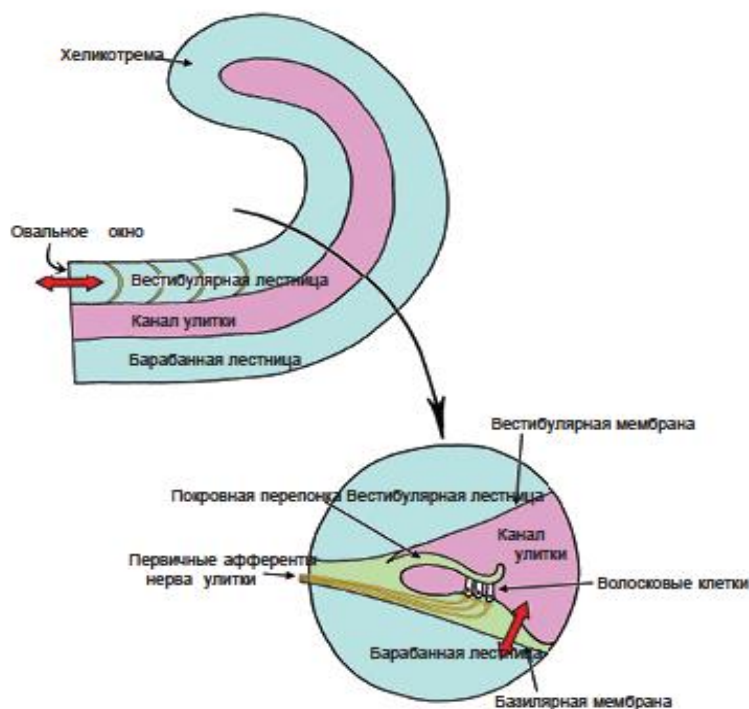


Рисунок 12-8. Схема функции улитки. Лестница и канал улитки изображены в верхней части этого рисунка в развернутом виде для ясности; ниже - поперечный разрез, показывающий детали заполненных жидкостью пространств и спирального органа. Красная стрелка вверх указывает на колебания овального окна, которое создает волны давления (желтые дуги) в перилимфе вестибулярной лестницы. В определенной области канала улитки эти волны давления будут вызывать резонансную вибрацию в базилярной мембране (красная стрелка вниз). Движущиеся волосковые клетки наклоняются к вышележащей покровной мембране, деполяризуя их.

Рецепторные клетки слуховой системы находятся в канале улитки как компоненты **спирального органа** (Кортиевого органа) (Рисунок 12-7 и 12-8). Спиральный орган содержит рецепторные клетки внутреннего уха, механорецепторы, называемые **волосковыми клетками**, для пучка **ресничек** на их вершине. Реснички волосковых клеток спирального органа заключены в относительно жесткую покрывающую их мембрану, **покровную мембрану**. Стенки между каналом улитки и вестибулярной лестницы и перепонки называются **вестибулярной и базилярной мембранами** соответственно.

Виды поперечного сечения улитки создают впечатление, что компоненты внутри расположены как повторяющиеся отдельные единицы, но они непрерывны в **продольном** направлении на всем протяжении спиральной улитки.

Волосковые клетки синапсируют с периферическими отростками первичных афферентных нейронов, клеточные тела которых лежат внутри **спирального ганглия**. Спиральный ганглий расположен в стержне улитки, а аксоны афферентных нейронов внутри него собираются, образуя **нерв улитки**. Преобразование механической энергии волн давления воздуха в электрические импульсы нейронов слуховой системы происходит следующим образом.

Волны давления воздуха, захваченные ушной раковиной, направляются вниз к барабанной перепонке и приводят ее в колебательное движение. Это движение передается через заполненную воздухом полость среднего уха за счет движений слуховых косточек. Эти косточки передают вибрации овальному окну через основание стремени. На перилимфу в костном лабиринте поступают волны давления, передаваемые ей колебаниями овального окна (Рисунок 12-8). Они переносятся в улитку вестибулярной

лестницей. Вестибулярная мембрана между вестибулярной лестницей и каналом улитки вибрирует в ответ на волны давления и передает эти колебания через канал улитки на базилярную мембрану и нижележащую перилимфу барабанной лестницы. Движение базилярной мембраны приводит к движению волосковых клеток в спиральном органе, который на ней опирается, и это вызывает изгиб ресничек волосковых клеток относительно более жесткой покровной мембраны. Именно изгиб ресничек приводит к деполяризации волосковых клеток. Когда эта деполяризация достигает достаточной интенсивности, она запускает потенциал действия в первичных афферентах спирального ганглия.

Способность отличать одну высоту звука от другой основана на ряде анатомических и электрических особенностей спирального органа. Проще говоря, базилярная мембрана варьируется по ширине от основания улиткового протока, где она наиболее узкая, до вершины, где она наиболее широкая. Это различие в ширине означает, что каждая часть мембраны имеет разную частоту, на которой она предпочтительно колеблется («резонирует»), причем самая широкая часть мембраны колеблется на низкой частоте, а узкая - на высокой.

Аксоны улиткового нерва входят в ствол мозга с вестибулярным нервом на стыке продолговатого мозга и моста и оканчиваются ядрами улитки на боковой стороне продолговатого мозга. Из этого первого синапса множественные проводящие пути производят опосредованные слухом рефлексy и сознательное восприятие звука. Слуховая информация, предназначенная для коры головного мозга, поднимается двусторонним образом в продолговатом мозге, мосту и среднем мозге.

Пути сознательного восприятия звука продолжаютy к релейному ядру таламуса для прослушивания, а оттуда волокна проецируются в **первичную слуховую кору** на латеральной стороне головного мозга. Результатом двусторонней связи проводящих путей является то, что слуховая информация из обеих улиток достигает как левой, так и правой слуховой коры.

Двусторонность слуховых представлений в головном мозге означает, что для того, чтобы повреждение мозга привело к полной глухоте, оно должно затронуть обе стороны пути. Такие широко распространенные травмы головного мозга часто несовместимы с жизнью; следовательно, чаще всего глухота, встречающаяся клинически, имеет периферическое происхождение (связана с нервом улитки или внутренним ухом, а не с самим мозгом). У животных неполную потерю слуха обнаружить сложно.

Заболевания, которые влияют на способность барабанной перепонки или слуховых косточек передавать вибрации овальному окну, вызывают *кондуктивную глухоту*. Те, что влияют на спиральный орган или более проксимальные компоненты слуховой системы (включая нервы улитки, ствол мозга и слуховую кору), вызывают *перцептивную глухоту*. Чаще всего глухота наследуется сенсоневральной, вызванной дегенерацией волосковых клеток улитки. Врожденная глухота была связана с белыми волосами или генами мерля или пеготого окраса у множества видов, включая собак (в первую очередь далматинцев), кошек и лошадей. У этих индивидуумов отсутствие пигмент-содержащих клеток внутри улитки связано с дегенерацией волосковых клеток улитки в течение нескольких недель после рождения.

Механизмы равновесия

Вестибулярная система - это сложная неврологическая система, которая занимается поддержанием стабильной ориентации по отношению к гравитации и во время движения. Его влияние широко распространяется по нервной системе; вестибулярный вход отвечает за рефлекторное положение глаз, шеи, туловища и конечностей по отношению к движению или положению головы.

Рецепторные органы вестибулярной системы расположены в части мембранного лабиринта, известной как **вестибулярный аппарат** (Рисунок 12-6). Этими рецепторными органами являются **макулы** маточки и мешочка, а также **ампулоподобные гребешки** полукружных протоков. Афферентная информация от этих структур вызывает двигательные рефлексы, которые поддерживают стабильные зрительные образы на сетчатке во время движения головы, поддерживают уровень головы по отношению к силе тяжести за счет движений шеи и вызывают движения туловища и конечностей для противодействия смещения головы.

Маточка и меньший мешочек имеют **макулу** - утолщенную овальную бляшку нейроэпителия (Рисунок 12-9). Макула состоит из популяции волосковых клеток, очень похожих на клетки спирального органа.

Они покрыты желатиновой пленкой, **отолитовой мембраной**, в которую выступают реснички волосковых клеток. Поверхность отолитовой мембраны усеяна кристаллами карбоната кальция, **отолитами** или **статокониями**, которые увеличивают инерционную массу отолитовой мембраны. При ускорении по прямой, индивидуум ощущает **линейное ускорение**. Инерция отолитовой мембраны заставляет ее отставать от головы в условиях линейного ускорения (включая всегда присутствующее ускорение силы тяжести); это волочение отолитовой мембраны изгибает реснички нижележащих волосковых клеток с векторами сдвига, зависящими от направления ускорения.

К маточке прикреплены три полукруглых продолжения перепончатого лабиринта, полукружных протоков. Протоки лежат в трех плоскостях примерно под прямым углом друг к другу и обозначаются спереди, сзади и сбоку для описания их ориентации. Как продолжение перепончатого лабиринта, каждый проток заполнен эндолимфой и окружен перилимфой.

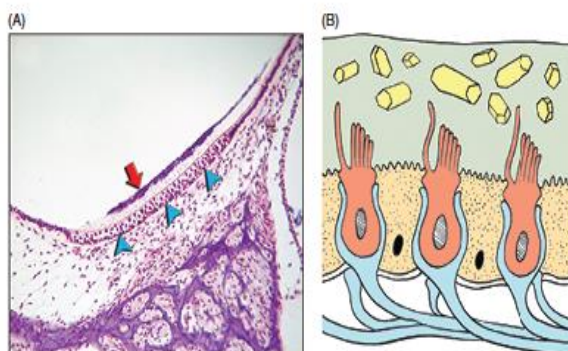


Рисунок 12-9. Макула. (А) Микрофотография макулы. Красная стрелка, отолиты. Синие стрелки, волосковые клетки. (В) Схема макулы. Волосковые клетки, окруженные ненейральными поддерживающими клетками, покрыты **желеобразной** отолитовой мембраной, в которую встроены отолиты. Инерционные движения отолитовой мембраны изгибают реснички волосковых клеток, изменяя их мембранный потенциал. Источник: микрофотография любезно предоставлена Гретхен Делкамбре, Государственный университет Колорадо, Форт-Коллинз, Колорадо, США.

Один конец каждого протока расширен, образуя **ампулу**, внутри которой расположены рецепторные органы полукружных протоков (Рисунок 12-10). Одна стенка ампулы имеет поперечный гребень соединительной ткани, ампулоподобный гребешок, который поддерживает нейроэпителий волосковых клеток. К гребешку прикреплена желеобразная **купула**; он проходит через ампулу, образуя гибкий барьер для потока эндолимфы. Реснички волосковых клеток встраиваются в купулу и поэтому изгибаются при ее движении.

Полукружные протоки обнаруживают **угловое ускорение (вращение)**, и их плоскости ориентации примерно соответствуют осям X, Y и Z трехмерного пространства.

Когда головка вращается, полукружный канал, лежащий в этой плоскости вращения, перемещается вместе с ней. Однако эндолимфа внутри протока должна преодолеть свою инерцию в начале вращения и, как следствие, ненадолго отстает от движения головы. Гибкая купула, действующая как перемычка через ампулу, выпячивается в ответ на толчок эндолимфы и при этом изгибает реснички встроенных волосковых клеток. С тремя парами (правым и левым) полукружных каналов, обнаруживающими движение в трех плоскостях пространства, сложные вращательные движения головы кодируются в образцах возбуждения шести ампулоподобных гребешках.

Первичные афферентные нейроны синапсируют с волосковыми клетками вестибулярного аппарата. Их клеточные тела находятся в **вестибулярном ганглии**, а их аксоны составляют **вестибулярный нерв**, который присоединяется к улитковому нерву и становится восьмым черепным нервом. Большинство аксонов находится в синапсе вестибулярного нерва в крупных **вестибулярных ядрах** моста и ростральной медулы.

Вестибулярные рефлексy. Если бы не было механизма, позволяющего удерживать взгляд на цели при движении головы, визуальные образы

будет постоянно проскальзывать по сетчатке во время движения головы, и фокусировка на поле зрения будет затруднена или невозможна при движении головы.

Вестибулярные ядра используют информацию об ускорении для координации движений экстраокулярных мышц с движениями головы и тем самым фиксируют зрительный образ в одном месте сетчатки. Когда движение движущейся головы уносит фиксированное изображение за пределы видимого диапазона, глаза устремляются вперед в направлении движения, чтобы зафиксировать новое изображение. Это новое изображение удерживается на сетчатке, в то время как голова продолжает вращаться, пока снова не потребуются компенсационный прыжок вперед. Этот механизм приводит к циклу медленного движения против направления поворота (взгляд фиксируется на цели) с последующей быстрой регулировкой в том же направлении, что и поворот. Это колебательное рефлекторное движение глаз называется **нистагмом**.

Нистагм - это нормальный рефлекс, возникающий в ответ на движение головы. Нистагм считается ненормальным, если он возникает при отсутствии движения головы; этот (**спонтанный**) **нистагм в покое** является признаком вестибулярного заболевания.

Аксоны некоторых нейронов вестибулярных ядер проецируются каудально в двигательном тракте, что влияет на активность шейных и верхних грудных сегментов спинного мозга. Эти двигательные связи активируют мускулатуру шеи и разгибатели передних конечностей, производя вестибулошейный рефлекс, который генерирует движения шеи и разгибание передних конечностей, помогая удерживать голову на одном уровне относительно силы тяжести и движения.

Некоторые волокна вестибулярных ядер образуют ипсилатеральный нисходящий двигательный тракт, который простирается по всей длине спинного мозга. Этот **латеральный вестибулоспинальный тракт** является частью вентромедиальной двигательной системы (см. Главу 10). Его действие имеет основной эффект повышения тонуса антигравитационных мышц (проксимальных разгибателей конечностей и осевых мышц). Этот **вестибулоспинальный рефлекс** использует вестибулярную информацию для создания движений конечностей и туловища, которые противодействуют вызывающему его смещению головы. Этот механизм предназначен для предотвращения опрокидывания или падения при изменении положения головы.

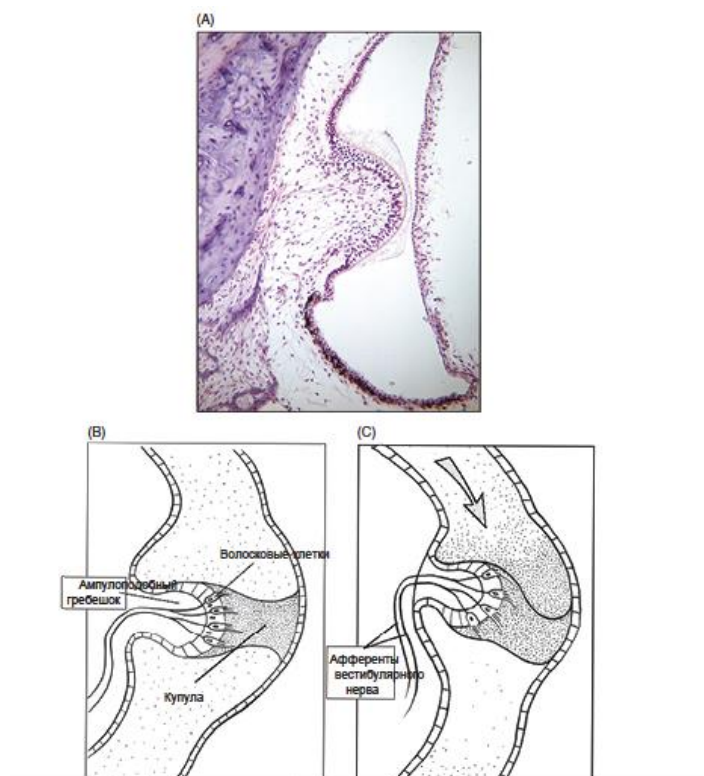


Рисунок 12-10. Ампулоподобный гребешок. (А) Микрофотография ампулоподобный гребешка внутри ампулы. (В) Схема строения гребешка. Желеобразная купула, в которую встроены волосковые клетки, образует гибкий барьер через ампулу. (С) Вращение головы вызывает инерционные движения эндолимфы (стрелка), которая отклоняет желеобразную купулу и изгибает реснички волосковых клеток. Источник: микрофотография любезно предоставлена Гретхен Делкамбре, Государственный университет Колорадо, Форт Коллинз, Колорадо, США.

Животные с повреждением одной стороны вестибулярной системы выражают вестибулярные рефлексы в отсутствие соответствующих раздражителей. У этих индивидуумов обычно бывает нистагм в покое, патологический наклон головы и склонность наклоняться, кружиться или падать на бок.

Зрение

Глаз - сложный орган, основная функция которого - собирать и фокусировать свет на светочувствительной сетчатке. Он находится внутри конусообразной полости черепа, орбиты, в которой находится глазное яблоко и ряд других структур мягких тканей, **придатки глаза** (например, мышцы, железы), которые воздействуют на глазное яблоко, обслуживая его светособирающую функцию. В отличие от орбиты человека, которая представляет собой сплошной костный конус, вентральная часть орбиты домашних животных ограничена мягкими тканями, особенно крыловидными мышцами.

Придатки глаза

Веко. Две подвижные складки волосистой кожи защищают переднюю часть глазного яблока. Это веки или (**palpebrae**). Промежуток между краями двух век является **глазной щелью**, и ее размер контролируется мышцами век. Слой плотной соединительной ткани в веке, тарзальной пластине (предплюсне), придает им определенную жесткость. Веки имеют тонкую, но в остальном типичную волосатую кожу

на их поверхности. Эта кожа заканчивается у края века с резким переходом на слизистую оболочку. По краю могут быть реснички.

С краем век связаны обильные модифицированные потовые и сальные железы. Ряд крупных модифицированных сальных желез, **тарзальные железы (мейбомиевы железы)** особенно клинически важен, поскольку они обычно инфицируются, развиваются опухоли или поражаются. Тарзальные железы присутствуют как обоих веках открываются в неглубокую борозду возле кожно-слизистого соединения века. Отверстия их протоков хорошо видны, когда край века вывернут, а сами железы обычно видны как желтовато-белые столбики под слизистой оболочкой на внутренней поверхности века. Тарзальные железы образуют важный масляный слой слезной пленки.

Конъюнктива - это слизистая оболочка, выстилающая внутреннюю часть глазных яблок и часть передней поверхности глазного яблока (за исключением прозрачной роговицы). Заболевания конъюнктивы - самые частые заболевания глаз. Конъюнктива богата слизистыми железами, лимфоцитами, нервами и кровеносными сосудами. Очень маленькое пространство между веками и поверхностью глаза - это **конъюнктивальный мешок**, и именно в это пространство обычно закапывают глазные лекарства.

Воспаление конъюнктивы, или конъюнктивит, характеризуется покраснением и повышенным выделением слизи.

Рак глаза, плоскоклеточный рак конъюнктивы, относительно часто встречается у герефордских, голштинских и шортхорнских пород крупного рогатого скота.

Домашние виды обладают **мигательной перепонкой**, или **третьим веком**. Это складка слизистой оболочки, возникающая из вентромедиальной части конъюнктивального мешка между глазным яблоком и веками. Ему придается жесткость за счет Т-образного хряща внутри, он сглаживает слезную пленку и защищает роговицу.

Третье веко имеет в своей основе серозную железу, называемую просто **железой третьего века**, которая обычно составляет около 50% слезной пленки. Жвачные животные, свиньи и лабораторные грызуны обладают еще одной более глубокой железой, связанной с третьим веком. Это **гардерова железа**. Это тоже способствует образованию слезной пленки.

Слезопroduцирующий аппарат. Слезный аппарат состоит из ряда серозных, серомукоидных и слизистых желез, а также систем протоков, отводящих их секреты из конъюнктивального мешка (Рисунок 12-11).

Это обеспечивает влажную среду для передней поверхности глаза. **Слезная железа** лежит в дорсолатеральной части орбиты; его секретия вместе с секретией железы третьего века является основным фактором образования слезной пленки. Помимо слезной железы и железы третьего века, более мелкие и более диффузные железы конъюнктивы и век обеспечивают смазку и слизь в слезную пленку.

Слезы вытекают из конъюнктивального мешка через два небольших отверстия на верхнем и нижнем веке рядом с медиальным углом.

Это верхняя и нижняя **слезные точки**, которые открываются в короткие протоки (верхний и нижний **канальцы**), которые соединяются друг с другом в небольшом мешочке (**слезном мешочке**) около медиального угла глаза, который является источником **носослезного протока**. Носослезный проток проходит через кости лица, открываясь в носовую полость и / или просто внутрь ноздри.

Влага на носу домашних животных частично возникает из-за слез.

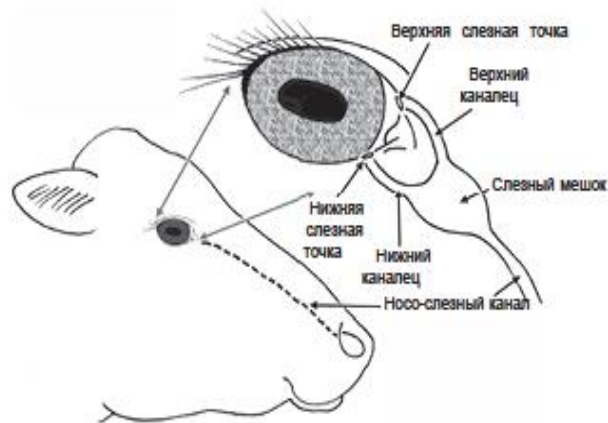


Рисунок 12-11. Слезный аппарат. Слезы, производимые слезной железой и железой третьего века, дренируются в медиальном углу глаза через верхнюю и нижнюю слезные точки. Два канальца сходятся в слезном мешке, и оттуда слезы текут через носослезный проток в преддверие ноздри.

Внешние глазные мышцы. Глазное яблоко движется под действием семи поперечно-полосатых мышц, обозначенных как **внешние глазные мышцы**, чтобы отличать их от внутриглазных мышц, полностью лежащие в пределах глазного яблока (Рисунок 12-12).

Мышца, втягивающая глазное яблоко возникает в каудальной части орбиты, латеральнее зрительного нерва, и делятся на четыре плоских мышечных брюшка, которые вставляются на экваторе глазного яблока в почти полный мышечный конус.

Сокращение этой мышцы приводит к втягиванию глазного яблока в орбиту.

Кроме того, серия из четырех прямых мышц берет начало на вершине орбиты и простирается к экватору глазного яблока, поверхностно по отношению к четырем брюшкам мышцы. Они названы в честь их вывода на глазном яблоке: **дорсальный, вентральный, медиальный и латеральный мышцы**.

Дорсальная косая мышца лежит между дорсальной и медиальной прямыми мышцами и сужается к тонкому сухожилию на уровне заднего полюса глазного яблока. Это сухожилие проходит вокруг небольшого хрящевое **трохлея** хряща, прикрепленного к медиальной стенке глазницы.

Трохлея перенаправляет натяжение сухожилия, которое прикрепляется к дорсальной части глазного яблока. Когда дорсальная косая мышца сокращается, дорсальная часть глазного яблока тянется к медиальной части орбиты (то есть левое глазное яблоко вращается против часовой стрелки, а правое - по часовой стрелке).

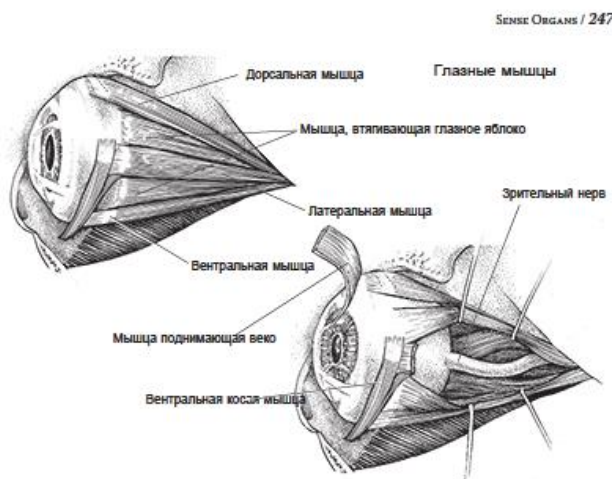


Рисунок 12-12. Внешние глазные мышцы правого глаза, вид с медиальной стороны.

Вентральная косая мышца берет начало от ямки в вентральной части орбитального края; он проходит дорсолатерально, вентрально от прикрепления вентральной прямой мышцы; и она вставляется через два коротких сухожилия на боковой стороне глазного яблока. Вентральная косая мышца вращает глазное яблоко противоположно вращению, производимому дорсальной косой мышцей.

Еще одна мышца, находящаяся в пределах орбиты, не является строго внешней глазной мышцей, поскольку не действует на само глазное яблоко. **Мышца, поднимающее веко** - главный подъемник верхнего века. Он возникает между началом дорсальных косых и дорсальных прямых мышц и проникает через широкое сухожилие в соединительную ткань верхнего века.

Оболочка глазницы представляет собой конусообразную оболочку соединительной ткани, которая окружает глазное яблоко и его мышцы, нервы и сосуды. Как и внешние глазные мышцы, оболочка глазницы

берет начало в вершине орбиты; у края глазницы он сливается с надкостницей лицевых костей. В оболочке глазницы имеется круглая гладкая мышца, которая сжимает ее содержимое и перемещает глазное яблоко вперед по орбите. Жировая ткань как внутри, так и снаружи оболочки глазницы действует, смягчая содержимое глазницы. Из-за своего расположения за глазным яблоком жировую ткань часто называют **жировым телом глазницы**.

Глазное яблоко

Глазное яблоко (Рисунок 12-13) состоит из трех concentрических слоев: фиброзной оболочки, сосудистой оболочки и нервной оболочки.

Три оболочки глазного яблока окружают несколько камер, заполненных жидкостью или желеобразным материалом. Задние 75% глазного яблока заполнены бесклеточным гелем, **стекловидным телом**, и, как следствие, эта часть также называется **камерой стекловидного тела**.

Хрусталик отделяет его от **переднего отрезка** глазного яблока. Передний сегмент глаза разделен на **переднюю** и **заднюю камеры**, заполненные жидкостью, называемой **водянистой влагой**, и частично отделены друг от друга наличием радужной оболочки.

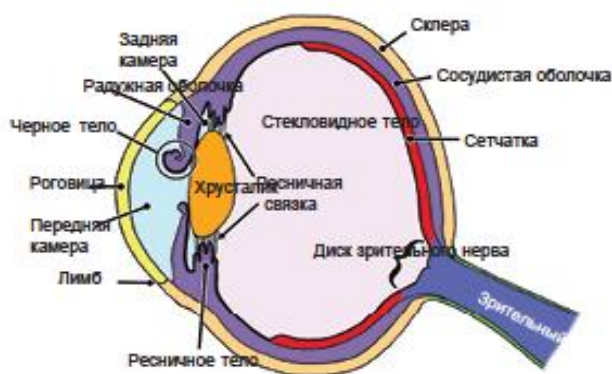


Рисунок 12-13. Сагиттальный разрез глаза лошади

Волокнистая оболочка. Наружная **фиброзная оболочка** глазного яблока состоит из задней непрозрачной **склеры** и передней прозрачной **роговицы**.

Оба состоят из очень плотной коллагеновой ткани. Склера белая, с переменным оттенком серого или синего цвета; он встречается с прозрачной роговицей в переходной области, называемой **лимбом**. Аксоны зрительного нерва проходят через склеру на заднем

полное глаза, в области **решетчатого поля**. Жесткая склера - это место прикрепления внешних мышц глаза.

Роговица - это прозрачная передняя часть фиброзной оболочки. Это самый мощный преломляющий слой глаза (преломляет свет сильнее, чем даже линза); поэтому его прозрачность и симметричная кривизна являются критическими элементами для фокусировки света на сетчатке. Прозрачность роговицы зависит от: (1) отсутствия сосудистых элементов и клеток; (2) отсутствие пигмента; (3) относительное обезвоживание коллагеновой ткани; (4) гладкая оптическая поверхность (вместе со слезной пленкой); и (5) сверх симметричный ламинарный узор коллагеновых волокон, уменьшающий светорассеяние. Передняя и задняя поверхности роговицы покрыты специальным эпителием, но большая часть его толщины состоит из волокон коллагена.

Сосудистая оболочка. Средняя оболочка глазного яблока, сосудистая оболочка или **uvea** состоит из трех частей: сосудистой оболочки, цилиарного тела и радужной оболочки. Увеа в задней части глаза - сосудистая оболочка. Он очень сосудистый и многослойный. Самый глубокий (ближайший к центру глазного яблока) из них - **тапетум**. Тапетум животных - это отражающая поверхность, которая отражает падающий свет обратно на сетчатку и улучшает зрение при слабом освещении (Рисунок 12-14).

Форма и цвет тапетума различны у разных видов и особей, но, как правило, он ограничен дорсальной частью заднего глазного яблока. Вентральная часть сосудистой оболочки обычно не отражающая. У свиньи и большинства приматов тапетум отсутствует.

Цилиарное тело - это переднее продолжение сосудистой оболочки. Это периферийное утолщение сосудистой оболочки, которое дает начало множеству тонких **поддерживающих связок**, поддерживающих хрусталик. Когда мышцы цилиарной мышцы сокращаются, они позволяют хрусталику принимать более сферическую форму; это увеличивает его преломляющую способность, изменение, которое фокусирует близкие объекты на сетчатке. Этот процесс сосредоточения внимания на близких объектах называется **аккомодацией**. Капилляры цилиарного тела производят водянистую влагу в переднем сегменте глазного яблока.

Радужная оболочка - это самая передняя часть сосудистой оболочки и единственная часть сосудистой оболочки, обычно видимая у живого животного. Он состоит из пигментированного кольца ткани, в центре которого проходит **зрачок**. Радужная оболочка разделяет заполненный водой передний сегмент глаза на **переднюю** (перед радужной оболочкой) и **заднюю** (между радужной оболочкой и хрусталиком) **камеры**. Радужная оболочка регулирует количество света, попадающего в заднюю часть глаза, изменяя размер зрачка. Сужающие мышцы, иннервируемые парасимпатическими волокнами глазодвигательного нерва, уменьшают размер зрачка при сокращении. Расширение зрачка осуществляется за счет активности расширяющих мышц, иннервируемых симпатическими нервами.

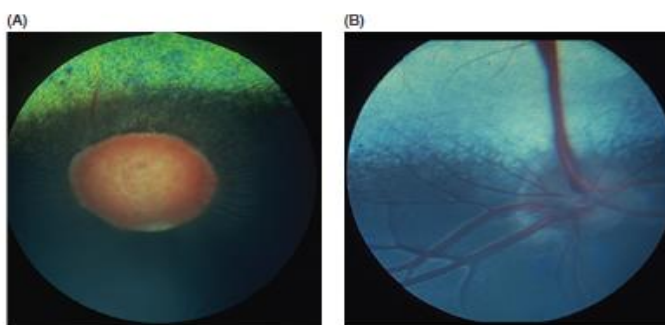


Рисунок 12-14. Глазное дно лошади (А) и быка (В). Тапетум - это отражающая область, видимая в верхней части обоих изображений. У лошади диск зрительного нерва виден в

виде желтоватого овала в центре изображения. Кровеносные сосуды сетчатки лошади многочисленные, маленькие и их трудно увидеть, поскольку они исходят от диска зрительного нерва. Диск зрительного нерва быка - это световой круг, из которого излучается меньшее количество более крупных сосудов. Источник: фотографии любезно предоставлены Синтией Пауэлл, Университет штата Колорадо, Форт-Коллинз, Колорадо, США.

Радужная оболочка получает свой цвет от пигментированных эпителиальных клеток, прежде всего на задней поверхности радужной оболочки. Типичное распределение окраса зависит от вида и цвета шерсти особи. У травоядных пигментированный эпителий задней поверхности радужной оболочки образует узелковые образования по краю зрачка, которые видны в передней камере. Они часто бывают очень большими у лошадей, у которых их называют **черным телом**. У жвачных те же структуры обычно меньше по размеру и называются **радужковыми гранулами**. Кажется, что они действуют как нечто вроде «внутреннего козырька» для зрачка, защищая его от прямых солнечных лучей.

Место, где передняя поверхность радужной оболочки встречается с фиброзной оболочкой, - это **радужно-роговичный угол (угол передней камеры)**; там водная среда, производимая цилиарным телом, реабсорбируется в венозный кровоток.

Здесь аномалии (например, врожденное сужение или обструкция из-за воспаления) могут препятствовать нормальному оттоку водянистой влаги из передней камеры и приводить к повышению внутриглазного давления - состоянию, называемому *глаукомой*. Глаукома ослепляет глаза, сдавливая кровеносные сосуды, обслуживающие сетчатку.

Нервная оболочка. Самый глубокий слой глазного яблока - это **нервная оболочка** или **сетчатка**. Сетчатка эмбриологически развивается как продукт развивающегося мозга и поэтому состоит из нейронов и глии. Светочувствительная часть сетчатки простирается от задней части цилиарного тела до того места, где нервные волокна выходят из глазного яблока, вблизи заднего полюса глазного яблока.

В клинической практике сетчатку обычно просматривают через зрачок с помощью офтальмоскопа; часть сетчатки, которую можно увидеть таким образом, называется **глазным дном** (Рисунок 12-14).

Сетчатка имеет множество гистологических слоев. Одним из них является **фоторецепторный слой**, в котором находятся специальные нервные рецепторные клетки зрительной системы, **палочки** и **колбочки**. Каждый фоторецептор имеет внешний сегмент, который состоит из упорядоченных стопок плоских дискообразных плазматических мембран. Они изобилуют **фотопигментами**, молекулами, чувствительными к фотонам света. Фоторецепторы имеют одну из двух основных форм: высокий цилиндр или более короткий, сужающийся стек. Цилиндрические фоторецепторы представляют собой палочки, снабженные фотопигментом, который делает их чувствительными к очень низким уровням света. Сужающиеся фоторецепторы представляют собой колбочки, каждый из которых выражает один из трех известных фотопигментов с чувствительностью к определенной длине волны света. Следовательно, колбочки являются цветовыми рецепторами. Как правило, у животных с ночными привычками сетчатка в основном состоит из палочек, тогда как у животных с дневными привычками (например, приматы и птицы) больше колбочек, особенно в области, которая получает свет из центра поля зрения.

Большинство домашних животных обладают цветовым зрением. Их колбочки сетчатки в первую очередь чувствительны к синим и желтым длинам волн света, при этом колбочки, чувствительные к красному, немного или совсем не чувствительны. Зрение у этих видов, вероятно, богато синими, зелеными и желтыми тонами. Таким образом, развевающаяся красная накидка матадора привлекает быка своим движением, а не цветом.

Фоторецепторы синапсируют с другими нейронами сетчатки, и визуальная информация подвергается ранней нейронной обработке в сетчатке. В конечном итоге

аксоны нейронов, называемых ганглиозными клетками, проецируются на диск зрительного нерва, где они выходят из глазного яблока и становятся зрительным нервом.

На протяжении многих лет пересказывалась история о том, что сетчатка лошади наклонена в задней части глаза таким образом, что одни части расположены ближе, а другие - дальше от передней части глаза.

Такое расположение - часто называемое «наклонная сетчатка» - должно учитывать тенденцию лошади вскидывать голову, глядя на что-то странное или тревожное. Идея состоит в том, что движения головы фокусируют объект на соответствующей части сетчатки. и что аккомодация хрусталиком не является основным инструментом фокусировки лошади. Это привлекательная идея по той же причине, по которой многие народные мудрости окружают лошадей привлекательными: похоже, что она объясняет необычное поведение лошадей. Но теория наклонной сетчатки недвусмысленно опровергнута. Лошади фокусируют глаза для близкого зрения, как и все животные для большего или меньшего эффекта: они меняют форму хрусталика.

Хрусталик глаза

Хрусталик представляет собой прозрачный белковый двояковыпуклый диск, подвешенный между задней камерой и камерой стекловидного тела.

Он окружен эластичной **капсулой**, которая служит местом крепления поддерживающих связок на экваторе хрусталика.

Клетки хрусталика называются **волокнами хрусталика**, и они постоянно образуются на протяжении всей жизни. По мере того, как они добавляются к внешней стороне хрусталика, более старые волокна хрусталика смещаются к центру, что приводит к ламеллярному расположению волокон, часто напоминающему слои луковицы.

По мере того, как животное стареет, к внешней стороне хрусталика добавляется больше волокон хрусталика, сжимая волокна в центре.

Эти старые клетки затвердевают и после среднего возраста начинают терять прозрачность. Это изменение - *лентиккулярный склероз*. Хотя склеральный хрусталик выглядит молочной, *лентиккулярный склероз* обычно не мешает зрению. Более серьезные изменения волокон хрусталика могут привести к значительной непрозрачности, которая мешает передаче света и, следовательно, зрению. Эти помутнения - *катаракта*. Катаракта может быть врожденной или развиваться вследствие повреждения хрусталика или нарушения обмена веществ (например, сахарного диабета).

Поле зрения и оптическая длина

Часть окружающей среды, из которой свет попадает в глаза и стимулирует сетчатку, - это **поле зрения** (Рисунок 12-15). У хищников и древесных животных, таких как птицы и приматы (для которых важно точное восприятие глубины), глаза расположены так, чтобы поля зрения перекрывались в разной степени. Эта область перекрытия, где объекты одновременно просматриваются обоими глазами, является **бинокулярным полем**; зрительная кора оценивает немного отличающийся вид от каждого глаза и использует информацию для обеспечения восприятия глубины. С другой стороны, у хищных животных боковые глаза с гораздо меньшим бинокулярным полем. Такое расположение глаз увеличивает **периферическое зрение**, так что объединенное поле зрения является почти полностью панорамным. Такое зрение является **монокулярным** (видит только одним глазом) и поэтому не имеет очень точных сигналов глубины, но явное преимущество этого широкого поля зрения для хищного животного не требует объяснения.

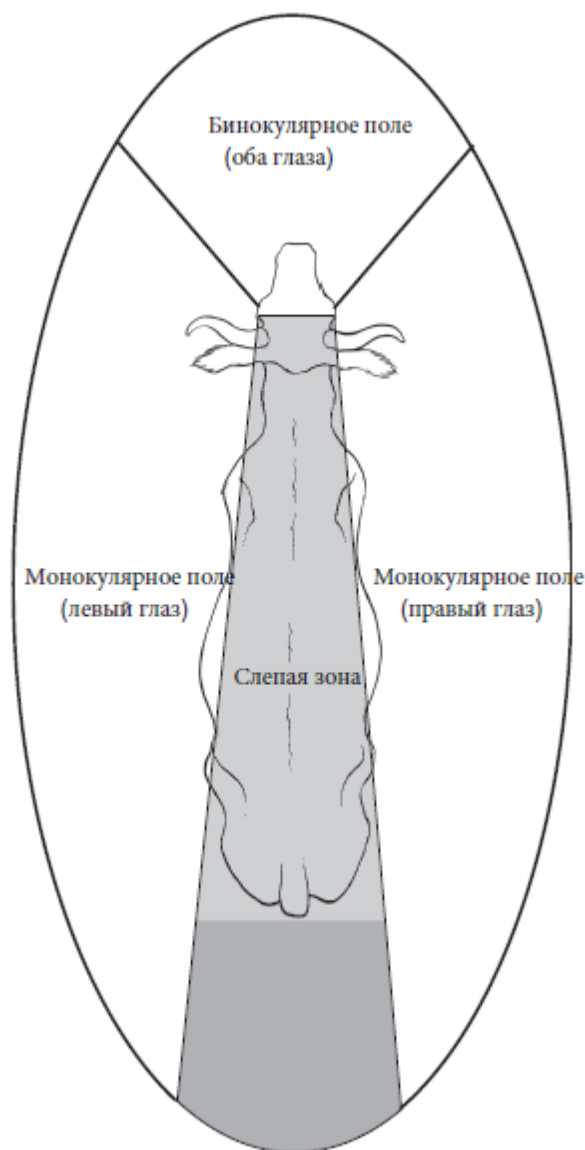


Рисунок 12-15. Поля зрения быка, если смотреть сверху. Область, видимая обоими глазами (биноккулярное поле), является областью наилучшего восприятия глубины, но нос создает клиновидное слепое пятно прямо перед животным. Периферийное зрение (моноккулярные поля) создает почти полный круг обзора вокруг животного, за исключением небольшой области непосредственно позади.

Свет, идущий от поля зрения к сетчатке, проходит через серию прозрачных сред, которые преломляют и фокусируют его на светочувствительной сетчатке задней части глазного яблока. Эти **диоптрические среды** включают роговицу, водную среду, хрусталик и стекловидное тело. Как указывалось ранее, роговица на самом деле является самой преломляющей средой глаза, но хрусталик - единственная часть светового пути, способная изменять свой показатель преломления. Это свойство делает его органом аккомодации для фокусировки на близлежащих объектах. Свет, попадающий в стекловидную камеру глаза, отклоняется более передними частями глаза таким образом, что изображение, сфокусированное на сетчатке, опрокинуто и перевернуто.

Место выхода аксонов ганглиозных клеток из глаза (диск зрительного нерва) не имеет фоторецепторов и поэтому считается **слепым пятном** сетчатки. У приматов область на дорсолатеральной стороне диска зрительного нерва относительно свободна от крупных кровеносных сосудов и особенно плотно заполнена фоторецепторами (особенно

колбочками). Это область наибольшей остроты зрения - **макула**. У домашних животных нет макулы.

Зрительный путь мозга

Электрическая информация, генерируемая воздействием света на фоторецепторы, подвергается начальной нейронной обработке в сетчатке. Эта информация в конечном итоге покидает глаз через зрительный нерв, волокна которого являются аксонами ганглиозных клеток сетчатки. Большая часть аксонов синапса зрительного нерва находится в таламусе, и оттуда зрительная информация перемещается в **первичную зрительную кору** в затылочной доле мозга (наиболее каудальную часть коры головного мозга) для осознанного восприятия.

Меньшая часть аксонов ганглиозных клеток проецируется в другие места мозга. Некоторые достигают **ростральных холмиков** среднего мозга, где зрительные стимулы вызывают рефлекторные движения глаз и головы. Другие проецируются на **претектальные ядра**, также в области среднего мозга; эти ядра сообщаются с глазодвигательными ядрами, чтобы координировать рефлекторное сужение зрачков в ответ на свет. Наконец, очень небольшое количество аксонов ганглиозных клеток проецируется в определенную группу клеток гипоталамуса, **супрахиазмальное ядро**. Супрахиазмальное ядро - это биологические часы, часть мозга, которая задает **циркадные ритмы**. Циркадные ритмы - это физиологические процессы, которые регулярно меняются на ежедневной основе; К характерным циркадным ритмам относятся циклы сна и бодрствования, секреция мелатонина и колебания температуры тела. Супрахиазмальное ядро имеет внутреннюю ритмичность, которая приближается к 24 часам, но проекции сетчатки удерживают цикл ядра в актуальном фотопериоде дня (Рисунок 12-16).

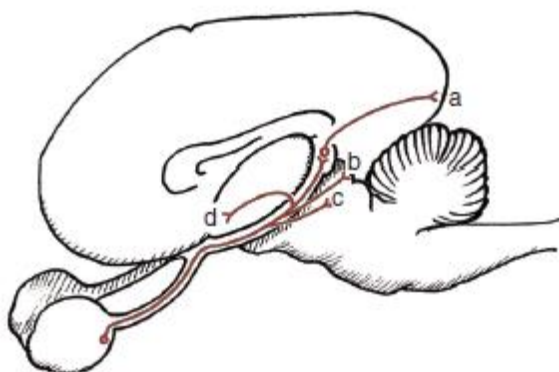


Рисунок 12-16. Проекция аксонов зрительного нерва. а - зрительная кора (через синапс в таламусе) для сознательного восприятия; б, ростральные холмики для рефлекторного движения глаз; в - претектальные ядра для зрачковых световых рефлексов; d, супрахиазмальное ядро для установки циркадных ритмов.

Многие домашние виды являются сезонными размножающимися, а это означает, что их репродуктивные циклы определяются сезоном. Самым сильным фактором, определяющим начало и прекращение циклов размножения у этих видов, является продолжительность дня. Проекция сетчатки на супрахиазмальное ядро - это запись мозга о продолжительности дня, и поэтому они определяют репродуктивные циклы через свое влияние на вегетативные функции гипоталамуса. Обычной сельскохозяйственной практикой является изменение поведения при размножении путем воздействия на животных искусственного света. Например, в коневодстве, где желательна ранняя дата рождения жеребят, кобылы обычно подвергаются искусственно увеличенной продолжительности светового дня зимой, чтобы заставить этих весенних производителей

начать фертильный половой цикл раньше, чем если бы они только подвергались воздействию естественного света.

Среди дрессировщиков лошадей существует широко распространенный миф о том, что визуальная информация с одной стороны тела обрабатывается строго на противоположной стороне мозга и наоборот. Дрессировщики лошадей часто ссылаются на этот «факт» как на обоснование для обучения лошадей с обеих сторон тела. Хотя это правда, что травоядные животные, такие как лошади, обрабатывают большую часть визуальной информации из каждой половины своего поля зрения в контрлатеральной зрительной коре, есть три причины, почему эта идея не является нейробиологически обоснованной. Во-первых, не вся визуальная информация от каждого глаза передается в контрлатеральную кору; некоторые обрабатываются на ипсилатеральной (той же) стороне. Во-вторых, небольшая часть поля зрения лошади является бинокулярной, то есть видна одновременно обоими глазами. И, наконец, каудальная часть мозолистого тела (большой пучок аксонов, соединяющих правое и левое полушария головного мозга) соединяет зрительные коры каждой стороны, так что информация распределяется между полушариями. Дрессировщики должны искать объяснение в других местах, почему лошади получают выгоду от дрессировок с обеих сторон.

Эндокринология

Гормоны и их рецепторы

Химическая классификация гормонов

Эйкозаноиды

Рецепторы гормонов

Клеточные эффекты пептидных желез

Клеточные эффекты стероидов и гормонов щитовидной железы

Управление отрицательной и положительной реакцией

Гипоталамо-гипофизарная ось

Гормоны нейрогипофиза

Гормоны аденогипофиза

Гормон роста

Адренокортикотропный гормон

Тиротропин

Другие эндокринные железы

Паращитовидные железы

Острова поджелудочной железы

Эпифиз (шишковидная железа)

Цели обучения

- Дать определение и уметь объяснить значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Каковы основные различия между эндокринными, экзокринными и паракринными соединениями или гормонами?
- Как определяется специфичность воздействия гормона на ткань?
- Каковы ожидаемые внутриклеточные события после связывания пептида по сравнению со стероидным гормоном с его рецептором?
- Сравнить и сопоставить регуляцию, синтез и секрецию гормонов в аденогипофизе и нейрогипофизе.
- Показать петли обратной связи для каждого из гормонов аденогипофиза, включая факторы гипоталамуса, тип клеток в аденогипофизе, орган-мишень и любые связанные с ним стероидные гормоны.
- Показать регуляцию глюкозы эндокринными клетками поджелудочной железы.
- Показать регуляцию кальция. Обязательное указание роли паратиреоидного гормона, витамина D и кальцитонина, а также печени, почки, щитовидной и паращитовидной желез.

Как и у нервной системы основные функции эндокринной системы - это коммуникация и регулирование. Классическая эндокринная система (Рисунок 13-1) состоит из группы желез без протоков, которые выделяют **гормоны** (химические мессенджеры, которые действуют в очень малых концентрациях). Гормоны циркулируют по всему телу, вызывая физиологические реакции. Однако это классическое описание не учитывает другие типы химических мессенджеров, участвующих в других типах межклеточной коммуникации и регуляции. Например, нормальные эндотелиальные клетки кровеносных сосудов высвобождают простаглицин, простаглицин (подробнее ниже), который действует локально, подавляя адгезию тромбоцитов крови. Это действие помогает предотвратить образование тромбоцитов несоответствующих сгустков крови в нормальных сосудах. Когда простаглицин диффундирует от места его продуцирования

или смывается кровотоком, он быстро разлагается, поэтому не оказывает системного эффекта. Подобный локальный эффект называется **паракринным** эффектом. Установлено, что многие типы соединений, включая белки, небольшие пептиды, амины (производные аминокислот), производные жирных кислот и даже газ (оксид азота), действуют как паракринные вещества.

Цель этой главы - представить основные концепции эндокринологии, включая взаимоотношения между нервной и эндокринной системами. Более подробная информация об отдельных гормонах и *паракринных веществах, их регуляции и их действии* будет рассматриваться в следующих главах по отдельным системам, на которые воздействуют вещества.

Гормоны и их рецепторы

Химические классы гормонов

Классические гормоны могут быть разбиты на группы по их химической структуре и включают **пептиды, стероиды и амины**. Амины представляют собой биохимические модификации одной аминокислоты, тирозина, и могут быть либо гидрофобными, либо гидрофильными в зависимости от их модификаций. Синтез стероидных гормонов начинается с холестерина в качестве субстрата. У холестерина атомы углерода расположены в четырех соседних кольцах, и эта кольцевая структура является общей для всех стероидных гормонов (Рисунок 13-2). В митохондриях клетки фермент цитохром P450 катализирует превращение холестерина в прегненолон посредством процесса, называемого расщеплением боковой цепи. Хотя прегненолон является началом для производства всех стероидных гормонов, превращение прегненолона в другие стероидные гормоны будет зависеть от тканеспецифических ферментативных путей синтеза гормонов. Тканевая специфичность для синтеза гормонов и связывания рецепторов является общей темой в эндокринологии. Все стероидные гормоны гидрофобны и часто требуют белка-носителя для транспортировки во внеклеточной жидкости (крови). Белковые или пептидные гормоны могут различаться по размеру и претерпевать значительную посттрансляционную модификацию углеводов (гликозилирование). Белковые гормоны гидрофильны и обычно связываются с рецепторами на поверхности клетки-мишени.

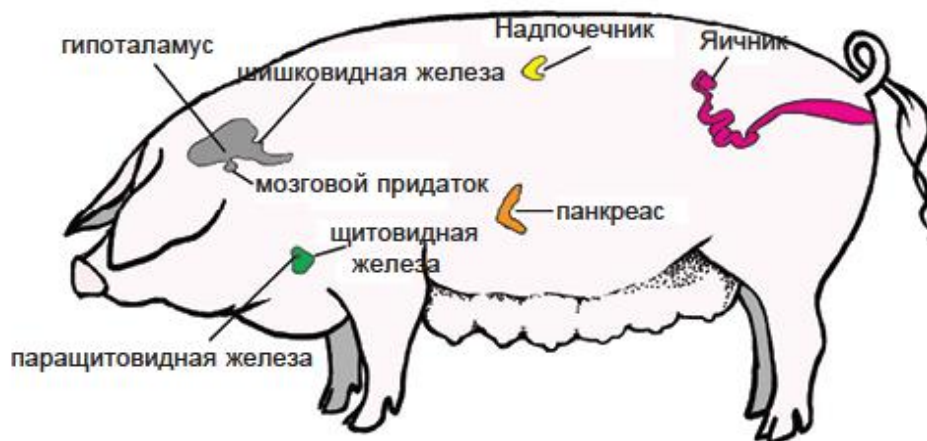


Рисунок 13-1. Примерное расположение классических желез внутренней секреции. Обратите внимание, что у самок эндокринная гонада - это яичник.

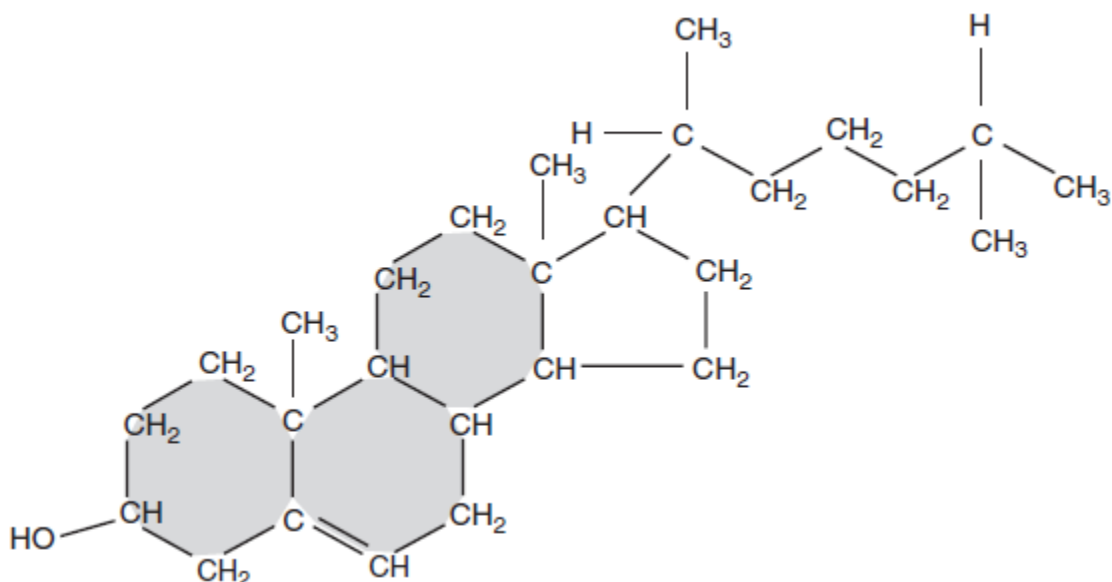


Рисунок 13-2. Структура холестерина

Эйкозаноиды

Эйкозаноид - это общий термин для соединений, которые являются химическими производными длинноцепочечных жирных кислот. **Простагландины, тромбоксаны и лейкотриены** - это эйкозаноиды, которые действуют как химические мессенджеры. Арахидоновая кислота, компонент клеточных мембран, в большинстве случаев является жирной кислотой-предшественником. Хотя эти вещества не являются классическими гормонами, связанными с одной тканью или органом, они являются важными химическими мессенджерами, участвующими в регуляции совершенно разных физиологических функций во многих различных системах организма. В большинстве случаев простагландины, тромбоксаны и лейкотриены действуют как паракринные вещества, поскольку они действуют рядом с местом своего происхождения и быстро метаболизируются после попадания в кровоток. Этот быстрый метаболизм в крови характерен для многих паракринных веществ и является фактором, который способствует их характерному локализованному эффекту.

Простагландины были выделены почти из каждой ткани тела животного, хотя свое название они получили от предстательной железы, от которой они были первоначально изолированы. Есть много разных простагландинов, каждый из которых имеет небольшую разницу в химической структуре и может выполнять множество регуляторных функций в различных тканях. Кроме того, один простагландин может иметь противоположные физиологические эффекты в разных органах. В общих чертах, простагландины участвуют в регуляции диаметра кровеносных сосудов, воспалении, свертывании крови, сокращении матки и овуляции, среди многих других. Простагландины очень важны для многих репродуктивных функций, поэтому мы вернемся к этим веществам в главе 27.

Лейкотриены сходны по строению с простагландинами, поскольку они также производятся из арахидоновой кислоты, но другим ферментативным путем. Существует несколько семейств родственных лейкотриенов, каждое из которых выполняет определенные функции. Лейкотриены продуцируются в основном моноцитами и тучными клетками и обычно вызывают аллергические реакции. Высвобождение лейкотриенов увеличивает проницаемость сосудов и вызывает сужение дыхательных путей; у людей эти вещества были вовлечены в наиболее продолжительных проявлениях астматических приступов.

Важная роль простагландинов - это медиаторы воспаления. Следовательно, препараты, подавляющие синтез простагландинов, считаются противовоспалительными и называются **нестероидными противовоспалительными препаратами** или НПВП. Эти препараты являются ингибиторами семейства ферментов циклооксигеназы (ЦОГ), и важно помнить, что те же ферменты, которые участвуют в путях синтеза простагландинов, также используются для синтеза тромбоксанов. Следовательно, побочные эффекты этих препаратов (например, язва желудка и повреждение почек) могут возникать из-за неизбежного подавления как нежелательных эффектов (например, воспаления), так и важных желаемых эффектов (например, поддержание кровотока в желудке и почках). Применение НПВП у животных, включая инъекционный или пероральный Банамин® (флуниксин меглумин) и фенилбутазон, требует назначения ветеринара из-за дополнительного учета периодов отмены перед убоем и видоспецифичности при дозировании и применении; тогда как аспирин и ибупрофен - это отпускаемый без рецепта НПВП, широко используемые людьми. Разработаны ряд новых НПВП для селективного ингибирования только определенных ферментативных путей, чтобы остановить производство простагландинов, связанных с воспалением (ЦОГ-2), а не тех, которые обладают большей защитой и связаны с активацией тромбоцитов или защитой желудка (ЦОГ-1). Аспирин особенно эффективен при ингибировании синтеза тромбоксанов, необходимых для свертывания крови, и это является одной из причин, по которым люди используют низкие дозы аспирина для снижения вероятности образования сгустков.

Гормональные рецепторы

Только определенные популяции клеток реагируют на отдельный гормон. Термин «орган-мишень» используется для обозначения ткани, на клетки которой будет воздействовать данный гормон. У некоторых гормонов есть несколько органов-мишеней, поскольку они воздействуют на клетки в нескольких местах. Например, скелетные мышцы и печень являются органами-мишенями для инсулина. В таблице 13-1 перечислены основные эндокринные железы, их гормоны и их общее воздействие на органы-мишени.

Клетки в органах-мишенях способны распознавать данный гормон и реагировать на него, потому что они содержат специфические рецепторы, способные связываться или образовывать химический союз с гормоном. Как описано в главе 2, эти клеточные рецепторы могут быть компонентами клеточной мембраны и иметь место связывания, открытое для внеклеточной жидкости, или они могут содержаться в цитоплазме или ядре клеток. В любом случае должен присутствовать рецептор определенного гормона, чтобы клетка реагировала на гормон, и чувствительность этой клетки к гормону возрастает по мере увеличения количества доступных рецепторов для гормона в клетке.

Присутствие и количество рецепторов в клетках-мишенях может изменяться в определенных условиях. Такие изменения являются одним из способов регулирования биологического действия данного гормона. Например, уровень **эстрогена**, репродуктивного гормона, вырабатываемого яичниками до овуляции, а также плацентой во время беременности, увеличивается в кровотоке незадолго до родов (родоразрешения). Повышение уровня эстрогена стимулирует увеличение рецепторов **окситоцина** в гладких мышцах матки. Увеличение количества рецепторов окситоцина подготавливает матку к тому, что окситоцин может способствовать сокращению матки, которое необходимо во время родов. Без увеличения количества рецепторов окситоцина, стимулируемого эстрогеном, высвобождение окситоцина само по себе не обеспечило бы необходимых сокращений матки для нормальных родов. Увеличение количества рецепторов на клетках-мишенях называется **позитивной регуляцией**, а уменьшение - **отрицательной регуляцией**.

Клеточные эффекты пептидных желез

Рецепторы пептидных гормонов находятся в клеточной мембране. Пептиды не могут свободно диффундировать через липидные бислойные структуры клеточной мембраны, поэтому их рецепторы должны находиться во внешней клеточной мембране, чтобы быть доступными для гормонов внеклеточной жидкости. Как описано в главе 2, связывание гормона с рецептором мембраны является первым шагом в серии событий, которые вызывают изменения в клетке-мишени. Последующие события, которые варьируются в зависимости от участвующих пептидных гормонов, могут включать изменение проницаемости мембранных каналов, стимуляцию или ингибирование активности мембраносвязанных ферментов, стимуляцию или ингибирование активности внутриклеточных ферментов, высвобождение связанных с везикулами гормонов в кровотоки и иницирование транскрипции гена. Напротив, стероидные гормоны, связывающиеся с рецепторами классических стероидных гормонов внутри клетки, способны только иницировать транскрипцию генов.

Таблица 13-1. Основные эндокринные железы, секретируемые ими гормоны, а также первичное действие и ткань-мишени гормонов

Эндокринная железа	Гормон	Действие (ткань- или орган-мишень)
Гипоталамус	КТВГ	Стимулирует высвобождение АКТГ (аденогипофиз, кортикотроп)
	ГнВГ	Стимулирует высвобождение ФСГ, ЛГ (аденогипофиз, гонадотроп)
	РГТР	Стимулирует высвобождение гормона роста (аденогипофиз, соматотроп)
	ГИРГ	Тормозит высвобождение ГГ (аденогипофиз, соматотроп)
	ТРГ	Стимулирует выброс ТТГ (аденогипофиз, тиреотроп)
	Дофамин (гормон, ингибирующий пролактин)	Подавляет высвобождение пролактина (аденогипофиз, лактотроп)
	Окситоцин и антидиуретический гормон синтезируются в гипоталамусе; хранится, высвобождается из нейрогипофиза	Стимулирует развитие коры головного мозга, высвобождение глюкокортикоидов (кора надпочечников)
Аденогипофиз (передний гипофиз)	АКТГ	Стимулирует развитие фолликулов (яичников), развитие сперматозоидов (семенников)
	ФСГ	Стимулирует овуляцию, развитие желтого тела, секрецию желтым телом (яичниками), секрецию андрогенов (яички)
	ЛГ	Способствует росту неполовозрелых животных; метаболическое влияние на углеводный, липидный, белковый обмен у взрослых
	ГГ	Стимулирует выброс гормонов щитовидной железы (фолликулярных клеток щитовидной железы)
	ТТГ	Способствует лактации (молочная

		Пролактин	железа), материнскому поведению (центральная нервная система)
Нейрогипофиз (задней доли гипофиза)		Окситоцин АДГ (вазопрессин)	Стимулирует сокращение матки, выделение молока (матка, молочные железы) Экономит воду, уменьшает объем мочи (почки); сужает сосуды для повышения кровяного давления (артериолы)
Кора надпочечников		Глюкокортикоиды	Необходим для нормальной реакции на стресс; важная роль в метаболизме белков и углеводов (несколько органов, включая печень)
Мозговое надпочечников	вещество	Минералокортикоиды (альдостерон) Адреналин, норэпинефрин	Сохраняет натрий, выводит калий (почки) Усиливает симпатическую реакцию на стресс, воздействуя на несколько органов
Фолликулярные щитовидной железы	клетки	T ₄ , T ₃	Увеличивает потребление кислорода, выработку АТФ (почти все клетки)

Эндокринная железа	Гормон	Действие (ткань- или орган-мишень)
Парафолликулярные клетки щитовидной железы	Кальцитонин	Способствует удержанию кальция (кость)
Паращитовидная железа	ПТГ	Способствует увеличению кальция в плазме, снижению уровня фосфатов в плазме (кости, почки)
Островки поджелудочной железы: β-клетки	Инсулин	Способствует усвоению глюкозы; белка, синтез липидов различными тканями, органами, включая скелетные мышцы, печень, жировую ткань
Островки поджелудочной железы: α-клетки	Глюкагон	Способствует гликогенолизу, глюконеогенезу (печень)
Печень	ИФР	Способствовать росту неполовозрелых животных; отрицательная реакция на выброс ГР

АКТГ - кортикотропин; АДГ - антидиуретический гормон, также называемый вазопрессином или аргинин-вазопрессином; КТВГ - кортикотропин-высвобождающий гормон; ФСГ - фолликулостимулирующий гормон; ГР - гормон роста; ГИРГ гонадотропина ингибирующий рилизинг гормон; РГГР - гормон, высвобождающий гормон роста; ГнВГ - гонадотропин-высвобождающий гормон; ИФР - инсулиноподобный фактор роста; ЛГ - лютеинизирующий гормон; ПТГ - паратироидный гормон; ТРГ - тиреотрофин-релизинг-гормон; ТТГ - тиреотрофин.

Когда ферментативная активность увеличивается за счет взаимодействия гормона с рецептором на поверхности клетки, внутриклеточная концентрация продукта действия этого фермента увеличивается. Например, многие пептидные гормоны, действующие через G-белки, влияют на фермент *аденилициклазу*, который увеличивает внутриклеточную продукцию *циклического АМФ* (цАМФ) за счет своего действия на аденозинтрифосфат (АТФ). цАМФ активирует это внутриклеточные ферменты, которые в

конечном итоге вызывают характерную биологическую реакцию на гормон (например, секрецию клеток, сокращение клеток, синтез белка). Термин «**второй мессенджер**» — это общий термин для внутриклеточных соединений, таких как цАМФ, которые действуют как промежуточные звенья в последовательности шагов, ведущих к биологической реакции. Двумя другими распространенными вторичными мессенджерами, участвующими в клеточной реакции на пептидные гормоны, являются **диацилглицерин (DAG)** и **инозитол-1,4,5-трифосфат (IP₃)**. Эти вторые мессенджеры образуются под действием мембраносвязанного фермента, фосфолипазы C, на фосфолипиды в клеточной мембране.

Концентрация ионного кальция (Ca²⁺) в цитозоле обычно ниже, чем в типичной внеклеточной жидкости, но некоторые клетки накапливают даже более высокие концентрации Ca²⁺ в своем эндоплазматическом ретикулуме.

Повышение концентрации Ca²⁺ в цитозоле может быть результатом поступления внеклеточного Ca²⁺ через мембранные каналы или высвобождения Ca²⁺ из эндоплазматического ретикулума в цитозоль через каналы внутри мембраны эндоплазматического ретикулума. Повышение внутриклеточного свободного Ca²⁺ выше типичных низких уровней может также действовать как вторичный мессенджер для секреции определенных гормонов, связанных с пузырьками, из клетки. Повышение Ca²⁺ запускает серию событий, которые в итоге приводят к изменениям внутриклеточной ферментативной активности и биологической реакции.

Во многих случаях биологическая реакция на пептидные гормоны быстрая и относительно резко меняет направление. Например, действие антидиуретического гормона на клетки почек с целью изменения их проницаемости для воды может происходить в течение нескольких минут. Такие быстрые эффекты возможны, потому что пути, ведущие к биологическим эффектам, могут требовать только активации ферментов (белков), которые уже находятся в клетке. Когда гормон удаляется или разлагается, эффекты отменяются инактивацией этих ферментов.

В некоторых случаях биологическая реакция на пептидные гормоны длится дольше, поскольку внутриклеточные пути приводят к усилению транскрипции ДНК и образованию матричной РНК (мРНК). В этих случаях эффект продлевается присутствием вновь синтезированных внутриклеточных белков. Общий термин для веществ, которые непосредственно влияют на транскрипцию ДНК - **фактор транскрипции**. Таким образом, пептидные гормоны могут вызывать изменения факторов транскрипции в клетках и, следовательно, изменять транскрипцию генов.

Клеточные эффекты стероидов и гормонов щитовидной железы

Рецепторы, связывающие стероидные и тироидные гормоны, находятся либо в цитозоле, либо в ядре клетки. Стероидные гормоны и гормоны щитовидной железы растворимы в жирах (гидрофобны). Часто эти гормоны сопровождаются белком-носителем, чтобы сделать их более гидрофильными во внеклеточной среде, но как только они достигают клетки-мишени, они могут оставить свой белок-носитель и связываться с внутриклеточными рецепторами после диффузии в клетку через клеточную мембрану. Рецептор со связанным гормоном действует как фактор транскрипции для определенных генов в ДНК, увеличивая или уменьшая образование мРНК, соответствующей конкретному гену. В итоге изменение мРНК приводит к изменению продуцирования белка, и это вызывает биологическую реакцию.

Биологические реакции на стероидные и тироидные гормоны обычно развиваются медленнее, но длятся дольше, чем реакции на пептидные гормоны. Отчасти это связано с тем, что все эффекты связаны с изменениями синтеза белка. Синтез нового белка или деградация уже присутствующего белка требует больше времени, чем активация или инактивация уже имеющихся ферментов.

Управление отрицательной и положительной реакцией

Предполагая, что имеется достаточное количество действующих рецепторов, биологический эффект любого гормона прямо пропорционален концентрации гормона в жидкостях организма, доступных для связывания с рецепторами. Эта концентрация в первую очередь определяется двумя факторами: скоростью высвобождения гормона из эндокринных клеток и скоростью выведения из жидкостей организма. В нормальных условиях концентрация обычно определяется скоростью высвобождения. Стероидные гормоны не хранятся и должны быть синтезированы непосредственно перед высвобождением. Пептидные гормоны и амины хранятся в эндокринных клетках и легко доступны для высвобождения в мембраносвязанных везикулах или секреторных гранулах. Прикрепление этих пузырьков к плазматической мембране для высвобождения агрегированных гормонов требует увеличения кальция внутри клетки для экзоцитоза содержимого пузырьков.

Высвобождение и, следовательно, концентрация большинства гормонов в периферическом кровообращении контролируется неким типом **управления отрицательной реакцией**. При этом типе регулирования повышение уровня гормона вызывает биологическую реакцию, которая тормозит его дальнейшее высвобождение. Подобно термостату кондиционера после достижения желаемой биологической реакции (охлаждение) термостат обнаруживает это изменение и выключает кондиционер и производит более холодный воздух. Например, на β -клетки островков поджелудочной железы напрямую влияет концентрация глюкозы в жидкостях организма. Увеличение концентрации глюкозы заставляет β -клетки увеличивать высвобождение инсулина. Одним из эффектов инсулина является усиление поглощения глюкозы клетками скелетных мышц. По мере того, как глюкоза удаляется из жидкостей организма, раздражитель для высвобождения инсулина устраняется, и это отрицательно влияет на высвобождение инсулина. Регулирование высвобождения инсулина с отрицательной реакцией является основным фактором определения нормальной концентрации глюкозы в плазме.

Регулирование инсулина с отрицательной реакцией путем изменения глюкозы в плазме является относительно простой и понятной петлей обратной связи. Составляющая плазмы глюкоза, регулируемая гормоном инсулином, оказывает прямое влияние на клетки, выделяющие гормон. Однако петли отрицательной реакции могут быть довольно сложными и включать в себя несколько органов. Некоторые из более сложных петель включают гормоны, регулирующие репродукцию у домашних животных, а также гипоталамус, переднюю гипофизуальную железу и гонады. Они рассматриваются далее в главах 25 и 27.

Второй тип регулирования обратной связи, который встречается гораздо реже, чем отрицательная реакция — это управление положительной реакцией. В этом случае гормон вызывает биологическую реакцию, которая приводит к дальнейшему увеличению высвобождения гормона. Этот тип регуляции необычен, и он не предназначен для поддержания стабильного или гомеостатического уровня какой-либо активности или компонента крови. Один из немногих примеров регуляции этого типа - взаимосвязь между высвобождением окситоцина и расширением шейки матки. Увеличение выделения окситоцина связано с расширением шейки матки во время родов (подробнее в главах о репродукции), а окситоцин действует на гладкие мышцы матки, усиливая сокращения матки. Когда шейка матки расширяется во время родов и выделяется окситоцин, сокращения матки выводят плод из матки через шейку матки. Это еще больше расширяет шейку матки, обеспечивая больший раздражитель для секреции окситоцина. Общий эффект - выталкивание плода при расширении шейки матки.

Гипоталамо-гипофизарная ось

Гипоталамус расположен вентрально по отношению к таламусу промежуточного мозга и образует дно и часть стенки третьего желудочка (см. Главу 10). **Гипофиз** или **шишковидная железа** прикреплена к своему основанию с помощью **воронки**. Тела клеток нейронов, аксоны которых образуют воронку, находятся в гипоталамусе, а их концы примыкают к капиллярам в нервной части гипофиза (**нейрогипофиз, задний гипофиз** или **нервно-мозговая часть**), так что инфундибулум на самом деле это просто стебель нервной ткани, образованный аксонами этих нейронов. С инфундибулом связана уникальная система артериол и капилляров, называемая **гипоталамогипофизарной портальной системой**. Эта система представляет собой настоящую сосудистую портальную систему, в которой кровь из капиллярной сети в гипоталамусе течет через портальные сосуды (аналогично венам) в железистую часть гипофиза (**аденогипофиз, передний гипофиз** или **дистальный отдел**), где она поступает во вторую капиллярную сеть (Рисунок 13-3). Во время развития гипофиз образуется путем соединения вентрального выхода промежуточного мозга (будущей воронки и нейрогипофиза) и дивертикула, **кармана Ратке**, который возникает из ближайшей дорсальной эктодермы глотки. Клетки кармана Ратке становятся аденогипофизом.

Нейромедиаторы, высвобождаемые нейронами гипоталамуса, чьи концы заканчиваются в нейрогипофизе, попадают в кровь и переносятся в отдаленные участки, чтобы функционировать как системные гормоны (Рисунок 13-3). Эти пептиды вырабатываются телами нейронных клеток в гипоталамусе, транспортируются через аксоны в инфундибуле в нейрогипофиз и высвобождаются непосредственно в кровеносные сосуды, когда потенциалы действия достигают телодендрии.

Другие нейроны гипоталамуса выделяют **нейромедиаторы**, которые переносятся из гипоталамуса в аденогипофиз через гипоталамо-гипофизарную систему грудного отдела (Рисунок 13-3). Эти нейротрансмиттеры действуют на эндокринные клетки в аденогипофизе, чтобы стимулировать или ингибировать высвобождение других гормонов (Таблица 13-1). Эти нейромедиаторы перемещаются только на небольшое расстояние, чтобы стимулировать клетки-мишени, но они передаются через кровь от места своего происхождения к месту действия. Поэтому они считаются эндокринными гормонами, но их также называют **ингибирующими** или **высвобождающими факторами**. Все эти гормоны-нейромедиаторы, кроме дофамина, представляют собой небольшие пептиды, и эти небольшие пептиды быстро разлагаются после прохождения через гипоталамо-гипофизарную портальную систему и попадания в общую циркуляцию. Уникальная портальная сосудистая система гипофиза позволяет доставлять относительно высокую концентрацию высвобождающих или ингибирующих факторов в аденогипофиз для обеспечения возможности биологической реакции.

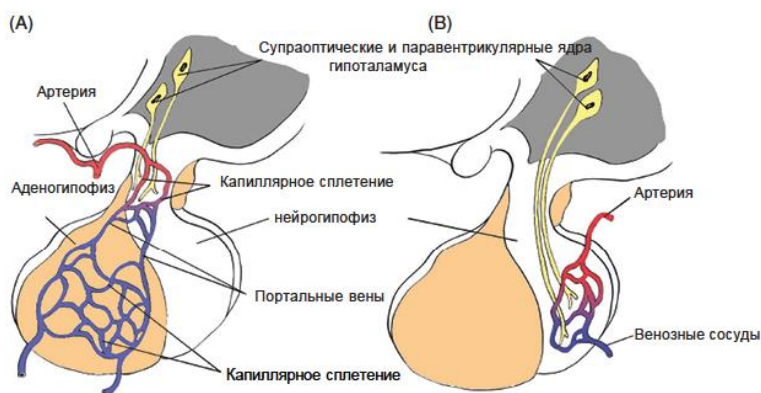


Рисунок 13-3. Взаимосвязь между гипоталамусом, нейрогипофизом (задней долей гипофиза) и аденогипофизом (передней долей гипофиза). (А) Сеть гипоталамо-гипофизарной портальной системы. (В) Прямая нервная связь между гипоталамусом и нейрогипофизом.

Различные типы клеток аденогипофиза проявляют немного разные характеристики гистологического окрашивания в зависимости от производимого ими гормона. Как следствие, клетки характеризуются, среди других специфических типов, как базофилы, ацидофилы или хромофобы. Эти эндокринные клетки расположены в виде связок или кластеров вокруг синусоид, заполненных кровью, в соответствии с их ролью эндокринного органа. Нейрогипофиз имеет типичный микроскопический вид нервной ткани, состоящей из немиелинизированных аксонов и поддерживающих глиальных клеток.

В истории гипофиз был известен как основная железа из-за большого количества секретируемых гормонов и их разнообразных эффектов. Некоторые гормоны из аденогипофиза стимулируют удаленные эндокринные железы для увеличения выработки собственных гормонов (Таблица 13-1). Эти стимулирующие аденогипофизарные гормоны часто называют **трофическими** или **тропическими гормонами**.

Гипоталамус функционирует как решающая связь между нервной и эндокринной системами, где чувствительная информация объединяется и используется для регулирования эндокринного выхода гипофиза. Большая часть этой информации связана с состоянием рассматриваемой внутренней среды (например, осмолярностью внеклеточной жидкости, концентрацией глюкозы в крови, температурой тела и скоростью метаболизма). Высвобождение аденогипофизарных гормонов также можно регулировать с помощью более прямых петель обратной связи, основанных на концентрациях в крови участвующих гормонов. Гормон, вырабатываемый целевой эндокринной железой определенного трофического гормона, может воздействовать на (1) гипоталамус, снижать или увеличить производство его релизинг-факторов и (2) аденогипофиз, чтобы уменьшить или увеличить высвобождение тропического гормона (Рисунок 13-4). Обычно это петли отрицательной реакции, но в некоторых системах действительно существует положительная реакция. Тропические гормоны аденогипофиза могут также снижать релизинг-факторы гипоталамуса через короткую петлю отрицательной реакции.

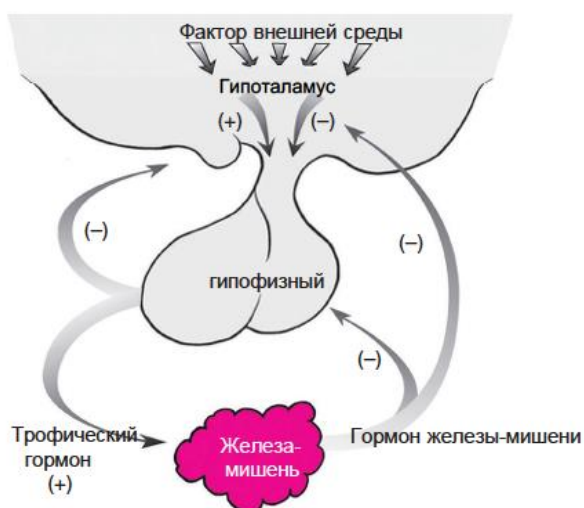


Рисунок 13-4. Возможные петли обратной связи для регуляции гипоталамических релизинг-гормонов и тропических гормонов аденогипофиза. Стимуляция секреции обозначена (+), а ингибирование обозначена (-).

Здесь представлен синопсис гормонов, выделяемых в общую циркуляцию гипофизом, факторов, регулирующих их высвобождение, и их общих функций. Более подробная информация об этих функциях будет дана в последующих главах, когда будет

рассмотрена функция их органов-мишеней. Все эти гормоны являются *пептидными* или *белковыми гормонами* в зависимости от их химической структуры.

Гормоны нейрогипофиза

Два гормона, окситоцин и антидиуретический гормон, высвобождаются нейрогипофизом.

Окситоцин вырабатывается нейронами паравентрикулярного ядра гипоталамуса. При попадании в кровоток через концы аксонов окситоцин вызывает сокращение волокна гладкой мышцы-мишени молочной железы и матки. В результате своего действия на молочную железу окситоцин помогает в выделении молока, тогда как сосание стимулирует выброс молока из системы протоков железы.

Физическая стимуляция молочной железы (например, сосание) является сильным раздражителем для секреции окситоцина, но обычно другие виды раздражителей обуславливают рефлекторное высвобождение гормона. Например, молочные коровы часто учатся связывать доильный зал и подготовку к доению с выдачей молока. Окситоцин выделяется еще до того, как с молочной железой начнут работать, и можно заметить, как молоко капает из сосков.

В беременной матке окситоцин воздействует на миометрий (мышцу матки), вызывая сокращения матки для выталкивания плода во время родов. Растяжение шейки матки плодом стимулирует дальнейшую секрецию окситоцина, который затем стимулирует более сильные сокращения матки. Окситоцин иногда вводят путем инъекции во время родов для усиления сокращений матки; однако важно помнить, что рецепторы окситоцина в миометрии обычно активируются во время родов. Дозу окситоцина часто медленно титруют, потому что даже малая доза может привести к ошеломляющей биологической реакции и потенциально непродуктивным сокращениям матки, если имеется много доступных рецепторов окситоцина.

Антидиуретический гормон (АДГ) вырабатывается нейронами супраоптического ядра в гипоталамусе и высвобождается из нейрогипофиза в результате повышения осмоляльности крови (концентрации растворенных веществ) или резкого снижения артериального давления, оба из которых зависят от состояния гидратации животного. Эффект удержания воды АДГ на почках для поддержания гидратации рассматривается в главе 23. У большинства видов высвобождение АДГ происходит до стимуляции жажды для коррекции обезвоживания путем добровольного перорального приема жидкости. АДГ также вызывает сужение кровеносных сосудов, эффект, который дает гормону другое название - *вазопрессин* или *аргинин вазопрессин* (форма, встречающаяся у большинства млекопитающих).

Гормоны аденогипофиза

Гормон роста

Высвобождение **гормона роста (ГР)**, также называемого соматотропином или соматотропным гормоном, из соматотропных клеток аденогипофиза регулируется гипоталамическими факторами, которые либо стимулируют (*ГР-рилизинг-гормон* или *ГРРГ*), либо ингибируют (*гонадотропина ингибирующий рилизинг гормон – ГИРГ* или *соматостатина*) высвобождение. Уровни ГР наиболее высоки у молодых растущих животных, но взрослые животные продолжают выделять ГР. Увеличение секреции ГР у взрослых происходит в результате различных раздражителей, но, вероятно, наиболее важным физиологическим раздражителем является снижение уровня глюкозы в плазме. У взрослых ГР функционирует как регулятор метаболизма во время голодания, дефицита глюкозы в плазме или гибернации. ГР действует, уменьшая распад белка и использование

глюкозы для получения энергии в скелетных мышцах, а также увеличивая мобилизацию жирных кислот из жировой ткани.

Роль ГР в определении роста тела у растущих животных представлена в главе 5. Как обсуждалось ранее, сам по себе ГР имеет небольшое прямое влияние на разрастание хряща и рост костей у молодых животных. Его стимулирующие рост эффекты опосредуются другими пептидами, **соматомединами** (в первую очередь **инсулиноподобными факторами роста 1 и 2 [IGF-1 и IGF-2]**), которые высвобождаются печенью и клетками в области пластинок роста в кости при стимулировании гормонами роста. Соматомедины являются прямыми стимуляторами хондроцитов в пластинах роста. Соматомедины также оказывают негативное воздействие на гипоталамус и аденогипофиз, регулируя выброс гормона роста. Помимо ГР, секреция соматомединов печенью молодых растущих животных частично регулируется питанием. Неадекватное питание может замедлить рост отчасти из-за подавления секреции соматомедина. У маленьких собак уровень IGF-1 в крови ниже, чем у крупных собак, что позволяет предположить, что в пределах одного вида размер тела и уровни IGF-1 коррелированы.

Избыточный ГР у молодняка приводит к **гигантизму**. Увеличение размеров тела невозможно у старых животных, у которых пластинки роста закрыты. Избыточный ГР (с соответствующим IGF) у взрослых животных приводит к **акромегалии**. Дальнейшее увеличение роста невозможно у взрослых животных, но разрастание хрящей вокруг суставов и других участков скелета вызывает увеличение этих участков и характерную грубость черт лица. У больных взрослых также наблюдаются нарушения углеводного и липидного обмена (повышенный уровень глюкозы и жирных кислот в крови) из-за метаболических эффектов избыточного гормона роста.

Аминокислотная последовательность ГР различается среди видов млекопитающих, и, таким образом, ГР, продуцируемый одним видом, не всегда является биологически эффективным для разных видов. Технология рекомбинантной ДНК была использована для получения как человеческого рекомбинантного ГР, так и рекомбинантного бычьего соматотропина. Человеческий продукт используется в клинических условиях для предотвращения некоторых видов гипопизарной карликовости человека, а коровий продукт используется для увеличения как лактации, так и эффективности питания.

Адренокортикотропный гормон

Высвобождение **адренокортикотропного гормона (АКТГ)** из кортикотропных клеток аденогипофиза регулируется **кортикотропным рилизинг-гормоном** гипоталамического фактора (**КРГ**). Первичные клетки-мишени АКТГ — это клетки коры надпочечников (внешняя область надпочечников), которые продуцируют глюкокортикоиды. Глюкокортикоиды — это стероидные гормоны, которые участвуют в регуляции метаболизма (подробнее ниже).

Надпочечники. Два надпочечника расположены близко к почкам (*ad* - по направлению; *ren* - почка). Форма, размер и точное местонахождение изменяется от одного вида к другому. Каждая железа состоит из внешней области, **коры надпочечников** и внутренней области, **мозгового вещества надпочечников**. Эти части надпочечника происходят от отдельных эмбриональных предшественников и выполняют совершенно разные функции, несмотря на их тесную физическую связь в пределах одной соединительнотканной капсулы.

Кровоснабжение надпочечников неодинаково, но в целом небольшие артерии проникают в капсулу, окружающую железу. Эти артерии начинаются непосредственно от аорты или ее ветвей, включая почечные, межреберные и поясничные артерии. Вены от надпочечников впадают в каудальную полую вену.

С помощью световой микроскопии у большинства млекопитающих можно идентифицировать три зоны или области коры надпочечников, и каждая зона является источником различных гормонов. От самого внешнего до самого внутреннего, три слоя или зоны — это **клубочковая зона**, **пучковая зона** и **ретикулярная зона** (Рисунок 13-5). Все гормоны, выделяемые из всех трех зон, являются стероидными гормонами, поэтому клетки всех зон обладают ультраструктурными характеристиками клеток, секретирующих стероиды.

Гормоны, выделяемые мозговым веществом надпочечников (адреналин и норадреналин), являются аминами и хранятся в секреторных гранулах перед высвобождением. Эти эндокринные клетки называют **хромаффинными клетками** из-за их сродства к окраске хрома. Как было описано в главе 11 раздела о вегетативной нервной системе, адреналин и норэпинефрин высвобождаются из мозгового вещества надпочечников во время стресса, и это высвобождение регулируется вегетативной нервной системой. Опухоль хромаффинных клеток называется **феохромоцитомой**, и эта неоплазия обычно приводит к чрезмерной секреции адреналина и норэпинефрина. В результате возникают клинические признаки чрезмерной стимуляции симпатической нервной системы (например, учащение пульса и артериального давления, а также повышенная скорость метаболизма).

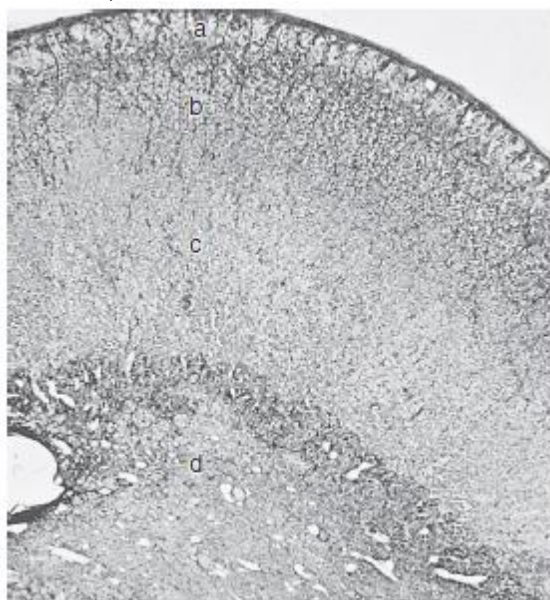


Рисунок 13-5. Надпочечник лошади. Можно распознать корковые зоны (a - клубочковая зона; b - пучковая зона; c - сетчатая зона надпочечников), как и медуллярная область (d). Источник: Dellmann, 1971.

Гормоны коры надпочечников. Гломерулоза секретирует **минералокортикоиды** (в первую очередь **альдостерон**), которые регулируют баланс натрия и калия. Регулирование баланса в первую очередь достигается за счет контроля потери натрия и калия с мочой; более подробная информация об их особых функциях дана в главах 18 и 23. Секреция минералокортикоидов регулируется не АКТГ, а скорее концентрацией калия в сыворотке и ренин-ангиотензиновой системой, другой группой химических мессенджеров, обсуждаемых более подробно в главе 18.

Глюкокортикоиды (в первую очередь кортизол и кортикостерон) являются основным секреторным продуктом как пучковая зона, так и сетчатая зона надпочечников, а АКТГ является основным регулятором (стимулятором) их секреции. Без АКТГ атрофируются и пучковая и ретикулярис, но клубочки остаются нетронутыми. Внутренние зоны коры надпочечников также могут быть второстепенным источником стероидных гормонов, обычно связанных с гонадами (андрогенами и эстрогенами),

поскольку для синтеза глюкокортикоидов из прегненолона эти другие гормоны необходимы в качестве мессенджеров. Секреция этих «половых стероидов» надпочечниками обычно не имеет клинического значения, поскольку они не нужны ни для нормального репродуктивного поведения, ни для функции.

Единственным наиболее важным регулятором высвобождения АКТГ является гипоталамический пептид КТВГ. Однако регуляция КТВГ, а следовательно, и высвобождения АКТГ, чрезвычайно сложна и зависит от самых разных раздражителей. Повышение уровня АКТГ считается классическим признаком *стресса*, и уровни АКТГ или кортизола в плазме часто используются в экспериментальных условиях для оценки общего стресса, оказываемого на животное любым типом физических или эмоциональных раздражителей (например, сдерживание, голодание, присутствие хищника). И АКТГ, и глюкокортикоиды оказывают отрицательное влияние на гипофиз и гипоталамус, поддерживая нормальный уровень АКТГ и глюкокортикоидов в крови в состоянии покоя, но стрессовые раздражители могут преодолевать эти эффекты.

Глюкокортикоиды имеют множество тканей-мишеней по всему телу. В целом их воздействие на эти ткани-мишени может казаться подходящей реакцией на противодействие стрессовым раздражителям. Например, глюкокортикоиды увеличивают скорость глюконеогенеза (образования глюкозы) печенью и увеличивают скорость мобилизации жирных кислот из липидной ткани. В скелетных мышцах синтез белков снижен, расщепление белка увеличивается, что означает, что больше аминокислот доступно для глюконеогенеза печенью. Эти метаболические эффекты особенно важны во время голодания.

Глюкокортикоиды часто используются терапевтически для подавления воспалительных и иммунных реакций. Дозы, используемые для этих эффектов, вызывают уровни в крови, которые намного выше, чем у обычных животных, даже когда они реагируют на стресс. Такие уровни и эффекты описаны как супрафизиологические или фармакологические. Среди многих компонентов воспалительного процесса, которые ингибируются глюкокортикоидами, находятся пути синтеза простагландинов, лейкотриенов и тромбоксанов. Использование фармакологических доз глюкокортикоидов приводит к существенной отрицательной обратной связи с гипоталамусом и гипофизом, значительно снижая выработку эндогенных ГТВГ и АКТ. Внезапное прекращение курса терапии глюкокортикоидами может привести к клиническому кризису, поскольку надпочечник пациента больше не вырабатывает собственные глюкокортикоиды.

Тиреотропин

Клетками-мишенями для тиреотропного гормона (ТТГ), также называемого тиреотропином, являются эндокринные клетки щитовидной железы, которые вырабатывают и выделяют тироксин (Т₄) и триодотиронин (Т₃) при стимуляции ТТГ. Оба они считаются аминными гормонами, так как каждый состоит из двух йодированных остатков тирозина (Рисунок 13-6). Цифры 3 и 4 относятся к числу атомов йода в их молекулах. Эти гормоны необходимы для нормального роста и развития молодых животных, и они регулируют базальную скорость метаболизма у взрослых.

Щитовидная железа. Щитовидная железа связана с проксимальной частью трахеи возле щитовидного хряща гортани. Её внешний вид сильно различается у разных видов: у большинства животных щитовидная железа имеет две отдельные доли, по-разному связанные по средней линии полосой ткани щитовидной железы, называемой перешейком.

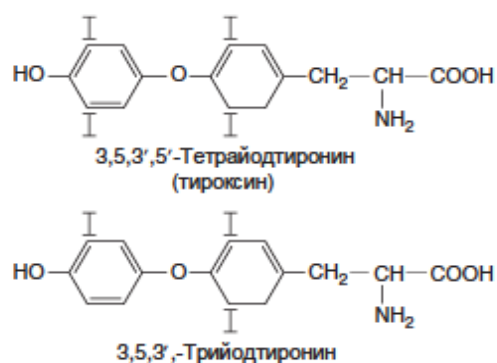


Рисунок 13-6. Гормоны щитовидной железы.

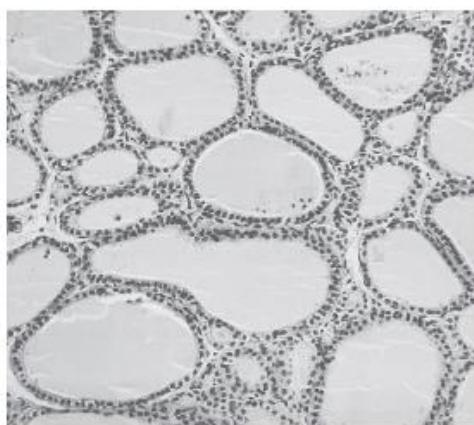


Рисунок 13-7. Фолликулы щитовидной железы различных размеров и форм заполнены коллоидом и выстланы фолликулярными клетками. Источник: Dellmann and Eurell, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

У свиней большая часть железы лежит в основном на вентральной части трахеи и не четко разделена на боковые доли. Капсула из соединительной ткани покрывает железу и дает начало перегородкам, которые разделяют вещество щитовидной железы и поддерживают сосудистую сеть железы. Артериальное кровоснабжение щитовидной железы и связанных с ней паращитовидных желез (обсуждаемых позже) поступает как ветви общей сонной артерии.

Микроскопически щитовидная железа состоит из **фолликулов**, сфер, выстланных внутренним эпителием клеток, размер которого варьируется от кубовидного до столбчатого (Рисунок 13-7). Фолликулы щитовидной железы заполнены продуктом клеток выстилки фолликулов, гелеобразным веществом, называемым **коллоидом**, который состоит из комплекса белка-йода **тиреоглобулина**. Гормоны Т₃ и Т₄ хранятся в коллоиде в виде йодированных остатков тирозина, которые входят в состав молекул тиреоглобулина (Рисунок 13-8). Этот тип раздражения уникален среди эндокринных желез.

Среди клеток, выстилающих фолликулы, и прилегающих к ним, разбросана небольшая подгруппа клеток щитовидной железы, **С-клетки (парафолликулярные клетки)**. С-клетки производят **кальцитонин**, пептидный гормон, который снижает уровень кальция в крови, подавляя действие остеокластов. Высвобождение кальцитонина напрямую регулируется отрицательной обратной реакцией концентрации кальция в сыворотке на С-клетках, а не ТТГ. Физиологическое значение кальцитонина в общей регуляции концентрации кальция в сыворотке минимально по сравнению с ролью паратироидного гормона (подробнее ниже).

Тироксин и трийодтиронин. И T_4 , и T_3 являются биологически активными (связываются с рецепторами гормонов щитовидной железы), и большая часть циркулирующих гормонов связана с белками плазмы. T_4 и T_3 в жидкостях организма, которые не связаны с белками, являются биологически активными молекулами, но они также подвержены деградации. У многих видов уровни T_4 в плазме намного выше, чем уровни T_3 , потому что сродство T_4 к белкам плазмы больше, чем T_3 . Внутриклеточные рецепторы гормонов щитовидной железы связывают как T_4 , так и T_3 , но они имеют более высокое сродство к T_3 . Из-за сродства внутриклеточного рецептора к T_3 и способности T_4 превращаться в T_3 после того, как он попадает в клетки-мишени, многие считают T_3 более биологически важным из двух гормонов.

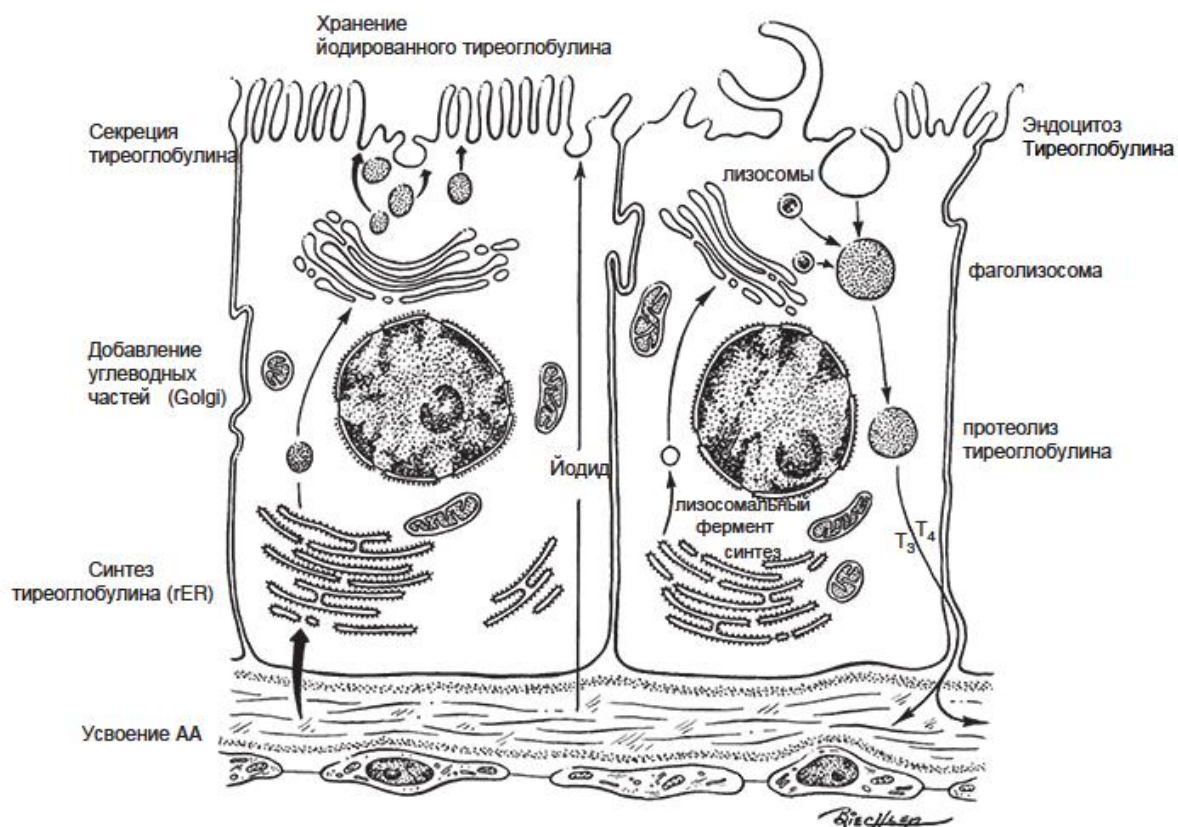


Рисунок 13-8. Биосинтез тиреоглобулина (слева) и его резорбция, протеолиз и секреция (справа). События изображаются в двух ячейках, но происходят в одной ячейке. AA - аминокислота; rER - грубая эндоплазматическая сеть. Источник: Dellmann and Eurell, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Секреция T_4 и T_3 из щитовидной железы представляет собой сложную серию событий, которая начинается с фагоцитоза тиреоглобулина фолликулярными клетками. Эндоцитозные везикулы, содержащие тиреоглобулин, затем сливаются с лизосомами, которые содержат ферменты, необходимые для разложения тиреоглобулина и высвобождения свободных T_4 и T_3 из их накопительной формы как части молекул тиреоглобулина. Затем свободные T_4 и T_3 секретируются в кровь (Рисунок 13-8). ТТГ из аденогипофиза стимулирует фолликулярные клетки синтезировать тиреоглобулин и секретировать T_4 и T_3 в кровь. Таким образом, общий эффект ТТГ заключается в повышении уровня гормонов щитовидной железы в крови.

Уровни гормонов щитовидной железы в плазме у взрослых животных относительно стабильны; в отличие от многих других гормонов не показывают значимого суточного ритма. Эти стабильные уровни в первую очередь поддерживаются отрицательной реакцией T_4 и T_3 на уровне тиреотропных клеток аденогипофиза. Гормоны щитовидной

железы оказывают прямое воздействие на тиреотропы, подавляя синтез и высвобождение ТТГ. Тиротрофин-высвобождающий гормон (ТТВГ) из гипоталамуса всегда присутствует и действует, способствуя синтезу и высвобождению ТТГ из тиреотропных клеток в аденогипофизе, но его уровни не реагируют на регуляцию реакции с помощью Т₄ и Т₃.

Почти все ткани тела являются тканями-мишенями для гормонов щитовидной железы, поскольку почти все имеют к ним рецепторы. У взрослых животных наиболее общим действием гормонов щитовидной железы является увеличение общего потребления кислорода и производства тепла. **Основной уровень метаболизма** — это мера использования кислорода в состоянии покоя, поэтому считается, что гормоны щитовидной железы увеличивают его. Точные внутриклеточные механизмы, ответственные за эти общие эффекты, неизвестны, но гормоны щитовидной железы связываются с внутриклеточным рецептором, который регулирует транскрипцию гена в каждой из его клеток-мишеней. Биологические эффекты гормонов щитовидной железы известны как **теплопродуцирующее действие** и связаны с общим увеличением метаболизма и использования углеводов и липидов, что согласуется с повышением использования кислорода и производства тепла.

Хроническое воздействие холода на некоторых животных связано с увеличением ТТГ, Т₄ и Т₃. Повышение теплопродуцирующего действия гормонов щитовидной железы должно работать на поддержание нормальной температуры тела в холодной среде. Реакция на холод, как представляется, является результатом увеличения выработки ТРГ гипоталамусом. Гипоталамус, как известно, является рефлекторным центром других рефлексов, участвующих в краткосрочной регуляции температуры тела (например, периферической вазодилатации или вазоконстрикции).

Гормоны щитовидной железы необходимы для нормального роста и развития во время беременности и у молодых животных. Две системы, имеющие особое значение — это скелетная и нервная системы. Животные с дефицитом гормонов щитовидной железы (**гипотиреоз**) не достигают нормального роста и имеют различные аномалии центральной нервной системы. У людей с тяжелым дефицитом при рождении умственное развитие может оставаться нарушенным на протяжении всей жизни, даже если начата заместительная терапия. **Кретинизм** — это состояние человека, вызванное врожденной нехваткой гормона щитовидной железы и характеризующееся задержкой физического и умственного развития и сниженным уровнем метаболизма.

Другие эндокринные железы

Паращитовидные железы

Паращитовидные железы — это небольшие скопления эндокринной ткани внутри щитовидной железы или рядом с ней. У большинства домашних животных две пары паращитовидных желез, но точное количество и местонахождение зависят от вида. Обычно одна пара видна снаружи щитовидной железы и поэтому обозначается как **внешние паращитовидные железы**. Вторая пара часто находится в субстанции щитовидной железы, и это **внутренние паращитовидные железы**. У свиньи отсутствуют явно видимые внутренние паращитовидные железы.

Два типа клеток паращитовидной железы — это главные клетки и клетки-оксифилы (Рисунок 13-9). **Главные клетки** — это маленькие, обычно темные клетки, которые связаны с производством **параатироидного гормона (ПТГ, паратгормона)**. Менее многочисленные оксифильные клетки крупнее с зернистой цитоплазмой и небольшим темным ядром. Эти клетки описаны у лошадей и крупного рогатого скота (и человека), но не обнаружены у других домашних видов. Их функция неизвестна, хотя тот факт, что они появляются в более позднем возрасте, предполагает, что они могут быть старыми главными клетками.

Паращитовидный гормон. ПТГ, пептидный гормон, является основным регулятором уровня кальция и фосфата в крови. Это достигается за счет стимуляции высвобождения кальция и фосфата из костей, уменьшения выведения кальция и увеличения выведения фосфата почками, а также стимулирования образования активного витамина D почками (подробнее ниже). В костях ПТГ действует как на остециты, так и на остеокласты, способствуя высвобождению фосфата кальция. Действие ПТГ на остециты высвобождает кальций и фосфат из запасов, связанных с внеклеточными жидкостями внутри и вокруг кости. ПТГ стимулирует деградацию кости остеокластами, в то время как он подавляет образование кости остеобластами. Общий эффект ПТГ заключается в повышении концентрации кальция в крови и снижении концентрации фосфата в крови за счет увеличения выведения фосфата с мочой.

Формы **витамина D**, потребляемые с пищей или вырабатываемые кожей под действием ультрафиолетового света на предшественников, не являются самой активной формой витамина. Эти формы далее метаболизируются в печени до второй формы-предшественника, которая в дальнейшем метаболизируется в почках до наиболее биологически активной формы. Именно эта конечная форма (1,25-дигидроксихолкальциферол или **кальцитриол**) действует как истинный витамин D. ПТГ способствует образованию этого конечного метаболита в почках. Две основные функции витамина D - увеличить уровень всасывания кальция из желудочно-кишечного тракта и уменьшить потерю кальция с мочой. Таким образом, общий эффект витамина D заключается в удержании кальция в организме.

Единственным значимым регулятором высвобождения ПТГ является концентрация ионизированного кальция в плазме крови. Обычно около 50% кальция плазмы связывается с белками плазмы (в первую очередь с альбумином), и этот связанный кальций не является биологически активным. Остальные 50% не связаны и существуют в виде ионов кальция. Главные клетки обнаруживают снижение концентрации ионизированного кальция и реагируют увеличением секреции ПТГ. Возникающее в результате повышение уровня кальция в плазме отрицательно влияет на дальнейшую секрецию ПТГ. Вспомните ранее в этой главе, что кальцитонин из щитовидной железы также снижает уровень кальция в сыворотке при его избытке. Краткое изложение взаимосвязи между ПТГ, почками и абсорбцией кальция из кишечника показано на рисунке 13-10.

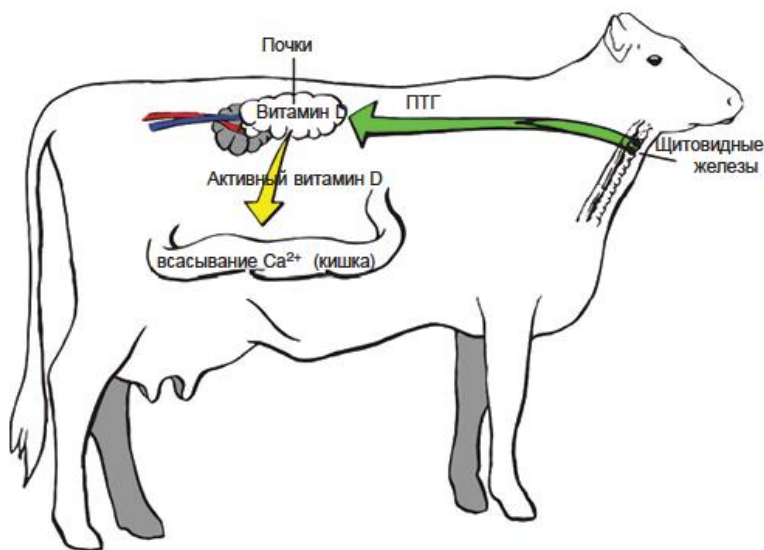


Рисунок 13-10. Взаимосвязь паратиреоидного гормона (ПТГ), почек и гомеостаза ионов кальция у коровы. ПТГ из главных клеток паращитовидной железы активирует витамин D в почках; активированный витамин D способствует всасыванию кальция (Ca^{2+}) из кишечника. Источник: Рис, 2009 г. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Рационы с недостаточным содержанием кальция редко встречаются у домашних животных, кроме плотоядных, но они могут иметь место, особенно с диетами, составленными в основном на зерновых продуктах, которые обычно содержат много фосфора и мало кальция. В таких случаях хронически низкое потребление кальция с пищей стимулирует повышенную секрецию ПТГ для удержания уровня кальция в крови для адекватных функций нервов и мышц. Кальций удаляется из костного матрикса, и эта декальцификация может привести к деформации костей и остеопорозу. Это создает клиническое состояние, называемое **вторичным гиперпаратиройдизмом, связанным с питанием**. У молодых животных может быть нарушен рост и могут развиваться аномалии конечностей и позвоночника, проявление гиперпаратиреоза, иногда называемое **рахитом**. Особая форма пищевого гиперпаратиреоза, обычно называемая **болезнью отрубей** или **головач**, наблюдается у лошадей, которых кормили чрезмерным количеством побочных продуктов зерновых (например, отрубей) в сочетании с сеном с низким содержанием кальция. Костная ткань, декальцинированная высоким уровнем циркулирующего ПТГ, часто заменяется мягкой объемной фиброзной тканью; это особенно заметно на плоских костях лица и нижней челюсти, что приводит к появлению увеличенной головы. Своевременное исправление диетического дисбаланса может улучшить большинство симптомов (например, хромоты) болезни отрубей, хотя увеличенные черты лица обычно остаются навсегда.

Островки поджелудочной железы

Поджелудочная железа домашних животных представляет собой двулопастную железу, прилегающую к проксимальной части двенадцатиперстной кишки (тонкой кишке). Поджелудочная железа является важной экзокринной железой, ферментные выделения которой доставляются в просвет двенадцатиперстной кишки одним или двумя протоками. По всему веществу поджелудочной железы разбросаны небольшие образования эндокринной ткани, называемые **островками поджелудочной железы** (ранее **островки Лангерганса**).

Островки поджелудочной железы представляют собой скопления бледно-окрашенных клеток, расположенных в виде неровных тяжей, разделенных капиллярами (Рисунок 13-11). Особые красители используются для демонстрации типов эпителиальных клеток, обнаруженных в панкреатических островках. Известное количество различных видов клеток все еще растет, но два наиболее охарактеризованных — это **α -клетки** и **β -клетки**. β -клетки более многочисленны (около 75% всех клеток в островках), и они производят гормон **инсулин**. **Глюкагон** вырабатывается α -клетками.

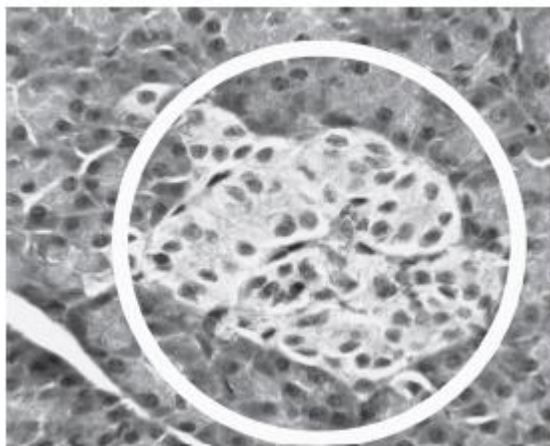


Рисунок 13-11. Островок поджелудочной железы (в кружке), окруженный клетками экзокринной части поджелудочной железы. Источник: любезно предоставлено Сандрой Питкейтли, доктор ветеринарных наук

β -клетки чувствительны к повышению уровня глюкозы (сахара) в крови, например, после еды, содержащей легкоусвояемые углеводы, и выделяют инсулин в ответ на такое повышение уровня глюкозы в крови. Глюкоза может перемещаться в клетки либо за счет облегченного слияния, либо за счет активного транспорта, а инсулин стимулирует поглощение глюкозы через определенные транспортеры глюкозы, тем самым снижая уровень глюкозы в крови. Первичные мишени для инсулино-стимулированного усвоения переносчика глюкозы — это скелетная и жировая ткани. Мозг считается «нечувствительным к инсулину» органом, поскольку переносчики глюкозы поддерживают базальную скорость усвоения глюкозы; однако недавние данные свидетельствуют о том, что инсулин действительно оказывает нейрозащитное действие на ЦНС и может передавать информацию о запасах энергии в организме. Инсулин также стимулирует клетки скелетных мышц и печени к синтезу *гликогена*, формы хранения глюкозы. Инсулин влияет на метаболизм аминокислот и липидов, поскольку он стимулирует синтез белка в скелетных мышцах и печени и отложение липидов в жировой ткани. Инсулин также является основным эндокринным стимулом для состояния *анаболизма*, которое возникает после переваривания еды и всасывания питательных веществ. Когда уровень глюкозы в крови снижается (например, во время голодания), стимул для секреции инсулина теряется, и уровень инсулина становится чрезвычайно низким.

Глюкагон заставляет клетки печени расщеплять гликоген для высвобождения глюкозы, стимулирует адипоциты высвобождать жирные кислоты и увеличивает синтез глюкозы в печени из субстратов, отличных от углеводов, таких как аминокислоты. Стимулом для высвобождения глюкагона является снижение уровня глюкозы в крови до уровней, связанных с голоданием. α -Клетки обнаруживают такое снижение и отвечают, секретирруя глюкагон пропорционально снижению уровня глюкозы в крови. В главе 21 рассматривается ряд других важных веществ, связанных с аппетитом, пищеварением и энергетическим балансом.

Инсулин необходим для поглощения глюкозы многими клетками, включая скелетные мышцы, которые составляют большую часть массы тела. Без достаточного количества инсулина глюкоза накапливается в крови после еды, поскольку она не может транспортироваться через клеточные мембраны в клетки, где ее можно использовать в качестве топлива. Метаболические последствия недостаточности инсулина (или резистентности к его действию) создают состояние, называемое *сахарным диабетом*.

Эпифиз (шишковидная железа)

Эпифиз головного мозга (шишковидная железа или шишковидное тело) представляет собой структуру средней линии на дорсокаудальной стороне промежуточного мозга. У рыб, амфибий и некоторых рептилий он обладает фоторецепторами, а его близость к тонкому своду черепа делает его буквально третьим глазом, функция которого, как считается, включает в себя настройку ежедневных и годовых биологических циклов на основе фотопериода. У млекопитающих, включая людей и домашних животных, шишковидная железа не имеет фоторецепторов, а ее расположение глубоко внутри мозговой оболочки делает ее неспособной непосредственно определять фотопериоды. Тем не менее, эпифиз получает информацию о световых и темных циклах косвенно от ядра гипоталамуса. Клетки эпифиза, хотя и являются нейрональными по происхождению, являются секреторными, поддерживаются нейроглией и получают аксональный сигнал. Эти особые клетки называются *пинеалоцитами*.

Пинеалоциты производят серотонин и фермент, который превращает пептид в гормон *мелатонин*. Синтез и секреция мелатонина демонстрирует определенный суточный ритм с максимальным выбросом в кровь в темноте. Многие ученые рассматривают мелатонин как внутренние часы, способные синхронизировать биологические ритмы, связанные с циклом сна-бодрствования и циклическими изменениями ритма температуры тела. Репродуктивные циклы многих домашних видов тесно связаны с фотопериодом и могут частично опосредоваться мелатонином. Ранние открытия о связи между мелатонином и сном и репродуктивной функцией вызвали волну восторженных предположений о его возможном использовании в качестве лекарства от бессонницы, афродизиака, лекарства от смены часовых поясов и в качестве лекарства против старения, среди прочего. Хотя ряд исследования в лабораторных условиях подтверждают некоторые из этих утверждений, роль мелатонина в некоторых из этих процессов еще полностью не изучена.

ПОКРОВЫ ТЕЛА

Наружный покров

Кожа

Эпидерма

Дерма

Гиподерма

Кожа придаточного аппарата

Волосы

Железы

Модифицированная эпидерма

Копыта

Рога

Прибылые пальцы

Каштаны (роговое образование на конечности лошади) и спорынья

Окрас волосяного покрова лошади

Шерсть

Цели обучения

- Определить и дать описание терминов данной главы, выделенных **жирным курсивом**.
- Описать и представить в фотомикрограмме и/или диаграмме слои кожи и ее придаточные структуры (например, волосы).
- Определить три основных типа волос, где они встречаются и описать как их анатомия отличается друг от друга.
- Описать общие запаховые (маркировочные) железы домашних животных.
- Сравнить и сопоставить анатомию копыт лошадей и парнокопытных.
- Описать анатомию рога животного, как относящейся к другой эпидермальной структуре.
- Описать основные *окрасы волосяного покрова лошадей*.
- Определить и описать анатомию шерсти.

Наружный покров

Покровная система включает в себя кожу и ее придаточные структуры (например, волос и железы), рога, копыта, ногти и другие модификации эпителиального покрова тела. Кожа является внешней оболочкой тела и важным защитным барьером. Защитная функция кожи является естественным барьером от инвазии микроорганизмов, широкого спектра внешних воздействий, травмы, также уменьшает потерю жидкости. У многих разновидностей, она является важным органом терморегуляции через потоотделение, контроль кожного кровотока и расположения волосяного покрова. Модификации наружного покрова используются для защиты (ногти и рога) и обеспечивают жесткое покрытие ног там, где они соприкасаются с землей (копыта и подушечки стопы).

Все компоненты наружного покрова могут считаться изменением поверхностного эпителия, развивающиеся из эмбриональной эктодермы, в сочетании с нижележащим васкуляризованным компонентом, полученным из мезодермы (см. Главу 3). В полностью сформировавшейся коже они образуются как поверхностная **эпидерма** и глубокий слой **дермы**, соответственно. Специализированные покровные структуры, такие как копыта и рога, также имеют гомологичные поверхностные эпителиальные и глубокие соединительнотканые компоненты. Последнюю специализированную структуру из

вышеуказанных, часто называют **кориумом** (соединительнотканная часть кожи), хотя имеет сходное происхождение с дермой.

Кожа

Кожа покрывает тело и наружную поверхность животного и непосредственно продолжается в слизистые оболочки ротовой полости, анального и мочеполового отверстий, преддверия ноздри и глазной щели; эти участки тела отличаются **слизисто-кожным соединением**. Толщина кожи, как у конкретного индивидуума, так и у разных индивидов, варьируется от самой толстой там, где она наиболее обнажена (например, на спине) и более тонкой в защищенных областях тела (например, в паху). Кожа плотно прилегает к нижележащим отделам в некоторых местах, но в других прилегает слабо, чтобы обеспечить их подвижность. Слабо-прилегающая кожа характерна животным, с кем ветеринары проводили работу, часто вводили лекарства или жидкости для регидратации кожи (**подкожная** инъекция), особенно мелким животным.

Эпидермис

Наружный слой кожи, эпидерма, является аваскулярным многослойным чешуйчатым эпителием, который представляет собой почти свободное нервное окончание. Ее большую часть можно разделить на несколько гистологических слоев (Рисунок 14-1). А именно: от глубоких до поверхностных: (1) слой митотически активных кубовидных или столбчатых клеток, **базальный слой** (*stratum basale*) прилегает к контуру нижележащей дермы; (2) **шиповидный слой** (*stratum spinosum*) имеет колючий вид из-за десмосома (межклеточных мостиков) соединяющих соседние клетки; (3) **зернистый слой** (*stratum granulosum*) состоит из веретенообразных клеток, содержащих базофильные кератогиалиновые гранулы; (4) **блестящий слой** (*stratum lucidum*) с переменчивым присутствием, содержит плохо окрашиваемые клетки; (5) **роговой слой** (*stratum corneum*) состоит из мертвых, уплощенных клеток. Наличие и относительная толщина каждого слоя отражается на общей толщине кожи (Рисунок 14-1).

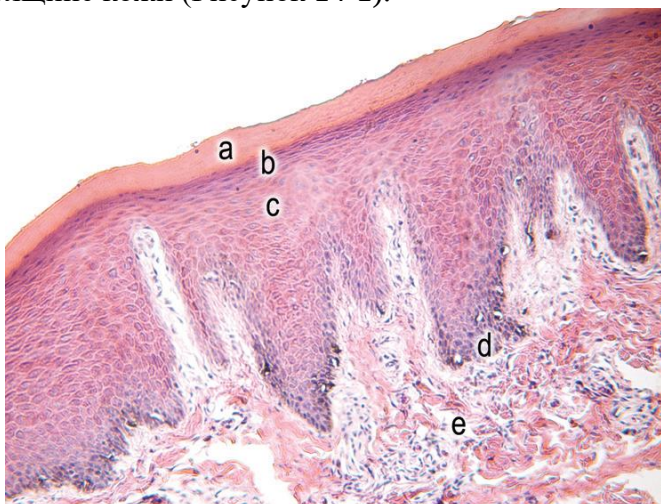


Рисунок 14-1. В эпидерме кожи рыла свиньи 10×. а) роговой слой; б) зернистый слой; с) шиповидный слой; d) базальный слой; e) дерма. Блестящий слой в данном разделе неотчетливо виден. Источник: микрофотография предоставлена Гретхен Делкамбре, Университет штата Колорадо, Форт-Коллинз, штат Колорадо, США.

Клетки в базальном слое подвергаются митотическому делению, которое отодвигает более поверхностные слои еще дальше от кровеносных сосудов в нижележащей дерме. По мере увеличения расстояния от питательных веществ клетки уплощаются и отмирают, оставляя плотный мат их первичного компонента - волокнистого белка **кератина**. Процесс высыхания и затвердение поверхностных клеток называется **кератинизацией** и **ороговением** и этот процесс делает поверхность кожи твердой и устойчивой к сухости. Поскольку базальный слой непрерывно размножаясь добавляет клетки к вышележащим слоям, роговой слой отслаивается и заменяется. Скорость, данного процесса может зависеть от полученной травмы или болезни. **Каллус** - это реакция на непрерывную травму и локальное увеличение толщины покрытия.

Дерма

Эпидерма образует волнистый лист с пальцевидными выступами, **эпидермальными колышками**, которые переплетаются с нижележащей соединительной тканью, **дермой**. Дерма имеет гребни и сосцеобразные отростки (**дермальные сосочки**), которые соединяются с вышележащей эпидермой (Рисунок 14-2); они особенно заметны при нагрузке на структуру ноги, как подушечки и копыта. Интерфейс между эпидермальными колышками и дермальными сосочками обеспечивает увеличенную площадь поверхности для образования крепкого соединения между этими двумя слоями. **Волдырь** - это локальное нарушение между слоями из-за такого процесса, в основном из-за повторной или термической травмы.

Дерма состоит из артерий, вен, капилляров и лимфатических узлов кожи. Чувствительные нервные волокна, помимо восполнения дермы, могут проникнуть на небольшое расстояние в эпидерму. Симпатические нервы обеспечивают моторную иннервацию кровеносных сосудов, желез и выпрямляющих мышц волосяных фолликулов в дерме. Эти структуры не получают парасимпатической иннервации.

Цвет кожи обусловлен пигментными гранулами, образующимися в цитоплазме резидентных пигментных клеток-**меланоцитов**. Эти клетки в базальном слое формируют пигмент, так называемый **меланин**, цвет бывает коричневым, желтовато-коричневым или черным. Меланоциты производят группы меланинового пигмента и переносятся в окружающие клетки эпидермы; такой же процесс присоединяет пигмент в клетки, которые превращаются в ороговевшие волосы.

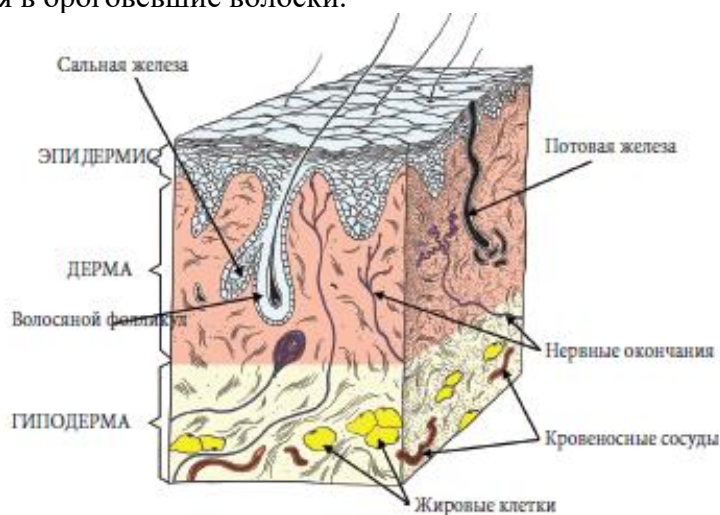


Рисунок 14-2. Анатомия кожи

Экспрессия различных цветов кожи и волос главным образом зависит от относительного количества меланина, вырабатываемого в меланоцитах, чем от разного количества меланоцитов или присутствия других пигментов. На эту экспрессию могут влиять некоторые гормоны гипофиза, в частности меланоцитарстимулирующий гормон (МСГ) и адренокортикотропный гормон (АКТГ) (см. Главу 13).

Отсутствие пигмента на коже (альбинизм), которое может покрывать кожу частично или полностью, возникает из-за генетической неспособности меланоцитов производить пигмент. Недостаток пигмента может сделать кожу и поверхностные слизистые оболочки более восприимчивыми к актиническому повреждению (т. е. клеточному повреждению из-за ультрафиолетового излучения), следовательно, образованию карциномы (рака) кожи или другого открытого эпителия. Рак глаза или плоскоклеточный рак конъюнктивы глаза, часто встречается у беломордого крупно-рогатого скота (например, герефордская порода), который живут на больших высотах, где ультрафиолетовая составляющая солнечных лучей обладают высокой проникающей способностью.

Гиподерма

Почти во всех частях тела слой рыхлой соединительной ткани отделяет дерму от нижележащих структур. Эта ареолярная соединительная ткань, их называют по разному, к примеру ***поверхностная фасция, подкожная клетчатка*** или ***гиподерма*** и она позволяет движению кожи без разрыва. Там, где кожа плотно прилегает к нижележащим костям или мышцам, можно увидеть ямочку на поверхности тела. Это называется “узечкой”, так как она видна, где дерма прилегает к остистым отросткам позвонков. Переменное количество жира, ***поверхностная дуга***, с видовзависимым распределением и относительной численностью, содержится в подкожной клетчатке. Поверхностная дуга является примечательной особенностью свиней; появляется на тыльной поверхности свиньи, так называемом христовом шпике.

Прилегающие части кожи

Волосы

Волосы являются определяющей характеристикой млекопитающих. Все домашние млекопитающие, кроме свиньи, имеют обильную шерсть. У домашних млекопитающих есть три основных типа волос: 1) ***остевые волосы***, которые образуют гладкую наружную оболочку; 2) ***шерстяные волосы***, также называемые ***подшерстком***, бывают тонкими и часто вьющиеся; и 3) ***осязательные волоски***, длинные жесткие волоски со специальной иннервацией, которая делает их эффективными в качестве органов осязания.

В результате модификации эпидермы вырастает отдельный новый волосок, ***волосной фолликул*** (Рисунок 14-3). Фолликул инвагинирует с поверхности кожи в виде двухслойной корневой оболочки, которая окружает волосок и заканчивается в ***волосной луковиче*** эпидермального происхождения. Волосная луковича окружает небольшой бугорок дермы, называемый ***кожным сосочком***. ***Внутреннее эпителиальное корневое влагалище*** плотно покрывает корень волоска и является продолжением эпителиальных клеток, которые покрывают кожный сосочек. ***Наружное эпителиальное корневое влагалище*** окружает внутреннюю оболочку корня и является продолжением эпидермы, дает начало сальным железам, связанным с волосными фолликулами. Волосок образуется за счет деления эпителиальных клеток, покрывающих дермальный сосочек. Рост и размножение этих клеток выталкивают стержень волоса из фолликула, заставляя его расти.

В центре каждого отдельного волоска находится ***мозговой слой (мозговое вещество)***, окруженный чешуйчатой ***корой***, снаружи покрытый тонкой ***кутикулой***. Все

части волоска состоят из столбчатых, ороговевших эпителиальных клеток. Основную массу волоска составляет кора, которая состоит из нескольких слоев ороговевших клеток. В зависимости от количества и типа меланина в кортикальных клетках определяются цвет волос, будут ли волосы черными, коричневыми или красными. Кутикула представляет собой один слой тонких, прозрачных клеток, покрывающих поверхность коры. Мозговой слой может содержать пигмент, который мало влияет на цвет волос, но предполагается, что воздушные пространства между медуллярными клетками придают волосам белый или серебристый цвет, если коре не хватает пигмента. В шерстяных волосах мозговой слой отсутствует, либо очень мало, что объясняет их тонкую, гибкую природу.

Тактильные волоски, используемые в качестве зондов или щупалец, также называются **синусовыми волосками**, потому что наполненная кровью мешочек-синус окружает глубокие части фолликула. Эти волоски толще и обычно длиннее, чем защитные волоски и чаще всего встречаются на лице, вокруг губ и глаз.

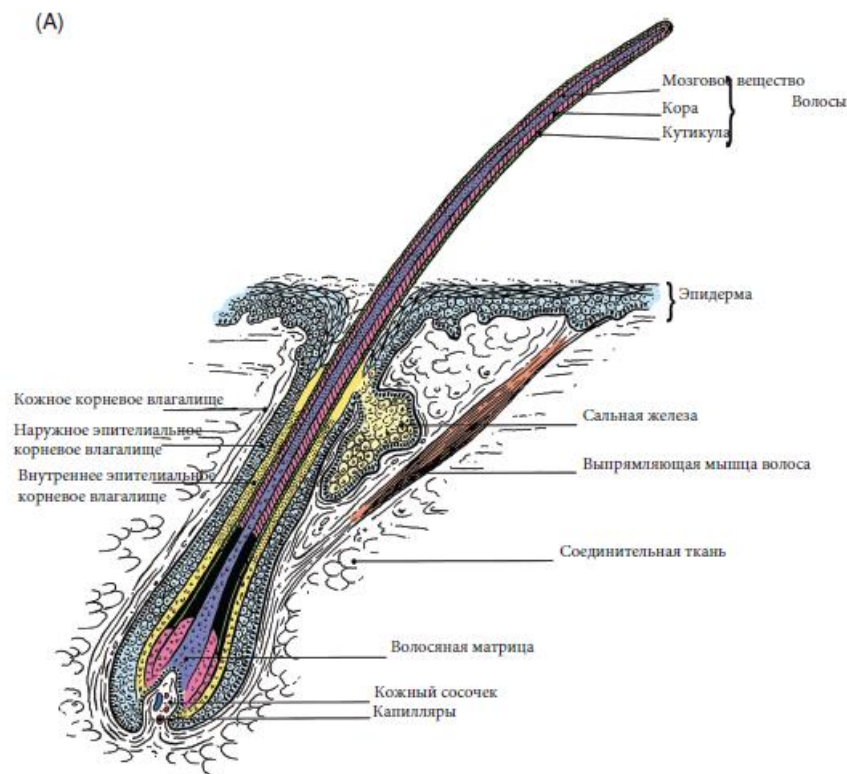




Рисунок 14-3. (А) Фолликул шерстин. Клетки эпидермы, прилегающие к кожному сосочку, дают начало кератину волос. В) Фотомикрография волосатой кожи (лошадиной). 1) дерма; 2) эпидерма; 3) волосы; 4) кожный сосочек; 5) волосяной фолликул; 6) сальная железа; 7) потовая железа. *Источник:* Vacha and Vacha , 2012. С разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Они особенно обильно снабжены чувствительными нервными окончаниями и чувствительны к движению волос.

Когда волос готов прорасти, клетки эпителия над сосочком перестают размножаться и становятся ороговевшими. Сосочек атрофируется, и волосы могут выпадать, вытягиваться или прорасти новым волосом, который развивается из клеток эпителиальной оболочки, аналогичным способом вышеописанному образованию волос. Сезонная линька волосяного покрова когда происходит замена зимней теплой шерсти на летнюю легкую и обратно, характерна для большинства домашних животных и в значительной степени вызвана изменениями в фотопериоде.

Мышца, поднимающая волос (*arrector pili muscle*) (множественное число: выпрямляющие мышцы волос (*arrectores pilorum muscles*)) представляет собой крошечный пучок волокон гладких мышц, которая простирается от глубокой части волосяного фолликула под углом к эпидерме (Рисунок 14-3). Сокращение мышц воздействует выпрямлению волос на 90°. Такая направленность увеличивает изоляционные свойства волосяного покрова при воздействии холода и в организме некоторых животных активизирует защитный эволюционный механизм «дерись или беги», предположительно как средство увеличения видимого размера животного. Мышцы, поднимающие волосы, иннервируются симпатическими нервами.

Железы

Сальные железы классифицируются как голокρινные железы, так как их маслянистый секреторный продукт, кожное сало, вырабатывается путем распада эпителиальных клеток внутри желез. Большая часть этих маслообразующих желез выводится из наружной эпителиальной оболочки корня и выбрасывает свою секрецию в волосяной фолликул (Рисунок 14-2 и 14-3). Сокращение мышцы, поднимающей волос, сжимает железы и способствует их выбросу. Сальные железы, которые открываются непосредственно на поверхность кожи, включают в себя те, что находятся в ушном

канале, вокруг ануса, а также в пенисе, крайней плоти и вульве, наряду с тарзальными железами века.

Некоторые животные имеют специализированные сальные железы, которые считаются маркирующими железами, характерными для их вида (Рисунок 14-4). Сальные железы у некоторых животных отличаются и считаются маркирующими железами, характерными для их вида (Рисунок 14-4). У овец имеются несколько кожных мешочков, которые выстланы сальными железами. А именно: 1) **подглазничные мешки**, расположенные в медиальном кантуса глаза и более крупные у самцов, чем у самок; 2) **межпальцевые мешки** на средней линии над копытами всех четырех ног; и 3) **паховые мешки** у основания вымени или мошонки. Козы имеют сальные **роговые железы**, каудальнее к основанию рога (или где рог был бы у опрошенных животных); секреция в этих железах повышена в период размножения и особенно остра у самцов. У свиней сальные **железы запястья**, у свиноматок и хряков, присутствуют на медиопальмарном аспекте запястья.

Судорожные железы или **потовые железы** (трубчатые кожные железы) можно обнаружить по всему телу сельскохозяйственных животных, включая лошадей, коров, овец и свиней, хотя у последнего вида сравнительно редки. Лошадь - единственное сельскохозяйственное животное, которое легко потеет. Трубчатые железы встречаются на плоском слое носогубного зеркала коровы, плоском слое носогубного зеркала овцы и плоском слое носогубного зеркала свиньи (все безволосые участки носа), где они увлажняют эти поверхности, складки и испаряются, не охлаждая тело. Во многих измененных эпителиальных структурах, включая копыта и рога, отсутствуют потовые железы.

Лошади выделяются среди домашних животных обильным выделением пота как механизм охлаждения. Потовые железы лошадей, в отличие от большинства других видов, чувствительны к циркулирующему адреналину, поэтому раздраженная лошадь вспотеет при отсутствии физической нагрузки. Лошадиный пот, кроме того, особенно богат белком; этот белковый пот будет пениться при возбуждении работающих мышц. По этой причине трудолюбивая лошадь будет намыливаться на шее и плечах, а также между тазовыми конечностями.

Считается, что молочная железа является модификацией трубчатых потовых желез. Она имеет исключительное значение, что заслуживает отдельной главы (Глава 29), и поэтому молочная железа в данной главе не раскрыта.

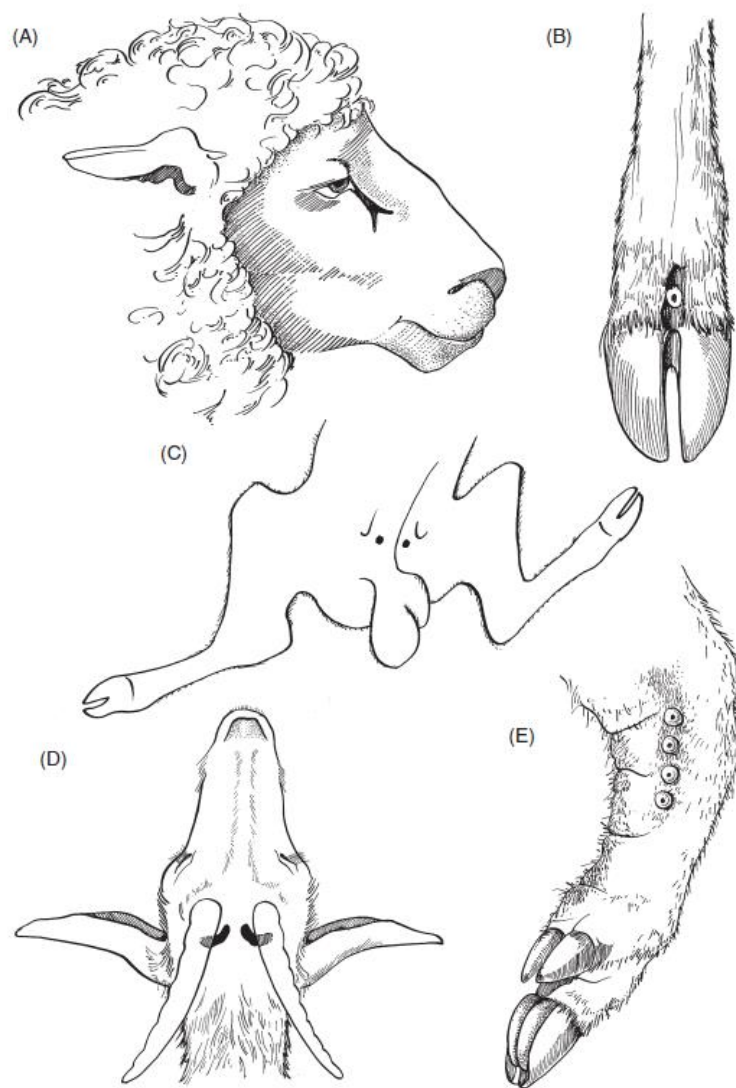


Рисунок 14-4. Специализированные слюнные железы. А) подглазничные мешки овцы. В) щель межпальцевого мешка овцы. В) паховый мешок овцы. Г) роговые железы козла. Е) железы запястья свиньи.

Видоизмененный эпидермис

Изменения эпидермы порождают новые органы, как копыта и рога. Многие из этих тканей имеют под собой васкуляризованную соединительнотканную оболочку (дерму), которая очень заметно складывается в бугорки (сосочки) или пластинки (листы). В некоторых местах этот кориум (соединительнотканная оболочка) является непосредственно соединен с нижележащей надкостницей.

Так как кориум содержит кровеносные сосуды и нервы, его часто называют чувствительной частью копыта или рога. Нечувствительные участки этих структур являются производными вышележащего эпителия. Тем не менее, полезно иметь в виду, что вещество стенки копыта, рога и других эпидермальных модификаций генерируется самым глубоким слоем эпителия (гомологичным базальному слою кожи), а не нижележащим кориумом.

Копыта

К копытным животным относят только животных, имеющих **отчётливые копыта** (лат. коготь, гоготь), и к этой категории относятся наиболее распространённые сельскохозяйственные млекопитающие. Определяющей характеристикой копытных является наличие хорошо развитого копытца, связанного с дистальной фалангой (Рисунок 14-5). Хотя копыта свиней, жвачных животных и лошадей значительно отличаются по общей картине (Рисунок 14-6), они имеют общие определенные черты. Подобно коже, откуда они растут, копыта имеют наружный аваскулярный эпидермальный слой и внутреннюю васкуляризованную дерму; дерму копыт и рогов чаще называют **кориумом**.

Различные части эпидермы и кориума копыта названы по их расположению. Наружная сторона копыта покрыта тонким восковым слоем, называемым **венчиком копыта**. Толстая **стенка копыта** вырастает из пояса эпидермы в **коронарной полосе**, области, где волосатая кожа становится копытном. Глубокая сторона копытной стенки тесно связана с нижележащим кориумом, которая смешивается с надкостницей дистальной фаланги. Связь между стенкой копыта и кориумом характеризуется межцифровыми листами стенки копыта и кориума. Связь между стенкой копыта и кориумом характеризуется межпальцевыми пластинками стенки копыта и кориума. Это листы являются **нечувствительными пластинками** (часть эпидермы) и **чувствительными пластинками** (часть кориума). Пластинки особенно развиты в копыта лошади (см. Рисунок 8-8).

Часть копыта, соприкасающаяся с землей, имеет роговую подошву (большая часть у лошади, меньше у других домашних копытных) и более мягкую **луковицу копыта**. Глубоко в луковице копыта находится амортизирующая модификация подкожной клетчатки, называемая **пальцевидной подушкой**. Луковица образует большую часть ладонно-подошвенного аспекта стоп жвачных животных и свиней, в котором она несет значительную долю веса животного.

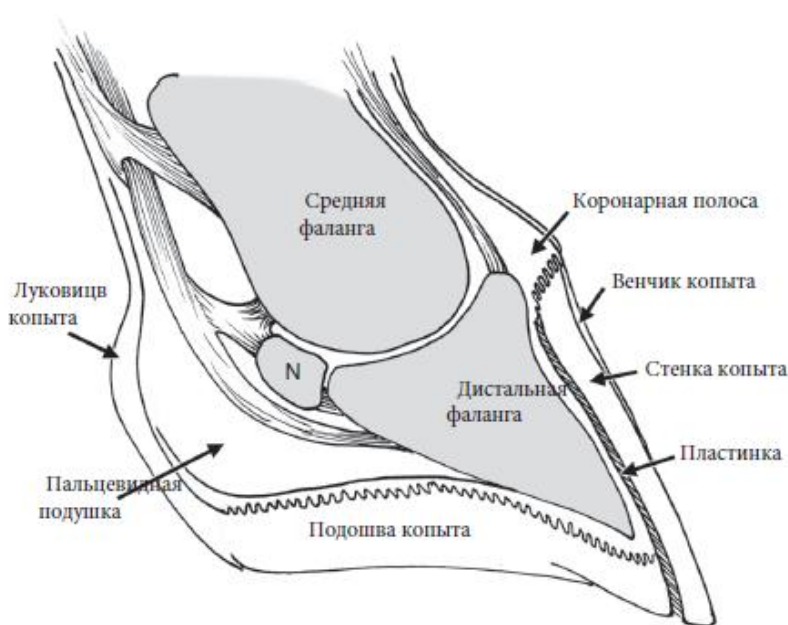


Рисунок 14-5. Анатомия лошадиного копыта. Данный средний участок копыта иллюстрирует переход от волосистой кожи к копытцу в коронарном поясе и связь между роговыми частями копыта и лежащими под ними костными структурами.

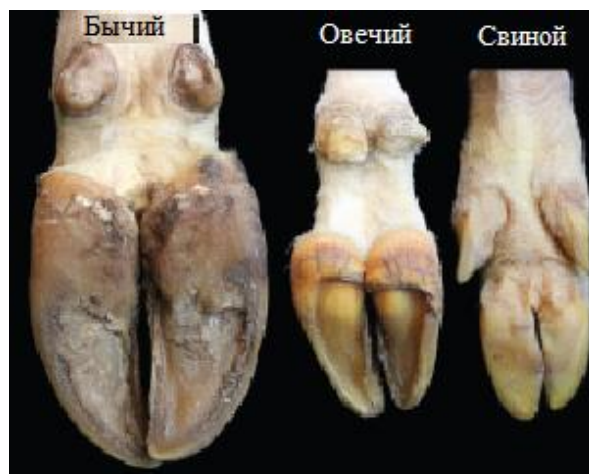


Рисунок 14-6. Ноги парнокопытных.

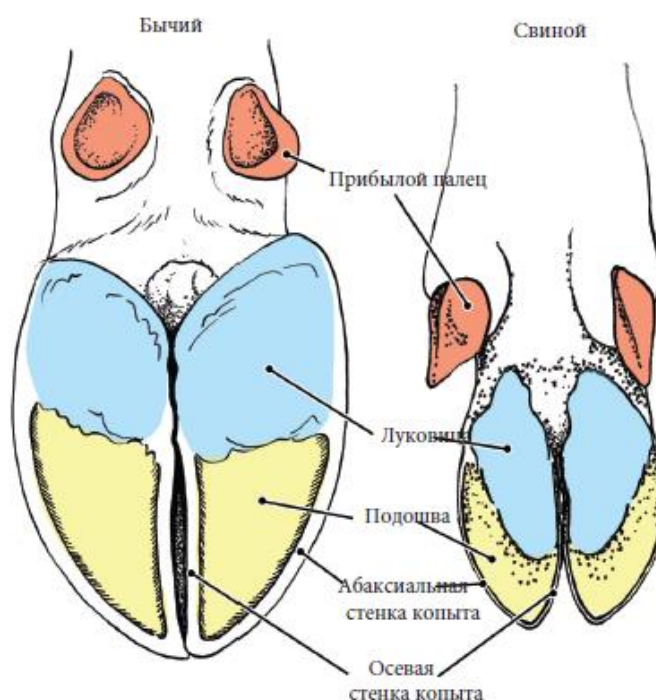


Рисунок 14-7. Вид на ноги быка (слева) и свиньи (справа). Вспомогательные пальцы (прибылые пальцы) свиньи хорошо развиты относительно пальцев быка. Луковица свиного копыта также включает большую часть нижней части стопы. Поверхности, прилегающие к средней линии, описываются как осевые, в то время как те, обращенные наружу копыта, являются абаксиальными.

В отличие от этого, копыто лошади имеет кератинизированную V-образную *стрелку*, которая более гибка, чем смежная подошва копыта, но тверже, чем луковичи других копытных (Рисунок 14-6 и 14-7).

Копыто лошади является узкоспециализированной структурой, и мы подробно рассмотрели ее в Главе 8.

Ниже приводится краткий обзор анатомии копыт парнокопытных, также четнопалых копытных.

Удобная терминология для пальцев четнопалых животных-это обозначение пальцев по числу (III и IV у жвачных и свиней), а затем соотнесение каждого пальца со средней линией соответствующей ступни. **Осевая** сторона пальца-это сторона, наиболее близкая к средней линии стопы, **абаксиальная** сторона же, наиболее удаленная от средней линии стопы.

Стенка копыта состоит из почти вертикальной осевой части, которая расположена резко каудальнее **носки** (кончик копыта), которая должна быть непрерывной с абаксиальной частью стенки. Абаксиальная стенка копыта выпуклая, а осевая стенка вогнутая, и обе осевые и абаксиальные поверхности непрерывны с луковицей копыта. Латеральный палец имеет больший вес, чем медиальный (как клиническое следствие, большая часть хромоты ног у молочного скота относится к латеральному копытцу). В отличие от лошади, подошва и луковица стопы имеют большой вес по отношению к стенкам и носку. Луковица свиного копыта особенно заметна, обеспечивая большую долю несущей поверхности, чем у жвачных животных.

Рога

Рога крупного рогатого скота и овец образуются над роговым отростком, костным ядром, выступающим из лобной кости черепа (Рисунок 14-8). Как самец, так и самка рогатых пород скота имеют рога, хотя рогатые самки животных встречаются меньше. У большинства рогатых овец и коз они есть как у самцов, так и у самок, хотя в некоторых породах рога только бараны или самцы. Животные, у которых нет рогов, естественно, **безрогие**.

Кориум рога полностью покрывает роговой отросток и сливается с его надкостницей. Сам рог состоит из плотного кератина, во многом похожего на копытную стенку, и вытягивается от основания. Мягкий тип рога, называемый **эпикерасом**, покрывает поверхность рога в основании и протягивается на переменное расстояние к вершине рога. Эпикерас напоминает венчик копыта.

Вариации уровня питания животного отражаются в вариациях скорости роста рога, в результате чего на роге образуются ряд колец. Эти изменения толщины рога могут отражать сезонные стрессы, в частности приближения отела является также стрессом, смена обычного поведения коровы. Возраст коровы, ежегодно приносящей телят, можно определить, подсчитав кольца на роге.

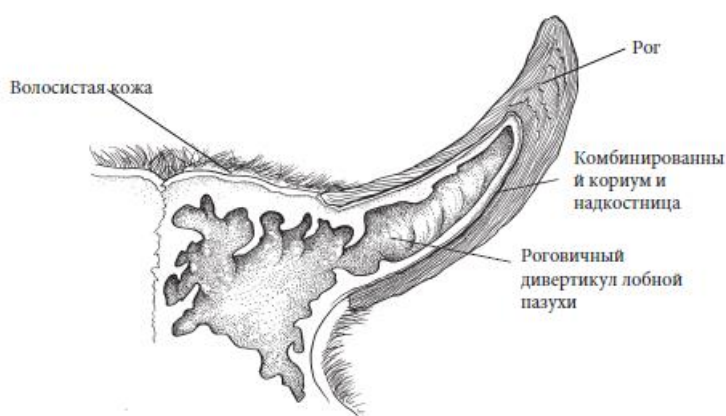


Рисунок 14-8. Продольный разрез рога. Рог имеет костное ядро, роговичный отросток лобной кости, в который прорастает дивертикул лобной пазухи. Надкостница и кориум сливаются на поверхности рогового отростка.

Прибылые пальцы

Дополнительные пальцы, обычно известные как ***прибылые пальцы***, у жвачных животных соответствуют пальцам II (медиальным) и V (латеральным) (Рисунок 14-6 и 14-7). У жвачных прибылые пальцы не имеют хорошо развитых фаланг; их копыта имеют стенку и небольшую луковцу. У жвачных прибылые пальцы не имеют веса и, как правило, клиническое значение небольшое. Молочные фермеры иногда удаляют медиальные прибылые пальцы на тазовых конечностях в качестве профилактической меры против повреждения вымени этими роговыми наростами. Прибылые пальцы свиней, как и пальцы, имеющие вес, имеют три фаланги и маленькое, но хорошо развитое копыто. Свиные прибылые пальцы иногда соприкасаются с землей, когда свинья стоит на мягких поверхностях.

Каштаны и спорынья

Каштаны - это рогообразные образования на медиальных сторонах конечностей лошадей. Передние каштаны расположены проксимальнее запястья, а задние - немного дистальнее скакательным суставам. Считается, что каштаны являются остаточными пястными и плюсневыми лапками. Они различно развиты, будучи небольшими у некоторых особей (или даже отсутствующими на задних конечностях) или выраженными у других.

Спорынья - это небольшие выступы ороговевшего эпителия в центре ладонной (подошвенной) части надкопытья лошади. Пучок волос на надкопытье в большинстве случаев скрывает спорынью (Рисунок 14-9).

Окрас волосяного покрова лошади

Описание окраса волосяного покрова лошадей может варьироваться в зависимости от породы или части страны. Следующие рекомендации приведены для ознакомления вас с некоторыми наиболее распространенными цветами и терминами, используемыми для их описания, но следует понимать, что между знающими наездниками возникнут законные разногласия.

Цвет волос (и кожи) возникает благодаря сочетанию меланина и липофусцина. Эти белки ассоциируются с различными тонами черного, коричневого и красного цветов. Их концентрация и распределение определяют окраску шерсти. Большинство сплошных окрасок (без пятен) получены из вариаций и разведений черного, лаврового, серого и каштанового.

Лошади именно ***черной*** окраски встречаются редко, за исключением нескольких пород (например, Шир и Першерон). Волосы на теле и все кончики полностью черные, без примеси коричневых или белых волос. Черный покров часто теряет цвет при длительном воздействии солнечного света, делая их менее глубоко черными.

Окрас тела ***гнедой*** лошади варьируется от коричневого до красновато-коричневого. ***Кончики*** (грива, хвоста, нижних конечностей и ободки ушей) черные; черные конечности могут не быть заметны у особей с обширными белыми отметинами. К основному термину "гнедой" можно добавить много прилагательных, и, к счастью, большинство из них не требуют объяснений. Кроваво-гнедая, красно-гнедая, «махагони» гнедая и светло-гнедая - это лишь некоторые примеры. В некоторых реестрах (в частности, в жокейском клубе, который регистрирует чистокровных лошадей) сильно темно-гнедая (иногда называют темно-гнедой или махагони-гнедой) описывается как ***коричневая*** окраска.



Рисунок 14-9. А) красная стрела указывает на каштан на медиальной стороне передней конечности лошади, проксимальнее запястья. (В) желтая стрела указывает на спорыню на подошвенной поверхности надкопья задней ноги

Шерсть **серой** лошади имеет примесь белого и более темного (обычно черного) волоса. Кожа у них черная. Многие серые лошади темнеют при выжеребке и с возрастом постепенно накапливают белые волоски, осветляя всю шерсть. Когда более темные волосы рыжие, серый цвет может иметь розовый оттенок, и в зависимости от породы и предпочтений индивидуума, эти лошади могут называться розово-серыми или чалыми (подробнее ниже). **Пятнистость** характеризуется узором темных и светлых кругов на шерсти, светлее в центре. Любой цвет может быть пятнистым, но данный термин чаще всего применяется к серым лошадям.

Каштановые лошади имеют некоторый оттенок красного или коричневого, варьирующийся от разбавленных оттенков, которые почти желтые, до глубокого светлого каштана. Кончики на каштане могут быть такими же, как и цвет тела, светлее (иногда даже льняные) или немного темнее, но они никогда не бывают черными. Как и в случае с *гнедой*, многие описательные прилагательные можно добавить к *каштановой* окраске и описать окраску более конкретно. Одной из разновидностей каштановой окраски является **рыжая** окраска, наиболее часто встречающаяся среди скакунов (подседельные лошади). В этой породе термин рыжий используется для медных или красновато-каштановых оттенков, тогда как термин каштановый описывает более темные оттенки.

Паломино описывает светлое тело с более светлой гривой и хвостом. Самые желанные лошади паломино имеют цвет тела “новоиспеченного золота” с белой гривой и белым хвостом. Однако этот идеал встречается редко, и у большинства паломино волосы тела в менее золотистом оттенке желтого цвета. У всех паломино гривы и хвосты белые или кремовые. Паломино сильно разбавленным окрасом могут быть почти белыми по внешнему виду. Эти разбавленные окраски, так называемые **кремелло**, часто возникают от паломино до крестовка-паломино.

Буланый окрас тела – это желтый или золотой, а кончики черные. Большинство лошадей данной окраски также имеют **саврасовые** отметины (подробнее ниже), которые наиболее заметны на спинной полосе.

Американская ассоциация лошадей скакунов регистрирует этих лошадей булаными, только в том случае, если они *не имеют* саврасовые отметины. Американская ассоциация регистрации буланых, с другой стороны, регистрирует (и фактически считает идеальными) лошадей булаными с саврасовыми отметинами.

Термин **саврасовый** использовался свободно для описания различных разбавленных окрасок, но более сужающее (и более распространенное) использование ограничивает данный термин для обозначения окрасок, которые характеризуются как **саврасовые отметины**. Эти “линейно-спинные” саврасовые отметины всегда имеют **дорсальный «ремень»** (темная полоса на спине), идущую от гривы к основанию хвоста. Другие, менее стандартные отметины включают в себя плечевую планку, поперечные полосы на каудальном аспекте предплечья и иногда скакательного сустава (так называемые полосы зебры) и концентрические темные кольца на передней части головы (паутинная). Существует много оттенков саврасовой окраски, описываемых различными прилагательными (например, желто-саврасовый, красносаврасовый). Одна примечательная разновидность саврасовой окраски называется **мышастая**, термины мужского и женского рода лошади, соответственно. **Мышастая** окраска имеет черные точки, а тело серого цвета, часто с голубоватым оттенком.

Чалый волосяной покров состоит из темных волосков, равномерно смешанных с белыми волосками на большей части тела. В отличие от серых, чалые не светлеют с возрастом, хотя сезонные изменения во внешности конкретных пород могут быть значительными. Термины, используемые для описания чалых, зависят от цвета окраса, в который смешиваются белая шерсть. Чалый узор на черных лошадях, например, может быть описан как вороно-чалый, на гнедых - как красно-чалый, на рыжей шерсти – рыже-чалый.

Определяющей характеристикой **пегой** лошади являются большие, нерегулярные белые пятна на сплошной окраске. Данный тип может принимать одну из двух основных форм, оверо или тобиано (типы пегости). Различать эти два типа иногда бывает трудно, и на самом деле у некоторых особей имеются характеристики обоих. **Тобиано** - это белая лошадь, вся в темных пятнах. Белые пятна простираются по средней линии спины, а голова однотонной окраски, хотя на лице могут быть белые отметины. Как правило, все четыре конечности белые. Пятна обычно гладкие и округлые. **Оверо** - это цветная лошадь, разбрызганная белым. Белый цвет обычно не пересекает спину. Как правило, по крайней мере одна, а часто и все четыре конечности темного цвета. Голова и лицо часто полностью имеют цвет основной масти, то есть белой окраски. Отметины неровные и разбрызганы и разбросаны. Еще один набор характеристики, используемый для описания типов шерсти пегой окраски, различает черно-белые (**пегие**) и коричнево-белые (**кособокие**) пинто. **Оверо** и **тобиано** относятся к распределению узоров, в то время как **кособокий** и **пегий** относятся к цветовому сочетанию.

Пейнт (американский пейнт) - это скакун с окраской пинто. Ассоциация американского пейнта регистрирует только пейнтов или родословных скакунов. Пейнт может быть дважды зарегистрирован, то есть как пинто тоже, но не все пинто регистрируются как пинто.

Аппалуза также отличается характерным рисунком шерсти. Индейцы Нез-Перс из Северо-Восточного Орегона и Северного Айдахо, особенно в районе реки Палуз, откуда порода получила свое название, использовали селекцию животных для разведения аппалузы. В дополнение к классическому пятнистому волосяному покрову, в аппалузах распространены три характерных пигментных рисунка: (1) видимая склера глаза белая; (2) пестрая кожа черно-белыми пятнами вокруг губ, глаз и гениталий; и (3) копыта полосатые вертикально в черно-белом цвете. Самое поразительное в аппалузах - это, конечно, их эффектная пятнистая шерсть (хотя не все зарегистрированные аппалузы имеют такие пятна!). Это может быть из-за множества узоров, каждый из которых описывается по-разному среди поклонников данной породы. Многие аппалузы имеют сплошной цвет тела с белым и/или пятнистым покровом на бедрах и поясице. Белые лошади с темными пятнами по всему телу - это **леопардовые аппалузы**.

Шерсть

Как следует из названия, *шерсть* состоит из шерстяных волосков или подшерстка животных, выведенных за их способность производить пригодное для использования волокно.

Волосяной покров важных пород, производящих шерсть, как правило, лишен каких-либо заметных защитных волосков, так что шерсть мягкая и вьющаяся, состоящая из длинных тонких волосков. Сорт шерсти связан с диаметром волокна, извитостью (волнистость) и длиной волокон. Тонкие, волнистые, длинные волокна являются наиболее желательными. Перед обработкой шерсть имеет масляное ощущение, придаваемое *ланолином*, продуктом кожных сальных желез. Ланолин иногда называют шерстяным жиром или шерстяным воском. Он удаляется из волокна, когда шерсть очищается и используется в различных мазях, смягчающих средствах и продуктах для кожи.

Большая часть товарной шерсти приобретает у овец, причем меринос и рамбуйе являются наиболее коммерчески важными породами. Ангорские и кашемировые козы и верблюды (верблюды, ламы и альпаки) также используются для производства шерсти. Длинная тонкая шерсть ангорского козла называется мохером, тогда как кашемировая коза используется для изготовления кашемировой шерсти.

Кровь и другие жидкости организма

Кровь

Форменные элементы крови и гемопоэз

Эритроциты

Тромбоциты

Лейкоциты

Плазма и сыворотка

РН крови

Гемостаз и коагуляция (свертывание крови)

Тромбоциты и эндотелий

Внутренние и внешние пути свертывания крови

Лимфа

Серозная жидкость

Цели обучения

- Определить и дать описание терминов данной главы, выделенных **жирным курсивом**
- Форменные элементы крови. Как они возникают, каковы их основные характеристики и какие факторы приводят к их образованию или дегенерации?
- Физиологическая роль гемоглобина. Краткое описание возникновения желтухи и гемоглобинурии. У пациента с тяжелым гемолизом гематокрит будет высоким или низким? Каким термином вы бы описали этого пациента?
- Проиллюстрировать внутренние и внешние пути свертывания крови. Какие первичные элементы необходимы для образования тромба? Как антагонисты гепарина и витамина К нарушают каскад свертывания крови?
- Сравнить и сопоставить лимфу и серозные жидкости. Как образуются эти жидкости и чем они отличаются от крови?
- Сравнить и сопоставить компоненты сыворотки и плазмы.
- Каковы основные факторы влияющие на осмолярность плазмы и онкотическое давление? Резюмируйте эти знания совместно с Главой 23, чтобы определить, как нормальная физиология почек помогает поддерживать эти компоненты и нормальный рН крови.

Одноклеточные организмы, живущие в морской воде, имеют внешнюю среду, которая обеспечивает все потребности организмов, как пища, удаление экскрементов и относительно постоянные условия для поддержания жизни. По мере того, как сложность организмов возрастает, проблема обеспечения каждой клетки надлежащей средой становится все более острой. Более высокие формы животных развили циркулирующую кровь и жидкости, полученные из нее, как средство поддержания относительно постоянной среды для всех клеток.

Кровь

Большинство функций крови включены в нижеследующий список:

1. распределение питательных веществ, всасываемых из пищеварительного тракта
2. перенос кислорода из легких в клетки всего организма
3. выведение углекислого газа из метаболизирующих клеток в легкие
4. выведение отходов из метаболизирующих клеток в почки (для выведения)

5. выведение гормонов из эндокринных желез в мишеневидные клетки
6. помощь в контроле температуры тела путем транспортировки тепла от более глубоких структур к поверхности тела
7. помощь в поддержании постоянного рН жидкостей организма путем обеспечения химических буферов
8. помощь в предотвращении чрезмерной потери крови от травм путем обеспечения белками и другими факторами, необходимыми для свертывания крови
9. помощь в защите организма от болезней путем предоставления антител, клеток и других факторов защиты организма (см. Главу 16)

Кровь состоит из клеток и других подобных клеткам форменных элементов, взвешенных в жидкости, называемой **плазмой**. Некоторые из его функций специфичны для отдельных клеток; например, эритроциты в первую очередь отвечают за перенос кислорода. Другие функции, такие как помощь в защите организма, включают в себя различные клетки крови и другие компоненты плазмы. **Объем крови** - это общее количество крови в организме животного, включая форменные элементы и плазму. Типичные значения, приведенные в процентах от массы тела, составляют от 7 до 9%. Тощие, крепкие, здоровые животные, как правило, имеют более высокий процент, чем животные с большим количеством жира в организме. (Удельный вес - это показатель или отношение веса вещества к весу равного объема воды. Удельный вес больше 1 означает, что равный объем вещества весит больше чем вода при 1 г/мл. Кровь и плазма имеют несколько более высокие удельные веса чем вода, главным образом из-за клеток крови и белков, но небольшая разница обычно не берется в счет при оценке объемов крови или плазмы на основе массы тела.)

Большое количество **белков плазмы** при суспендировании в плазме, электролиты (например, Na^+ , K^+ и Cl^-) и другие вещества (например, глюкоза и мочевины) растворяются в плазме. Хотя существуют некоторые незначительные видовые различия (например, взрослые жвачные обычно имеют несколько более низкие значения глюкозы в крови, чем другие млекопитающие), значения в таблице 15-1 являются типичными нормальными диапазонами для основных химических компонентов плазмы млекопитающих.

Плазма является подразделением более крупного отделения жидкости в организме, известного как **внеклеточная жидкость**, или **ВКЖ** (Глава 2). **Внутриклеточная жидкость** (межклеточная жидкость) - это жидкость вне клеток, но не внутри сосудов и является другим подразделением отсека ВКЖ. Основное различие между интерстициальной жидкостью и плазмой заключается в том, что плазма содержит гораздо более высокую концентрацию белков, которые не могут легко диффундировать через стенки капилляров.

Таблица 15-1. Характерное значение для отдельных компонентов типичной плазмы млекопитающих

Составляющие	Единицы измерения	Стандартный предел
Натрий	мэкв/л	135–155
Калий	мэкв/л	3.0–5.5
Хлорид	мэкв/л	95–110
Бикарбонит	мэкв/л	22–26
Общий белок	г/дл	6–8
Альбумин	г/дл	3–4
Азот мочевины к крови	мг/дл	10–25
Креатинин	мг/дл	1.0–1.5
Глюкоза	мг/дл	70–100

Форменные элементы крови и гемопоэз

К форменным элементам крови относятся *эритроциты* (красные кровяные тельца), *лейкоциты* (белые кровяные тельца) и *тромбоциты*. Поскольку в эритроцитах и тромбоцитах отсутствуют ядра, они не являются типичными клетками (см. Рисунок 1-9). **Гемопоэз** - это образование и развитие всех форменных элементов крови (эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов), и все они имеют общего для всех клетку-предка - **плюрипотентные стволовые клетки** (см. Главу 3 и Рисунок 15-1). Плюрипотентные стволовые клетки могут реплицироваться, чтобы обеспечить более плюрипотентные стволовые клетки или дать начало более дифференцированным стволовым клеткам, которые стремятся развиваться по одному из двух специфических путей - **миелоидному** и **лимфоидному**. Рисунок 15-1 представляет собой сокращенное семейное древо клеток крови и тромбоцитов, причем зрелые клетки и тромбоциты перечислены в нижней части путей созревания. Список короткий, так как несколько незрелых форм между стволовыми клетками и зрелыми формами были пропущены. Теоретически, имея достаточно времени для достаточное количество клеточных делений, одна плюрипотентная стволовая клетка может вновь заселить истощенный костный мозг дополнительными плюрипотентными стволовыми клетками и дать начало зрелым эритроцитам, лейкоцитам и тромбоцитам.

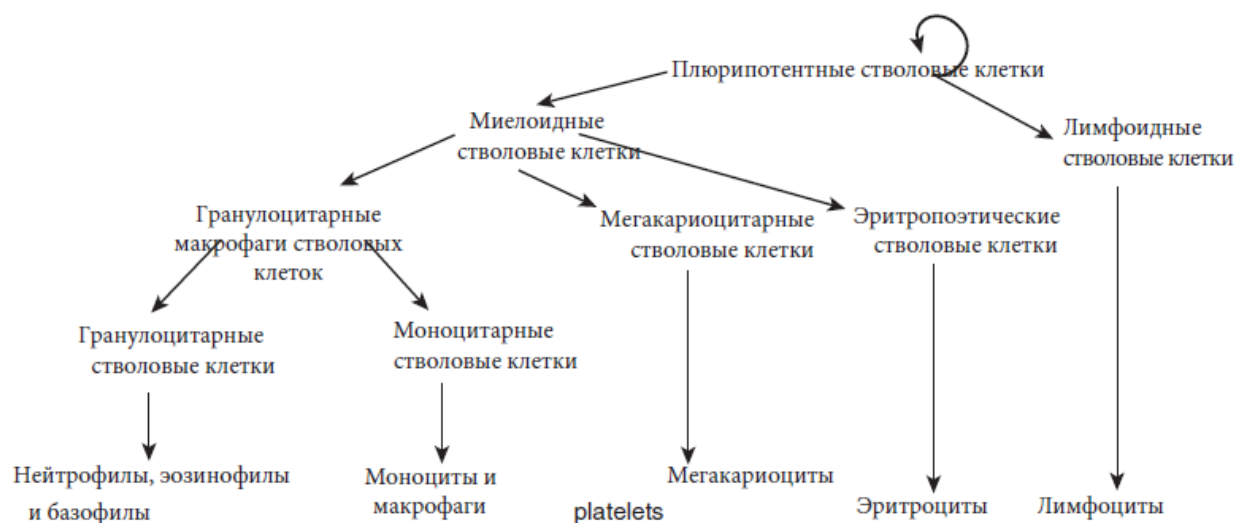


Рисунок 15-1. Обобщенная цепь для иллюстрации происхождения клеток крови и тромбоцитов.

Таблица 15-2. Репрезентативные значения количества клеток крови и тромбоцитов на микролитр крови у отдельных домашних животных

Элемент крови	Лошадь	Корова	Собака	Курица
Эритроциты	8–11 ¹	6–8 ¹	6–8 ¹	2.5–3 ¹
Общ. кол-во лейкоцитов	8–11 ²	7–10 ²	9–12.5 ²	20–30 ²
Нейтрофилы	4–7 ²	2–3.5 ²	6–8.5 ²	5–10 ²
Лимфоциты	2.5–4 ²	4.5–6.5 ²	2–3.5 ²	11–18 ²
Моноциты	400–500	350–500	450–600	2–3 ²
Эозинофилы	200–500	150–500	200–500	600–2,000
Базофилы	<100	<100	<100	200–900
Тромбоциты	150–450 ²	300–500 ²	300–500 ²	25–40 ²

¹ Миллионы.

² Тысяча.

В ходе ранних экспериментальных исследований гемопоэза отдельные незрелые клетки выделяли из костного мозга и поддерживали в клеточной культуре. Эти исследования показали, что в правильных условиях определенные отдельные клетки образуют *клеточно-культуральные (вне организма) колонии*, содержащие незрелые и зрелые клетки определенной клеточной линии. Наиболее недифференцированные клетки, которые могут образовывать клетки определенной линии, называют **колониеобразующими единицами** (КОЕ). Более современная литература использует терминологию стволовых клеток; например, миелоидная стволовая клетка эквивалентна колониеобразующей единице - гранулоцитарной, эритроцитарной, моноцитарной и мегакариоцитарной (КОЕ - ГЭММ).

Очевидно, что пролиферация и дифференцировка стволовых клеток костного мозга должны быть строго регулируемы. Например, генерация эритроцитов должна увеличиваться в ответ на потерю крови после кровоизлияния, в то время как генерация лейкоцитов должна увеличиваться в ответ на инфекцию. Было обнаружено, что большое разнообразие циркулирующих химических мессенджеров регулирует пролиферацию и дифференцировку стволовых клеток костного мозга. Общим термином таких агентов является - **гематопоетин**. Отдельный гематопоетин может стимулировать коммитированные клетки в путях развития, чтобы дать начало определенным клеткам крови или может иметь более общий эффект, стимулируя менее преданные стволовые клетки. Например, **эритропоэтин** - это гемопоэтин, который стимулирует специфическое увеличение продукции эритроцитов, а **интерлейкин-2** стимулирует увеличение продукции нескольких лейкоцитов. Более подробная информация об отдельных гематопоетинах приводится в последующих разделах этой главы и в главе 16. Основываясь на терминологии КОЕ, гематопоетины также были описаны как **колониестимулирующие факторы**.

Эритроциты

Эритроциты (от греч. *erythro-* -эритро-, *red-*красный; *-cyte-*цит, клетка) имеют диаметр от около 5 до 7 мкм. Они представляют собой двояковогнутые диски с толстым круглым краем и тонким центром (Рисунок 15-2). Двояковогнутая форма обеспечивает относительно большую площадь поверхности для газообмена через клеточную мембрану. Эритроциты не имеют ядер и органелл (см. Рисунок 1-9). Общее количество эритроцитов выражается как число клеток на микролитр цельной крови, и большинство домашних

животных имеют около 7 миллионов на микролитр (табл. 15-2). (Общее количество лейкоцитов и тромбоцитов также выражается в микролитре крови.)

Белок **гемоглобин** является основным внутриклеточным компонентом эритроцитов. Гемоглобин представляет собой комплексную молекулу, содержащую четыре аминокислотные цепи (**часть глобина**), удерживаемые вместе нековалентными взаимодействиями. Каждая аминокислотная цепь содержит **гемовую** группу (красный пигмент порфирина), и каждая гемовая группа содержит один атом железа. Концентрация гемоглобина измеряется в граммах на 100 мл крови, а типичные значения для нормальных концентраций гемоглобина варьируются примерно от 11 до 13 г/100 мл у домашних млекопитающих. Гемоглобин участвует в транспортировке как **кислорода**, так и **углекислого газа**. Кислород связывается с железом в гемовой группе, образуя **оксигемоглобин** (HbO_2); этот процесс называется **оксигенацией** (а не окислением). Количество кислорода, которое может быть связано, пропорционально количеству присутствующего железа, причем одна молекула кислорода соединяется с каждым атомом железа. Из-за связывания с гемоглобином, кровь может содержать примерно в 60 раз больше кислорода, чем было бы растворено в аналогичном количестве воды в тех же условиях.

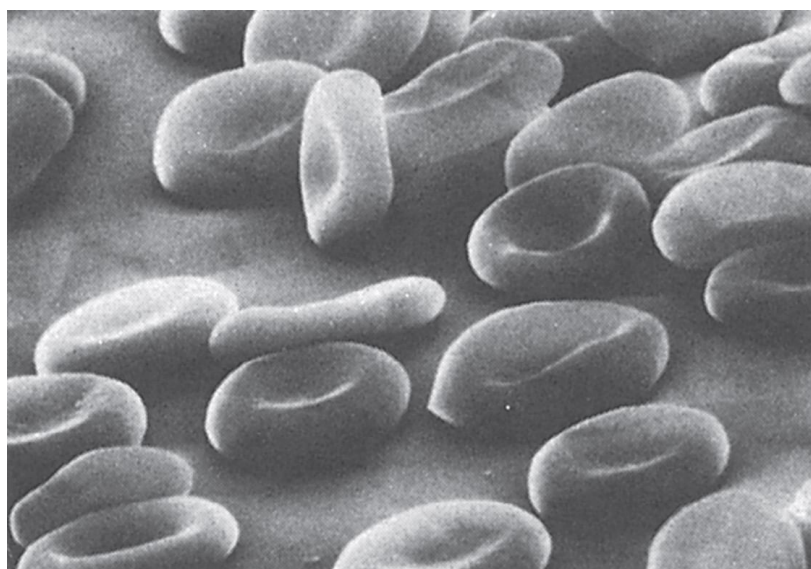


Рисунок 15-2. Эритроциты, при сканирующей электронной микроскопии. Источник: Cohen and Wood, 2000. С разрешения компании Lippincott Williams & Wilkins.

Таблица 15-2. Репрезентативные значения количества клеток крови и тромбоцитов на микролитр крови у отдельных домашних животных

Элемент крови	Лошадь	Корова	Собака	Курица
Эритроциты	8–11 ¹	6–8 ¹	6–8 ¹	2.5–3 ¹
Общ. кол-во лейкоцитов	8–11 ²	7–10 ²	9–12.5 ²	20–30 ²
Нейтрофилы	4–7 ²	2–3.5 ²	6–8.5 ²	5–10 ²
Лимфоциты	2.5–4 ²	4.5–6.5 ²	2–3.5 ²	11–18 ²
Моноциты	400–500	350–500	450–600	2–3 ²
Эозинофилы	200–500	150–500	200–500	600–2,000
Базофилы	<100	<100	<100	200–900
Тромбоциты	150–450 ²	300–500 ²	300–500 ²	25–40 ²

¹ Миллионы.

² Тысяча.

Углекислый газ также связывается с гемоглобином в ином месте молекулы. Углекислый газ связывается с α -амино группами пептидных цепей, образуя **карбаминогемоглобин**.

Связывание кислорода и углекислого газа с гемоглобином легко обратимо. Кровь, поступающая в легкие из периферического кровообращения, содержит карбаминогемоглобин и подвергается воздействию воздуха с относительно высокой концентрацией кислорода и относительно низкой концентрацией углекислого газа. В легких углекислый газ диссоциирует с карбаминогемоглобином, что приводит к образованию гемоглобина, который может связываться с кислородом, превращаясь в оксигемоглобин. Когда кровь, содержащая оксигемоглобин возвращается в периферические ткани, в которых относительно недостаточно кислорода, связанный кислород высвобождается в ткани. Затем углекислый газ может связываться с гемоглобином для продолжения цикла.

Метгемоглобин является истинным продуктом окисления гемоглобина, который не способен переносить кислород, поскольку железо находится в виде железа (Fe^{3+}), а не железа (Fe^{2+}). Некоторые химические вещества, такие как нитраты и хлораты, вызывают метгемоглобинемию (метгемоглобин в крови). Ранее сообщалось об отравлении нитратами крупного рогатого скота при выпасе на высокоудобренных местах. В этих случаях нитраты в растениях превращаются в нитриты в рубце и вызывают образование метгемоглобина при всасывании в кровь.

Карбоксигемоглобин - это более стабильное соединение, образующееся при соединении монооксида углерода с гемоглобином. Сродство гемоглобина к окиси углерода в 210 раз превышает его сродство к окиси углерода. Карбоксигемоглобин не способен переносить кислород, и животное по существу задыхается, хотя кровь обычно вишнево-красная.

Эритропоэз и деградация эритроцитов. Образование эритроцитов, называемое **эритропоэзом**, регулируется гормоном **эритропоэтином**, гликопротеиновым гормоном, который высвобождается из специфических клеток почек в ответ на снижение доставки кислорода. Например, когда животные перемещаются с малых высот на большие, где меньше кислорода, высвобождение эритропоэтина увеличивается. Эритропоэтин действует на стволовые клетки в костном мозге, увеличивая выработку эритроцитов. Увеличение количества эритроцитов происходит не сразу (для этого требуется несколько дней), поскольку зрелые эритроциты должны быть сформированы из стимулированных стволовых клеток перед высвобождением из костного мозга. Большее количество эритроцитов увеличивает доставку кислорода к почкам, и это оказывает негативный

эффект обратной связи на высвобождение эритропоэтина. Именно благодаря этой обратной связи поддерживается стабильная скорость выработки эритроцитов.

Рекомбинантный человеческий эритропоэтин (*rhEPO*) был использован в соответствующих клинических случаях для стимуляции выработки эритроцитов как у людей, так и у животных. Однако реакция антител на молекулу человека встречается более чем у 25% животных, и эти антитела нейтрализуют эндогенный эритропоэтин, а также рекомбинантный человеческий эритропоэтин. Сообщалось о ненадлежащем использовании рекомбинантного человеческого эритропоэтина у обычных людей, спортсменов в попытке увеличить их способность к тренировкам. Также существует вероятность злоупотребления в отношении животных, участвующих в спортивных соревнованиях.

Зрелые эритроциты млекопитающих не имеют ядер. Незрелые формы в костном мозге действительно имеют ядра, но они теряются на последних стадиях развития. Появление большого количества ядросодержащих эритроцитов в кровотоке является признаком того, что незрелые формы ненадлежащим образом высвобождаются из костного мозга. У птиц и рептилий ядра обычно сохраняются в эритроцитах на протяжении всей жизни клеток.

Как правило, эритроциты циркулируют только в течение 3-4 месяцев после их высвобождения из костного мозга. Удаление и рециркуляция стареющих эритроцитов является одной из функций группы специализированных клеток, **моноцитарно-макрофагальной системы** (формально известной как ретикулоэндотелиальная система). Макрофаги этой системы обнаружены фиксированными или находящимися в нескольких местах по всему телу, но особенно распространены в селезенке и печени. Эти макрофаги происходят от циркулирующих моноцитов, отсюда и название системы. Макрофаги фагоцитируют неповрежденные эритроциты или клеточный мусор и гемоглобин, которые высвобождаются, когда эритроциты распадаются в крови. Макрофаги разрушают глобиновую часть гемоглобина и высвобождают полученные аминокислоты в кровоток. Железо удаляется из гемовой части и высвобождается в кровь, куда ее транспортируют в сочетании с белком, **трансферрином**. Клетки, которые нуждаются в железе, имеют рецепторы клеточной мембраны, которые связывают трансферрин, и это способ, где клетки могут принимать железо из циркуляции. Это включает в себя гемопоэтические клетки в костном мозге, которые имеют самую высокую метаболическую потребность в железе на ежедневной основе. Железо из кровообращения также накапливается в печени в восстанавливаемой форме хранения, **ферритина**.

После удаления белка и железа из гемоглобина остается зеленый пигмент - **биливердин**. Он восстанавливается до **билирубина** (желтоватого пигмента), который транспортируется в печень в сочетании с альбумином крови. Печень конъюгирует его; затем он переходит в желчный пузырь с желчью и, наконец, в кишечник, где большая его часть восстанавливается до **билиногенов**. Они либо выводятся с калом (придавая фекалиям коричневый цвет), либо реабсорбируются в кровь и затем выводятся с мочой в виде уробилиногена. Восстановление кишечника осуществляются резидентными микроорганизмами.

Клинические условия и процедуры с участием эритроцитов. Желтуха (желтушность) - это синдром, характеризующийся желтоватым обесцвечиванием кожи, слизистых оболочек и/или склеры. Он возникает в результате накопления билирубина в крови и может быть вызван повреждением печени, закупоркой желчных протоков или повышенной скоростью разрушения эритроцитов. В случае повреждения печени или закупорки желчных протоков желчные пигменты не выделяются в кишечник, а рассасываются в кровеносную систему, вызывая желтуху. Когда повреждение крови чрезмерно, как при некоторых паразитарных заболеваниях крови, таких как **анаплазмоз**,

желчные пигменты высвобождаются в кровь быстрее, чем печень может их конъюгировать и выделять, и это приводит к желтухе.

Гемолиз - это распад эритроцитов и выделение гемоглобина. Бактериальные или растительные токсины, змеиные яды, кровяные паразиты и гипотонические растворы могут вызвать такой сильный гемолиз, что гемоглобин в плазме приобретает красноватый цвет, и это состояние называется **гемоглобинемией**. Затем гемоглобин может быть выведен с мочой, и это называется **гемоглобинурией** (красная вода). Гемолиз также может быть получен в образце крови путем физического разрушения эритроцитов (например, с напором и быстро выпрыскивать кровь из шприца).

Гемагглютинация - это скопление эритроцитов. Эритроциты имеют мембранные белки, которые действуют как антигены и приводят к агглютинации, если эритроциты со специфическими антигенами добавляются в раствор, содержащий соответствующие антитела. **Определение группы крови** - это общий термин, описывающий процедуры, используемые для идентификации антигена или антигенов в данном образце крови.

Переливания крови в пределах одного вида, например, от человека к человеку, может вызвать слипание, если используется кровь неправильного типа (т. е. содержащая неправильную комбинацию антигенов). По меньшей мере семь групп крови были определены у лошадей, и желательно обеспечить адекватное соответствие типов перед попыткой переливания крови между лошадьми. Определение группы крови также проводился у крупного рогатого скота и собак и обычно однократное переливание может быть сделано между двумя коровами или между двумя собаками лишь с небольшими трудностями. Однако повторное переливание может быть проблематичным, поскольку первоначальное переливание может обеспечить непревзойденные антигены, которые стимулируют образование антител. Группы крови наследуются у всех видов, и они часто используются для установления и мониторинга родословных.

Анемия (от греческого an-, without-без; -emia, кровь) возникает, если либо количество функциональных эритроцитов, либо количество гемоглобина в единице крови ниже нормы. Анемия может быть вызвана дефицитом кроветворения, как при заболеваниях костного мозга, болезнях почек с недостаточной выработкой эритропоэтина, или плохим питанием, включая диетический дефицит железа, меди, витаминов или аминокислот. Анемия также может быть вызвана ускоренной потерей или разрушением эритроцитов, например, при кровоизлияниях или когда паразиты в организме.

Гематокрит (объем осажденных клеток) - это процентное соотношение по объему цельной крови, то есть эритроцитов. Для рутинного определения гематокрита требуется стеклянная трубка, обработанная для ингибирования свертывания крови (гематокритные пробирки). Гематокритные пробирки, содержащие кровь, центрифугируют до тех пор, пока пока не наберется масса клетки крови в нижней части пробирки (Рисунок 15-3). Гематокриты обычно составляют от 35 до 45% общего объема крови для большинства видов млекопитающих и обычно считаются показателем общего количества эритроцитов.

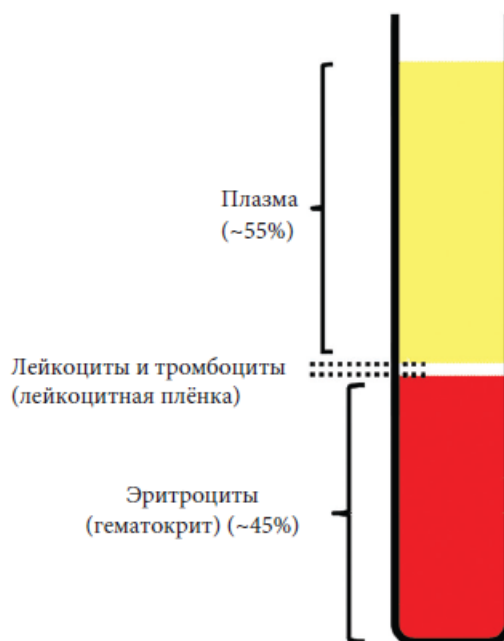


Рисунок 15-3. Расслоение компонентов крови в антикоагулированном и центрифугированном образце крови.

Гемоконцентрация - это уменьшение жидкого компонента крови с последующим увеличением отношения клеток к жидкости. На это указывает чрезмерно высокое количество эритроцитов (полицитемия) или высокий гематокрит. Уменьшение объема плазмы может быть вызвано недостаточным потреблением воды или чрезмерной потерей жидкости из организма, например, при рвоте или диарее.

Тромбоциты

Пластины крови, также называемые **тромбоцитами**, представляют собой фрагменты **мегакариоцитов**, крупных клеток, образующихся и находящихся в костном мозге. Тромбоциты - это самые мелкие из формирующихся элементов в крови размером от 2 до 4 мкм. Они окружены плазматической мембраной и содержат некоторые органеллы, но не ядра. Тромбоциты варьируют от 150 000 до 500 000 на микролитр крови у большинства видов млекопитающих (таблица 15-2). Внешний вид тромбоцитов в окрашенном мазке может значительно отличаться от их фактического появления в циркулирующей крови, где они являются овальными дисками. В мазках они могут выглядеть как круглые диски, звездообразные фрагменты или сгустки неправильной формы (см. Рисунок 1-9).

Тромбоциты уменьшают потерю крови из поврежденных сосудов. Прилипая к стенкам сосудов и друг к другу в области повреждения, тромбоциты могут образовывать пробку, на которой образуется **тромб** (сгусток), чтобы закупорить отверстие в сосуде и предотвратить дальнейшую потерю крови. Вещества, выделяемые тромбоцитами и оседающие на их поверхностных мембранах, стимулируют свертывание крови и способствуют локальному сужению поврежденного кровеносного сосуда (более подробно описано далее в данной главе).

Лейкоциты

Лейкоциты (Рисунок 1-9) или белые кровяные тельца (от греческого слова *leuco*, белый) значительно отличаются от эритроцитов тем, что они ядросодержащие и способны

к самостоятельному движению для выхода из кровеносных сосудов. Лейкоциты могут быть классифицированы как *гранулоциты* или *агранулоциты* на основе наличия или отсутствия цитоплазматических гранул, которые окрашиваются обычными пятнами крови, такими как пятно Райта. Эти пятна содержат кислотный краситель - эозин, и он красного цвета и является основным красителем, метиленовый синий бывает голубоватым. Гранулоциты называются в соответствии с цветом окрашенных гранул (например, гранулы *нейтрофилов*, которые при окрашивании воспринимают нейтральные красители; *эозинофилы* и *базофилы*). Ядра гранулоцитов появляются во многих образах и формах, что приводит к образованию термина *полиморфноядерных лейкоцитов* (от греческого poly, много; morpho, форма). Однако этот термин обычно используется для обозначения нейтрофилов, поскольку они обычно являются наиболее распространенными гранулоцитами. Моноциты и лимфоциты - это два типа агранулоцитов.

Нейтрофилы. Нейтрофилы, первая линия защиты от инфекции, составляют большой процент от общего числа лейкоцитов (таблица 15-2). При повреждении тканей или микробной инвазии нейтрофилы быстро накапливаются в интерстициальных жидкостях поврежденной или пораженной области. Активное движение нейтрофилов и других лейкоцитов из неповрежденных кровеносных сосудов в интерстициальную жидкость является *диapedезом*. Химические агенты, известные как *хемотаксические факторы*, привлекают нейтрофилов на эти участки. *Хемотаксический фактор* является общим термином для различных соединений, которые способны привлекать нейтрофилы и в некоторых случаях другие лейкоциты. Эти факторы могут быть вызваны вторжением микроорганизмов, лейкоцитами после взаимодействия с микроорганизмами или поврежденной тканью.

Нейтрофилы - это фагоциты; они поглощают вторгающиеся бактерии, чтобы уничтожить их. Разрушение включает в себя действие ферментов во внутриклеточных гранулах нейтрофилов и связанных с клеточной мембраной ферментов, которые активируются при полном образовании фагоцитарных везикул. Во время фагоцитоза нейтрофилы могут также высвобождать ферменты, которые способствуют местному воспалению. В процессе реагирования на потенциальную инфекцию многие из привлеченных нейтрофилов разрушаются. *Гнойный остаток* (иногда называемый "гной") - это полужидкий материал, который образуется в результате коллективных реакций на микробную инвазию и может содержать нейтрофилы и клеточный мусор. *Абсцесс* - это накопление гнойного материала, который был выделен путем образования окружающей соединительной ткани.

Нейтрофилия - это увеличение количества циркулирующих нейтрофилов в крови, возникающее при бактериальных инфекциях. Циркулирующие нейтрофилы могут увеличиваться в результате немедленного высвобождения существующих нейтрофилов из костного мозга и увеличения выработки нейтрофилов. **Нейтропения** относится к аномально низкому количеству циркулирующих нейтрофилов. Окончания слов *-филия* и *-пения* могут быть объединены с корневыми названиями других лейкоцитов для обозначения сходных состояний (например, эозинофилия - это увеличение количества эозинофилов).

Эозинофилы. *Эозинофилы* содержат окрашенные в красный цвет цитоплазматические гранулы. Обычно эозинофилы составляют менее 10% от общего числа лейкоцитов (табл. 15-2), но их количество может увеличиваться при аллергических состояниях и паразитизме. Эозинофилы являются амебоидными и несколько фагоцитарными. Их основной функцией, по-видимому, является регуляция аллергических реакций и тканевых реакций на паразитов. Они действуют путем удаления комплексов антиген-антитело, которые стимулируют аллергические реакции, и путем ингибирования некоторых медиаторов аллергических реакций, таких как *гистамин*.

Базофил.

Базофилы содержат синие окрашивающие гранулы и редко встречаются в нормальной крови. Гранулы базофилов содержат множество соединений, в том числе **гепарин**, который препятствует свертыванию крови, и **гистамин**, который расслабляет гладкую мускулатуру кровеносных сосудов и сужает гладкую мускулатуру дыхательных путей. Клетки очень похожи, но различны, **тучные клетки**, находятся во многих местах по всему телу, но особенно распространены в соединительной ткани ниже эпителиальной оболочки, подверженной воздействию внешней среды (например, дермы, стенки дыхательных путей и стенки желудочно-кишечного тракта). Базофилы и тучные клетки высвобождают содержимое своих гранул во время аллергических реакций, и эти химические вещества вносят свой вклад в характерные тканевые реакции. Высвобождение гранул частично опосредуется связыванием специфических антител и ассоциированного аллергена (антигена).

Моноциты. *Моноциты* - самые крупные из циркулирующих лейкоцитов. Они фагоцитарны и развиваются в еще более крупные **макрофаги**, когда выходят из сосудов и попадают в ткани. Подобно нейтрофилам, моноциты притягиваются хемотаксическими факторами к участкам повреждения тканей и микробной инвазии. В дополнение к фагоцитозу остатков ткани и микробов, макрофаги играют важную роль в общей инициации и регуляции воспалительных и иммунных реакций. В ответ на повреждение тканей или микробную инвазию макрофаги выделяют многочисленные химические агенты, которые координируют функции других клеток, реагирующих на повреждение или инвазию. Макрофаги также участвуют в обработке антигенов, что является необходимым этапом в инициации иммунного ответа. Эти функции более подробно рассматриваются в главе 16.

Лимфоциты. У большинства видов **лимфоциты** являются вторыми по распространенности циркулирующими лейкоцитами после нейтрофилов, но они более распространены, чем нейтрофилы у жвачных животных (табл. 15-2). На основании их функций были идентифицированы три основных типа или группы лимфоцитов (В-лимфоциты, Т-лимфоциты и ТК, или естественные клетки-киллеры), но эти типы не могут быть идентифицированы по различиям во внешнем виде. В мазках крови лимфоциты различаются по размеру, при этом относительно большое ядро окружено небольшим количеством цитоплазмы (см. Рисунок 1-9). Лимфоциты участвуют в специфических иммунных реакциях и иммунном наблюдении, и эти функции обсуждаются в главе 16.

Дифференциальный подсчет лейкоцитов. Дифференциальные подсчеты показывают процентное содержание каждого типа белых клеток в образце крови (таблица 15-2). Различные типы лейкоцитов имеют различные функции и по-разному реагируют на различные типы инфекций или заболеваний, поэтому дифференциальные подсчеты могут быть полезны для диагностики. Дифференциальные подсчеты, проводимые с течением времени, также могут быть использованы для оценки реакции животного на инфекцию или заболевание. Дифференциальный подсчет производится путем нанесения капли цельной крови тонким слоем на предметное стекло с образованием мазка крови. Мазок высыхает и окрашивается пятном крови, таким как пятно Райта. После завершения окрашивания предметное стекло исследуют с помощью микроскопа и подсчитывают количество лейкоцитов каждого вида до тех пор, пока не будет подсчитано заранее определенное общее количество лейкоцитов. Подсчитанное число обычно кратно 100, и процент каждого типа лейкоцитов, наблюдаемый в данном образце крови, называется

дифференциальным подсчетом лейкоцитов или дифференциальным подсчетом белых клеток. В справочных лабораториях общее количество красных и белых клеток определяется полуавтоматически с помощью сложного лабораторного оборудования.

Плазма и сыворотка

Когда образец крови обрабатывают **антикоагулянтом** для предотвращения свертывания и оставляют стоять в пробирке, клетки постепенно оседают на дно, оставляя сверху жидкость соломенного цвета.

Эта жидкая часть крови - **плазма**. Если дать крови сгуститься, то клетки попадают в сеть из свертывающихся белков, оставляя желтую жидкость - **сыворотку**. По существу, сыворотка - это плазма за вычетом белков плазмы, ответственных за образование сгустка.

Плазма состоит примерно из 92% воды и 8% других веществ. Почки отвечают за поддержание постоянных пропорций воды и других компонентов плазмы путем селективной фильтрации и реабсорбции воды и других веществ из плазмы крови. Общая осмоляльность плазмы при нормальной температуре тела составляет около 290 мосм/кг. Осмоляльность - это мера количества осмотически активных частиц (а не массы частиц) на единицу растворенного вещества. Ионы натрия и хлорида являются двумя преобладающими частицами в плазме (табл. 15-1), которые вносят наибольший вклад в общую осмоляльность плазмы или сыворотки крови.

Белки плазмы состоят из двух основных типов: **альбуминов** и **глобулинов**. Альбумин является наиболее распространенным белком плазмы и является преобладающим белком, синтезируемым печенью. Многие мелкие соединения и электролиты (например, ионы кальция) связываются с альбумином и циркулируют в плазме в этой связанной форме. Это предотвращает их быструю потерю с мочой. Поскольку альбумин и другие крупные белки не так легко проходят через стенки капилляров, они также обеспечивают эффективную осмотическую силу, называемую **онкотическим давлением**, которая предотвращает чрезмерную потерю жидкости из капилляров в интерстиций.

Глобулины в сыворотке или плазме крови могут быть классифицированы в соответствии с их миграцией (разделением) с помощью электрофореза. **α -глобулины** и **β -глобулины** - это классы, которые синтезируются в печени. Представители этих классов обладают различными функциями, включая транспорт, подобный альбумину, защиту организма (см. Главу 16) и свертывание крови. Многие из белков глобулина являются неактивными предшественниками ферментов или субстратами для ферментов, участвующих в свертывании крови (далее в данной главе).

γ -глобулины синтезируются клетками иммунной системы. Большинство известных циркулирующих антител входит в состав γ -глобулиновой фракции. Таким образом, содержание γ -глобулинов в крови увеличивается после вакцинации и во время выздоровления от болезни. **Иммунная сыворотка** или **гипериммунная сыворотка** может быть получена путем многократной инокуляции животного специфическим антигеном. Затем сыворотку от этого животного можно вводить животному, восприимчивому к той же болезни, для обеспечения пассивной защиты до тех пор, пока антитела остаются в восприимчивом животном. Это обеспечивает лишь временный иммунитет.

Значение pH крови

Типичный диапазон pH для крови составляет 7,35 - 7,45, только немного на щелочной стороне нейтрала. pH крови поддерживается в довольно узких пределах различными механизмами, которые включают в себя вклад почек (Глава 23) и дыхательной системы (Глава 19). Несколько химических буферных систем в плазме также способствуют контролю pH крови. Наиболее важной из них является бикарбонатная буферная система, а бикарбонатный ион является основой в данной системе.

Бикарбонатный ион является вторым наиболее распространенным анионом в плазме (табл. 15-1). При ацидозе или ацидемии pH крови аномально низкий, а при алкалозе или алкаемии аномально высокий.

Гемостаз и коагуляция

Гемостаз - это остановка кровотечения, может включать три основные реакции: (1) сужение гладкой мускулатуры поврежденного сосуда для уменьшения размера отверстия и увеличения сопротивления вытеканию из сосуда; (2) образование тромбоцитарной пробки для закупорки отверстия; и (3) образование сгустка для полной окклюзии отверстия. Повреждения сосудов не требуют образования сгустка (коагуляции), если гемостаз может быть достигнут с помощью первых двух реакций.

Тромбоциты и эндотелий

Когда сосуд поврежден и эндотелиальная клеточная оболочка повреждена так, что основная соединительная ткань подвергается воздействию, тромбоциты прилипают к коллагену и другим белкам в соединительной ткани. Эта **адгезия тромбоцитов** является результатом связывания между белками клеточной мембраны тромбоцитов и соединительной тканью. Клеточная мембрана адгезированных тромбоцитов претерпевает изменения, и секреторные гранулы высвобождаются. Тромбоциты, которые подверглись этим реакциям, называются **активированными тромбоцитами**. Наличие активированных тромбоцитов стимулирует другие тромбоциты присоединяться к уже присутствующим. Скопление тромбоцитов образует **тромбоцитарную пробку**, которой может быть достаточно (вместе с местной вазоконстрикцией), чтобы закупорить чрезвычайно малое отверстие в поврежденных сосудах и вызвать гемостаз. **Агрегация тромбоцитов** - это термин, применяемый к общей последовательности событий, ответственных за образование тромбоцитарной пробки.

Агрегация тромбоцитов также регулируется двумя различными эйкозаноидами: **тромбоксаном A₂** (TxA₂) и **простациклином** (PGI₂). TxA₂ является стимулятором агрегации тромбоцитов, а простациклин ингибирует агрегацию тромбоцитов. При повреждении сосуда активированные тромбоциты увеличивают синтез TxA₂ и являются первичным источником TxA₂, тогда как первичным источником простациклина являются интактные, неповрежденные эндотелиальные клетки. Поскольку тромбоцитарная пробка растет и распространяется на участки, где эндотелиальные клетки остаются интактными, локальная концентрация простациклина, генерируемого неповрежденными эндотелиальными клетками, действует, останавливая рост пробки тромбоцитов. TxA₂ и **серотонин** (также высвобождаемые адгезивными тромбоцитами) являются сосудосуживающими факторами, стимулирующими сокращение гладких мышц для облегчения гемостаза.

Аспирин ингибирует образование эйкозаноидов путем связывания и ингибирования циклооксигеназы, фермента, необходимого для их синтеза. TxA₂ и простациклин оба являются эйкозаноидами, поэтому аспирин первоначально уменьшает образование обоих. Однако тромбоциты не имеют ядер и не могут синтезировать новые ферменты, в то время как ядросодержащие эндотелиальные клетки могут синтезировать дополнительную циклооксигеназу. Это функциональное различие между двумя типами клеток позволяет при лечении аспирином преимущественно снижать синтез тромбоксана тромбоцитами. Это является основанием для применения аспирина в соответствующей дозе, когда желательно уменьшить тенденцию к свертыванию крови.

Некоторые вещества, выделяемые агрегирующимися тромбоцитами, и некоторые компоненты клеточной мембраны, экспонируемые агрегированными тромбоцитами, способствуют свертыванию крови. Таким образом, при более крупных очагах

повреждения, больше тромбоцитов агрегируется и больше стимуляторов свертывания присутствуют в локальной области. Коагуляция начинается, когда локальная концентрация этих веществ достигает некоторого критического уровня. Тромбоциты необходимы для нормальной свертываемости крови в ответ на повреждение сосудов. Свертывание может также стимулироваться вне тела, когда инородная поверхность, например стеклянная поверхность пробирки, вызывает те же реакции тромбоцитов, что и воздействие коллагена.

Внутренние и внешние пути свертывания крови

Конечным продуктом свертывания крови является относительно твердая гелевая пробка (сгусток или **тромб**). Эта пробка может быть красной или несколько прозрачной. Цвет меняется в зависимости от количества эритроцитов и других клеток крови, попавших в сгусток. Эритроциты и лейкоциты не нужны для свертывания крови, и они могут присутствовать или не присутствовать в сгустке. Сгусток является относительно твердым из-за переплетающихся нитей **фибрина** (белкового полимера), которые ковалентно сшиты. Внутри этой сети находятся другие компоненты крови (например, тромбоциты, лейкоциты, эритроциты), но ключевым элементом является фибрин. Таким образом, самое основное объяснение коагуляции состоит в том, что она представляет собой серию биохимических реакций для получения и стабилизации белкового полимера, фибрина. Серия или цепочка биохимических реакций, которые связывают первоначальное воздействие коллагена или поверхности, отличной от нормального эндотелия (например, стеклянная поверхность трубки для взятия крови), со стабилизированной фибриновой сетью, представляет собой **путь свертывания крови** или **внутреннюю каскаду** (Рисунок 15-4).

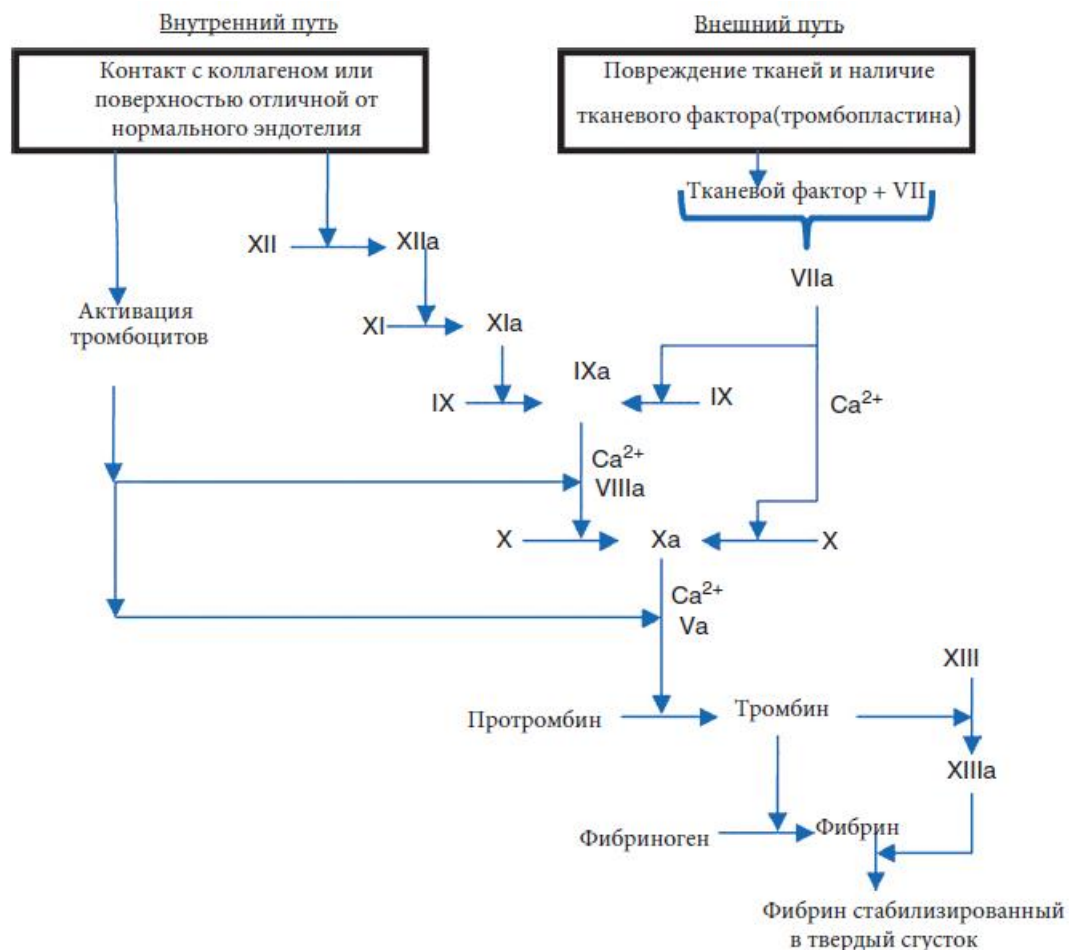


Рисунок 15-4. Внутренние и внешние пути, ведущие к образованию и стабилизации фибрина, который образует каркас сгустка. Два фактора, VIII и V, являются кофакторами и проявляются только в их активных формах. Обратите внимание, что Ca^{2+} и активированные тромбоциты являются кофакторами в нескольких точках каскада.

Это свойственно, потому что все вещества, необходимые для каскада, присутствуют в циркуляции. Этот путь включает в себя несколько протеолитических ферментов (*факторов свертывания*), обычно находящихся в плазме в аниноактивной форме.

Когда одна из этих неактивных форм превращается в активную, она активирует следующий фермент в каскаде. Этот тип каскада позволяет проводить амплификацию на нескольких стадиях, так что в результате активации одной исходной молекулы может быть сгенерировано много молекул фибрина. Факторные числа относятся к последовательности, в которой они были обнаружены, а не к последовательности их участия в каскаде. Пронумерованные факторы также были идентифицированы по общему названию (табл. 15-3).

Таблица 15-3. Международная номенклатура факторов свертывания крови с синонимами

Фактор ¹	Синонимы
I	Фибриноген
II	Протромбиновый
III	Тканевой тромбопластин
IV	Кальций
V	Проакселерин; лабильный фактор
VII	Проконвертин; стабильный фактор
VIII	Антигемофильный глобулин; антигемофильный Фактор А
IX	Рождественский фактор; антигемофильный фактор В
X	Стюарт-Фактор силы
XI	Антецедент тромбопластина плазмы; антигемофильный фактор с
XII	Фактор Хагемана
XIII	Стабилизирующий фактор фибрина

¹ Международная номенклатура

Как показано на рисунке 15-4, первым шагом во внутреннем каскаде является активация фактора XII. Это может произойти когда сосуд поврежден и нижняя ткань открыта или при заборе крови в необработанную стеклянную трубку.

Коагуляция также может быть инициирована, когда белок из интерстициальной жидкости (*тканевой фактор* или *тканевой тромбопластин*) образует активный комплекс с неактивным белком плазмы, фактором VII (Рисунок 15-4). Тканевой тромбопластин является компонентом клеточных мембран различных типов клеток и по-видимому, может высвобождаться из поврежденных клеток. Комплекс фактора VII-тканевого фактора активирует факторы X и IX. Фактор X является компонентом внутреннего каскада, поэтому с этого момента путь к образованию фибрина и связыванию является таким же, как в внутреннем каскаде. Каскад, инициируемый тканевым тромбопластином является *внешним каскадом* или *внешним путем*. Конечным продуктом как внешнего, так и внутреннего каскадов является фибриновый сгусток, также некоторые факторы свертывания являются общими для обоих. Единственными различиями являются некоторые факторы, обнаруженные на ранних стадиях каскадирования (Рисунок 15-4).

Ионы кальция необходимы в качестве кофакторов на различных стадиях в обоих каскадах (Рисунок 15-4) и некоторые антикоагулянты, используемые для предотвращения свертывания крови вне организма, делают это, связывая ионы кальция и делая их непригодными для факторов свертывания. К ним относятся цитрат натрия, цитрат калия, цитрат аммония и этилендиаминтетрауксусная кислота (ЭДТА). ЭДТА обычно находится в форме натриевой или калиевой соли.

Образование сгустка в месте повреждения уменьшает кровопотерю и закупоривает отверстие в поврежденном сосуде. Образование тромба в месте повреждения уменьшает кровопотерю и закупоривает отверстие в поврежденном сосуде. Это имеет тенденцию удалять стимулы, необходимые для продолжения коагуляции, покрывая открытый коллаген и предотвращая попадание тканевой жидкости в сосуд. Неповрежденные эндотелиальные клетки, прилегающие к поврежденной области, также выделяют простагландин, ингибитор адгезии и агрегации тромбоцитов. Если коагуляция продолжится без контроля за местом повреждения, кровеносные сосуды по всему телу

будут закупорены ненадлежащим образом, и кровоток будет остановлен. Два дополнительных белка плазмы, **белок С** и **Антитромбин III**, предотвращают нежелательное продолжение свертывания. Белок С циркулирует в неактивной форме, которая активируется **тромбином**. Тромбин образуется как часть внутренних, так и внешних путей, а также отвечает за один из последних этапов в обоих - производство фибрина из фибриногена (Рисунок 15-4). Таким образом, поскольку образование тромбина путями свертывания способствует образованию сгустка, тромбин также сдерживает этот процесс, чтобы он не стал неконтролируемым. Антитромбин III также неактивен сам по себе, но при связывании с **гепарином** (присутствующим на нормальных мембранах эндотелиальных клеток) комбинация гепарина и антитромбина III инактивирует тромбин. И здесь присутствие неповрежденных, здоровых эндотелиальных клеток действует, чтобы предотвратить или остановить свертывание крови. Ингибирование или инактивация тромбина является очень эффективным средством ингибирования свертывания в том смысле, что тромбин оказывает положительное обратное влияние на свертывание, активируя несколько факторов свертывания, которые предшествуют ему в каскаде. Во многих случаях повреждение мелких сосудов может быть восстановлено, так что может снова возникнуть нормальный кровоток. Эти механизмы репарации включают удаление сгустка и пролиферацию эндотелиальных клеток, то есть устанавливают нормальную слизистую оболочку сосудов. Ключевым элементом в удалении тромбов является активация фибринолитической системы. Эта система аналогична каскаду свертывания тем, что неактивный белок плазмы или проэнзим, **плазминоген**, активируется в **плазмин**, который преобразует фибрин в растворимые фрагменты. По-видимому, существует несколько различных путей, посредством которых плазминоген может быть активирован в плазмин, но они не так хорошо изучены, как активация факторов свертывания. Однако присутствие фибрина может стимулировать некоторые из этих путей. Также вероятно, что по мере образования фибрина он также начинает инициировать свое собственное предельное разрушение. Плазминоген также активируется **тканевым активатором плазминогена**, ферментом, секретируемым нормальными интактными эндотелиальными клетками. Большинство плазменных факторов как для коагуляционного, так и для фибринолитического каскадов синтезируются в печени, и этот синтез зависит от витамина К. Витамин К - это жирорастворимый незаменимый витамин, нормальное всасывание которого в кишечнике требует солей желчных кислот. Если печень больна или желчный проток закупорен, то возникающий в результате недостаток желчи в кишечнике снижает всасывание липидов и витамина К. Бактерии в кишечнике млекопитающих также синтезируют усваиваемый витамин К.

Дикумарол является токсичной формой общего класса соединений, известных как **кумарины**. Дикумарол, обнаруженный в испорченном сладком клеверном сене или силосе, антагонистичен витамину К и снижает синтез витамин К-зависимых факторов свертывания, в том числе протромбина. Дикумарол подавляет свертываемость крови, а **отравление сладким клевером** является геморрагическим состоянием, возникающим в результате чрезмерного приема дикумарола. Клинические признаки связаны со снижением способности крови к свертыванию. Небольшие порезы или ушибы могут привести к кровотечению, которое трудно остановить. **Варфарин** является еще одним антагонистом кумарина и витамина К, который используется в коммерческих целях в ядах грызунов.

Лимфа

Обычно чистый выход жидкости очень мал, так как кровь течет по капиллярам. Напомним, что капилляры относительно непроницаемы для белков плазмы, и они генерируют эффективную осмотическую силу для удержания жидкости внутри сосудов.

Однако существует относительно небольшая чистая потеря как белка, так и жидкости из капилляров. Они обычно поглощаются системой мелких **лимфатических** сосудов, и в результате образуется жидкость - **лимфа**. Лимфатические сосуды начинаются как сосуды с закрытым концом, сходные по структуре с капиллярами и они соединяются, образуя более крупные сосуды, напоминающие вены. Направление лимфотока - от малых лимфатических узлов к большим. Самые крупные из лимфатических сосудов соединяются с крупными венами только краниально к сердцу и здесь вся лимфа возвращается в кровь. **Отек** - это аномальное скопление жидкости в интерстициальном пространстве. Закупорка лимфатических сосудов может вызвать отек в области, обычно дренируемой этими лимфатическими сосудами. Лимфа - это прозрачная, бесцветная жидкость, несколько похожая на плазму крови, из которой она получена. Лимфа обычно содержит многочисленные лимфоциты, неорганические соли, глюкозу, белки и другие азотистые вещества. Нейтрофильные лейкоциты обычно не присутствуют в большом количестве, за исключением случаев острых инфекций. Лимфа, выделяемая из кишечника во время пищеварения, может содержать большое количество липидов, придающих ей молочный вид. Эта молочная лимфа называемая **хилусом**, образуется в результате всасывания липидов в **лактеалы**, мелкие лимфатические узлы кишечника.

Серозная жидкость

Серозные жидкости в полостях тела включают перитонеальную, плевральную и перикардальную жидкости. Обычно эти жидкости присутствуют в виде тонкой пленки, которая уменьшает трение между прилегающими поверхностями и не содержит значительного клеточного содержания. Воспаление или инфекция серозных мембран вызывает повышенную выработку серозных жидкостей и может привести к образованию бесклеточного экссудата в полости тела, связанной с серозной мембраной. Примерами являются плеврит (плеврит), перитонит и перикардит.

Защитные силы организма и иммунная система

Неспецифические защитные силы

Специфический иммунный ответ

В-лимфоциты

Иммуноглобулины

Т-клетки и клеточно-опосредованный иммунитет

Происхождение, развитие и расположение лимфоцитов

Активный и пассивный иммунитеты

Иммунологический надзор

Лимфатическая система

Лимфатические Сосуды

Лимфатический узел

Селезенка

Тимус

Миндалины

Цели обучения

- Определить и дать описание терминов данной главы, выделенных **жирным курсивом**
- Определить понятие *иммунитет* и обобщить механизмы, с помощью которых животное может создавать неспецифическую и специфическую защиту от чужеродных веществ.
- Сравнить и сопоставить расположение и функцию каждого из различных иммуноглобулинов.
- Сравнить и сопоставить расположение и функции каждой из основных структур лимфатической системы.
- Проиллюстрировать дифференцировку лимфоидных стволовых клеток в три основных класса лимфоцитов. Обязательно указать, как данный процесс созревания также диктует функцию в зрелой клетке.
- Что такое *лимфа* и почему ее нужно фильтровать?
- Каково направление потока в лимфатических сосудах и как он влияет на иммунологический надзор? Например, инфекция в дистальном отделе задней конечности против дистального отдела передней конечности – что привело бы к увеличению подколенного лимфатического узла.

Защита организма - это защита от повреждений, травм; **иммунитет** - это защита от чужеродных микроорганизмов или вредного воздействия антигенных веществ (антигенов). **Антигены** - это молекулы, которые могут стимулировать иммунный ответ, направленный на эту конкретную молекулу, и в большинстве случаев антигены являются либо компонентами чужеродных клеток, либо секретами микроорганизмов. Хотя способность вызывать иммунные реакции является частью защитных сил организма, это не единственное средство, с помощью которого организм защищается. Ряд **неспецифических защитных механизмов**, общих защитных механизмов, которые не

нуждаются в распознавании специфических антигенов, чтобы быть эффективными, также защищают организм от повреждений.

Чужеродность относится к клеткам или веществам, которые не являются собственными. **Собственный** относится к клеткам и веществам, которые являются нормальными компонентами организма животного и которые обычно не вызывают иммунного ответа. Способность различать чужеродные и собственные - это критическая функция иммунной системы. **Аутоиммунные** расстройства возникают, когда иммунная система ошибочно идентифицирует собственные ткани или антигены как чужеродные и устанавливает неадекватный иммунный ответ. Иммунная система также должна быть в состоянии идентифицировать и устранить собственные клетки, которые изменились и могут быть вредными. Идентификация и элиминация этих измененных клеток является защитой от развития рака.

Иммунную систему можно определить как все структуры и клетки, участвующие в обеспечении иммунной защиты. Это не анатомически определенная система, так как клетки этой системы можно найти по всему телу во многих тканях. Лимфоциты являются основным типом клеток, участвующих в иммунном ответе, и широкое распространение лимфоцитов по всему организму обеспечивает им свободный доступ к вторгающимся микроорганизмам и вновь вводимым антигенам. Лимфоциты не являются однородной группой клеток и различные подтипы лимфоцитов играют определенную роль в общей генерации, регуляции иммунного ответа. Однако в целом первичными реакциями являются выработка циркулирующих антител (**гуморальный ответ**), генерация лимфоцитов, способных удалить потенциально вредную клетку (**клеточный ответ**), или и то, и другое. **Воспаление** можно определить как реакцию тканей на повреждение. Классические признаки **острого воспаления** (отек, боль, жар и покраснение) возникают в результате травмы и реакции тканей. **Хронические воспалительные реакции** могут не демонстрировать этих классических признаков. Желаемым результатом реакции на травму является полная репарация с восстановлением тканей до их первоначального состояния. Очевидно, что это может быть или не быть возможным, в зависимости от тяжести и типа травмы и способности тканей реагировать. В то время как последствия травмы вызывают местные изменения, которые инициируют воспалительную реакцию, клетки, привлеченные в область повреждения (например, лейкоциты и макрофаги), также участвуют в воспалительных реакциях.

Неспецифические защитные силы

Эпителии, покрывающие поверхности, подверженные воздействию внешней среды, функционируют как защитные барьеры для предотвращения проникновения вредных агентов, таких как микробы и химические вещества. Эта барьерная функция может быть усилена эпителиальными выделениями, как соляная кислота в желудке и неспецифические антимикробные агенты в слюне (например, лизоцим). Физическое нарушение барьера или потеря эпителиальной функции может обеспечить доступ для вредных агентов к жидкостям организма и, возможно, к их распространению. Когда микробы или вредные агенты проникают через эпителиальный барьер, их присутствие и любое повреждение тканей, которое они производят, инициирует ответную реакцию - воспаление. Начальные фазы этой реакции являются немедленными и сходными независимо от типа или идентичности микроба или агента. Таким образом, это **неспецифические реакции** или **врожденные реакции**. Также использовались термины **неспецифический иммунный ответ** и **врожденный иммунный ответ**. **Специфический** или **приобретенный иммунный ответ** влечет за собой идентификацию конкретного микроба или агента и развитие реакции, направленной на этот конкретный агент.

Местные тканевые фагоциты (макрофаги) являются одними из первых клеток, реагирующих во время неспецифической реакции; они пытаются поглотить и уничтожить любой чужеродный микроб или вещество. Первичным способом разрушения является внутриклеточное слияние фагоцитарных везикул с ферментсодержащими лизосомами. Накопление нейтрофилов в этой области является еще одним компонентом быстрой неспецифической реакции. Если вспомним, что нейтрофилы притягиваются к области повреждения и воспаления хемотаксическими факторами, то и эти хемотаксические факторы могут включать вещества, высвобождаемые из поврежденных клеток и вторгающимися микробами. Хемотаксические факторы также высвобождаются тканевыми макрофагами как часть их реакции на чужеродные микробы. Высвобождение хемотаксических факторов при реагировании на макрофаги является одним из примеров общей схемы, по которой регулируются неспецифические и специфические иммунные реакции. То есть многие клетки, участвующие в ответной реакции, выделяют химических агентов, которые влияют на функции других реагирующих клеток. В этом примере макрофаги, уже реагируя, выделяют химические агенты, которые действуют как хемотаксические факторы для привлечения нейтрофилов. Таким образом, более высокие уровни активности макрофагов в ответ на большее количество микробов могут способствовать накоплению большего количества нейтрофилов.

Цитокин - это общий термин, применяемый ко всем химическим агентам (в первую очередь белкам), которые регулируют клетки, участвующие в любом иммунном ответе. Реагирующие клетки производят много цитокинов, но другие типы клеток также могут их секретировать. Более 100 соединений были классифицированы как цитокины, что дает некоторое представление о сложности этих реакций. Различные цитокины, которые функционируют как хемотаксические факторы, в совокупности называются **хемокинами**. Интерлейкин-1 – это специфический цитокин, который также функционирует как **пироген** (агент, вызывающий лихорадку). Пирогенный эффект интерлейкина-1 является лишь одним из примеров системного действия цитокина, не связанного с клетками иммунной системы. Многие системные изменения, характерные для больного животного, вызываются цитокинами, выходящими из очага воспаления и поступающими в общий кровоток.

Специфические хемокины также привлекают больше макрофагов в области воспаления. Поскольку макрофаги происходят из циркулирующих моноцитов, часть этого эффекта требует, чтобы моноциты мигрировали из сосудов и развивались в тканевые макрофаги. Реакция моноцитов протекает медленнее, чем у нейтрофилов, поэтому накопление воспалительных клеток, которые в основном являются нейтрофилами, характерно для острой воспалительной реакции. Накопление макрофагов более характерно для хронической воспалительной реакции.

Другой характерной особенностью острой воспалительной реакции является увеличение местного кровотока и движение жидкости и белка плазмы в интерстициальное пространство. Эти изменения вызывают агенты, которые воздействуют на кровеносные сосуды в локальной области воспаления. Местные агенты включают эйкозаноиды (Глава 15), которые производятся различными типами клеток.

Белки плазмы, доставленные в место воспаления, включают **комплемент** (также известный как **белки комплемента**). Это группа белков плазмы, которые обычно неактивны в циркуляции (подобно факторам свертывания крови), но некоторые из них могут быть активированы присутствием определенных полисахаридных компонентов наружных оболочек бактерий. Активированные белки комплемента могут активировать другие белки комплемента (подобно каскадам свертывания крови). Активированные белки комплемента обладают рядом эффектов, способствующих локальному неспецифическому ответу. К ним относятся: (1) хемотаксис лейкоцитов; (2) прямое воздействие на бактерии путем увеличения проницаемости их клеточных стенок; (3) стимуляция высвобождения **гистамина** из тучных клеток; и (4) **опсонизация**.

Опсонизация - это облегчение поглощения фагоцитами, и любой агент, который может выполнять это облегчение, называется **опсонином**. Местное высвобождение гистамина вызывает дальнейшее увеличение кровотока и накопление интерстициальной жидкости и белков плазмы за счет ее действия на кровеносные сосуды.

Одним из уникальных аспектов вирусных инфекций заключается в том, что вирусы могут размножаться только внутри клеток. Вирусы должны проникать в клетки организма животного и использовать собственные синтетические процессы клетки, чтобы образовать новые вирусы для заражения других клеток. Два типа неспецифических защитных механизмов функционируют для предотвращения вирусной инфекции и репликации.

Интерфероны - это полипептиды, вырабатываемые и секретируемые клетками, содержащими вирусы, и почти все типы клеток производят интерфероны после заражения вирусами. Интерфероны являются средством, с помощью которого инфицированная клетка может предотвратить дальнейшее распространение вирусной инфекции, поскольку они воздействуют на другие клетки в этой области, чтобы предотвратить использование вирусами синтетических путей вновь инфицированных клеток для производства новых вирусов. Вирусы могут проникать в клетки, защищенные интерферонами, но они не могут реплицироваться внутри защищенных клеток. Интерфероны не специфичны для отдельных вирусов, поэтому интерфероны, вырабатываемые в ответ на заражение одним вирусом, будут защищать от заражения другим вирусом.

Естественные клетки киллеры (ЕК) - Это особый тип лимфоцитов, которые могут распознавать и уничтожать клетки, инфицированные вирусами. Это распознавание, по-видимому, не основано на вирусных антигенах, поэтому оно не специфично для любого вируса данного типа. ЕК-клетки разрушают инфицированную клетку путем секреции веществ, известных как **перфорины** и **гранзимы**, находясь в непосредственном контакте с инфицированной клеткой. Эти выделения действуют на клеточную мембрану и проникают в инфицированную клетку, чтобы уничтожить ее. В то время как ЕК-клетки действуют неспецифически, их количество обычно относительно невелико и увеличивается только во время специфического иммунного ответа.

Специфический иммунный ответ

Врожденные иммунные реакции лишены **специфичности** и **памяти**, двух важных характеристик специфических иммунных реакций. Иммунологическая специфичность означает, что ответ направлен на определенный антиген, в то время как иммунологическая память относится к способности иметь быстрый, усиленный ответ после первоначального воздействия антигена. Эти характеристики чрезвычайно важны, так как они являются теоретической основой для **прививок**. Вакцинация - это, по существу, индукция специфической иммунной реакции и иммунологической памяти путем планового воздействия антигена таким образом, чтобы не вызвать заболевания. Лимфоциты - это важнейшие лейкоциты, которые вырабатывают специфическую иммунную реакцию. Их функции в данной реакции включают: (1) распознавание антигена; (2) выработку антител; (3) цитотоксическую атаку на инфицированные клетки; (4) иммунологическую память; и (5) регуляцию специфического иммунного ответа. Отдельный лимфоцит не выполняет все эти функции, а скорее субпопуляции или подтипы лимфоцитов отвечают за различные аспекты специфической иммунной реакции. В попытке обобщить очень сложный процесс, эта глава описывает специфическую иммунную реакцию, рассматривая различные типы лимфоцитов и роли, которые каждый из них играет в общей реакции.

В-лимфоциты

В-лимфоциты (в-клетки) - это подтип лимфоцитов, связанный с выработкой антител или гуморальным компонентом специфической иммунной реакции (Рисунок 16-1). Первым шагом в гуморальном ответе является распознавание в-клетками чужеродного антигена. Это происходит, когда антиген (обычно белок в виде свободной молекулы или молекулы на поверхности клеточной мембраны или клеточной стенки) связывается со специфическими рецепторами клеточной мембраны на выбранной субпопуляции в-клеток. Данная субпопуляция в-клеток (**клон**) является единственной группой в-клеток с мембранным рецептором, способным связывать антиген, и она стимулируется к пролиферации. Процесс, в результате которого определенная субпопуляция в-клеток увеличивается в числе, называется **клональной селекцией**. Чтобы клональная селекция была эффективной, каждое животное должно иметь готовый запас лимфоцитов с уникальными мембранными рецепторами (то есть белками), способными связывать каждый потенциальный антиген, который может встретиться на протяжении всей жизни животного.

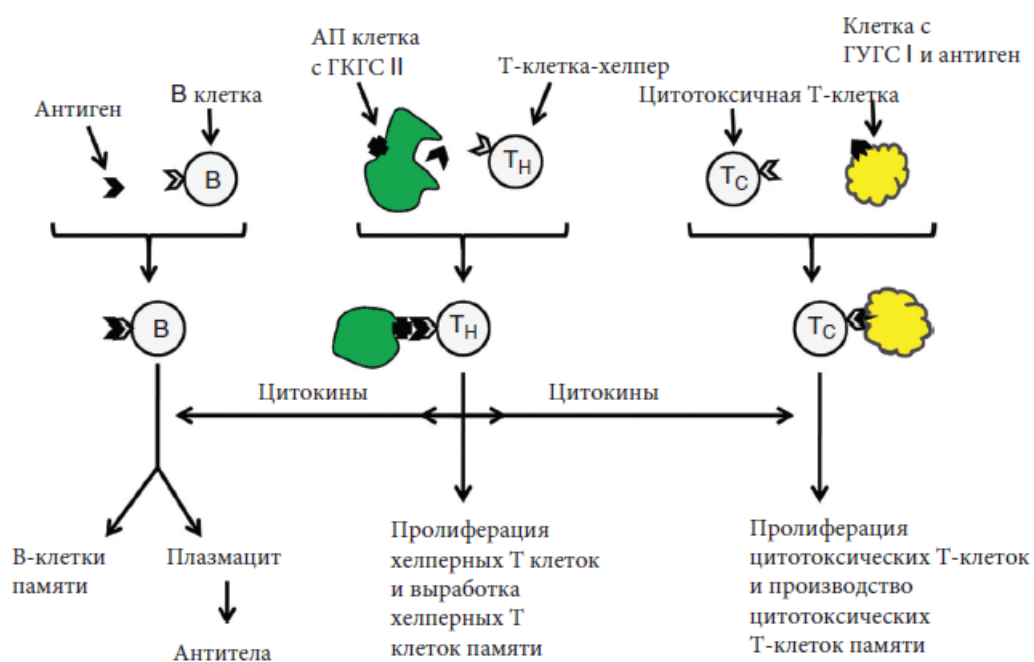


Рисунок 16-1. Развитие основных типов клеток, способствующих специфическому иммунитету. Обратите внимание на расположение и роль основных комплексов гистосовместимости I (МНС-I) и II (МНС-II). АПК относится к антигенпрезентирующей клетке.

Эти лимфоциты с их уникальными мембранными белками должны развиваться внутриутробно или в раннем возрасте, чтобы животное было **иммунокомпетентным** (то есть способным устанавливать специфический иммунный ответ). Синтез белка в развивающихся лимфоцитах, по-видимому, имеет некоторые уникальные аспекты, которые позволяют синтезировать необходимое огромное разнообразие мембранного белка. Один из нижеследующих разделов данной главы посвящен теме развития В-клеток. Поскольку количество В-клеток в выбранном клоне увеличивается во время зрелого иммунного ответа, некоторые из В-клеток начинают дифференцироваться в **плазматические клетки**. Плазматические клетки сканирования синтезируют и выделяют антитела, специфичные к антигену, который стимулирует развитие выбранного клона. Таким образом, каждая плазматическая клетка выделяет только одно антитело. Другие В-клетки в выбранном клоне развиваются в **В-клетки памяти** (Рисунок 16-1). Эти клетки

остаются в организме в течение длительного периода времени (годы или, возможно, в течение всей жизни). Поскольку эти клетки развились из клона, специфичного для данного антигена, готовый запас их означает, что в следующий раз, когда этот специфический антиген встречается (например, вторая инфекция или воздействие после вакцинации), иммунный ответ может быть ускорен и усилен. Развитие В-клеток памяти и плазматических клеток, а также секреция антител модулируются многочисленными цитокинами. Цитокины, являясь химическими агентами (белками), секретируемыми различными клетками в ответ на повреждение или микробную инвазию, модулируют активность клеток иммунной системы. Одним из типов клеток, секретирующих цитокины, необходимые для нормального гуморального ответа, является *хелперная Т-клетка (Т-клетка хелпер)* (Рисунок 16-1). Т-клетки-это еще один общий класс лимфоцитов, а хелперные Т-клетки являются специфическим подтипом Т-клеток. Характеристики и функции хелперных Т-клеток описаны далее в данной главе.

Иммуноглобулины

Иммуноглобулин - это общий термин для белка, который может связываться с антигеном; он включает в себя как антитела (циркулирующие иммуноглобулины), так и те, которые находятся в клеточных мембранах В-клеток. Иммуноглобулины делятся на пять основных классов в зависимости от их химических и функциональных характеристик (таблица 16).

Иммуноглобулин (Ig) G является преобладающим циркулирующим иммуноглобулином. **IgG** выполняет целый ряд функций, включая:(1) связывание свободно циркулирующих антигенов для снижения их потенциала повреждения (нейтрализации) и стимулирование их удалению фагоцитами; (2) связывание антигенов, связанных со стенками бактериальных клеток и стимулирование их фагоцитоза; (3) связывание антигенов и активация комплемента для содействия воспалению и разрушению вредных микробов; и (4) действие в качестве агглютинина для сгущения частиц так, чтобы они могли быть более эффективно фагоцитизированы. IgG фактически не разрушает никаких вредных веществ или агентов; он способствует разрушению или удалению косвенно.

IgM является физически самым большим из иммуноглобулинов и первым вырабатывается в ответ на новый антиген. **IgE** - это класс иммуноглобулинов, связанных с большинством аллергических реакций. Когда аллерген (агент, способный вызвать аллергическую реакцию) встречается впервые, вырабатывается специфический IgE и включается в клеточную мембрану тучных клеток. Когда тот же самый аллерген снова встречается, аллерген связывается со специфическим IgE на тучных клетках, и это стимулирует тучные клетки высвобождать их секреторные гранулы, содержащие *гистамин*, и продуцировать *лейкотриены*. Эти агенты вызывают многие клеточные и тканевые реакции, характерные для аллергии. **IgA** чаще всего ассоциируется с иммунным ответом в кишечнике и другими лимфоидными тканями слизистых оболочек. Секреция молочной железы содержит большое количество IgA и является важным источником иммунной защиты от респираторных и желудочно-кишечных патогенов у новорожденного. Более подробную информацию о роли иммуноглобулинов в здоровье новорожденных читайте в главе 29. Пятый класс иммуноглобулинов - IgD, который является наименее распространенным типом иммуноглобулина и служит активатором В-клеток в сочетании с IgM. IgD был идентифицирован у домашних видов с помощью геномного секвенирования, но все еще плохо изучен.

Таблица 16-1. Общая характеристика классов иммуноглобулинов

Класс	Общая характеристика
IgG	Самый распространенный иммуноглобулин в циркуляции. Защищает от бактерий и вирусов, нейтрализует токсины и активирует комплемент. Обеспечивает пассивный иммунитет у новорожденных.
IgA	В основном встречается в выделениях, связанных с эпителиальными поверхностями и слизистыми оболочками, где обеспечивает локализованную защиту от бактерий и вирусов.
IgE	Способствует аллергическим реакциям, связываясь с тучными клетками и базофилами, способствуя высвобождению медиаторов аллергических реакций. Также способствует защите от паразитов.
IgM	Первый иммуноглобулин, вырабатываемый плазматическими клетками в ответ на воздействие антигена. Способствует образованию естественных антител, связанные с типированием клеток крови.
IgD	Наименьшее количество иммуноглобулинов. Считается, что он функционирует как рецептор антигена В-клеток.

Т-клетки и клеточно-опосредованный иммунитет

Т-клетки - это тип лимфоцитов, связанный с компонентом иммунного ответа, известного как **клеточный иммунитет**. В то время как гуморальный ответ включает антитела, которые могут оказывать свое действие в местах, удаленных от места их продуцирования, клеточно-опосредованный иммунный ответ требует, чтобы реагирующие Т-клетки находились в контакте с клетками, несущими чужеродный антиген. Как и в случае с В-клетками, Т-клетки имеют различные подтипы, каждый из которых выполняет свои специфические функции. Эти подтипы цитотоксические Т-клетки, хелперные Т-клетки, Т-клетки памяти (Рисунок 16-1) и НК-Т-клетки (натуральная клетка-киллер). НК-Т-клетки и хелперные Т-клетки представлены ранее в данной главе. Как и в случае гуморального ответа, распознавание антигена инициирует клеточный ответ. Однако распознавание антигена Т-клетками требует, чтобы антигенный материал был представлен как часть комплекса на клеточной мембране других иммунных клеток. Этот комплекс состоит из антигенного материала и внутренних белков клеточной мембраны, известных как основные белки **главного комплекса гистосовместимости** (ГКГС).

ены, кодирующие белки ГКГС, находятся на одной хромосоме, а белки ГКГС непрерывно синтезируются во всех клетках организма животного, за исключением эритроцитов, которые не имеют ядер и не способны к синтезу белка. После синтеза белки ГКГС попадают на наружную клеточную мембрану, так что часть подвергается воздействию внешней среды. Когда белки ГКГС готовятся к введению в клеточную мембрану, они образуют комплексы с антигенными материалами, находящимися внутри клетки. Когда комплекс входит в мембрану, антиген подвергается внешнему воздействию. Затем Т-клетки распознают экспонированных антигенов.

Клеточные мембраны содержат два основных класса белков ГКГС: класс I и класс II (Рисунок 16-1). Белки ГКГС I класса присутствуют во всех клетках, за исключением эритроцитов. Белки ГКГС I класса непрерывно представляют потенциальные антигенные материалы на поверхности всех клеток. Эти материалы включают пептиды и другие антигенные материалы, обычно вырабатываемые в клетках, а также антигенные материалы, образующиеся в результате нарушения функции клеток. Если чужеродная клетка (то есть не самость) вводится в организм животного, то антигенный материал, представленный его белками ГКГС I класса, уникален для этой чужеродной клетки и отличается от эндогенных самоклеток. Когда вирусы заражают нормальные клетки и изменяют их синтетические пути, они изменяют антигенные материалы, представленные белками класса I инфицированной клетки. Распознавая эти новые антигены, Т-клетки распознают чужеродные или инфицированные клетки, позволяя инициировать клеточный иммунный ответ, направленный на клетки, несущие чужеродный антиген.

Только отдельные типы клеток имеют белки ГКГС II класса. К ним относятся лимфоциты, свободные и неподвижные макрофаги, микроглия в центральной нервной системе и популяция клеток в селезенке и лимфатических узлах, известных как **дендритные клетки**. Клетки, содержащие белки ГКГС II класса, называются **антигенпрезентирующими клетками** (АПК), поскольку они обрабатывают и представляют антигены, полученные из чужеродного материала или микробов (Рисунок 16-1). Эти антигены получены из микробов или материала, которого АПК поглощают путем фагоцитоза или пиноцитоза. АЦП обрабатывают материалы в фагоцитарных или пиноцитарных везикулах для получения антигенов, которые комплексуются с белками ГКГС II класса и вводятся в клеточную мембрану АПК.

Как и в случае В-клеток, существуют клоны Т-клеток, специфичные для данного антигена и процесс распознавания антигена позволяет выбрать конкретный клон. Однако отбор и активация Т-клеток также требует взаимодействия между белками ГКГС, содержащими антигенный материал и другие белки в клеточных мембранах различных Т-клеток, известные как **кластеры маркеров дифференцировки (CD-маркеры)**. Эти маркерные белки определяют взаимодействия, которые возможны для различных типов Т-клеток. Хелперные Т-клетки имеют маркеры CD4 (Рисунок 16-1), которые взаимодействуют с белками ГКГС II класса, А цитотоксические Т-клетки имеют маркеры CD8, которые взаимодействуют с белками ГКГС I класса. Таким образом, хелперные Т-клетки могут распознавать антигенный материал, представленный АПК, а цитотоксические Т-клетки могут обнаруживать чужеродный антигенный материал, представленный практически любым типом клеток (Рисунок 16-1).

После распознавания антигенов, представленных АПК, выбранные хелперные Т-клетки активируются взаимодействиями между другими их мембранными белками и мембранными белками, обнаруженными в АПК. Это взаимодействие (**костимуляция**) приводит к полной активации хелперных Т-клеток. Активированные хелперные Т-клетки размножаются и образуют подмножество, которое служит в качестве клетки памяти (**клетки памяти T_h**). Основная функция других активированных хелперных Т-клеток заключается в секреции цитокинов для стимулирования и усиления всех аспектов врожденных и специфических иммунных реакций. Это включает в себя привлечение и стимуляцию дополнительных макрофагов и НК-клеток, стимулирование действия цитотоксических Т-клеток и стимулирование развития выбранных В-клеток. Ключевым цитокином, продуцируемым хелперными Т-клетками для стимуляции макрофагов, НК-клеток, цитотоксических клеток и В-клеток, является **интерлейкин-2**.

Костимуляция клетками, представляющими специфический антиген выбранным цитотоксическим Т-клеткам, также необходима для полной активации этих цитотоксических Т-клеток.

Активированные цитотоксические Т-клетки также подвергаются серии клеточных делений, чтобы обеспечить увеличение числа выбранных клонов, а также производят подмножество, которое служит клетками памяти (*клетки памяти Тс*). Активированные цитотоксические клетки (клетки киллеры) разрушают клетки, несущие антиген, для которого они были отобраны. Физический контакт и связывание между клетками, несущими антиген, и цитотоксическими Т-клетками необходимы для разрушения антиген-несущих клеток (Рисунок 16-1), а секреция из цитотоксических Т-клеток, включая перфорин для разрушения клеточной мембраны антиген-несущих клеток, выполняет эту задачу.

Происхождение, развитие и расположение лимфоцитов

Так же, как все лимфоциты первоначально получены из плюрипотентных стволовых клеток, которые впоследствии стали лимфоидными стволовыми клетками в костном мозге (см. Рисунок 15-1), все три основных класса лимфоцитов (В-клетки, Т-клетки и НК-клетки) получены из лимфоидных стволовых клеток. Дифференцировка лимфоидных стволовых клеток в типы зрелых лимфоцитов начинается на ранних стадиях эмбрионального развития. Клетки, которым суждено стать Т-клетками, покидают костный мозг и направляются в *тимус*, где на них действуют секреты, называемые *тимическими гормонами*. Это не классические гормоны, поскольку они локализованы в тимусе и лимфоциты должны поступать в тимус, чтобы на них воздействовали. Тимические гормоны направляют дальнейшее развитие лимфоцитов, превращая их в Т-клетки. В процессе развития в тимусе для выживания отбираются только Т-клетки, способные распознавать чужеродные антигены. Выделенные Т-клетки, выходящие из тимуса, заселяют лимфоидные структуры по всему телу, включая миндалины, лимфатические узлы, селезенку и скопления лимфоцитов в стенке кишечника. Эти структуры ответственны за продуцирование Т-клеток у взрослых животных (подробнее ниже). Лимфоидные стволовые клетки, предназначенные для превращения В-клетки, также подвергаются дифференцировке во время эмбрионального развития. У птиц лимфоидные клетки, которые должны превратиться в В-клетки, покидают костный мозг и попадают в сумку Фабрициуса, которая похожа на тимус, но связана с кишечным трактом. Здесь клетки подвергаются созреванию и отбору, подобному тому, что происходит с пред-Т-клетками в тимусе. Зрелые В-клетки, покидающие сумку у птиц, также заселяют периферические лимфоидные структуры, и именно эти структуры производят В-клетки у взрослых птиц. Орган, который является функциональным эквивалентом сумки, не был идентифицирован у млекопитающих. Считается, что В-клетки созревают в костном мозге млекопитающих и покидают его, чтобы заселить периферические лимфоидные структуры. Как и в случае с Т-клетками, периферические лимфоидные структуры продуцируют В-клетки у взрослых животных. развитие НК-клеток, вероятно, происходит аналогично развитию В-клеток.

Активный и пассивный иммунитеты

Активный иммунитет - это состояние иммунитета к специфическому антигену, достигаемое реакцией собственной иммунной системы. Активный иммунитет может включать как гуморальные, так и клеточные реакции. Пассивный иммунитет - это состояние временного иммунитета, достигаемое путем переноса иммуноглобулинов или Т-клеток от одного животного с активным иммунитетом к другому, которое не столкнулось с соответствующим антигеном. Пассивный иммунитет является временным состоянием, поскольку иммуноглобулины и/или Т-клетки со временем деградируют или разрушаются. Пассивный иммунитет важен для новорожденных, которые используют

иммунитет от плотины, в то время как их собственная иммунная система слишком незрела, чтобы обеспечить активный иммунитет.

Иммунологический надзор

НК-клетки и цитотоксические Т-лимфоциты (клетки киллеры) распознают и уничтожают клетки с чужеродными антигенами в их мембранах. **Раковые клетки** имеют поверхностные антигены, которые отсутствуют в нормальных клетках и поэтому могут быть распознаны как чужеродные. Считается, что раковые клетки обычно развиваются в организме, но вскоре распознаются и уничтожаются клетками-киллерами, которые распознают аномальные антигены. Этот процесс распознавания и разрушения называется **иммунологическим наблюдением**. Клинически очевидные раковые заболевания развиваются, когда недостаточно данного наблюдения.

Лимфатическая система

Лимфатическая система включает в себя лимфоидные узлы (например, лимфатические узлы и узелки, селезенку) и лимфатические сосуды, распределенные по всему телу (Рисунок 16-2). Он истощает избыточную интерстициальную жидкость (называемую **лимфой** в лимфатической системе) и является основой для циркуляции, производства и созревания иммунных клеток. Функция дренирования тканевой жидкости лимфатической системы усиливает венозное кровообращение и, следовательно, помогает контролировать давление интерстициальной жидкости и поддерживать нормальное онкотическое давление во вневазальном пространстве. Лимфатическая система также является важным компонентом иммунологической защиты организма, так как движение лимфы приводит микроорганизмы и другие чужеродные вещества в контакт с иммунными клетками.

Лимфоидная ткань состоит из скоплений лимфоцитов, захваченных в промежутках между волокнами ретикулярной соединительной ткани. Лимфоидная ткань может быть рассеяна диффузно в некоторых областях (как обычно встречается в слизистых оболочках), может появляться в виде узелков (как в подслизистой оболочке кишечника) или может быть инкапсулирована с образованием определенных органов, включая лимфатические узлы, селезенку, тимус и миндалины. Лимфатические сосуды и ткани расположены так, что тканевая жидкость подвергается воздействию агрегатов иммунных клеток, которые контролируют жидкость на наличие чужеродных клеток и веществ, тем самым способствуя борьбе с инфекцией.

Лимфатические сосуды

Лимфатические сосуды представляют собой односторонний путь, который проходит параллельно венозной системе и в конечном итоге впадает в полую вену черепа или некоторые из ее притоков. Мельчайшие лимфатические узлы начинаются с закрытым концом между клетками ткани в виде **лимфатических капилляров**, которые собирают тканевую жидкость, не поглощенную венозной системой. Когда тканевая жидкость попадает в лимфатические сосуды, она известна как **лимфа**, которая состоит из жидкости, первоначально полученной из крови, различных клеток крови, а иногда и микробов. Лимфатические сосуды несут лимфу обратно к большим венам сердца.

Лимфатические узлы

Лимфатические узлы - это отдельные узлы лимфоидной ткани, расположенные на пути лимфатических сосудов. Лимфатические узлы фильтруют лимфу и действуют как

одна из первых защит против инфекции, укрывая лимфоциты, плазматические клетки и макрофаги.

Каждый лимфатический узел окружен соединительнотканной капсулой, которая посылает многочисленные соединительнотканые *трабекулы* в вещество узла (Рисунок 16-3). Узел грубо разделен на *кору*, *паракортекс* и *продолговатый мозг*, причем во всех трех узлах содержится большое количество лимфоцитов и макрофагов. Лимфоциты в коре расположены в узелках (Рисунок 16-3). Темные окрашивающие группы являются *первичными узелками*, а светлые окрашивающие группы – *вторичными узелками*. Вторичные узелки являются областями быстрой пролиферации В-клеток, и по этой причине их ядра называются *зародышевыми центрами*. Паракортекс, расположенный глубоко в коре головного мозга, содержит преимущественно Т-лимфоциты и дендритные клетки.

Лимфоциты в медуллярной части лимфатического узла расположены в *медуллярных тяжах*, а не в узелках. Это, как правило, в первую очередь скопления *плазматических клеток*.

Непосредственно в глубине капсулы узла находится пространство, *субкапсулярный синус*, который сообщается с другими синусами коры и продолговатого мозга. Лимфа, доставляемая афферентными лимфатическими сосудами, попадает в субкапсулярный синус и медленно фильтруется через кору головного и продолговатого мозга, чтобы в конце выйти в хилус узла, куда входят кровеносные сосуды и нервы, и появляются эфферентные лимфатические сосуды, несущие лимфу, которая просочилась через узел. Такое расположение идеально подходит для представления иммунным клеткам антигенов, собранных в тканевой жидкости.

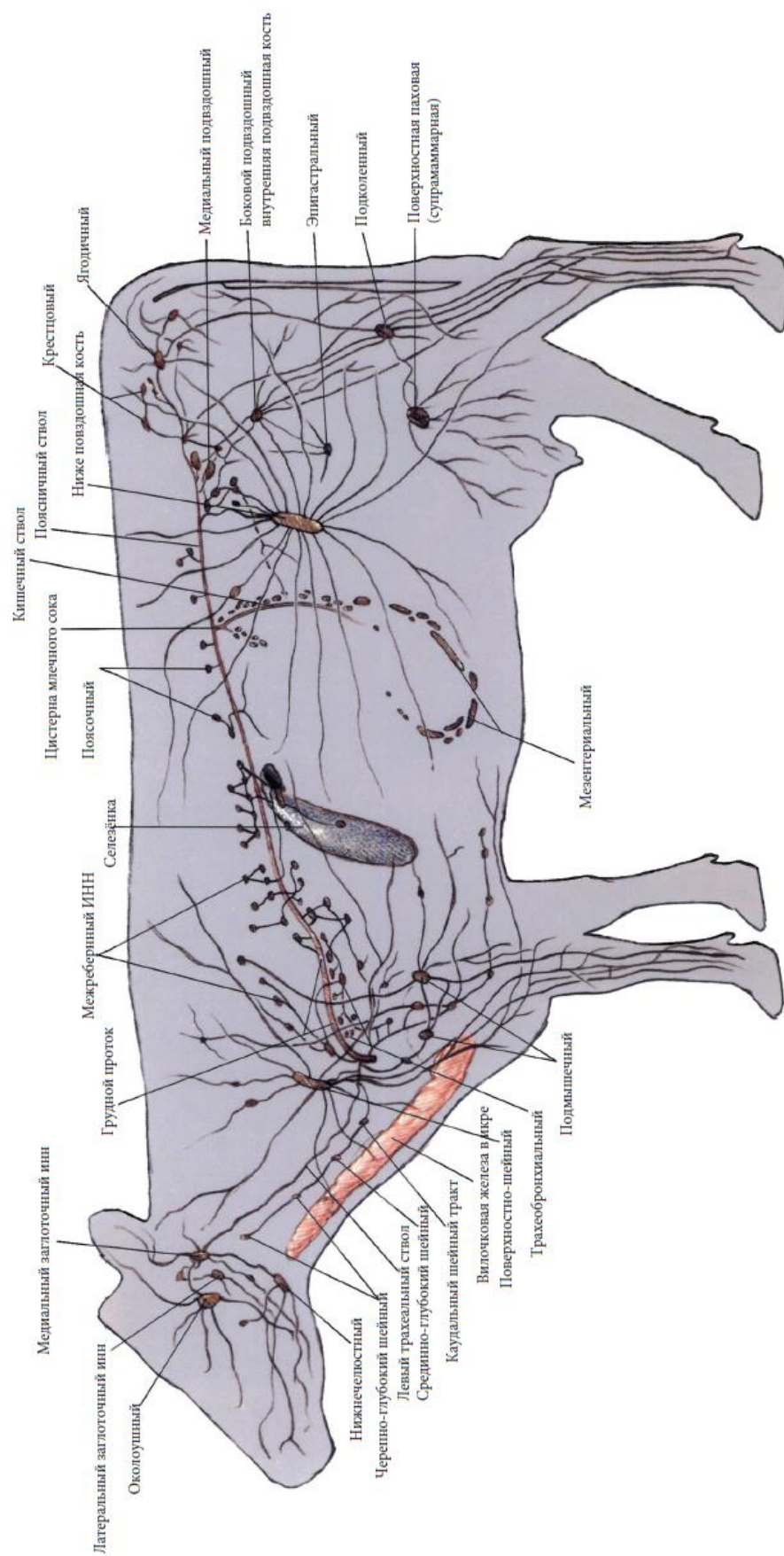


Рис. 16-2. Лимфатическая система коровы. Источник: McCracken and Kainer, 1999, In(n), лимфатический(ие) узел(ы). С разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

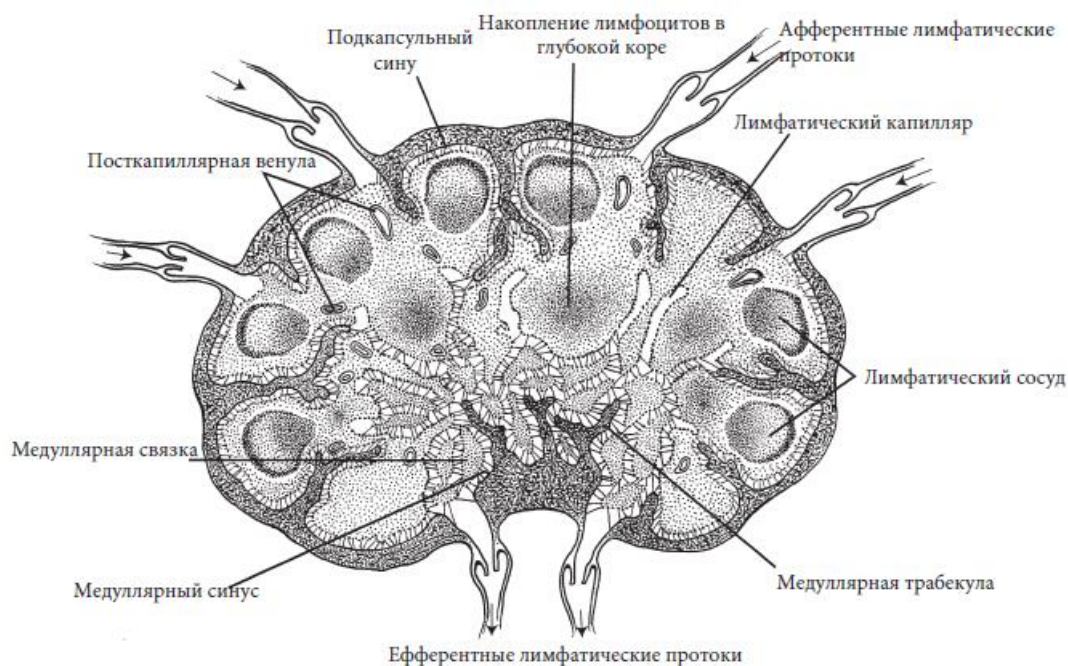


Рисунок 16-3. Схематический рисунок анатомии типичного лимфатического узла. Источник: Eurell and Frappier, 2006. С разрешения компании John Wiley & Sons

Как ни странно, гистологическая архитектура свиного лимфатического узла является обратной тому, что наблюдается у других видов, с узелками, обнаруженными в центральных областях и медуллярными шнурами на периферии узла. Поток лимфы также обратен, с афферентами, входящими в хилус и просачивающимися через лимфатическую ткань и появляется в капсуле.

Лимфатические узлы разбросаны по всему телу, и в целом их количество и расположение достаточно последовательны в пределах данного вида (табл.16-2). Для удобства группы родственных узлов часто называют **лимфоцентром**. Состояние лимфатического узла часто отражает состояние здоровья той области, из которой он получает лимфу. Если инфицирована определенная область, лимфатические узлы в этой области имеют тенденцию увеличиваться, поскольку зародышевые центры начинают производить дополнительные лимфоциты в ответ на антигены, доставляемые в узел. Например, **мыт** лошадей, бактериальная инфекция полости носа и глотки, часто наблюдается увеличение нижнечелюстных и ретрофарингеальных лимфоцентров. Лимфатические узлы в этих местах получают свои афферентные сосуды из полости носа, рта и глотки.

Неопластические (раковые) клетки могут распространяться по всему телу через лимфатические каналы; это **метастазирование**. Когда опухоль (рак) удаляется хирургическим путем, может также потребоваться удалить регионарные лимфатические узлы, дренирующие раковую область, чтобы предотвратить дальнейшее распространение заболевания, если есть подозрение, что опухолевые клетки проникли в узлы. Ветеринарно-санитарный инспектор использует свои знания о лимфатической системе при определении пригодности той или иной части туши. Увеличенный узел может указывать на инфицированную или раковую ткань в области тела, проникающую в узел, с помощью которого можно определить необходимость в забраковании всей или части туши.

Гемолимфатические узлы - это небольшие темно-красные или черные узлы у крупного рогатого скота и овец (Рисунок 16-4), обычно в дорсальных отделах брюшной и

грудной полостей. Они напоминают лимфатические узлы, но обнаруживаются на пути мелких кровеносных сосудов и имеют кровь в своих пазухах.

Таблица 16-2. Отдельные лимфоузлы (лимфоцентры) крупного рогатого скота

Узел	Местоположение
Мандибулярный	Межмандибулярное пространство
Околоушная железа	От ростровентрального к наружному слуховому каналу
Ретрофарингеальный	От спины до глотки
Глубокий шейный отдел	Дорсолатеральные до трахеи, разделенные на черепную, среднюю и хвостовую группы
Поверхностно-шейный (прекапулярная)	Черепно-плечевой сустав
Подмышечный	На медиальном аспекте плеча около плечевого сплетения в пределах средостения, разделенного на черепную, среднюю и каудальную группы
Средостение	
Междуреберный	Между ребрами около грудных позвонков
Грудинный	Глубокая поверхность грудины
Бронхиальный	Связано с основными бронхами
Поясничный	Группа узлов вокруг аорты на уровне последних грудных и первых нескольких поясничных позвонков
Илиосакральный	Группа узлов вокруг конца брюшной аорты. Группа узлов вокруг начала чревной артерии
Брюшнополостной	
Краниальная брыжеечная	Группа узлов вокруг истока черепной брыжеечной артерии от черепа до бедра в фланговой области
Подвздошная (префemorальная)	
Поверхностный паховый (мошоночный или молочный)	Быки, от краниального до наружного пахового кольца; коровы, дорсокаудальная часть вымени
Ишиасный	Группа узлов, латеральных к крестцовой связке.
Подколенный	Каудальная к удушающему суставу

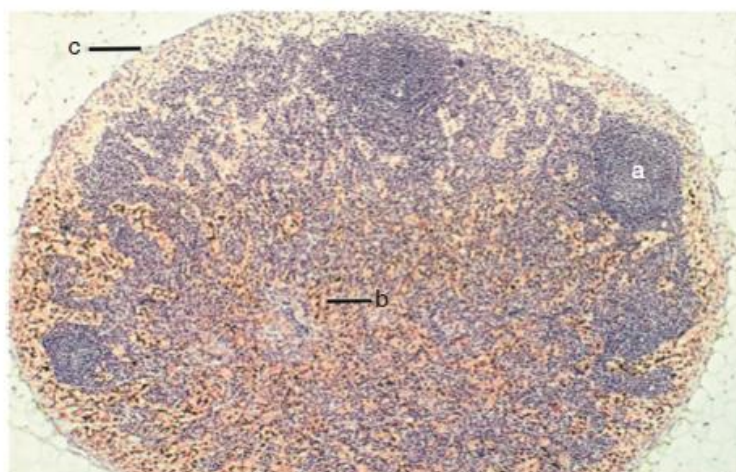


Рисунок 16-4. Гистологическое изображение гемального узла овцы. Общая организация гемального узла сходна с организацией лимфатического узла с отчетливой капсулой (с), но лимфатические узлы (а) редки, а синусы (б) заполнены кровью. Источник: взято с Баша и бача, 2012.

Селезенка

Селезенка - это лимфоидный орган, связанный с системой кровообращения. Он прикрепляется к желудку либо непосредственно соединительной тканью, как у жвачных животных, где он плотно прилегает к рубцу, либо желудочно-селезеночной связкой. Селезеночная капсула толстая и богатая эластическими волокнами и гладкими мышечными клетками. Удлинение капсулы, трабекулы, проникают внутрь органа, образуя каркас соединительной ткани (Рисунок 16-5).

Форма селезенки значительно варьируется от одного вида к другому, будучи длинной и тонкой у свиньи, продолговатой у крупного рогатого скота и серповидной у лошади.

Паренхима (вещество) селезенки состоит из **красной пульпы** и **белой пульпы** (Рисунок 16-5). Красная пульпа имеет темно-красный вид, потому что она наполнена кровью. Белая пульпа более светлого цвета, так как она состоит в основном из лимфатических узелков, которые построены так же, как фолликулы лимфатических узлов. В белой пульпе в изобилии встречаются как В -, так и Т-лимфоциты. Ассоциация кровеносных капилляров с белой пульпой обеспечивает, чтобы кровь подвергалась воздействию популяций иммунных клеток. Помимо важных иммунологических функций, селезенка выполняет функцию хранилища эритроцитов, поэтому размер селезенки меняется время от времени даже внутри одного индивидуума, а также от вида к виду, в зависимости от количества эритроцитов в селезенке на момент проверки. Селезенка также является важным участком, где стареющие (старые и изношенные) эритроциты удаляются из кровообращения, расщепляются, а их железо накапливается. Эти кроветворные функции связаны с красной пульпой паренхимы селезенки. Хотя селезенка является полезным органом, она не является существенной для взрослого, так как все ее функции могут выполняться другими органами. Селезенка может быть удалена (**спленэктомия**) без значительных повреждений у зрелого животного.

Тимус

Тимус - это орган незрелых животных, претерпевающий инволюцию при половом созревании, но полностью никогда не исчезает. Он расположен краниально к сердцу, с участками, проходящими вдоль краниады трахеи в вентральную шейку. Соединительнотканые компоненты тимуса образуют рыхлую ареолярную сеть, которая делит орган на грубо видимые доли. Гистология выявляет отчетливую кору и продолговатый мозг, оба из которых состоят из скоплений лимфоцитов (в этом месте называются **тимоцитами**); именно в тимусе эмбриональные лимфоциты подвергаются дифференцировке и покидают его, чтобы заселить многие другие лимфатические ткани организма.

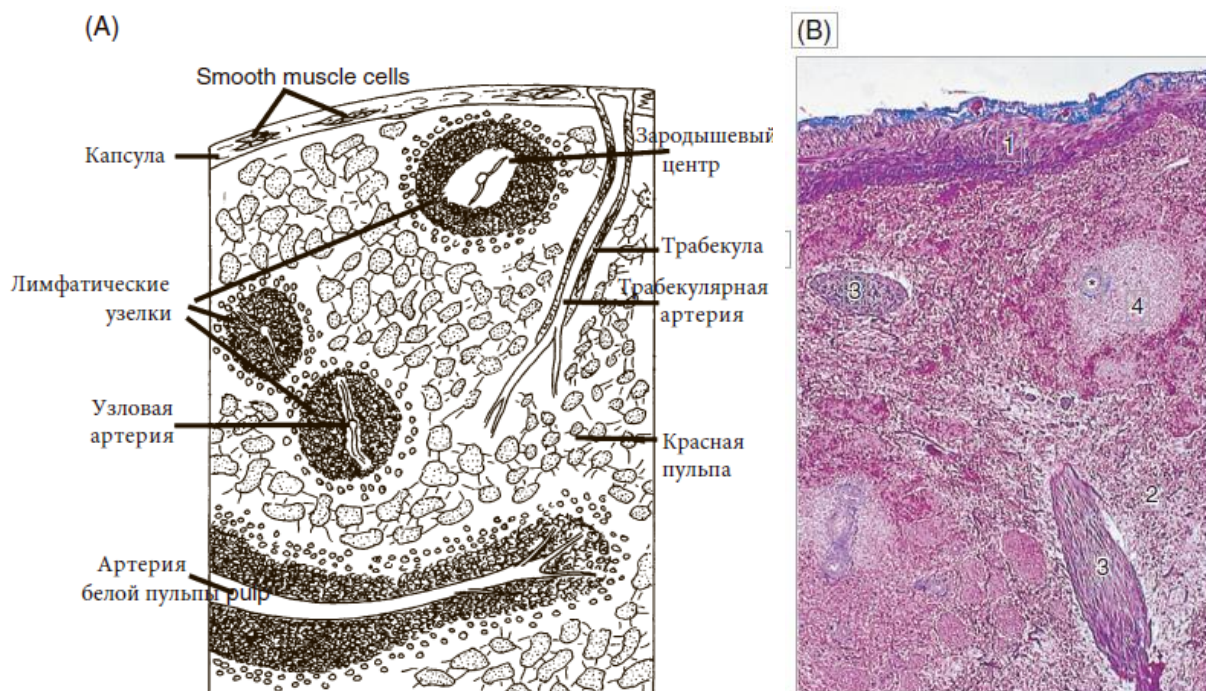


Рисунок 16-5. (А) Схематический рисунок основной внутренней анатомии селезенки и гистологический разрез селезенки свиньи (В), демонстрирующий капсулу (1), красную пульпу (2), трабекулу (3) и периаартериальную лимфатическую оболочку (4) с центральной артерией (*). Источник: схематический рисунок, адаптированный из Reese, 2005. Гистологическое изображение из Bacha and Bacha, 2012.

Миндалина

В самом традиционном смысле **миндалина** - это неинкапсулированная совокупность лимфатических узлов, связанных со слизистой оболочкой глотки. Эти совокупности не имеют афферентных лимфатических сосудов, вместо этого полагаются на их близость к поверхности эпителия, чтобы установить контакт с антигенами. Многие миндалины характеризуются глубокими инвагинациями на их эпителиальных поверхностях, называемых **криптами**, которые предположительно увеличивают площадь поверхности для контакта с лимфатической тканью. Также слово миндалина обычно используется для лимфатических органов, связанных с глоткой, идентичные гистологические элементы обнаружены в слизистых оболочках крайней плоти и влагалища и в подслизистой оболочке кишечного тракта.

Анатомия сердечно - сосудистой системы

Сердце

Перикард

Анатомия сердца

Сосуды

Кровеносные сосуды

Лимфатические сосуды

Легочное кровообращение

Системное кровообращение

Аорта

Артериальное кровоснабжение головы

Артериальное кровоснабжение органов грудной конечности

Артериальное кровоснабжение органов тазовой конечности

Вены

Краниальная полая вена

Каудальная полая вена

Портальная система

Кровообращение плода

Цели обучения

- Определить и дать описание терминов данной главы, выделенных **жирным курсивом**
- Описать особенности строения внутренней и внешней структуры сердца, объяснив нормальный кровоток через камеры и клапаны.
- Описать анатомию перикарда.
- Строение артерии, вены и капилляры и различия между ними, с учетом как их анатомия отражает их различные роли в транспортировке крови.
- Описать природу и функцию лимфатических сосудов.
- Определить основные артерии системного круга кровообращения, также показать части тела, которые они снабжают.
- Определить основные вены системного круга кровообращения.
- Описать воротную систему печени.
- Сравнить и сопоставить схему кровообращения плода, установленной после рождения. Показать, где структуры плода обходят легочную и печеночную сосудистую систему. Приведите пример, связанные с рождением, когда схема кровотока поменялась во взрослую конфигурацию.

Сердечно - сосудистая система состоит из **сердца** и системы сосудов для распределения крови к тканям тела и к легким для обмена газов (Рисунок 17-1). Независимо от того, насыщена ли кровь кислородом или нет, сосуды, которые несут кровь от сердца, называются **артериями**, а сосуды, которые несут кровь к сердцу, называются **венами**. Кровообращение в легких (**легочное кровообращение**) функционально и анатомически отделено от кровообращения в остальной части тела (**системное кровообращение**). Поэтому концептуально полезно рассматривать сердце как два отдельных насоса, размещенных внутри одного и того же органа; один-насос низкого давления, который направляет кровь, возвращающуюся из тела в легкие (т. е. легочное

кровообращение), а другой - насос высокого давления, который распределяет кровь по системному кровообращению.

Сердце

Сердце представляет собой конусообразную полую мышечную структуру. **Основание** направлено дорсально к кранио-дорсалу и прикреплено к другим грудным структурам крупными артериями, венами и перикардиальным мешком. **Верхушка** сердца направлена вентрально и полностью свободна внутри перикардиального мешка. У живого животного сердце повернуто так, что правая и левая стороны сердца повернуты несколько краниально и каудально, соответственно, друг к другу (Рисунок 17-2).

Перикард

Сердце частично окружено серозной оболочкой, называемой **перикардом**. Перикард, как и другие серозные ткани (плевра и брюшина), создает замкнутую полость (**перикардиальная полость**), которая содержит лишь небольшое количество жидкости, позволяющей идеальному движению бьющегося сердца.

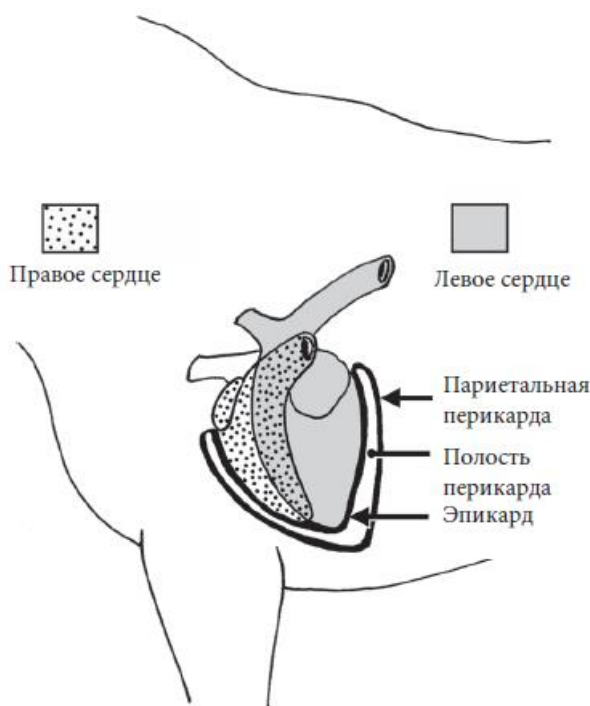


Рисунок 17-2. Ориентация сердца в грудной клетке. Правая сторона сердца лежит более краниально, чем левая. Поверхность сердца покрыта эпикардом, которого перикардиальная полость отделяет от париетального перикарда. Париетальный перикард прикреплен волокнистой тканью к выстилающей перикардиальной плевре (не показан). Эти три слоя составляют перикарду (околосердечную сумку).

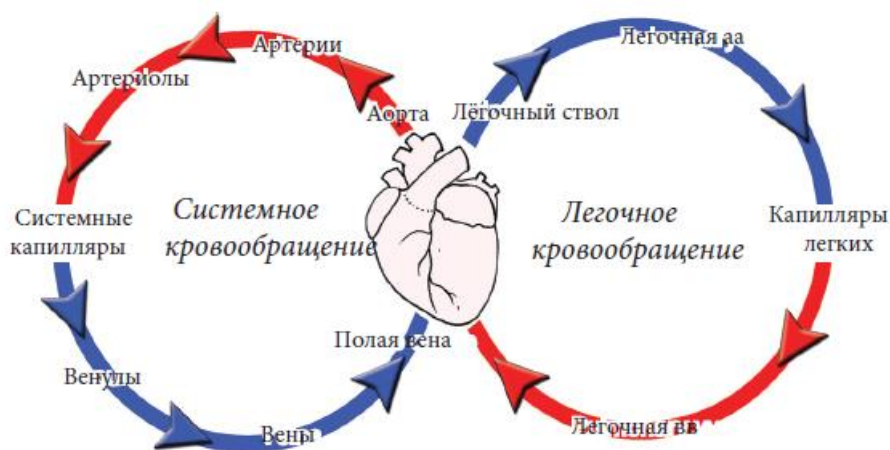


Рисунок 17-1. Схема кровеносной системы. Насыщенная кислородом кровь обозначена красными стрелками; дезоксигенированная кровь обозначена синими стрелками.

Сердце вводится в перикард подобно тому, как кулак вводится в надутый воздушный шар (см. Рисунок 1-9). Такое расположение приводит к образованию двух различных слоев перикарда (Рисунок 17-2). Внутренний слой, тесно прилегающий к наружной поверхности сердца, называется **висцеральным перикардом**, или **эпикардом**. Наружный слой, называемый **париетальным перикардом**, непрерывен с висцеральным слоем у основания сердца и усилен поверхностным волокнистым слоем (**фиброзным перикардом**), который, в свою очередь, покрыт слоем средостенной плевры (также называемой перикардиальной плеврой). Париетальный перикард, фиброзный перикард и плевра средостения вместе образуют **перикардиальный мешок**, который видимый невооруженным глазом - тонкая, но жесткая ткань, окружающая сердце.

У крупного рогатого скота верхушка сердца соприкасается с куполом диафрагмы, а ретикулум в брюшной полости лежит на каудальной стороне диафрагмы. Острые металлические предметы (чаще всего кусочки проволоки), которые проглатываются, часто накапливаются в ретикулуме. Сокращения этого органа могут привести к тому, что эти инородные тела проникают в соседнюю диафрагму, то есть в перикардиальный мешок, что приводит к инфекции мешка, называемой **травматическим перикардитом**, одним из проявлений **аппаратного заболевания**. Ткани перикарда утолщаются, и жидкость накапливается в перикардиальном мешке, что приводит к сердечной недостаточности у пораженного крупного рогатого скота. Аппаратное заболевание обычно предотвращается введением магнита через рот; магнит, который имеет тенденцию оставаться в ретикулуме, собирает проглоченные металлические предметы и предотвращает их миграцию через стенку преджелудка.

Анатомия сердца

Сердечная стенка состоит из трех слоев: тонкий наружный серозный покров - **эпикард**; тонкая внутренняя эндотелиальная оболочка - **эндокард**, и толстый мышечный слой - **миокард**.

Эпикард - это то же самое, что и висцеральный слой перикарда. Эндокард - это слой простых плоских эндотелиальных клеток, который выстилает камеры сердца, покрывает сердечные клапаны и является непрерывным с выстилкой кровеносных сосудов. Миокард состоит из сердечной мышцы, описанной в главе 9.

Сердце делится на правую и левую стороны (детали упомянуты выше), которые соответствуют системам низкого давления (легочное кровообращение) и высокого давления (системное кровообращение). Каждая сторона имеет две камеры: 1) **предсердие** -

получает кровь через большие вены и сжимается для заполнения; 2) **желудочек** - качает кровь из сердца через большую артерию (Рисунок 17-3 и 17-4). Предсердия представляют собой тонкостенные камеры, каждая из которых имеет придаток, называемый ушной раковиной.

Миокард желудочков, которые перекачивают кровь обратно в сосудистое русло, гораздо толще, чем у предсердий. Стенка левого желудочка также толще, чем правого; кровь, выбрасываемая с левой стороны во время ее сокращения, находится под более высоким давлением, чем та, которая выбрасывается из правого желудочка. Правый желудочек не совсем достигает вершины сердца, так как вершина полностью образована толстым мускулистым левым желудочком. Миокард между двумя камерами - это **межжелудочковая перегородка**.

Между предсердием и желудочком с каждой стороны расположен **атриовентрикулярный клапан**, или **АВ клапан** (Рисунок 17-4). АВ клапан в левом отделе сердца иногда называют **двустворчатым клапаном**, потому что у людей он имеет два отдельных клапана, или створки. Другой более часто используемый синоним - **митральный клапан**, получил такое название от сходства с митрой епископа (разновидностью шляпы) или двусторонней шляпой. АВ клапан в правом отделе сердца также называют **трикуспидальным клапаном**, поскольку у людей он имеет три клапана или створки. Тонкие створки клапана прикрепляются к внутренней стенке желудочка на стыке предсердия и желудочка. Свободные края бугарка связаны с внутренней частью стенки желудочка фиброзной тяжи, называемыми **сухожильные хорды**. Сухожильные хорды прикрепляются к небольшим мышечным выступам, называемым **сосочковыми мышцами**, которые выступают в просветы желудочков.

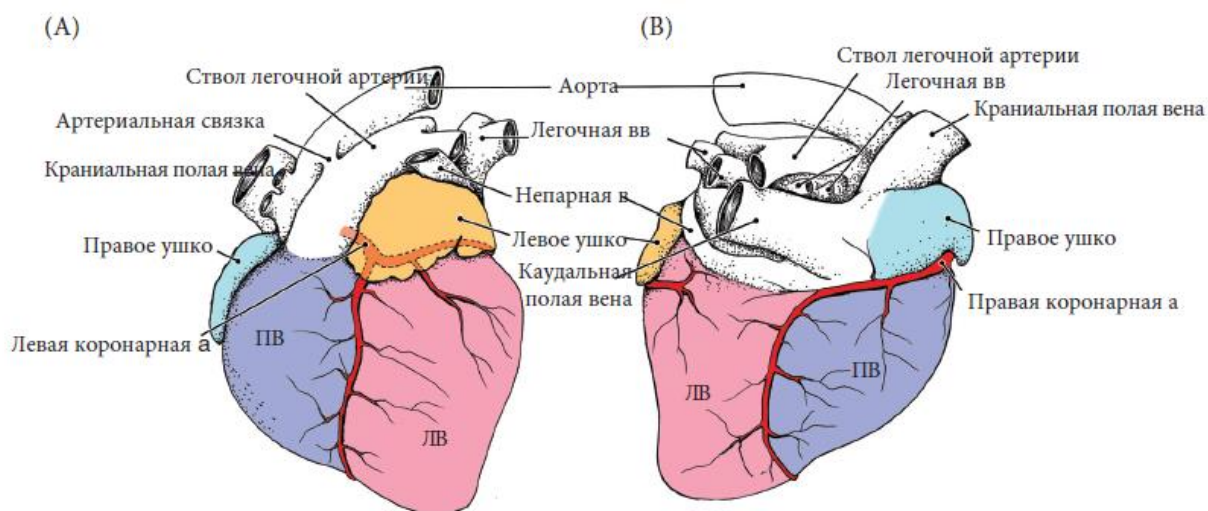


Рисунок 17-3. А) Ушная раковина сердца свиньи, сторона сердца, которая обращена к левой грудной стенке. В) Предсердная поверхность свиного сердца, сторона сердца, которая обращена к правой грудной стенке. а - артерия; ЛЖ - левый желудочек; ПЖ - правый желудочек; v(v)- вена(ы).

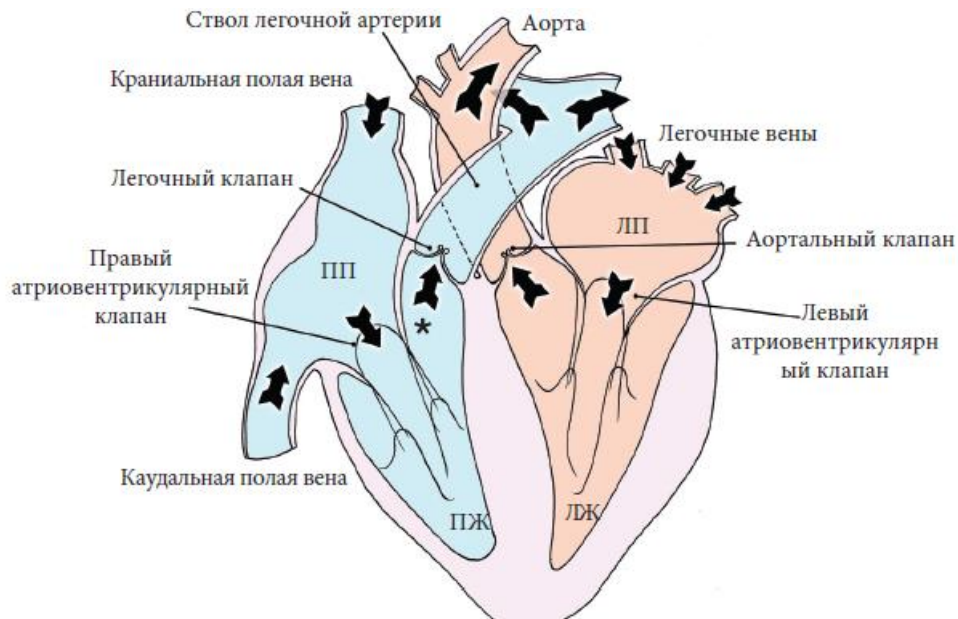


Рисунок 17-4. Внутренняя анатомия сердца. Стрелки показывают направление кровотока. Звездочка указывает на артериальный конус правого желудочка. Правое сердце (синее) получает дезоксигенированную кровь из организма и транспортирует ее в легкие. Левое сердце (красное) получает насыщенную кислородом кровь из легких и транспортирует ее в организм. ЛП - левое предсердие; ЛЖ - левый желудочек; ПП - правое предсердие; ПЖ - правый желудочек.

Эти сухожильные хорды предотвращают выворачивание клапана в предсердие, когда желудочек сокращается и закрывает клапан АВ, нагнетая кровь на желудочковую сторону клапана (Рисунок 17-5А). Каждый желудочек имеет **полулунный клапан**, который обеспечивает приток крови только из желудочка в артерию, а не в противоположном направлении. Полулунные клапаны имеют три чашеобразные створки, обращенные выпуклой стороной к желудочку (Рисунок 17-5В). **Аортальный клапан** находится на стыке левого желудочка и аорты; **легочный клапан** лежит на стыке правого желудочка и легочного ствола.

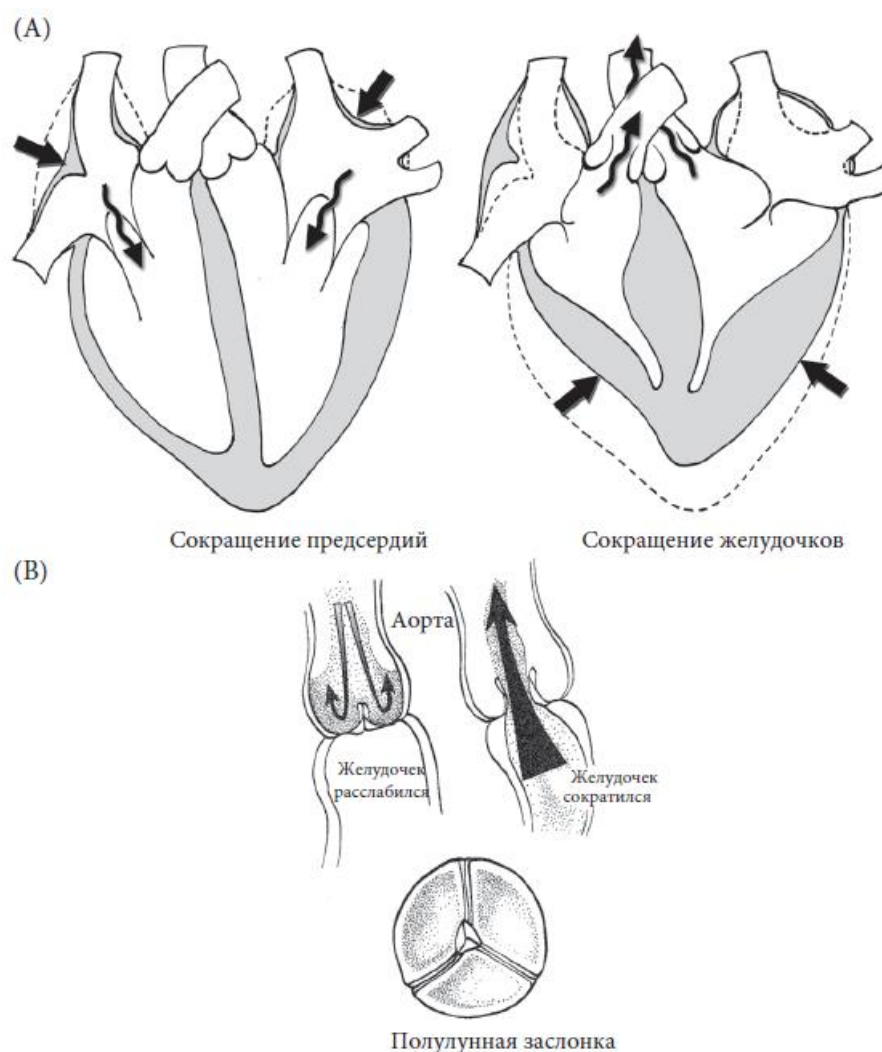


Рисунок 17-5. Клапан сердца. А) функция АВ клапанов. Во время расслабления желудочка (слева) створки клапана открываются, позволяя крови течь из предсердия в желудочек (стрелка). Во время сокращения желудочков (справа) створки клапанов принудительно закрываются. Сухожильные хорды препятствуют тому, чтобы края клапана выворачивались обратно в предсердие. В) Полулунный клапан. При взгляде сверху клапан состоит из трех чашеобразных створок. Во время расслабления желудочка большее давление внутри сосуда закрывает клапан. Когда желудочек сокращается, створки открываются и кровь течет через клапан (стрелка).

Кровь, возвращающаяся к сердцу из системного кровообращения, поступает в правое предсердие по **краниальной** и **каудальной полым венам** (по отдельности **полая вена**). Из правого предсердия эта дезоксигенированная кровь проходит через правый АВ клапан в правый желудочек. С правой стороны правый желудочек огибает черепную часть сердца и заканчивается воронкообразным **артериальным конусом**. Артериальный конус является источником легочного ствола, от которого он отделен легочным клапаном.

Расположенный дистально к легочному клапану, легочный ствол делится на правую и левую **легочные артерии**, неся дезоксигенированную кровь в соответствующие легкие.

Переменное число **легочных вен** возвращает кровь из легких в левое предсердие. Из левого предсердия кровь проходит через левый АВ клапан в толстостенный левый желудочек. Левый желудочек перекачивает кровь через аортальный клапан в **аорту**. Аорта и ее ветви несут насыщенную кислородом кровь ко всем частям тела.

Сосуды

Кровеносные сосуды

Кровеносные сосуды напоминают ветвление дерева тем, что **артерии** начинаются как большие сосуды и делятся на меньшие ветви. Самые мелкие артерии - это **артериолы**, которые непрерывны с мельчайшими кровеносными сосудами, **капиллярами**. Капилляры снова соединяются, образуя маленькие венулы, которые соединяются вместе, образуя крупные и более крупные вены. Самые крупные вены (краниальная и каудальная полые вены) впадают в предсердия сердца (Рисунок 17-1). Артерии и артериолы - это трубчатые структуры, которые уносят кровь от сердца. Как и все кровеносные сосуды, они выстланы эндотелием. Стенки артерий, как правило, толстые и эластичные, свойства, которые важны для поддержания кровяного давления. Гладкая мышца в стенках мелких артерий контролирует диаметр этих сосудов. Капилляры представляют собой крошечные трубки, состоящие почти полностью из эндотелия, являющаяся продолжением простого плоского эпителия, который выстилает сердце и кровеносные сосуды. Эти тонкостенные сосуды достаточно большие в диаметре, чтобы вместить только один полный ряд эритроцитов. Стенка действует как полупроницаемая мембрана, которая позволяет воде, кислороду и питательным веществам покидать кровь для клеток тканей и позволяет отходам из клеток тканей поступать в кровь. Большая часть жидкости, которая выходит из капилляров в тканевые пространства, снова возвращается в кровь, проходя обратно через стенки капилляров. Некоторое количество жидкости остается в тканях, а избыток жидкости обычно удаляется лимфатическими сосудами. Капилляры соединяются, образуя венулы, которые сливаются в крупные и более крупные вены. Вены больше в диаметре, чем артерии, параллельны и имеют гораздо более тонкие стенки. Венозное кровяное давление обычно довольно низкое. Сокращение скелетных мышц в конечностях и туловище сдавливает тонкостенные вены, способствуя притоку венозной крови обратно к сердцу. Клапаны, обычно состоящие из двух створок, разбросаны через неравные промежутки времени по всей венозной и лимфатической системам. Клапан часто присутствует там, где две или более вены соединяются, образуя более крупную вену. Клапаны обеспечивают односторонний поток венозной крови к сердцу.

Лимфатические сосуды

Стенки капилляров достаточно тонкие, чтобы позволить жидкости, а также питательным веществам и газам выходить в пространство между клетками ткани. Часть этой внеклеточной жидкости (ВКЖ) не возвращается непосредственно в сосудистое пространство, а восстанавливается тонкостенными лимфатическими сосудами. Лимфатические сосуды напоминают вены тем, что они содержат многочисленные клапаны, позволяющие течь только к сердцу. Самые маленькие лимфатические сосуды представляют собой слепые капиллярные структуры, которые начинаются в межклеточных пространствах, где они накапливают внеклеточную жидкость. Жидкость внутри лимфатических сосудов, называемая **лимфа**, транспортируется к все большему и большему лимфатическим сосудам и, наконец, опорожняется в полую вену черепа или один из ее притоков. **Трахеальные стволы**, два крупных лимфатических сосуда, дренирующих голову и шею, обычно заканчиваются в яремных венах. Лимфа из каудальной половины тела поступает в большой **грудной проток** (которого может быть один или два), который пересекает грудную полость, прилегающую к аорте, чтобы опорожнить свою лимфу в полую вену черепа. Движение лимфы управляется главным образом силой тяжести или изменением давления соседних структур. Например, сокращение мышцы оказывает давление на соседние лимфатические сосуды и заставляет лимфу двигаться дальше к сердцу, так как клапаны препятствуют обратному потоку.

Лимфа фильтруется узловыми структурами, называемыми лимфатическими узлами (см. Главу 16), рассеянными по течению большинства лимфатических сосудов.

Легочное кровообращение

Легочное кровообращение - это часть сосудистой системы, которая обеспечивает циркуляцию крови через легкие (Рисунок 17-1). Дезоксигенированная кровь поступает в легочную систему путем сокращения правого желудочка.

В правую легочную артерию кровь поступает через легочный ствол, и переходит в правое легкое, и в левую легочную артерию, оттуда в левое легкое. Каждая легочная артерия подразделяется на *долевые артерии*, идущие к отдельным долям легких. Долевые артерии дальше подразделяются на многие подгруппы, образуя, наконец, артериолы, которые снабжают обширные капиллярные ложа легких, где происходит газообмен (см главу 19). После того как кровь проходит через капиллярное ложе легких, она возвращается в легочные вены, число которых обычно соответствует числу долей легких. После выхода из легких эти легочные вены доставляют насыщенную кислородом кровь в левое предсердие, завершая легочное кровообращение.

По мере обмена газами цвет крови меняется от голубовато-бордового цвета дезоксигенированной крови до ярко-красного цвета насыщенной кислородом крови. У взрослого легочное кровообращение является единственным местом, где дезоксигенированная кровь находится в артериях (которые, по определению, уносят кровь от сердца), а насыщенная кислородом кровь находится в венах (возвращая кровь к сердцу).

Системное кровообращение

Системное кровообращение относится к движению насыщенной кислородом крови по всему телу и возврату дезоксигенированной крови в сердце (Рисунок 17-1). Следующие описания кровеносных сосудов системного кровообращения основаны главным образом на лошади, хотя основные сосуды, выходящие из аорты, являются общими для всех видов домашних животных (Рисунок 17-6). Животные, имеющие различные пищеварительные системы, такие как жвачные животные, и те, у кого на конечности больше одного пальца, конечно, имеют несколько различное расположение артерий и вен в связи с их специфической анатомией.

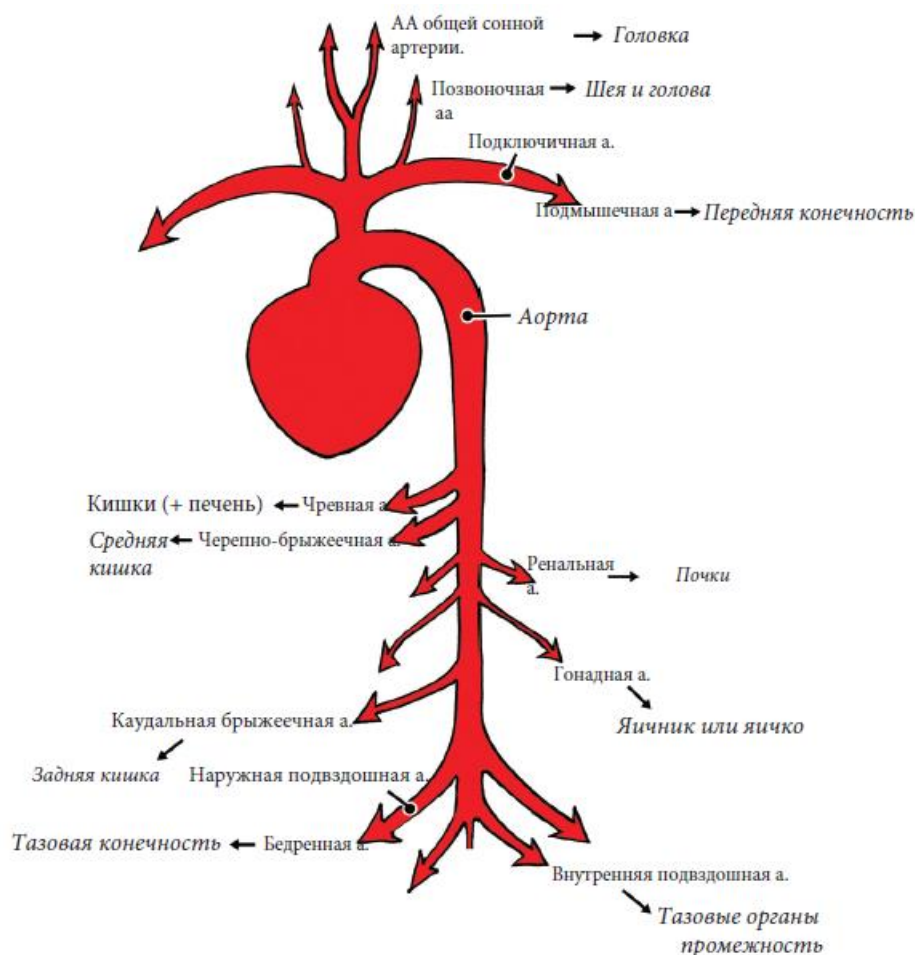


Рисунок 17-6. Схема ветвления магистральных артерий, отходящих от аорты и снабжающие области тела. Схема ветвления всех видов соответствует данному основному плану. а(а)., артерия/артерии.

Аорта

Дуга аорты. Левый желудочек получает насыщенную кислородом кровь из левого предсердия и перекачивает ее по всей системе кровообращения через самую большую артерию - **аорту**. Аортальный клапан, расположенный на стыке левого желудочка и аорты, предотвращает обратный отток крови из аорты в левый желудочек, когда желудочек расслаблен.

Два крупных сосуда выходят из аорты непосредственно дистальнее аортального клапана. Это правая и левая **коронарные артерии**, и они являются артериальным кровоснабжением для самой сердечной мышцы (**миокарда**). Большая часть венозной крови из миокарда возвращается в правое предсердие через **коронарные вены**, которые впадают непосредственно в правое предсердие через **коронарный синус**, прилегающий к отверстию каудальной полой вены.

После выхода из основания сердца, **дуга аорты** проходит дорсально, а затем каудально, вентрально к телам грудных позвонков. Аорта продолжается как **грудная аорта**, пока она не проходит через аортальный проход диафрагмы, чтобы стать **брюшной аортой**. Аорта продолжается как грудная аорта, пока она не проходит через аортальный проход диафрагмы, чтобы стать брюшной аортой. Артерии, снабжающие голову, шею и грудные конечности отходят от дуги аорты.

У лошадей и жвачных животных дуга аорты дает начало одному большому **брахиоцефальному стволу**, многочисленные ветви которого распределяют кровь по черепной половине животного. Точная структура магистральных артериальных ветвей видовзависима, но можно сделать следующие обобщения: 1) основное кровоснабжение грудных конечностей возникает в правой и левой **подключичных артерий**; 2) правый и левый **реберно-шейные стволы** обеспечивают артериальной кровью области шеи и черепно-грудной стенки; и 3) правая и левая **общие сонные артерии**, основной источник крови для головы и головного мозга, возникают вместе из одного **бикаротидного ствола**. Свинья, в отличие от других копытных, имеет две ветви от дуги аорты: (1) левая подключичная артерия, снабжающая левую переднюю конечность и прилегающие части туловища и шеи, и (2) брахиоцефальный ствол, питающий аналогичные области на правой стороне и также голову и шею.

Грудная аорта. Грудная аорта проходит каудально, чуть более вентрально к телам позвонков. При этом из его дорсальной части возникают пары сегментарных артерий, которые снабжают грудную стенку и эпаксиальные мышцы. Каждая из этих **межреберных артерий** входит в соответствующее межреберье, выделяя **спинномозговую ветвь**, которая входит в позвоночный канал для снабжения спинного мозга и спинномозговых нервных корешков. Продолжение дорсальной межреберной артерии следует за каудальной границей каждой ребры к брюшной стороне. Другие ветви грудной аорты снабжают пищевод, легкие и диафрагму.

Брюшная аорта. После того, как аорта проходит через отверстие в диафрагме, она называется **брюшной аортой**, отверстие в диафрагме называется **аортальным отверстием**. Вентральная до последних нескольких поясничных позвонков, она заканчивается разделением на две **наружные подвздошные артерии** (питающие тазовые конечности) и две **внутренние подвздошные артерии** (питающие ягодичную и промежностную области). Некоторые виды имеют **срединную крестцовую артерию**, небольшое срединное продолжение аорты, которое продолжается от брюшного отдела к хвостовому позвонку как **срединная хвостовая артерия**.

Сопутствующая **срединная хвостовая вена** (хвостовая вена) на этом участке часто используется для забора крови у взрослого крупного рогатого скота.

Брюшная аорта имеет парные **поясничные артерии** (по одной паре на каждый поясничный позвонок), выходящие из ее дорсальной стороны, снабжающие брюшную стенку и эпаксиальные мышцы и отдающие **спинномозговые ветви**, которые снабжают спинной мозг и спинномозговые нервные корешки пояснично-крестцовой области. Парные висцеральные ветви обеспечивают артериальной кровью почки (**почечные артерии**) и гонады (**гонадные артерии**, часто называемые **тестикулярными** или **яичниковыми артериями** в зависимости от пола животного). Три непарные висцеральные ветви снабжают почти все органы брюшной полости.

Они снабжают от черепной до каудальной части тела: **брюшнополостной, краниальная брыжеечная и каудальная брыжеечная артерии**.

Брюшная артерия возникает вскоре после того, как аорта проходит через диафрагму. Это большая непарная артерия, которая снабжает желудок (**левая желудочная артерия**), селезенку (**селезеночная артерия**) и печень (**печеночная артерия**). Точный характер ветвления этой артерии в значительной степени зависит от типа желудка; у жвачных животных гораздо более сложное распределение брюшной артерии, чем у животных с простым желудком.

Непосредственно каудально к брюшной артерии расположена **краниальная брыжеечная артерия**. Эта большая непарная артерия разветвляется на несколько мелких артерий, которые снабжают кровью большую часть тонкого кишечника и большую часть

толстого кишечника. Количество и распределение ветвей краниальной брыжеечной артерии различаются у разных видов животных.

Кровь в каудальную часть толстой кишки и прямую кишку поступает из относительно небольшой непарной артерии, **каудальной брыжеечной артерии**.

Артериальное кровоснабжение головы

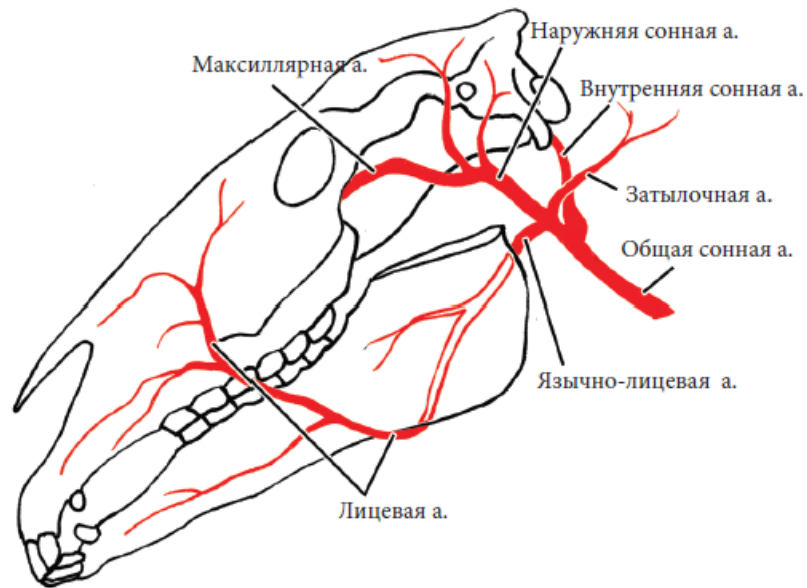
Большинство структур лица, головы и шеи снабжаются правой и левой **общими сонными артериями**, каждая из которых проходит краниально в соединительнотканной оболочке с вагосимпатическим стволом той же стороны (Рисунок 17-7А). Эта **влагалище сосудисто-нервного пучка шеи** лежит в канавке дорсолатерально к трахее. Ветви общих сонных артерий снабжают щитовидную железу и гортань. В области гортани общая сонная артерия отдает **внутреннюю сонную артерию**, основной источник крови для мозга. Продолжением общей сонной артерии является **наружная сонная артерия**, многочисленные ветви которой снабжают лицо, язык и структуры полости рта и носа. **Лицевая артерия** удобна для проведения пульса, когда он проходит через нижнюю челюсть.

Внутренние сонные артерии или их производные входят в анастомотическое кольцо сосудов на основании головного мозга, называемое **артериальным кругом большого мозга** (ранее круг Виллиса) (Рисунок 17-7В). Артериальный круг большого мозга дает начало артериям, которые в первую очередь снабжают полушария головного мозга. Более каудальные отделы головного мозга, ствол мозга и мозжечок получают большую часть своего кровоснабжения от ветвей **базиллярной артерии**. Эта одиночная вентральная артерия образуется путем соединения правой и левой **позвоночных артерий**. Прочные позвоночные артерии восходят от своего истока в грудной клетке, проходят вдоль шейных позвонков, входят в большое отверстие черепа и там сливаются, образуя базиллярную артерию (бегущей рострад) и **вентральную спинномозговую артерию** (бегущей каудад).

Артериальное кровоснабжение органов грудной конечности

Правая и левая подключичные артерии следуют по одному и тому же пути с каждой стороны тела, и каждая из них дает одинаковые ответвления. Внутри грудной клетки каждая подключичная артерия отдает несколько ветвей, которые снабжают кровью каудальную часть шеи, большую часть грудной стенки и дорсальную часть плеча. Подключичная артерия проходит краниально к первому ребру на соответствующей стороне, переходя в подмышечную впадину (подмышки) грудного подъема, где она называется **подмышечной артерией**. Подмышечная артерия входит в конечность, становясь **плечевой артерией** в области плечевого сустава, а затем **срединной артерией**, когда она продолжается дистально до локтя. Самой большой терминальной ветвью срединной артерии у лошади является **медиальная ладонная артерия**, которая проходит дистально от пястной кости к фетальной, где она делится на медиальную и латеральную **пальцевые артерии** (Рисунок 17-8). У жвачных животных срединная артерия продолжается в манусе как **общая ладонная пальцевая артерия**. Ветви ее вместе с дистальными продолжениями других артерий в пястной кости обеспечивают аксиальные и абаксиальные пальцевые артерии к каждому из двух несущих вес пальцев.

(А)



(В)

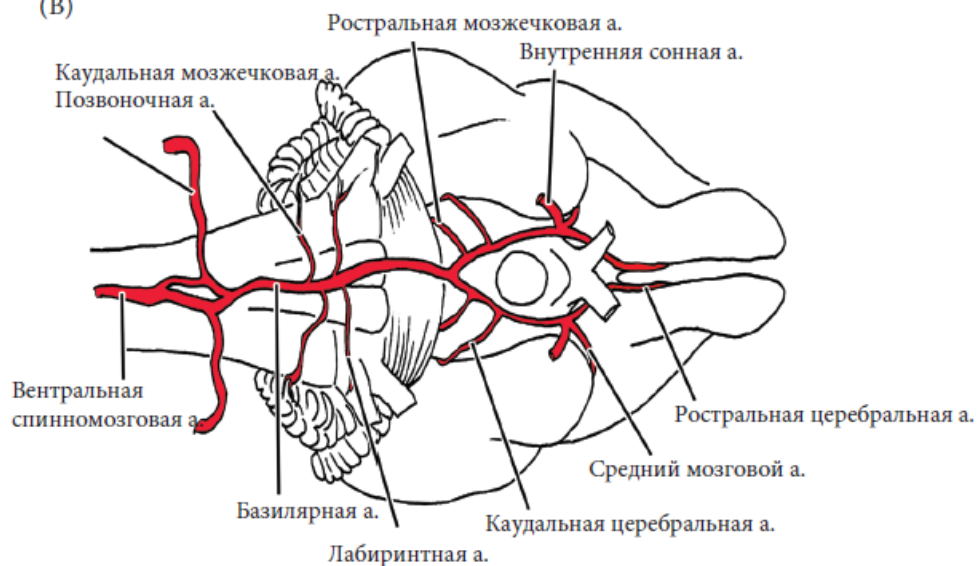


Рисунок 17-7. Кровоснабжение головы и головного мозга. А) Общая сонная артерия разветвляется на большую наружную сонную артерию, снабжающую большую часть головы и внутреннюю сонную артерию, которая входит в череп для снабжения мозга. В) Вентральный вид мозга. Артериальное кровоснабжение поступает через парные позвоночные артерии и внутренние сонные артерии. а- артерия

Артериальное кровоснабжение органов тазовой конечности

Брюшная аорта заканчивается вблизи пояснично-крестцового соединения позвоночного столба в двух внутренних подвздошных артериях (и часто маленького, срединного продолжения, называемого срединной крестцовой артерией). Каждая внутренняя подвздошная артерия и ее многочисленные ветви снабжают область таза, бедра и большую часть половых органов (промежность). Только краниальные к внутренним подвздошным артериям, наружные подвздошные артерии возникают и дают начало ветвям, снабжающим каудовентральные части брюшной стенки и некоторые структуры паховой области (крайняя плоть, мошонка и/или молочная железа). Эти крупные артерии затем продолжают в тазовых конечностях как **бедренные артерии**. Бедренная артерия

спускается на медиальную сторону конечности, давая ответвления к большим мышцам бедра, и продолжается в области каудального сустава как **подколенная артерия**. После очень короткого течения подколенная артерия делится на **краниальную** и **каудальную большеберцовые артерии**.



Рисунок 17-8. Артериальное снабжение грудной конечности лошади, медиальный вид. а, артерия.

Каудальная большеберцовая артерия снабжает мышцы голени или ноги. Черепно-большеберцовая артерия крупнее; она проходит краниально между большеберцовой и малоберцовой костями и спускается по черепной стороне голени к скакательному суставу. Когда этот сосуд лежит на сгибающей поверхности скакательного сустава, он называется **тыльной артерией стопы**. У лошадей она продолжается дистально, как тыльная плюсневая артерия III (также известная как **большая плюсневая артерия**), проходящая по боковой стороне стопы в борозде между берцовой костью и боковым сплинтом. В конечном счете, она переходит к подошвенному аспекту дистальной берцовой кости, пересекая глубоко спланта кости. У зародыша лошади она делится на медиальную и латеральные **пальцевые артерии** (Рисунок 17-9). У жвачных животных дорсальная артерия стопы продолжается дистально на дорсальной стороне стопы; подошвенная сторона снабжается продолжением **подкожной артерии**, медиальной ветви бедренной артерии. Ветви этих артерий в конечном счете дают начало артериям на осевой и абаксиальной сторонах каждого из двух пальцев, несущих вес.

Вены

За некоторыми существенными исключениями, вены сопровождающие артерии носят те же названия. Эти “сателлитные” вены всегда крупнее соответствующих им артерий и часто дублируются. Например, плечевая артерия, несущая кровь к предплечью и пальцу, может сопровождаться двумя или более плечевыми венами, возвращающими кровь к сердцу. Некоторые вены поверхностны, видны в подкожных тканях, и они представляют особый интерес, поскольку к ним можно получить доступ через **венепункцию** (введение иглы в вену). Как указывалось ранее, почти все системные вены в конечном итоге стекают либо в полую вену черепа, либо в каудальную вену.

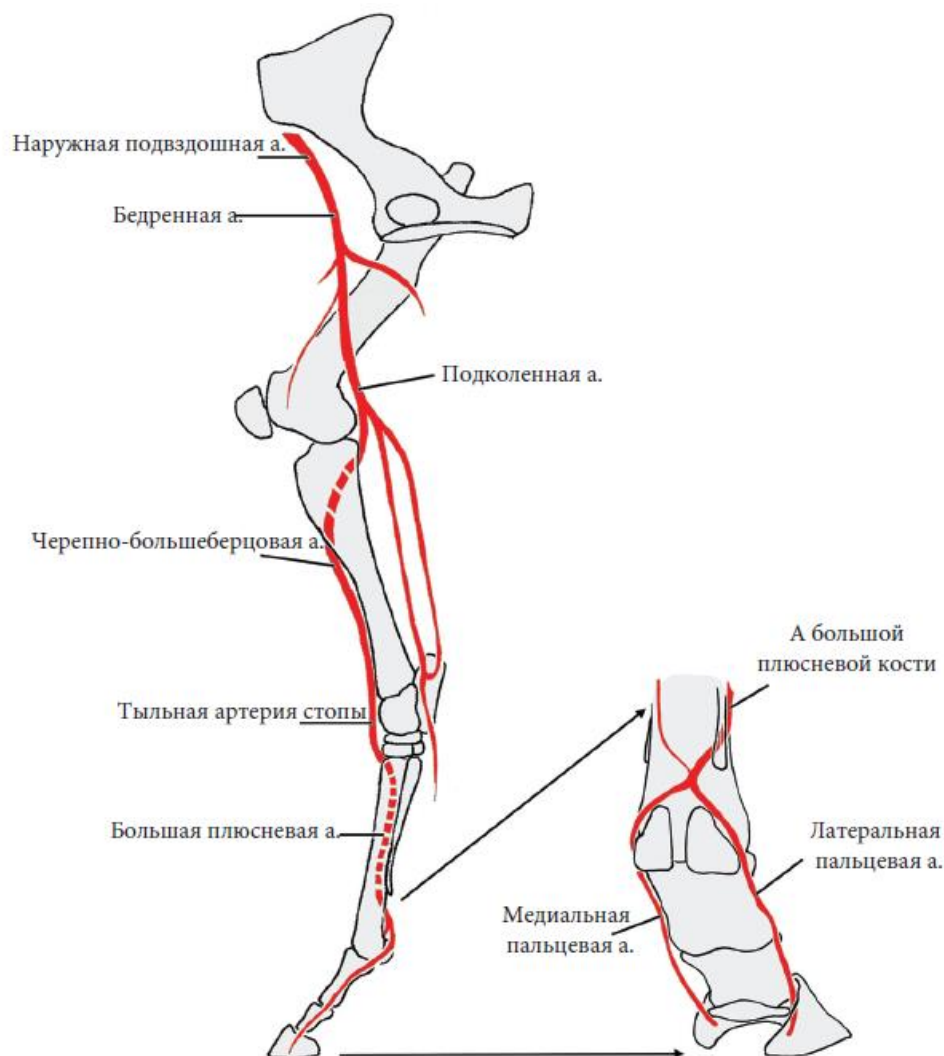


Рисунок 17-9. Артериальное снабжение тазовой конечности лошади, медиальный вид. а-артерия.

Наружная яремная вена в брюшной полости шеи является особенно крупной и доступной веной у многих сельскохозяйственных животных и поэтому часто используется для инъекций лекарств или сбора крови. У крупного рогатого скота иногда используется хвостовая вена, а у коров может быть полезна молочная вена. У свиней могут быть использованы большие, поверхностные вены по краям ушей (у которых другие вены могут быть труднодоступны), также опытный флеботомист может взять кровь из полых вен черепа свиньи.

Краниальная полая вена

Краниальная полая вена дренирует голову, шею, грудные конечности и часть грудной клетки. Притоки к краниальной полую вене включают **яремные вены** (внутренние и наружные), **подключичные вены** и **позвоночные вены**. Наружные яремные вены дренируют лицо и большую часть головы, в то время как внутренние яремные вены, если они присутствуют, вместе с позвоночными венами забирают большую часть крови из мозга. Каждая подключичная вена получает венозную кровь из тех же областей, которые снабжаются подключичной артерией и ее ветвями (плечом, шеей и грудным подъемом). **Непарная вена** (слово *azygos* происходит от греческого слова, означающего “непарный”) лежит рядом с позвоночным столбом, получая кровь из сегментарно расположенных межреберных вен. У лошадей правая непарная вена опорожняется на стыке между полую веной черепа и правым предсердием. Жвачные иногда имеют как правую, так и левую непарные вены, но чаще имеют единственную левую непарную вену, которая впадает непосредственно в правое предсердие вместе с коронарным синусом. Свинья обладает левой непарной веной (Рисунок 17-3), которая впадает в коронарный синус.

Каудальная полая вена

Каудальная полая вена образуется в брюшной полости путем соединения парных **внутренних** и **наружных подвздошных вен**. Они приносят венозную кровь из ягодичных и промежностных областей и тазовых конечностей соответственно. Каудальная полая вена также получает **поясничные вены**, **яичковые** или **яичниковые вены**, **почечные вены** и различные другие из структур, связанных со стенками тела. Чуть каудально к точке, в которой каудальная полая вена проходит через кавальное отверстие диафрагмы, она получает ряд коротких **печеночных вен** непосредственно из печени.

Портальная система

Портальная система - это система, в которой сосуд делится на слой капилляров, рекомбинирует с образованием другого сосуда, а затем вновь делится на второй слой капилляров. Гипоталамо-гипофизарная портальная система была описана в главе 13 применительно к питуитарной железе. У птиц, а также у некоторых рептилий и амфибий часть венозной крови, возвращающейся из тазовых конечностей, поступает в почки, образуя почечную портальную систему (глава 30).

В **воротной системе печени** кровь, которая перфузировала капиллярные русла внутренних органов, поступает в печень по одной большой вене, **воротной вене**, а затем перераспределяется во второе капиллярное русло внутри вещества печени (Рисунок 17-5).

Притоки к воротной вене включают **желудочную вену** из желудка, **селезеночную вену** из селезенки, **мезентеральные вены** из кишечника и **панкреатические вены** из поджелудочной железы. Воротная вена входит в печень и тут же распадается на более мелкие ветви, оканчивающиеся в конце концов **синусоидами** печени. Здесь кровь вступает в непосредственный контакт с клетками печени. Под воздействием клеток печени (см. главу 21) кровь переходит из синусоид печени в венозную систему печени и в конечном итоге опорожняется в каудальную полую вену.

Кровообращение плода

На протяжении всей беременности плод зависит от матери для получения питательных веществ, воды и кислорода, необходимых для роста и для выведения углекислого газа и

других отходов метаболизма плода. Во время развития плода легкие блокируются и не вентилируются, а легочные сосудистые русла обладают высоким сопротивлением кровотоку. Таким образом, кровообращение плода обходит эти легочные сосудистые русла. Однако сразу же после рождения новорожденный должен направить свою кровь через легочные сосуды для насыщения кислородом. Сердце и кровеносная система устроены таким изящным образом, что сердечно-легочное кровообращение через несколько мгновений после рождения сильно отличается от того, что было непосредственно перед первым дыханием (Рисунок 17-10).

Поскольку плацента обменивается газами, снабжает питательными веществами и удаляет продукты обмена веществ, она должна обязательно получать большую часть циркулирующей крови плода.

Это происходит через две большие **пупочные артерии**, идущие от каудального конца брюшной аорты через пуповину к плаценте. После прохождения через плацентарное капиллярное русло насыщенная кислородом кровь возвращается к плоду по единственной **пупочной вене**, которая переходит в вещество печени. Большая часть крови, возвращающейся из плаценты в пупочную вену, поступает непосредственно в каудальную полую вену, минуя печеночные синусоиды через утечку плода, **венозный проток**.

Две особенности сердца плода позволяют крови обходить легочное кровообращение. Во время развития сердца стенка между двумя предсердиями образуется в виде трепещущего клапана.

Это однонаправленное отверстие называется **овальным отверстием** и ее структура такова, что кровь, поступающая в правое предсердие (хорошо насыщенная кислородом, так как большая ее часть возвращается непосредственно из плаценты), использует односторонний трепещущий клапан овального отверстия в качестве удобного прохода из правого в левое предсердие. Это один из механизмов, с помощью которого кровь обходит легкие плода.

Во-вторых, кровь, текущая из правого желудочка в легочный ствол, обходит легочные артерии через артериальный проток, существенный сосуд, который соединяет легочный ствол с аортой. У плода давление в правой части сердца больше, чем в левой, так как из легких в левую часть возвращается относительно мало крови. В результате давление в легочном стволе выше, чем в аорте, и поэтому кровь течет по артериальному протоку от ствола к аорте, минуя легочное кровообращение.

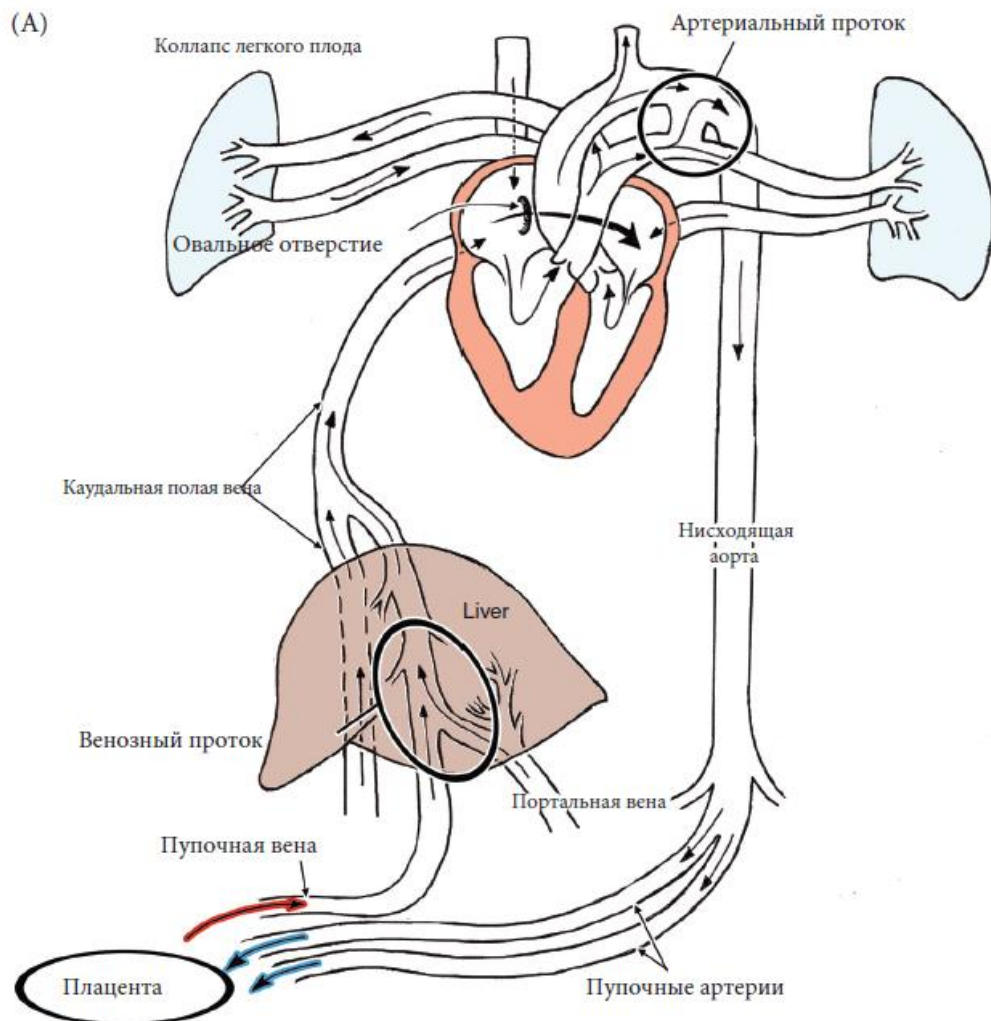


Рисунок 17-10. А) У плода артериальный проток и овальное отверстие шунтируют кровь из правого сердца в левое сердце, минуя нерасправленные легкие. Венозный проток шунтирует кровь из воротной вены в каудальную полую вену, минуя печеночную сосудистую сеть. Единственная пупочная вена переносит насыщенную кислородом кровь к плоду, в то время как парные пупочные артерии приносят дезоксигенированную кровь обратно к плаценте. После рождения (В) артериальный проток разрушается, превращаясь в артериальную связку; венозный проток разрушается и кровь из внутренних органов течет через печень, овальное отверстие закрывается, а пупочные сосуды становятся круглыми связками. Дезоксигенированная кровь поступает теперь уже в расправленные легкие, а насыщенная кислородом кровь возвращается в левое сердце. (Продолжение следует).

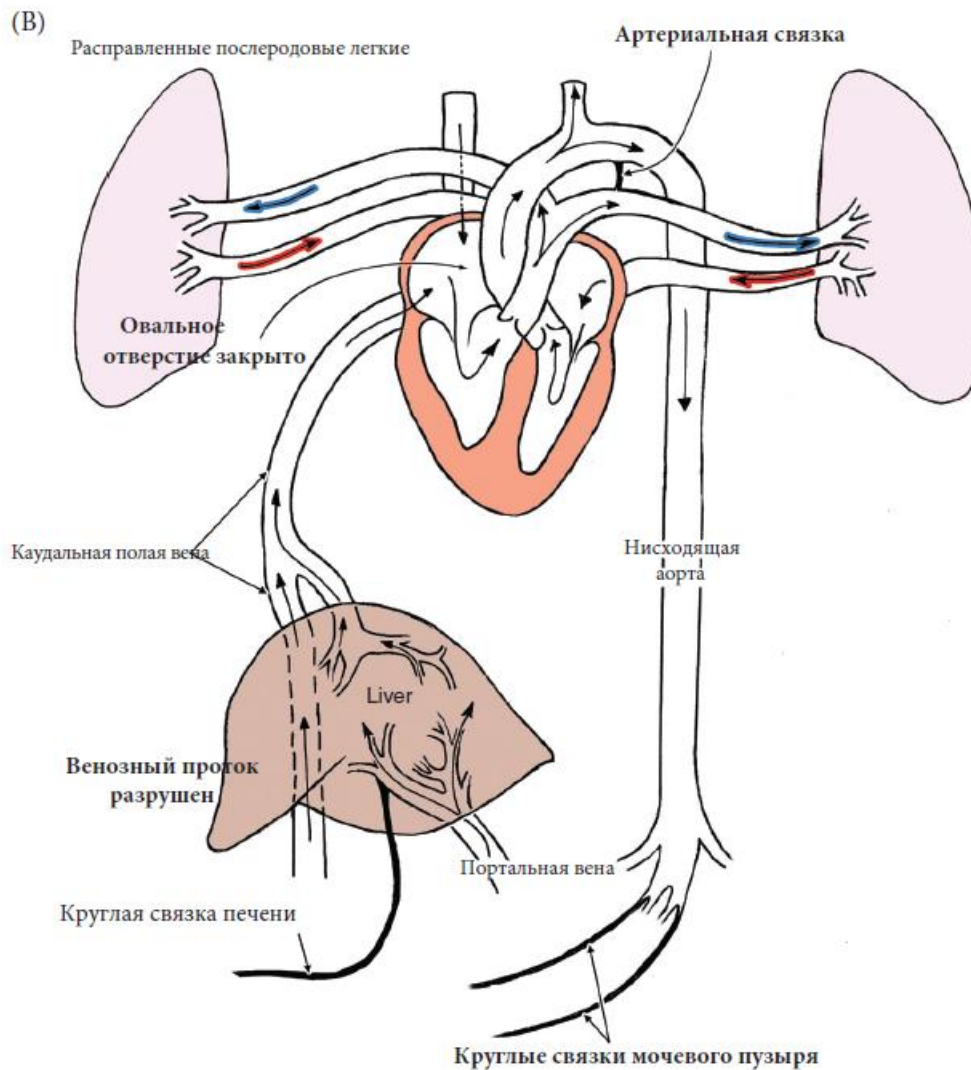


Рисунок 17-10. Продолжение следует

При рождении, когда новорожденный делает первый вдох и легкие расправляются, сопротивление в легочном капиллярном русле резко падает. Увеличение оксигенации крови новорожденного вызывает сужение артериального протока. В течение нескольких минут это некогда большое судно резко сжимается. В течение первой недели жизни она полностью закрывается, превращаясь в фиброзную полосу, **артериальную связку**, грубо заметная между легочным стволом и аортой.

Эти изменения резко увеличивают приток крови к легочным капиллярам с низким сопротивлением. Это резкое увеличение притока к легким приводит к резкому увеличению притока крови в левое предсердие, и, как следствие, давление в левой части сердца заметно растет. Повышенное кровяное давление в левом предсердии сдавливает закрытое овальное отверстие, и кровь больше не течет между двумя предсердиями.

Открытый артериальный проток (ОАП) – это, когда артериальный проток не может закрыться после рождения. В ОАП канал между легочным стволом низкого давления и аортой высокого давления сохраняется, и кровь проходит из аорты высокого давления в легочное кровообращение. Это перегружает легочные капиллярные русла и увеличивает количество крови, возвращающейся в левое предсердие, которое расширяется (растягивается). На левый А-V клапан часто воздействует расширение левого предсердия таким образом, чтобы обеспечить регургитацию крови. Повышенное давление в левом предсердии усугубляется, и может возникнуть легочный застой.

При рождении происходят и другие изменения кровообращения вне сердца и магистральных сосудов. Одно из наиболее очевидных изменений заключается в том, что плацента теряет свою роль оксигенатора и поставщика питательных веществ. Сосудистая сеть, связанная с ним (артерии и вены пуповины), разрушается и превращается в волокнистые тяжи (**круглые связки**), которые иногда можно грубо заметить у взрослого человека. Венозный проток также подвергается сужению. Если венозный проток не закрывается полностью, кровь, возвращающаяся из внутренних органов через портальную вену, может вернуться в системный кровоток (в частности, в каудальную полую вену) без предварительной обработки в печени. Эта аномалия представляет собой *портосистемный шунт* (иногда называемый портокавальным шунтом) и может приводить к нарушениям метаболизма, роста и нервной функции.

Физиология сердца и кровообращения

Строение и функции сердечно-сосудистой системы

Сердечный цикл

Систола сердца
Диастола
Тоны сердца и шум в сердце
Визуализация сердца

Электрическая активность сердца

Синоатриальный узел и частота сердечных сокращений
Атриовентрикулярный узел и другие специализированные кондуктивные (проводящие) клетки в сердце
Электрокардиография (ЭКГ) и аритмии

Сердечный выброс и его регуляция

Наполнение желудочков и ударный объем
Сердечная сократимость и ударный объем

Строение и функции кровеносных сосудов

Микроскопическое строение кровеносных сосудов
Функция кровеносных сосудов

Регулирование артериального давления и объема крови

Нервные рефлексy
Гуморальные агенты
Паракринные агенты

Сердечно-сосудистая функция при физической нагрузке и гиповолемии

Цели обучения

- Проиллюстрировать сердце, также легочную и периферическую сосудистых систем. Каково среднее артериальное давление и содержание кислорода в каждом из этих областей?
- Используя рисунок 18-3 и знания анатомии сердца, различать следующие: (1) периоды изоволюметрического сокращения и изоволюметрического расслабления; (2) периоды диастолы или систолы; (3) фазы выброса или наполнения сердечного цикла.
- Интегрировать полученные знания из глав 9 и 18, чтобы разрешить механизм инициации и распространения потенциала действия сердечных миоцитов из синоатриальных и атриовентрикулярных узлов.
- Описать как преднагрузка и постнагрузка сердца способствуют работе, которую сердце должно выполнять с каждым сердечным циклом.
- Дифференцировать различные компоненты сосудистой системы и то, как их микроскопическая анатомия соответствует той роли, которую они играют в сердечно-сосудистой системе.
- Проиллюстрировать основные органы и гормональные системы, участвующие в регуляции среднего артериального давления и объема крови.

Строение и функции сердечно-сосудистой системы

Сердечно - сосудистая система состоит из сердца и множества сосудов, по которым течет кровь. Хотя фактическая анатомия системы затрудняет ее оценку, основной конструкцией системы является непрерывный контур разветвляющихся сосудов с двумя насосами в контуре (Рисунок 18-1). Дизайн контура можно лучше всего понять, проследив путь одного эритроцита по мере его перемещения. Когда эритроцит откачивается из левой части сердца, он попадает в аорту и переходит в системный кровоток. **Системное кровообращение** – это подразделение сердечно-сосудистой системы, состоящее из всех сосудов, связанных со всеми органами, кроме частей легких, где происходит обмен газов-кислорода и углекислого газа. Когда кровь возвращается из системного кровообращения, она попадает в правую часть сердца. Правая сторона сердца перекачивает кровь в легочное кровообращение. **Легочное кровообращение** состоит из сосудов, связанных с частями легких, где происходит обмен газов. Из легочного кровообращения кровь возвращается в сердце с левой стороны и оттуда она откачивается в системный кровоток, чтобы снова начать цикл. Проектирование цикла означает, что все компоненты системы должны функционировать совместно в высокой степени скоординированной и интегрированной манере для поддержания кровотока по всей системе. Например, если правая сторона сердца не может перекачивать достаточное количество крови в легочное кровообращение, то левая сторона сердца не будет получать достаточно крови для поддержания притока в системное кровообращение.

Кровь течет по сосудам сердечно-сосудистой системы из-за движущей силы, создаваемой сокращением сердца. **Гидростатическое давление**, или **среднее артериальное давление**, в сосудах является мерой этой движущей силы (во 2 главе описывается гидростатическое давление). Поскольку кровь покидает сердце во время сокращения (**систола**), стенка аорты может вместить объем крови, выбрасываемой из левого желудочка сердца из-за большого количества эластичной ткани, содержащейся в нем.

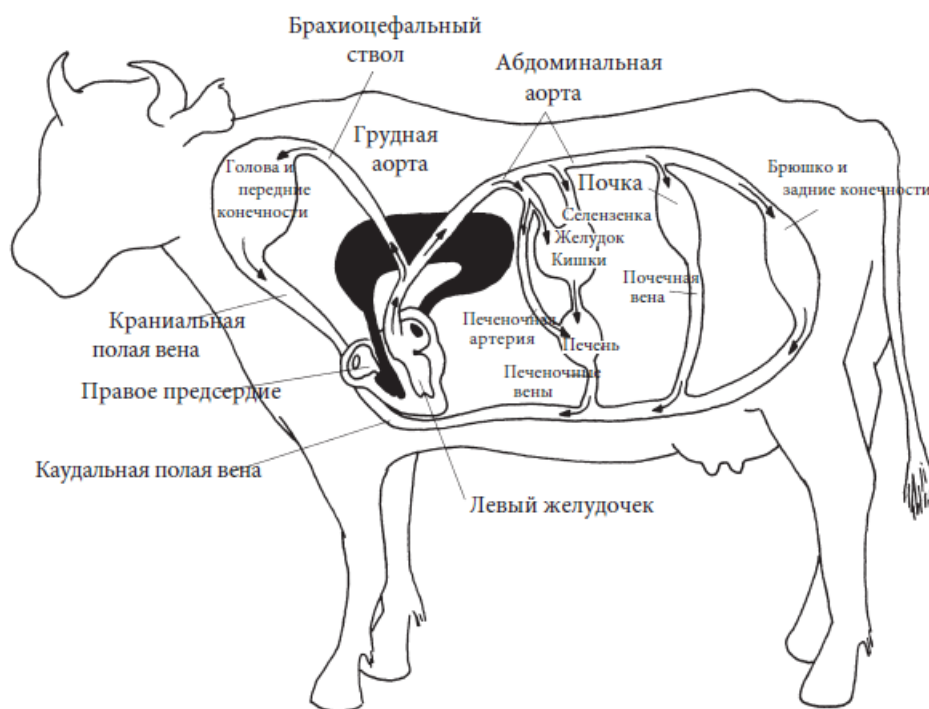


Рисунок 18-1. Общая схема сердечно-сосудистой системы, иллюстрирующая системное и легочное кровообращение. Легочное кровообращение показано черным цветом. Источник: Reese, 1997. С разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

В конце сокращения (диастолы) стенки аорты отскакивают и помогают артериальной крови двигаться по телу через артериальную систему. Таким образом, среднее артериальное давление - это среднее систолическое и диастолическое кровяное давление. Кровь течет от точки высокого среднего давления к точке низкого среднего давления. При системном кровообращении среднее артериальное давление выше в артериях, чем в капиллярах, и выше в капиллярах, чем в венах, из которых кровь вновь попадает в правую часть сердца (Рисунок 18-2). Ряд односторонних клапанов, описанных в главе 17, регулирует кровоток через сердце.

Движущая сила кровяного давления, которая создается во время систолы, необходима для преодоления **сосудистого сопротивления**, обеспечиваемого кровеносными сосудами. Любая трубка оказывает сопротивление потоку жидкости через нее. Сопротивление (R) течению через **одноканальную трубку** зависит от длины (L) трубки, **радиуса** (r) трубки и характера жидкости, протекающей через трубку (вязкость, η). Сопротивление увеличивается с длиной трубки, уменьшается с увеличением радиуса трубки и увеличивается с вязкостью жидкости. Хотя все три фактора могут влиять на сопротивление, изменения радиуса оказывают наибольшее влияние, как показано в следующей формуле. (впервые данную форму описал Пуазейль и показал математические соотношения между этими факторами.)

$$R = \frac{8\eta L}{\pi r^4}$$

Только по этой формуле сосуды с наименьшим радиусом, капилляры, будут иметь наибольшее сопротивление. Данная форма подходит и верна для одного сосуда, но неверно при рассмотрении общего комбинированного сопротивления для различных типов сосудов в системном кровообращении. Скорее всего, общее сопротивление на уровне капилляров меньше из-за обширного разветвления в капиллярных сетях. Хотя каждый сосуд в капиллярах имеет очень малый диаметр, это разветвление увеличивает общую площадь поверхности капилляров в их сетях и эффективно увеличивает количество трубок, что приводит к относительно низкому сопротивлению. Наибольший вклад в **общее сосудистое сопротивление** в системе кровообращения вносят **артериолы**, расположенные непосредственно перед капиллярами (Рисунок 18-2). Артериолы имеют очень мускулистые стенки и способны эффективно шунтировать кровь от одной системы органов к другой в периоды высокой метаболической потребности. Например, при физической нагрузке артериолы, прилегающие к кишечнику, сокращаются, тогда как те, что прилегают к скелетным мышцам, расслабляются, чтобы эффективно шунтировать кровь к этим большим мышечным группам. Эта регуляция происходит через вегетативную нервную систему, но может быть воспроизведена фармакологически. В системном кровообращении, как только кровь прошла через капилляры в венозную систему, она вошла в систему низкого давления с высокой емкостью.

Транспорт является конечной функцией сердечно-сосудистой системы. Кровь является транспортной средой; сердце обеспечивает силу для перемещения крови (т. е. насосную функцию) вокруг кровообращения; а сосуды обеспечивают путь для движения и позволяют обмен между кровью и интерстициальными жидкостями на уровне капилляров. Скорость транспорта и обмена обычно определяется скоростью кровотока через капилляры.

Сердечный цикл

Сердечный цикл - это один полный цикл (сердцебиение) сердечного сокращения и расслабления. События сердечного цикла происходят в определенной последовательности, и в описательных целях непрерывный цикл делится на фазы или

периоды, отмеченные различными событиями. Рисунок 18-3 иллюстрирует изменения кровяного давления и объемов в левом предсердии и левом желудочке, а также изменения давления в аорте во время сердечного цикла, определяет некоторые фазы цикла.

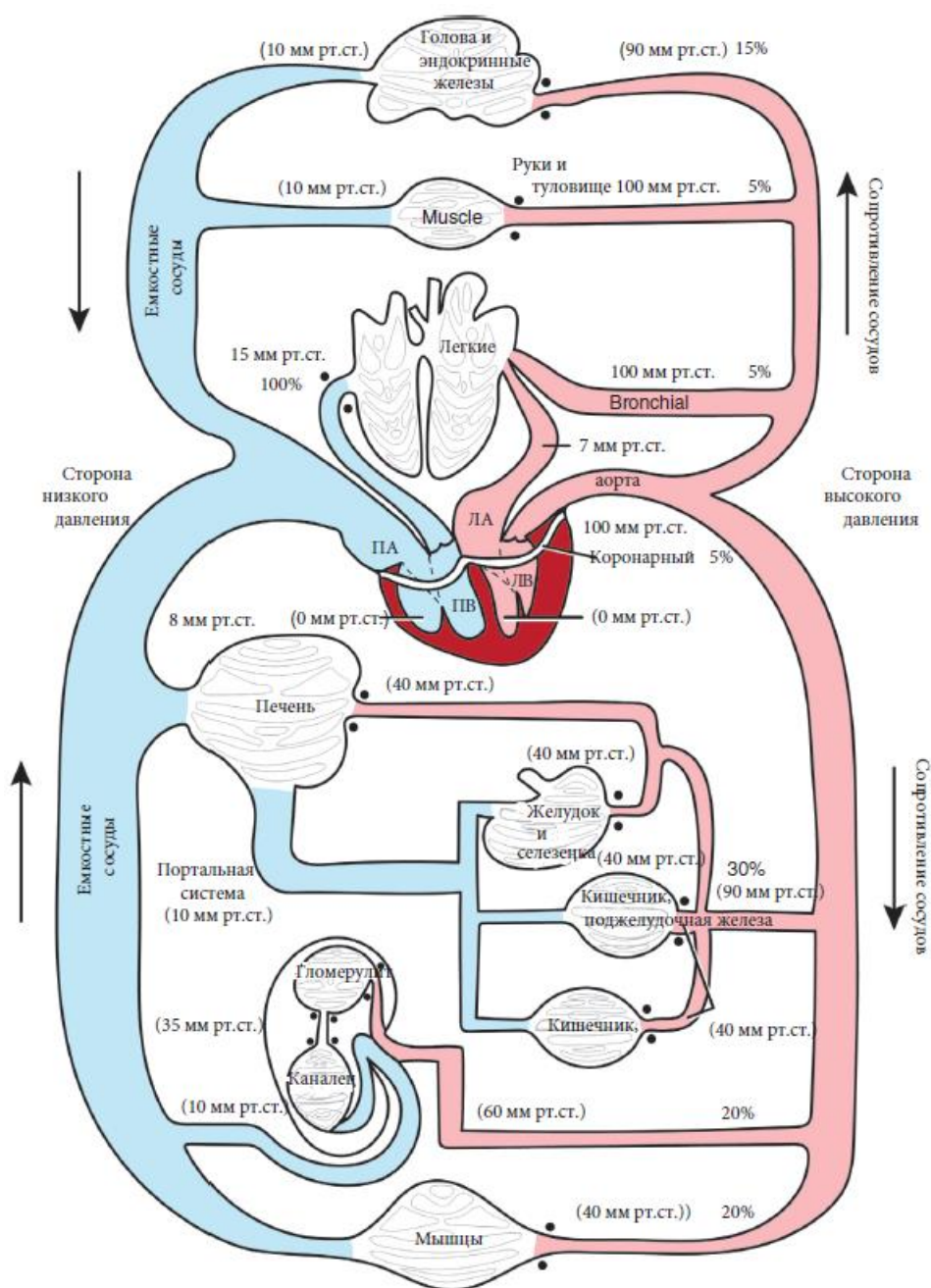


Рисунок 18-2. Обзор сердечно-сосудистой системы. Синие области представляют венозную кровь с пониженным содержанием кислорода; красные области представляют артериальную систему с насыщенной кислородом кровью. Сплошные черные круги представляют области сопротивления, а процент представляет собой долю сердечного выброса, поступающего в орган в состоянии покоя. Размер капиллярного русла варьируется в зависимости от системы органов. Источник: Reese, 2015. С разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

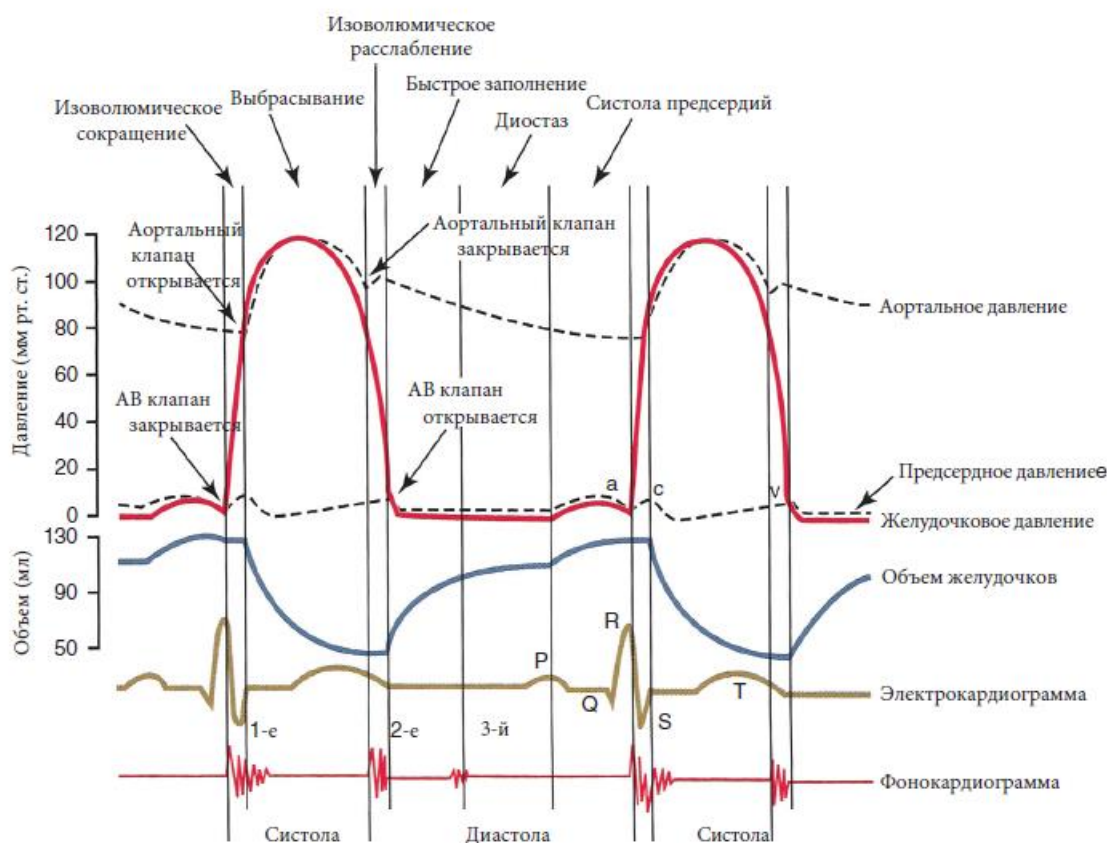


Рисунок 18-3. Сердечный цикл для функции левого желудочка. Изменения аортального давления, предсердного давления и давления в левом желудочке показаны в отличие от изменений объема левого желудочка, показание на электрокардиограмме и слышимых звуков сердца (фонокардиограмма). Источник: Guyton and Hall, 2006. С разрешения Elsevier.

Последовательность изменений артериального давления и объемов в правом предсердии, правом желудочке и легочном стволе аналогична и происходит в одной последовательности, но величина изменений давления в правом желудочке и легочном стволе значительно ниже. Характерные особенности легочного кровообращения рассматриваются в главе 19.

Диастола (дилатация, от греческого dia, отдельно; stello, место или положить) относится к расслаблению камеры сердца непосредственно перед и во время заполнения этой камеры. **Систола** (сокращение, от гр. syn, вместе; stello, место) относится к сокращению камеры сердца, которое вытесняет кровь из камеры. Прилагательные **предсердный** и **желудочковый** могут быть использованы с **диастолой** или **систолой** для описания активности конкретных сердечных камер (например, *предсердная систола* относится к сокращению предсердий на рисунке-3). Однако, когда сердечный цикл делится только на две общие фазы (**диастолу** и **систолю**) без определения камеры, обычно предполагается, что разделение основано на желудочковой активности. Таким образом, когда говорят, что сердце находится в систоле или **систолической фазе** сердечного цикла, обычно понимают, что это относится к желудочковой систоле. (Обратите внимание, что на рисунке 18-3 предсердие сокращается, в то время как желудочек остается расслабленным, т. е. происходит диастола желудочков).

Во время каждого сердечного цикла у всех домашних животных можно услышать два различных сердечных звука, которые обычно описываются как тоны сердца - тук

(первый звук, или S1) и тоны сердца- тук (второй звук, или S2), то есть тук-тук. При прослушивании сердца и легких с помощью стетоскопа (аускультация) первые два сердечных звука разделяются коротким интервалом и следуют более длительной паузой (Рисунок 18-3). Пауза увеличивается с замедлением сердечного ритма, и у некоторых видов можно услышать все четыре сердечных звука. Эти звуки используются клинически для определения нормального сокращения и функции сердечного цикла. Первые два сердечных звука делят сердечный цикл на две фазы: систолу (желудочковую) и диастолу (желудочковую). Первый звук обозначает начало систолы, а второй-начало диастолы (Рисунок 18-3).

Систола

Когда желудочки начинают сокращаться, давление внутри желудочка увеличивается. Почти сразу же давление в каждом желудочке превышает давление в их соответствующих предсердиях, и разница давлений заставляет атриовентрикулярные (АВ) клапаны закрыться. Первый звук сердца связан с закрытием правого и левого АВ клапанов (Рисунок 18-3).

Желудочки продолжают сокращаться и давление продолжает увеличиваться в начале систолы. В момент цикла, когда все четыре сердечных клапана закрыты, все они остаются закрытыми до тех пор, пока давление в желудочках не превысит давление в артериальных сосудах, которые они снабжают (аорта для левого желудочка, а легочный ствол для правого желудочка). Период систолы, в течение которого все клапаны закрыты, является *периодом изоволюметрического сокращения*, так как во время него объем каждого желудочка остается постоянным (Рисунок 18-3).

Когда давление в желудочках превышает давление в соответствующих артериальных сосудах, полулунные клапаны открываются, чтобы обеспечить выброс крови. Нет никакого звука, связанного с открытием полулунных клапанов. За начальной *фазой быстрого выброса* систолы следует фаза пониженного выброса, во время которой падает желудочковое и артериальное давление (Рисунок 18-3).

Эластичность аорты и легочного ствола поддерживает кровяное давление в этих сосудах, даже если желудочки начинают расслабляться. Когда кровяное давление в этих сосудах больше, чем давление в связанных с ними желудочках, перепады давления закрывают полулунные клапаны. Второй звук сердца связан с закрытием аортального и легочного клапанов, и этот звук используется для обозначения конца систолы (желудочковой) и начала диастолы (желудочковой) (Рисунок 18-3).

Ударный объем - это объем крови, выбрасываемой из каждого желудочка в течение одного сердечного цикла. Обычно ударные объемы правого и левого желудочков одинаковы. Если они не равны, то кровь имеет тенденцию накапливаться либо в системном, либо в легочном кровообращении.

Диастола

В начале диастолы как полулунный, так и АВ клапаны закрыты, поэтому начальная фаза называется *изоволюметрическим расслаблением*. Когда желудочковая релаксация достигает точки, когда предсердное кровяное давление превышает желудочковое кровяное давление, перепады давления открывают АВ клапаны. В то время как АВ клапаны закрыты во время систолы и ранней диастолы, кровь продолжает поступать в правое и левое предсердия из системного и легочного кровообращения соответственно. Накопление крови в предсердиях увеличивает предсердное кровяное давление. Когда открываются АВ клапаны, большая часть накопленной крови быстро поступает в желудочки. Большинство желудочковых наполнений происходит в течение этого периода до любого сокращения предсердий (Рисунок 18-3).

Кровь продолжает поступать в предсердия на протяжении всей диастолы, и поскольку АВ клапаны открыты, кровь течет непосредственно через предсердия в желудочки. Как упоминалось ранее, диастола является фазой сердечного цикла, которая удлиняется больше всего при медленном сердечном ритме, поэтому медленные сердечные ритмы обеспечивают длительный период для наполнения желудочков.

Сокращение предсердий (предсердная систола) происходит во время желудочковой диастолы, заставляя дополнительный объем крови поступать в желудочки, но это количество относительно невелико (возможно, 15%) по сравнению с объемом уже в желудочках.

Объем крови в каждом желудочке в конце диастолы составляет **конечно-диастолический объем** (КДО). Во время систолы каждый желудочек выбрасывает только часть своего КДО (Рисунок 18-2), обычно от 40 до 60%. Процент выброшенного КДВ - это **фракция выброса**.

Тоны сердца и шум в сердце

Первый и второй тоны сердца связаны с закрытием клапанов, но считается, что истинными причинами звуков являются турбулентный кровоток и колебания больших сосудов, вызванные закрытием.

Третий и четвертый сердечные звуки могут быть слышны у некоторых лошадей обычной породы и крупного рогатого скота с относительно медленным сердечным ритмом. Третий звук связан с фазой быстрого наполнения желудочков после первоначального открытия АВ клапанов, а четвертый звук связан с сокращениями предсердий (Рисунок 18-2).

Шум в сердце - это общий термин для любого ненормального сердечного звука. Шумы обычно указывают на аномалии или патологии в работе сердечных клапанов. Шумы могут возникать, когда клапан не закрывается полностью (*клапанная недостаточность*) и кровоток идет в неправильном направлении в неправильное время. Шумы могут также возникать, когда клапан не открывается полностью (*клапанный стеноз*) и кровь выталкивается через меньшее, чем обычно, отверстие. *Невинные шумы сердца* - это непатологические звуки, издаваемые кровью, циркулирующей в сердце. Часто они называются “функциональными” или “физиологическими” шумами и часто встречаются в младенчестве и с возрастом исчезают.

Визуализация сердца

Аускультация является важнейшим первым шагом к оценке нормальной функции сердца и легких. Однако визуализация часто используется для получения более детальной оценки. **Рентгенограммы** часто используются для оценки размера сердца и могут быть информативными в визуализации изменений в легких и нормальной заполненности воздухом легочной ткани, особенно если есть аномалия, как жидкость или другая плотная ткань. **Эхокардиография** - это использование ультразвука для визуализации сердца и ее структуры. Это неинвазивная процедура, которая обеспечивает динамические изображения, позволяющие визуализировать структуры в сердце, когда оно сокращается и расслабляется. Это дает гораздо больше информации о работе сердца, чем можно получить с помощью одного статического изображения. Ультразвуковая технология опирается на звуковые волны, поэтому она не является методом выбора для оценки состояния легких. Контрастное вещество также может быть введено в периферическую венозную систему во время рентгенографии или ультразвука для оценки сосудистого потока в камерах сердца или в коронарных сосудах внутри сердечной мышцы.

Электрическая активность сердца

Как и скелетная мышца, сокращение каждой клетки сердечной мышцы требует потенциала действия на клеточной мембране (Рисунок 18-4А), и потенциал действия вызывает высвобождение кальция из внутриклеточных запасов. Кальций связывается с регуляторными белками на тонких нитях, и движение регуляторных белков позволяет взаимодействию между актином и миозином вызвать сокращение (глава 9). Однако, в отличие от скелетной мышцы, каждая клетка сердечной мышцы не иннервируется двигательным нейроном, который отвечает за возникновение начального потенциала действия. В сердце начальный потенциал действия возникает спонтанно в специализированной группе клеток миокарда, расположенных в **синаотриальном узле** (СА узел) сердца (Рисунок 18-5), из которого потенциал действия распространяется вокруг сердца, вызывая сокращение всех клеток сердечной мышцы. Межклеточное распространение в сердце возможно благодаря тому, что вставочные диски обеспечивают электрическую связь между клетками миокарда (см. 1-10С).

Синоатриальный узел и частота сердечных сокращений

На рисунке 18-4В показана серия потенциалов действия из клеток СА узла. Характерной особенностью электрической активности этих клеток является то, что мембранный потенциал покоя нестабилен. Эта нестабильность позволяет клеткам СА узла спонтанно деполяризоваться до порога, где генерируется потенциал действия. СА узел (Рисунок 18-5) называют **кардиостимулятором** сердца, потому что каждый потенциал действия, который спонтанно развивается в СА узле, распространяется вокруг сердца стимулируя потенциалы действия во всех клетках миокарда и вызывает сокращение.

Как симпатические, так и парасимпатические нервы иннервируют СА-узел. Своими действиями на клетки в СА узле симпатические нервы увеличивают скорость спонтанного действия потенциалов, а парасимпатические нервы снижают скорость (Рисунок 18-4Б).

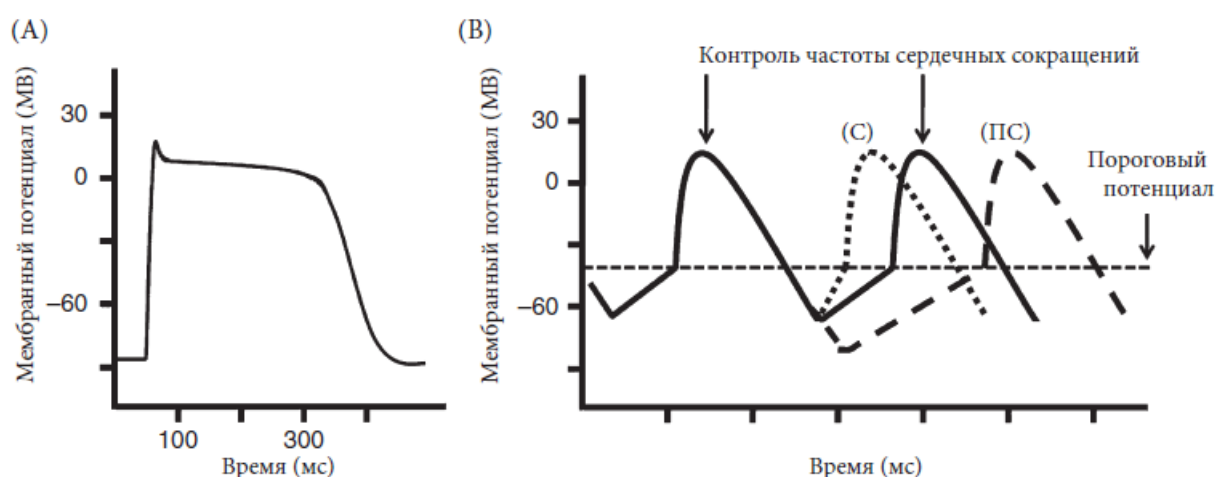


Рисунок 18-4. А) Потенциал действия сократительной клетки сердечной мышцы. Электрически закрытые кальциевые каналы в клеточной мембране открыты во время длительной фазы плато потенциала действия, чтобы позволить ионам кальция проникать из внеклеточной жидкости. Поступающий кальций стимулирует выделение большего количества кальция из саркоплазматического ретикулула. Начальная фаза деполяризации включает электрически закрытые натриевые каналы, а калиевые каналы участвуют в

реполяризации мембраны. В) Четыре потенциала синаатриальной клеточной мембраны и потенциала действия для иллюстрации эффектов симпатической (С) и парасимпатической (ПС) стимуляции на контрольную частоту сердечных сокращений. Симпатическая стимуляция сокращает период времени до следующего потенциального действия для увеличения частоты сердечных сокращений. Парасимпатическая стимуляция продлевает период времени до следующего потенциального действия, способного снизить частоту сердечных сокращений.

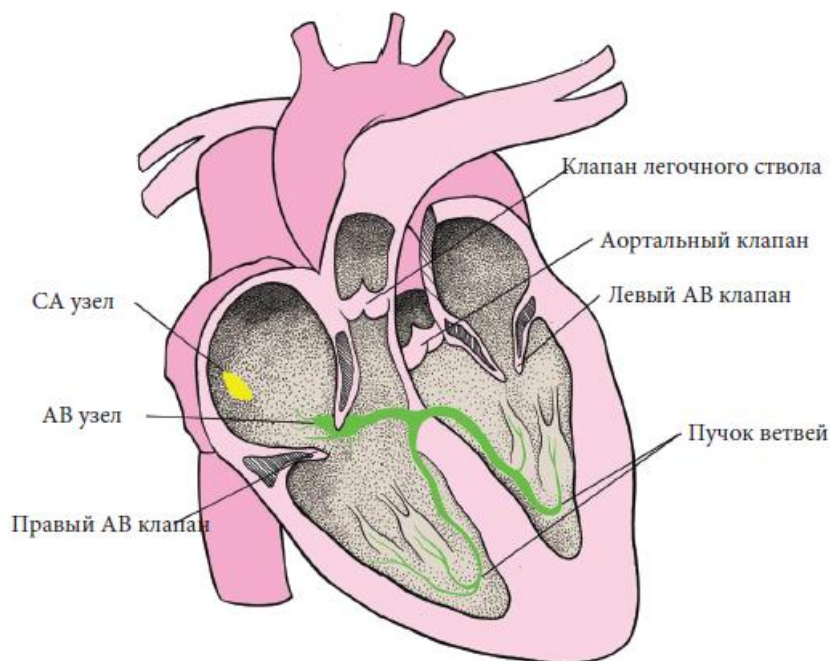


Рисунок 18-5. Импульсная генерация и проводящая система сердца млекопитающих.

Это средство, с помощью которого симпатическая стимуляция увеличивает частоту сердечных сокращений, а парасимпатическая стимуляция уменьшает частоту сердечных сокращений. Парасимпатические нервы непрерывно подавляют СА узел в сердце отдыхающего животного, и это постоянное торможение отвечает за частоту сердечных сокращений в состоянии покоя. Во время легкой физической нагрузки или при волнении, возбуждении парасимпатическое торможение сначала уменьшается, чтобы позволить увеличить частоту сердечных сокращений. При большем волнении, возбуждении или более интенсивной физической нагрузке симпатическая стимуляция усиливается, еще больше увеличивая частоту сердечных сокращений. Хорошо тренированные спортивные животные, как чистокровные скакуны, имеют относительно высокий уровень парасимпатической стимуляции сердца в состоянии покоя.

Атриовентрикулярный узел и другие специализированные кондуктивные (проводящие) клетки в сердце

*Атриовентрикулярный узел (АВ узел) и общий пучок, или пучок Гиса, также являются клетками миокарда специально для проведения потенциалов действия. АВ узел находится в внутрипредсердном перегородке, а общий пучок проходит от АВ узла в желудочек (Рисунок 18-5) через фиброзную соединительную ткань **фиброзного каркаса сердца**. Фиброзный каркас сердца отделяет сердечную мышцу от предсердий и желудочков, поэтому единственная прямая электрическая связь осуществляется через АВ узел и общий пучок. Общий пучок делится на несколько ветвей, которые быстро распространяют*

потенциалы действия по всему желудочку (Рисунок 18-5). Отдельные клетки, составляющие эти ветви, являются **волокнами Пуркинье**.

Клетки АВ узла являются кардиостимуляторными клетками, но они специализированы для проведения потенциалов действия медленнее, чем другие клетки миокарда. Эта характеристика позволяет предсердиям полностью деполяризоваться и сокращаться до того, как АВ узел спонтанно деполяризуется. Потенциалы действия от СА узла деполяризуют узел АВ, который распространяет потенциал действия в желудочки, чтобы стимулировать их сокращение. Сокращение предсердий завершает наполнение желудочков, так что сокращение желудочков может выбросить больший объем. Задержка АВ узла является причиной медленной проводимости через АВ узел. Симпатические и парасимпатические нервы, которые увеличивают и уменьшают скорость проводимости, соответственно, также иннервируют АВ узел.

Электрокардиография (ЭКГ) и аритмии

Электрокардиография - это регистрация электрической активности на поверхности тела, которая отражает электрическую активность в сердце. Регистрирующие электроды размещаются на поверхности тела в определенных местах, и регистрируемая электрическая активность отражает суммированную электрическую активность сердца. Из-за специфичности области тела для размещения электродов закономерности электрической активности, связанные с сердечным циклом, предсказуемы, что позволяет проводить сравнения между животными. **Отведение** представляет собой специфическую комбинацию участков, где записывающие электроды размещены на теле. **Электрокардиограмма (ЭКГ)** - это фактическая запись.

На рисунке 18-6 показана типичная ЭКГ отведения II (или отведения II конечности) у собаки. Основными волнами являются P, Q, R, S и T. Волна P связана с деполяризацией предсердий. Комплекс QRS связан с деполяризацией желудочков, а волна T-с реполяризацией желудочков. Период между волнами P и Q связан с задержкой АВ узла. На типичной записи нормальной собаки волны колеблются от 1 до 2 мВ и от 0,2 до 0,3 с. Различия в форме и размере волн у разных видов обусловлены нормальными различиями в характере проведения потенциалов действия вокруг сердца.

Аритмия - это общий термин для любого нарушения электрической активности сердца, включая частоту, ритм и распространение потенциалов действия вокруг сердца. Некоторые, по-видимому, нормальные, здоровые животные имеют высокую частоту сердечных аритмий в определенных условиях.

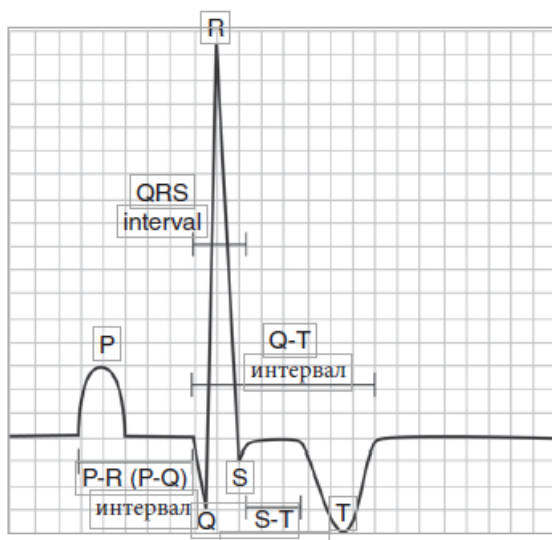


Рисунок 18-6. Типичная собачья электрокардиограмма по отведению II.

Например, довольно часто у скаковых чистокровных лошадей наблюдается явная аномалия проводимости АВ узла в состоянии покоя. Это характеризуется уменьшением или ингибированием проводимости потенциалов действия через АВ узел. Они исчезают при выполнении физических упражнений. Вероятной причиной является относительно высокий парасимпатический нейронный ввод в сердце в состоянии покоя, который ослабляет проводимость АВ узла. Относительно высокий парасимпатический ввод обычно снижается при физической нагрузке.

Сердечный выброс и его регуляция

Сердечный выброс (СВ) - это объем крови, перекачиваемой желудочком сердца в свой сосуд в единицу времени, и он является продуктом частоты сердечных сокращений (ЧСС) и ударного объема (УО): $СВ = ЧСС \times УО$. Значения СВ относятся к выходу одного желудочка, но выходы правого и левого желудочков должны быть равны. Регулирование ЧСС осуществляется через регуляцию вегетативной нервной системы СА узла, как ранее описывали, и это одно из средств, с помощью которого регулируется СВ. Однако, УО, другой определяющий фактор СВ, также подлежит изменению и регулированию. Два основных фактора, которые могут изменить СВ являются наполнение желудочков и сократительная способность сердца.

Наполнение желудочков и ударный объем

Рисунок 18-7 иллюстрирует связь между КДО и УО последующего сокращения желудочков. УО увеличивается по мере увеличения КДО до получения оптимального КДО. После этого дальнейшее увеличение КДО связано с уменьшением УО. Клеточная основа данной связи до конца не изучена, но растяжение сердечной мышцы, по-видимому, вызывает изменения в физическом соотношении между тонкими и толстыми нитями и в средстве регуляторных белков к ионам кальция. Эти изменения связаны с более сильными сокращениями, пока мышца не будет перенапряжена. Связь между растяжением сердечной мышцы и силой сокращения известна как **кривая Фрэнка-Старлинга** или закон сердца Фрэнка-Старлинга. У нормальных животных в состоянии покоя кривая Фрэнка-Старлинга менее оптимальна, поэтому увеличение КДО может привести к увеличению УО и СВ.

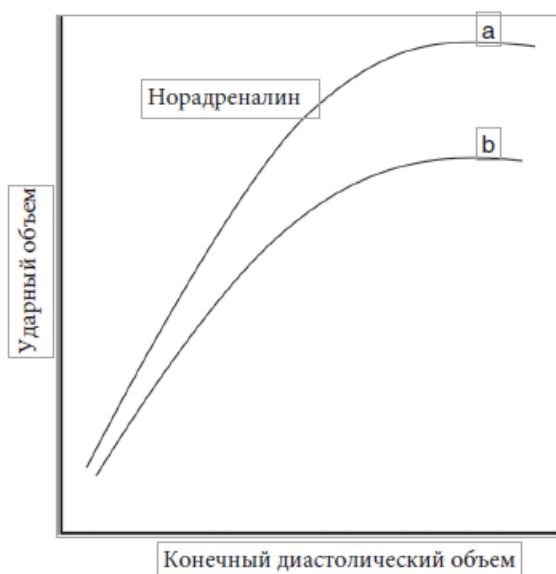


Рисунок 18-7. Соотношение между конечным диастолическим объемом (КДО) и ударным объемом (УО) в нормальном сердце с (а) и без (б) симпатической стимуляции.

Наполнение желудочков зависит от давления наполнения (кровенного давления в венах и сердечных предсердиях, которое заставляет кровь поступать в желудочки), времени наполнения и податливости желудочков (легкости, с которой желудочек расслабляется во время наполнения). Давление наполнения, в свою очередь, зависит от объема крови и сужения гладкой мускулатуры в венах (веноконстрикция). Увеличение объема крови или венконстрикция имеет тенденцию к увеличению давления наполнения и КДО. Медленная частота сердечных сокращений обеспечивает больше времени для наполнения и, как правило, увеличивает КДО. Снижение податливости желудочков, как правило, уменьшает наполнение желудочков, так как требуется высокое давление для расширения желудочка во время наполнения.

Предзагрузка сердца - это сила, действующая на сердечную мышцу перед сокращением, и одним из ее показателей является величина, на которую сердечная мышца растягивается перед сокращением. У интактных животных для показателя предварительной нагрузки используют давление наполнения желудочков и ЭДВ.

Для того чтобы во время систолы из желудочка вытекала кровь, давление в желудочке должно превышать давление в сосудистой системе по другую сторону полулунных клапанов. Нагрузка, испытываемая желудочком во время сокращения, является **постнагрузкой**, и среднее давление в системе является основным фактором способствующий постнагрузке. Вместе преднагрузка и постнагрузка создают работу, которую сердце должно выполнять с каждым сердечным циклом.

Сердечная сократимость и ударный объем

Сила сокращения, создаваемая отдельными клетками миокарда, также может быть изменена с помощью механизма, который не зависит от длины, на которую сердечная мышца растягивается перед сокращением. Это явление представляет собой изменение **сердечной сократимости**; обычно оно возникает в результате прямого воздействия на клетки миокарда гормона, нейромедиатора или лекарственного средства. Агенты, которые могут вызвать изменения в сердечной сократимости, являются **инотропами** (инотропными препаратами).

Норэпинефрин и адреналин являются **положительными инотропами**, потому что оба увеличивают сердечную сократительную способность. Норэпинефрин и адреналин оба связываются с β -адренорецепторами на клетках миокарда, и после этого связывания оба вызывают увеличение доступности внутриклеточного кальция в стимулированных клетках миокарда. Повышенное содержание кальция, а также другие изменения внутриклеточного метаболизма, вызванные стимуляцией β -адренорецепторов, способствуют увеличению силы сокращения. Другие инотропы используют различные мембранные рецепторы, но внутриклеточные случаи обычно включают доступность кальция или средство внутриклеточных белков к кальцию.

Показателем сократительной способности миокарда в интактном сердце является процент КДО, который выбрасывается во время систолы желудочков (то есть **фракция выброса**). Типичное значение фракции выброса у животного в состоянии покоя составляет 40%. При симпатической стимуляции этот показатель возрастает (Рисунок 18-7), в то время как при первичных заболеваниях сердца он может снижаться до 15-20%.

Строение и функция кровеносных сосудов

Микроскопическое строение кровеносных сосудов

Однослойная эндотелия, простой плоский эпителий, покрывает все сосуды. Капилляры по существу являются эндотелиальными трубками (Рисунок 18-8), но они заметно различаются между собой по межклеточным соединениям и структурой отдельных эндотелиальных клеток. Плотные соединения соединяют эндотелиальные клетки некоторых капилляров, и это образует относительно непроницаемый слой для нерастворимых в липидах частиц. Другие капилляры кажутся довольно пористыми из-за отверстий в самих эндотелиальных клетках, и они обнаруживаются там, где происходят высокие скорости капиллярного обмена.

Стенка с тремя слоями, или оболочками, характеризует все типы вен и артерий. От внутреннего к внешнему эти слои представляют собой **внутреннюю оболочку** (интима), **среднюю оболочку** и **внешнюю оболочку** (адвентиция) (Рисунок 18-8). Внутренняя оболочка состоит из выстилающего эндотелия, субэндотелиального слоя, состоящего преимущественно из соединительной ткани, и в некоторых случаях **внутренней эластической мембраны**. Внутренняя эластичная мембрана состоит из эластина и особенно заметна в крупных артериях.

Средняя оболочка всех вен и артерий содержит гладкую мышцу. Артерии имеют гораздо более толстую среднюю оболочку, чем вены соответствующего размера, и эта характеристика может быть использована для дифференциации двух типов сосудов.

Эластические артерии - это особый тип артерий, оболочка которых содержит концентрические эластические пластинки. Эластические свойства этого типа артерий позволяют расширять и сокращать сосуды во время различных фаз сердечного цикла. Аорта - это эластичная артерия, которая расширяется, чтобы увеличить свой объем во время желудочковой систолы, а затем восстанавливается во время желудочковой диастолы для поддержания относительно высокого артериального давления. Артерии, средняя оболочка которых состоит преимущественно из гладких мышц, являются **мышечными артериями**. **Внешняя эластичная мембрана** - это самый внешний слой среды оболочки, но ее часто трудно увидеть под световой микроскопии. **Артериолы**, самые маленькие из артерий, находятся там, где артерии впадают в разветвленную капиллярную сеть.

Некоторые вены, и особенно те, что находятся в конечностях ниже уровня сердца, имеют лоскутообразные клапаны, которые состоят из складок внутренней оболочки. Складка образует чашеобразный карман, свободный край которого направлен к сердцу (Рисунок 18-8). Эти односторонние клапаны способствуют притоку венозной крови к сердцу, когда вена сжимается.

Функция кровеносных сосудов

Артериальная сторона кровообращения обеспечивает готовый приток крови под относительно высоким гидростатическим давлением. В результате их относительно толстых стенок артерии не очень податливы (т. е. не растягиваются легко при повышении давления), поэтому артериальное давление остается высоким, когда сердце перекачивает кровь в артерии. Артериолы в конце разветвляющейся артериальной сети функционируют как клапаны включения-выключения, регулирующие скорость кровотока из артерий в капиллярные сети. **Симпатические сосудосуживающие нервы** иннервируют гладкую мышцу в стенке большинства артериол, и это один из механизмов, с помощью которого регулируется кровоток. Однако степень сужения артериолярной гладкой мышцы также регулируется большим количеством **вазоактивных** препаратов, некоторые из которых

вырабатываются локально (паракрин), а некоторые поступают через системный кровоток. Паракринные препараты (например, молочная кислота, углекислый газ и аденозин) обычно являются сосудорасширяющими средствами; они увеличивают приток крови к местному участку. Продукция этих препаратов увеличивается, когда метаболизм клетками в локальной области увеличивается, обеспечивая средство для соответствия скорости метаболизма с кровотоком. То есть увеличение метаболизма приводит к увеличению кровотока. Процесс, посредством которого местные механизмы регулируют местный кровоток, называется *ауторегуляцией*.

Капилляры являются местом обмена между кровью и интерстициальной жидкостью, которая заполняет все клетки. В большинстве случаев этот обмен происходит путем простой диффузии (т. е. вещества движутся вниз по градиенту своей концентрации).

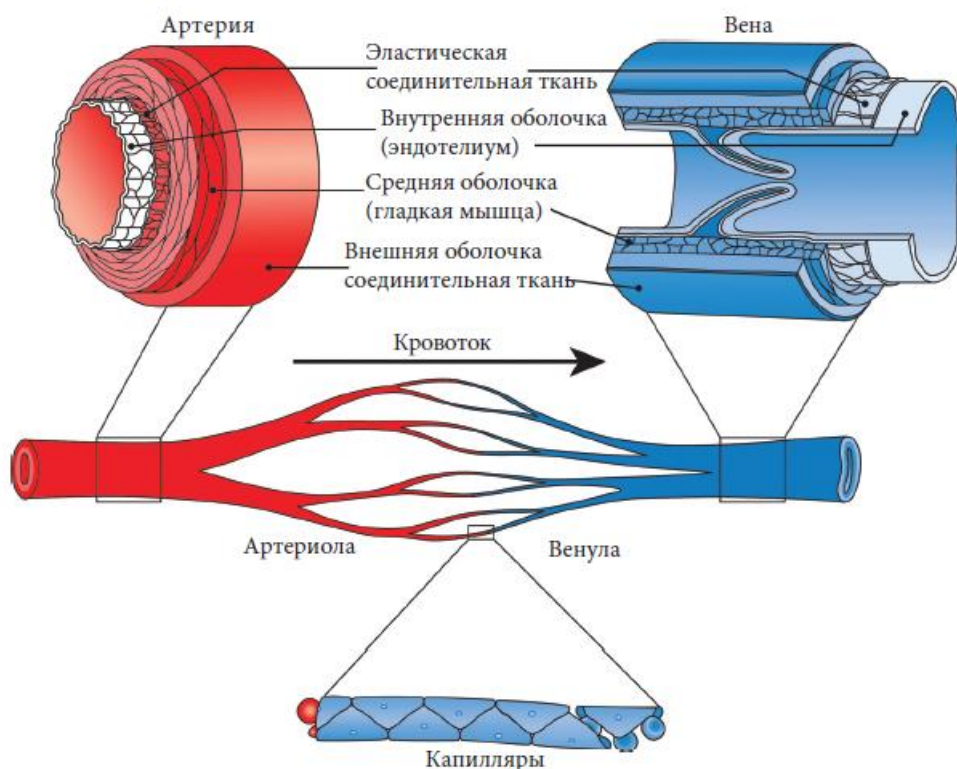


Рисунок 18-8. Разрез мелких кровеносных сосудов и строение их стенок. Также показан венозный клапан. Источник: адаптировано по материалам Cohen and Wood, 2000.

Газы (кислород и углекислый газ) и другие растворимые в липидах вещества свободно распространяются через стенки капилляров, но вещества, которые не являются растворимыми в липидах, такие как глюкоза, должны диффундировать через поры в стенке капилляра. Обмен посредством распространения не обязательно требует движения жидкости между капилляром и межтканевым пространством. Кислород, например, может распространиться вниз по градиенту концентрации из плазмы в метаболизирующие клетки, когда кровь течет в капилляре мимо клеток. Как было сказано ранее, скорость капиллярного обмена в первую очередь определяется скоростью кровотока в капиллярах. В тканях в состоянии покоя кровоток занимает лишь небольшой процент от общего количества капилляров в любой момент времени. По мере увеличения метаболизма и кровотока увеличивается процент перфузируемых капилляров.

Как правило, существует небольшая чистая потеря жидкости из плазмы, поскольку она течет через большинство капиллярных сетей. Эта жидкость восстанавливается через лимфатические узлы и в конечном итоге возвращается в кровь, где лимфа поступает в

крупные вены вблизи сердца. Небольшое количество белков плазмы также теряется из капилляров и возвращается через лимфу.

Силы, управляющие движением жидкости на капиллярном уровне, важны клинически, поскольку дисбаланс этих сил способствует **отеку**, аномальному количеству или скоплению жидкости в интерстициальном пространстве. Кровяное давление в капилляре является основным фактором, который выталкивает жидкость из капилляра в интерстициальное пространство. Основной силой, удерживающей жидкость в капиллярах, является **эффективная осмотическая сила** (давление), создаваемая белками плазмы, в первую очередь альбумином (Рисунок 18-9). Это давление также называют **онкотическим давлением**. Белки плазмы создают эффективную осмотическую силу (давление), поскольку концентрация белка в интерстициальной жидкости значительно ниже, чем в плазме. На артериальном конце капилляра кровяное давление выше, чем онкотическое давление, поэтому часть жидкости теряется из капилляра, в то время как на венозном конце капилляра онкотическое давление выше, поэтому часть жидкости перемещается в капилляр (Рисунок 18-9). Небольшой дисбаланс между потерей жидкости и приростом жидкости капиллярами приводит к чистой потере и обеспечивает жидкость для образования лимфы (Рисунок 18-9).

Подобно артериям, вены имеют гладкие мышцы в своих стенках, но стенки вен гораздо тоньше и более податливы. Анатомически венозная система также характеризуется рядом односторонних клапанов, которые предотвращают обратный приток крови к капиллярам. Податливость венозных сосудов допускает относительно большие изменения объема крови в венах при минимальных изменениях венозного кровяного давления. Таким образом, венозная сторона кровообращения функционирует как резервуар низкого давления крови и также считается емкостными сосудами. Сужение венозной гладкой мышцы способствует увеличению притока крови обратно к сердцу и повышению давления наполнения сердца. Это способствует увеличению сердечного выброса и способности перфузировать капилляры для обмена.

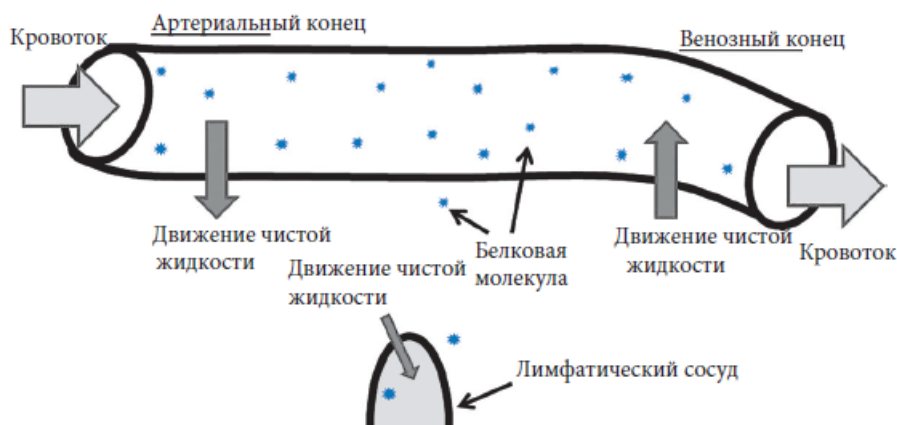


Рисунок 18-9. Движения микрососудистой жидкости. Стрелки указывают направление движения чистой жидкости. Обратите внимание на разницу в относительных количествах белковых молекул в плазме и интерстициальной жидкости. Интерстициальная жидкость с белком перемещается в лимфатические узлы, образуя лимфу.

Регуляция артериального давления и объема крови

Артериальное давление - это функция сердечного выброса (СВ) и **общего периферического сосудистого сопротивления** (ОПСС), обычно записываемая как $САД = СВ \times ОПСС$, где САД-среднее артериальное давление. Чтобы понять основу данной

функции, вспомним, что артерии относительно неподатливы и функционируют как резервуар крови под давлением. Давление зависит от количества крови, закачиваемой в резервуар (СВ), и скорости, с которой кровь может вытекать из резервуара (Рисунок 18-10). Напомним также, что сопротивление артериол, которые вносят наибольший вклад в общее сосудистое сопротивление, регулирует скорость оттока крови из артерий. Таким образом, уровень сердечной функции и степень артериолярного сужения являются двумя детерминантами САД. Изменения в САД могут быть вызваны изменениями сердечной функции, степенью артериолярного сужения или некоторой комбинацией этих детерминант. Любой химический регулятор (например, гормональный или паракринный препарат) или нервный рефлекс, влияющий на сердечную деятельность или гладкую мускулатуру артериол, может изменять кровяное давление. Большое количество терапевтических препаратов, используемых для лечения высокого кровяного давления у людей и животных, и различные механизмы, с помощью которых эти препараты оказывают свое действие, иллюстрируют разнообразие факторов, которые могут изменить кровяное давление.

У нормальных животных объем крови и артериальное давление напрямую связаны и зависимы. Увеличение или уменьшение объема крови, как правило, приводит к аналогичным изменениям сердечного выброса и, следовательно, артериального давления. В свете этой связи и цели биологических систем по поддержанию гомеостаза вполне предсказуемо, что снижение кровяного давления вызывает физиологические реакции, направленные на увеличение объема крови, а повышение кровяного давления вызывает реакции, направленные на уменьшение объема крови. Органы, ответственные в первую очередь за изменение объема крови - это почки. Таким образом, регуляция объема крови почками является одним из факторов в конечном определении артериального давления. Многие химические вещества и нервные рефлекс, регулирующие среднее артериальное давление, воздействуя на сердце и кровеносные сосуды, также влияют на способность почек регулировать объем крови, изменяя скорость образования мочи.

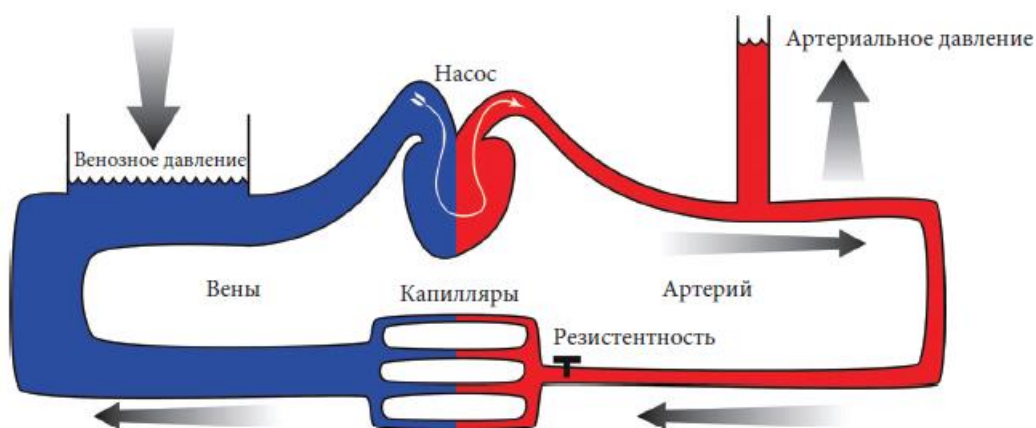


Рисунок 18-10. Упрощенная модель системы кровообращения с насосом, питающим сосуды низкого давления (артерии), выключенными клапанными сосудами, регулирующими отток из артерий (артериол), и сосудами низкого давления (вены), возвращающими жидкость в насос. Высота столбиков жидкости в артериях и венах указывает на относительное давление в этих сосудах. Наполнение насоса частично зависит от венозного давления.

В данной главе рассматриваются только некоторые из основных регуляторов артериального давления и объема крови, и в дидактических целях мы будем классифицировать их как нейронные рефлексы, циркулирующие (гуморальные) агенты и паракринные (местного производства) агенты. Такие классификации требуют обобщений, и существует много тонких взаимодействий между этими классами, которые не будут рассмотрены данной главе.

Нервные рефлексы

Артериальные барорецепторные рефлексы - это нервные рефлексы, в первую очередь ответственными за краткосрочную или непосредственную регуляцию артериального давления. Нервные рецепторы в аорте и сонных артериях реагируют на изменения артериального давления в этих сосудах, и эта информация передается рефлекторным центрам в стволе головного мозга. Эфферентными нервами для этих рефлексов являются **вегетативные нервы** к сердцу и **симпатические сосудосуживающие нервы** к артериолам и венам. Снижение артериального давления способствуют регулировку этих эфферентных нервов, тем самым увеличивая частоты сердечных сокращений, повышения сократительной способности сердца и стимулирования артериолярной вазоконстрикции и венозной констрикции. Общий эффект имеет тенденцию увеличивать как СВ, так и ОПСС, так что кровяное давление может быть восстановлено до своего первоначального уровня. Повышение артериального давления выше первоначального уровня должно вызвать снижение сердечной активности и расслабление сосудов. Подавление сосудосуживающих и веносуживающих нервов является механизмом, посредством которого рефлекс позволяет расслабить гладкую мышцу сосудов.

Нервные рецепторы в предсердиях сердца реагируют на изменение объема крови, заполняющей предсердия, и афферентная информация от этих рецепторов передается в рефлекторные центры ствола мозга. Первичными эфферентами, участвующими в этих рефлексах, являются симпатические нервы почек. Увеличение наполнения предсердий приводит к уменьшению стимуляции симпатических нервов почек, и это позволяет увеличить экскрецию с мочой хлорида натрия и воды. Первичными эфферентами, участвующими в этих рефлексах, являются симпатические нервы почек. Увеличение наполнения предсердий приводит к снижению стимуляции симпатических нервов почек, и это позволяет увеличить экскрецию с мочой хлорида натрия и воды. Это приводит к уменьшению объема крови и, следовательно, сердечного наполнения, сердечного выброса и кровяного давления. Сокращение наполнения предсердий приводит к увеличению симпатической нервной активности почек. Этот рефлекс также влияет на секрецию ренина из почек (тема раскрывается в нижеследующем разделе).

Гуморальные агенты

Ренин - это фермент, выделяемый почками, и его высвобождение частично регулируется симпатической нервной активностью почек и артериальным давлением в сосудах, перфузирующих почки. Повышение активности симпатических нервов почек и/или снижение артериального давления в почках вызывают увеличение секреции ренина (Рисунок 18-11). Ренин действует на белковый субстрат плазмы и образует пептид, ангиотензина I, которого фермент преобразует в **ангиотензин II**. Ангиотензин II сужает гладкую мышцу сосудов, поэтому он имеет тенденцию повышать ОПСС и артериальное давление. Ангиотензин II также уменьшает потерю с мочой хлорида натрия и воды, воздействуя на каналы в почках и способствуя высвобождению **альдостерона** из коры надпочечников. Общий биологический эффект ангиотензина II заключается в повышении артериального давления и объема крови.



Рисунок 18-11. Реакция ренин-ангиотензин-альдостероновой системы на гиповолемию и гипотензию. Источник: адаптировано из Reese, 2015.

В состоянии покоя уровни адреналина и норадреналин в плазме относительно низкие, поэтому их влияние на сердечную функцию и гладкую мышцу сосудов относительно незначительно. Однако, уровни плазмы могут значительно увеличиться у животных в состоянии сильного стресса или в ответ на серьезное снижение артериального давления или объема крови. В этих условиях циркулирующие адреналин и норадреналин способствуют повышению сердечной функции и сужению гладкой мускулатуры сосудов.

Предсердные натрийуретические пептиды (ПНП) высвобождаются из предсердий сердца в ответ на увеличение объема крови и наполнения предсердий. ПНП способствуют увеличению экскреции с мочой натрия и воды путем прямого воздействия на каналцы в почках. ПНП также уменьшают ОПСС путем расслабления гладкой мышцы артериоларных сосудов, которая была сужена сосудосуживающими агентами.

Паракринные агенты

Эндотелиальные клетки, выстилающие многие кровеносные сосуды, производят и высвобождают **оксид азота** - местный вазодилататор. Высвобождение оксида азота эндотелиальными клетками регулируется различными агентами, и важность его общей роли в регуляции ОПСС у нормальных животных является спорной. Бактериальные эндотоксины - это липополисахаридные компоненты бактериальной клеточной стенки, которые высвобождаются при лизировании клетки. Эти эндотоксины стимулируют макрофаги по всему телу животного производить и выделять необычно большое количество оксида азота. Общее перепроизводство оксида азота вызывает широкое расширение сосудов и резкое падение артериального давления. Эти сердечно-сосудистые изменения являются частью клинического синдрома, *эндотоксического* или *септического шока*.

Эндотелиальные клетки также выделяют пептид, **эндотелин**, который сужает сосудистую гладкую мышцу артериол. Как и в случае с оксидом азота, известно, что различные агенты (например, ангиотензин II и норадреналин) стимулируют

высвобождение эндотелина. Интересно, что циркулирующие вазоконстрикторы имеют тенденцию увеличивать высвобождение этого местного вазоконстриктора.

Сердечно-сосудистая функция при физической нагрузке и гиповолемии.

Увеличение сердечного выброса и скорости притока крови к скелетным мышцам необходимо во время физических упражнений для удовлетворения повышенных метаболических потребностей активной скелетной мышцы. Некоторые из сердечно-сосудистых изменений во время тренировки являются усвоенными реакциями или поведенческими реакциями, которые начинаются непосредственно перед или в начале тренировки. Они, предположительно, инициируются корой головного мозга, вовлекают вегетативные нервы и включают повышенную частоту сердечных сокращений и расширение сосудов артериол, снабжающих скелетную мышцу. Повышенный уровень циркулирующего адреналина также может способствовать этим изменениям. После начала тренировки соответствующая вазодилатация артериол, снабжающих активные скелетные мышцы, в основном поддерживается местными метаболитами, вырабатываемыми активными мышцами. Как правило, повышение сердечной функции больше, чем степень вазодилатации, поэтому артериальное давление повышается незначительно. Сосудистое сопротивление увеличивается в других органах, метаболизм которых не усиливается во время физической нагрузки, и это препятствует увеличению притока крови к этим органам. Во время физической нагрузки повышенный сердечный выброс (увеличение частоты сердечных сокращений и сократительной способности) поддерживается симпатической стимуляцией сердца. Эта симпатическая стимуляция поддерживается главным образом механизмами, возникающими в коре головного мозга, и рефlekсами, основанными на афферентной информации, возникающей в тренирующейся скелетной мышце.

Гиповолемия является аномально уменьшенным объемом циркулирующей жидкости (то есть объемом крови). Это может произойти быстро, в результате кровоизлияния, или медленно, в результате обезвоживания.

Уменьшение объема крови приводит к снижению давления наполнения сердца и наполнения желудочков (то есть к уменьшению конечного диастолического объема). Без адекватного наполнения УО падает, и поэтому сердечный выброс может быть недостаточным для поддержания капиллярной перфузии во всем организме. Резкое снижение сердечного выброса резко снижает кровяное давление, вызывая сильную реакцию барорецепторного рефlekса. Ускоренное сердцебиение является частью этой реакции. Снижение сердечного выброса и интенсивная периферическая вазоконстрикция в результате рефlekторной реакции способствуют характерному побелению слизистых оболочек. Снижение УО является основной причиной ослабления пульса.

Дыхательная система

Верхние дыхательные пути

Нос
Околоносовые пазухи
Глотка
Гортань
Трахея и бронхи

Грудная клетка

Легкие
Плевра

Физиология дыхания

Вентиляция
Газообмен
Транспорт газа в крови
Контроль вентиляции

Цели обучения

- Определить и дать описание терминов данной главы, выделенных *жирным курсивом*
- Наблюдать за поступлением воздуха при вдохе во внешнюю ноздрю, пока не достигнет альвеол, описать анатомию и сравнить различия между различными домашними животными. Определить основные околоносовые пазухи и их расположение.
- Нарисовать схему и/или описать анатомию гортани и объяснить ее роль в защите дыхательных путей; определить нервы, которые производят движение гортанных хрящей.
- Описать расположение плевры в грудной полости, указывая наименование ее различных частей и описывая ее роль в создании потенциального пространства.
- Составить диаграмму транспульмонального давления, плеврального давления и альвеолярного давления во время вдоха и выдоха. Когда воздух полностью выходит из легких?
- Описать факторы, определяющие газообмен в легких и тканях.
- Обсудить контроль вентиляции. Объяснить как гипервентиляция может привести к апноэ.

Кислород является жизненно необходимым условием и важной потребностью животных. Животное может прожить несколько дней без воды или несколько недель без пищи, но жизнь без кислорода измеряется минутами. Доставка кислорода и выделение углекислого газа (продукта клеточного дыхания) являются двумя основными функциями дыхательной системы. Процессы, связанные с функциями выделения газа, включают вентиляцию (движение воздуха в легкие и из легких), газообмен между воздухом и кровью в легких, транспорт газов кровью и газообмен между кровью и клетками на уровне тканей. Вторичные функции дыхательной системы включают в себя помощь в регуляции pH жидкостей организма, помощь в контроле температуры и фонацию (звукоизвлечение).

Роль дыхательной системы в регуляции pH крови и других жидкостей организма тесно связана со способностью дыхательной системы удалять углекислый газ (CO₂).

Изменения в CO₂ и pH тесно связаны из-за химической реакции, показанной в уравнении ниже. Ионы водорода (H⁺), образующиеся в результате сочетания CO₂ и воды, помогают определить кислотность (и, следовательно, pH) крови. H₂O + CO₂ ↔ H⁺ + HCO₃⁻ если углекислый газ накапливается в крови, потому что дыхательная система не может удалить его, pH крови падает; это респираторный ацидоз. pH крови повышается, если дыхательная система удаляет больше углекислого газа, чем это необходимо, и уровень углекислого газа в крови ниже нормы; это респираторный алкалоз.



Если углекислый газ накапливается в крови, из-за того, что дыхательная система не может удалить его, уровень pH крови падает; это **респираторный ацидоз**. pH крови повышается, если дыхательная система удаляет больше углекислого газа, чем это необходимо, и уровень углекислого газа в крови ниже нормы; это респираторный алкалоз.

Верхние дыхательные пути

Носовая часть

Носовая часть домашних животных состоит из частей лица, роstralные к глазам и дорсальные ко рту. **Наружные ноздри** - это наружные отверстия дыхательных путей (Рисунок 19-1). Их размер и форма, достаточно разные среди домашних сельскохозяйственных животных, в значительной степени определяются **хрящами носа**, которые образуют самый роstralный конец дыхательных путей. В дополнение к этим гиалиновым хрящам, свинья также обладает **роstralной костью** в кончике своего плоского, похожего на диск носа. Предположительно, это адаптация к укореняющимся привычкам свиньи.

Боковая сторона носа покрыта типичной волосистой кожей, которая содержит как сальные, так и потовые железы. Безволосая часть самых роstralных частей носа у домашних животных, кроме лошадей, не содержит сальных желез, но имеет многочисленные потовые железы, которые помогают поддерживать область вокруг ноздрей влажной. Эта часть у овец и коз **мочка носа, плоский роstralный** у свиней и **носогубная плоскость** у коров. Бороздки и выпуклости в пластине являются достаточно отличительными, чтобы позволить использовать отпечатки носа для положительной индивидуальной идентификации, подобно отпечаткам пальцев человека.

Нос у лошадей не плоский, вместо этого он покрыт короткими тонкими волосками. Боковая стенка лошадиной внешней ноздри гибкая, позволяющая иметь огромный диапазон диаметров. Во время нагрузки боковая стенка расширяется, создавая более широкий, более низкий канал сопротивления для движения воздуха. В этом ноздре способствует наличие короткого тупикового дивертикула, расположенного сбоку от истинной полости носа. Эта "**ложная ноздря**" (дивертикул носа), вероятно, является конструкцией, которая способствует пассивному расширению ноздрей во время интенсивной вентиляции.

Носовая полость отделена от полости рта твердым и мягким небом и разделена на две изолированные половины средней **носовой перегородкой**. Роstralная часть перегородки хрящевая, тогда как наиболее каудальная часть образована частично костной пластинкой. Каждая половина носовой полости сообщается с ноздрей той же стороны роstralно и с глоткой каудально через костные отверстия, **хоаны** (хвостовые нары).

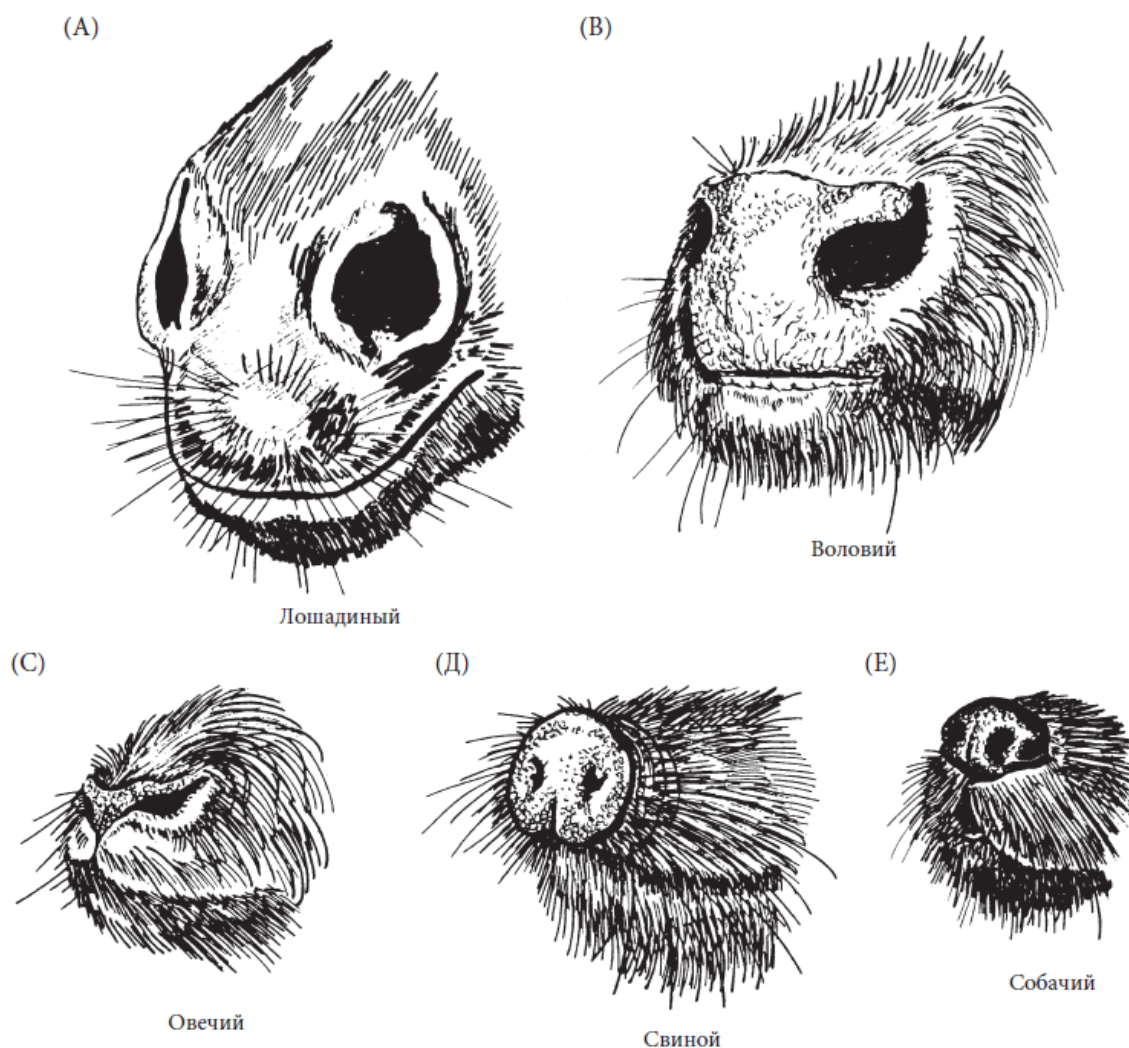


Рисунок 19-1. Наружные ноздри различных видов. У лошади (А) отсутствует плоскость, вместо этого ее нос покрыт тонкой шерстью. У быка (В) имеется носогубная плоскость, а у мелких жвачных (С) и собак (Е) – мочка носа. Внешний вид нос свиньи (Д) имеет ростральную плоскость, которая поддерживается ростральной костью.

Носовая полость выстлана слизистой оболочкой, которая покрывает ряд спиралевидных **раковин** (турбинных костей), образующиеся из костей боковой стенки (Рисунок 19-2 и 19-3). Две главные раковины (**дорсальная раковина** и **вентральная раковина**) занимают ростральную часть носовой полости; каудальные части заполнены **решетчатыми раковинами**. Сосудистая слизистая оболочка, покрывающая эти раковины, помогает согреть и увлажнить вдыхаемый воздух. Слизистая оболочка, окружающая решетчатые раковины, - это **обонятельный эпителий**. Он содержит сенсорные окончания обонятельного нерва, который опосредует обоняние (Глава 12).

Фактическое воздушное пространство каждой половины носовой полости разделено раковинами на продольно расположенные носовые проходы (Рисунок 19-2 и 19-3). **Дорсальный носовой проход** находится между дорсальной раковиной и крышей носовой полости. **Средний носовой проход** находится между двумя раковинами. **Вентральный (передний) носовой проход** находится между вентральной раковиной и дном носовой полости. **Общий носовой проход** лежит между другими и примыкает к носовой перегородке. Назогастральную трубку, введенную через ноздри в полость носа и поступающую в пищевод для введения лекарственных средств, направляют в пространство, являющееся соединением общего и вентрального носовых проходов.

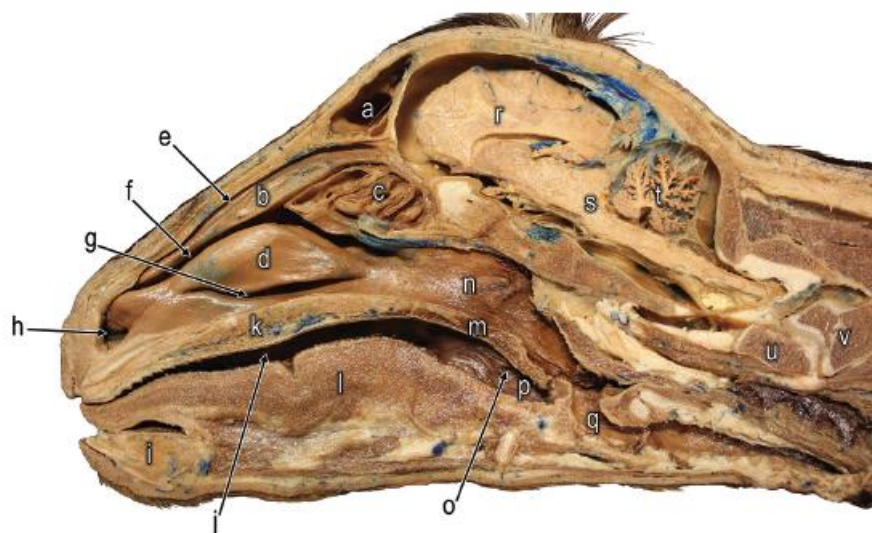


Рисунок 19-2. Средний участок козьей головки без носовой перегородки. а-лобная пазуха; б-дорсальная носовая раковина; с-решетчатая раковина; d-вентральная носовая раковина; е-дорсальный носовой проход; f-средний носовой проход; g- вентральный носовой проход; н-преддверие носа; і-нижняя челюсть; j-полость рта; к-твёрдое небо; l-язык; m-мягкое небо; n-носоглотка; о, крипты миндалин; р-ротоглотка; q-преддверие гортани; r-головной мозг; s-ствол мозга; t-мозжечок; u-позвонок; v-шейный позвонок.

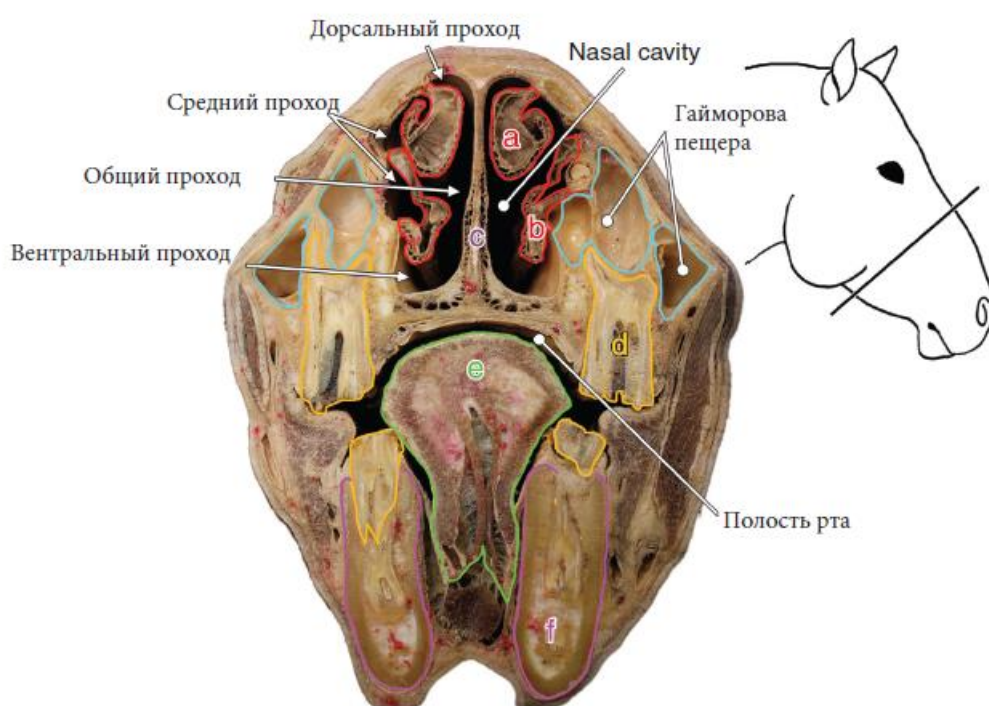


Рисунок 19-3. Поперечный разрез через морду лошади: а - дорсальная носовая раковина; b - вентральная носовая раковина; с - носовая перегородка; d - щечный зуб; е - язык; f - нижняя челюсть.

Околоносовые пазухи

Многие кости черепа содержат заполненные воздухом полости, **околоносовые пазухи**, которые сообщаются с полостью носа. Эти пазухи, вероятно, обеспечивают некоторую защиту и изоляцию головы, а также позволяют использовать большие, расширенные области черепа (для прикрепления мышц), не вызывая слишком тяжелого веса для черепа. Хотя существуют некоторые видовые различия, все сельскохозяйственные животные имеют **верхнечелюстные, лобные, клиновидные и небные кости** в пределах одноименных костей (Рисунок 19-4).

У лошадей большинство зубов верхней щеки выступают в верхнечелюстную пазуху, которая может быть инфицирована больными зубами (см. Рисунок 20-3). Особенно емка лобная пазуха. У рогатого скота расширение лобной пазухи, **роговое выпячивание**, хорошо проникает в костную сердцевину рога (см. Рисунок 14-7). Удаление рогов у животных старше 3 или 4 месяцев обычно обнажает внутреннюю часть лобной пазухи и предрасполагает ее к инфекции.

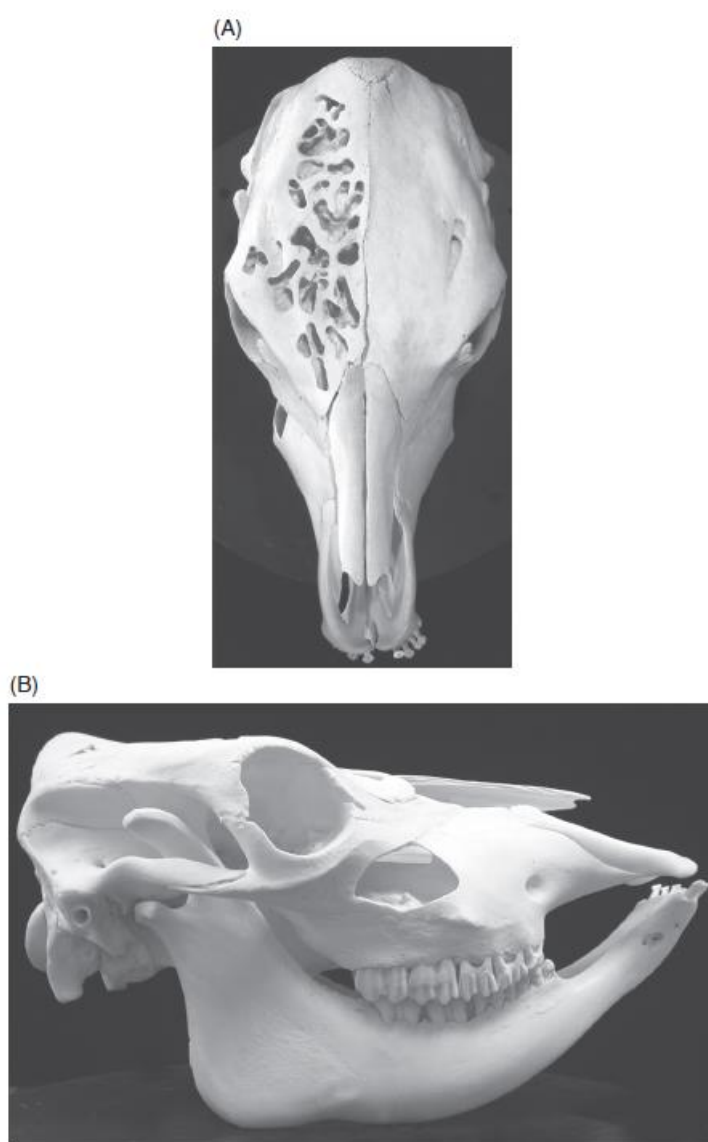


Рисунок 19-4. Околоносовые пазухи быка продемонстрированы лепкой костей. А) Лобная пазуха. В) верхнечелюстная пазуха

Глотка

Глотка - это проводник мягких тканей, общий как для пищи, так и для воздуха, расположена каудальнее полости рта и носа. Глотка делится на области и называются именем других пространств, расположенные ближе: **носоглотка** каудальная к хоанам, **ротоглотка** каудальная ко рту, и **гортаноглотка** окружает гортань (Рисунок 19-2). Пищевые продукты и жидкости направляются в пищевод из полости рта (и наоборот во время жевания) с скоординированным движением мышц глотки и гортани, что исключает эти вещества из дыхательных путей.

Гортань

Гортань является проводником к входу в трахею. Он поддерживает жесткую, коробчатую форму с помощью ряда парных и непарных хрящей, которые перемещаются относительно друг друга поперечно-полосатыми мышцами гортани. Основная функция гортани - регулировать размер дыхательных путей и защищать их путем закрытия, чтобы предотвратить попадание в трахею веществ, кроме воздуха. Он способен увеличивать диаметр воздушного канала при форсированном вдохе (как при тяжелой физической нагрузке) и закрывать отверстие при глотании или в качестве защитного механизма для исключения посторонних предметов. Во-вторых, гортань является органом **издания звука** (голособразование), отсюда и ее общее название - голосовой аппарат. Сокращение мышц в гортани изменяет напряжение на связках, которые вибрируют, когда воздух проходит мимо них; эта вибрация производит голос.

У большинства домашних животных гортань состоит из пяти хрящей, выстланных слизистой оболочкой (Рисунок 19-5). Непарный **лопатообразный надгортанник (эпиглоттис)**, лежащий чуть каудальнее основания языка, является в основном эластичным хрящом. Во время деглутации движения языка и гортани складывают надгортанник каудально так, что он закрывает вход в гортань.

Щитовидный хрящ напоминает раковину, состоящую из двух параллельных пластинок, **пластинки**, с каждой стороны, соединённые на вентральной средней линии. У человека щитовидный хрящ создает “Адамово яблоко” на шее. Пластины щитовидного хряща имеют отростки, которые сочленяются с другими хрящами и дают прикрепление к ряду мышц, которые двигают гортань.

Перстневидный хрящ имеет форму кольца с печаткой, с широкой частью на дорсальной стороне. Перстневидный хрящ сочленяется с щитовидным хрящом и двумя черпаловидными хрящами краниально и прикрепляется к первому хрящевому кольцу трахеи каудально.

Парные **черпаловидные хрящи** неправильной формы, с отростками, которые варьируют между видами. Черпаловидные хрящи всех видов имеют вентральный **голосовой отросток**, к которому прикрепляется **голосовая связка (“голосовые складки”)**. Голосовые связки обозначают деление между **преддверием**, краниально к ним черепным пространством и **подголосовой полостью**, пространством каудальным к ним (Рисунок 19-5). Щелевидное отверстие между двумя голосовыми связками - это **голосовая щель**. Движение черпаловидных хрящей изменяет натяжение и угол наклона голосовых связок, закрывая или расширяя голосовую щель (Рисунок 19-6) или регулируя высоту голоса при вибрации связок.

Лошади и свиньи также обладают **связкой преддверия (желудочковая связка)**, соединяющей череп с голосовой связкой. Выход слизистой оболочки между двумя связками образует слепой мешочек, называемый **боковым желудочком**.

Блуждающий нерв (черепной нерв X) несет аксоны, которые иннервируют мышцы (моторные) и слизистые оболочки (сенсорные) гортани. Большинство этих мышц получают свою моторную иннервацию от **возвратного гортанного нерва**, который по эмбриологическим причинам ответвляется от блуждающего нерва грудной клетки и краниально вдоль трахеи, достигает гортань. Этот очень длинный путь аксонов в возвратном гортанном нерве (от ствола мозга, где находятся тела нейрональных клеток, вниз по шее в грудную клетку и обратно по шее в гортань) делает их восприимчивыми к травмам и метаболическим заболеваниям.

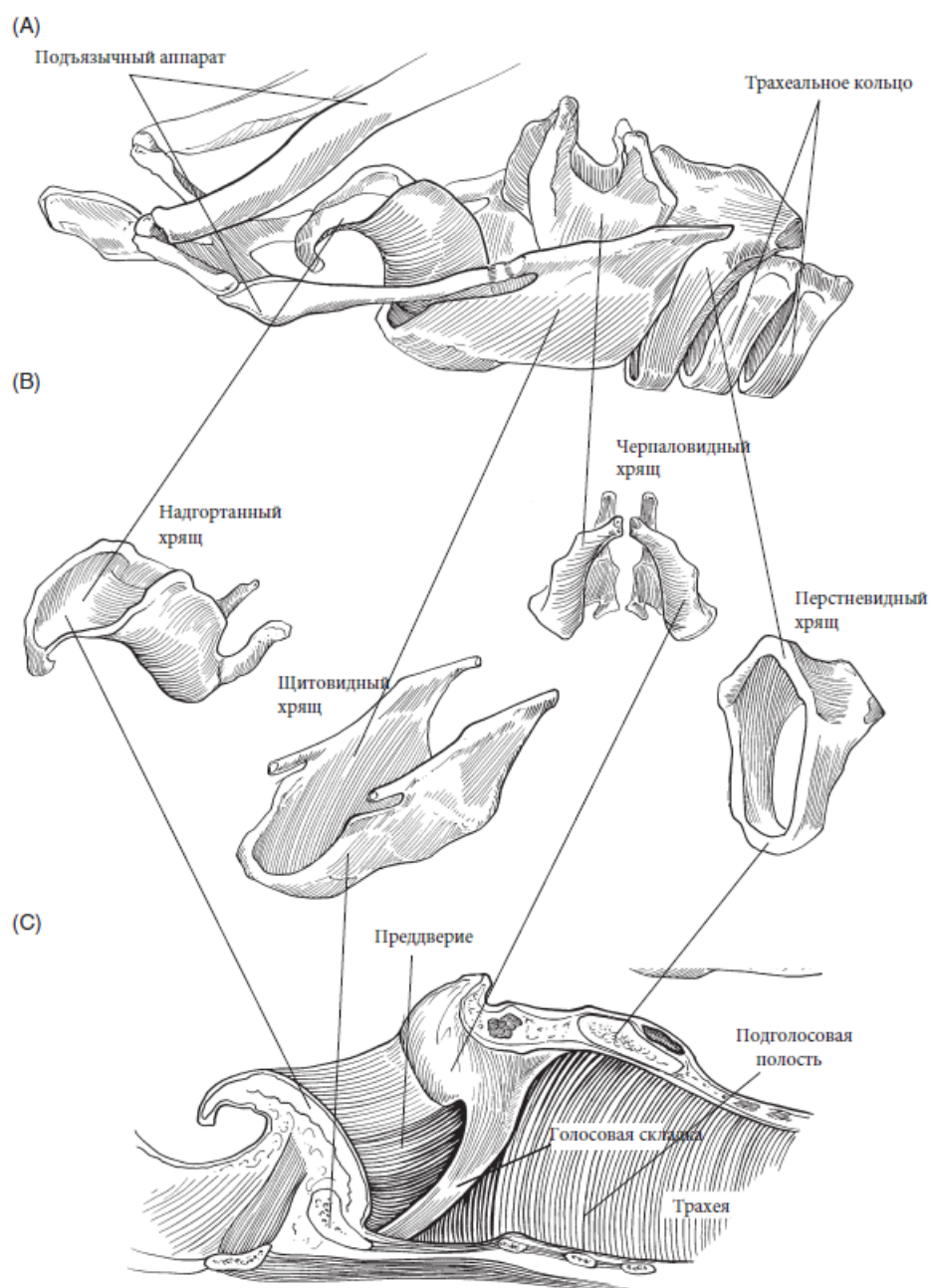


Рисунок 19-5. Гортань лошади. А) Боковой вид собранной гортани, которая прикреплена роstralно к подъязычному аппарату и каудально к трахее. В) отдельные хрящи гортани лошади. С) Внутренняя анатомия гортани

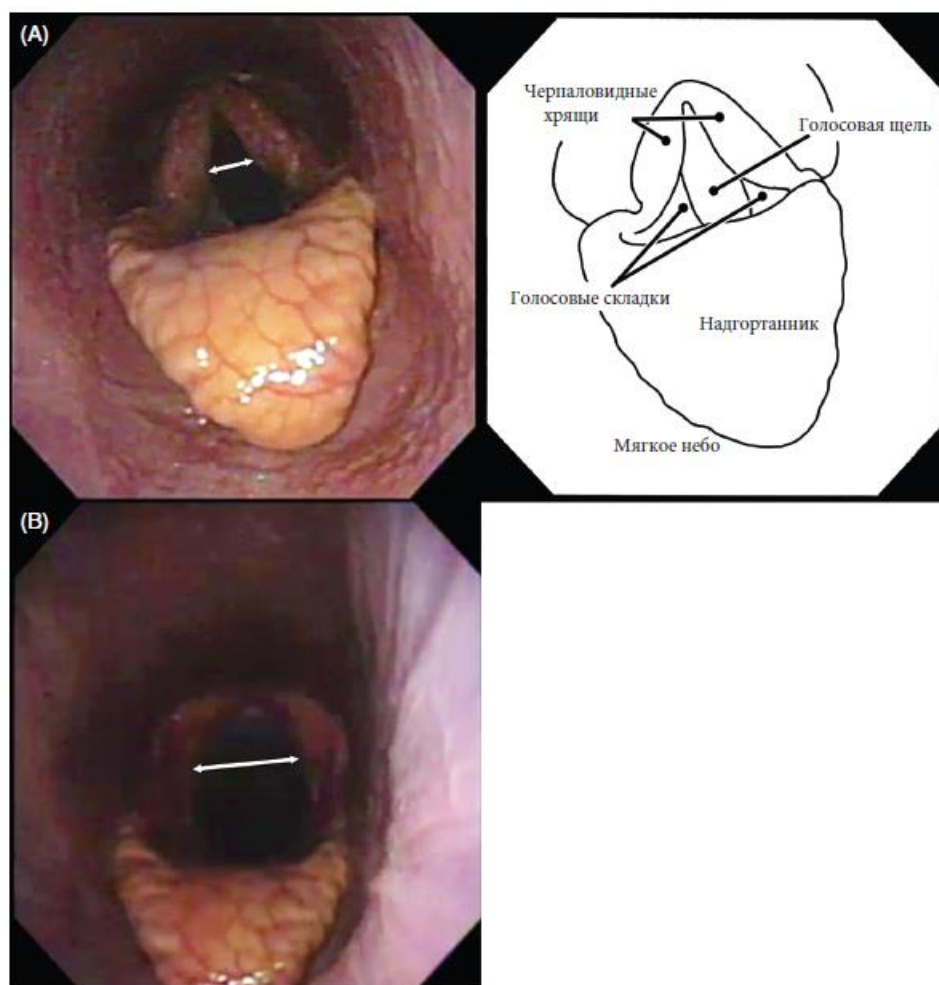


Рисунок 19-6. Гортань лошади при осмотре с помощью эндоскопа. Обратите внимание на ширину голосовой щели при (А) выдохе и (В) сильном вдохе. Увеличение диаметра происходит из-за того, что мышцы вращают черпаловидные хрящи, которые захватывают голосовые складки. Источник: эндоскопические снимки любезно предоставлены Дином Хендриксоном, Университет штата Колорадо, штат Колорадо, США.

Повреждение одного из возвратных гортанных нервов приведет к параличу большей части мышц гортани на той же стороне. Паралич мышцы, которая захватывает аритеноидные хрящи и тем самым увеличивает диаметр дыхательных путей (дорсальная крикоаритеноидная мышца), приводит *одностороннему параличу голосовых складок* или *запал* у лошадей. Запаленная лошадь не может расширить голосовую щель во время сильного вдоха и, следовательно, испытывает трудности с подачей достаточного количества воздуха в легкие во время физической нагрузки. Вялые голосовые связки развевается, когда воздух быстро движется мимо неё, генерируя громкий хриплый звук. Рычание обычно обусловлен дегенерацией левого возвратного гортанного нерва, так как путь этого нерва несколько длиннее, чем у правого возвратного гортанного нерва.

Дыхательная система / 357стр.

Трахея и бронхи

Трахея проходит от каудального конца гортани до бронхов (Рисунок 19-7). Он образован серией С-образных гиалиновых **хрящей трахеи**, которые обеспечивают поперечную ригидность для сопротивления коллапсу, и соединены друг с другом

эластичными **кольцевыми связками**, которые обеспечивают трахее значительную гибкость для отслеживания движений шеи. Дорсальная сторона трахеи дополнена соединительной тканью и **мышцами трахеи**, гладкой мышцей, тонус которой влияет на диаметр трахеи.

Трахея проходит каудально до основания сердца, где она делится на две **главные бронхи (первого порядка)**, по одному для каждого легкого (Рисунок 19-7). У жвачных животных и свиней имеется дополнительный **трахеальный бронх**, идущий краниально к главным бронхам; он снабжает краниальную долю правого легкого (Рисунок 19-8). Главные бронхи разветвляются на вторичные (также называемые долевыми), затем сегментарный бронх, последующие ветви становятся все меньше и меньше. Стенки этих бронхов поддерживаются хрящевыми пластинками. Когда дыхательные пути делятся в той степени, что они меньше 1 мм в диаметре, хрящ исчезает, и эти дыхательные пути называются бронхиолами. Бронхиола разветвляется и от каждой дыхательной бронхиолы отходят несколько **альвеолярные ходы**, которые заканчиваются скоплениями воздушных мешочков - **альвеолы**. Именно здесь происходит обмен газов с кровью. Некоторые терминальные бронхиолы имеют альвеолы в своих стенках, поэтому их называют **респираторными бронхиолами** (Рисунок 19-9).

Грудная клетка

Грудная клетка граничит краниально первой парой ребер, первым грудным позвонком и черепной частью грудины. Это кольцо скелетных элементов является **грудным входом**. Дорсальная часть грудной клетки определяется грудными позвонками и эпаксиальными мышцами, а брюшная - грудиной. Ребра и реберные хрящи, соединенные межреберными мышцами, образуют боковые стенки. Общая форма грудной клетки - это конус с вершиной у грудного входа. Основание конуса покрыто куполообразной диафрагмой.

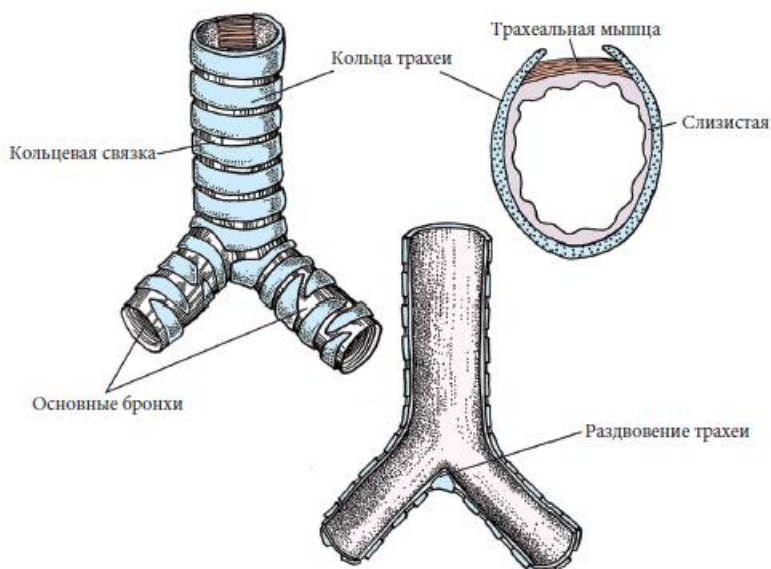


Рисунок 19-7. Основная анатомия трахеи и главных бронхов

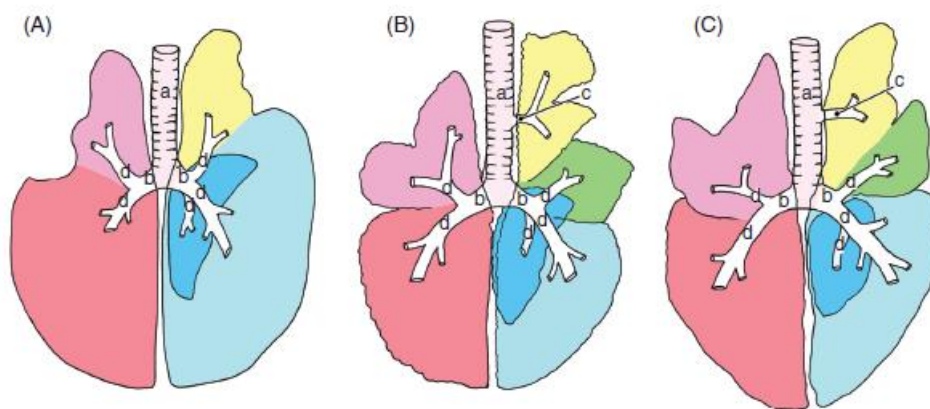


Рисунок 19-8. Легкие (А) лошади, (В) жвачного животного и (С) свиньи, если смотреть с дорсальной стороны. а-трахея; б-первичные бронхи; с-трахеальный бронх (только у жвачных животных и свиней); д-вторичные (лобарные) бронхи. Лиловый - левая черепная доля; красный - левая хвостовая доля; желтый - правая черепная доля; зеленый - правая средняя доля (только у жвачных и свиней); светло-голубой - правая хвостовая доля; темно-синий - вспомогательная доля.

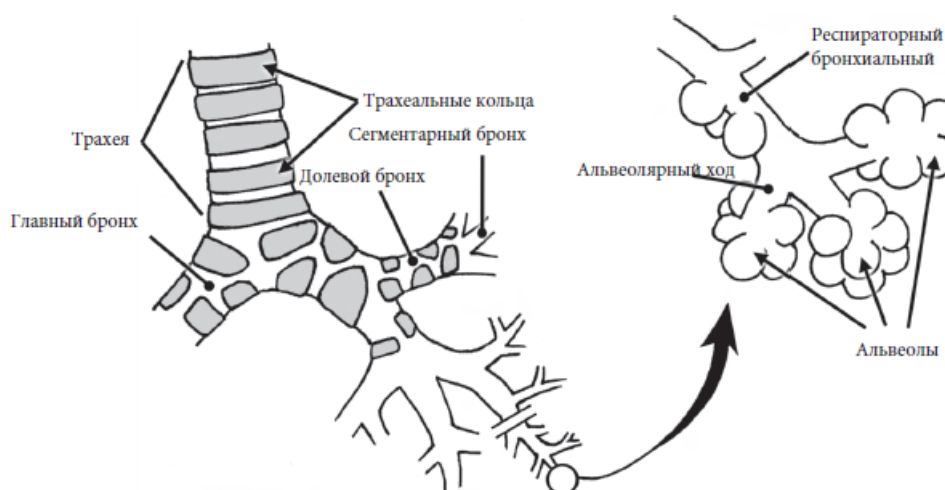


Рисунок 19-9. Общая схема ветвления дыхательных путей от трахеи к альвеолам.

Легкие

Каждое *легкое* имеет приблизительно коническую форму, основание которого упирается в черепную часть диафрагмы, а вершина находится в верхней отверстии грудной клетки или близко к ней. Медиальный аспект каждого легкого имеет углубление, **хилус**, где главный бронх, легочные сосуды, лимфатические узлы и нервы входят и выходят из легкого.

Доли легких определяются наличием долевых (вторичных) бронхов. У большинства видов эти доли отчетливо различимы по глубоким трещинам в вентральной части легкого. Все домашние животные имеют две доли в левом легком; правое легкое жвачных животных и свиней имеет четыре доли, а у лошадей - три.

Доли левого легкого - это **краниальная** (апикальная) и **каудальная** (диафрагмальная) доли. Правая краниальная доля легкого свиней и жвачных животных далее делится на черепную и хвостовую части.

Здесь перечислены четыре доли правого легкого: краниальная и каудальная доли, так и слева, также **средняя доля** между ними и вентрокаудальная **вспомогательная доля** около средней линии (Рисунок 19-8).

У лошадей отсутствует средняя доля. Как правило, определяется более или менее отчетливый промежуток между долями вдоль вентрального края легких. Это **сердечная вырезка**, и она имеет тенденцию быть больше с правой стороны (Рисунок 19-10). На сердечном вырезе сердце контактирует с грудной стенкой и используется для визуализации эхокардиограммы (ультразвуковое устройство прикладывается к грудной стенке, где между ним и сердцем нет легочной ткани) и перикардиоцентеза (введение иглы через стенку тела для забора проб жидкости из перикардиального мешка).

После того как животное сделало первый вдох при рождении, легкие всегда сохраняют значительный объем воздуха, даже при патологических состояниях коллапса легкого. Однако, у плода же легкие почти такой же консистенции, как печень, не содержат воздуха и тонут в воде. Существует стандартный тест - будут ли легкие тонуть или плавать в воде, в первом случае, то есть если легкие тонут, то новорожденное животное родилось мертвым, но если сделало хотя бы один вдох, то легкие плавают.

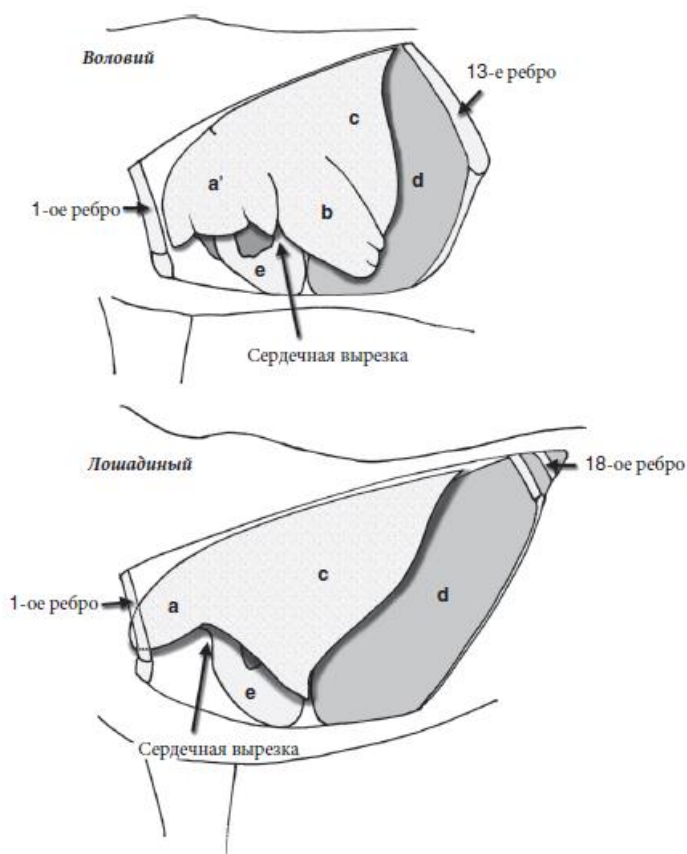


Рисунок 19-10. Расположение левого легкого у быка (вверху) и лошади (внизу), показанное на разрезе грудной клетки. а-черепная доля; а'-черепная часть черепной доли (только вол); b-каудальная часть черепной доли (только вол); c-каудальная доля; d-диафрагма; e-сердце.

Плевра

Грудная полость выстлана серозной оболочкой, **плеврой**. Гладкие поверхности плевры смазываются малым количеством серозной жидкости, облегчая бесфрикционное движение легких во время дыхания.

Плевра состоит из двух отдельных мешочков, по одному вокруг каждого легкого. Плевра, которая выстилает грудную клетку - это **париетальная плевра**, а плевра,

покрывающая легкие - **висцеральная плевра**. Плевральная полость, расположенная между париетальной и висцеральной плевами, является лишь пространством потенциалов. Эта плевральная полость обычно не содержит ничего, кроме небольшого количества серозной жидкости; условия, которые вводят жидкость или газ (например, гной, кровь, воздух) в плевральное пространство, сжимают и могут вызвать коллапс легких, связанное с этим пространством.

Соединение двух плевральных мешочков вблизи средней линии грудной клетки образует двойной слой, называемый **средостением**, в котором находятся сердце, магистральные сосуды, пищевод и другие структуры средней линии (Рисунок 19-11). Средостение крупного рогатого скота толстое и образует полный барьер между правой и левой плевральными полостями. У лошадей части средостения тонкие и отверстия между двумя полостями либо возникают естественным путем, либо легко создаются. По этой причине инфекции или воздух в одном плевральном пространстве могут оставаться односторонним порядком у крупного рогатого скота, тогда как у лошадей они быстро распространяются в обе стороны.

Физиология дыхания

Внешнее дыхание / Вентиляция

Вентиляция - это процесс, посредством которого воздух перемещается в легкие и состоит из повторяющихся циклов **вдох** и **выдох**. **Альвеолярная вентиляция** - это более специфический термин, который относится к движению воздуха в альвеолы легких и из них. Альвеолы являются основным местом газообмена в легких, поэтому альвеолярная вентиляция является важнейшим компонентом газообмена.

Одышка - это механизм рассеивания тепла. Одышка характеризуется повышенной частотой дыхания, но с уменьшенным **объемом вдоха** (объем воздуха, перемещаемого при каждом вдохе). Альвеолярная вентиляция не увеличивается у задыхающихся животных, так как увеличение движения воздуха происходит в основном в верхних дыхательных путях, которые не являются местами газообмена. Эти дыхательные пути считаются **анатомическим мертвым пространством**. **Физиологическое мертвое пространство** включает анатомическое мертвое пространство, а также любые альвеолы, в которых не может происходить нормальный газообмен.

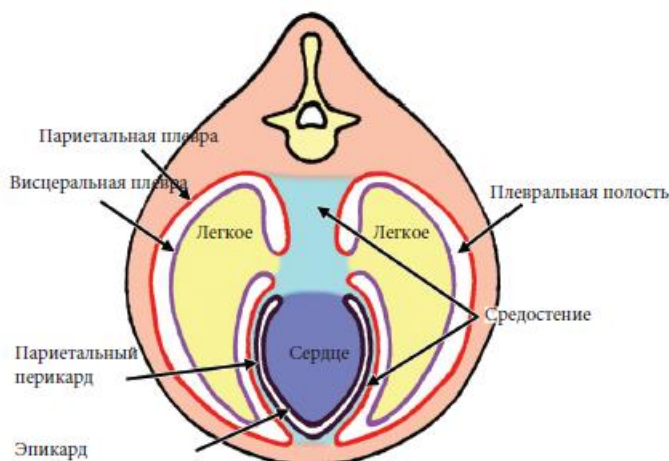


Рисунок 19-11. Схема поперечного сечения грудной клетки. Средостение создает стенку между правой и левой плевральными полостями

Важно признать, что наблюдаемая частота дыхания животного может не точно отражать фактическую альвеолярную вентиляцию. Подобно животному, которое задыхается, животное, которое «гипервентирует», на самом деле проявляет быстрое неглубокое дыхание, которое не эффективно обменивается газом в альвеолах.

Как было описано ранее, между висцеральной и париетальной плевральными поверхностями нет физической связи (за исключением хилуса), а замкнутая плевральная полость между ними представляет собой пространство потенциалов, заполненное небольшим количеством жидкости. **Плевральное давление** - это давление жидкости в плевральной полости, которое всегда несколько более отрицательно, чем **альвеолярное давление** (Рисунок 19-12). Альвеолярное давление - это давление воздуха внутри альвеол, и именно это давление оказывает тянущую силу вдоль плевры, чтобы держать легкие расширенными. Разница между альвеолярным и плевральным давлением определяется как **транспульмональное давление** и является мерой сил упругости в легких, которые имеют тенденцию разрушаться при выдохе. При отсутствии движения воздуха в легких или из них альвеолярное давление считается равным **атмосферному давлению** (0 см H₂O). Во время вдоха расширение грудной полости вытягивает наружу легкие, делая плевральное давление и альвеолярное давление более отрицательными, втягивая воздух в легкие и увеличивая объем легких (Рисунок 19-12). Обратное для выдоха тоже верно и повышение альвеолярного давления помогает вытеснить воздух из легких. Расширение увеличивает объем дыхательных путей в легких, но снижает давление. Обратная зависимость между объемом и давлением газа описывается **законом Бойля**.

Расширение грудной полости осуществляется за счет сокращения и уплощения куполообразной диафрагмы и движения вперед и наружу грудной клетки за счет сокращения соответствующих грудных мышц.

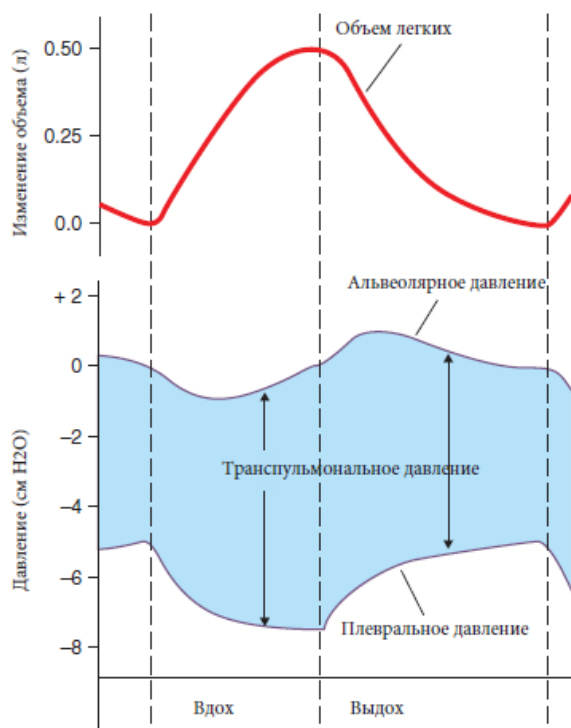


Рисунок 19-12. Изменения объема легких, альвеолярного давления, плевого давления и транспульмонального давления при нормальном дыхании. Источник: Guyton and Hall, 2006. С разрешения Elsevier.

Это скелетные мышцы, иннервируемые соматическими двигательными нервами. После вдоха давление в плевральной полости остается на самом низком уровне до тех пор,

пока не начнется выдох и грудная полость не начнет возвращаться к своему первоначальному объему.

Выдох у животного в состоянии покоя является пассивным процессом, не требующий сокращения мышц. Расслабление мышц, сокращающихся во время вдоха, позволяет внутренним эластическим свойствам легких и грудной стенки возвратиться к их первоначальному объему. Начало выдоха включает в себя повышение альвеолярного давления так, что оно превышает атмосферное давление, и воздух вытесняется из легких.

Форсированный выдох - это активный процесс, который выталкивает из легких больше воздуха, чем при обычном пассивном выдохе. Формированный выдох сокращает мышцы брюшной полости, сокращения мышц для прижатия внутренних органов к диафрагме и сокращения других мышц для подтягивания ребер каудально. Оба эти действия уменьшают размер грудной полости и позволяют отдачу легких до меньшего объема, чем обычно для выдоха в состоянии покоя. Это вызывает дальнейшее увеличение внутрипульмонального давления и выталкивает больше воздуха, чем это вышло бы при пассивном выдохе. Даже при самом сильном произвольном выдохе в легких остается **остаточный объем** воздуха. Жизненная емкость - это максимальное количество воздуха, которое может быть выдохнуто после максимального вдоха. Ощущение "от удара перехватило дыхание" на самом деле является потерей остаточного объема в легких. Отсутствие остаточного объема в легком приводит к коллапсу альвеол и значительному инспираторному усилию для повторного расширения легочной ткани на вдохе.

Как верхние дыхательные пути, так и дыхательные пути в легких сопротивляются проходящему через них потоку воздуха. Подобно кровеносному сосуду, сопротивление воздушного канала воздушному потоку обратно пропорционально его диаметру. Большинство дыхательных путей в легких имеют гладкую мускулатуру в стенках, и сжатие или расслабление этой гладкой мускулатуры определяет сопротивление воздушному потоку. Большая часть этой гладкой мускулатуры имеет β_2 -адренергические рецепторы, которые производят расслабление гладкой мышцы при стимуляции. Симпатическая стимуляция во время физической нагрузки снижает сопротивление воздушному потоку и способствует альвеолярной вентиляции.

Гладкая мышца дыхательных путей сжимается в ответ на стимуляцию *гистамином* или *лейкотриенами*. Эти вещества высвобождаются во время аллергических реакций из тучных клеток вокруг дыхательных путей. В результате уменьшение диаметра дыхательных путей увеличивает сопротивление воздушному потоку, и для перемещения заданного объема воздуха требуется более сильное сокращение скелетных мышц. Это значительно увеличивает работу дыхания. Тяжесть (также известная как рецидивная обструкция дыхательных путей) - это состояние у лошадей, которое характеризуется трудным или затрудненным дыханием, и одной из потенциальных причин является хроническое воздействие аллергенов окружающей среды, что приводит к хроническому обструктивному заболеванию дыхательных путей. Хроническая потребность в увеличении силы скелетных мышц может вызвать видимую гипертрофию мышц брюшной полости (линия подъема).

Поверхностное натяжение, свойство жидкостей, является результатом когезионных сил, которые стремятся притянуть или удержать молекулы жидкости вместе. Примером может служить тенденция слоя жидкости на плоской поверхности собираться вместе и образовывать пузырь, а не оставаться тонким плоским слоем. Тонкий слой жидкости покрывает микроскопические альвеолы. Анатомическое расположение альвеол с присутствующим тонким слоем жидкости обычно приводит к тому, что стенки альвеол притягиваются друг к другу и в конечном итоге разрушаются; однако альвеолярная жидкость содержит **легочный сурфактант** - комбинацию веществ, которая снижает поверхностное натяжение. Снижение поверхностного натяжения способствует стабильности альвеол и облегчает расширение альвеол во время вдоха. Выработка легочного сурфактанта начинается только на поздних сроках беременности.

Новорожденные, рожденные преждевременно, могут иметь недостаточное количество сурфактанта, что приводит к затрудненному дыханию.

У нормальных животных с помощью стетоскопа можно услышать мягкий шелестящий звук, связанный с движением воздуха. Аномальные легкие, например легкие с аномальным количеством жидкости в дыхательных путях, могут производить преувеличенные звуки, называемые *хрипами*. *Плеврит* или воспаление плевры, может производить грубый звук из-за того, что шероховатые поверхности трутся друг о друга. *Гидроторакс* (жидкость в плевральной полости) также может быть следствием плеврита..

Газообмен

Концентрации кислорода и углекислого газа в воздухе можно описать двумя способами: *парциальными давлениями* и *процентное содержаниями*. Воздух в помещении содержит примерно 21% кислорода и 0,3% углекислого газа. Основным компонентом воздуха в помещении является инертный газ азот (около 78%). Парциальное давление отдельного газа в смеси газов - это произведение процентного содержания отдельного газа в смеси и общего *барометрического* или атмосферного давления. Так, на уровне моря, где атмосферное давление составляет 760 мм рт. ст., парциальное давление кислорода в воздухе помещения составляет примерно 160 мм рт.ст.

Парциальное давление отдельного газа в смеси является одним из факторов, определяющих количество газа, которое растворится в жидкости (например, в плазме крови). Парциальное давление газа в смеси можно рассматривать как движущую силу, которая перемещает молекулы отдельного газа из воздуха в жидкость, когда жидкость подвергается воздействию газовой смеси. Таким образом, поскольку парциальные давления зависят как от общего атмосферного давления, так и от процентного содержания отдельных газов, оба эти фактора также определяют количество отдельного газа, которое может быть растворено в жидкости. Единица измерения количества газа, растворенного в жидкости, находится в миллиметрах ртутного столба.

Газообмен в легких. Газообмен между кровью и альвеолярным воздухом в легких происходит через стенки альвеол. В самом тонком месте барьер альвеолярной стенки между плазмой крови и альвеолярным воздухом состоит из эндотелиальной клетки легочных капилляров, клеток плоского эпителия I типа, выстилающих альвеолы, и склеенной базальной мембраны, образованной обеими клетками (Рисунок 19-13). Газы легко перемещаются назад и вперед по этой очень тонкой и хрупкой структуре. Любая аномалия, которая утолщает данный барьер (например, отек легких с накоплением внеклеточной жидкости в альвеолярной стенке), может значительно снизить эффективность обмена. Кислородный обмен обычно затрагивается в первую очередь, потому что его растворимость намного меньше, чем у углекислого газа.

Обмен начинается, как только кровь поступает в легочный капилляр из легочных артериальных сосудов, и продолжается до тех пор, пока не будет достигнуто равновесие между альвеолярным воздухом и плазмой. На рисунке 19-14 показаны типичные значения парциальных давлений кислорода и углекислого газа в альвеолярном воздухе и легочном капилляре. Плазма, поступающая в легочные капилляры из легочных артерий, содержит самую высокую концентрацию углекислого газа и самую низкую-кислорода. Из-за непрерывного газообмена в легочных капиллярах альвеолярный воздух содержит меньше кислорода и больше углекислого газа, чем вдыхаемый воздух (PO_2 160 мм рт. ст. и PCO_2 0,23 мм рт. ст. для вдыхаемого воздуха).

Для большей эффективности, скорость кровотока легочной артерии в область легкого должна быть сбалансирована со скоростью движения воздуха в альвеолах и из них в той же области. Чтобы оценить важность этого равновесия, рассмотрим крайний случай, когда одно легкое сжато так, что движение воздуха невозможно, но сжатое легкое

получает такое же количество кровотока, как и здоровое нормальное легкое. Отсутствие воздушного потока в поврежденном легком означает, что любой альвеолярный воздух является застойным и содержит высокий уровень углекислого газа и низкий уровень кислорода. Газообмен поврежденного легкого не происходит, и уровни кислорода и углекислого газа такие же, как и у поступающих. Кровь, выходящая из спавшегося поврежденного легкого, смешивается с равным объемом крови из неповрежденного легкого, так что кровь, возвращающаяся в сердце из легочного кровообращения, испытывает недостаток кислорода и избыток углекислого газа.

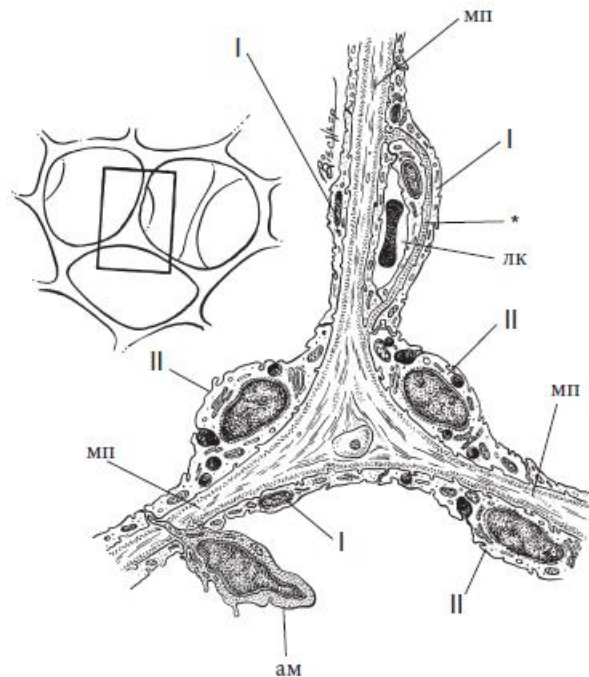


Рисунок 19-13. Схематическое изображение трех соседних альвеол. I- альвеолярная эпителиальная клетка типа I; II-альвеолярная эпителиальная клетка типа II; ам-альвеолярный макрофаг; мп- межальвеолярных перегородок; лк-легочный капилляр. Обратите внимание на слияние базальных пластинок легочного капилляра и альвеолы (*). Источник: Dellmann, 1993. С разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

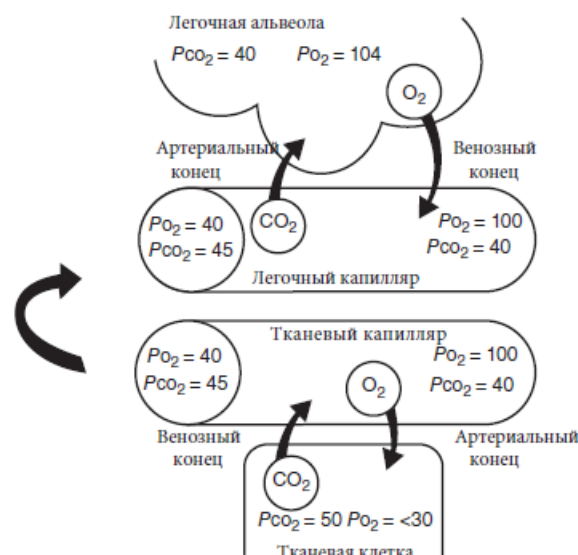


Рисунок 19-14. Направление диффузии кислорода (O_2) и углекислого газа (CO_2) показано стрелками. Значения для газов в альвеолярном воздухе и в жидкостях (плазме и внутриклеточной жидкости) выражаются в миллиметрах ртутного столба. Обратите внимание на изменения в значениях по мере того, как кровь течет от артериального к венозному концу двух типов капилляров. Источник: Reese, 2015. С разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

В легких уникальный тип сосудистого механизма функционирует на уровне мелких артериальных кровеносных сосудов, чтобы сбалансировать кровоток и воздушный поток. Этот механизм, *локальная гипоксическая (низкокислородная) вазоконстрикция*, вызывает локальную вазоконстрикцию в ответ на низкие уровни альвеолярного кислорода (например, при плохой альвеолярной вентиляции). Вазоконстрикция уменьшает приток крови в область плохой вентиляции и шунтирует кровь в более вентилируемые области легких. Неясно, как обнаруживаются низкие уровни альвеолярного кислорода и какие вазоактивные агенты или агенты ответственны за сужение сосудов.

Механизм гипоксической вазоконстрикции хорошо работает на местном уровне, чтобы перенаправить кровоток в различные области легких. Однако, когда оба легких подвергаются воздействию низких уровней кислорода, например, на больших высотах, механизм производит общее увеличение сосудистого сопротивления в обоих легких. *Легочная гипертензия* (высокое кровяное давление в легочной системе кровообращения) приводит к тому, что правая сторона сердца должна работать интенсивнее, чтобы прокачивать кровь через легкие. Если правое сердце не может компенсировать повышенное сопротивление, может возникнуть правая сердечная недостаточность с периферическим отеком. Синдром с легочной гипертензией, правожелудочковой недостаточностью и периферическими отеками, возникающими в результате воздействия большой высоты, у крупного рогатого скота распознается как *горная болезнь*, при которой отек накапливается в височной грудинке.

Газообмен в тканях. Клетки периферических тканей потребляют кислород и производят углекислый газ во время нормального обмена веществ. Это поддерживает относительно низкую концентрацию кислорода и высокую концентрацию углекислого газа (парциальное давление) во внеклеточной жидкости вокруг капилляров. По мере поступления артериальной крови в капилляры градиенты парциального давления способствуют диффузии кислорода из крови в интерстициальную жидкость и углекислого газа из интерстициальной жидкости в кровь (Рисунок 19-14).

Транспорт газа в крови

И кислород, и углекислый газ растворяются в плазме, и парциальное давление каждого из них является мерой количества растворенного вещества. Однако количество каждого газа, транспортируемого в виде растворенного газа, очень мало по сравнению с количеством каждого газа, транспортируемого в других формах в крови. Растворяется только 1,5% всего кислорода и 7% углекислого газа.

Большая часть кислорода в крови (98,5%) обнаружена химически связанной с гемоглобином в эритроцитах (глава 15). Рисунок 19-15А иллюстрирует связь между парциальным давлением кислорода и **процентным насыщением гемоглобина** кислородом. При парциальном давлении кислорода, обычно присутствующем в альвеолярном воздухе (около 100 мм рт. ст.), гемоглобин почти полностью насыщается кислородом (т. е. молекулы гемоглобина не могут связывать дополнительный кислород). В норме гемоглобин в эритроцитах почти полностью насыщается кислородом, когда кровь проходит через легочные капилляры. При парциальном давлении кислорода, обычно

имеющемся в венозной крови (40 мм рт. ст.), большое количество гемоглобина имеет связанный с ним кислород (Рисунок 19-15А).

Несколько факторов влияют на способность гемоглобина химически связываться с кислородом. Повышение температуры, снижение уровня рН или увеличение концентрации углекислого газа снижает способность гемоглобина связывать кислород. Эти факторы изменяют соотношение между насыщением гемоглобина и парциальным давлением кислорода таким образом, что насыщение меньше для любого данного парциального давления. Рисунок 19-15В иллюстрирует влияние снижения рН на насыщение гемоглобина, и эффекты повышения температуры или углекислого газа аналогичны. Высокая температура, низкий уровень рН и высокий уровень углекислого газа происходят в тканях с высокой скоростью метаболизма (например, при тренировке скелетных мышц); влияние этих факторов на соотношение между гемоглобином и кислородом заключается в том, что больше кислорода высвобождается из гемоглобина и доставляется к метаболизирующим клеткам, когда кровь проходит через такие области.

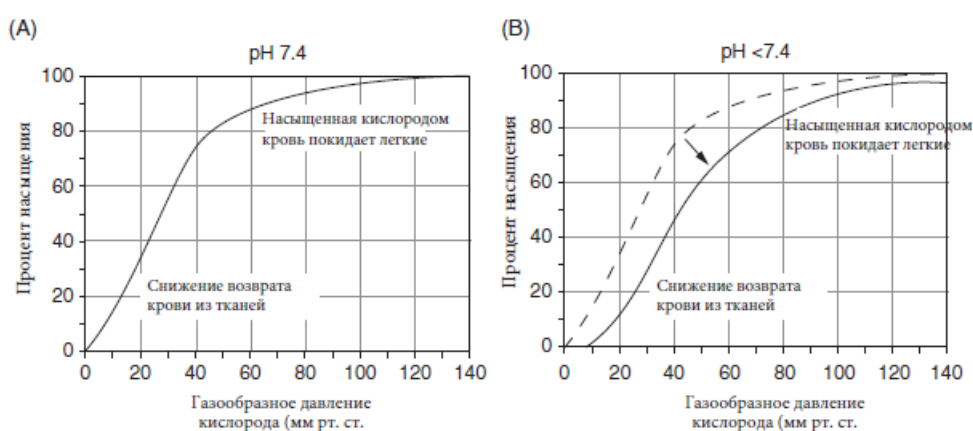


Рисунок 19-15. А) Кривая диссоциации кислорода и гемоглобина, иллюстрирующая процентное насыщение гемоглобина кислородом при различных парциальных давлениях кислорода. В) Влияние снижения рН с 7,4 до 7,2 на кривую диссоциации кислорода и гемоглобина.

Почти весь углекислый газ (93%), поступающий в кровь при системном кровообращении, диффундирует в эритроциты (Рисунок 19-16). Часть углекислого газа (23%) химически соединяется с гемоглобином в эритроцитах, образуя **карбаминогемоглобин**. Когда эритроциты, несущие карбаминогемоглобин, достигают легочных капилляров в легких, реакция меняется на обратную, так что углекислый газ может диффундировать в альвеолы, чтобы раствориться. Большая часть (70%) углекислого газа, поступающего в эритроциты, превращается в углекислый газ под действием фермента **карбоангидразы**. Углекислый газ быстро диссоциирует в эритроците на ион водорода и **ион бикарбоната**. Ион водорода буферизуется гемоглобином в эритроците, а ион бикарбоната покидает эритроцит и поступает в плазму. Именно в этой форме (бикарбонат-ион в плазме) большая часть углекислого газа транспортируется из периферических тканей кровью в легкие (Рисунок 19-16). В легких реакции меняются местами, так что углекислый газ может быть преобразован и раствориться из альвеол.

Контроль приточно-вытяжной вентиляции

Сокращение и расслабление скелетных мышц создает силы для перемещения воздуха в легкие и из них. Хотя скелетные мышцы дыхания можно сознательно

контролировать, как показано на примере добровольной задержки дыхания, нормальная вентиляция почти полностью рефлекторна.

Участки ствола мозга, известные как **дыхательный центр**, отвечают за регулярное прерывистое ритмичное дыхание со скоростью, подходящей для каждого вида во время **правильного дыхания** (нормального спокойного дыхания), и любые изменения этой частоты или ритма, которые должны произойти. Были идентифицированы четыре специфических участка в варолиевом мосту и продолговатом мозге, каждый из которых имеет специфическую функцию, связанную с дыханием. Нейроны области вдоха тонически активны, возбуждаясь с присущей им ритмической скоростью за счет регулярных вариаций их мембранных потенциалов. Нейроны, связанные с выдохом, расположены в соседней области; однако они не разряжаются спонтанно и поэтому обычно активны только во время форсированного выдоха.

Стимуляция дыхательного центра приводит к сокращению диафрагмальных и межреберных мышц через нервные связи и через спинной мозг и диафрагмальные и межреберные нервы соответственно. Цепи обратной связи внутри дыхательного центра также расслабляют эти мышцы и обеспечивают пассивный выдох.

Тоническая активность дыхательного центра регулируется входами нейронов из различных участков. У животных, находящихся в состоянии покоя, наиболее важный вход нейронов поступает от **центральных хеморецепторов** в продолговатом мозге ствола головного мозга.

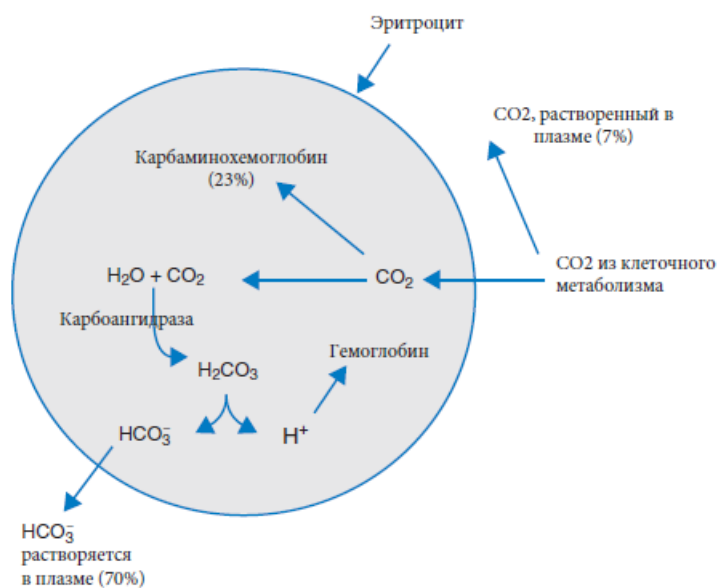


Рисунок 19-16. Газообмен в системных тканях и транспорт углекислого газа в крови. Процентное соотношение отражает различные способы транспортировки углекислого газа из системных тканей в легкие.

Эти рецепторы реагируют на изменения концентрации ионов водорода в интерстициальной жидкости мозга и стимулируют дыхательный центр для увеличения вентиляции, когда концентрация ионов водорода увеличивается. Углекислый газ из крови легко диффундирует в интерстициальные жидкости мозга, а в жидкостях организма находится в равновесии с углекислотой; поэтому увеличение содержания углекислого газа в крови увеличивает концентрацию ионов водорода в мозге и стимулирует вентиляцию легких. Влияние изменений содержания углекислого газа в крови на вентиляцию настолько выражено, что углекислый газ в крови считается наиболее важным регулятором вентиляции в большинстве случаев.

Во время общей анестезии механическая гипервентиляция часто происходит во время индукции анестезии, когда анестезиолог пытается заполнить легкие пациента анестезирующим газом. В результате такой гипервентиляции углекислый газ в крови пациента может быть значительно уменьшен. Низкая концентрация углекислого газа в крови означает, что основной стимул для нормальной вентиляции теряется. У этих животных может наступить период *асфиксии* (прекращения дыхания) до тех пор, пока уровень углекислого газа в крови не восстановится за счет метаболизма.

Другая группа хеморецепторов, каротидные и аортальные тела, также обеспечивают нервный вход в дыхательный центр. Эти **периферические хеморецепторы** обнаруживают изменения концентрации ионов водорода в артериальной крови и содержания кислорода. Увеличение концентрации ионов водорода или снижение содержания O₂ в крови иницируют входы нейронов для увеличения вентиляции. Тем не менее, эффекты этих периферических хеморецепторов менее выражены, чем у центральных хеморецепторов, поэтому изменения концентрации ионов водорода в крови или содержания кислорода должны быть серьезными, чтобы превзойти эффект углекислого газа в крови.

Дальнейшая регуляция дыхательного центра и ритмичности дыхания - это рефлекторная дуга, включающая рецепторы растяжения в паренхиме легких, висцеральной плевры и бронхиолах.

Эти рецепторы стимулируются, когда легкие раздуваются во время вдоха, и афферентные импульсы передаются вверх по блуждающим нервам в ствол мозга, где подавляется дыхательный центр. Это **рефлекс Геринга-Брейера**, который усиливает действие другого центра, чтобы ограничить вдох и предотвратить чрезмерное растяжение легких.

Анатомия пищеварительной системы

Строение пищеварительной системы

Зубы

Язык

Глотка

Миндалины

Пищевод

Однокамерный желудок

Многокамерный желудок

Руминоретикулум

Книжка

Сычуг

Тонкий кишечник

Толстый кишечник

Жвачные животные

Свинья

Лошадь

Особенности брюшной полости

Вспомогательные органы пищеварительной системы

Слюнные железы

Поджелудочная железа

Печень

Цели обучения

- Определить и объяснить термины данной главы, выделенные *жирным курсивом*.
- Проиллюстрировать гистологические слои типичной полой кишки.
- Описать границы рта и его основные особенности.
- Определить на схемах слои зуба, отметив, чем они отличаются у брахидонтов и гипсодонтов.
- Объяснить отличия моляров лошадей от зубов брахидонта по характеру прорезывания.
- Определить отдельные зубы по типу.
- Показать на образцах или схемах, где находятся основные миндалины, указав их по имени.
- Начиная со рта и заканчивая задним проходом, описать органы, через которые пищевые продукты проходят во время пищеварения у животных с однокамерным желудком.
- Обозначить все части многокамерного желудка на образцах или схемах.
- Описать изменения кишечника, характерные для лошадей и жвачных животных.
- Определить и описать основные слюнные железы.
- Описать расположение и систему протоков поджелудочной железы.
- Различать функциональное и питательное кровоснабжение печени; описать их поступление в печень и из нее.
- Определить характер и важность печеночной доли и описать ее связь с билиарной системой.
- Следить за выработкой желчи из печеночной доли до ее выхода в просвет кишечника.

Строение пищеварительной системы

Пищеварительная система (пищеварительный тракт) в основном состоит из мышечной трубки, выстланной слизистой оболочкой, которая начинается с внешней кожи рта и заканчивается задним проходом. Её основные функции - схватывание, пережевывание, переваривание (расщепление) и всасывание пищи, а также удаление непереваренных/неабсорбированных отходов. Пищеварение превращает питательные составляющие пищи в молекулярные соединения так, чтобы их можно было усвоить и использовать для получения энергии и создания других соединений для включения их в ткани организма.

Элементами пищеварительной системы являются рот, глотка, пищевод, предсердия (жвачные животные), железистый желудок, тонкий кишечник, толстый кишечник, прямая кишка и добавочные железы (слюнные железы, печень и поджелудочная железа).

Каудальнее диафрагмы компоненты пищеварительного тракта лежат в брюшной и тазовой полостях. Здесь они окружены простым плоским эпителием, который также называют **мезотелием** или **серозной оболочкой**. В этих полостях тела серозная оболочка идентифицируется как **брюшина**. Как и плевра внутри грудной полости, она названа в соответствии с структурами, к которым она применяется: там, где она лежит непосредственно на органе, она называется **висцеральной брюшиной**, а там, где она покрывает брюшную стенку, это **париетальная брюшина** (см. Рисунок 1-9).

Теменная и висцеральная брюшина непрерывны друг с другом за счет отражения серозной оболочки, которая прикрепляет органы к стенке тела. Эти прикрепления вместе составляют **брыжейки**, и они названы в честь органа, который они подвешивают (подробнее ниже). Кровеносные сосуды, лимфатические сосуды и нервы перемещаются по брыжейкам, достигая через них органы.

Стенка пищеварительного тракта состоит из следующих четырех слоев или оболочек, которые даны изнутри наружу: (1) **слизистая оболочка**; (2) **подслизистая оболочка**; (3) **мышечная оболочка**; и (4) **оболочка серозной оболочки** или (если органы лежат вне полостей тела) **адвентициальная оболочка** (Рисунок 20-1).

Слизистая оболочка - это слой, ближайший к пространству (просвету) внутри пищеварительного тракта. Она имеет три гистологических слоя. Самый внутренний слой состоит из многослойного плоского эпителия от рта до уровня железистой части желудка; от этого места до заднего прохода эпителий представляет собой простой столбчатый тип. В основе эпителия слизистой оболочки лежит слой соединительной ткани и гладкомышечный слой, присутствующий в различной степени.

Подслизистая оболочка - это слой рыхлой соединительной ткани, в которой находятся кровеносные сосуды и нервы. В некоторых местах в подслизистой оболочке можно найти железы пищеварительного тракта, а также лимфатические узлы.

Поскольку моторика важна для функции пищеварительной системы, **мышечная оболочка** обычно хорошо развита. У лошади две трети краниальной мышечной оболочки пищевода - поперечно-полосатая мышца; у свиньи все, кроме самого дистального конца пищевода, имеют бороздки; а у жвачных животных весь пищевод имеет поперечно-полосатую мышцу. С этой точки и дистальнее мышечные клетки гладкие (непроизвольные) и обычно расположены в два слоя. Более глубокий слой имеет волокна, которые окружают кишечник, а более поверхностный мышечный слой имеет продольное расположение.

Внешняя оболочка состоит из висцеральной брюшины и скудной соединительной ткани, лежащей под ней. Это **серозная оболочка**. Грудная и шейная части пищевода не подвешены непосредственно в полости тела (грудной пищевод окружен тканями средостения) и, следовательно, не имеют серозной оболочки. Вместо этого окружающая соединительная ткань в этих местах составляет **адвентициальную оболочку**. Точно так же

дистальный конец прямой кишки и анальный канал находятся вне полости таза и окружены адвентициальной оболочкой.

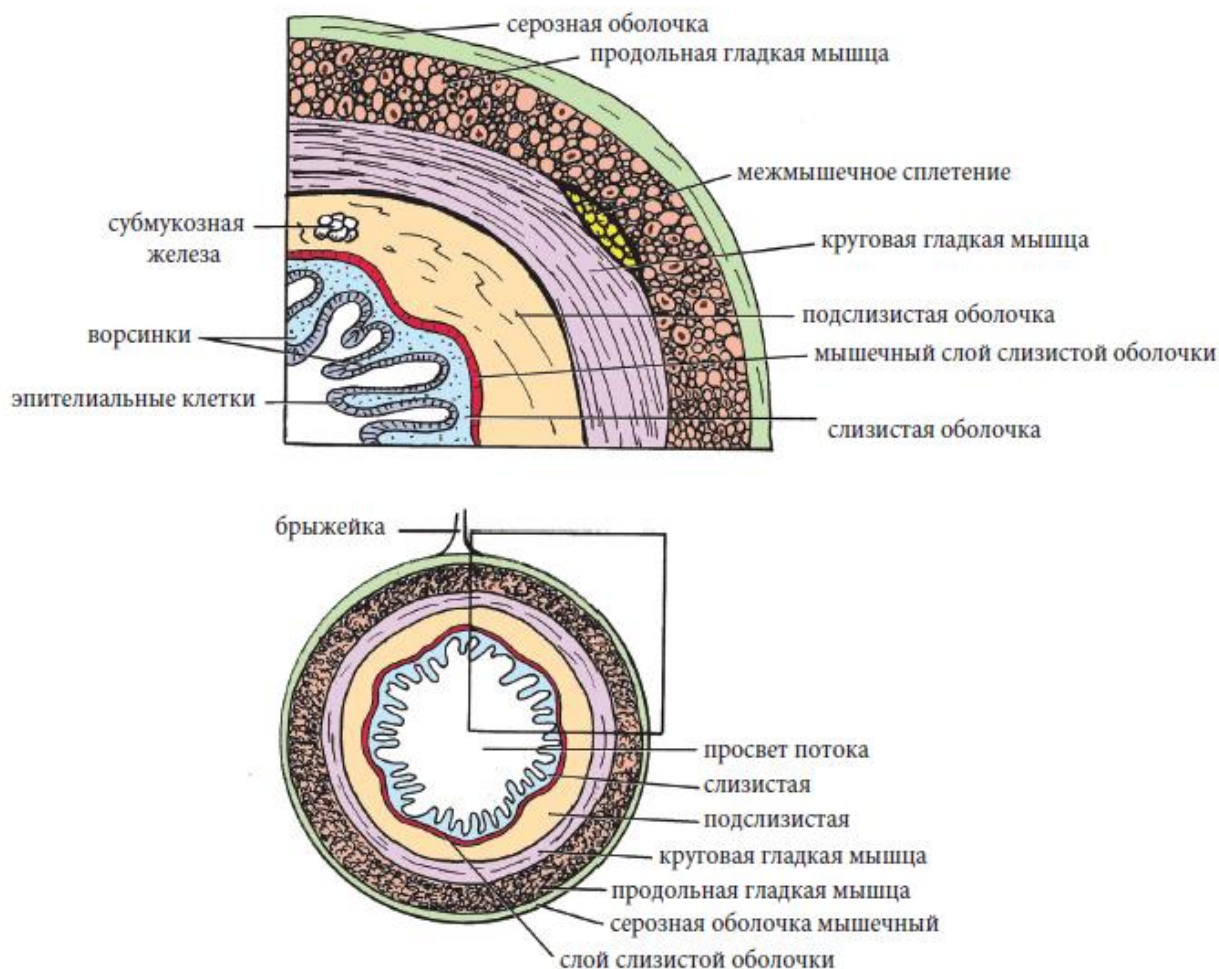


Рисунок 20-1. Слои типичного сегмента кишечника.

Рот

Рот используется в основном для получения, разрезания и/или измельчения, а также для смешивания пищи со слюной, но также может использоваться для манипуляции с окружающей средой (посредством захвата предметов) и в качестве защитного и наступательного оружия.

Вход в ротовую полость - **губы**, внешний вид и подвижность которых различаются у разных видов. Внешние части губ покрыты типичной волосистой кожей, которая превращается в **слизистую оболочку** в слизисто-кожном соединении краев. Верхняя губа у мелких жвачных имеет глубокую бороздку со срединным **желобком**. Губы плотно иннервируются сенсорными волокнами, что делает их очень чувствительным органом осязания. Губы овец, коз и лошадей мягкие и гибкие и помогают собирать пищу, а у крупного рогатого скота и свиней более жесткие и менее подвижные.

Небольшое пространство между зубами и губами/щекой – это **щечный карман**. **Собственно полость рта** лежит глубоко к зубам и занята главным образом языком. Полость рта заканчивается в месте сужения, образованном складками слизистой оболочки у основания языка, где пищеварительный тракт продолжается как глотка.

Дорсальная стенка полости рта содержит **твердое нёбо** рострально и **мягкое нёбо** каудально. Твердое нёбо образовано горизонтальными элементами резцовой, верхнечелюстной и нёбной костей, а его толстое покрытие слизистой оболочки характеризуется выраженными поперечными складками, называемыми **нёбными складками**. Мягкое нёбо представляет собой мышечно-слизистую оболочку, которая простирается к основанию надгортанника (см. Главу 19). Мягкое нёбо лошади исключительно длинное, и лошадь однозначно не в состоянии активно поднять мягкое нёбо, чтобы обеспечить прохождение воздуха из полости рта в гортань. По этой причине лошади дышат носом и неспособны дышать через рот, если мягкое нёбо смещенно дорсально от его нормального положения вентрально к надгортаннику (Рисунок 20-2).

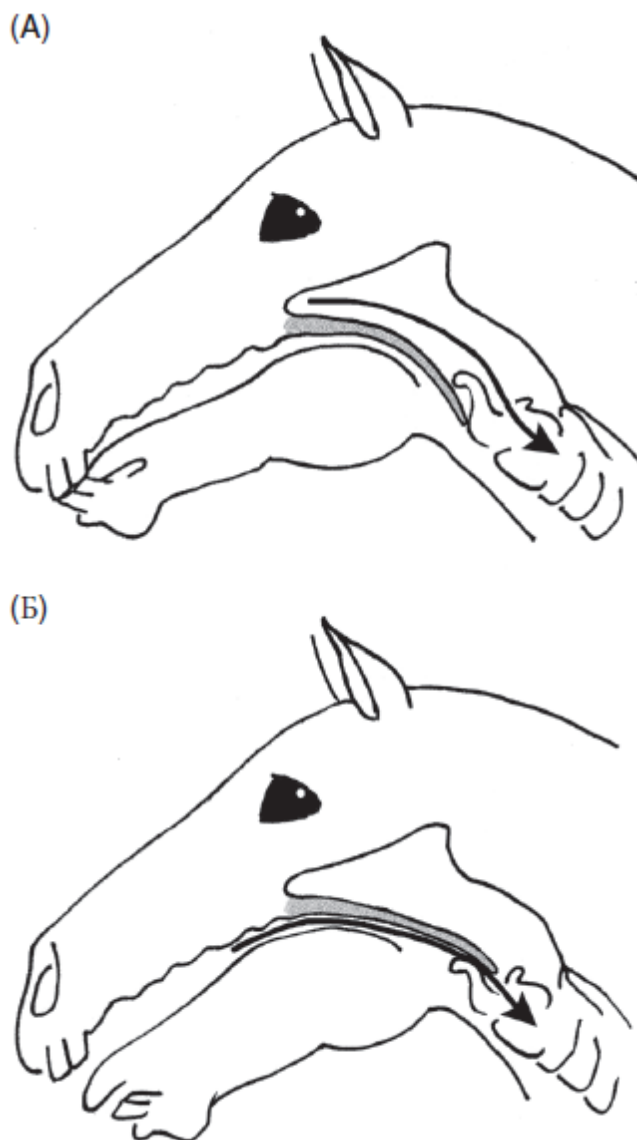


Рисунок 20-2. (А) Мягкое нёбо лошади обычно лежит вентрально к краям надгортанника, за исключением случаев глотания, когда оно кратковременно поднимается при прохождении пищи/воды, которую глотают. Эта позиция обеспечивает широкий, беспрепятственный проход для воздуха. (Б) При «дорсальном смещении мягкого нёба» мягкое нёбо поднимается к дорсальной стороне надгортанника. Длинное нёбо висит в преддверии гортани и является частичным препятствием для движения воздуха. В этом положении лошадь может дышать через рот, что обычно невозможно.

Зубы

Зубы расположены в двух **зубных рядах**: одна связана с нижней челюстью, а другая - с резцовой и челюстной костями. Сельскохозяйственные животные обычно имеют зазор в каждой дуге между передними зубами (резцами) и щечными зубами (см. Рисунок 4-4); такой физиологический разрыв представляет собой **диастему**. Часть уздечки лежит в диастеме лошади.

Млекопитающие обычно проявляют **гетеродонтию**, что означает, что у них есть различные типы зубов, которые специализируются на разных аспектах хватания и жевания. Все домашние животные также являются **дифиодонтами**. Это означает, что у них развивается ряд **молочных зубов**, которые выпадают и заменяются постоянными зубами. Процесс появления зубов называется **прорезыванием**. Когда их окклюзионные (шлифовальные) поверхности встречаются с зубами в противоположной аркаде, они, как говорят, **вступают в износ**. Время прорезывания зубов достаточно стабильно, чтобы точно определить возраст молодых животных, изучая их зубной ряд (см. Таблицы 20-1 и 20-2). Возраст животных с полным набором постоянных зубов можно приблизительно оценить только через обследование моделей износа окклюзионных поверхностей.

Корень зуба закреплен в гнезде кости, называемом **альвеолой**. Соединительная ткань, **пародонтит** (также называемый пародонтальной мембраной), прочно прикрепляет корень к окружающей кости в специальном суставе, **гомозозе** (см. Главу 6). **Коронка** - это часть зуба, видимая над слизистой мембраной десны. У некоторых зубов короткая коронка отделена от корня отчетливой **шейкой**. Эти зубы, примером которых являются резцы жвачных, описываются как **брахиодонты** (от греческого слова *brachy*, короткий). Напротив, конские резцы и щечные зубы имеют высокую прямую коронку без заметной шеи. Эти зубы описаны как **гипсодонты** (от греческого слова *hypsi*, высокий) (Рисунок 20-3).

Таблица 20-1. Формулы и прорезывание молочных зубов

Молочные зубы	Лошадь	Вол	Овца	Свинья
Формулы*	3 0 3 3 0 3	0 0 3 4 0 3	0 0 3 4 0 3	3 1 4 3 1 4
Прорезывание резцов				
DI 1	рожд.- 1-нед.	рожд.- 2-неделя	рожд.- 1-неделя	2–4 недель
DI 2	4–6 недель	рожд.- 2-неделя	рожд.- 1-неделя	1,5–3 месяцев
DI 3	6–9 месяцев	рожд.- 2-неделя	рожд.- 1-неделя	с момента опороса
DI 4		рожд.- 2-неделя	рожд.- 1-неделя	или до
Прорезывание клыков				до опороса
Прорезывание премоляров				
DP 1		рожд. - неск. дней обычно до рожд.		3,5–6,5 месяцев
DP 2	рожд.- 2-неделя	рожд. - неск. дней обычно до рожд.		7–10 недель
DP 3	рожд.- 2-неделя	рожд. - неск. дней обычно до рожд.		1–3 недели (верхняя) 1–5 недель (нижняя)
DP 4	рожд.- 2-неделя			1–4 недели (верхняя) 2–7 недель (нижняя)

* Постоянная формула показана только для одной стороны рта, с верхней аркадой, изображенной сверху, и нижней аркадой внизу. Первый номер - резцы; второй - клыки; третий - премоляры; и четвертый - моляры.

Таблица 20-2. Формулы и прорезывание постоянных зубов

<i>Постоянные зубы</i>	<i>Лошадь</i>	<i>Вол</i>	<i>Овца</i>	<i>Свинья</i>
Формулы*	3 1 3-4 3 3 1 3 3	0 0 3 3 4 0 3 3	0 0 3 3 4 0 3 3	3 1 4 3 3 1 4 3
Прорезывание резцов				
I 1	2,5 года	1,5–2 года	1–1,5 года	1 год
I 2	3,5 года	2–2,5 года	1,5–2 года	16–20 месяцев
I 3	4,5 года	3 года	1,5–3 года	8–10 месяцев
I 4	–	3,5–4 года	3,5–4 года	–
Прорезывание клыков				
	4–5 лет	–	–	9–10 месяцев
Прорезывание премоляров				
P 1	5–6 месяцев	2–2,5 года	1,5–2 года	12–15 месяцев
P 2	2,5 года	1,5–2,5 года	1,5–2 года	12–15 месяцев
P 3	3 года	2,5–3 года	1,5–2 года	12–15 месяцев
P 4	4 года			12–15 месяцев
Прорезывание моляров				
M 1	9–12 месяцев	5–6 месяцев	3–5 месяцев	4–6 месяцев
M 2	2 года	1–1,5 года	9–12 месяцев	8–12 месяцев
M 3	3,5–4 года	2–2,5 года	1,5–2 года	18–20 месяцев

* Постоянная формула показана только для одной стороны рта, с верхней аркадой, изображенной сверху, и нижней аркадой внизу Первый номер - резцы; второй - клыки; третий - премоляры; и четвертый - моляры.

Большая часть вещества зуба состоит из минерализованного вещества, называемого **дентином** (иногда пишется дентина), с **зубной полостью** в центре. Соединительные ткани, нервы и кровеносные сосуды зуба находятся в этой полости и составляют пульпу зуба. Между прочим, именно дентин составляет «слоновую кость» слоновых клыков.

Поверхность дентина представляет собой слой **эмали**, белый слой, состоящий из неорганических кристаллов. Эмаль является самым твердым веществом в организме. Она также незаменима, так как клетки, которые его генерируют (амелобласты), теряются после образования зуба, единственным исключением среди сельскохозяйственных животных являются клыки свиней. Только коронки зубов брахиодонта покрыта эмалью, в то время как почти весь зуб гипсодонта имеет слой эмали, и только небольшая короткая область корня зуба не имеет этого слоя. Эмаль зубов гипсодонтов выбрасывается в видные складки на шлифовальных поверхностях этих зубов, где они образуют характерные гребни (*cristae enameli*) и чашки (*infundibula*).

Цемент представляет собой тонкий, похожий на камень слой на поверхности зуба. Он покрывает только корень зуба брахиодонта, но простирается от корня до коронки зуба гипсодонта.

Передние зубы называются **резцами**, и в одной системе номенклатуры они могут обозначаться буквой I. Пара резцов, ближайшая к средней линии, называется I1, или центральными; следующая пара I2 или первые промежуточные звенья; следующий I3 или вторые промежуточные звенья; и последняя и самая боковая пара резцов называется I4 или углами. У нежвачных животных обнаружена только одна пара промежуточных резцов. Жвачным животным не хватает резцов в верхней зубной аркаде. Вместо этого слизистая оболочка в этой области превращается в плотную, **ороговевшую зубную**

подушку, при которой нижние резцы упираются, когда челюсти закрыты. Постоянным резцам предшествует одинаковое количество молочных зубов.

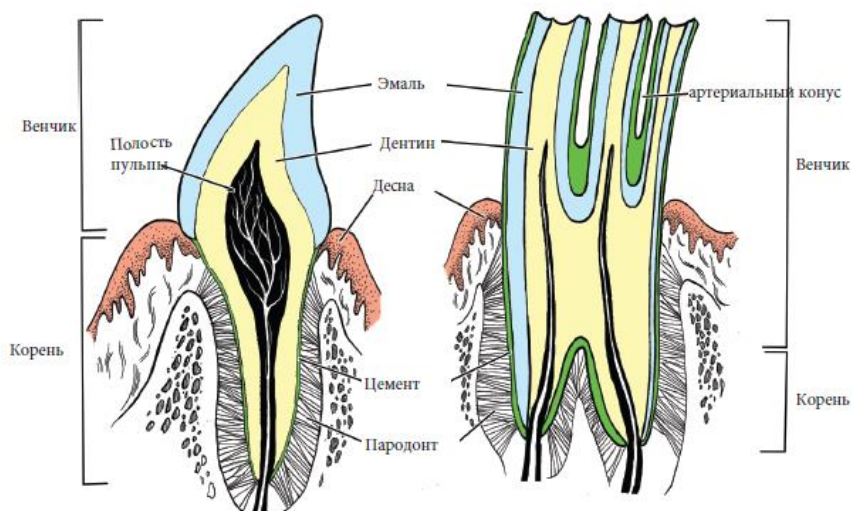


Рисунок 20-3. Слева - анатомия типичного зуба брахиодонта (например, бычий резец); справа - анатомия типичного зуба гипсодонта (например, коренной моляр).

Клыки (сокращенно С) также называют зубами, уздечкой, бивнями и тушами. У жвачных нет клыков, и, хотя они хорошо развиты у жеребцов, они обычно маленькие или отсутствуют у кобыл и мерин. Клыки у свиней большие, особенно у хряков, и у этого вида их обычно называют бивнями. Свиные бивни описываются как *открытые*, что означает, что они продолжают расти на протяжении всей жизни. Нижний бивень обычно намного больше, чем его партнер по верхней аркаде. У свиней постоянным клыкам предшествуют аналогичные молочные зубы; у лошади листовенные клыки часто отсутствуют или настолько малы, что их кроны не прорезаются.

Щечные зубы содержат **премоляры** (Р) и **моляры** (М), которые у травоядных животных являются морфологически сходными. Только премолярам предшествуют молочные зубы; у моляров нет предшественников. У свиньи коренные зубы крупнее премоляров и имеют более плоскую окклюзионную поверхность.

Первый премоляр у лошадей часто отсутствует, а когда он присутствует, его почти всегда можно увидеть только в верхней (верхнечелюстной) аркаде. В отличие от других конских щечных зубов, первый верхний премоляр очень маленький, брахидонт, и не изнашивается. Этот зуб называется **волчьим зубом**, и некоторые владельцы лошадей предпочитают удалять его из-за ощущения, что он может вступать в нежелательный контакт с уздой (Рисунок 20-4).

У молодой лошади видна только небольшая часть каждого щечного зуба, так как большая часть коронки лежит развитой, но не прорезанной под десной (Рисунок 20-5). На протяжении всей жизни лошади эти зубы продолжают прорезываться, сохраняя свою внутриротовую высоту, даже когда они изнашиваются грубым кормом, который ест лошадь. Конские щечные зубы не имеют открытых корней; после первоначального формирования зуба новые зубные ткани не создаются. Вместо этого они описываются как медленно прорезывающиеся. Из-за этого явления у их щечных зубов появляются острые удлиненные гребни эмали. Они называются *точками* или *крючками* и могут причинить лошади значительную боль, так как могут порезать мягкие щеки, язык и десну. По этой причине считается целесообразным периодически проверять и фиксировать точки и крючки - процедура, называемая *плавающим зубом*, которая выполняется с помощью специального рашпиля, называемого *поплавком*.



Рисунок 20-4. Первый премоляр или «волчий зуб» лошади.



Рисунок 20-5. Щечные зубы молодой лошади полностью сформированы, но в основном расположены в костях лица и нижней челюсти. Зубы медленно прорезаются на протяжении всей жизни лошади, поскольку короны изнашиваются при жевании грубых кормов.

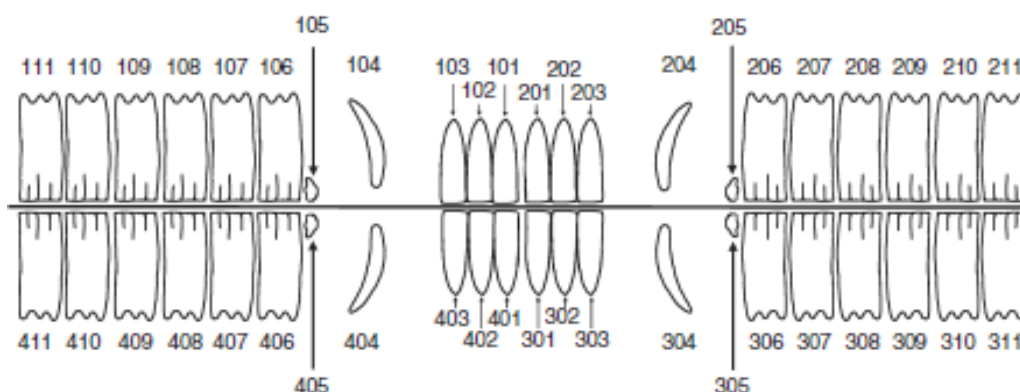


Рисунок 20-6. Зубы взрослых лошадей идентифицированы с помощью модифицированной системы триадана. Средняя линия находится в центре этой диаграммы; представьте животное, стоящее перед вами с двумя зубными рядами, расправленными в ряды, идущие по бокам на этом рисунке. Нумерация начинается в

верхней правой аркаде животного, ближайшей к средней линии с зубом 101 (первый резец).

Лиственные и постоянные зубные формулы для домашних животных показаны в таблицах 20-1 и 20-2.

Ветеринарные врачи приняли систему нумерации зубов, названную модифицированной системой триадана, адаптированной к стоматологии человека. В нем каждый зуб имеет уникальный трехзначный идентификатор. Представьте себе рот, если смотреть спереди и разделить его на четыре квадранта (Рисунок 20-6). Зубы в верхнем правом углу (правая сторона верхней челюсти) пронумерованы в 100-х; те, что в левом верхнем углу – в 200-х; те, что в левом нижнем углу – в 300-х; и те, что в нижнем правом углу – в 400-х. Второе и третье числа представляют номер зуба, отсчитываемый от роstralной средней линии и прогрессирующего по направлению к нижней части тела. Однажды освоенная система триадана позволяет проводить краткую и однозначную идентификацию отдельных зубов в медицинских записях.

Язык

Язык состоит из мышечной массы, покрытой слизистой оболочкой. Он разделен на свободную **верхушку** на роstralном конце, толстое тело и хвостовой **корень**, прилегающий к глотке. Весь язык подвижен благодаря своим мышечным прикреплениям к подъязычному аппарату и нижней челюсти. Мышцы языка (**внутренние мышцы**) имеют волокна, ориентированные в продольном, перпендикулярном и поперечном направлениях, что позволяет языку выполнять широкий спектр движений. Это особенно заметно у вола, который использует свой язык в качестве цепкого органа (Рисунок 20-7).

Язык покрыт толстым кератинизированным многослойным плоским эпителием. Поверхность характеризуется большим количеством едва заметных **выступов**, сосочков, которые особенно хорошо развиты на дорсальной поверхности (Рисунок 20-8). У всех домашних животных обнаружены нитевидные, грибовидные и желобовидные сосочки, а у лошади, свиньи и собаки - листовидные сосочки, но не у жвачных. Жвачные животные дополнительно имеют крупные конические сосочки. Нитевидные и конические сосочки не имеют **вкусовых рецепторов** (скопления вкусовых клеток, специализирующихся на вкусовой чувствительности, см. Главу 12), но все другие типы сосочки имеют. Вкусовые рецепторы также можно обнаружить на надгортаннике, гортани, глотке и мягком нёбе.

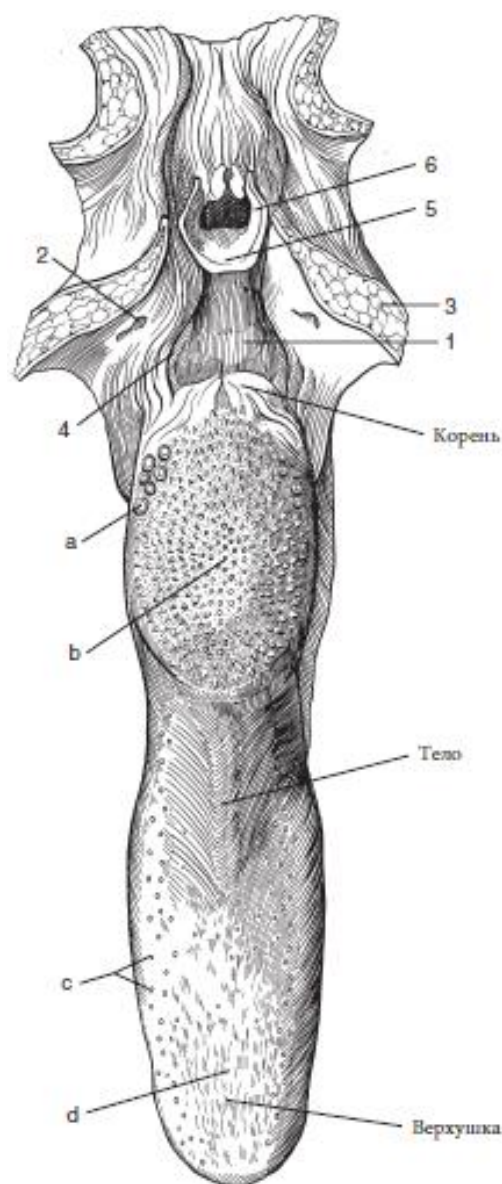


Рисунок 20-7. Язык быка, вид сверху. Глотка и мягкое нёбо пересекаются и отражаются латерально. а - желобовидные сосочки; б - торингвальные с коническими сосочками; в - грибовидные сосочки; д - нитевидные сосочки; 1 - ротоглотка; 2 - миндалина крипта; 3, поверхность среза мягкого нёба; 4 – глоточно-нёбная дуга; 5, надгортанник; 6, вход в гортань.

Нитевидные сосочки выглядят расплывчато. У вола они состоят из ядра соединительной ткани, покрытого сильно ороговевшим эпителиальным слоем. Эти сосочки у лошади короче и мягче, чем у других домашних животных, что придает языку лошади ощущение бархатистости. Среди нитевидных сосочек разбросаны **грибовидные сосочки**, так называемые из-за их сходства с крошечными грибами.

Листовидные сосочки напоминают листву или листья растений. Они обнаружены у лошади и свиньи (и очень редко у крупного рогатого скота) на боковом крае, прилежащем к тому месту, где корень языка соединен с мягким нёбом сгибом слизистой оболочки, **нёбно-язычной дугой**.

Желобовидные сосочки - это большие круглые выступы, окруженные глубоким желобком. Эти сосочки расположены в форме V на каудальной части языка и разграничены морфологическим делением между телом и корнем языка.

Тело жвачного языка имеет выступающую дорсальную выпуклость, **торус лингва**,

который густо покрыт выступающими **коническими сосочками**. Подобные роговые выступы покрывают внутреннюю часть губ и щек.

(А)



(В)

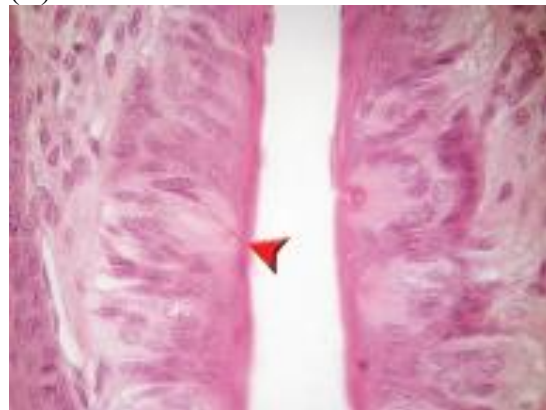


Рисунок 20-8. (А) Грибковидные сосочки на языке кролика (4 ×). Обратите внимание на наличие вкусовых рецепторов на боковых сторонах сосочков (круг). (В) Вкусовые рецепторы крупным планом (40 ×). Стрелка указывает на поры на вершине вкусового сосочка, через которые растворенные вещества могут достигать вкусовых клеток сосочка. *Источник:* микрофотография предоставлена Гретхен Делкамбр, Колорадский государственный университет, Колорадо, США.

Глотка

Глотка является обычным проходом для пищи и воздуха, каудальна к полости рта и носа, выстлана слизистой оболочкой и окружена мышцами. Глотку можно разделить на носовую (**носоглотку**), оральную (**ротоглотку**) и гортанную (**гортанно-глоточную**) части, названные так по связи с этими областями (см. Рисунок 19-2).

Мышцы стенок глотки отвечают за упорядоченное направление воздуха, пищи и жидкостей таким образом, что воздух из полости носа направляется в гортань, а пища и жидкости направляются в пищевод. Таким образом, пути глотания воздуха и проглоченных веществ должны пересекаться; нарушение функции глотки может иметь серьезные последствия для дыхательных путей, которые должны быть защищены от пищевых продуктов (Рисунок 20-9).

Углубление глотки у лошади представляет собой срединную нишу под каудодорсальным углом носоглотки (Рисунок 20-10). У свиньи есть **дивертикул глотки**, который открывается в дорзальную стенку глотки около начала пищевода.

Следует проявлять осторожность, чтобы не попасть в этот дивертикул при прохождении через желудочную трубку или при приеме лекарств через болусодаватель.

Миндалины

Миндалины представляют собой более или менее ограниченные скопления лимфатических узлов, обнаруженные в связи со слизистыми оболочками рта и глотки (Рисунок 20-10). Гистологическая организация миндалин описана в главе 16.

У человека каждая из двух очевидных **нёбных миндалин** лежит в кармане на боковой стенке глотки вентрально к мягкому нёбу и прилегает к основанию языка (это легко увидеть в зеркале в виде вытянутых узелков на каждой стороне вашего горла, если, конечно, они не были удалены). У лошади, быка и овцы эти нёбные миндалины находятся

примерно в одном и том же относительном положении внутри подслизистой оболочки и полностью покрыты слизистой оболочкой. Другими словами, у этих животных миндалины вообще не выступают в глотку. Нёбная миндалина жвачных животных имеет глубокую расщелину, *крипту миндалин*, которая увеличивает площадь поверхности, через которую лимфатическая ткань может вступать в контакт с антигенами (Рисунок 19-2 и 20-7). У свиньи нёбные миндалины лежат в основании мягкого нёба.

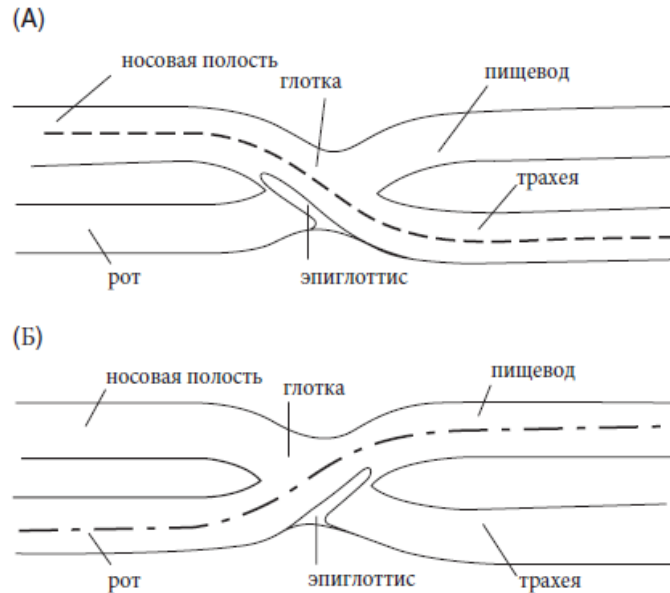


Рисунок 20-9. Относительное положение глотки и рта к гортани и пищеводу при (А) нормальном дыхании и (Б) глотании.

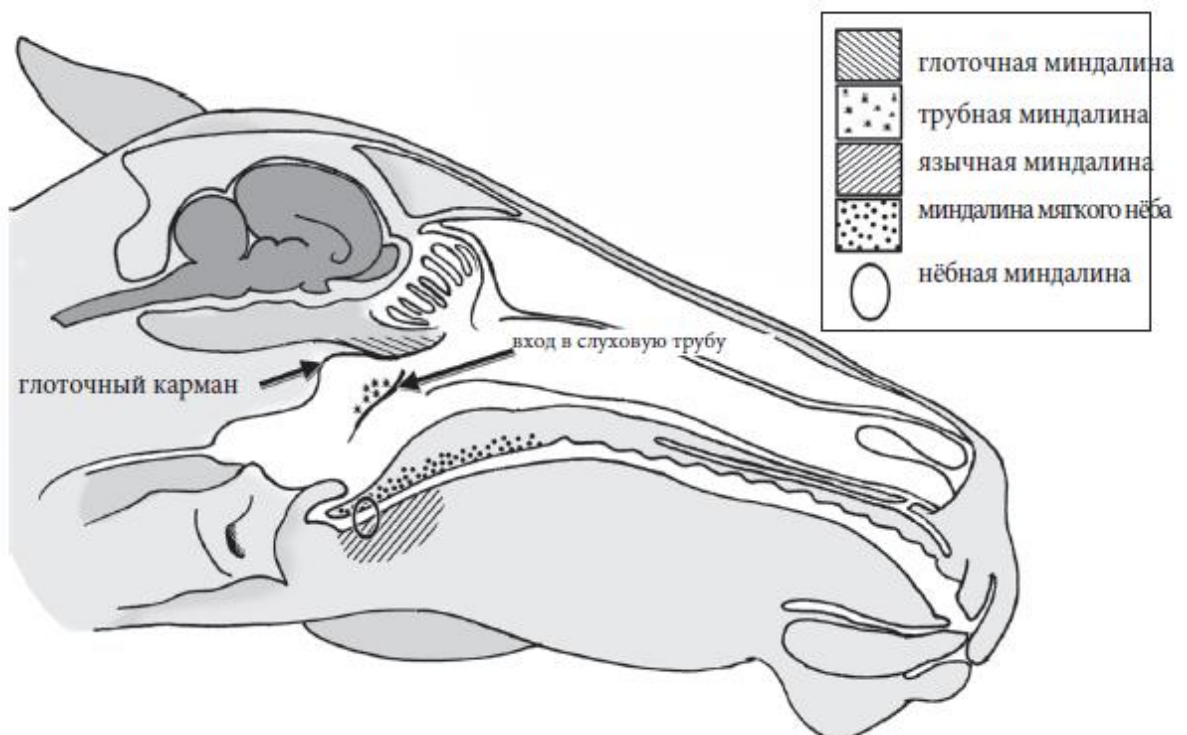


Рисунок 20-10. Сагиттальный разрез головы лошади, показывающий расположение миндалин.

Язычные миндалины состоят из скоплений лимфатических узлов в основании языка. Эти миндалины наиболее заметны у лошади, быка и свиньи.

Глоточная миндалина представляет собой скопление лимфоидной ткани в подслизистой оболочке дорзальной стенки глотки всех домашних животных. Увеличение глоточной миндалины человека создает состояние, обычно называемое аденоидами. Отверстия слуховых труб (см. Главу 12) в носоглотке имеют скопления лимфатических узлов, **трубных миндалин**.

Пищевод

Пищевод — это мышечная трубка, проходящая от глотки к желудку каудальнее диафрагмы. Конец, прилегающий к глотке, остается закрытым перстнеглоточной мышцей, которая проходит от своего места прикрепления на перстневидном хряще над дорсальной стороной проксимального отдела пищевода. Хотя это и не сфинктер в самом строгом смысле, действие перстнеглоточной мышцы прижимает отверстие пищевода к перстневидному хрящу, заставляя его функционировать как сфинктер для этого конца пищевода.

От глотки пищевод проходит дорсально к трахее и обычно немного наклоняется влево в области шеи в средней части шейки матки. Он снова проходит дорсально к трахее, когда входит в грудную клетку, и продолжается каудально между трахеей и аортой через средостение и проходит через диафрагму в **пищеводном отверстии**. Внутри брюшной полости пищевод соединяется с желудком.

Слизистая оболочка пищевода превращена в выступающие продольные складки, которые позволяют значительно расширить просвет в поперечном сечении, чтобы обеспечить прохождение комка пищи. Эпителий многослойного плоского типа, более или менее ороговевший в соответствии с шероховатостью обычного корма.

Мышечная оболочка пищевода состоит из двух слоев, которые наклонно пересекаются в проксимальном отделе пищевода, принимают спиральную конфигурацию в средней части пищевода и образуют внутренний круговой и внешний продольный слой в более дистальных частях. Мышца меняется с поперечно-полосатой на гладкую в каудальной трети пищевода у лошади и чуть краниально по отношению к диафрагме у свиньи; у жвачных животных она поперечно-полосатая. Мышцы пищевода, как полосатые, так и гладкие, иннервируются блуждающим нервом.

Закупорка пищевода пищей или инородными телами называется **удушением**. Наиболее частые места для такой обструкции - грудной вход, основание сердца и пищеводный перерыв диафрагмы. Всегда серьезное заболевание удушье может быть быстро смертельным для жвачных, если закупорка препятствует выделению газа (**отрыжке**) из рубца.

Простой желудок

У нежвачных животных (лошади и свиньи) желудок располагается каудальнее левой стороны диафрагмы. Иногда его описывают у этих видов как **простой желудок**. Термин «однокамерный желудок» не приветствуется, поскольку он увековечивает неправильное представление о том, что у жвачных животных более одного желудка; на самом деле у жвачного животного один желудок с несколькими отделениями.

Простой желудок в основном подразделяется на кардию (вход), дно, тело и пилорическую область (отток); в пилорической области имеется плотная пальпируемая мышца сфинктера, называемая пилорусом, которая контролирует опорожнение желудка в более дистальные части пищеварительного тракта (Рисунок 20-11).

Пищевод соединяется с желудком в **кардии**, части желудка, названной так из-за близости к сердцу. Стенки, окружающие кардию (где просвет пищевода становится

непрерывным с просветом желудка), имеют утолщение мышцы, которая составляет функциональный сфинктер, **кардиальный сфинктер**. Эта мышца особенно хорошо развита у лошади, где ее сила и строение затрудняют или делают невозможным рвоту у лошади.

Кардия и привратник расположены довольно близко друг к другу, что придает животу J-образную форму. Такое расположение приводит к очень короткой вогнутой стороне между кардии и привратником, известной как **малая кривизна**, и гораздо более длинной выпуклой стороне, **большой кривизне**. Утолщение возле кардии — это **дно**. У лошади дно увеличено, образуя слепой мешок, **saccus cecus**, слизистая оболочка которого многослойная, плоская и нежелезистая. В желудке свиньи есть похожий, хотя и меньший по размеру карман, который называется **дивертикул желудка**; слизистая оболочка желудка свиньи типичного железистого столбчатого типа.

Тело желудка — это расширяющаяся часть, внешне определяемая большей кривизной. Размер тела желудка во многом определяется степенью наполнения. Он сужается по мере того, как желудочные дуги сужаются вентрально и вправо, превращаясь в **привратник**. Очень сильный сфинктер, привратник, регулирует отток желудка в этой области. У свиньи (и в аналогичной области желудка жвачного животного) привратник имеет мышечное и жировое увеличение, то есть пилорический тор. Его функция неизвестна.

Мышечная оболочка желудка состоит из трех прерывистых слоев гладкой мускулатуры: внешнего продольного, среднего круглого и внутреннего косоугольного слоя.

В просвете простого желудка есть несколько гистологически различных областей, названия которых похожи на крупные части желудка, но, к сожалению, не соответствуют им напрямую (Рисунок 20-9). Непосредственно вокруг кардии находится область многослойного плоского эпителия, называемая **областью пищевода**. Эта нежелезистая область ограничена у свиней, но расширена у лошади, у которой она выстилает слепой мешок. У жвачных животных так сильно расширена пищеводная область желудка, где она выстилает преджелудок.

За исключением области пищевода, слизистая оболочка простого желудка железистая. По большому счету, слизистая оболочка здесь находится в выступающих **желудочных складках**, которые позволяют ему увеличиваться в объеме для приема пищи. На микроскопическом уровне высокого эпителия слизистой оболочки волнообразно изгибается в виде глубоких складок, которые создают углубления, называемые **желудочными ямками**.

Переход от многослойного плоского эпителия области пищевода к высокому эпителию в железистой части желудка определяет начало области кардиальной железы. Этот переход совершенно очевиден у лошади, где он называется границей разделения отделов желудка (**margo plicatus**).

Кардиальные железы, давшие название этой области, представляют собой короткие разветвленные трубчатые железы, основным секреторным продуктом которых является слизь. Область кардиальной железы лошади небольшая, но она покрывает почти половину внутренней части желудка свиньи.

Область железистого дна выстилает большую часть внутренней части желудка (и, конечно, больше, чем просто дно). Типичная железа — это железа дна (также называемая собственно желудочной железой). Железы дна — это простые трубчатые железы, которые открываются в желудочные ямки, куда они выделяют свои секреты.

Область пилорической железы более или менее соответствует пилорической области простого желудка. Пилорические железы гистологически похожи на сердечные железы и, как и они, выделяют слизь.

Энтероэндокринные клетки разбросаны по слизистой оболочке железистого желудка. Они выделяют гормоны, которые влияют на секреторную и мышечную

активность кишечника и его вспомогательных органов (например, печени и поджелудочной железы).

Желудок жвачных животных

Желудок жвачных на самом деле представляет собой единственный желудок, видоизмененный за счет заметного расширения области пищевода на три отдельных и объемных дивертикула: **рубец**, **ретикулум** и **книжка**, все вместе известные как **преджелудок**. Они выстланы нежелезистым многослойным плоским эпителием и состоят из ряда камер, где пища переваривается микроорганизмами перед прохождением через пищеварительный тракт - к меньшей железистой части желудка у жвачных животных, **сычугу**. На рисунках 20-12, 20-13 и 20-14 показан желудок быка.

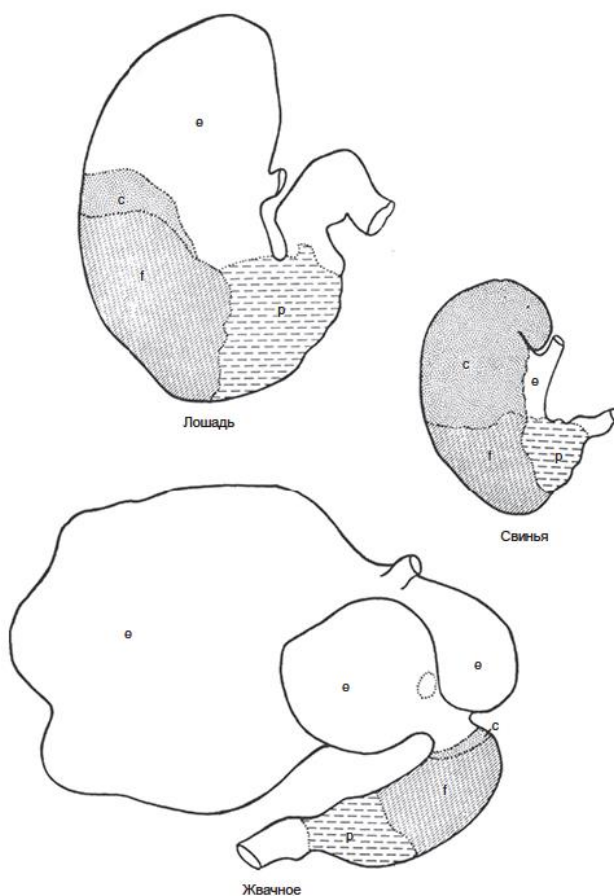


Рисунок 20-12. Области желудка, определенные по типу желез у лошади, свиньи и жвачных животных. е - пищеводная область; с - область кардиальной железы; f - область железы дна; р - область пилорической железы.

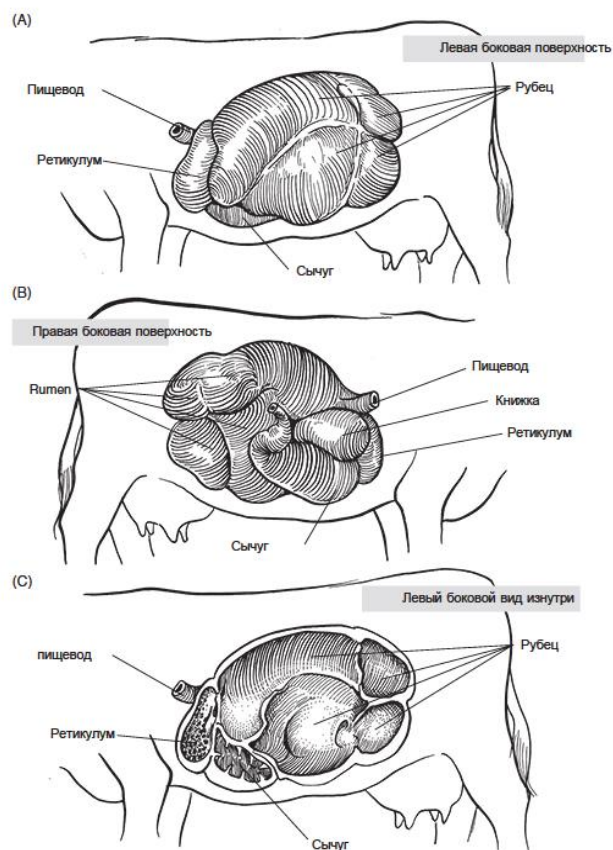


Рисунок 20-13. Бычий желудок in situ. (A) Вид слева. (B) Вид справа. (C) Внутренняя анатомия руминоретикула, если смотреть слева.

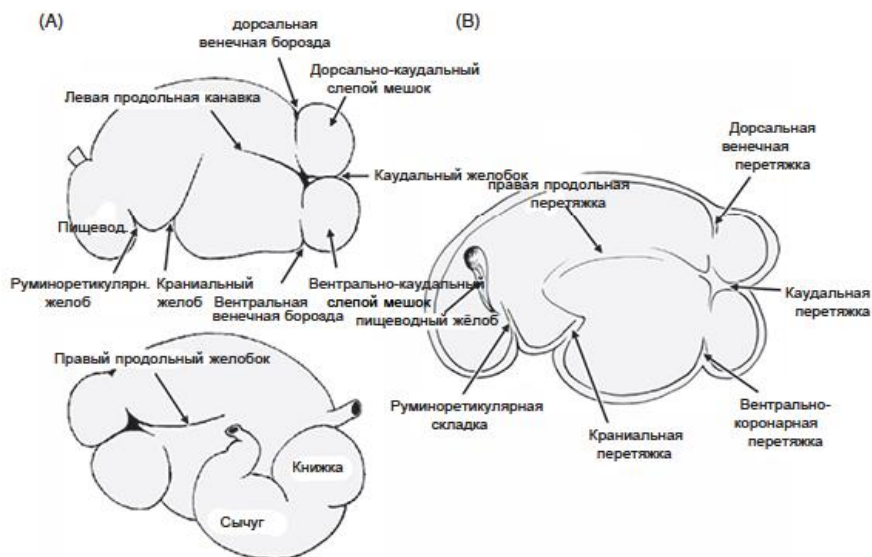


Рисунок 20-14. Подробная анатомия желудка крупного рогатого скота. (A) Внешняя анатомия слева (вверху) и справа (внизу). (B) Внутренняя анатомия; бороздки на внешней стороне желудка соответствуют приподнятым мышечным гребням («перегородкам») на внутренней стороне желудка.

Руминоретикулум

Из-за их функционального и анатомического сходства ретикулум и рубец часто вместе называют **руминоретикулумом**. Отверстие пищевода (кардия) находится примерно на уровне середины седьмого межреберного промежутка и открывается в дорсальное

пространство, общее для рубца и ретикулума. Слизистая оболочка в области кардии образует две тяжелые мышечные складки, которые вместе образуют бороздку, идущую от кардии до книжки. Это - **желудочная борозда** (также называемая пищеводной или ретикулярной). У кормящих жвачных животных акт сосания инициирует рефлекторное сокращение мышечных стенок бороздки, превращая ее из глубокой борозды в закрытую трубку, соединяющую кардию с книжкой. Благодаря этому рефлексу проглоченное молоко минует жвачку и вместо этого доставляется в более дистальные части желудка; это обеспечивает, что молоко не будет скисать в желудочно-кишечном тракте.

Ретикулум - это самый краниальный отдел преджелудка. Его слизистая оболочка вздымается на пересекающиеся борозды, которые и дали ретикулуму его общее название - «соты». Проглоченные посторонние предметы, такие как проволока или гвозди, обычно попадают в ретикулум и остаются в ней; сокращения этой части преджелудка могут привести к попаданию острых предметов через стенку желудка, что приведет к травматическому перитониту или травматическому гастриту (см. главу 17).

Расположение ретикулума непосредственно каудальнее диафрагмы помещает его напротив сердца, а между ними находится только мышечная диафрагма, так что эти острые предметы также могут попадать в плевральные и перикардальные пространства.

Ретикулум и рубец вентрально разделены толстой мышечной **руминоретикулярной складкой**. Рубец простирается от этой складки до таза и почти полностью заполняет левую часть брюшной полости; его емкость зависит от размера особи, но у взрослого крупного рогатого скота составляет от 110 до 235 л (примерно от 30 до 60 галлонов).

Ретикулум изнутри разделен на отсеки мышечными столбами, которые соответствуют бороздкам, видимым на внешней стороне рубца (Рисунок 20-13 и 20-14). **Правая и левая продольные столбы** (соответствующие правой и левой продольным бороздкам на внешней стороне) вместе с **краниальными и каудальными столбами** (внешняя, краниальная и каудальная борозды) образуют почти полный суживающий круг в горизонтальной плоскости. Они делят рубец на **дорсальный** и **вентральный мешочки**. Дорсальный мешок - самый большой отсек. Дорсальный мешок непрерывен краниально с ректикулумом над руминоретикулярной складкой, что два отделения разделяют дорсальное пространство.

Каудально дорсальный мешок подразделяется на **дорсальные коронарные столбы**, образующие неполный круг, ограничивающий **дорсальный слепой мешок**. Каудальная часть вентрального мешка образует дивертикул, **вентральный слепой мешок**, отделенный от остальной части вентрального мешка **вентральными коронарными столбами**.

Как и в остальной части преджелудка, слизистая оболочка, выстилающая рубец, представляет собой нежелезистый многослойный плоский эпителий. В самых вентральных частях обоих мешочков рубца имеются многочисленные перистые сосочки до 1 см длиной, но на дорсальной части рубца сосочки почти полностью отсутствуют.

Книжка

Книжка - это сферический орган, заполненный мышечными пластинками (предположительно от 90 до 130 в бычьей книжке), которые лежат на листах, очень похожих на страницы книги (давая книжке его разговорное название - **книжный желудок**). Многослойная плоская слизистая оболочка, покрывающая пластинки, усеяна короткими тупыми сосочками. Каждая пластинка содержит три слоя мускулов, включая центральный слой, продолжающийся мышечной оболочкой стенки полости книжки.

Книжка лежит справа от руминоретикула, чуть каудальнее печени, а у вола она соприкасается с правой стенкой тела. Книжка у овец и коз намного меньше, чем у крупного рогатого скота, и обычно не соприкасается с брюшной стенкой. Пища попадает в книжку через ретикулоомазальное отверстие, между пластинками, и попадает в книжно-сычужное отверстие.

Сычуг

Сычуг (настоящий желудок) - это первая железистая часть пищеварительной системы жвачных животных (Рисунок 20-13 и 20-14). Его проксимальная часть находится вентрально от книжки, а его тело простирается каудально на правой стороне рубца. Привратник отделяет мышечное соединение желудка и тонкой кишки и, как и привратник свиньи, имеет увеличенный пилорический тор.

Эпителий сычуга состоит в основном из двух железистых областей, аналогичных области желез дна (область собственно желудочных желез) и области пилорической железы. Область сердечной железы в сычуге ограничена очень маленькой областью, прилегающей к книжно-сычужному отверстию.

Тонкий кишечник

Двенадцатиперстная кишка - это первый из трех отделов тонкой кишки (Рисунок 20-15–20-17). Она плотно прилегает к правой стороне дорсальной стенки тела короткой брыжейкой, *мезодуоденумом*. Двенадцатиперстная кишка возникает у привратника желудка и принимает протоки от поджелудочной железы и печени в этой области. У всех видов он проходит каудально с правой стороны брюшной полости по направлению к входу в таз, затем пересекает каудальную сторону с левой стороны к корню большой брыжейки (подробнее ниже) и отражает краниально и присоединяется к тонкой кишке. В этом месте двенадцатиперстная кишка прикрепляется к нисходящей ободочной кишке серозной связкой, *двенадцатиперстной складкой*.

Переход между двенадцатиперстной кишкой и следующей частью тонкой кишки, *тощей кишкой*, определяется значительным увеличением длины поддерживающей брыжейки. Тощая кишка - самая длинная часть тонкой кишки (например, ее длина у лошади достигает 28 м). Гистологически тощая кишка похожа на двенадцатиперстную кишку, хотя лимфатические узелки на стыке слизистой оболочки и подслизистой могут быть более многочисленными.

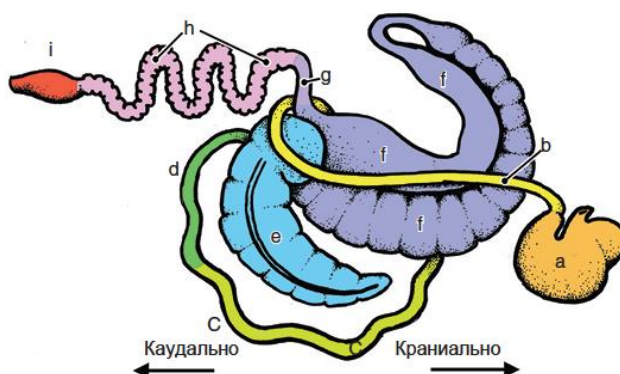


Рисунок 20-15. Желудочно-кишечный тракт лошади. а - желудок; б - двенадцатиперстная кишка; в - тощая кишка; г - подвздошная кишка; д - слепая кишка; е - восходящая (большая) ободочная кишка; ж - поперечная ободочная кишка; з, и - нисходящая ободочная кишка; к - прямая кишка

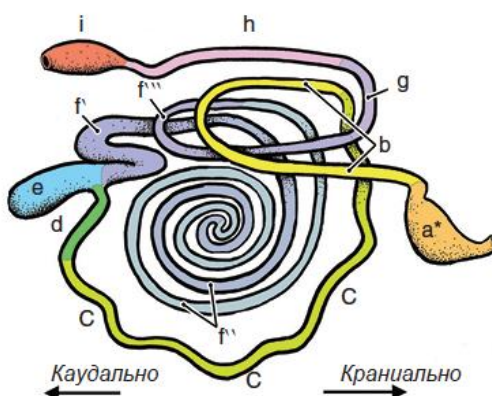


Рисунок 20-16. Желудочно-кишечный тракт быка. а* - сычуг; b - двенадцатиперстная кишка; c - тощая кишка; d - подвздошная кишка; e - слепая кишка; f - проксимальная петля; f' = спиральная петля; f'' = дистальная петля; g - поперечная ободочная кишка; h - нисходящая ободочная кишка; i - прямая кишка

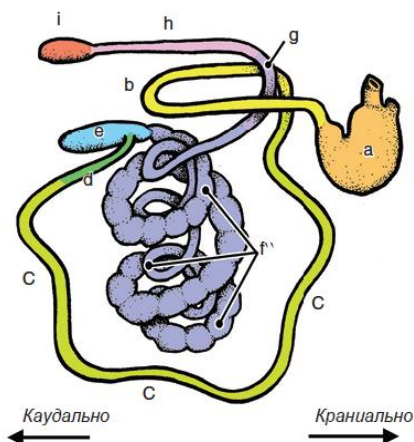


Рисунок 20-17. Желудочно-кишечный тракт свиньи. а - желудок; b - двенадцатиперстная кишка; c - тощая кишка; d - подвздошная кишка; e - слепая кишка; f' - спиральная петля; g - поперечная ободочная кишка; h - нисходящая ободочная кишка; i - прямая кишка

Подвздошная кишка — это последняя короткая часть тонкой кишки. Он отличается от тощей кишки складкой брыжейки между ней и слепой кишкой. Эта **илеоцекальная складка** находится на стороне кишечника, противоположной месту прикрепления брыжейки (**противобрыжеечная** сторона). Просвет подвздошной кишки сообщается с просветом толстой кишки у илеального отверстия; это соединение обнаруживается в правой хвостовой части брюшной полости у всех видов. Эпителий подвздошной кишки состоит из множества слизистых клеток, и скопления лимфатических узлов в этой области более многочисленны, чем в других частях тонкой кишки. Их особенно заметное расположение в подвздошной кишке привело к использованию термина **пейеровы бляшки** для их различения.

Брыжейки, которые отделяют тонкую кишку от дорсальной стенки тела, могут быть названы в соответствии с той частью кишечника, которая поддерживается, то есть **мезодуоденум (брыжейка двенадцатиперстной кишки)**, **мезоеюнум (брыжейка тощей кишки)** и **мезоилеум (брыжейка подвздошной кишки)**. Мезодуоденум обычно короткий, поэтому расположение двенадцатиперстной кишки относительно фиксировано. С другой стороны, брыжейки, поддерживающие тощую и подвздошную кишку, длинные и веерообразные, так что многие метры кишечника связаны с небольшой областью стенки дорсального тела. Мезоеюнум и мезоилеум часто вместе называют **большой брыжейкой**, а узкую ножку, с помощью которой они прикрепляются к стенке тела и через которую кровеносные сосуды, нервы и лимфатические сосуды достигают кишечника, обычно называют **корнем большой брыжейки**. Длина большой брыжейки обеспечивает значительную подвижность кишечной массы.

Толстый кишечник

Толстый кишечник состоит из **слепой кишки**, слепого мешка и **толстой кишки**, которая состоит из **восходящей, поперечной и нисходящей** частей (от орального до аборального концов). Нисходящая толстая кишка заканчивается **прямой кишкой** и **анальным каналом**.

В толстом кишечнике от одного вида к другому существует значительно больше отличий, чем в тонком кишечнике (Рисунок 20-15 - 20-17). Большая часть этих изменений возникает в результате модификаций восходящей кишки. Поперечная ободочная кишка образует короткое соединение, идущее поперек от дистальной восходящей ободочной кишки к проксимальной нисходящей ободочной кишке; она неизменно проходит справа

налево от брюшной полости, краниальнее корня большой брыжейки. Нисходящая ободочная кишка, как правило, относительно прямая, идет каудально с левой стороны брюшной полости к полости таза, где она заканчивается прямой кишкой. **Внешний анальный сфинктер** поперечно-полосатой (т. е. произвольной) мышцы и **внутренний анальный сфинктер** гладкой мускулатуры характеризуют стенки наиболее дистальной части желудочно-кишечного тракта, открывающейся наружу животного в **анусе**.

Жвачные животные

У жвачных животных (Рисунок 20-16) слепая кишка имеет диаметр около 12 см, и когда она заполнена пищей, ее слепой конец выступает в каудальном направлении до входного отверстия таза. Кадуально слепая кишка переходит в толстую кишку.

Проксимальная часть толстой кишки – **восходящая толстая кишка**. У жвачных животных он превращается в серию из трех петель. **Проксимальная петля (ansa proximalis)** образует S-образную форму, которая ведет к **спиральной петле (ansa spiralis)**. Спиральная ободочная кишка образует упорядоченную спиралевидную массу, встроенную в большую брыжейку. Первая часть спиральной ободочной кишки извивается к центру брыжейки (центростремительно), меняет направление на центральный изгиб, а затем по спирали отклоняется от центра (центробежно). Последняя часть восходящей ободочной кишки, **дистальная петля (ansa distalis)**, соединяет спиральную ободочную кишку с поперечной ободочной кишкой. Поперечная ободочная кишка пересекает справа налево, краниально к краниальной брыжеечной артерии, которая снабжает тонкую кишку, слепую кишку и восходящую ободочную кишку, и продолжается каудально в качестве **нисходящей ободочной кишки** к прямой кишке.

Свинья

Слепая кишка свиньи (Рисунок 20-17) представляет собой умеренно большой (1,5–2,2 л) слепой мешок, который выступает краниоventрально около средней линии. Дорсальный конец слепой кишки продолжается с толстой кишкой в илеоцекоколическом соединении, где вход в подвздошную кишку отмечает разделение между слепой и толстой кишкой. В отличие от большинства домашних видов, основная часть слепой кишки свиньи лежит слева от средней линии, с ее соединением с толстой кишкой вентрально к левой почке.

Восходящая ободочная кишка свиньи, как и толстая кишка жвачных, представляет собой спиральное расположение витков, хотя в случае свиньи спиральная петля имеет форму конуса, а не плоскость. Поперечная ободочная кишка продолжается от места соединения с дистальным концом спиральной петли, проходит вперед, затем пересекает левую сторону живота. Кишечник продолжается каудально по нисходящей ободочной кишке к прямой кишке. Как и у других животных, прямая кишка оканчивается анусом.

Лошадь

У лошади самый большой и сложный толстый кишечник среди домашних животных (Рисунок 20-15). Травяной рацион лошади требует помощи микробов для переваривания целлюлозы, но, в отличие от рациона жвачных животных, пищеварительная система лошади откладывает это брожение до тех пор, пока проглоченная пища не достигнет слепой кишки. По этой причине лошадей часто называют **постжелудочными ферментаторами**.

Слепая кишка у лошади представляет собой большую структуру в форме запятой, простирающуюся от ее основания в правой части входа в таз до дна брюшной полости, где вершина лежит чуть каудальнее диафрагмы рядом с мечевидным хрящом грудины. Подвздошная кишка входит в слепую кишку около ее основания у отверстия подвздошной

кишки. Слепая кишка является основным местом ферментации у лошади, и ее средняя емкость составляет около 33 л (около 9 галлонов).

Восходящая ободочная кишка лошади сильно модифицирована и чрезвычайно вместительна, поэтому ее обычно называют **большой толстой кишкой**. Начальная часть выходит из слепой кишки и проходит краниально вдоль правой вентральной брюшной стенки к грудной части диафрагмы, где она резко поворачивается влево и движется каудально вдоль левой вентральной брюшной стенки к входу в таз. Эти начальные части большой толстой кишки последовательно называются **правой брюшной толстой кишкой**, **стернальным изгибом** и **левой брюшной толстой кишкой**. Они расположены в виде подковы, с пальцем вперед и ветвями, направленными каудально по обе стороны от вершины слепой кишки.

У входа в таз левая брюшная кишка резко поворачивается кзади, образуя **тазовый изгиб**. Затем толстая кишка продолжается краниально как **левая дорсальная кишка**, расположенная чуть дорсальнее левой вентральной кишки. По мере приближения к диафрагме (только дорсально по отношению к изгибу грудины) она изгибается влево, как изгиб диафрагмы, а затем продолжается на короткое расстояние каудально, как **правая дорсальная кишка**. Правая дорсальная толстая кишка становится поперечной ободочной кишкой, которая пересекает среднюю линию каудально до корня большой брыжейки.

Нисходящая толстая кишка лошади (также называемая **малой толстой кишкой**, чтобы отличать ее от большой толстой кишки) является прямым продолжением поперечной толстой кишки. Нисходящая толстая кишка имеет волнообразные формы внутри мезоколонны, как и малая кишка в брыжейке. Малая толстая кишка, однако, несколько больше в диаметре, чем тонкая кишка, и, в отличие от гладкой стенки тонкой кишки, ее стенка заметно мешковатая. Малая толстая кишка обычно располагается около середины каудальной части брюшной полости. Она заканчивается в полости таза как прямая кишка.

Большая (восходящая) толстая кишка лошади прикрепляется к стенке тела только дорсально с правой стороны. Большая часть его значительной длины подвижна в брюшной полости. Поэтому он подвержен аномальным смещениям и/или скручиванию, которые могут вызвать закупорку, скопление газа и скручиванию. Они вызывают сильную боль в животе, называемую коликами, и часто опасны для жизни, если не исправить их хирургическим путем.

Особенности брюшной полости

Теменная и висцеральная брюшина непрерывны друг с другом в двойных складках серозной оболочки, называемых брыжейками (см. выше). В некоторых местах висцеральная брюшина отражается от одной области кишечника, охватывает небольшое расстояние, а затем сливается с поверхностью близлежащих структур. Хотя эти двойные складки брюшины обычно очень тонкие, в этом строении их иногда называют связками. Некоторые примеры включают **серповидную связку**, которая связывает печень с вентральной средней линией; почечно-селезеночная связка, проходящая между левой почкой и селезенкой; и **гепатодуоденальная связка**, соединяющая печень и проксимальный отдел двенадцатиперстной кишки.

Сальник относится к тем частям брюшины, которые соединяют желудок с другими структурами. Он разделен на **малый сальник**, простирающийся от малой кривизны желудка до печени, и **большой сальник**, который прикреплен к большей кривизне желудка (и сопоставимой части желудка жвачных). Большой сальник простирается от желудка как фартук, покрывая большую часть брюшной поверхности кишечника.

Вспомогательные органы пищеварительной системы

Помимо множества мелких желез, расположенных в стенках желудка и кишечника, добавочные железы включают слюнные железы, поджелудочную железу и печень.

Слюнные железы

Слюнные железы домашних сельскохозяйственных животных состоят из трех пар четко очерченных желез, а также отдельных долек слюнной ткани (так называемые малые слюнные железы). Главные слюнные железы - околоушная, нижнечелюстная и подъязычная (Рисунок 20-18). К малым слюнным железам относятся губные, щечные, язычные и небные железы.

Околоушная слюнная железа расположена вентрально от уха по отношению к каудальной границе нижней челюсти. У большинства животных **околоушный слюнный проток** проходит вентрально и краниально на медиальной стороне каудальной нижней челюсти, затем пересекает щеку поверхностно, непосредственно краниально по отношению к жевательной мышце. Затем проток проходит дорсально и проникает через слизистую оболочку преддверия рта возле третьего или четвертого зуба верхней челюсти.

Нижнечелюстная слюнная железа обычно расположена вентрально от околоушной железы, чуть каудальнее нижней челюсти. Нижнечелюстной слюнный проток проходит вперед по медиальной стороне нижней челюсти и открывается вентрально к языку на **подъязычном карункуле**, небольшом бугорке слизистой оболочки, расположенном на дне рта.

Подъязычная слюнная железа расположена глубоко от слизистой оболочки рта вдоль бокового языка у дна рта. Многочисленные протоки проходят прямо от железы, открываясь в дно рта, чуть позже языка. За исключением лошади подъязычная слюнная железа также имеет моностоматическую часть, которая опорожняется в подъязычном карункуле на дне рта посредством единственного подъязычного протока, который проходит параллельно нижнечелюстному протоку.

Слюнные железы делятся на серозные, слизистые и смешанные. Серозные железы выделяют водянистую прозрачную жидкость по сравнению со слизистыми железами, которые выделяют слизь, вязкий материал, который действует как защитное покрытие для поверхности слизистых оболочек. Смешанная железа производит как слизистые, так и серозные жидкости. Околоушная слюнная железа выделяет в основном серозную слюну; нижнечелюстные и подъязычные железы у домашних сельскохозяйственных животных классифицируются как смешанные железы. Большинство малых слюнных желез имеют слизистую секрецию.

Поджелудочная железа

Поджелудочная железа представляет собой сложную железу, которая имеет как эндокринную, так и экзокринную части. Экзокринная часть поджелудочной железы вырабатывает бикарбонат натрия и пищеварительные ферменты, которые проходят через протоки поджелудочной железы и попадают в двенадцатиперстную кишку рядом с отверстием желчного протока.

Эндокринная часть поджелудочной железы состоит из изолированных групп бледно-окрашенных клеток, разбросанных по всей железе. Эти области называются **островками поджелудочной железы** (ранее островки Лангерганса). Они производят гормоны, которые попадают непосредственно в кровоток (см. Главу 13), в первую очередь глюкагон и инсулин, которые являются основными регуляторами уровня сахара в крови.

Макроскопически поджелудочная железа представляет собой орган неправильной формы, который прилегает к проксимальному отделу двенадцатиперстной кишки и часто упирается в желудок, каудальной полый вене, а также каудальной части печени. Поджелудочная железа имеет вид скопленных узелков, неплотно соединенных в удлиненную железу, лежащую параллельно двенадцатиперстной кишке.

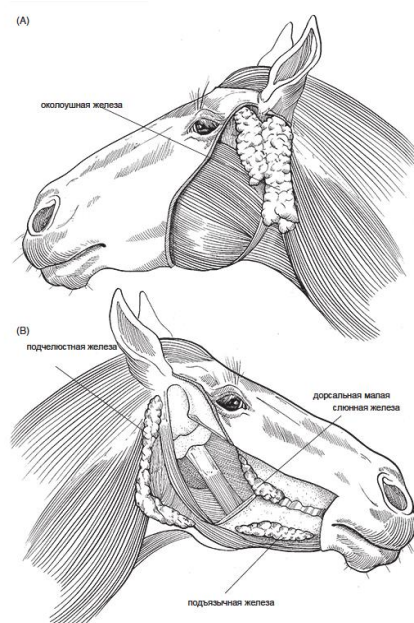


Рисунок 20-18. Основные слюнные железы. (А) Поверхностный вид. (В) Глубокий вид, нижняя челюсть не показана.

Таблица 20-3. Отличия протоков поджелудочной железы по видам

Вид	Проток поджелудочной железы	Добавочный проток поджелудочной железы
Лошадь	+	+
Вол	Часто отсутствует	+
Свинья	-	+
Мелкие жвачные	+	-

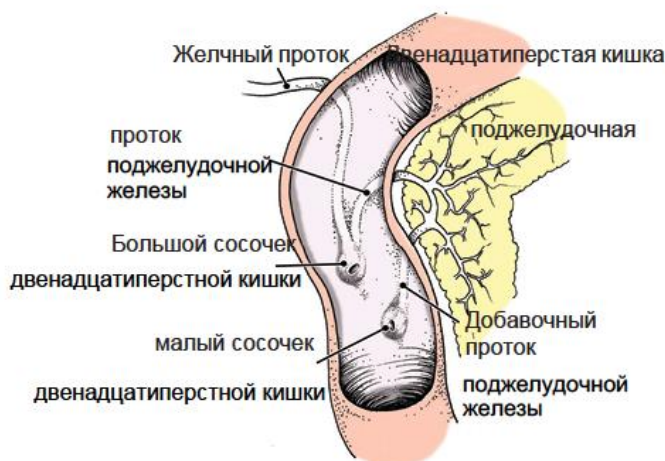


Рисунок 20-19. Протоки вспомогательных органов пищеварения у лошади

Развивающаяся поджелудочная железа возникает как два дивертикула эмбриональной двенадцатиперстной кишки и поэтому всегда начинается как двулопастный орган, соединенный с просветом кишечника двумя протоками. Во время органогенеза у многих видов системы протоков двух долей смешиваются, и одно из двух исходных соединений с просветом кишечника утрачивается; таким образом, одиночный проток является нормальным состоянием взрослых особей этих видов. Расположение протоков поджелудочной железы показано в Таблице 20-3.

У тех видов, которые обладают им, проток поджелудочной железы открывается на небольшом возвышении внутри двенадцатиперстной кишки, как и желчный проток из печени (Рисунок 20-19). Это **большой сосочек двенадцатиперстной кишки**. На небольшом расстоянии меньший **малый сосочек двенадцатиперстной кишки** отмечает расположение добавочного протока поджелудочной железы. Поскольку у мелких жвачных животных нет добавочного панкреатического протока, у них также отсутствует малый сосочек двенадцатиперстной кишки.

Печень

Печень - самая большая железа в организме, составляющая от 1 до 2% от общей массы тела взрослого человека. Он несколько различается по количеству долей и точному расположению внутри брюшной полости от одного вида к другому (Таблица 20-4). Однако печень всегда располагается непосредственно каудальнее диафрагмы (в контакте с ней) и располагается в большинстве с правой стороны, особенно у жвачных животных, у которых большой руминоретикулум толкает все остальное вправо.

Отдельные доли печени свиньи окружены довольно тяжелыми перегородками из соединительной ткани, которые придают поверхности печени свиньи дольчатый вид «булыжника». Этот вид менее характерен для других домашних видов. Ткань печени обычно красновато-коричневая, хотя скопление жира (из-за диеты с высоким содержанием жиров или патологии) может придать ей ярко выраженный желтый оттенок.

Печень получает два кровоснабжения. Чтобы обеспечить кислород и питательные вещества, артериальная кровь из **печеночной артерии**, ветви чревной артерии, поступает в сторону печени, прилегающую к внутренним органам, называемую **портами** (латинское слово для *ворот*). Это **кровоснабжение питательных веществ**. В порт также проходит большая воротная вена, по которой кровь поступает в печень из желудка, селезенки, поджелудочной железы и кишечника. Печень выполняет метаболические и иммунологические функции по отношению к этой крови, возвращающейся из желудочно-кишечного тракта, и поэтому кровь воротной вены составляет **функциональное кровоснабжение**. Портальная кровь детоксифицируется и модифицируется в **синусоидах** (капиллярах) печени, а затем покидает печень по коротким **печеночным венам**, которые впадают в каудальную полую вену (Рисунок 20-20).

Таблица 20-4. Отличия в анатомии печени по видам

Вид	Шаблон разделения	Местоположение
Свинья	Левая боковая доля Левая медиальная доля Квадратная доля Хвостатая доля Правая медиальная доля Правая боковая доля	В основном справа от средней линии Соприкасается с диафрагмой и брюшной стенкой тела
Жвачные	Не разделены четко, доли определяются внутренней анатомией: Левая доля Квадратная Хвостатая доля Сосочковый отросток Хвостатый отросток Правая доля	Почти полностью справа от средней линии Соприкасается с диафрагмой и правой стенкой тела Проходит по диагонали от межрёберной области 6, каудодорсально к межрёберной области 12

Семейство лошадиных

Частично раздроблен,
желчный пузырь
отсутствует
Левая боковая доля
Левая медиальная доля
Квадратная доля
Хвостатая доля
Хвостатый отросток
Правая доля

Удлиненная форма
Прибл. 3/5 по средней линии
справа, 2/5 слева
Соприкасается с
диафрагмой
Проходит каудодорсально
на правой стенке тела от
ребра 6/7 до межрёберной
области 14/15



Рисунок 20-20. Схема кровотока через печень. Синие стрелки - дезоксигенированная кровь. Красная стрелка - насыщенная кислородом кровь.

У всех домашних животных, кроме лошади, есть **желчный пузырь** для хранения желчи. Пищеварительный секрет печени, **желчь**, покидает печень через **печеночные протоки**, которые соединяются с **пузырным протоком** от желчного пузыря, образуя **общий желчный проток**, который затем переходит в проксимальный отдел двенадцатиперстной кишки в просвет, в который открывается вместе с протоком поджелудочной железы на большом сосочке двенадцатиперстной кишки (см. ранее).

Микроскопически морфологической единицей печени является **печеночная долька**, полигональный цилиндр клеток печени (гепатоцитов), в центре которого находится **центральная вена** (Рисунок 20-21). Под углами на периферии, где встречаются соседние доли печени, расположены **портальные триады**, состоящие из ветвей печеночной артерии и портальной вены (междольковые сосуды), междолькового желчного протока и лимфатических сосудов. Они сообщаются с промежутками между листами или пластинками гепатоцитов в печеночной дольке; эти пространства представляют собой **синусоиды печени**, и они характеризуются отсутствием базальной пластинки и многочисленными фенестрациями в эндотелии, что обеспечивает свободный выход компонентов крови, которые затем омывают гепатоциты. Кровь (как артериальная, так и портальная) течет из портального канала через синусоиды и собирается центральной веной, самым маленьким притоком печеночных вен. В синусоидах и вокруг них закреплены макрофаги, которые в этом месте называются **клетками Купфера**.

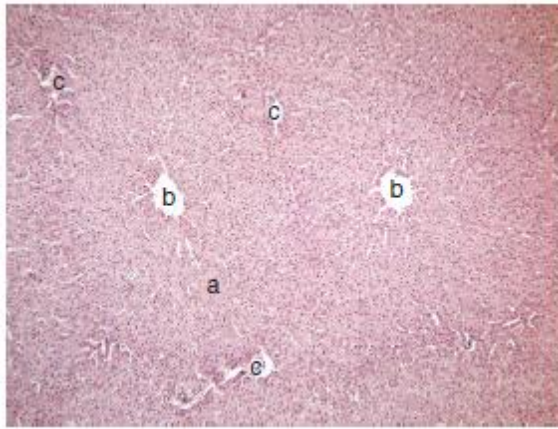


Рисунок 20-21. Микроскопическая анатомия бычьей печени. а - гепатоциты долики печени; б - центральная вена; в – портальные вены. Источник: изображение предоставлено Гретхен Делькамбре, Государственный университет Колорадо, Колорадо, США.

Между соседними рядами клеток печени находится крошечный **желчный проточек**, который представляет собой немного больше, чем трубка, образованная бороздками на поверхности соединенных клеток печени. Желчь, продуцируемая гепатоцитами, переносится к периферии печеночной долики по желчным проточкам в междольковые желчные протоки, расположенные в портальном канале (обратите внимание, что этот чистый поток противоположен направлению кровотока).

Физиология пищеварения

Физиология преджелудочной полости

Хватание и жевание
Слюна и слюнные железы
Глотание

Преджелудок жвачных животных

Ферментативное пищеварение
Подвижность преджелудка
Ретикулярная, или пищеводная, бороздка
Третий желудок жвачных

Физиология желудка

Желудочные железы и секреция
Подвижность желудка

Физиология тонкой кишки, экзокринной поджелудочной железы и печени

Секреция и подвижность тонкого кишечника
Экзокринная поджелудочная железа
Функции пищеварения и секреция желчи печени
Поглощение питательных веществ в тонком кишечнике

Физиология слепой кишки и толстой кишки

Слепая кишка и толстая кишка лошади

Прямая кишка и дефекация

Нейроэндокринный контроль кормления

Цели обучения

- Определить и объяснить термины данной главы, выделенные **жирным курсивом**.
- Составить диаграмму котранспорта глюкозы, связанный с натрием. Где находится этот механизм?
- Кратко описать, как пища поступает и перемещается по пищеварительной системе.
- Нарисовать трубку и добавить к ней основные анатомические особенности желудочно-кишечной системы. Добавить эндокринные/экзокринные органы и основные пищеварительные функции для каждой области трубки. Как эти области работают вместе, чтобы добиться пищеварения?
- Кратко описать как мозг может определять энергетический баланс и потребность в еде.
- Объяснить, как структурные особенности энтероцитов способствуют их функции усвоению питательных веществ.
- Описать экзокринную и эндокринную роль поджелудочной железы. Если необходимо, включить шаги активации экзокринных секретов поджелудочной железы.
- Описать роль желудка в производстве и движении химуса.
- Сравнить и сопоставить физиологию пищеварения у жвачных животных и лошади
- Обязательно указать важность микробного пищеварения и физиологическую важность основных анатомических различий.

Для нормального метаболизма клеткам тела животного необходимы три основных класса питательных веществ (углеводы, белки и липиды), доставляемые к ним через кровь в их простейших формах (моносахариды, аминокислоты и жирные кислоты). Животные

потребляют продукты питания, содержащие эти питательные вещества в более сложных химических и физических формах. Функция желудочно-кишечного тракта состоит в том, чтобы уменьшить количество потребляемых пищевых продуктов до более простых молекул и передать их в кровь, чтобы они могли быть доставлены в клетки для метаболизма. Процессы физического и химического разложения пищевых продуктов называются **механическим и химическим перевариванием**. Помимо моносахаридов, аминокислот и жирных кислот, желудочно-кишечный тракт должен поглощать другие важные второстепенные питательные вещества (например, соли, витамины), так чтобы они были доступны клеткам организма. Желудочно-кишечный тракт представляет собой длинную гладкую мускульную трубку, идущую от рта до ануса. Трубка имеет два отдельных слоя гладких мышц в стенке (**круговой и продольный**) и выстлана эпителием, который функционирует как избирательные барьеры между полостью и жидкостями организма. Анатомические и функциональные характеристики слизистой оболочки и ее эпителия сильно различаются в зависимости от сегмента кишечника (Рисунок 21-1). Неперевариваемые вещества или предметы (например, монета) могут проходить через тракт, не подвергаясь изменениям и без повреждения организма, если они недостаточно большие, чтобы затруднять движение другого содержимого.

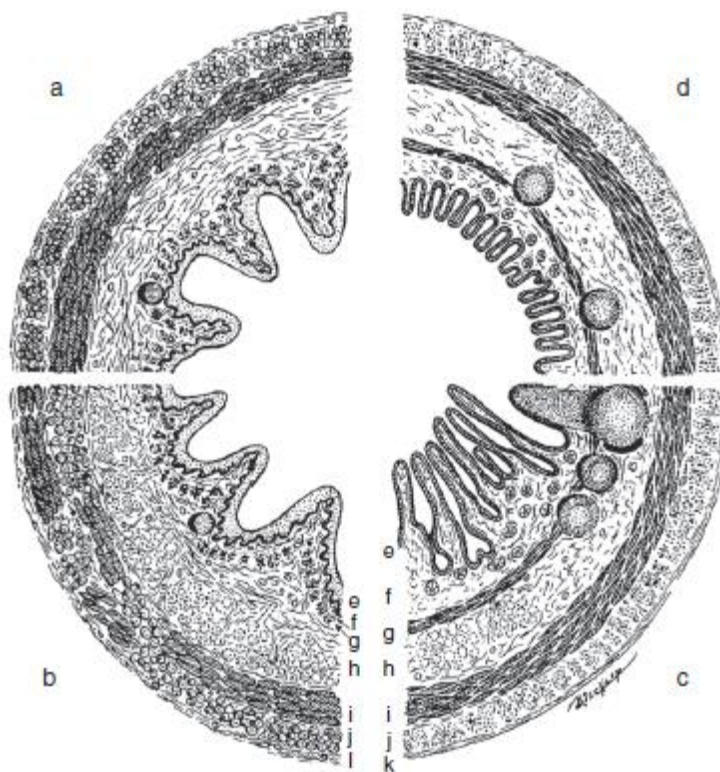


Рисунок 21-1. Поперечные срезы различных сегментов пищеварительного тракта. a и b - пищевод с многослойным плоским эпителием; c - тонкий кишечник с цилиндрическим эпителием и подслизистыми железами и агрегированными лимфатическими узелками в некоторых сегментах; d - толстый кишечник; e - слизистая оболочка: эпителий; f, c; g - мышечная пластинка слизистой оболочки; h - подслизистая основа; i - мышечная оболочка: круговой слой; j - продольный слой; k - серозная оболочка; l - адвентициальная оболочка. Источник: Dellmann and Eurell, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Гладкая мышца в стенке желудочно-кишечного тракта дает силу для переваривания содержимого желудка по тракту; **подвижность желудочно-кишечного тракта** - это

общий термин, используемый для описания активности этой гладкой мускулатуры. Подвижность желудочно-кишечного тракта регулируется в первую очередь тремя механизмами: (1) **вегетативной нервной системой**; (2) **гормонами желудочно-кишечного тракта**; и (3) **энтеральной нервной системой**.

Гормоны желудочно-кишечного тракта высвобождаются из эндокринных клеток в эпителиальной выстилке желудочно-кишечного тракта (**энтерозндокринные клетки**) и могут стимулировать или подавлять гладкие мышцы желудочно-кишечного тракта. Высвобождение этих гормонов обычно происходит в ответ на переваривание в просвете тракта. Таким образом, эти гормоны являются средством местной регуляции, которая координируется с приемом и перевариванием пищи. Эти гормоны также способны передавать сигналы гипоталамусу и гипофизу о регуляции аппетита и других механизмах эндокринной обратной связи. Кишечная нервная система состоит из нервных сплетений между слоями гладкой мускулатуры в стенке тракта (Рисунок 21-1). Эти сплетения содержат целые нейроны (дендриты, клеточные тела и аксоны), которые могут образовывать полные нервные и рефлекторные цепи в стенке тракта, так что нервная регуляция может быть независимой от внешних раздражителей. Присутствие пищи и растяжение сегментов желудочно-кишечного тракта действуют как стимулы, инициирующие деятельность энтеральной нервной системы. Три регуляторных механизма (вегетативная нервная система, гормоны желудочно-кишечного тракта и энтеральная нервная система) также регулируют секрецию желез в стенке желудочно-кишечного тракта (Рисунок 21-1) и вспомогательных органов кишечника (слюнные железы, печень и поджелудочная железа). Все три механизма могут регулировать данный сегмент кишечника или вспомогательный орган, но относительная важность каждого из них варьируется в зависимости от сегмента желудочно-кишечного тракта и дополнительных органов. Например, секреция слюны почти полностью регулируется вегетативной нервной системой, тогда как желудочно-кишечные гормоны являются первичными в стимулировании секреции желчи.

Физиология преджелудочной полости

Захват корма и пережевывание

Захват – процесс захвата корма в рот. Зубы, губы и язык используются домашними животными как **хватательные** органы. При добыче пищи, лошадь пользуется губами, корова и овца пользуется языком, свинья рылом.

Тип зубов, расположение челюстей и привычки жевания различаются в зависимости от разновидностей и пищи. У хищных животных простые зубы, они рвут пищу, но мало измельчают. У травоядных животных есть по крайней мере несколько зубов гипсодонта; верхняя челюсть шире нижней челюсти; и пережевывание пищи происходит тщательно. Жевание можно контролировать произвольно, но присутствие пищи во рту будет стимулировать рефлекторное жевание.

Слюна и слюнные железы

Слюна состоит из воды, электролитов, слизи и ферментов. Чтобы облегчить жевание и глотание, вода и слизь смягчают и смазывают глотку. **Лизоцим** - фермент слюны с антибактериальным действием. Переваривающий крахмал фермент **амилаза** присутствует в слюне всеядных (свиньи) и в ограниченной степени у лошадей, но отсутствует у жвачных и плотоядных животных (собаки).

Взрослый крупный рогатый скот может выделять до 200л слюны в день по сравнению с человеком, который выделяет 1-2 л в день. Этот большой объем поддерживает жидкую консистенцию содержимого рубца, а компоненты слюны могут

также предотвратить вспенивание жидкости рубца. Слюна жвачных животных имеет относительно высокий pH и содержит высокие концентрации оснований (бикарбоната и фосфата). Эти основания нейтрализуют кислоты, образующиеся в результате ферментации в рубце, так что pH в рубце не становится слишком кислым.

Парасимпатические нервы - это отводящий сегмент нервных рефлексов, которые регулируют секрецию слюны. Афферентные факторы, стимулирующие секрецию слюны, включают вид и запах пищи, наличие пищи в полости рта и условные рефлексы, когда какое-либо событие связано с едой и кормлением. Условно-рефлекторный контроль слюноотделения был предметом классических исследований Павлова, который заставлял собак выделять слюну при звуке колокольчика.

Проглатывание

Акт проглатывания условно разделен на три стадии. Первый этап - прохождение пищи или воды через рот; второй - прохождение через глотку; а третий - прохождение через пищевод в желудок.

Первый этап глотания находится под произвольным контролем. После того, как пища пережевана и смешана со слюной, образуется комок (округлая масса пищи), который перемещается к верхней поверхности языка. Язык поднимается к твердому небу (кончиком вперед), чтобы проталкивать **шаровидную массу** к глотке. В это же время мягкое небо приподнимается, закрывая ноздри. Основание языка затем действует как толкатель, заставляя шаровидную массу проникать в глотку. Когда шаровидная масса попадает в глотку, он стимулирует рецепторы давления в стенках, что рефлекторно инициирует вторую стадию, прохождение шаровидной массы через глотку. Дыхание рефлекторно подавляется, и гортань рефлекторно смыкается, тянется вверх и вперед. Основание языка загибается надгортанник над отверстием гортани, когда он движется назад. Глотка укорачивается, и **перистальтическое** (доильное) действие глоточных мышц заставляет шаровидную массу попадать в пищевод.

Третий этап глотания состоит из рефлекторной перистальтики пищевода, вызванной присутствием пищи в пищеводе. Перистальтика состоит из попеременного расслабления и сокращения мышечных колец в стенке в сочетании с региональным сокращением продольных мышц в области шаровидной массы (Рисунок 21-2).

Перистальтика проносит твердую и полутвердую пищу через пищевод лошади со скоростью от 35 до 40 см/с. Жидкости перемещаются примерно в пять раз быстрее из-за выбрасывающих струей действий рта и глотки.

Блевание (*рвота*) - это защитная реакция, направленная на удаление потенциально вредных пищевых продуктов из желудка и верхних отделов тонкой кишки. Рвота - это хорошо скоординированный рефлекс, который контролируется рефлекторным центром в стволовой области мозга. Лекарства, которые стимулируют этот центр к рвоте, называются **рвотными средствами**. Процесс начинается с расслабления сфинктера между желудком и верхним отделом тонкой кишки и обратной перистальтики для перемещения кишечного содержимого в желудок. Перемещение содержимого желудка в пищевод и изо рта требует расслабления верхнего и нижнего сфинктеров пищевода вместе с инспираторным движением против закрытой голосовой щели и сильным сокращением мышц живота. Закрытие голосовой щели и движение мягкого неба предотвращают попадание срыгнутой пищи в трахею и носовую полость соответственно.

Преджелудок жвачных животных

Ферментативное пищеварение

Ни одно млекопитающее не может напрямую переваривать сложные углеводы, составляющие стенки растительных клеток (**целлюлозу** и **гемицеллюлозу**), потому что млекопитающие не производят фермент **целлюлазу**, который необходим для разрыва уникальных химических связей в этих соединениях. Преджелудок жвачных животных обеспечивает отличную среду для роста бактерий, простейших и, возможно, других микробов, которые действительно производят целлюлазу. Действие целлюлазы на целлюлозу и гемицеллюлозу приводит к образованию моносахаридов и простых полисахаридов, которые доступны для дальнейшего микробного переваривания.

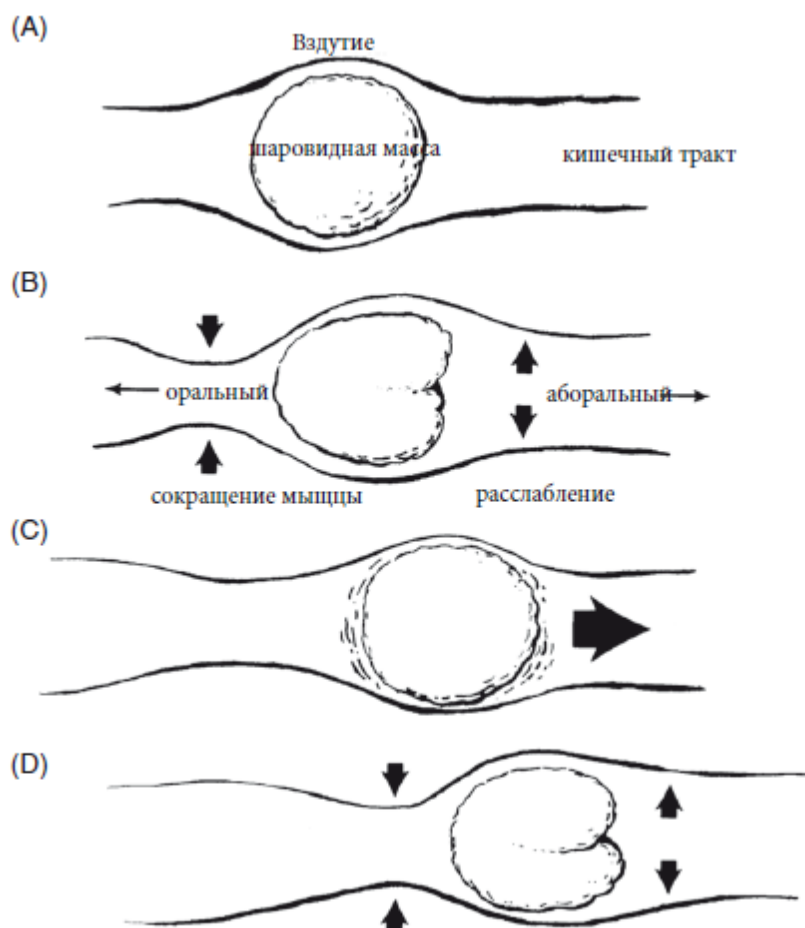


Рисунок 21-2. Перистальтика кишечника и движение его содержимого. (А) Вздутие. (В) Сокращение краниальной части до вздутия и релаксации каудальной части. (С) Перемещение содержимого. (D) Новая точка растяжения и новые точки сжатия и расслабления. Источник: Reese, 2009. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Микробное пищеварение в преджелудке происходит в анаэробной среде и называется **ферментативным** пищеварением. **Летучие жирные кислоты (ЛЖК)** производятся путем ферментации углеводов, потребляемых жвачными животными, включая углеводы, производимые действием микробной целлюлазы. Первичные ЛЖК - это **уксусная кислота, пропионовая кислота и масляная кислота**. ЛЖК абсорбируются непосредственно из преджелудка и являются основным источником энергии для жвачных животных. ЛЖК также используются для синтеза молочного жира у кормящих жвачных животных.

Метан и углекислый газ образуются при ферментативном пищеварении и накапливаются в виде газового слоя над пищевыми продуктами в рубце и сетке. Вздутие

живота (*острая тимпания*) возникает в результате выделения большего количества газа, затем выводится при отрыжке. При образовании пены, отрыжка становится особенно тяжелой. Накопление газа приводит к увеличению рубца и ретикулума, которые, в свою очередь, давят на грудную клетку, подавляя работу сердца и легких. Для того чтобы удалить газ, можно ввести в рубец через рот желудочный зонд. Если это невозможно, можно ввести в рубец через левый бок *троакара* (острая трубка).

Пищевой белок, потребляемый жвачными животными, в первую очередь доступен микробам в преджелудке. Микробы могут использовать диетический белок для производства микробных белков и для стимулирования роста микробов или для производства ЛЖК путем ферментативного переваривания. Микробы также могут производить микробные белки из небелковых источников азота, таких как мочевины и аммиак.

Микробы и побочные продукты микробного метаболизма, помимо ЛЖК, продолжают поступать в желудочно-кишечный тракт жвачных животных из преджелудка. Микробные организмы, выросшие в преджелудке, являются основным источником пищевого белка для жвачных животных. Когда организмы попадают в четвертый желудок жвачных (настоящий или железистый желудок жвачного животного) остальную часть пути, они перевариваются аналогично перевариванию источников белка у нежвачных животных. К полезным побочным продуктам микробного метаболизма относятся многие водорастворимые витамины.

Подвижность преджелудка

Рубец и сетка взрослой коровы обычно подвергаются сложной последовательности сокращений, которые повторяются с различной частотой до нескольких раз в минуту. Один паттерн сокращений начинается в ретикулуме и распространяется как на дорсальный, так и на вентральные мешочки рубца (см. Рисунок 20-13). Эти серии сокращений перемешивают содержимое, чтобы способствовать ферментации и обеспечить перемещение сжиженного пищеварения из желудочно-кишечного тракта в четвертый желудок жвачных. Второй паттерн сокращений начинается в задней части спинного мешка и перемещается краниально. Эти сокращения перемещают газы к краниальной части рубца для отрыжки. Сокращения рубца можно легко услышать, прислушиваясь (желательно с помощью стетоскопа) к животу, или ощутить, приложив кулак к верхнему левому боку (параломбальной ямке). Патологическое состояние рубца или заболеваемость, связанная с системными заболеваниями, обычно приводит к снижению частоты или к полному прекращению движений рубца.

Жевание позволяет животному быстро добывать и проглатывать пищу, но пережевывать ее можно позже. Этот процесс влечет за собой ***регургитацию*** пищи, в результате чего пища возвращается в рот из преджелудка. Вернувшись в рот, происходит ***пережевание*** (повторное жевание) с повторным ***смешиванием пищи со слюной*** (смешивание с большим количеством слюны) и, наконец, повторное глотание.

Регургитация - единственный этап пережевывания, который заметно отличается от начального жевания, смешивания пищи со слюной и глотания. Регургитации предшествует сокращение ретикулума, что, по-видимому, приводит к тому, что часть более тяжелого глотания приближается к кардии. Сфинктер на стыке пищевода и преджелудка (***нижний сфинктер пищевода***) расслабляется по мере того, как шаровидная масса еды достигает его. Затем следует дыхательное действие при закрытой голосовой щели. Отрицательное давление, создаваемое этим движением в грудной клетке, передается на относительно тонкостенный пищевод, расширяя грудной отдел пищевода и кардии. Более низкое давление в пищеводе, чем в рубце, в сочетании с обратной перистальтикой заставляет некоторое количество материала (полужидкий глоток) проходить через кардии в пищевод и вверх ко рту. Материал срыгивания состоит в

основном из грубой пищи и жидкости, с небольшим количеством концентрата, если он вообще отсутствует. Хорошо известно, что цельные зерна кукурузы могут проходить через весь пищеварительный тракт коровы с небольшими изменениями внешнего вида, и тем не менее кукурузу часто включают в рационы крупного рогатого скота для улучшения переваривания крахмала. Растрескивание или перекатывание кукурузы может привести к увеличению ее перевариваемости и, следовательно, к повышению эффективности корма.

В среднем крупный рогатый скот жует около 8 часов в день с периодами активности, разбросанными в течение всего дня. На один цикл пережевывания требуется около 1 минуты, из которых 3-4 секунды используются как для срыгивания, так и для повторного глотания. Жевание, очевидно, в значительной степени рефлексивное, хотя процесс можно прервать или остановить произвольно. И афферентная, и эфферентная части рефлекса, вероятно, переносятся блуждающими нервами. Контакт грубых кормов со стенкой ретикулума и вблизи кардии, вероятно, является основным стимулом для пережевывания.

Ретикулярная или пищеводная бороздка

У молодых жвачных животных кормление грудью и афференты из глотки стимулируют рефлекторное закрытие желобка, в результате чего молоко проходит в обход рубца и сеточки и проходит через третий желудок жвачных непосредственно к сычугу. Пузатость у телят, которых кормят из ведра, обычно связывают с попаданием молока в рубец, где оно не переваривается должным образом. Использование ведер с сосками предотвращает попадание значительного количества молока в рубец. После отлучения, жидкость, выпитая из открытых емкостей, в основном попадает в рубец и сетку. Бороздка не имеет известной функции у взрослых животных.

Третий желудок жвачных

У животных, обследованных после смерти, почти всегда обнаруживается, что третий желудок переполнен довольно сухими грубыми кормами. Внешний вид омасальных листьев, усеянных короткими роговыми сосочками, указывает на некий тип измельчителя, способный абсорбировать избыточную жидкость. Экспериментальная стимуляция блуждающего нерва вызывает сильное сокращение стенки третьего желудка, но движение листьев ограничено.

Физиология желудка

Желудочные железы и секреция

Термин ***желудочный сок*** относится к комбинации веществ, секретируемых в просвет желудка желудочными железами, также называемыми желудочными ямками из-за их ямоподобного распространения в стенке желудка (Рисунок 21-3), эпителиальных клеток и слизистых оболочек желудка. Желудочный сок содержит воду, соляную кислоту, слизь, внутренний фактор (фактор Касла), пепсиноген (неактивная форма пепсина, протеолитического фермента) и фермент ренин. Регуляция секреции желудочного сока имеет три фазы: головную, желудочную и кишечную.

Стимуляция желудочного секрета во время головной фазы происходит в ответ на вид, запах или вкус пищи. Они вызывают нервную реакцию, которая усиливает парасимпатическую стимуляцию (блуждающий нерв) желудка, и это стимулирует секрецию желудка. ***Фаза желудка*** начинается, когда пища попадает в желудок.

Присутствие пищи, особенно белков, стимулирует секрецию гормонов ***гастрина*** и ***гистамина*** клетками эпителия желудка (Рисунок 21-3). Гастрин и гистамин стимулируют ***париетальные клетки*** желудочных желез к секреции соляной кислоты (HCl) (Рисунок

21-4). Карбоангидраза способствует образованию H_2CO_3 из CO_2 , который диффундирует в париетальные клетки из интерстициальной жидкости.

H_2CO_3 распадается на H^+ и HCO_3^- внутри париетальной клетки. Париетальная клетка активно секретирует H^+ и Cl^- в просвет желудка, и это вызывает градиент диффузии Cl^- из плазмы в париетальную клетку. Потеря Cl^- из плазмы сопровождается диффузией HCO_3^- в плазму, так что электрическая нейтральность сохраняется. Таким образом, чистым результатом после приема пищи является повышение концентрации бикарбоната в плазме, связанное с секрецией HCl в просвет желудка.

Продолжительная рвота может привести к значительному обезвоживанию, а также к нарушениям кислотно-щелочного баланса. Секреция HCl в просвет желудка продолжается во время рвоты, что приводит к постоянной потере HCl в желудке, сопровождающейся устойчивой диффузией HCO_3^- в плазму. Это эффективно увеличивает pH плазмы пациента, что приводит к метаболическому алкалозу, который необходимо корректировать вместе с обезвоживанием.

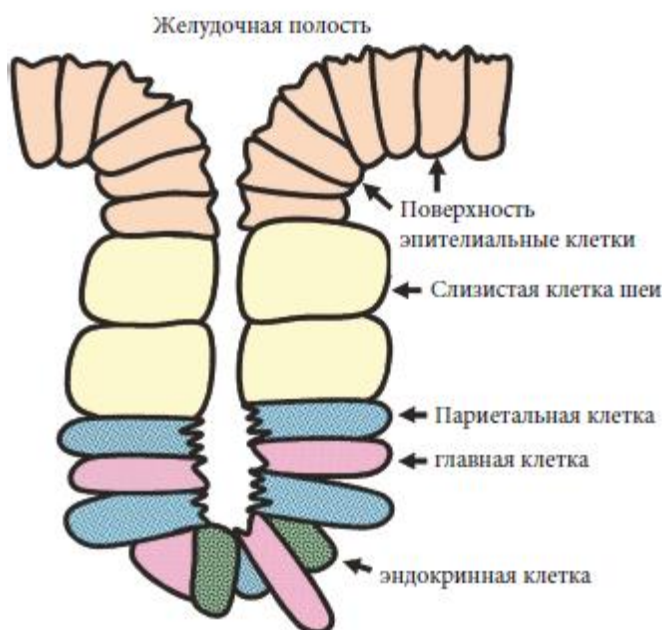


Рисунок 21-3. Желудочная ямка (желудочная железа) в слизистой оболочке желудка., Обратите внимание на различные типы клеток, найденных в эпителии, покрывающей железу.



Рисунок 21-4. Механизм секреции соляной кислоты париетальными клетками слизистой оболочки желудка. Источник: Reese, 2009. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Парасимпатический нейротрансмиттер ацетилхолин также стимулирует париетальные клетки к секреции HCl, но все три регулятора (гастрин, гистамин и ацетилхолин) должны присутствовать для наиболее эффективной секреции соляной кислоты. Рецепторы гистамина на париетальных клетках (рецепторы H2) отличаются от рецепторов в клетках, участвующих в аллергических реакциях (рецепторы H1). Специфические антагонисты H2-рецепторов позволяют снизить секрецию кислоты с небольшими побочными эффектами. Антигистаминные препараты, применяемые при аллергии, не связываются с рецепторами H2 и, таким образом, не нарушают пищеварение. Гормоны *холецистокинин*, *желудочный ингибирующий пептид* и секретин подавляют секрецию соляной кислоты. Эти гормоны высвобождаются из эпителия двенадцатиперстной кишки в ответ на присутствие пищи в двенадцатиперстной кишке. Высвобождение этих гормонов, которые действуют, подавляя функцию желудка, является частью *кишечной фазы* регуляции желудка. Париетальные клетки также производят внутренний фактор, белок-носитель витамина B₁₂, который связывается с витамином, и образовавшийся комплекс проходит через тракт в подвздошную кишку, которая поглощает B₁₂.

РН желудочного сока у млекопитающих может составлять 2 и менее. Низкий уровень рН является защитным, поскольку большинство чужеродных микробов, попадающих в организм с пищей, не могут выжить в такой кислой среде. Низкий рН препятствует секреции HCl, чтобы она не становилась слишком кислой. *Пепсиноген* (неактивная форма фермента *пепсина* и компонент желудочного сока) активируется низким рН. Благодаря своей протеолитической активности пепсин может активировать больше пепсиногена. Низкий рН также способствует активности пепсина, поскольку наиболее благоприятный диапазон рН для его протеолитической активности составляет от 1,3 до 5. *Главные* или *пептические* клетки (Рисунок 21-3) секретируют пепсиноген, чтобы начать переваривание белка в желудке, но переваривание белка завершается в тонком кишечнике другими пищеварительными ферментами. Главные клетки также производят протеолитический фермент, называемый реннином, который выполняет функцию коагуляции молока и снижает скорость его прохождения через желудочно-кишечный тракт. Это особенно важно для новорожденных и обнаруживается в сычуге молодых жвачных животных.

Слой слизи покрывает эпителиальную выстилку желудка и защищает эпителий от низкого рН желудочной жидкости. Эта слизь вырабатывается клетками в желудочных железах (Рисунок 21-3) и секретируется из слизистых желез на поверхность эпителия. Секрецию слизи стимулируют простагландины, которые также вырабатываются локально в стенке желудка. Нестероидные противовоспалительные препараты (такие как аспирин и фенилбутазон) подавляют синтез простагландинов и связаны с язвой желудка. Предполагается, что отсутствие секреции слизи способствует развитию язв.

Подвижность желудка

Желудочные движения смешивают пищу с желудочным соком, продолжают механическое пищеварение (для разжижения пищеварительного тракта) и с контролируемой скоростью направляют пищеварительный тракт в двенадцатиперстную кишку. Желудок регулярно производит перистальтические сокращения, начинающиеся в области кардии и усиливающиеся по мере продвижения по желудку к привратниковой пещере (см. Рисунок 20-8). Они смешивают и измельчают пищу, а затем вытесняют ее через пилорический сфинктер в двенадцатиперстную кишку. Однако, большая часть пищи (и особенно более крупные частицы) задерживается, чтобы обеспечить более тщательное перемешивание и измельчение. Содержимое рубца проходящий через

пилорический сфинктер, называемое **химусом**, представляет собой мягкую, полутвердую смесь пищи, воды и желудочного сока.

Подобно регуляции желудочного секрета, регуляцию перистальтики желудка можно разделить на головную, желудочную и кишечную фазы. Стимуляция во время цефальной регуляции происходит через парасимпатические нервы и усиливается в ответ на вид, запах или вкус пищи. Гормон гастрин стимулирует общую подвижность желудка, способствуя перемешиванию (желудочная фаза). Гормоны холецистокинин и секретин, а также пептиды, ингибирующие желудочно-кишечный тракт, способствуют более сильному сокращению пилорического сфинктера для замедления опорожнения желудка (кишечная фаза). Ингибирующее действие гормонов двенадцатиперстной кишки (высвобождаемых в ответ на попадание химуса в двенадцатиперстную кишку) предотвращает доставку химуса в двенадцатиперстную кишку слишком быстро, чтобы он мог нормально перевариваться.

Желудок плотоядного животного опорожняется за несколько часов, обычно до следующего приема пищи. Другим животным требуется много часов, чтобы опорожнить желудок. И лошадям, и свиньям требуется полудневное голодание (24 часа), чтобы опустошить полный желудок. Желудок кормящего жеребенка опорожняется медленно, но у взрослого пони жидкость может перейти из желудка в слепую кишку за 2 часа.

В дополнение к типичному паттерну сокращений желудка, когда присутствует пища, волны перистальтических сокращений могут возникать над желудком в виде легкого журчания. Они вызываются спонтанной электрической деполяризацией, которая иногда вызывает потенциалы действия в гладких мышцах. Они начинаются в области кардии, и волны деполяризации оболочки называются **медленными волнами желудка**. При длительном голодании сила сокращений увеличивается (**голодная перистальтика**). По-видимому, это реакция на усиление парасимпатической активности во время длительного голодания. Они достигают максимальной интенсивности у людей примерно через 3 дня без еды и постепенно ослабевают. У лошади спазмы от голода могут начаться уже через 5 часов после еды, когда в желудке еще есть немного еды. Интенсивность спазм от голода зависит от уровня сахара в крови. По мере снижения уровня сахара в крови интенсивность спазм голода увеличивается.

Физиология тонкой кишки, экзокринной поджелудочной железы и печени

Тонкая кишка является основным местом химического переваривания и всасывания питательных веществ. **Экзокринные** выделения поджелудочной железы содержат большинство ферментов для химического переваривания в просвете тонкой кишки, но эпителиальные клетки, выстилающие тонкий кишечник (**энтероциты**), также имеют в своих клеточных мембранах ферменты, которые участвуют в последних этапах химического пищеварения. Основная пищеварительная функция печени - вырабатывать **соли желчных кислот**, которые способствуют ферментативному перевариванию липидов. Печень не является источником пищеварительных ферментов.

Секреция и подвижность тонкого кишечника

Кишечный сок получают из кишечных желез в стенке тонкой кишки. К ним относятся **крипты** или **Либеркюнова крипты**, разбросанные по всей тонкой кишке (Рисунок 21-5), и **двенадцатиперстные железы**, которые выделяют слизь и обнаруживаются только в двенадцатиперстной кишке. Кишечный сок содержит соли и воду, поступающие из кровеносных капилляров в стенке кишечника. Функция секреторируемых солей неясна, но вода разжижает химус, которая обычно является **гипертонической** (более высокая осмоляльность, чем у нормальной плазмы). Пища в кишечнике стимулирует секрецию с помощью этих кишечных крипт.

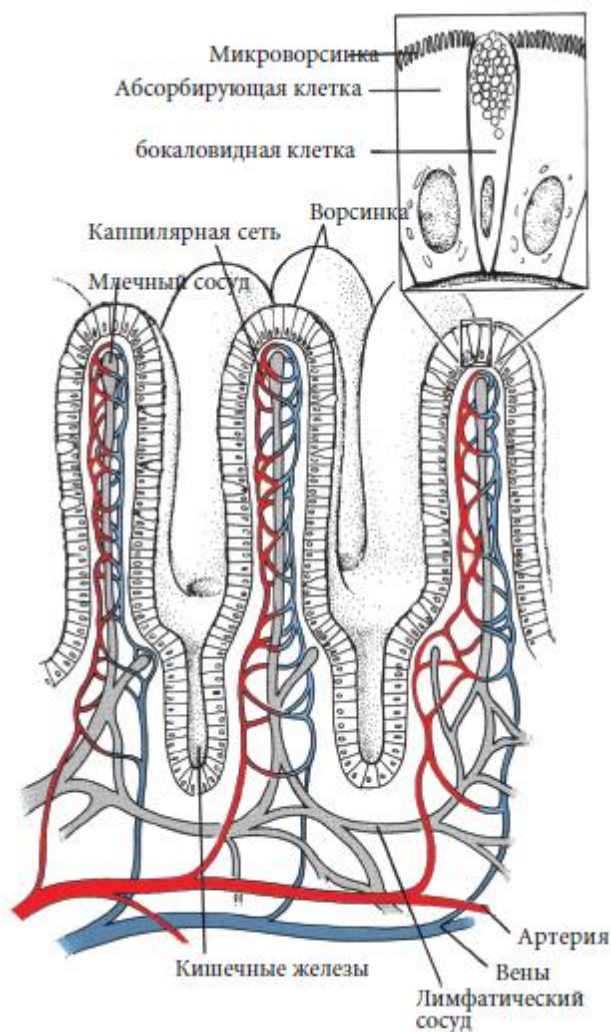


Рисунок 21-5. Кишечные ворсинки и крипты. Источник: адаптировано из Bullock, 1996.

Существует два основных типа движения тонкой кишки - это **сегментация** и **перистальтика**. Движения сегментации, которые происходят, когда пища находится в тонком кишечнике, характеризуются чередованием локальных областей сокращения и расслабления (Рисунок 21-6). Эти движения смешивают пищеварительный тракт с кишечным соком и пищеварительными ферментами и усиливают контакт между пищеварительным трактом и эпителиальной поверхностью тонкого кишечника. Увеличенный контакт обеспечивает большее воздействие ферментов, связанных с эпителиальными клетками, и с поглощающей поверхностью эпителиальных клеток. Сильные перистальтические сокращения тонкой кишки у голодных животных или через несколько часов после еды продвигают содержимое рубца по пищеварительному тракту, предположительно, для того чтобы очистить тонкий кишечник от непереваренных пищевых продуктов перед следующим приемом пищи.

Экзокринная поджелудочная железа

Экзокринные секреты поджелудочной железы в основном состоят из различных пищеварительных ферментов и бикарбоната натрия. **Ацинарные** клетки поджелудочной железы секретируют ферменты, а клетки, выстилающие протоки в поджелудочной железе, выделяют бикарбонат натрия (Рисунок 21-7). Эти протоки выходят в один или два протока

поджелудочной железы, которые выходят в двенадцатиперстную кишку (см. Рисунок 20-19). Бикарбонат натрия повышает pH химуса, поступающего из желудка. Эпителий тонкого кишечника, как желудок, не защищен от кислого раствора толстым слоем слизи. Более высокий pH также улучшает действие пищеварительных ферментов поджелудочной железы. Основным стимулом для секреции бикарбоната является гормон секретин слизистой оболочки тонкого кишечника. Секреция секретина увеличивается в ответ на поступление кислого химуса из желудка.

Протеолитические панкреатические ферменты включают **трипсин** и **химотрипсин**. Подобно пепсину в желудке, они секретируются в виде неактивных предшественников, **трипсиногена** и **химотрипсиногена**.

Трипсиноген активируется ферментом, **энтерокиназой**, компонентом мембран люминальных клеток тонкого кишечника (энтероцитов). Трипсин может активировать химотрипсиноген и еще больше трипсиногена. Конечной целью продуктов переваривания белков являются аминокислоты, но протеолитические панкреатические ферменты могут останавливать переваривание, когда пептиды достигают длины двух или более аминокислот. Если это происходит, пептидазы, связанные с клеточными мембранами энтероцитов, могут завершить гидролиз пептидов до отдельных аминокислот для абсорбции.

В отличие от протеолитических ферментов, **панкреатическая амилаза** и **липаза**, когда секретируются из поджелудочной железы находятся в активных формах. Амилаза переваривает крахмалы в **олигосахариды** (углевод, состоящий из небольшого количества моносахаридов, обычно от двух до четырех). Ферменты **мальтаза** и **сахароза**, компоненты мембран клеток энтероцитов, далее переваривают олигосахариды до моносахаридов. **Лактаза**, для переваривания лактозы (молочного сахара) присутствует в энтероцитах молодых млекопитающих, но не у всех взрослых. Lipаза гидролизует триглицериды до жирных кислот и глицерина. Это действие является наиболее эффективным после того, как жиры будут эмульгированы желчью (подробнее ниже).

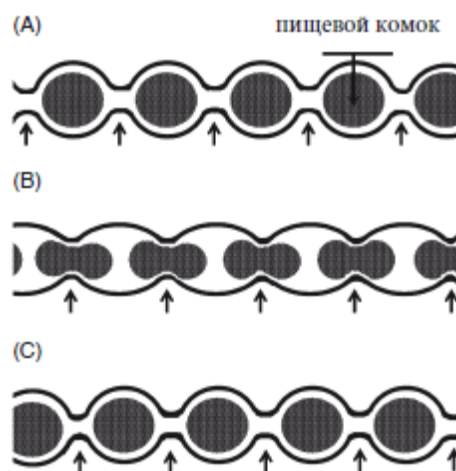


Рисунок 21-6. Паттерн сегментации моторики желудочно-кишечного тракта. Один и тот же сегмент кишечника рассматривается в трех разных последовательностях времени (А, В и С). Области сокращений каждый раз обозначены стрелками.

Вид или запах пищи стимулирует стимуляцию блуждающего нерва, а пища в желудке вызывает высвобождение гастрина. Контроль над экзокринной секрецией поджелудочной железы зависит от стимуляции вагусных вегетативных нервов, которые иннервируют поджелудочную железу, на три кишечных гормона, холецистокинина,

секретина и гастрина. Краткое описание действия этих трех гормонов показано на рисунке 21-8.

Наибольшее количество панкреатической экзокринной секреции происходит, когда кислый химус и пищевые компоненты в двенадцатиперстной кишке стимулируют высвобождение холецистокинина и секретина из клеток слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки (кишечная фаза контроля). Эти два гормона двенадцатиперстной кишки также возвращаются в желудок, чтобы уменьшить секрецию и замедлить активность и опорожнение желудка до тех пор, пока химус двенадцатиперстной кишки не будет расщеплен ферментами и не отрегулирован по pH с помощью бикарбоната поджелудочной железы.

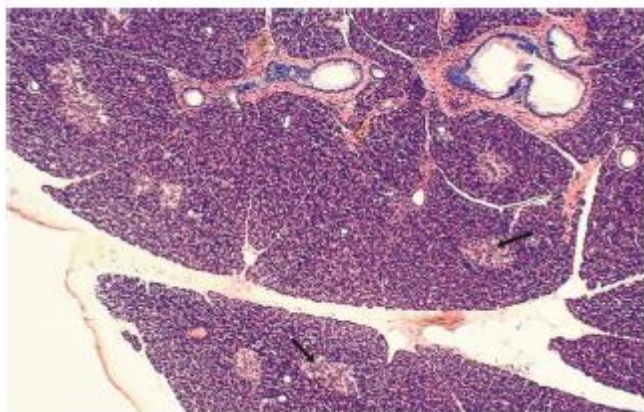


Рисунок 21-7. Поджелудочная железа лошади. Большая часть поджелудочной железы состоит из экзокринных ацинарных клеток с островками Лангерганса (стрелки), разбросанными по экзокринным областям. Орган разделен на дольки перегородками из соединительной ткани со сложной системой протоков. Источник: Vacha and Vacha, 2012. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Пищеварительная функция печени и выделение желчи

Клетки печени (*гепатоциты*) отвечают за образование желчи. Желчь - это зеленовато-желтый солевой раствор, состоящий в основном из солей желчных кислот, холестерина, фосфолипидов (*лецитинов*) и желчных пигментов (*билирубина*). Гепатоциты синтезируют соли желчных кислот (в первую очередь натриевые соли гликохолевой и таурохолевой кислоты) из холестерина. Эти соли способствуют перевариванию и всасыванию липидов (триглицеридов), а производство и секреция этих солей является наиболее важной пищеварительной функцией печени.

В водном растворе, в таком как химус двенадцатиперстной кишки, липиды имеют тенденцию слипаться и образовывать большие капли (вспомните, как выглядит салатная заправка из масла и уксуса после встряхивания бутылки). Такие большие липидные капли представляют собой небольшую площадь поверхности для действия липаз поджелудочной железы. Желчные кислоты действуют как *эмульгаторы*, уменьшая размера капель и при этом делая липиды более доступными для липаз. Липазы могут функционировать без солей желчных кислот, но переваривание липидов без них неэффективно. *Мицеллы* - это термин, обозначающий маленькие капельки, образующиеся в химусе кишечника и содержащие липиды, соли желчных кислот и продукты переваривания липидов.

У всех сельскохозяйственных животных, кроме лошадей, желчь хранится в желчном пузыре. Поскольку у лошадей нет *желчного пузыря*, желчь проходит напрямую из печени в двенадцатиперстную кишку через желчный проток и его притоки с довольно

постоянной скоростью. Желчный пузырь накапливает желчь для периодических выделений в двенадцатиперстную кишку и концентрирует желчь, реабсорбируя воду из накопленной желчи. Холецистокинин стимулирует сокращение желчного пузыря и выделение накопленной желчи. Поскольку пища, поступающая в двенадцатиперстную кишку, стимулирует высвобождение холецистокинина, это координирует выделение желчи с присутствием пищи.

Большая часть желчных солей, высвобождаемых из печени, остается смешанной с пищеварительным трактом, когда попадает в терминальную часть тонкой кишки (подвздошную кишку). Здесь, энтероциты реабсорбируют соли желчных кислот, которые попадают в кровь. Реабсорбированные соли желчных кислот транспортируются в печень через воротную вену печени, и здесь гепатоциты поглощают соли желчных кислот из портальной крови. Эти желчные соли могут затем секретироваться гепатоцитами в желчь для повторного использования. Увеличение желчных солей в портальной крови, например, во время переваривания еды, является основным стимулом секреции желчных солей гепатоцитами. Рециркуляция солей желчных кислот между пищеварительным трактом и печенью является *энтерогепатической циркуляцией*.

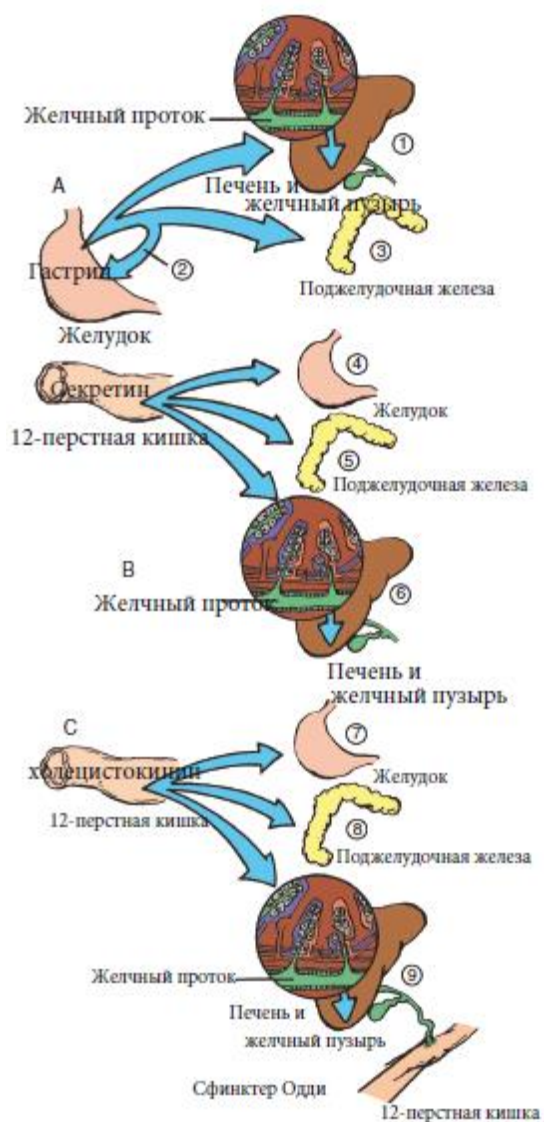


Рисунок 21-8. Краткое изложение шагов по гормональному контролю пищеварения с помощью гастрина (А), секретина (В), и холецистокинина (С). Источник: адаптировано из Reese, 2009. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Печень способна синтезировать **холестерин**, также печень вырабатывает большую часть холестерина в желчи. Печень также может выводить излишний пищевой холестерин через желчь. Холестерин нерастворим в воде, но соли желчных кислот и лецитин обычно превращают его в растворимую форму, так что он может существовать в желчи. Однако иногда холестерин осаждается из желчи в желчном пузыре или в желчных протоках, образуя **желчные камни**. Камни в желчном пузыре могут иметь серьезные последствия, если они застревают в общем желчном протоке и блокируют прохождение протеолитических ферментов из экзокринной части поджелудочной железы в двенадцатиперстную кишку. *Панкреатит* - это воспаление поджелудочной железы, которое может привести к серьезному опасному для жизни заболеванию, если эти протеолитические ферменты начнут самоперевариваться поджелудочной железой. Хотя панкреатит и имеет разную этиологию, обструкция общего желчного протока или большого дуоденального соска может вызвать неотложную медицинскую помощь у людей и животных.

Поглощение питательных веществ в тонком кишечнике

Тонкая кишка является основным местом всасывания питательных веществ. Большинство продуктов переваривания, углеводы, белки и липиды всасываются, когда пищеварительный тракт проходит через тонкий кишечник. Тонкий кишечник также является основным местом всасывания витаминов, минералов и воды.

Эпителий выстилающий тонкий кишечник, имеет структурные особенности, которые увеличивают площадь поверхности для всасывания питательных веществ. Слизистая оболочка покрыта ворсинками (пальцевидными выступами), которые проходят в просвет, а отдельные энтероциты имеют микроворсинки на их клеточной мембране, обращенные к просвету (Рисунок 21-5).

Отдельные аминокислоты и моносахариды (простой сахар) являются простейшими продуктами переваривания белков и углеводов соответственно. Клеточные механизмы абсорбции аминокислот и моносахаридов (в первую очередь глюкозы) схожи в том, что транспорт через клеточную мембрану на просветной поверхности осуществляется с участием связанных с натрием котранспортеров (см. Главу 2). Все котранспортеры связывают натрий, но некоторые котранспортеры используются глюкозой и аминокислотами. Было обнаружено, что по крайней мере пять котранспортеров транспортируют различные аминокислоты. Все они характеризуются как вторично активный транспорт, поскольку они зависят от градиента натрия между внутриклеточной жидкостью энтероцитов и жидкостью в просвете тонкой кишки (см. Главу 2). На рисунке 21-9 показан процесс абсорбции глюкозы.

Мицеллы, образующиеся в просвете тонкой кишки, содержат соли желчных кислот, триглицериды, холестерин и продукты действия липазы на триглицериды (жирные кислоты и моноглицериды). При движении кишечника (сегментация) мицеллы контактируют с микроворсинками энтероцитов. Жирорастворимые продукты переваривания липидов и холестерина могут проникать из мицеллы в энтероциты (Рисунок 21-10). Некоторые длинноцепочечные жирные кислоты также переносятся из мицелл в клетку с помощью определенных натрий-связанных белков-котранспортеров в клеточной мембране.

В энтероцитах, абсорбированные моноглицериды и жирные кислоты используются для повторного синтеза триглицеридов. Энтероцит упаковывает триглицериды и абсорбированный холестерин вместе с внутриклеточными белками в частицу, известную как хиломикрон. Энтероциты секретируют хиломикроны в интерстициальную жидкость, где они всасываются в лимфатические сосуды (Рисунок 21-10). Самыми маленькими лимфатическими сосудами, поглощающими хиломикроны, являются **млечные сосуды**

(Рисунок 21-5, 21-10). Лимфатический дренаж из кишечного тракта в конечном итоге попадает в кровь, и именно по этому пути хиломикроны, содержащие абсорбированные липиды, достигают кровь.

Натрий, калий, фосфат, кальций, хлорид и другие электролиты в основном абсорбируются в тонком кишечнике, как активными, так и пассивными механизмами. Всасывание этих минералов, за исключением железа и кальция, не регулируется, поэтому большая часть потребляемого материала усваивается. Всасывание железа снижается на уровне энтероцитов, если содержание железа в организме достаточно. Это уменьшение в первую очередь достигается за счет увеличения внутриклеточного белка, который связывает железо в энтероцитах. Железосодержащие энтероциты выводятся из организма после того, как они отслаиваются от эпителиальной выстилки. Форма витамина D, вырабатываемая почками (**кальцитриол**), увеличивает абсорбцию кальция за счет увеличения транспортных белков кальция в энтероцитах. Образование кальцитриола почками увеличивается при низком уровне кальция в крови. Для всасывания, минералы, такие как кальций и фосфат, должны находиться в их ионизированном состоянии. Если пропорция катионов к анионам слишком большая или слишком маленькая, абсорбция может быть уменьшена. Например, если содержание фосфата (аниона) в рационе слишком велико по сравнению с кальцием (катионом), избыток фосфата связывает доступный кальций для образования фосфата кальция, и в связи с этим усвоение кальция ухудшается.

Тонкий кишечник некоторых **неонатальных (новорожденных)** животных может абсорбировать макромолекулы, в том числе целые молекулы белка из **молозива**. Молозиво, первое молоко лошади, свиньи и жвачных животных, содержит γ -глобулины, необходимые для выработки пассивного иммунитета у новорожденных этих животных. У лошадей и у свиней этот период длится примерно 1 день, а у жвачных до 3 дней..

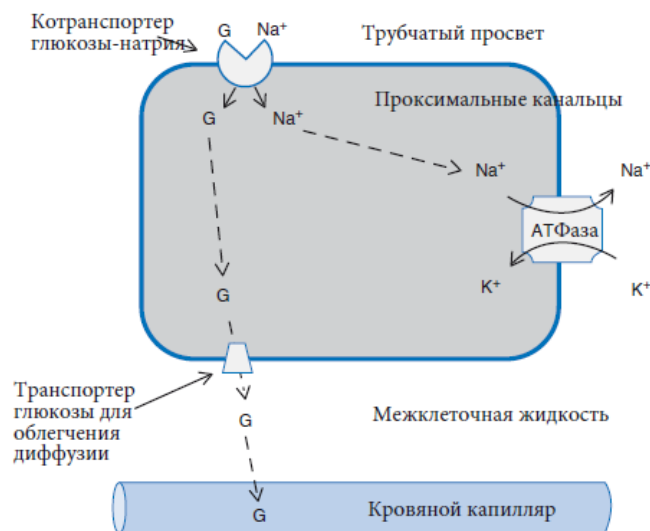


Рисунок 21-9. Котранспорт глюкозы, связанный с натрием. Сходный механизм обнаружен в клетках проксимальных канальцев (как указано) и в эпителиальных клетках тонкой кишки. Котранспортер натрия и глюкозы (G) находятся на участке клеточной мембраны, выстилающем просвет канальца (или кишечника), а $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{АТФаза}$ находится на основании и на боковых сторонах клетки.

Физиология слепой кишки и толстой кишки

У плотоядных животных слепая кишка и толстая кишка в первую очередь поглощают воду и некоторые электролиты, чтобы уменьшить объем и текучесть пищеварительного тракта при образовании экскрементов. Экскременты также

накапливается в концевых частях толстой кишки до того, как попадает в прямую кишку для дефекации. У всеядных (например, свиней) и некоторых травоядных (например, крупного рогатого скота и овец) слепая кишка и толстая кишка также являются участками некоторой ограниченной ферментации и микробного пищеварения. У крупного рогатого скота и овец слепая и толстая кишка пропорционально крупнее и сложнее, чем у плотоядных, но у этих травоядных преджелудок является гораздо более важным местом ферментативного пищеварения.

Слепая кишка и толстая кишка лошади

Чрезвычайно большая и сложная слепая кишка, и восходящая ободочная кишка (также называемая «крупной толстой кишкой» или «большой толстой кишкой») лошади являются основными участками ферментации и микробного переваривания целлюлозы. Грубые корма относительно быстро проходят через желудок и тонкий кишечник лошади, но ферментативное переваривание и прохождение через слепую и восходящую кишку может занять несколько дней. Сложные движения слепой кишки и восходящей ободочной кишки перемешивают содержимое, чтобы способствовать ферментативному пищеварению и для воздействия на эпителиальную поверхность для абсорбции летучих жирных кислот. Тазовый изгиб восходящей ободочной кишки и место соединения большой и малой ободочной кишки (см. Рисунок 20-15) имеют относительно небольшой диаметр, и прохождение крупных частиц грубых кормов ограничено. На этих участках могут остаться непереваренные остатки пищи, и они могут быть подвергнуты к микробиологическому перевариванию, но вероятность их защемления на этих участках также увеличивается.

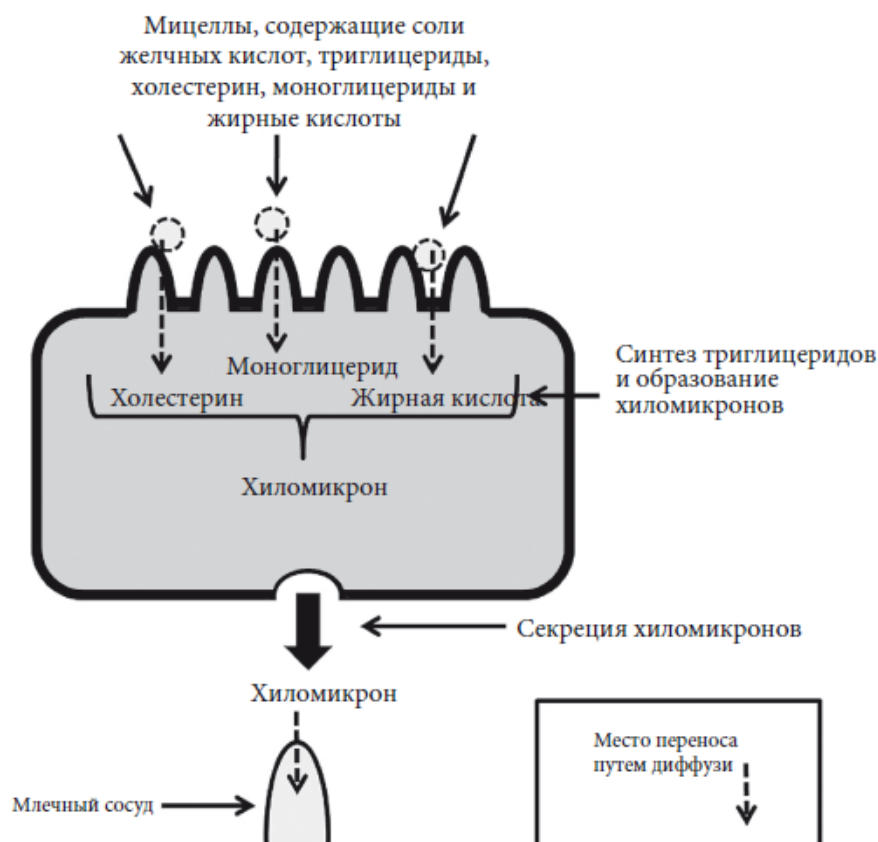


Рисунок 21-10. Поглощение липидов и холестерина клетками кишечника с последующим образованием и секрецией хиломикронов.

При употреблении грубых кормов некоторые крахмалы и сахар не перевариваются в желудке и в тонкой кишке лошади и переходят в слепую и толстую кишку. Микробное переваривание этих веществ и целлюлоза в грубых кормах производит летучие жирные кислоты, которые можно абсорбировать и использовать для получения энергии. Микробы в слепой и толстой кишке также могут использовать небелковые источники азота (мочевину) для производства микробных белков. Однако, они имеют ограниченную питательную ценность для лошади, поскольку желудочно-кишечные механизмы, необходимые для переваривания белков и абсорбции образующихся аминокислот, не всегда доступны в слепой или толстой кишке. Некоторая часть мочевины становится доступной для микробов путем диффузии в слепую и толстую кишку из крови.

Ферментация и микробное пищеварение производят летучие жирные кислоты, которые могут снизить pH содержимого слепой кишки и толстой кишки до потенциально опасных уровней. Эпителий толстой кишки секретирует ионы бикарбоната для создания защитной зоны pH содержимого. Дополнительный бикарбонат секретируется эпителием подвздошной кишки, и это снижает pH содержимого слепой кишки.

Прямая кишка и дефекация

Несколько раз в день сильные и обширные массовые движения толстой кишки перемещают каловые массы в прямую кишку. Растяжение прямой кишки стимулирует потребность в дефекации. Акт дефекации требует сокращений гладкой мускулатуры стенки прямой кишки, что является результатом спинномозгового рефлекса, стимулируемого растяжением прямой кишки. Сознательный контроль дефекации включает подавление спинномозгового рефлекса и сокращение внешнего анального сфинктера, который состоит из скелетных мышц. Сокращение мышц живота способствует увеличению внутрибрюшного давления, что также способствует опорожнению прямой кишки.

Вариативность характера и в формы фекалий у разных видов в первую очередь является функцией структурных и функциональных особенностей более дистальных сегментов толстой кишки. У лошадей относительно сильные сокращения сегментации образуют характерные фекальные шарики.

Колики - это общий термин для обозначения любого болезненного состояния, связанного с брюшной полостью лошади. Состояния, связанные с любым сегментом желудочно-кишечного тракта, могут привести к коликам, а клинические признаки указывают на то, что степень боли может варьироваться от легкой до сильной. Причины колик у лошадей включают язвы, неправильное питание (например, перегрузку зерна или концентратов), инфекцию, внутрипросветную закупорку/непроходимость (например, паразиты, инородные тела, корм или посторонний материал, например, песок), скрученные сегменты кишечника, и изменения перистальтики кишечника. Уход, которая включает в себя, борьбу с паразитами, правильное питание, доступ к воде и внимание к опасностям окружающей среды, помогает предотвратить возникновение колик. Некоторые причины колик легко поддаются медикаментозному лечению, но другие причины угрожают жизни и требуют хирургического вмешательства.

Нейроэндокринный контроль кормления

Поведение, связанное с потребностью пищи или аппетит регулируется сложной системой центральных и периферических сигналов, которые взаимодействуют, чтобы модулировать индивидуальную реакцию на потребление питательных веществ. Гипоталамус - это регулирующий центр аппетита и энергетического гомеостаза. Определенные гипоталамические ядра служат центрами контроля аппетита и интегрируют

орексигенные (стимуляция аппетита) и **анорексигенные** (подавление аппетита) сигналы от других гипоталамических ядер, среднего мозга и ствола мозга, а также тканей за пределами центральной нервной системы.

Жировая ткань - это соединительная ткань, состоящая из адипоцитов или жировых клеток, которая является результатом положительного энергетического баланса (больше потребление, чем расход). Жвачные животные уникальны по своей способности производить летучие жирные кислоты путем ферментации в рубце, и обладают очень высокой способностью к синтезу липидов в адипоцитах, где избыточная энергия может легко накапливаться и использоваться. Были обнаружены различные типы цитокинов, которые секретируются из жировой ткани (адипокины), печени (гепатокины) и мышечной ткани (миокины) и играют важную роль в периодах роста, воспроизводства, лактации и откорма крупного рогатого скота и других разновидностей. Периферийные сигналы сытости (чувство «сытости» после приема пищи) и энергетический баланс влияют на аппетит, а также на гомеостаз и основные биологические функции, включая развитие, метаболизм, иммунитет и воспаление. Один из основных адипокинов - лептин. Впервые обнаруженный в 1994 году, **лептин** вырабатывается жировой тканью и препятствует поглощению пищи и увеличивает расход энергии через свои рецепторы в головном мозге. У овец и крупного рогатого скота лептин может также модулировать секрецию гормона роста из передней доли гипофиза. Конский метаболический синдром характеризуется лошадьми с избыточной массой тела (оценка состояния тела более 7 из 10) с инсулинорезистентностью или ламинитом, либо предрасположенностью к ламиниту. Измерение плазмы инсулина или лептина может быть полезным для прогнозирования ламинита у лошадей с метаболическим синдромом. Считается, что инсулинорезистентность, связанная с ожирением, развивается в результате адипокин-ассоциированного воспаления, нарушения регуляции метаболизма глюкокортикоидов, окислительного клеточного повреждения и избыточного производства липидов, что приводит к нарушению передачи сигналов инсулина в жировых и мышечных клетках.

В начале 1970-х годов холецистокинин был первым энтероэндокринным гормоном, обладающим анорексигенным действием. С того времени было идентифицировано несколько других анорексигенных гормонов из желудочно-кишечного тракта, но один из них является уникальным орексигенным. **Грелин**, обнаруженный в 1999 году, увеличивает потребление корма, стимулируя гипоталамус и ствол мозга. Грелин также играет роль в передаче сигналов отложения жировой ткани, увеличивая потребление пищи и снижая утилизацию жира. Новое исследование предполагает, что лептин и грелин действуют противоположно, сигнализируя о насыщении, регулируя энергетический баланс и, следовательно, другие биологические функции, которые зависят от энергетического баланса (воспроизводства).

Питание и обмен веществ

Питание

Обмен веществ

Абсорбтивное состояние: анаболизм
 Постабсорбтивное состояние: катаболизм
 Потребности в энергии во время физических нагрузок
 Глюкоза в крови у жвачных животных
 Кетоз

Цели обучения

- Определить и дать описание терминов данной главы, выделенных *жирным курсивом*.
- Как обмен веществ и выведение водорастворимых витаминов по сравнению с жирорастворимыми влияют на их токсичность?
- Кратко описать процесс, происходящий при абсорбции после приема пищи.
- Описать как функционируют жировая ткань и печень для поддержания уровня глюкозы в крови в постабсорбционном состоянии.
- Сравнить и сопоставить анатомию копыт лошадей и парнокопытных.
- Проиллюстрировать роль инсулина и глюкагона в регуляции глюкозы.
- Описать почему уровень глюкозы в крови нормального взрослого крупного рогатого скота ниже чем у других травоядных животных и его влияние на глюконеогенез.
- Сравнить и сопоставить процессы, происходящие во время кетоза у крупного рогатого скота по сравнению с потребностями в энергии во время физических нагрузок.

Питание

Пищевые потребности животных сильно различаются в зависимости от их метаболического состояния. Быстро растущее, активное молодое животное имеет потребности в питании, значительно отличающиеся от потребностей более старшего, более сидячего животного. Оба животных должны потреблять определенные основные **питательные вещества** (соединения, необходимые для нормального роста и/или выживания, которые не могут быть синтезированы в достаточных количествах в организме), но количество этих питательных веществ на единицу массы тела и относительные количества конкретных питательных веществ варьируются.

Некоторые необходимые питательные вещества требуются в незначительных количествах и токсичны в больших количествах. Например, медь является важным минералом, но чрезмерное потребление в течение короткого периода времени приводит к токсичности меди. Минералы, которые необходимы в небольших количествах, часто называют **микроэлементами**. **Витамины** функционируют в качестве коферментов для различных биохимических реакций во всем организме, а также обычно требуются в небольших количествах. Водорастворимые витамины (комплекс В, биотин, С, фолиевая кислота и ниацин) не сохраняются в организме, а жирорастворимые витамины (А, D, Е и К) хранятся в печени и жировой ткани. Водорастворимые витамины можно употреблять в больших количествах без значительной токсичности, потому что избыток быстро выводится с мочой, тогда как чрезмерное потребление жирорастворимых витаминов

может быть вредным. Некоторые родентициды (яды, которые используются для уничтожения мышей и крыс) содержат избыточное количество витамина D, что приводит к увеличению абсорбции кальция, что в свою очередь приводит к острой почечной недостаточности и гибели животного. Случайное отравление нецелевых видов, включая собак, кошек и детей, может произойти, если родентицид потребляется в токсичных количествах.

Пищевой и метаболический статус отдельных животных может быть оценен путем определения **баланса** для данного питательного вещества или типа питательного вещества. Баланс определяется путем сравнения количества, потребляемого животным, с количеством, использованным или потерянным из организма. Например, так как белки являются основным азотсодержащим питательным веществом, **азотный баланс** часто используется в качестве индикатора состояния белкового обмена. Если животное потребляет больше азота, чем выделяет, говорят, что оно находится в положительном азотном балансе, что указывает на то, что животное синтезирует больше белков организма, чем разрушается и теряется из организма. Молодые, растущие животные обычно находятся в положительном азотном балансе. Во время длительного голодания животное находится в отрицательном азотном балансе, поскольку белки организма расщепляются, чтобы обеспечить энергию, и полученный азот выделяется с мочой.

Обмен веществ (метаболизм)

Термины «**анаболический**» и «**катаболический**» используются для описания общего метаболического состояния или статуса животного. Анаболизм относится к конструктивному процессу (например, синтез белков из аминокислот), в то время как катаболизм относится к разрушительному процессу (например, распад белков на отдельные аминокислоты). Хотя анаболический и катаболический относятся к общему метаболическому статусу, оба процесса обычно происходят одновременно в организме животного. Например, даже у молодого быстро растущего животного, переваривающего еду, поглощающего питательные вещества и синтезирующего белки организма, некоторые белки организма одновременно разлагаются. Однако в этом случае скорость синтеза белка больше, чем скорость разложения белка, поэтому животное находится в анаболическом состоянии.

Некоторые гормоны способствуют регулированию баланса между анаболическими и катаболическими процессами, а изучение гормонов, регулирующих метаболизм, называется **метаболической эндокринологией**. Общей чертой таких гормонов является то, что концентрации глюкозы в крови участвуют в регуляции их секреции. Это указывает на то, что поддержание минимального и постоянного источника глюкозы для получения энергии является ключевым фактором в общем эндокринном контроле метаболизма.

Для изучения эндокринного контроля анаболизма и катаболизма метаболические эндокринологи часто сравнивают период после приема пищи, во время которого питательные вещества всасываются из желудочно-кишечного тракта (абсорбтивное состояние), с периодом, в течение которого нет полного всасывания (постабсорбтивное состояние). Во время абсорбтивного состояния уровень глюкозы, аминокислот и триглицеридов в крови (как часть хиломикронов) увеличивается. Общие цели метаболических процессов в этот период, по-видимому, заключаются в том, чтобы увеличить использование этих питательных веществ клетками организма или сохранить их, чтобы их можно было использовать позже. Метаболические периоды жвачных животных отличаются от таковых у других животных, потому что питательные вещества постоянно всасываются из переднего желудка и проходят из переднего желудка через оставшуюся часть их желудочно-кишечного тракта. В этой главе обсуждаются некоторые особенности обмена веществ у жвачных животных после более общего обзора.

Абсорбтивное состояние: анаболизм

На Рисунке 22-1 представлен метаболический путь основных питательных веществ, всасываемых во время переваривания пищи, и они более подробно описаны в следующих параграфах.

Глюкоза является основным продуктом переваривания углеводов у большинства животных, и после типичного приема пищи уровень глюкозы в крови может повыситься до 150% по сравнению с уровнем натощак. Повышение уровня глюкозы в крови является основным стимулом для высвобождения инсулина из поджелудочной железы, но увеличение аминокислот в плазме во время переваривания пищи с высоким содержанием белка также может стимулировать высвобождение **инсулина**. Инсулин влияет на углеводный, аминокислотный (белковый) и липидный обмен в течение периода абсорбции и считается основным эндокринным регулятором обмена веществ во время анаболизма.

Инсулин стимулирует поглощение **глюкозы** клетками скелетных мышц, где его можно использовать для производства энергии или хранить в виде гликогена (практически, полимера молекул глюкозы). Печень также накапливает глюкозу в виде гликогена в течение периода абсорбции, и это также стимулируется инсулином. Прежде всего из-за большей массы скелетных мышц по сравнению с печенью, гораздо больше гликогена (75% от общего количества) формируется и хранится в скелетных мышцах. Глюкоза в крови также доступна для использования всеми клетками организма в течение этого периода, но ни один другой орган не способен к значительному накоплению гликогена.

Поглощенные аминокислоты сразу же становятся доступными всем клеткам организма для синтеза белка. Поскольку все аминокислоты, необходимые для синтеза данного белка, должны быть доступны во время синтеза, обязательно, чтобы животные имели сбалансированную диету, которая содержит все **незаменимые аминокислоты**. Инсулин стимулирует синтез белка во многих органах, включая печень и скелетные мышцы, поэтому увеличение инсулина после приема пищи также способствует синтезу белка в этот период. Однако этот стимулирующий эффект на синтез белка незначителен по сравнению с эффектами инсулина на метаболизм глюкозы (например, скорость выработки белка плазмы крови печенью увеличивается только на небольшой процент после приема пищи).

Количество аминокислот, поглощаемых после типичного приема пищи больше чем может быть эффективно использовано организмом для синтеза белка. Тем не менее, никакие метаболические пути не позволяют хранить различные аминокислоты для последующего использования, так как глюкоза хранится в виде гликогена. Многие из избыточных аминокислот поглощаются гепатоцитами и попадают в метаболические пути, которые приводят к образованию триглицеридов (липидов). Эти пути удаляют азотсодержащие аминогруппы из аминокислот (**дезаминирование**). Большая часть образующихся липидов секретируется гепатоцитами в кровь как часть липопротеинов (подробнее ниже).

Деаминирование аминокислот также является частью другого метаболического пути, посредством которого клетки печени используют аминокислоты для производства глюкозы. Тем не менее, гормон **глюкагон** должен быть доступен, чтобы стимулировать этот путь, и высвобождение глюкагона из поджелудочной железы уменьшается за счет повышения уровня глюкозы в крови. Таким образом, в течение периода, когда уровень глюкозы в крови повышается после приема пищи, использование аминокислот для производства глюкозы подавляется. **Глюконеогенез** - это термин для общих метаболических процессов, с помощью которых клетки печени производят глюкозу из неуглеводных субстратов, таких как аминокислоты и жирные кислоты с короткой цепью. Печень и почки являются единственными органами, способными к любому значительному глюконеогенезу, и в почках происходит это только при хроническом ацидозе. В абсорбирующем состоянии печень использует как избыток глюкозы, так и

аминокислоты в качестве субстратов для синтеза триглицеридов (липидов), и инсулин стимулирует эти пути. Некоторые из вновь синтезированных триглицеридов хранятся в печени, но большинство высвобождается в кровь в виде сложных частиц, известных как липопротеины очень низкой плотности (ЛПОНП).

Липопротеины - это частицы, которые содержат липиды, холестерин и белки в различных соотношениях. ЛПОНП названы так, потому что содержание липидов в них больше чем белков. Поскольку липиды менее плотны, чем белки, плотность частиц ЛПОНП довольно низкая.

Напомним, что хиломикроны также являются циркулирующими липопротеинами, но триглицериды в этих липопротеинах абсорбируются из кишечного тракта. По мере того, как хиломикроны и ЛПОНП циркулируют по всему организму, они сталкиваются с **липопротеинлипазой, ферментом**, связанным с эндотелиальными клетками, который воздействует на свои триглицериды, высвобождая свободные жирные кислоты. Когда триглицериды высвобождаются в жировой ткани, свободные жирные кислоты становятся доступными для жировых клеток для ресинтеза и хранения липидов в виде триглицеридов. В других органах, таких как скелетные мышцы, клетки используют свободные жирные кислоты для получения энергии. Синтез и хранение триглицеридов в жировой ткани стимулируется инсулином, который обычно повышается в течение периода абсорбции.

После потери триглицеридов под действием липопротеинлипазы, у некоторых ЛПОНП происходят изменения в циркуляции и они превращаются в липопротеин другого типа, **липопротеин низкой плотности (ЛПНП)**. ЛПНП содержат много холестерина, и клетки всего организма получают холестерин из крови в результате эндоцитоза ЛПНП. Холестерин является необходимым компонентом клеточных мембран, и все клетки нуждаются в некотором количестве холестерина. Тем не менее, ненормальное повышение уровня ЛПНП связано с повышенным риском сердечно-сосудистых заболеваний у людей. Напомним, что первоначально ЛПОНП вырабатывались в печени, поэтому большая часть холестерина в крови вырабатывается печенью.

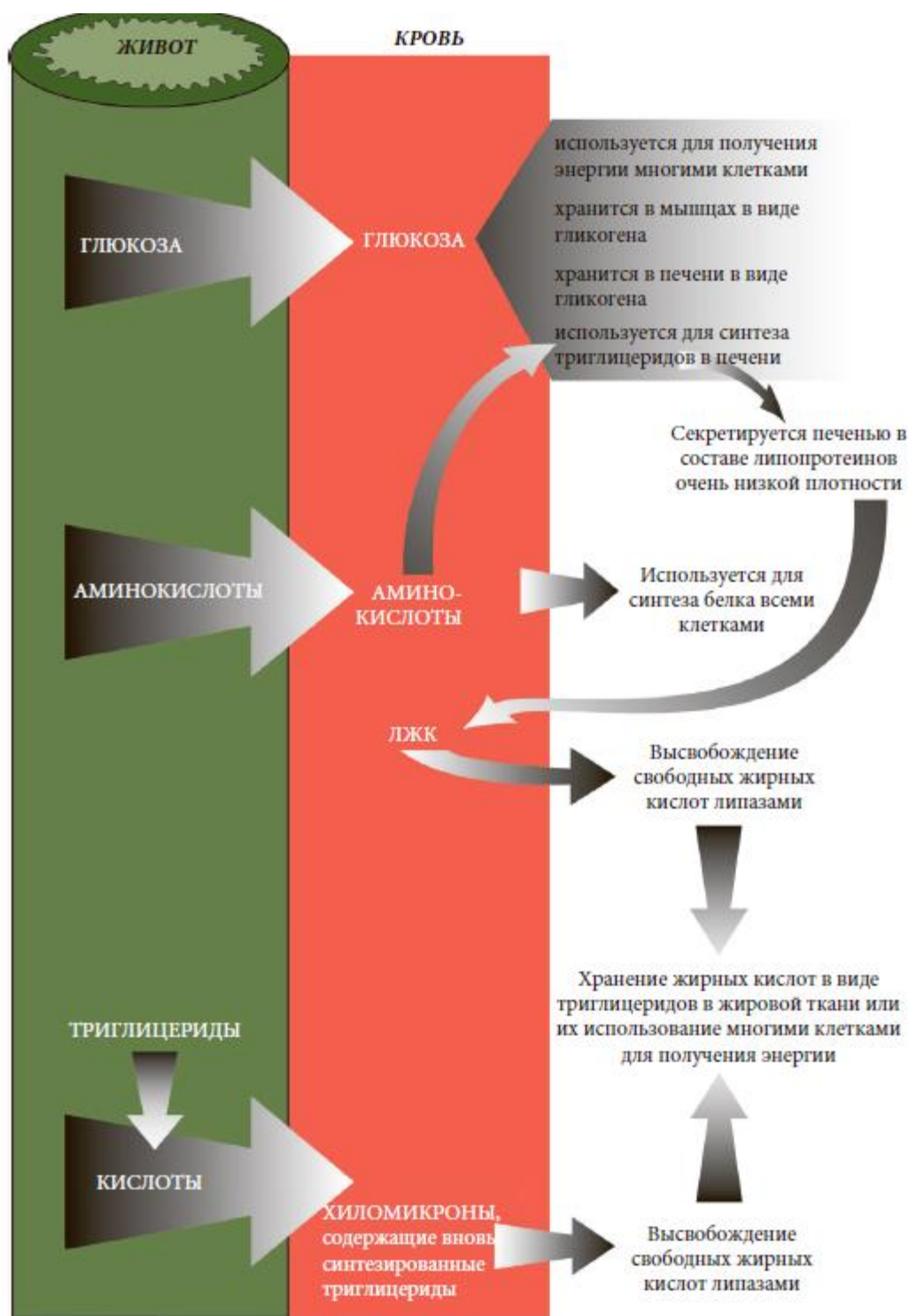


Рисунок 22-1. Метаболический путь глюкозы, аминокислот и триглицеридов (в хиломикронах), всасываемых из желудочно-кишечного тракта во время переваривания пищи.

Постабсорбционное состояние: катаболизм

После переваривания и усвоения пищи концентрация глюкозы в крови постепенно снижается, поскольку глюкоза используется для выработки энергии по всему организму (Рисунок 22-2). Это снижение уровня глюкозы в крови является основным явлением,

приводящим к изменениям в эндокринной секреции, которые управляют метаболическими изменениями в постабсорбционном состоянии. Двумя основными эндокринными изменениями являются постепенное снижение секреции инсулина и увеличение выброса глюкагона. Напомним, что повышение уровня глюкозы в крови стимулирует высвобождение инсулина из β -клеток, тогда как снижение уровня глюкозы в крови стимулирует высвобождение глюкагона из α -клеток в островках поджелудочной железы.

В течение периода абсорбции, когда глюкоза и аминокислоты всасывались в кровь из кишечного тракта, инсулин стимулировал синтез гликогена для накопления глюкозы, белков и липидов (из любых избыточных глюкозы и аминокислот). По мере снижения уровня инсулина его стимулирующее воздействие на эти синтетические (анаболические) процессы теряется, и это является основным фактором изменения общего метаболического баланса от анаболизма к катаболизму.

Глюкагон стимулирует расщепление гликогена (**гликогенолиз**) в печени, чтобы обеспечить глюкозу, которую печень может освободить в кровь. Гликогенолиз - это начальный процесс, с помощью которого печень получает глюкозу для выделения в кровь, но позже печень также выделяет глюкозу, образованную глюконеогеном, который также стимулируется глюкагоном. Аминокислоты, используемые для глюконеогенеза, происходят от катаболизма белка в организме.

Поддержание минимального или повышенного уровня глюкозы в крови в этот период имеет первостепенное значение для функции нейронов. Нейроны не имеют метаболических процессов, позволяющих им использовать жирные кислоты для производства энергии, поэтому им необходим готовый запас глюкозы для клеточной энергии. Во время голодания катаболизм жировой ткани увеличивает запас жирных кислот, которые используются клетками, отличными от нейронов, для получения энергии. Увеличенное использование жирных кислот другими клетками уменьшает общую потребность в глюкозе и сохраняет ее для использования нейронами. Это сохранение глюкозы называется **сохранением глюкозы**. Печень также метаболизирует циркулирующие жирные кислоты с образованием кетонов, другого клеточного энергетического субстрата. Кетоны, вырабатываемые печенью, включают ацетон, ацетоацетат и β -гидроксипутират.

Два других гормона, гормон роста и глюкокортикоиды из коры надпочечников, также способствуют поддержанию глюкозы в крови и других источников энергии во время анаболических периодов. Глюкокортикоиды не увеличивают кровообращение во время короткого голодания, но дефицит глюкокортикоидов снижает скорость глюконеогенеза в печени и мобилизацию жирных кислот из жировой ткани. Влияние глюкокортикоидов на эти процессы во время голодания является пермиссивным действием. Снижение уровня глюкозы в крови стимулирует выделение гормона роста, который увеличивает мобилизацию жирных кислот из жировой ткани (**липолиз**). Некоторые ткани (например, скелетные мышцы) могут использовать жирные кислоты для производства энергии (экономия глюкозы), и печень может еще больше увеличить выработку кетонов.

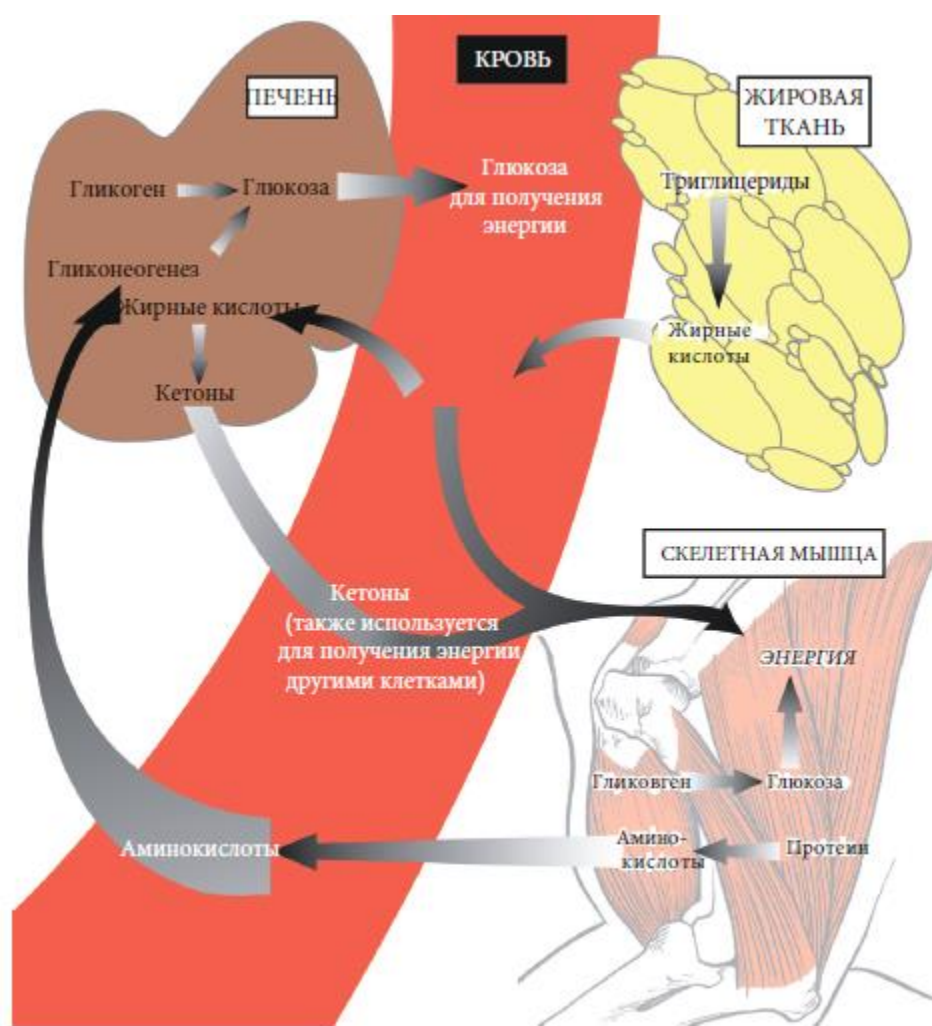


Рисунок 22-2. Краткое изложение органов и механизмов, участвующих в обмене веществ, которые поддерживают уровень глюкозы в крови и обеспечивают энергию для клеток, когда питательные вещества не всасываются из желудочно-кишечного тракта.

Потребность в энергии во время физических нагрузок

Увеличение метаболизма скелетных мышц во время физических нагрузок может быстро истощить запасы гликогена в клетках скелетных мышц. У людей эти запасы способны обеспечить энергией только около 2-3 минут очень интенсивных упражнений. Для поддержания физической активности необходимо быстро мобилизовать другие источники энергии и доставить их к работающим скелетным мышцам. Циркулирующие уровни адреналина и норэпинефрина увеличиваются во время физических нагрузок, и эти катехоламины выполняют несколько действий, которые мобилизуют запасы энергии, включая повышенный гликогенолиз в печени и нерабочих скелетных мышцах и липолиз в жировой ткани. Уровни инсулина снижаются, а уровни глюкагона повышаются во время физических нагрузок, что способствует глюконеогенезу в печени и повышенному липолизу в жировой ткани. Снижение уровня инсулина не оказывает вредного воздействия на работающие скелетные мышцы, поскольку поглощение глюкозы работающими мышцами является менее зависимым от инсулина.

Во время анаэробного обмена веществ, при задействовании скелетных мышц, повышается скорость выработки молочной кислоты. Ион лактата может диффундировать в кровь из скелетных мышц, и уровень лактата в плазме повышается во время напряженных и длительных физических нагрузок. Печень может использовать лактат

крови для глюконеогенеза, а затем глюкоза может быть возвращена в кровь для поддержания уровня глюкозы в крови.

Глюкоза в крови у жвачных животных

Нормальные пределы уровня глюкозы в крови у зрелых жвачных животных ниже, чем у других животных, даже у других травоядных (крупный рогатый скот - от 45 до 80 мг/дл; собака - от 70 до 110 мг/дл; и лошадь - от 60 до 110 мг/дл). Более низкий нормальный предел для зрелых жвачных животных связан с относительно небольшим количеством углеводов, обеспечивающих глюкозу в их тонкой кишке. Большинство углеводов, которые они потребляют, подвергаются ферментативному пищеварению в переднем отделе желудка и приводят к образованию короткоцепочечных летучих жирных кислот (ЛЖК), которые всасываются непосредственно из переднего отдела желудка.

Без глюкозы, легко доступной через всасывание из желудочно-кишечного тракта, жвачные животные должны иметь постоянный и относительно высокий уровень глюконеогенеза в печени, чтобы поддерживать уровень глюкозы в крови. Глюкагон, по-видимому, является важным эндокринным стимулятором для поддержания этой скорости глюконеогенеза. Повышение уровня аминокислот и пропионовой кислоты (ЛЖК, образующихся в рубце) может стимулировать высвобождение глюкагона, поэтому, предположительно, непрерывное поглощение их из желудочно-кишечного тракта жвачных животных может поддерживать секрецию глюкагона. Пропионовая кислота является одним из трех основных ЛЖК, образующихся в рубце, которые могут использоваться печенью для глюконеогенеза.

Кетоз

Кетоз является метаболическим состоянием, характеризующимся повышением уровня кетонов в крови, снижением уровня мочи и pH крови и наличием кетонов в моче. Увеличение кислотных кетонов в крови и моче является причиной изменений в pH. Кетоз может возникнуть, когда мобилизация жирных кислот из жировой ткани повышена, а уровень глюкозы недостаточен. Дефицит глюкозы стимулирует высвобождение глюкагона и ингибирует высвобождение инсулина, а повышенное соотношение глюкагона к инсулину способствует образованию кетонов печенью из доступных жирных кислот.

Кетоз может развиваться у молочного скота в пик лактации, когда потребность в глюкозе для синтеза лактозы (молочного сахара) максимальна. Быстрое использование глюкозы молочными железами снижает уровень глюкозы в крови и вызывает эти изменения в глюкагоне и инсулине. Кетоз может также развиваться в результате сахарного диабета I типа, при котором основной проблемой является дефицит инсулина. В этом случае существенное влияние глюкагона на мобилизацию жирных кислот и синтез кетонов в первую очередь являются главной причиной развития кетоза.

Мочевыделительная система

Анатомия почек

Кровоснабжение и иннервация

Мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал

Мочеиспускание

Обзор функции и гистологии почек

Клубочковая фильтрация

Транспортные процессы в проксимальных канальцах

Концентрирование и разведение мочи:

Роль петли Генле и собирающий проток

Транспорт

Хлорид натрия и реабсорбция воды в петле Генле

Транспорт в собирающем протоке и антидиуретический гормон

Осмотическая регуляция антидиуретического гормона

Полиурия и полидипсия

Натрий, калий и альдостерон

Подкисление мочи

Регулирование кислотно-щелочного баланса

Внеклеточные и внутриклеточные буферы

*Классификация алкалоза, ацидоза и
компенсация*

Цели обучения

- Определить и объяснить термины данной главы, выделенные **жирным курсивом**.
- Определить органы, которые считаются частью мочевой системы и описать их расположение внутри тела и относительно друг друга
- Сравнить и сопоставить внешнюю и внутреннюю анатомию быков, мелких жвачных, свиней и почек лошадей.
- В крупном разрезе почки определить кору, мозговой слой, почечную лоханку, мочеточник и почечные сосуды.
- На схеме нефрона и собирательной системы определить расположение клубочки (гломерулы), петли нефрона, проксимального и дистального канальцев, прямых сосудов, перитубулярных капилляров и собирающего протока. Затем указать процессы клубочковой фильтрации, избирательной канальцевой реабсорбции, избирательной канальцевой секреции и реабсорбции воды, а также любых гормонов, которые могут воздействовать на эти области или процессы.
- Проследить путь артериальной крови от почечной артерии к почечной вене, определив по имени сосуды, через которые она проходит, и функцию любой из этих особых сосудистых структур.
- Что такое механизм противоточного обмена и как он влияет на образование мочи?.
- Кратко описать как альдостерон, ренин-ангиотензиновая система и антидиуретический гормон регулируют осмоляльность и баланс жидкости.
- Какова роль карбоангидразы в организме и где она находится?
- Как регулируется концентрация натрия и калия в организме?

- Описать основные буферные системы для поддержания кислотно-щелочного баланса в организме
- Сравнить и сопоставить роль почек и легких в поддержании кислотно-основного баланса
- Определить основные компоненты каждого из основных метаболических или респираторных кислотно-щелочных дисбалансов

Мочевая система состоит из двух почек, двух мочеточников, мочевого пузыря и мочеиспускательного канала (уретры). Парные почки удаляют отходы из крови, помогают регулировать состав плазмы и выполняют определенные гормональные функции. Система канальцев в каждой почке объединяется в одну слизистую трубочку, мочеточник, который расширяет нижнюю часть для выведения в мочевой пузырь, расширяемый резервуар для хранения мочи. Когда он заполнен, мочевой пузырь выводит мочу через мочеиспускательный канал наружу.

Анатомия почек

Почки представляют собой парные красновато-коричневые органы, которые отфильтровывают плазму и составляющие плазмы из крови, а затем избирательно поглощают воду и полезные составляющие из фильтрата, в конечном итоге выводя излишки и отходы плазмы. Почки большинства животных имеют приблизительно бобовидную форму, исключением являются некоторые домашние животные, например правая почка лошади в форме сердца, а почки быка отчетливо дольчатые (Рисунок 23-1А).

Почки находятся в задней части брюшной полости с каждой стороны аорты и в каудальной полой вене, вентрально к первым поясничным позвонкам. У большинства домашних животных правая почка расположена немного краниальнее, чем левая, с краниальным полюсом правой почки, плотно прилегающим к дополнительной ямке печени. Левая почка обычно более обвисшая, и у жвачных, передний желудок может толкать левую почку вправо до срединной сагиттальной плоскости или за ее пределы, особенно когда рубец полон. Почки описаны как *забрюшинные* в локации, отражающие их положение вне брюшной полости, где они более тесно связаны с брюшной стенкой фасцией, сосудами и брюшиной, чем большинство других органов брюшной полости. Жесткая капсула соединительной ткани окружает всю почку.

В середине каждая почка имеет вогнутость, *ворота*, где артерии и нервы входят в почку, а мочеточник, вены и лимфатические сосуды удаляются. Широкое начало мочеточника в почке — *почечная лоханка*. Почечная лоханка получает мочу из *собирательных канальцев* почки. У бычьей почки отсутствует почечная лоханка, вместо этого мочеточник возникает непосредственно из слияния отдельных чашечек (подробнее ниже).

Часть почки, непосредственно окружающая почечную лоханку, является *мозговым слоем почки*, который выглядит полосатым из-за радиально расположенных *собирательных канальцев*. Помимо собирательных канальцев, в мозговом слое также находится *несколько петель Генле* (нисходящие и восходящие петли). Мозговой слой периферически покрывает кора почки, в которой располагаются *почечные тельца*, гистологические единицы фильтрации. Кора имеет зернистый вид из-за большого количества этих почечных тельцов; в коре также обнаружены проксимальные и дистальные извитые канальцы и другие сегменты петель Генле (обсуждаются позже).

Мозг и кора расположены в *единицах*, называемых долями, конусовидными скоплениями почечной ткани. Срединная часть каждой доли представляет собой *почечную пирамиду*, вершина которой, *почечный сосочек*, направлен к почечной лоханке. В бычьей почке каждая пирамида связана с одной из наиболее очевидных долей почек быка. У свиньи, лошади и мелких жвачных животных смежные коры отдельных

долей объединены, так что поверхность почки выглядит гладкой. Однако, доли у свиней отделенные благодаря постоянству дискретных папилл, выступающих в почечную лоханку (Рисунок 23-1В). У лошади и мелких жвачных животных отдельные сосочки, такие как кора, сливаются. Следовательно, они представляют собой единый **продольный гребень**, почечный гребень, выступающий в почечную лоханку (Рисунок 23-1С). Моча, выделяемая из собирательных канальцев почечного гребня, собирается в почечной лоханке и оттуда доставляется в мочеточник.

В почке быка и свиньи отдельные пирамиды выступают в **чашки** (единственное число, чашка), чашеобразные дивертикулы общего собирающего пространства в почечной вороте. В свиной почке они впадают в почечную лоханку. У бычьей почки нет почечной лоханки, поэтому чашка у этого вида сливается прямо в мочеточник.

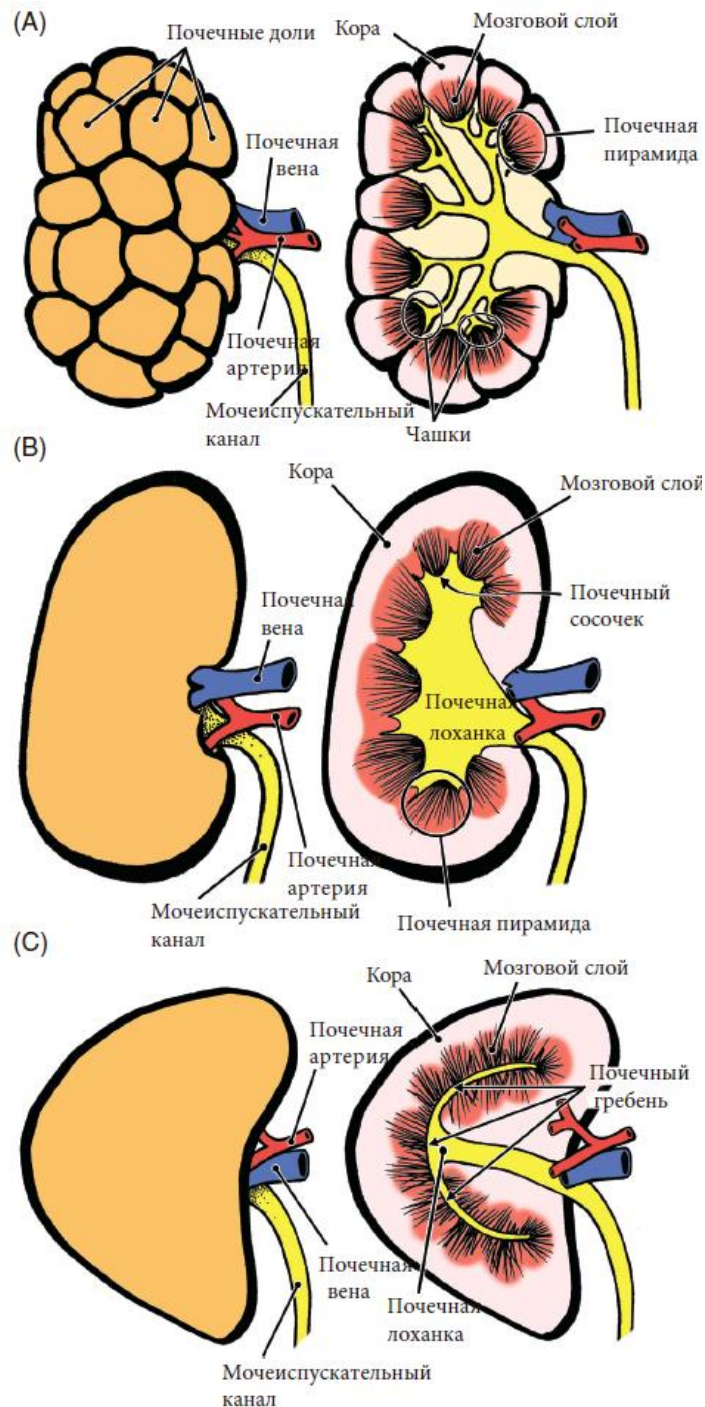


Рисунок 23-1. Наружная и срединная анатомия почек. (А) Бык. (В) Свинья. (С) Лошадь. Структура почек мелких жвачных животных схожа со структурой почек лошадей, с гладкой корой и сильно сросшимися почечными сосочками.

Кровоснабжение и иннервация

Из-за своей важной роли в регулировании состава внеклеточной жидкости (включая плазму) приток артериальной крови к почке больше, чем можно предположить по размеру органа. Правая и левая **почечные артерии** могут получать до четверти общего сердечного выброса. Каждая почечная артерия входит в воротную часть почки и делится на ряд сравнительно крупных ветвей, **междольковых артерий**. Они проходят по периферии между пирамидами почти до коры, где они резко изгибаются и становятся **дугообразными артериями**, которые берут свое название от дугообразного способа, которым они проходят вдоль соединения между корой и мозговым слоем (Рисунок 23-2).

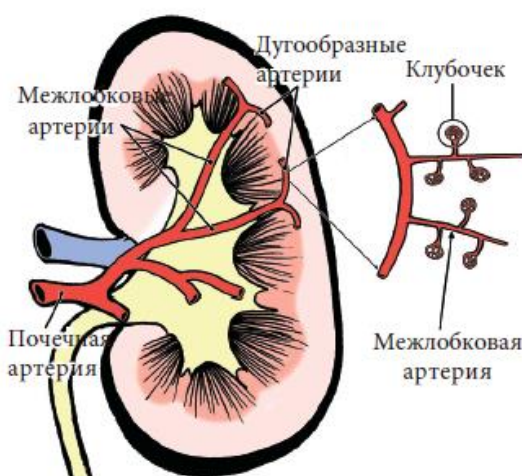


Рисунок 23-2. Артерии почек

Каждая дугообразная артерия выделяет ряд **междольковых артерий**, которые распространяются в кору и, в свою очередь, дают начало **афферентным артериолам**. Каждая афферентная артериола многократно разветвляется, образуя пучкообразную капиллярную сеть, называемую **клубочком**, которая связана с почечным тельцем. Капилляры клубочков объединяются в **эфферентную артериолу**, которая покидает каждый клубочек (Рисунок 23-3).

Дугообразные вены истощают кровь из капиллярных пластов как в коре, так и в мозговом слое, проходят через мозговой слой как **междольковые вены** и поступают в **почечные вены**, которые выходят из ворот почек и впадают в полую вену в задней части. Лимфа вытекает из почек в почечные лимфатические узлы.

Симпатические нервы являются первичной иннервацией почек. Они происходят от чревного-мезентериального сплетения и иннервируют кровеносные сосуды и почечные каналы.

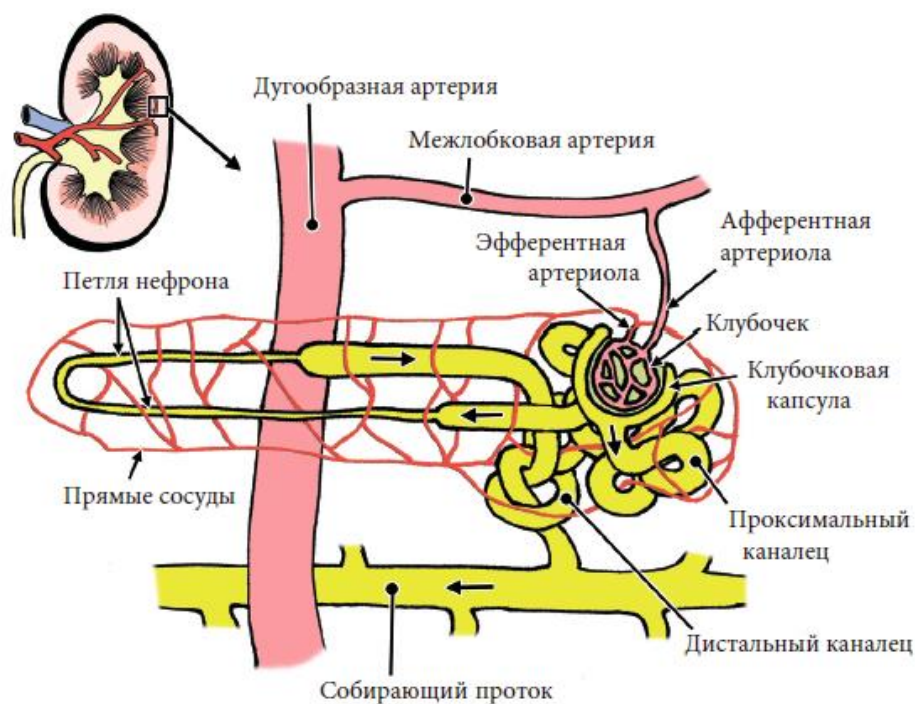


Рисунок 23-3. Микроциркуляция нефрона

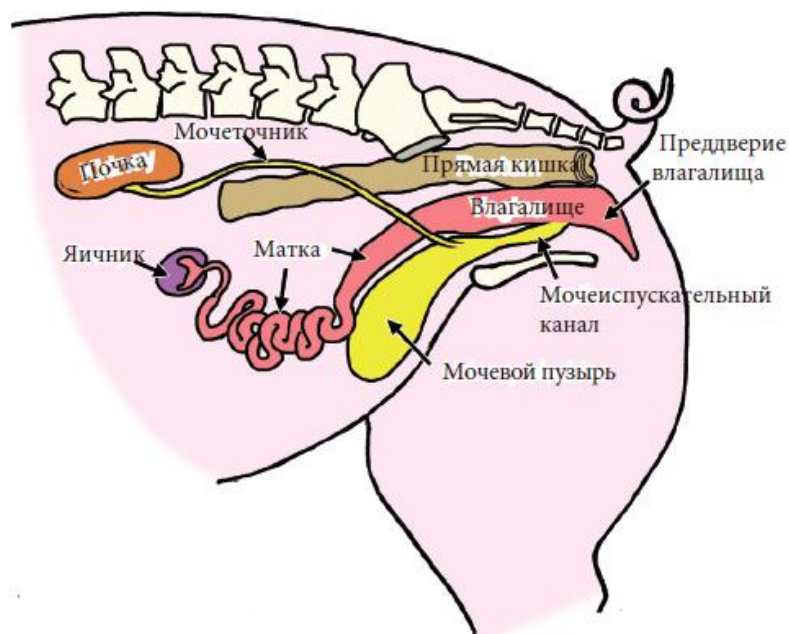


Рисунок 23-4. Почки, мочеточник, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал в месте изначальной локализации у самки свиньи

Мочеточники, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал

Мочеточник представляет собой мышечную трубку, которая транспортирует мочу из почки в мочевой пузырь. Гладкая мышца мочеточника подвергается перистальтическим волнам сокращения, которые стимулируют отток мочи в мочевой пузырь. Каждый мочеточник начинается в почечной лоханке (или в основных чашках бычьей почки) и впадает в *мочевой пузырь* возле его шейки в области *треугольника (тригона)*. Способ,

которым мочеточник проходит наклонно через стенку мочевого пузыря, создает клапан для предотвращения противотока мочи в почку.

Мочевой пузырь представляет собой полый мышечный орган, который варьируется по размеру и положению в зависимости от количества мочи, которое он содержит. Пустой, сокращенный мочевой пузырь представляет собой толстостенный грушевидный орган на дне полости таза. По мере того, как он наполняется мочой, его стенка истончается, и она расширяет краниально, а затем в брюшную полость (Рисунок 23-4).

Шейка мочевого пузыря соединена с **мочеиспускательным каналом (уретрой)**, проходом к наружной части тела. Гладкая мышца стенки мочевого пузыря состоит из трех листов; в шейке мочевого пузыря они могут образовывать сфинктер гладких мышц, который контролирует прохождение мочи в мочеиспускательный канал, хотя точная роль внутривенной мышцы мочевого пузыря в создании настоящего сфинктера все еще является предметом обсуждения. **Тазовая часть уретры** начинается от мочевого пузыря через нижнюю часть тазового канала до седалищной дуги. У самок животных она открывается в нижнюю часть преддверия влагалища. У самца он получает семявыносящий проток и протоки от вспомогательных половых желез, затем проходит через половой член в виде **уретры полового члена**.

В обоих полах тазовая часть уретры окружена настоящим сфинктером, полосатой скелетной мышцей, уретральной мышцей (*m. urethalis*), над которым животное осуществляет добровольный контроль. Уретральная мышца иннервируется половым нервом.

Лоханка, мочеточник, мочевой пузырь и мочеиспускательный канал выстланы **переходным эпителием**.

Эта эпителиальная подкладка полезна в этих областях, где может произойти значительное растяжение просвета. Когда эти органы пусты, просвет маленький, стенки толстые, а эпителиальные клетки выстилки складываются глубоко, образуя много слоев. Однако, когда органы растянуты, просвет увеличивается, стенки становятся тоньше, и происходит переход к гораздо более низкому расслоению слизистой оболочки (Рисунок 23-5). Уретра, как и мочевой пузырь, выстлана переходным эпителием; это меняет типичный многослойный плоский эпителий слизистых оболочек у или около отверстия мочеиспускательного канала на кончике полового члена самцов животных или в месте его соединения с преддверием влагалища самок животных.

Мочеиспускание

Мочеиспускание - это термин для выделения мочи из мочевого пузыря. Обычно это рефлекторная активность, стимулируемая рецепторами растяжения в стенке мочевого пузыря, которые отвечают на растяжение мочевого пузыря, создаваемое постоянным притоком мочи через мочеточники. Мочевой пузырь расслабляется, что обеспечивает постепенное увеличение объема мочи, пока растяжение не станет достаточно большим, чтобы стимулировать рефлекторные центры в спинном мозге, которые, в свою очередь, расслабляют сфинктер гладких мышц в области шейки мочевого пузыря и сокращают мышечную стенку мочевого пузыря посредством крестцовых парасимпатических нервов. Тем не менее, рефлекторный контроль мочевого пузыря может быть в определенной степени нарушен путем добровольного подавления или активации рефлекса и произвольного контроля скелетной мышцы, уретральной мышцы, окружающей проксимальную часть мочеиспускательного канала.

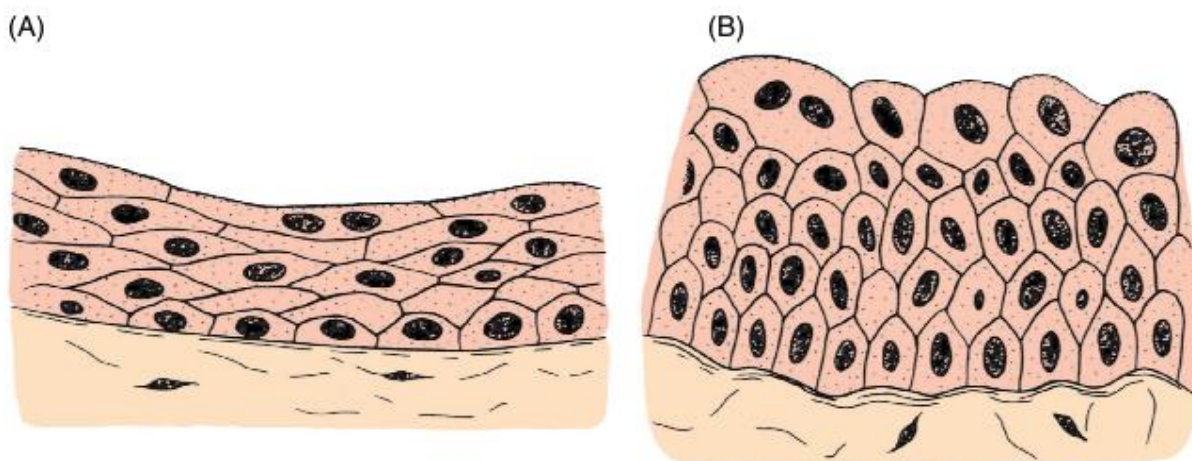


Рисунок 23-5. Переходный эпителий. (А) Мочевой пузырь полон, стенка растянута. (В) Мочевой пузырь пуст, стенка расслаблена.

Функции и гистология почек

Мочевая система отвечает за поддержание относительно постоянной внутренней среды жидкостей организма. Это достигается путем образования и выделения мочи соответствующего объема и состава. Образование мочи происходит в почках, и, регулируя объем и состав мочи в ответ на изменения в рационе или метаболизме, почки регулируют **баланс** воды в организме, различных электролитов, кислот и оснований. Почки также выделяют продукты обмена веществ с мочой, включая азотистые отходы, **мочевину** и побочный продукт метаболизма скелетных мышц - **креатинин**. Признаки заболеваний почек включают дисбаланс воды, электролитов, кислот и оснований и повышает уровень мочевины и креатинина в крови, оснований и повышает уровень мочевины и креатинина в крови.

Почки - это сложные органы, состоящие из тысяч или миллионов сходных микроскопических функциональных единиц, **нефронов**. Нефроны во всех почках млекопитающих сходны по своей основной структуре и функциям, но число нефронов у млекопитающих различается. У крупных животных на почку больше нефронов, чем у мелких (например, 4 миллиона для крупного рогатого скота и 500 000 для собак). Нефроны состоят из сферической **клубочковой капсулы** (капсулы Боумена), которая содержит капиллярный пучок (клубочек) и одну длинную трубочку, соединенную с клубочковой капсулой (Рисунок 23-3). Клубочковая капсула состоит из двух слоев клеток. Внутренний (висцеральный) слой плотно окружает клубочковые капилляры, а наружный (париетальный) слой является непрерывным с первым сегментом канальца. Клубочковая капсула с содержащимися в ней клубочками представляет собой **почечное тельце**.

Одиночные канальцы делятся на сегменты на основе различий в гистологическом облике, расположения в почке и функций. Эти сегменты называются проксимальными (**извитыми**) канальцами, **петлей Генле** и дистальными (**извитыми**) канальцами (Рисунок 23-3). Дистальные канальцы многочисленных нефронов соединяются с другой трубчатой структурой, обнаруженной в почке, **собирающим протоком** (канальцем). Собирающие протоки начинаются в коре почки, где они соединяются с дистальными канальцами, и простираются в и через почечный мозговой слой (Рисунок 23-3).

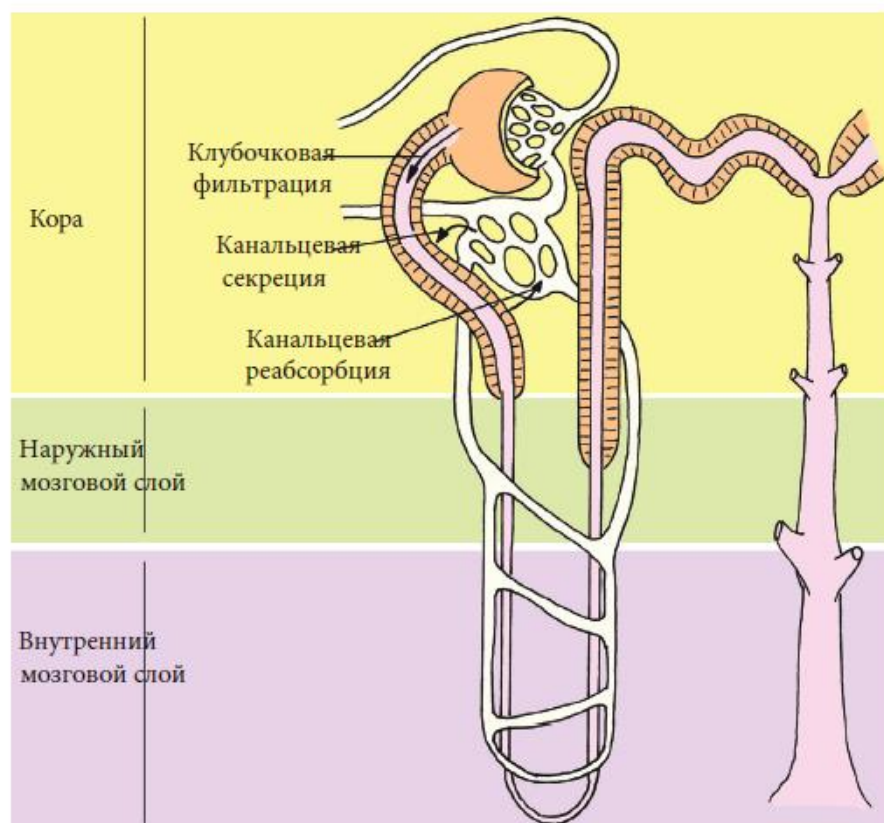


Рисунок 23-6. Образование мочи. Клубочковый фильтрат поступает в каналцы, где некоторые вещества удаляются путем селективной канальцевой реабсорбции, а другие добавляются путем селективной канальцевой секреции. Реабсорбция и секреция происходят по всему нефрону и собирающим протокам. Источник: Reese, 2015. Воспроизведено с разрешения JohnWiley&Sons, Inc.

В процесс образования мочи вовлечены три процесса: (1) **клубочковая фильтрация**, (2) **селективная канальцевая реабсорбция** и (3) **селективная канальцевая секреция** (Рисунок 23-6). Когда кровь течет через клубочки, образуется большое количество фильтрата и поступает в мочевое пространство клубочковой капсулы. Отсюда фильтрат протекает через каналцы и собирающие протоки, где канальцевая реабсорбция и канальцевая секреция изменяют свой объем и состав. Канальцевая реабсорбция - это удаление веществ из канальцевой жидкости клетками каналцев; эти вещества обычно возвращаются в кровь в **перитубулярных капиллярах**.

Канальцевая секреция - это добавление веществ к канальцевой жидкости клетками каналцев. Секретируемые вещества продуцируются в клетках каналцев (например, ион водорода и аммиак) или поглощаются клетками каналцев из крови в перитубулярных капиллярах (например, фармацевтические препараты). Канальцевая реабсорбция и секреция происходят на всем протяжении нефрона и собирающих протоков в связи с перитубулярными капиллярами.

Почечная микроциркуляция уникальна тем, что клубочковые капилляры находятся между двумя артериолярными сосудами, а не между артериолой и венулой. **Афферентные артериолы** ведут в клубочки и **эфферентные артериолы** ведут из клубочков (Рисунок 23-3). Эфферентные артериолы из большинства клубочков приводят к капиллярным сетям, которые окружают каналцы в коре (перитубулярные капилляры). Эфферентные артериолы из клубочков глубоко в коре рядом с мозговым слоем доставляют кровь в сосуды, которые распространяются в мозговой слой. Эти сосуды

(**прямые сосуды**) состоят из прямых нисходящих ветвей (нисходящих прямых сосудов), которые ведут в медуллярные капилляры, которые вытекают в прямые восходящие сосуды.

Вблизи клубочков на стенках афферентных артериол находятся специализированные клетки, называемые **юктагломерулярными (JG) или зернистыми** (Рисунок 23-7). Секреторные гранулы в этих клетки содержат фермент **ренин**. Ренин является компонентом системы ренин-ангиотензин-альдостерон (см. Главу 18, Нис. 18-11), которая участвует в регуляции объема крови и артериального давления. Клетки JG являются частью функциональной группировки тесно связанных структур, **юктагломерулярного аппарата**. Юктагломерулярный аппарат состоит из клеток JG, **плотного пятна** и экстрагломерулярных мезангиальных клеток (Рисунок 23-7). Плотность пятна является специфической областью стенки дистального канальца, где клеточные ядра, предположительно, тесно связаны друг с другом. Сегмент дистального канальца, указанная на рисунке, является частью того же нефрона, связанного с афферентными артериолами (Рисунок 23-3). Экстрагломерулярные мезангиальные клетки находятся между макулатурой и связанными с ней клетками JG.

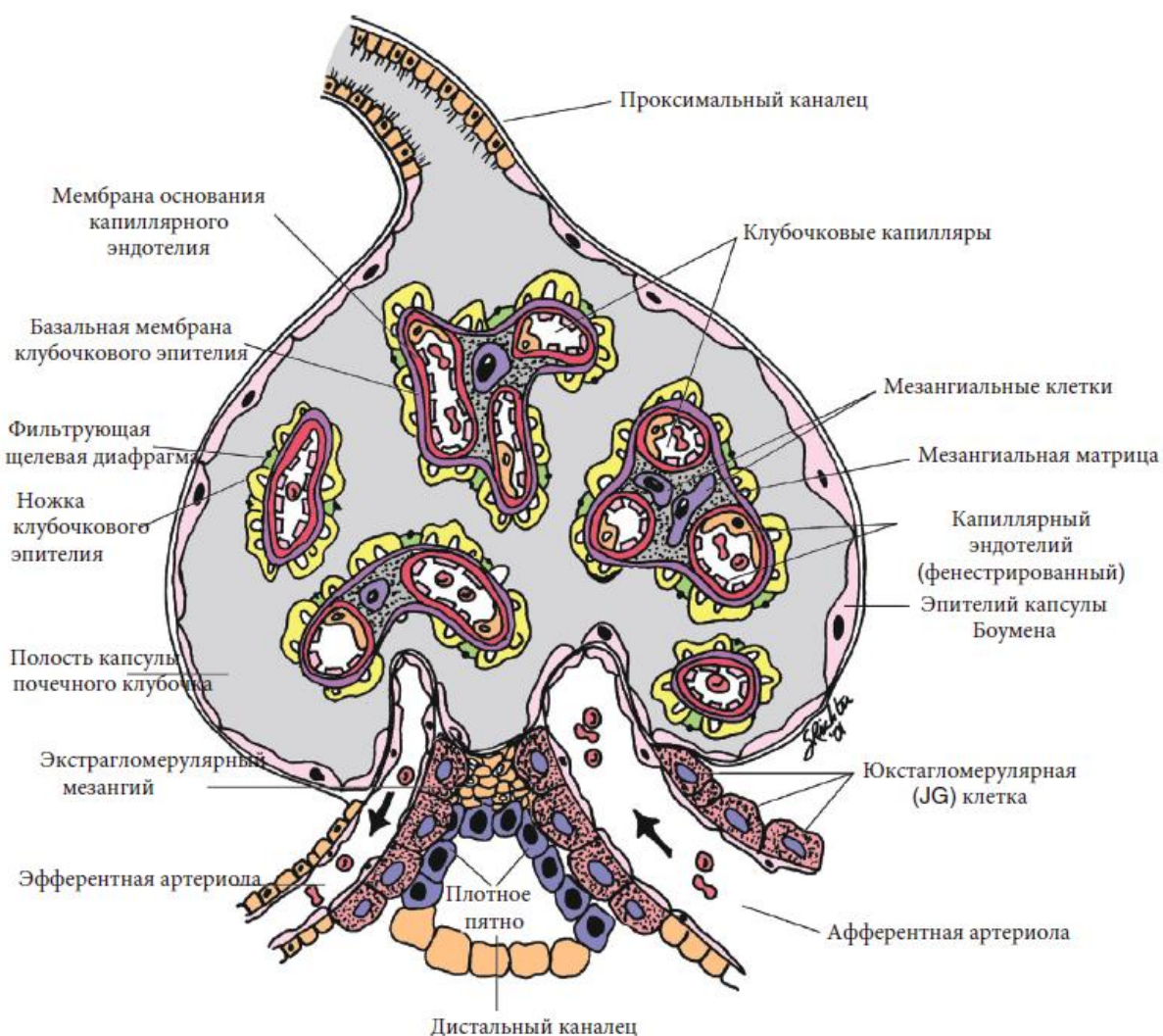


Рисунок 23-7. Юктагломерулярный (JG) аппарат. Экстрагломерулярные мезангиальные клетки находятся в основании клубочка между плотным пятном и артериолами. Источник: Reese, 2015. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Клубочковая фильтрация

Клубочковый фильтрат - это жидкость и составляющие жидкости, которые проходят из плазмы крови в клубочках в мочевое пространство клубочковой капсулы. Физические барьеры, через которые проходит фильтрат, включают: (1) капиллярный эндотелий клубочка; (2) внутренний слой клубочковой капсулы; и (3) базальную мембрану (пластинку) между этими двумя клеточными слоями. Клубочковый эндотелий фенестрированный (то есть имеет отверстия или поры в клетках), так что эта часть барьера обладает высокой проницаемостью. **Подоциты** (клетки внутреннего слоя клубочковой капсулы) имеют клеточные расширения, которые опираются на базальную мембрану клубочков, но щелевидные поры между расширениями позволяют проходить фильтрату (Рисунок 23-8).

Клубочковый фильтрующий барьер действует во многом как сито, и все вещества до молекулярной массы около 65000 проходят через барьер. Клетки крови слишком велики, чтобы пройти, и лишь небольшой процент белков плазмы проходит через барьер. Большинство других компонентов плазмы (например, глюкоза, аминокислоты, мочевины, креатинин, ионы натрия, калия, хлора и бикарбоната) легко пересекают барьер, и их концентрации в исходном фильтрате примерно такие же, как в плазме. Протеинурия - это присутствие аномальных количеств белка в моче. Заболевания почек, которые локализуются или в первую очередь влияют на клубочки, часто связаны с протеинурией или гематурией (кровь в моче).

Силы, определяющие скорость движения жидкости через клубочковый фильтрующий барьер, такие же, как и те, которые определяют движение жидкости из капилляров по всему телу. **Эффективное давление фильтрации (давление)**, стремящееся вытеснить жидкость из капилляра) обычно считается разницей между кровяным (гидростатическим) давлением в капилляре и осмотическим давлением, создаваемым белками плазмы крови в капиллярах. Гидростатическое давление в мочевом пространстве капсулы Боумена и осмотическое давление, создаваемое белками в жидкости в пространстве, также могут быть факторами, и они становятся важными при болезненных состояниях (например, закупорка мочевых путей или почечных канальцев).

У млекопитающих скорость клубочковой фильтрации (СКФ) и почечный кровоток остаются относительно стабильными у нормально животных с нормальным уровнем гидратации несмотря на небольшие кратковременные колебания артериального давления (от 20 до 30 мм рт.ст.). Эта стабильность поддерживается механизмами, свойственными почкам, и это явление называется почечной ауторегуляцией. Тяжелая дегидратация или тяжелая кровопотеря приводят к снижению артериального давления за пределами ауторегуляторного диапазона, что приводит к сужению сосудов прегломерулярных сосудов, включая афферентные артериолы. Эта вазоконстрикция вызвана увеличением активности симпатических нервов в почках и увеличением вазоконстрикторов, таких как ангиотензин II. Низкое кровяное давление и вазоконстрикция почек могут снизить клубочковую фильтрацию до почечной недостаточности. Этот тип почечной недостаточности называется преренальной.

Скорость клубочковой фильтрации млекопитающих обычно примерно в 100 раз превышает скорость потока мочи (типичные значения СКФ составляют от 3 до 5 мл/кг массы тела в минуту). Высокая СКФ относительно потока мочи обеспечивает непрерывную фильтрацию плазмы и быстрое удаление нежелательных или токсических веществ из организма. Если такие вещества легко проходят через клубочковый фильтрующий барьер и не реабсорбируются из почечных канальцев, они быстро выводятся с мочой.

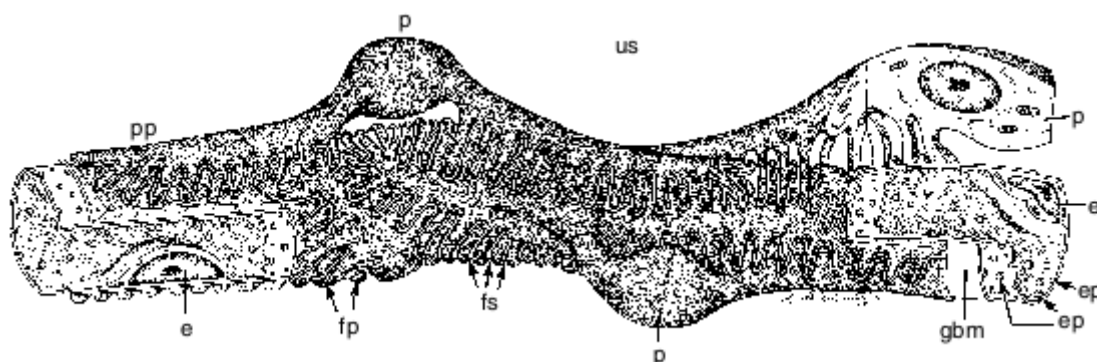


Рисунок 23-8. Клубочковый фильтрационный барьер. е - фенестрированный клубочковый капиллярный эндотелий; ер, эндотелиальная пора (фенестра); gmb, клубочковая базальная мембрана; р, подоциты или висцеральный слой капсулы Боумена с их фильтрационными щелями (FS); us, мочево пространство капсулы Боумена. Источник: Dellmann and Eurell, 1998. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Транспортные процессы в проксимальных канальцах

Проксимальные извитые канальцы - самые длинные из канальцев, и проксимальные канальцы составляют большую часть коры почки. Типичные клетки проксимальных канальцев являются кубоидальными, с просветной каймой, которая модифицируется микроворсинками (**кисточкой**). Длина и граница кисти обеспечивают большую площадь поверхности клеточной мембраны, а проксимальный каналец больше транспортирует, чем любой другой сегмент нефрона. Клеточные соединения между клетками проксимальных канальцев также проницаемы для некоторых веществ в фильтрате (например, хлорид-ионов), так что между клетками может происходить некоторый транспорт.

Глюкоза и аминокислоты являются примерами основных питательных веществ, которые реабсорбируются из фильтрата клетками проксимального канальца. Обычно 100% глюкозы и аминокислот в исходном фильтрате реабсорбируются проксимальным канальцем. Эта реабсорбция включает вторичный активный транспорт с использованием связанного с натрием котранспортера способом, аналогичным поглощению глюкозы в тонкой кишке (см. Главу 21, Рисунок 21-7). Вещества, такие как глюкоза, которые требуют мембранных транспортеров для реабсорбции, имеют ограничения на количество, которое может быть реабсорбировано, когда жидкость протекает через канальцы. Этот предел является **канальцевым максимумом или транспортным максимумом**. Уровень крови, при котором количество вещества, поступающего в канальцы путем клубочковой фильтрации, превышает транспортный максимум, является **почечным порогом**. Животные или люди с неконтролируемым сахарным диабетом часто имеют уровни глюкозы в крови, которые превышают их почечные пороги для глюкозы. В этих случаях увеличенные количества глюкозы в фильтрате не могут быть полностью реабсорбированы проксимальными канальцами, и глюкоза присутствует в моче мочи (глюкозурия).

Бикарбонат-ионы являются преобладающей основой в плазме и других внеклеточных жидкостях по всему организму. Как правило, проксимальные канальцы реабсорбируют почти 85-90% бикарбонат-ионов в исходном фильтрате, чтобы поддерживать эту готовую подачу основы. Транспортировка бикарбонат-ионов из просвета канальца в проксимальные клетки канальца влечет за собой их превращение в диоксид углерода и воду под действием фермента карбоангидразы. Для этой реакции требуется ион водорода транспортом изнутри ячейки канальца.

Попав внутрь ячейки канальца, углекислый газ и вода превращаются в бикарбонат и ионы водорода, опять же под воздействием карбоангидразы. Затем бикарбонат-ион может выйти из клетки с помощью мембранного транспортера, чтобы снова быть добавленным в

кровь (Рисунок 23-9). Натрий сопровождает бикарбонат-ионы, поэтому сохраняется электрическая нейтральность жидкостей организма.

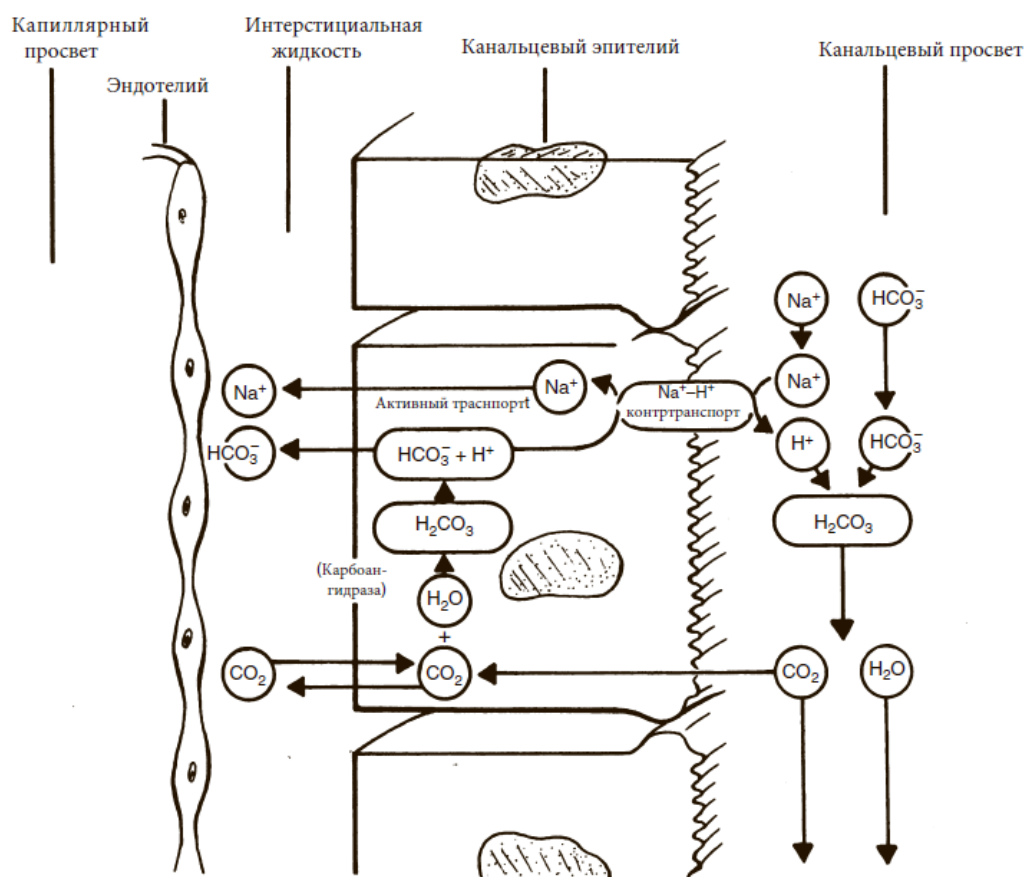


Рисунок 23-9. Механизмы реабсорбции бикарбонат-ионов (HCO_3^-) клетками проксимальных канальцев. Источник: Реесе, 2009. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Натрий и хлорид являются двумя преобладающими осмолитами в исходном фильтрате, а клетки проксимального канальца реабсорбируют от 70 до 75% натрия и хлорида в исходном фильтрате. Процент реабсорбции может быть увеличен за счет действия ангиотензина II и симпатических нервов на клетки канальцев и вазоконстрикции почечных кровеносных сосудов. Концентрации ангиотензина II и активность симпатического нерва в почках увеличиваются во время обезвоживания или потери крови, когда целесообразно сохранить хлорид натрия и воду.

Клетки проксимального канальца также активно выделяют органические анионы и органические катионы в канальцевую жидкость для добавления в мочу. Именно с помощью этих секреторных систем почки выводят из мочи много фармацевтических препаратов (которые являются органическими соединениями).

Концентрирование и разведение мочи: роль петли Генле и транспорта собирательных каналов

Чтобы поддерживать водный баланс во время потенциально резких изменений в потреблении воды, почки должны быть способны выводить мочу, которая либо более концентрирована, чем плазма (**гипертонический**) или более разбавленный, чем плазма (**гипотонический**). Способность почек генерировать гипертоническую или гипотоническую мочу зависит от функциональных и анатомических характеристик как

петли Генле, так и собирающего протока. Для выделения гипертонической мочи также необходим антидиуретический гормон (АДГ или аргинин вазопрессин) для изменения транспортных характеристик собирающего протока.

Хлорид натрия и реабсорбция воды в петле Генле

Петли Генле - это сегменты нефрона, обнаруженные в мозговом слое почки. U-образные петли простираются до различной глубины в мозговом слое, а члены *нисходящей и восходящей* конечностей применяются к различным частям петли (Рисунок 23-3).

Восходящие конечности петель Генле относительно непроницаемы для воды и имеют толстую часть, которая является местом большой реабсорбции натрия и хлорида. При транспортировке натрия и хлорида толстой восходящей конечностью используется уникальный мембранный транспортер, который переносит натрий, хлорид и калий в клетку из просвета. Этот транспорт связан с натрием в том смысле, что насос $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{ATPase}$ на противоположной стороне клетки поддерживает низкую внутриклеточную концентрацию натрия, что позволяет котранспортеру функционировать. Конечным эффектом этого клеточного транспорта является постоянное добавление натрия и хлорида в интерстициальную жидкость мозгового слоя без какой-либо сопутствующей воды (Рисунок 23-10). Хлорид натрия также реабсорбируется из тонкой восходящей конечности петли (Рисунок 23-10), но механизм, ответственный за этот транспорт, неоднозначен. Жидкость, поступающая в петлю Генле, является изотонической, а жидкость, выходящая из нее, является гипотонической (Рисунок 23-10). *Это изменение в канальцевой жидкости показывает, что суммарный эффект транспорта петли Генле заключается в добавлении большего количества частиц, чем воды, в интерстициальную жидкость в мозговом слое почки.*

Транспортировка натрия и хлорида в интерстициальную ткань без воды является ключевым фактором образования гипертонической интерстициальной жидкости в мозговом слое (Рисунок 23-10), и эта гипертоническая жидкость играет существенную роль в способности генерировать гипертоническую мочу. Транспортировка частиц без воды из просвета петель также создает гипотоническую жидкость в канальце, и это является важным шагом в способности генерировать гипотоническую мочу. Однако, независимо от тонуса конечной мочи, транспортные характеристики толстых восходящих конечностей петель Генле остаются неизменными, так что гипертоническая жидкость вырабатывается в мозговом слое почки, а гипотоническая жидкость вырабатывается внутри петли Генле.

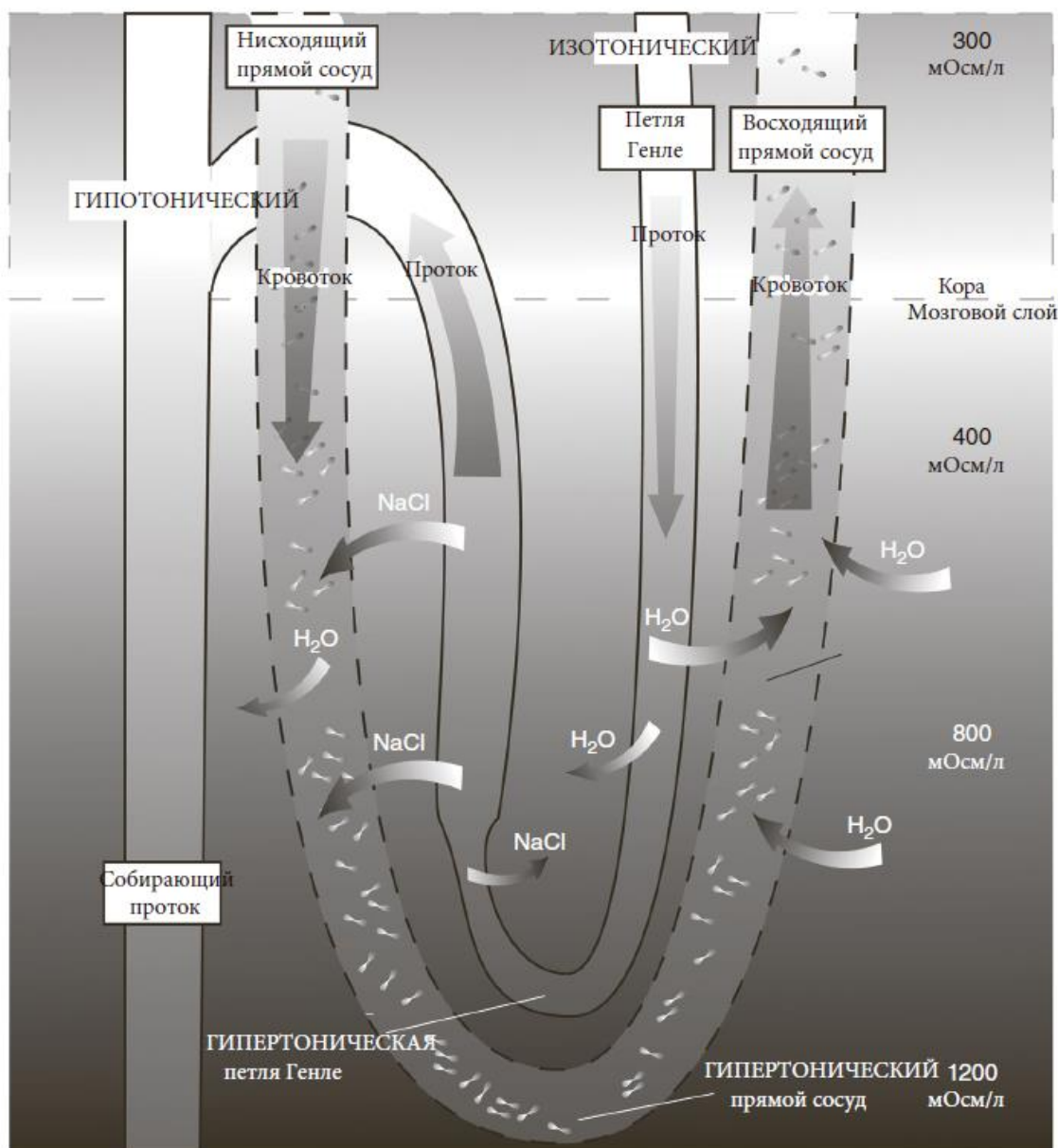


Рисунок 23-10. Транспорт натрия хлорида и воды по петле Генле и прямым сосудам. Стрелки указывают направление чистый перенос в различных канальцевых сегментах и сосудах. Осмолярность межклеточной жидкости в коре составляет 300 мОсм/л; осмолярность межклеточной жидкости в мозговом слое показана как градиент, который увеличивается от наружного к внутреннему мозговому слою. Гипертонический, изотонический и гипотонический относится к жидкости и плазме в канальцах и сосудах, соответственно.

Нисходящие конечности петель Генле относительно проницаемы для воды, но относительно непроницаемы для частиц. Когда жидкость течет в нисходящие конечности и через них, вода удаляется из-за осмотического градиента между канальцевым просветом и межклеточной жидкостью почечного мозгового слоя (Рисунок 23-10).

Поскольку восходящие и нисходящие конечности петель Генле относительно близки друг к другу в мозговом слое и поскольку канальцевые потоки движутся в противоположных направлениях, комбинированный эффект переноса восходящими и нисходящими конечностями вызывает осмотический градиент в интерстициальных жидкостях почечного мозгового слоя. Осмолярность интерстициальной жидкости

увеличивается от наружных зон к внутренним зонам мозгового слоя почки (Рисунок 23-10).

Механизм противотока - это любой механизм, который зависит от струй потока, движущихся в противоположных направлениях, и они обычно находятся близко друг к другу. Восходящая и нисходящая петли Генле образуют механизм противотока, который усиливает транспортные свойства осмолита (хлорида натрия) восходящей конечности петли Генле. Этот механизм противотока генерирует осмотический градиент в интерстициальных жидкостях почечного мозгового слоя.

Восходящие и нисходящие прямые сосуды также образуют механизм противоточного обмена, позволяя свободный обмен растворенных веществ и воды между восходящими и нисходящими кровеносными сосудами. Этот обмен учитывает кровоток в и из мозгового слоя без нарушения градиента.

Прямые сосуды имеют небольшой суммарный прирост как воды, так и частиц, и некоторые из них - это вода и частицы, которые были реабсорбированы из петли Генле (Рисунок 23-10).

Максимальная осмоляльность осмотического градиента в мозговом слое почек различается у разных видов, а максимальная способность к концентрации мочи определяется максимальной осмоляльностью градиента (Рисунок 23-10).

Транспорт в собирающих протоках и антидиуретический гормон

Основными клетками в собирающих каналах являются клетки-мишени для антидиуретического гормона (АДГ). Если АДГ отсутствует, люминальная клеточная мембрана этих клеток относительно непроницаема для воды. АДГ стимулирует введение водных каналов в эти клеточные мембраны, чтобы увеличить общую водопроницаемость собирающих протоков.

Собирающие протоки начинаются в коре почек, но простираются в и через почечный мозговой слой, где промежуточные жидкости гипертонические. Кроме того, из-за переноса в петле Генле канальцевая жидкость, поступающая в кортикальную часть собирающего протока, является разбавленной или гипотонической, и это всегда так независимо от состояния водного баланса животного. Если АДГ отсутствует, водопроницаемость собирающего протока является относительно низкой, и гипотоническая жидкость, поступающая в собирающие протоки, проходит через нее и выделяется в виде гипотонической мочи. Поскольку вода не реабсорбируется из водонепроницаемого сборного канала, объем также является относительно большим (Рисунок 23-11А). Если АДГ присутствует, водопроницаемость собирающего протока увеличивается, и вода реабсорбируется, так как осмоляльность внутри канала меньше, чем снаружи. Когда канальцевая жидкость проходит через серединную часть собирающего канала, все больше и больше воды реабсорбируется, и осмоляльность канальцевой жидкости дополнительно увеличивается. В этом случае объем мочи низкий, а осмоляльность мочи высокая (Рисунок 23-11В).

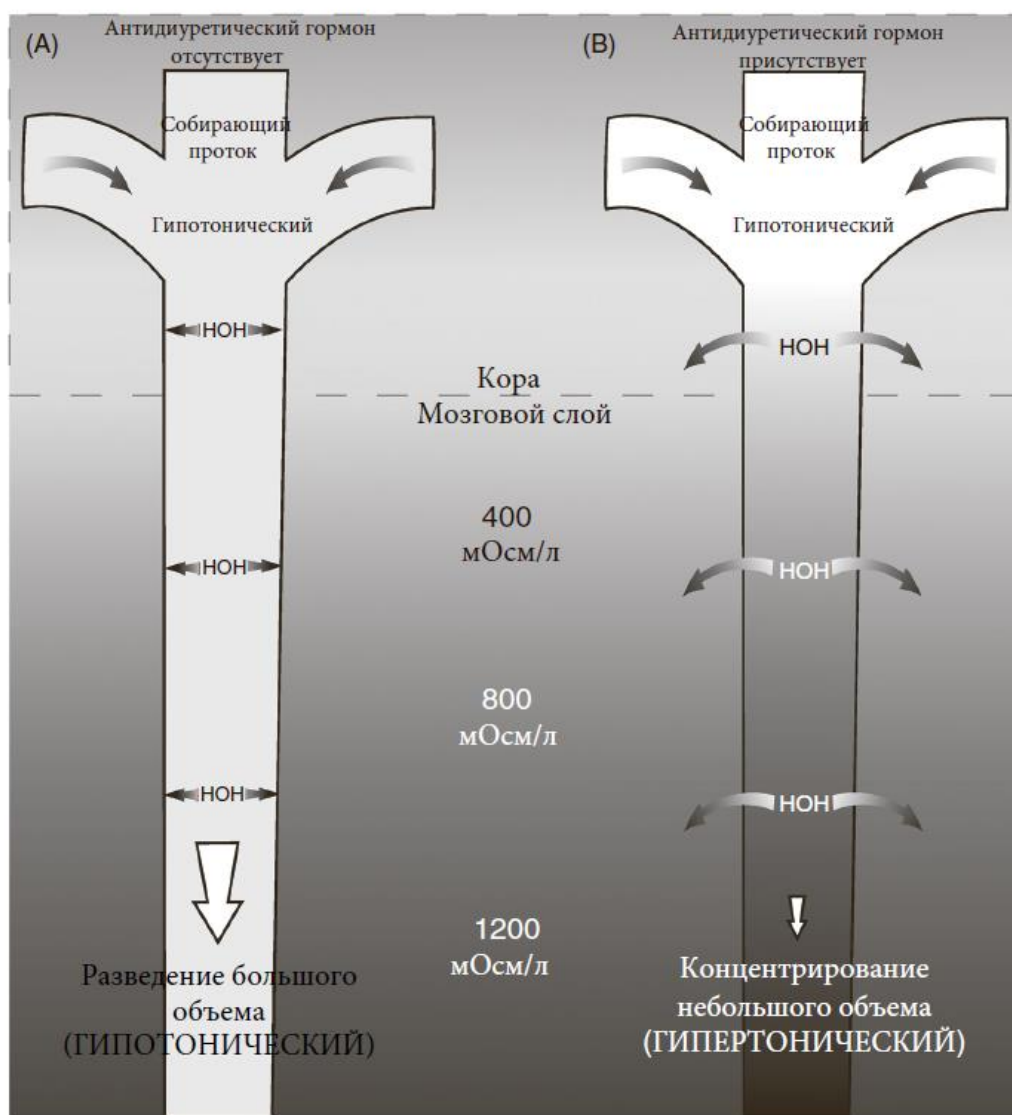


Рисунок 23-11. (А) Дистальный каналец и собирающий проток, когда АДГ отсутствует. Водопроницаемость сбора низкая, поэтому каналцевая жидкость остается гипотонической (разведенной). (В) Дистальный каналец и собирающий проток, когда присутствует АДГ. Водопроницаемость собирающего протока увеличивается, поэтому вода реабсорбируется, и каналцевая жидкость становится гипертонической (концентрированной).

Осмотическая регуляция антидиуретического гормона

Высвобождение АДГ (или аргинин-вазопрессина у большинства видов млекопитающих) из задней доли гипофиза может регулироваться изменениями осмоляльности внеклеточной жидкости. Специфические клетки (**осморецепторы**) в гипоталамусе контролируют осмоляльность внеклеточной жидкости. В ответ на увеличение осмоляльности внеклеточной жидкости эти клетки стимулируют увеличение высвобождения АДГ, что приводит к выделению небольшого объема гипертонической мочи. Удаление лишних частиц и сохранение воды разбавляет внеклеточную жидкость, которые действуют как контроль отрицательной обратной связи, чтобы предотвратить дополнительные выбросы АДГ. Снижение осмоляльности внеклеточной жидкости ингибирует высвобождение АДГ, что приводит к выделению относительно большого объема разбавленной мочи. Это устраняет любую избыточную воду.

Полиурия и Полидипсия

Полиурия - это прохождение больших объемов мочи, чем обычно. Животные, которые при необходимости не могут вырабатывать гипертоническую мочу, становятся полиуретанами. Полидипсия - это сильная жажда, и животные с полиурией часто способны поддерживать водный баланс, увеличивая потребление воды. Повышенное потребление считается признаком чрезмерной жажды.

Полиурия и полидипсия (часто сокращенно PU/PD) могут развиваться у животных с нерегулируемым сахарным диабетом и значительным повышением уровня глюкозы в крови. Почечные канальцы не могут реабсорбировать аномально большие количества глюкозы в клубочковом фильтрате, а глюкоза, которая остается в почечных канальцах, оказывает осмотический эффект, удерживая воду в канальцах. Увеличение потока мочи приводит к тому, что животное должно увеличить потребление воды для поддержания водного баланса.

Полиурия и полидипсия могут также возникать, когда АДГ недоступен (например, опухоль гипофиза, препятствующая ее высвобождению), или почка не реагирует соответствующим образом на АДГ. В любом случае водопроницаемость собирающих протоков остается относительно низкой, и вода не может повторно всасываться из собирающих протоков в кровь. Опять же, пострадавшие животные должны увеличить потребление воды, чтобы поддерживать водный баланс. Это состояние - *несахарный диабет*.

Натрий, калий и альдостерон

Большая часть натрия и калия в исходном клубочковом фильтрате реабсорбируется проксимальными канальцами и петлей Генле. Однако коллекторный канал также способен переносить натрий и калий, и именно здесь вносятся окончательные корректировки в регулирование баланса натрия и калия. Альдостерон, стероидный гормон из коры надпочечников, функционирует в качестве основного регулятора транспорта натрия и калия в собирающем протоке.

Альдостерон действует на *основные клетки* собирающих протоков, чтобы способствовать их реабсорбции натрия, когда необходимо сохранить натрий для поддержания баланса натрия. Регуляция секреции альдостерона из коры надпочечников относительно баланса натрия осуществляется через систему ренин-ангиотензин. Когда необходимо сохранить натрий (например, при диете с низким содержанием соли или после потери внеклеточной жидкости с натрием), активируется система ренин-ангиотензин, а ангиотензин II стимулирует клетки коры надпочечников к секреции альдостерона. Концентрация калия в плазме и других внеклеточных жидкостях также регулирует секрецию альдостерона. Повышение концентрации калия напрямую стимулирует клетки коры надпочечников выделять альдостерон. Альдостерон способствует секреции калия основными клетками, что приводит к увеличению потери калия в моче. Увеличенная потеря калия в моче уменьшает калий в плазме, и, таким образом, концентрацию калия в плазме и баланс калия поддерживается. Большая часть калия в выделяемой моче попадает в канальцевую жидкость посредством канальцевого секрета в собирающем протоке.

Нерегулируемая секреция альдостерона опухолями надпочечников может привести к значительному снижению концентрации калия в плазме, что может угрожать жизни. Такие особи также могут иметь умеренную степень удержания натрия и увеличения объема внеклеточной жидкости, но это обычно не так серьезно, как изменения в плазме калия. Более умеренные изменения в балансе натрия обусловлены тем, что транспорт

натрия другими сегментами нефрона регулируется другими факторами, которые могут уравновесить удерживающие натрий эффекты альдостерона.

Подкисление мочи

Промежуточные клетки в стенках собирающих протоков способны к активному транспорту ионов водорода в канальцевом просвете для подкисления мочи. Эта система может генерировать разницу между кровью и мочой примерно в 3 единицы pH, поэтому, если pH крови составляет 7,4, может образовываться моча с pH 4,4. Ионы водорода, которые должны секретироваться, генерируются в промежуточных клетках путем гидратации диоксида углерода под воздействием карбоангидразы. Во время этого процесса также образуется бикарбонат-ион, который выделяется во внеклеточные жидкости у основания клетки, откуда бикарбонат может диффундировать в плазму (Рисунок 23-12).

Выделение ионов водорода промежуточными клетками частично регулируется концентрациями ионов углекислого газа и бикарбоната в плазме и других внеклеточных жидкостях. Если концентрация диоксида углерода увеличивается или концентрация бикарбонат-иона уменьшается, скорость секреции иона водорода увеличивается, а моча становится более кислой. Важность и актуальность этого регулирования с помощью диоксида углерода или бикарбоната для регулирования общего кислотно-щелочного баланса рассматривается в следующем разделе этой главы.

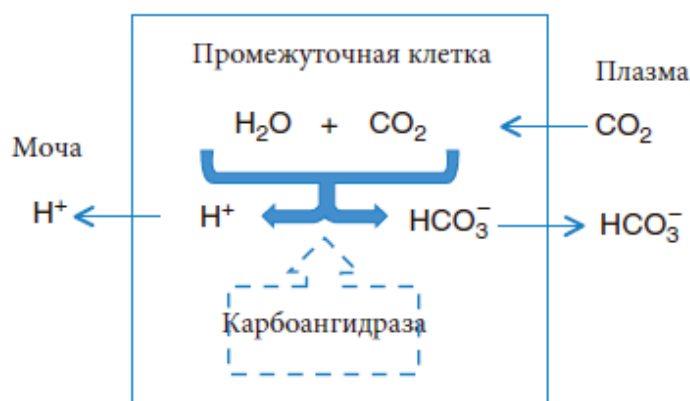


Рисунок 23-12. Образование и секреция водорода и бикарбонат-ионов промежуточными клетками. Формированию водорода и бикарбоната из воды и углекислого газа в клетке способствует действие внутриклеточной карбоангидразы.

Некоторые из секретируемых ионов водорода соединяются с ионами HPO_4^{2-} в канальцевой жидкости с образованием $H_2PO_4^-$. Таким образом, HPO_4^{2-} действует как **межканальцевый буфер** для снижения концентрации свободных ионов водорода и предотвращения снижения pH мочи. Ионы фосфата первоначально поступали в канальцевую жидкость как часть клубочкового фильтрата. Аммиак также может служить в качестве межканальцевого буфера (образуя ионы **аммония**), и он выделяется в канальцевую жидкость собирающим протоком.

Регулирование кислотно-щелочного баланса

pH плазмы крови и других внеклеточных жидкостей поддерживается относительно постоянным в узком диапазоне (от 7,35 до 7,45). Важно поддерживать это постоянство, так как активность фермента и метаболические процессы требуют тщательного контроля pH для оптимальной функции. Три основных механизма работают вместе, чтобы предотвратить развитие аномального pH. Это: (1) внеклеточные и внутриклеточные

химические буферы; (2) дыхательный контроль углекислого газа в плазме; и (3) выделение с мочой бикарбоната или кислой мочи по мере необходимости.

Внеклеточные и внутриклеточные буферы

Химическая буферная система действует, чтобы поддерживать постоянный уровень pH путем добавления или удаления свободных ионов водорода в растворе (см. Главу 2).

Бикарбонатная буферная система является количественно наиболее важным химическим буфером в плазме крови и других внеклеточных жидкостях. Бикарбонат является основой в этой системе, а кислота является углекислотой. Однако, поскольку углекислоту трудно измерить и в жидкостях организма она находится в равновесии с углекислым газом, уровни углекислого газа обычно используются в качестве индикаторов уровней углекислоты.

Бикарбонатная буферная система является самой важной буферной системой организма с физиологической точки зрения, так как концентрации компонентов системы могут быть быстро скорректированы путем изменения почечного выделения бикарбоната или вентиляции легких для удаления углекислого газа. Бикарбонат активно реабсорбируется почечными канальцами, но пороговое значение для почек позволяет быстро выводить избыток бикарбоната. Кроме того, уровни углекислого газа в плазме обычно являются основным регулятором вентиляции, поэтому эти уровни также находятся под постоянным контролем.

Рисунок 23-13 описывает роль мочевой и дыхательной систем в поддержании концентрации компонентов бикарбонатной буферной системы. Обратите внимание, что свободные ионы водорода и ионы бикарбоната могут выводиться с мочой, а углекислый газ - через дыхательные пути. Поскольку углекислый газ является потенциальной кислотой (она находится в равновесии с углекислотой) и может выделяться в выдыхаемом воздухе, его называют **летучей кислотой**. Дыхательная система ответственна за выделение этой потенциальной летучей кислоты, вырабатываемой клеточным метаболизмом. Другие кислоты в жидкостях организма, такие как молочная кислота, не являются летучими, и почки ответственны за выделение этих **нелетучих кислот**. A^- , показанный на рисунке 23-13, представляет анион нелетучих кислот (например, лактат), которые могут продуцироваться клеточным метаболизмом или всасываться из желудочно-кишечного тракта.

Как внутриклеточные, так и внеклеточные белки функционируют в качестве буферов; то есть эти белки способны принимать избыточные ионы водорода или отдавать свободные ионы водорода, чтобы способствовать поддержанию стабильного pH. Из-за большого количества внутриклеточных белков в органах, таких как скелетные мышцы, внутриклеточные белки составляют большой процент от общей буферной способности в организме. Однако внутриклеточные буферы не могут так легко регулироваться, как бикарбонатная буферная система во внеклеточной жидкости, и ионы водорода из внеклеточной жидкости должны попадать в клетки, чтобы буферизироваться внутриклеточными белками (Рисунок 23-13). Белки гемоглобина в эритроцитах вносят основной вклад в общую буферную емкость цельной крови.

Кислоты и основания вырабатываются нормальным клеточным метаболизмом и постоянно добавляются во внеклеточную жидкость (Рисунок 23-13). Кислоты и основы также добавляются в во внеклеточную жидкость при желудочно-кишечной абсорбции. Обычно эти дополнения уравниваются действиями мочевыделительной и дыхательной систем, так что pH внеклеточной жидкости (Рисунок 23-13) и состояние буферных систем организма, включая внутриклеточные белки, остаются стабильными. Однако способность этих механизмов поддерживать нормальный уровень pH может быть нарушена во время метаболических нарушений или после абсорбции большого количества кислот или основ из желудочно-кишечного тракта.

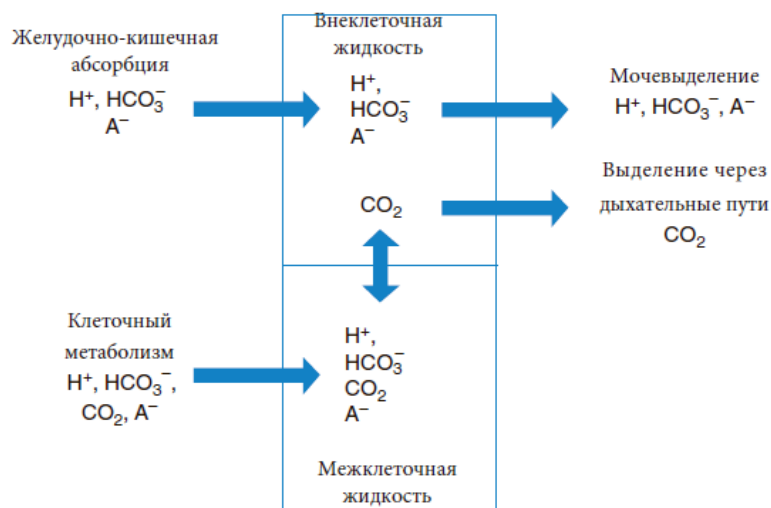


Рисунок 23-13. Основные факторы, влияющие на pH внеклеточной жидкости. A^- относится к множеству анионов, таких как лактат. Стрелка между внутриклеточной и внеклеточной жидкостями указывает, что обмены могут происходить в любом направлении, но этот обмен ограничен способностями различных ионов пересекать клеточные мембраны.

Рубцовый ацидоз или лактацидоз наблюдается у жвачных, которые в течение короткого периода времени потребляют большое количество углеводов, обычно зерновых. Внезапное употребление концентрированных углеводов изменяет микробную популяцию в рубце, способствуя быстрому росту организмов, которые производят молочную кислоту. Быстрое увеличение поглощения молочной кислоты в крови подавляет способность регуляторных систем pH, и развивается системный ацидоз.

Классификация алкалоза, ацидоза и компенсация

Алкалоз представляет собой состояние, при котором pH жидкостей организма (включая кровь) является аномально высоким, а **ацидоз** представляет собой состояние, при котором pH является аномально низким. **Ацидоз или алкалоз** могут быть классифицированы как метаболические или респираторные, чтобы указать причину дисбаланса pH. Термин респираторный относится к кислотно-щелочному дисбалансу, который возникает в результате первичных или начальных изменений уровня углекислого газа. Термин метаболический относится ко всем другим причинам кислотно-основного дисбаланса. Когда возникает кислотно-щелочной дисбаланс и буферные возможности внеклеточных и внутриклеточных химических буферов перегружаются, системы организма, в первую очередь отвечающие за кислотно-щелочной баланс (дыхательный и мочевой), должны реагировать. Эта реакция может привести к состоянию **компенсации**, так что кислотно-щелочной дисбаланс будет менее серьезным, чем если бы компенсация (или реакция) не произошла. Например, хронические заболевания легких могут привести к накоплению углекислого газа и респираторному ацидозу. Почки компенсируют респираторный ацидоз, вырабатывая более кислую мочу и удерживая основание (бикарбонат). Увеличение концентрации бикарбоната в крови является показателем почечной компенсации первичного респираторного ацидоза.

Ввиду его важности в качестве основной внеклеточной буферной системы и того, что компоненты системы могут быть легко определены в клинических лабораториях, состояние бикарбонатной буферной системы используется для оценки общего кислотно-щелочного баланса. Первичная причина ацидоза или алкалоза обычно диагностируется путем оценки бикарбонатной буферной системы.

Метаболический алкалоз - это первичное увеличение количества бикарбонат-ионов. Причины включают чрезмерное употребление щелочных солей или рвоту, во время которой соляная кислота теряется из жидкостей организма. Организм компенсирует метаболический алкалоз гиповентиляцией, удерживая углекислый газ и повышая выделение бикарбоната с мочой.

Метаболический ацидоз - это первичное снижение бикарбонат-ионов. Причины включают в себя: (1) чрезмерную потерю бикарбоната из-за диареи (например, понос телят); (2) чрезмерное образование метаболических кислот в результате метаболических нарушений (например, сахарный диабет, голодание и лактацидоз во время шока); (3) неспособность почек выделять кислоту (например, почечная недостаточность); и (4) абсорбция избытка кислоты из желудочно-кишечного тракта (например, ацидоз рубца). Организм компенсирует метаболический ацидоз гипервентиляцией и выделением большего количества кислой мочи, если это возможно. **Респираторный алкалоз** является первичным дефицитом углекислого газа (**гипокапния** - это низкое содержание углекислого газа в крови). Причины включают: (1) воздействие на больших высотах, где низкое напряжение кислорода вызывает гипервентиляцию; (2) высокая температура, которая может вызвать гипервентиляцию; и (3) воспаление или заболевания головного мозга, которые стимулируют дыхательные центры. Почки компенсируют респираторный алкалоз за счет увеличения выделения бикарбонат-ионов с мочой.

Респираторный ацидоз является первичным избытком углекислого газа (**гиперкапния** - повышенный уровень углекислого газа в крови). Причины включают пневмонию, фиброз легких, отек легких, обструкцию дыхательных путей и воздух для дыхания с высоким содержанием углекислого газа. Почки компенсируют первичные проблемы с дыханием, выделяя больше кислой мочи и выделяя дополнительный бикарбонат в кровь. Обратите внимание, что на рисунке 23-13 показано, что бикарбонат-ион также образуется, когда промежуточные клетки генерируют ион водорода для подкисления мочи, и что бикарбонат-ион может секретироваться в кровь. Уровни бикарбоната в плазме могут увеличиваться при продолжении компенсаторного ответа.

Анатомия репродуктивной системы самцов

Яичко

Придаток яичка

Семявыносящий проток

Мошонка

Паховый канал

Опускание яичек

Кастрация

Дополнительные половые железы

Ампулы

Пузырьковидная железа

Предстательная железа

Бульбоуретральные железы

Половой член

Крайняя плоть

Мышцы мужских гениталий

Кровоснабжение и иннервация мужских гениталий

Цели обучения

- Определить и объяснить термины данной главы, выделенные **жирным курсивом**.
- Кратко описать процесс сперматогенеза, включая семенные канальцы, суспензаканальцы и интерстициальные клетки, сперматогоний и расположение семенников в мошонке.
- Отследить путь сперматозоидов с развития в семенных канальцах яичек до эякуляции из уретры полового члена.
- Описать опускание яичек в мошонку и объяснить, как данный процесс приводит к образованию париетального и висцерального слоев влагалищной оболочки и содержимого семенного канатика.
- Сравнить и сопоставить мышечно-кавернозное и фиброэластичное тело пениса.
- Описать содержимое семенного канатика и его связь с паховым каналом и мышцей, поднимающей яичко.
- Определить дополнительные половые железы самцов на макро-образце или схематическом рисунке.
- Кратко описать нейронное кровоснабжение мужских гениталий.

Органы и железы мужского репродуктивного тракта производят мужскую гамету (**сперматозоид** [мн.: сперматозоиды]) и доставляют его в женский репродуктивный тракт. С эмбриологической позиции, репродуктивная система тесно связана с мочевыводящей системой; при этом канальцы и протоки обеих систем независимы друг от друга. У взрослого самца уретра представляет собой проход, общий для мочевой системы и репродуктивного тракта.

Мужская репродуктивная система млекопитающих состоит из двух **яичек** (**семенников**) в **мошонке**, вспомогательных органов, включая протоки и железы, и полового члена. Яички производят сперматозоиды (также называемые **спермой**) и

тестостерон (мужской половой гормон). Мошонка обеспечивает благоприятную среду для вырабатывания и созревания сперматозоидов. Остальные структуры помогают сперматозоидам достичь своей конечной цели (яйцеклетка самки) в состоянии, способствующем оплодотворению яйцеклетки. К данным структурам относятся: **придасток яичка** и **семявыносящий проток**, дополнительные половые железы (**ампулярные железы**, **пузырьковидные железы**, **простата**, **бульбоуретральные железы**), **уретру** и **половой член**. На Рисунке 24-1 показана сравнительная анатомия мужских репродуктивных органов сельскохозяйственных животных.

Яички

У разных видов **яички** отличаются по форме, размеру и расположению (Рисунок 24-1). У лошади длинная ось каждого семенника почти горизонтальна, и семенники прилегают к брюшной стенке рядом с поверхностным (внешним) паховым кольцом. Семенники быка и мелких жвачных находятся около сигмовидного (S-образного) изгиба полового члена; длинная ось каждого яичка у этих видов почти вертикальна, поэтому мошонка жвачных животных дорсовентрально удлинена и свисает. Яички кабана расположены каудально относительно сигмовидного изгиба полового члена, чуть ниже ануса; такое расположение описывается как промежностное.

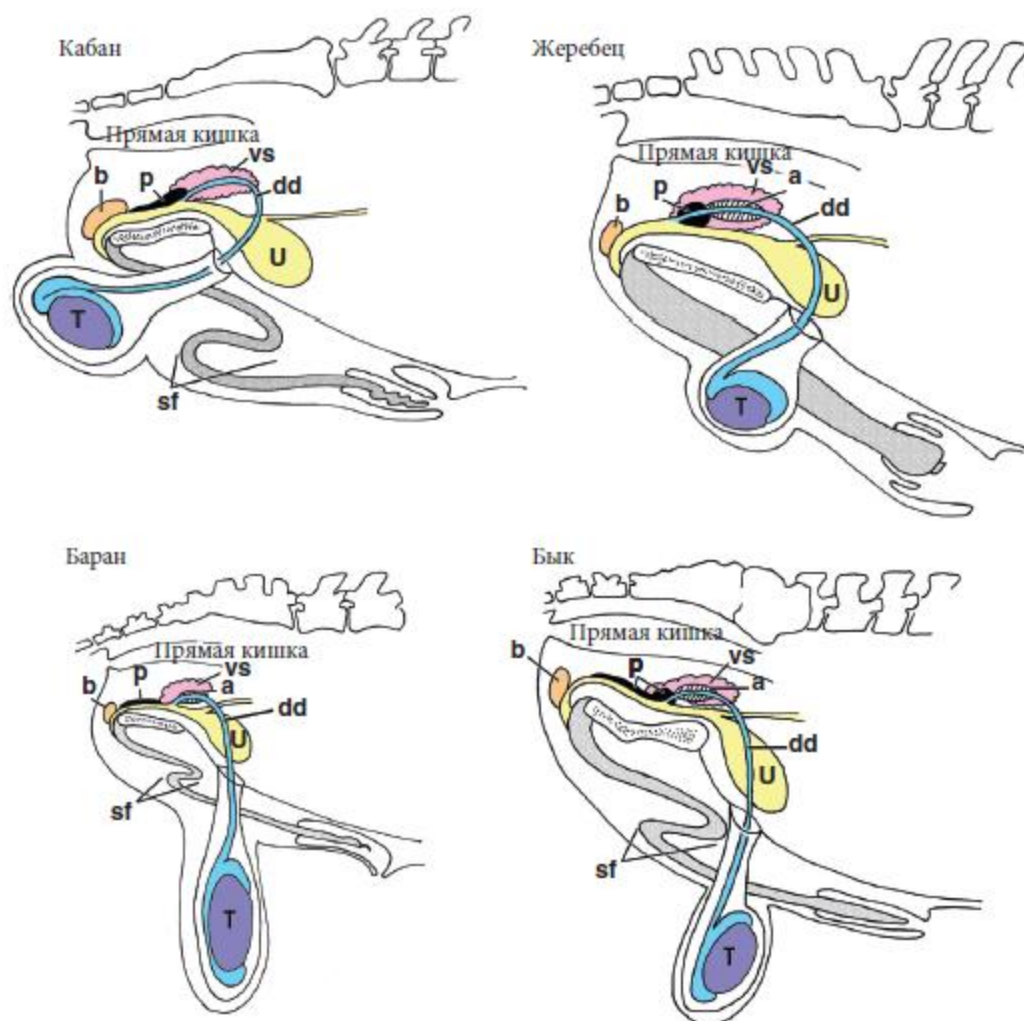


Рисунок 24-1. Схематическое изображение для сравнения репродуктивной анатомии кабана, жеребца, барана и быка. Т – яичко; U – мочевой пузырь; dd – семявыносящий

проток; а – ампула; vs – пузырьковидная железа; р – простата; b – бульбоуретральная железа; sf – сигмовидный изгиб.

Несмотря на различия в расположении, основная структура яичек у каждого из этих видов одинакова. **Семенной канатик**, содержащий кровеносные сосуды, нервы, лимфатические сосуды и семявыносящий проток, подвешивает каждое отдельное яичко в мошонке. Семенной канатик и его яичко имеют двойной покров: брюшина, серозная оболочка, именуемая **влагалищной оболочкой** (лат. *vagina*, влагалище). Такое размещение яичек отражает тот факт, что семенник плода развился в брюшной полости и достиг своего положения в мошонке, пройдя через покрытую серозной оболочкой брюшную полость и пронеся с собой свои серозные оболочки (подробнее ниже).

Каждое яичко состоит из множества спиральных **семенных канальцев** (Рисунок 24-2), окруженных плотной фиброзной капсулой, которая называется **белочной оболочкой**. Ряд фиброзных **перегородок**, также называемых **трабекулами**, переходят внутрь от белочной оболочки, разделяя семенник на дольки и обеспечивая основу для поддержки семенных канальцев и интерстициальной ткани, вырабатывающей тестостерон. Семенные канальцы являются местом **сперматогенеза**, т.е. образования сперматозоидов. Множество семенных канальцев доставляют сперматозоиды в сеть канальцев, **сеть яичка**, которая впадает в **эфферентные протоки**. Эфферентные протоки сливаются в один **эпидидимальный проток**.

Соединительная ткань между семенными канальцами содержит **интерстициоцит** (клетки Лейдига). При стимуляции гонадотропным гормоном интерстициальные клетки выделяют мужской гормон тестостерон (см. Главы 13 и 25).

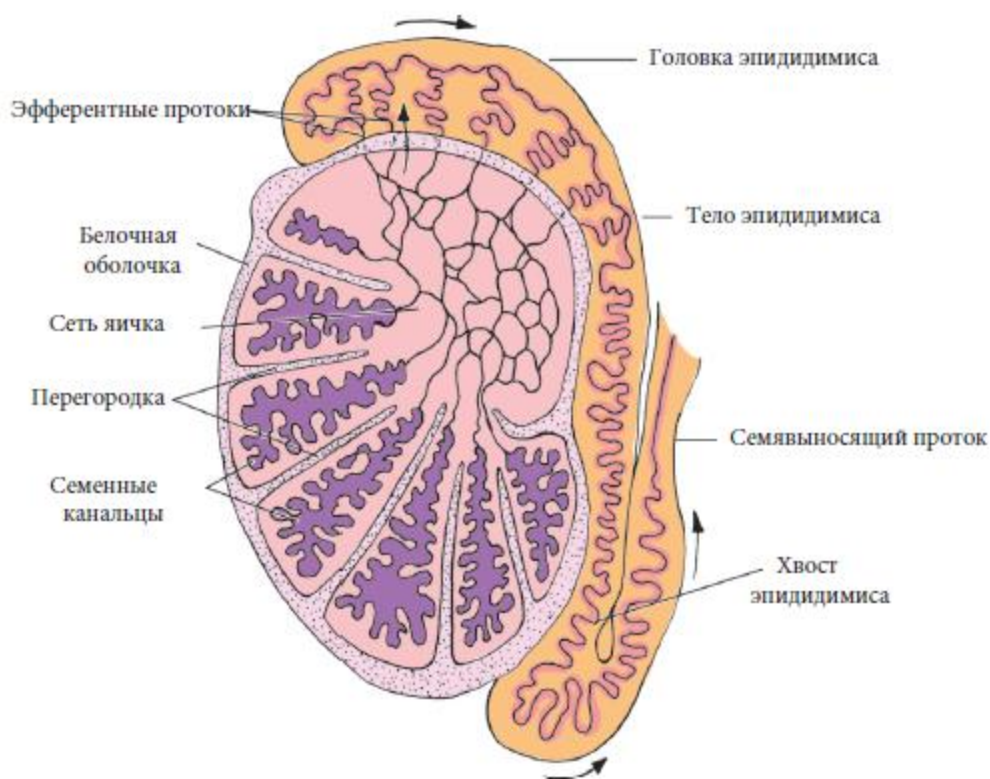


Рисунок 24-2. Внутренняя анатомия яичка. Источник: Reese, 2015 г. Воспроизведение разрешено компанией «JohnWiley & Sons, Inc.»

Сустентакулярные клетки (Сертоли) в семенных канальцах окружают развивающиеся сперматозоиды и их предшественников. Сустентакулярные клетки питают развивающуюся сперму и опосредуют действие гонадотропного фолликулостимулирующего гормона и тестостерона на развивающиеся первичные половые клетки (Рисунок 24-3, 24-4 и 24-5).

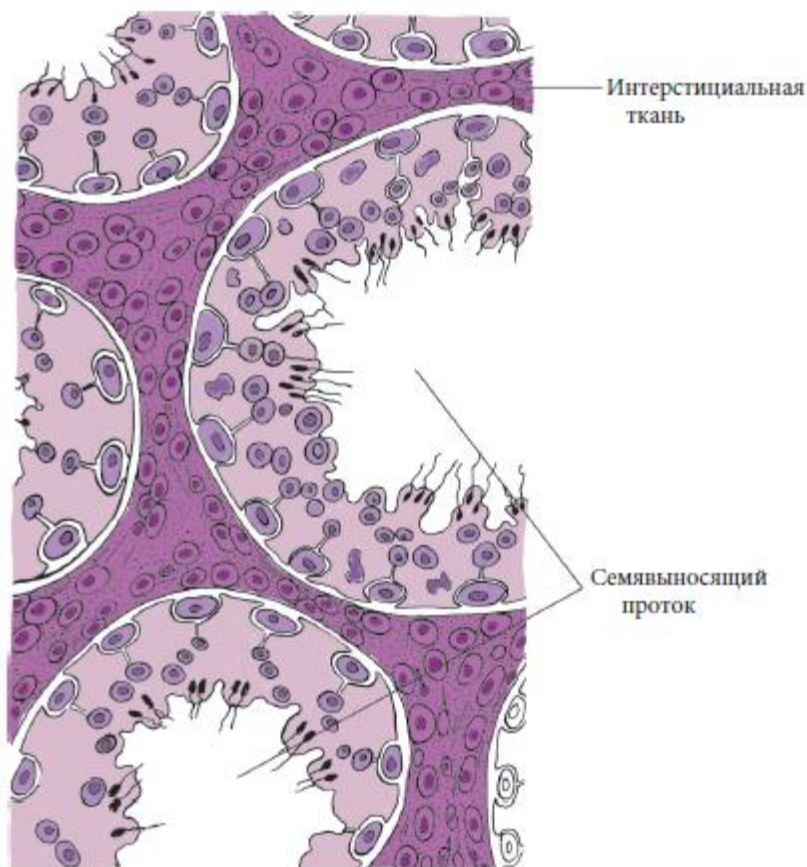


Рисунок 24-3. Семенные канальцы, окруженные интерстициальной тканью. *Источник: Reese, 2015 г. Воспроизведение разрешено компанией «JohnWiley & Sons, Inc.»*

Эпидидимис

Эпидидимис (придаток яичка) состоит из длинного извитого эпидидимального протока, который соединяет эфферентные протоки яичка с семявыносящим протоком. Он выглядит как твердое дугообразное образование на одной стороне яичка вдоль его длинной оси. В придатках яичка находятся сперматозоиды, которые созревают до момента их выброса в результате эякуляции. Сперматозоиды являются незрелыми, когда покидают яичко, и должны пройти период созревания (обычно от 10 до 15 дней) в придатке яичка, прежде чем смогут оплодотворить яйцеклетки. Эпидидимис условно подразделяется на **головку** (в которую впадают эфферентные протоки), **тело**, находящееся на длинной оси яичка, и **хвост**, который с помощью связок крепится непосредственно к яичку и к прилегающей влагалищной оболочке. Хвост эпидидимиса выводится в семявыносящий проток, по которому сперма переносится из яичка в проксимальную часть уретры внутри тазового канала.

Семявыносящий проток

Семявыносящий проток (ранее – *vas deferens*) – это мышечная трубка, которая во время эякуляции подвергается перистальтическому сокращению, продвигая сперматозоиды из эпидидимиса в уретру. Семявыносящий проток выходит из хвоста эпидидимиса, проходит через паховый канал как часть семенного канатика, и по брюшной полости возвращается каудально, отделяясь от нейро-сосудистых участков канатика. Когда два семявыносящих протока приближаются к уретре, они сближаются друг с другом и далее идут каудально между прямой кишкой и мочевым пузырем, завершаясь в складке брюшины, **половой складке**. Половая складка эмбриологически гомологична широкой связке, подвешивающей матку у самок. У некоторых самцов рудиментарный гомолог трубок, который у самок превращается в матку, **мужская матка**, присутствует в половой складке между двумя семявыносящими протоками.

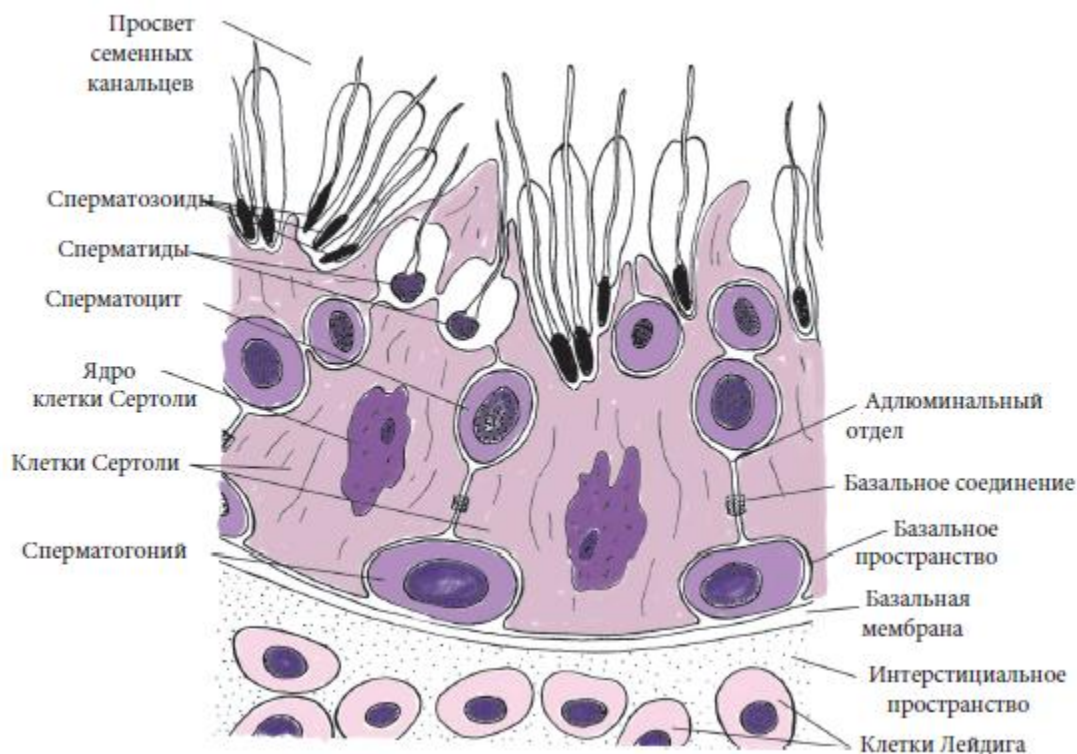


Рисунок 24-4. Клетки семенного канальца. Клетки Сертоли окружают и поддерживают развивающиеся сперматозоиды. *Источник:* Reese, 2015 г. Воспроизведение разрешено компанией «JohnWiley & Sons, Inc.»

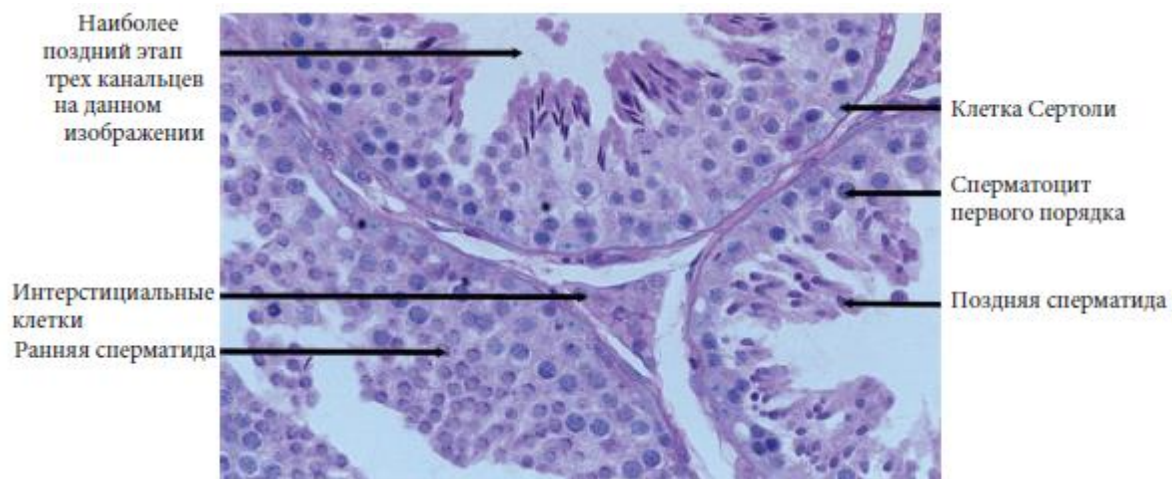


Рисунок 24-5. Этапы сперматогенеза видны в семенных канальцах яичка кабана.
Источник: изображение предоставлено библиотекой изображений репродуктивной системы, Library of Reproduction Images (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Мошонка

Мошонка — это кожный мешок, который по размеру и форме соответствует содержащимся в нём яичкам. Кожа мошонки тонкая, мягкая, со слабым волосяным покровом (за исключением некоторых пород овец, у которых мошонка покрыта шерстью). Слой фиброэластичной ткани, смешанной с гладкими мышечными волокнами, который называется **мясистой оболочкой мошонки**, находится непосредственно под кожей (Рисунок 24-6). При действии низких температур мышечные волокна мясистой оболочки сокращаются и помогают прижимать яички к брюшной стенке. Мясистая оболочка направляет фиброзный слой в срединную плоскость между двумя яичками, чтобы сформировать **перегородку мошонки**, которая разделяет мошонку на две части, по одной для каждого яичка. В глубине мясистой оболочки мошонки расположены несколько слоев трудноразделимых фасций. Внутренняя косая мышца живота способствует скольжению лежащей над семенным канатиком **мышцы, поднимающей яичко**, которая также способствует приближению яичка к стенке тела при низкой температуре окружающей среды или в связи со срабатыванием защитного рефлекса.

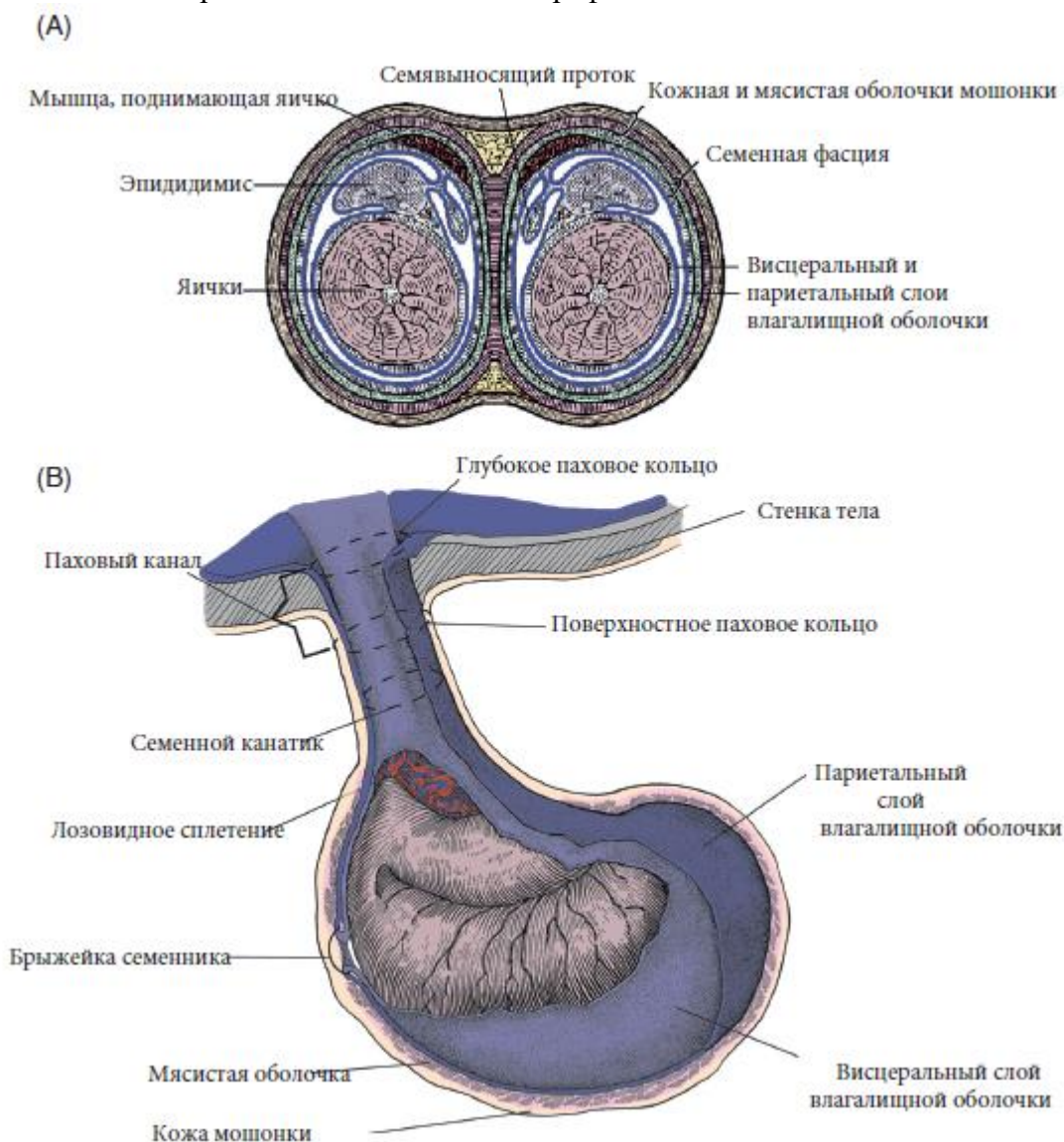


Рисунок 24-6. Связь яичек с перитонеальной частью. (А) Изображение поперечного сечения, демонстрирующее взаимосвязь яичек в мошонке с различными слоями брюшины. (В) Семенной канатик, состоящий из семявыносящего протока, кровеносных сосудов и нервов, проходит через стенку брюшной полости по паховому каналу. Семенной канатик, паховый канал и яички выстланы расширениями брюшины. *Источник:* «Evans and de Lahunta», 2012 г. Воспроизведение разрешено «Elsevier».

Паховый канал

Паховый канал – это проход из брюшной полости к наружной части тела, который простирается от *глубокого пахового кольца* до *поверхностного пахового кольца* (Рисунок 24-6В). Глубокое (внутреннее) паховое кольцо – это пространство или потенциальное пространство между каудальной границей внутренней косой мышцы живота и глубокой пластинкой апоневроза (плоское сухожилие) наружной косой мышцы живота. Поверхностное (внешнее) паховое кольцо – это просто щель в апоневрозе наружной косой мышцы живота. В дополнение к семенному канатику канал обеспечивает прохождение наружной половой артерии и чувствительного нерва, который обслуживает паховую область брюшной стенки. Этим объясняется наличие пахового канала у самок животных.

Паховый канал обычно представляет собой пространство потенциалов, достаточно большое только для прохождения семенного канатика, паховых сосудов и нервов. Если внутреннее паховое кольцо и канал слишком велики, петля кишечника может пройти через канал в мошонку, образуя *паховую грыжу*.

Опускание яичек

У плодов мужского и женского пола гонады развиваются в подпоясничной области, непосредственно каудальнее почек. У самки животного яичники остаются в брюшной полости рядом с местом их появления; но у самцов семенники проходят (опускаются) на значительное расстояние от точки их первичного появления до мошонки. Окружающая среда мошонки имеет температуру на несколько градусов ниже нормальной температуры тела; такая пониженная температура благоприятна для сперматогенеза.

Опускание яичка обычно завершается к моменту рождения или вскоре после него (Рисунок 24-7 и 24-8). Его перемещение ведет *направляющая связка яичка*, имеющая канатообразную структуру, и первоначально проходящая от яичка через паховый канал к коже в области, которая в дальнейшем станет мошонкой. По мере роста плода направляющая связка яичка направляет яичко из брюшной полости в мошонку. Направляющей связке яичка не хватает сократительных элементов, поэтому она, по сути, не «тянет» яичко в мошонку. Скорее, быстрый и резкий рост плода в конечном итоге смещает удерживаемое яичко из брюшной полости в его внебрюшное положение.

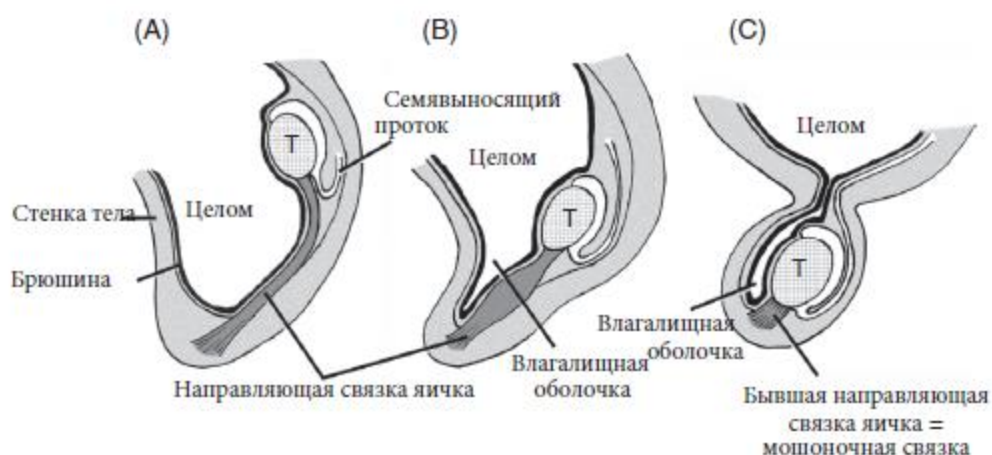


Рисунок 24-7. Опускание яичка (Т). Эмбриональный целом станет брюшной и тазовой полостями.

Яичко начинает развиваться, покрытое (как и все органы брюшной полости) висцеральной брюшиной. Опускаясь в мошонку, оно продвигает вперед париетальную брюшину, образуя второй слой серозной оболочки. Данный второй наружный слой брюшины (**париетальный слой влагалищной оболочки**) сплошной с париетальной брюшиной на внутреннем паховом кольце и залегает до глубокой фасции мошонки, с которой он сливается (Рисунок 24-7 и 24-8). Само яичко покрыто вторым слоем, **висцеральным слоем влагалищной оболочки**. **Брыжейка семенника** представляет собой тонкий двойной слой брюшины, соединяющий висцеральный и париетальный слой влагалищной оболочки, точно так же, как брыжейка соединяет париетальный и висцеральный слои пристеночной брюшины; она дает дополнительное отгибание серозной оболочки, **семявыносящего мезопротока**, который окружает семявыносящий проток внутри семенного канатика (Рисунок 24-9).

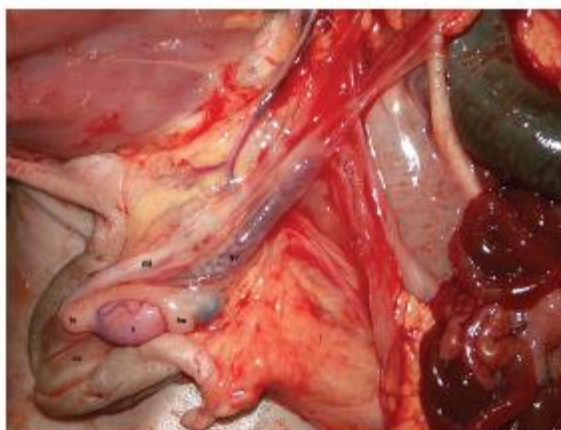


Рисунок 24-8. Яичко нормального новорожденного козла, полностью опустившееся в мошонку. Направляющая связка яичка присутствует между хвостом эпидидимиса в дистальной части полости влагалища во время опускания яичка, но здесь он больше не виден макроскопически. vc – полость влагалища; te – хвост придатка яичка; t – яичко; he – головка придатка яичка; dd – семявыносящий проток; sv – семенная вена, свернутая в лозовидном сплетении. *Источник:* изображение предоставлено библиотекой изображений репродуктивной системы, Library of Reproduction Images (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Случаи, когда яичко не опускается в мошонку, называются **крипторхизмом**, а животное с таким расстройством называется крипторхидом (греч. *crypt* – скрытый; *orcho* –

яичко). У большинства видов яички опускаются в мошонку при рождении или вскоре после него. Животное, у которого яичко опускается в паховый канал, а не в мошонку, называется «высокофланкерным». Крипторхид, у которого оба яичка остались в брюшной полости, скорее всего, будет стерильным, поскольку сперматогенез не происходит нормально, если температура семенников не ниже центральной температуры тела, что обеспечивается мошонкой. Однако относительно высокая температура брюшной полости не мешает выработке тестостерона, поэтому самец с двусторонним крипторхизмом имеет поведение и внешний вид здорового самца, за исключением того, что не видны яички и не образуются нормальные сперматозоиды. Односторонний крипторхид (одно яичко удерживается, одно яичко опущено) является фертильным, поскольку опущенное яичко производит нормальные сперматозоиды; однако склонность к крипторхизму наследуется у многих видов. Кроме того, в яичках, оставшихся в брюшной полости, опухоли развиваются чаще, чем в яичках в мошонке. По данным причин рекомендуется кастрировать страдающих крипторхизмом животных, включая удаление удержанного яичка или яичек.

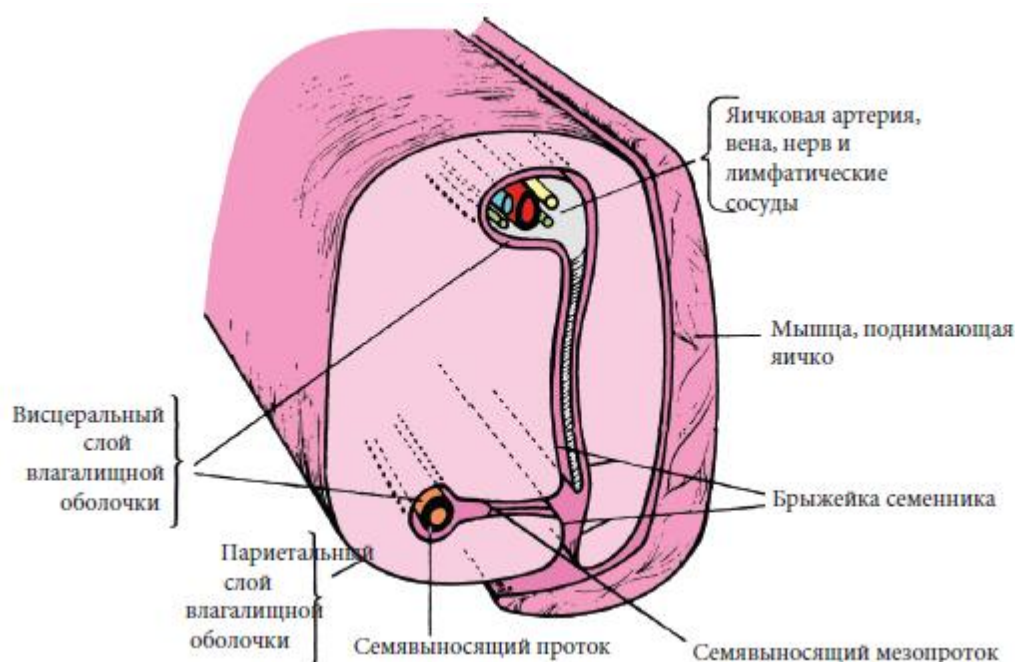


Рисунок 24.9. Поперечное сечение семенного канатика. *Источник:* Reese, 2015 г. Воспроизведение разрешено компанией «JohnWiley & Sons, Inc.»

Кастрация

Кастрация – термин, который обычно применяется для обозначения удаления яичек у самцов животных, хотя технически он может применяться и в отношении овариэктомии (удаление яичников) у самок. Кастрация практикуется среди самцов животных в первую очередь для предотвращения репродукции животных низкого качества. За исключением жеребят, демонстрирующих необычайно высокое качество и заслуживающих размножения, большинство самцов кастрируют, чтобы повысить их покладистость и полезную работоспособность. Ранняя кастрация также повышает качество мяса, так как подавляет нежелательные вторичные половые признаки (особенно неспособность развить мраморность). В Таблице 24-1 перечислены общие термины для интактных и кастрированных самцов.

Иногда коня называют **ретивым**, подразумевая, что он ведет себя как жеребец, несмотря на то, что был кастрирован. В определенных кругах считается, что это происходит из-за того, что не были удалены все придатки яичка и что данная часть

репродуктивного тракта каким-то образом производит достаточное количество тестостерона, чтобы придать коню характерные свойства жеребца. Подобное мнение распространено, но ошибочно: эпидидимис не может вырабатывать мужские половые гормоны. Гораздо более вероятно, что один или оба яичка были подвержены крипторхизму, и что удален был только эпидидимис (он может удивительно похож на маленькое яичко), а страдающее от крипторхизма яичко осталось и вырабатывает тестостерон. В ином случае жеребенок был кастрирован правильно, но относительно поздно, и, возможно, уже приобрел физические и поведенческие свойства интактного жеребца, такие, которые нельзя полностью устранить путем удаления яичек.

Таблица 24-1. Общие термины для самцов

<i>Вид</i>	<i>Интактный самец</i>	<i>взрослый</i>	<i>Кастрированный самец</i>
Лошадь	Жеребец		Мерин
Бык	Бык		Бык
Свинья	Хряк		Боров
Овца	Баран		Валух
Козел	Козел		Валух
Курица	Петух		Каплун

Вазэктомия – это рассечение (обычно путем перевязки и/или удаления участка) семявыносящего протока (ранее называвшегося *vas deferens*, отсюда и название процедуры). Данная процедура препятствует перемещению сперматозоидов из придатков яичка, но не влияет на выработку мужских гормонов. Таким образом, поведение и внешний вид животного, подвергшегося вазэктомии, аналогичны интактному самцу. Вазэктомию иногда применяют экспериментально или для создания животных-раздражителей, используемых для идентификации самок в период течки.

Дополнительные половые железы

Дополнительные половые железы у самцов производят основную часть **эякулята**, или **семенной жидкости**, среды для переноса спермы. Семенная жидкость обеспечивает благоприятные условия для питания спермы и действует как буфер против естественной кислотности женских половых путей. Дополнительные половые железы включают ампулу семявыносящего протока, пузырьковидные железы, предстательную железу и бульбоуретральную железу. За исключением простаты, данные железы парные. У разных видов дополнительные половые железы значительно разнятся по форме и размеру, но их относительное расположение одинаково у всех животных (Рисунок 24-1 и 24-10, Таблица 24-2).

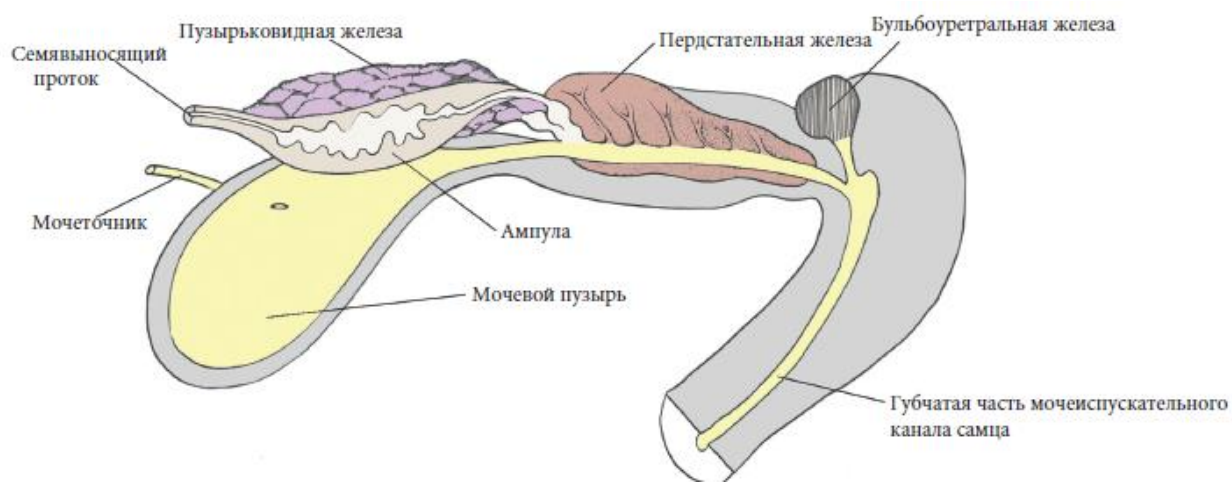


Рисунок 24-10. Дополнительные половые железы быка

Таблица 24-2. Дополнительные половые железы самца				
Вид	Ампула	Простата	Пузырьковидная железа	Бульбоуретральная железа
Жеребец	Большая	Тело состоит из двух не диссеминированных долек	Большая, мешковидная	Есть
Бык	Маленькая	Малое тело, диссеминированное, покрыто мышцей мочеиспускательного канала	Среднего размера, дольчатая	Есть
Баран/козел	Маленькая	Только диссеминированная часть	Среднего размера, дольчатая	Есть
Хряк	Отсутствует	Малое тело, диссеминированное, покрыто мышцей мочеиспускательного канала	Очень большая, дольчатая	Очень большая

Ампулы

Ампулы представляют собой увеличения желёз, связанные с конечными участками семявыносящего протока. Они хорошо развиты у жеребца, быка и барана, и отсутствуют у хряка. Железы ампул выводятся в семявыносящий проток и увеличивают объем семенной жидкости.

Пузырьковидные железы

Пузырьковидные железы (ранее назывались семенными пузырьками) – это парные железы, связанные с половой складкой. У большинства видов домашних животных каждая пузырьковидная железа сливается с ипсилатеральным семявыносящим протоком, образуя короткий **семявыбрасывающий проток**, который впадает в тазовую уретру. У хряка пузырьковидные железы открываются в уретру отдельно от семявыносящего протока. Пузырьковые железы жеребца представляют собой полые мешочки грушевидной формы; у быка, барана и хряка – это дольчатые железы значительного размера.

Предстательная железа

Предстательная железа – это непарная железа, которая более или менее окружает тазовую уретру. У сельскохозяйственных животных предстательная железа состоит из различных комбинаций диффузных и компактных частей, простирающихся вдоль тазовой уретры глубоко до уретральной мышцы. Множественные протоки предстательной железы открываются двумя параллельными рядами, по одному с каждой стороны просвета тазовой уретры. Простата вырабатывает щелочной секрет, который придает семенной жидкости характерный запах. Тестостерон и другие андрогены необходимы для

поддержания роста и дифференциации дополнительных половых желез в период полового созревания и их сохранения при сопутствующем производстве спермы. Длительное воздействие тестостерона на предстательную железу может привести к избыточному разрастанию ткани предстательной железы, что не является раком (доброкачественная гиперплазия предстательной железы). У пожилых интактных самцов увеличенная предстательная железа клинически проявляется затруднением мочеиспускания.

Бульбоуретральные железы

Бульбоуретральные железы (ранее – Куперовские железы) – это парные железы по обе стороны от тазовой уретры, краниальнее седалищной дуги, но каудальнее других дополнительных желез. Бульбоуретральные железы особенно большого размера наблюдаются у хряков.

Половой член

Мужской половой орган, **половой член**, можно разделить на три основных участка: **головка** или свободный край; основная часть, или **тело**; и две **ножки** или корни, которые служат креплением к седалищной дуге таза (Рисунок 24-11).

Основная часть внутренней структуры тела полового члена состоит из парных столбов эректильной ткани, **пещеристых тел**. Каждое пещеристое тело изобилует кровяными синусоидами, разделенными листками соединительной ткани под названием **трабекулы**. Последние производятся из **белочной оболочки**, тяжелой фиброэластичной капсулы, окружающей половой член. У видов с фиброэластичным половым членом (жвачные животные и свиньи) трабекулы образуют основную часть полового члена, и, как следствие, у данных видов половой член твердый, когда не находится в состоянии эрекции. У быка, хряка и барана половой член имеет сигмовидную форму, так что при эрекции втягивающая мышца расслабляется, позволяя половому члену выпрямиться в месте **сигмовидного изгиба**. В результате фиброэластичный половой член функционально увеличивается в длине, что делает возможным его введение. Для сравнения, у жеребца мышечно-кожный половой член с преобладанием кровеносных синусоидов над соединительной тканью. Эрекция полового члена жеребца приводит к переходу полового члена из вялого состояния в жесткое с одновременным увеличением по объему по мере того, как синусоиды наполняются кровью.

Две **ножки** полового члена являются проксимальными участками пещеристых тел. Они берут начало на каудальной поверхности седалищной дуги, по одной с каждой стороны симфиза таза. Срединная брюшная бороздка между пещеристыми телами содержит уретру полового члена и связанное с ней непарное тело эректильной ткани, **губчатое тело**. Проксимальным продолжением губчатого тела является **луковица полового члена**, лежащая между ножками. У большинства животных губчатое тело полового члена непрерывно дистально с эректильной тканью головки.

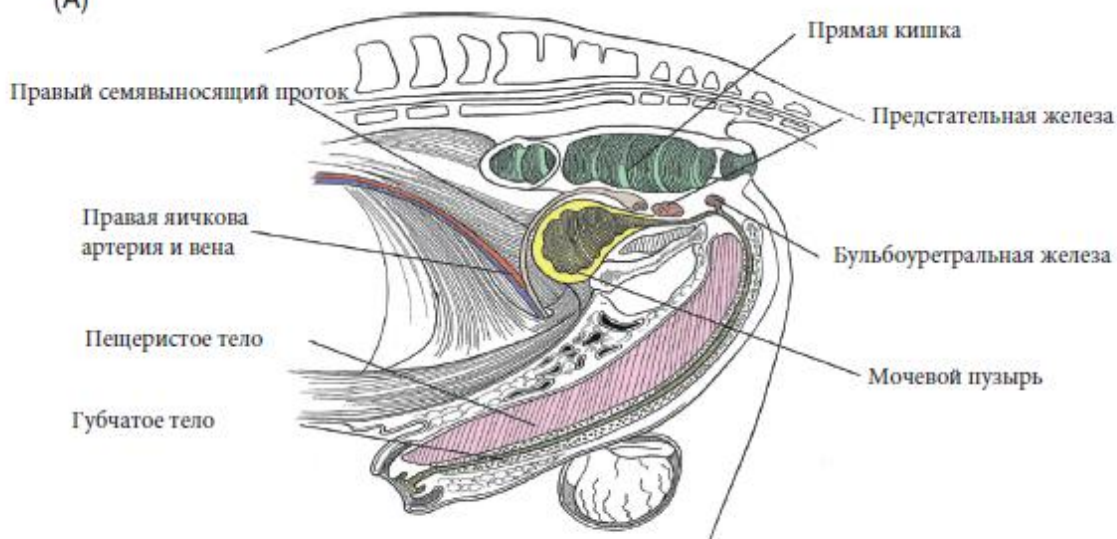
При разделке туши для потребления человеком половой член удаляется. После удаления ножек полового члена остаются две круглые метки на седалищной дуге. Они называются «**глазками**», и их наличие используется для идентификации разделанной туши как самца.

Головка полового члена значительно отличается у разных видов. У лошади и овцы есть свободная часть уретры, **уретральный отросток**, который выступает за пределы головки. Головка у быка и барана имеет форму шлема, а наружное отверстие уретры быка открывается в извилистую бороздку. У полового члена хряка извилистый краниальный край и лишь небольшая головка (Рисунок 24-12).

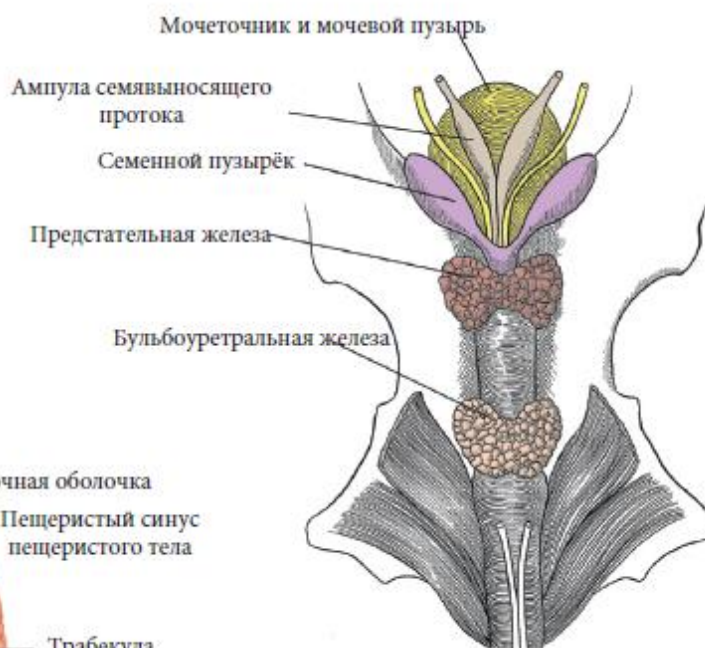
Эрекция полового члена происходит, когда в него по артериальному кровотоку крови поступает больше, чем выходит по венам. Увеличенный объем крови увеличивает

половой член, делает его набухшим. У жеребцов, половой член которых является мышечно-кавернозным, при эрекции член становится больше по всем параметрам. Фиброэластичный половой член (у жвачных животных и свиней) во время эрекции не сильно увеличивается в диаметре и требует значительно меньше крови для достижения эрекции. Вместо этого, основной эффект эрекции полового члена у жвачных животных заключается в удлинении полового члена за счет выпрямления сигмовидной изгиба, подобно тому как изогнутый садовый шланг имеет тенденцию выпрямляться при повышении давления воды.

(А)



(В)



(С)

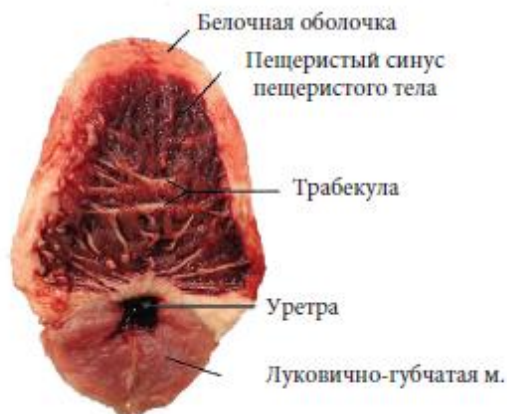


Рисунок 24-11. Анатомия полового члена жеребца. (А) Вид сбоку, показывающий взаимосвязь полового члена со стенкой тела и тазом. (В) Дорсокаудальный вид крепления

полового члена к тазу и дополнительным половым железам. (С) Поперечное сечение полового члена жеребца, середина диафиза. *Источник:* изображение поперечного сечения предоставлено Библиотекой изображений репродуктивной системы Library of Reproduction Images (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

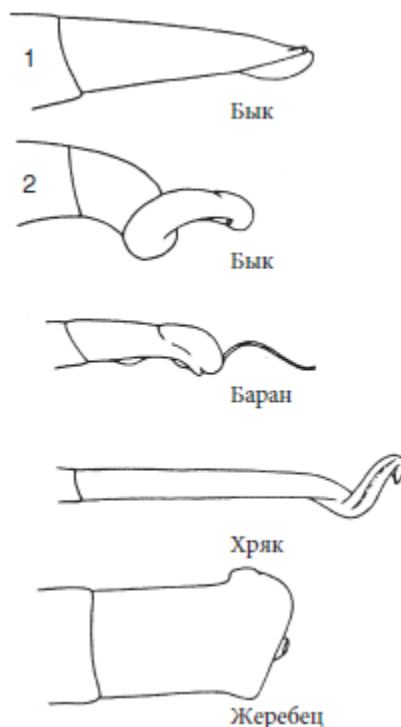


Рисунок 24-12. Свободный конец полового члена. (1) Половой член быка до интромаиссии. (2) Половой член быка после интромаиссии. Скручивание головки полового члена – нормальное следствие эрекции. *Источник:* «Hafez and Hafez», 2000 г. Воспроизведение разрешено компанией «John Wiley & Sons, Inc.»

Крайняя плоть

Крайняя плоть – это инвагинированная складка кожи, окружающая свободный край полового члена. Наружная поверхность представляет собой почти обычную кожу, в то время как внутренняя слизистая оболочка состоит из препуциального слоя, выстилающего крайнюю плоть, и слоя полового члена, покрывающего поверхность свободного края полового члена. Крайняя плоть жеребца образует двойную складку, поэтому два концентрических слоя окружают пенис, когда он втянут. У крайней плоти хряка дивертикул дорсальнее отверстия крайней плоти. Он накапливает мочу, выделения и мертвые клетки, которые создают типичный запах зрелого хряка.

Генитальные мышцы у самцов

Уретральная мышца (*m. Urethralis*) – поперечно-полосатая мышца, связанная с тазовой частью уретры. Она полностью окружает уретру у козла и жеребца, и только вентральную и боковую части уретры у крупного рогатого скота, у хряка и барана. Уретральная мышца образует произвольный сфинктер мочевого пузыря; во время эякуляции волны перистальтических сокращений помогают продвигать сперму через уретру.

Внетазовым продолжением уретральной мышцы является поперечно-полосатая мышца, называемая **луковично-губчатой мышцей**. Она окружает уретру и луковицу полового члена. Луковично-губчатая мышца у жеребца простирается от луковицы

полового члена между ножками полового члена вдоль всей уретры до головки полового члена. У других животных она покрывает луковицу уретры и распространяется только на небольшое расстояние вдоль уретры полового члена. Луковично-губчатая мышца продолжает действие уретральной мышцы по опорожнению уретры за счет перистальтических сокращений.

Седалищно-пещеристые мышцы – это парные поперечно-полосатые мышцы, покрывающие поверхность ножек полового члена. Две мышцы сходятся от места их начала на боковых сторонах седалищной дуги к телу полового члена. Когда эти мышцы сокращаются, они тянут дорсокранияд полового члена к костному тазу, способствуя эрекции путем сжатия большей части венозного оттока от полового члена.

Втягивающие мышцы полового члена – это парные гладкие мышцы, которые начинаются в брюшной части первых нескольких хвостовых позвонков. Данные мышцы проходят по направлению к брюшной поверхности с каждой стороны анального канала, затем продолжают по средней линии полового члена, поверх уретры. У фиброэластичного полового члена для появления эрекции данные мышцы должны быть расслаблены.

Кровоснабжение и иннервация гениталий самцов

Кровоснабжение яичка происходит от **яичковой артерии**, которая ответвляется непосредственно от брюшной аорты немного каудальнее почечной артерии на той же стороне. Внутри семенного канатика яичковая артерия имеет извилистое расположение. Артерия находится в извитой массе яичковой вены, **лозовидном сплетении**, которое действует как противоточный теплообменник и, следовательно, механизм охлаждения артериальной крови, поступающей в яичко. Артерия семявыносящего протока от внутренней половой артерии снабжает проток семявыносящего протока, а также может подавать артериальную кровь в эпидидимис и яички.

Наружная половая артерия, ветвь глубокой бедренной артерии, проходит через паховый канал и снабжает мошонку и крайнюю плоть. У большинства видов домашних животных ветвь внутренней подвздошной артерии, **внутренняя половая артерия**, снабжает кровью большую часть полового члена, мочевого пузыря, уретры и дополнительных половых желез. Кровоснабжение полового члена у жеребца экстенсивное в сравнении с другими видами, с дополнительным снабжением из **запирательной артерии**, которая проходит через запирательное отверстие таза, и из наружной половой артерии после прохождения через паховый канал.

Вегетативная иннервация яичек состоит из симпатических нервов. Данные вегетативные нервные волокна сопровождают яичковую артерию. Симпатическая составляющая влияет на активность кровеносных сосудов и гладких мышечных волокон. Дорзальный нерв полового члена является продолжением полового нерва, который наичнается на вентральных ветвях крестцовых нервов. Он проходит по тыльной стороне полового члена и разветвляется в головке полового члена. Чувствительные волокна головки полового члена обеспечивают приводящие сегменты для рефлексов эрекции и эякуляции.

Физиология репродуктивной системы самца

Семенные каналы и сперматогенез

Семенные каналы

Первичные половые клетки и сперматогенез

Морфология сперматозоидов и сперматогенеза

Скорость и сроки сперматогенеза

Придаток семенника

Сперматозоид и его технология

Гормоны репродуктивной системы самца

Эндокринная регуляция семенной функции

Тестостерон и его воздействие

Эрекция и эякуляция

Цели обучения

- Дать определение и уметь объяснить значение терминов, выделенных *жирным курсивом* в этой главе.
- Показать митотические и мейотические деления, в результате которых образуются гаплоидные сперматозоиды. В обязательном порядке указать генетический кроссовер и указать, имеет ли клетка гаплоидное или диплоидное число хромосом (n).
- Описать, как и где круглая сперматидная клетка превращается в удлиненные, полностью сформированные сперматозоиды. Различать роль яичка и придатка яичка.
- Определить роль интерстициальных клеток и стентакулярных клеток в сперматогенезе. Где расположены эти клетки, какой гонадотропин они связывают и какие гормоны производят?
- Описать экзокринные выделения желез и клеточные компоненты, присутствующие в эякуляте. Как характеристики спермы могут предсказать фертильность?
- Описать нейроэндокринный контроль эрекции полового члена независимо от типа полового члена (мышечно-кавернозный или фиброэластический).

Семенные каналы и сперматогенез

Семенные каналы

Эпителий, выстилающий семенные каналы, содержит клетки двух типов: *стентакулярные* клетки или клетки Сертоли, а также развивающиеся сперматозоиды и их предшественники *половых клеток* (Рисунок 25-1).

Крупные стентакулярные клетки простираются от основания эпителия до просвета семенных каналов. Их форма очень неправильная, потому что они окружают развивающиеся половые клетки (Рисунок 25-1). Стентакулярные клетки выделяют жидкость, которая омывает развивающиеся половые клетки и способствует транспортировке сперматозоидов из каналов в сетчатые яички после их выхода из стентакулярных клеток. Один из компонентов этой жидкости, *андрогенсвязывающий белок*, транспортирует андрогены от места их синтеза в яичках к придаткам яичка, где они необходимы для созревания сперматозоидов. *Интерстициальные клетки* (клетки Лейдига) в соединительной ткани между семенными каналами секретируют *тестостерон*, основной андроген, образующийся в яичках.

Состав интерстициальной жидкости между стентакулярными клетками и в просвете семенных каналов отличается от типичной межклеточной жидкости. Различия частично обусловлены избирательно проницаемым барьером (*гематотестикулярный*

барьер) между этими жидкостями и жидкостями вне канальцев. Клеточные соединения между соседними sustentacularными клетками и между миоидными клетками, которые окружают канальцы, вносят свой вклад в этот барьер (Рисунок 25-1). Концентрации в просвете клеточных секретов, таких как андроген-связывающие белки и андрогены, выше, чем в типичной внеклеточной жидкости, потому что этот функциональный барьер изолирует их.

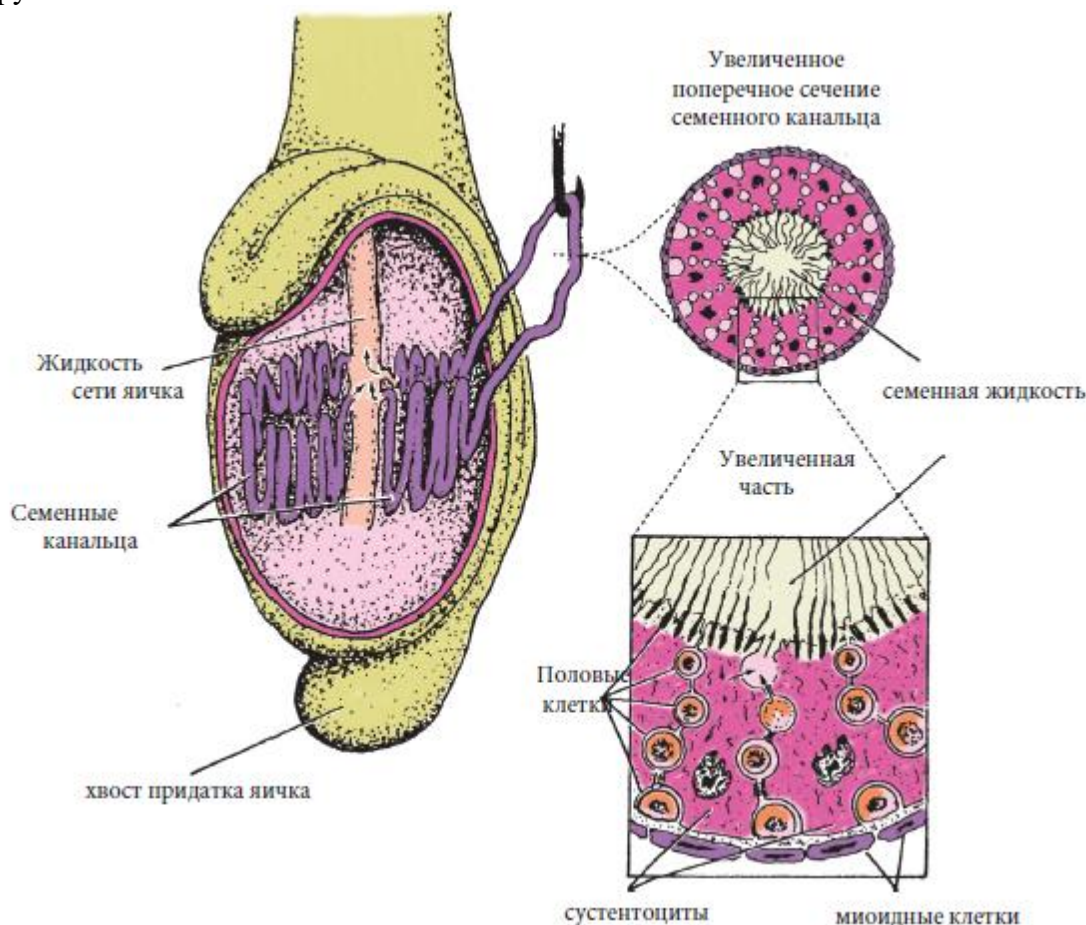


Рисунок 25-1. Расположение и микроскопическая анатомия семенных канальцев. Обратите внимание на неправильную границу стенткулярных клеток (Сертоли) и их связь с развивающимися половыми клетками. Источник: Рис, 2015. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Зародышевые клетки и сперматогенез

Сперматогенез - это термин, обозначающий все процессы, участвующие в формировании зрелых мужских гамет из наиболее недифференцированных половых клеток. Он включает в себя несколько делений митотических клеток, за которыми следуют два деления мейотических клеток, во время которых число хромосом уменьшается с диплоидного до гаплоидного. Эта серия клеточных делений называется **сперматоцитогенезом** (Рисунок 25-2).

Некоторые клетки, возникающие в результате митотических делений наиболее недифференцированных половых клеток, остаются в основании эпителия поддерживают запас стволовых клеток. Другие начинают последовательность клеточных делений (митотические, за которыми следуют мейотические деления) и изменения в процессе развития, чтобы стать сперматозоидами. Деления митотических клеток удваивают количество клеток на каждом этапе, поэтому один сперматогоний дает начало множеству сперматозоидов.

Мейоз влечет за собой два деления клеток и происходит только во время развития гамет в семеннике и яичнике. Перед первым делением ДНК реплицируется так же, как при делении митотических клеток (см. Главу 2). В результате этой репликации хромосомы состоят из двух идентичных **хроматид**. При подготовке к первому делению мейоза **гомологичные хромосомы** объединяются в пары вдоль середины клетки. (Гомологичные хромосомы - это аналогичные хромосомы типичной пары, каждая из которых была внесена одним из родительских животных.) Во время первого мейотического деления одна хромосома каждой гомологичной пары перемещается в каждую дочернюю клетку. Перемещение именно которой отдельной хромосомы из гомологичных пар к которой дочерней клетке оказывается случайным. Такое смешение гомологичных пар обеспечивает генетическую изменчивость среди потомства. После первого деления каждая дочерняя клетка имеет гаплоидное число хромосом, но каждая хромосома состоит из двух хроматид. Во время второго мейотического деления двух дочерних клеток каждая из четырех образующихся клеток получает одну из хроматид. Общий результат мейоза - производство четырех дочерних клеток, каждая из которых имеет гаплоидное число хромосом (Рисунок 25-3).

У млекопитающих две дочерние клетки содержат Y-хромосому, которая дает потомство мужского пола (XY) в сочетании с X-хромосомой из яйцеклетки. Два других содержат X-хромосому, чтобы произвести потомство женского пола (XX) при соединении с яйцеклеткой, содержащей X-хромосому. Однако у видов птиц все сперматозоиды содержат хромосому одного пола, известную у этих видов как Z-хромосома. Самки птиц несут одну Z и вторую половую хромосому, W-хромосому. Яйцеклетка может содержать либо W-, либо Z-хромосому, поэтому яйцеклетка - это гамета, определяющая пол потомства птиц.

Когда гомологичные хромосомы спариваются при подготовке к первому делению мейоза, может происходить **кроссинговер**. Во время этого процесса сходные участки хромосом могут обмениваться между гомологичными хромосомами. Такие обмены еще больше увеличивают генетическую изменчивость среди потомков, поскольку теперь они могут наследовать хромосомы, которые отличаются от любой родительской хромосомы.

Сперматиды - это термин, обозначающий клетки, образовавшиеся в результате второго мейотического деления в семенных канальцах. Сперматиды претерпевают ряд функциональных и структурных изменений, чтобы стать сперматозоидами, и этот процесс называется **спермиогенезом** (Рисунок 25-2). После второго мейоза дальнейшего деления клеток не происходит, поэтому после этого деления количество клеток не увеличивается.

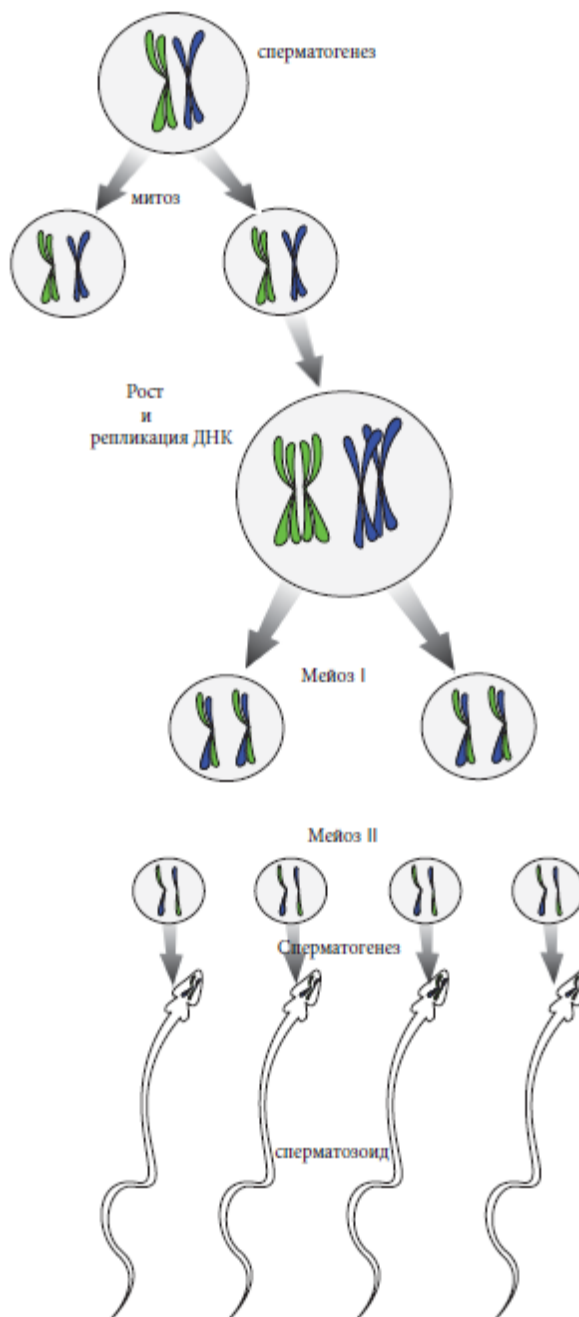


Рисунок 25-2. Сперматогенез: деление клеток и структурные изменения, приводящие к образованию сперматозоидов.

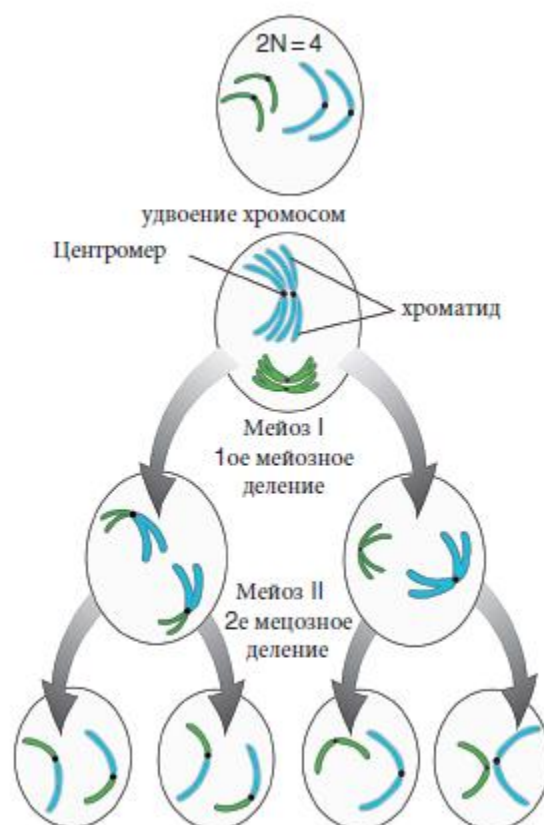


Рисунок 25-3. Мейоз. Два деления клеток, в результате чего получается четыре клетки с гаплоидным числом хромосом.

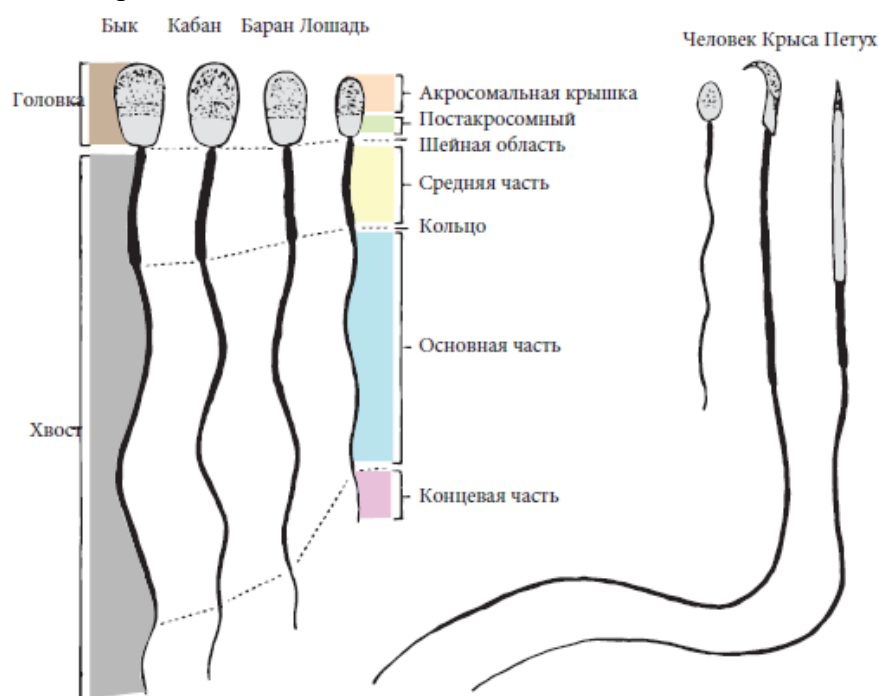


Рисунок 25-4. Сравнение сперматозоидов сельскохозяйственных животных и других позвоночных. Источник: Рис, 2015. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Морфология и сперматогенез сперматозоидов

При первом образовании сперматиды представляют собой неподвижные круглые клетки, в то время как полностью сформированные сперматозоиды подвижны и состоят из головы

и хвоста (Рисунок 25-4). Голова содержит ядро, в основном состоящее из конденсированного генетического материала (ДНК), и **акросому**, мембранный мешок, который находится непосредственно под плазматической мембраной на кончике головы и простирается вниз над ядром (Рисунок 25-5). Хвост имеет центральное ядро из микротрубочек и нитей, обеспечивающих подвижность. Средняя часть хвоста содержит плотное скопление митохондрий, которые обеспечивают энергией подвижность сперматозоидов.

Акросома, по сути, представляет собой мембранный мешок гидролитических ферментов, включая акрозин и гиалуронидазу. Некоторые из этих ферментов высвобождаются из акросомы во время оплодотворения и способствуют слиянию мужской и женской гамет. Высвобождение и воздействие этих ферментов во время оплодотворения называется **акросомной реакцией**.

Превращение круглой сперматиды в удлинённый сперматозоид с его акросомой, содержащей головку и хвост, требует изменения формы исходной сперматиды, синтеза и упаковки акросомных ферментов, организации микротрубочек и устранения избыточной цитоплазмы и клеточной мембраны. Суспендулярные клетки, в которых находятся развивающиеся сперматозоиды, помогают в некоторых из этих преобразований. Например, стентакулярные клетки фагоцитируют остаточные тела избыточной цитоплазмы и мембраны после выхода полностью сформированных сперматозоидов. Нарушения сперматогенеза иногда можно визуализировать с помощью микроскопической оценки морфологии сперматозоидов в эякуляте (Рисунок 25-6).



Рисунок 25-5. Сагиттальный разрез головки сперматозоида крупного рогатого скота, с указанием различных анатомических отделов. Источник: Hafez and Hafez, 2000. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Скорость и срок сперматогенеза

Время, необходимое для сперматогенеза (от сперматогония до полностью сформированных и высвобожденных сперматозоидов), отличается в зависимости от вида, но это вопрос от недель до месяцев, а не дней. У большинства сельскохозяйственных животных этот период составляет около 2 месяцев. В результате повреждение половых клеток, такого как высокая температура, может потребовать от 8 до 10 недель, прежде чем возобновится нормальное производство спермы. Ежедневное производство сперматозоидов оценивается как $4,4 \times 10^9$ у барана и 2×10^9 у быка. Восемь эякуляций быка в течение часа уменьшили количество спермы с 4,2 мл при первом заборе до 2,9 мл при восьмом заборе, а количество сперматозоидов, соответственно, сократилось с 1,7 миллиарда до 98 миллионов на миллилитр. Эти данные показывают, что нормальные животные производят достаточное количество сперматозоидов даже при частом использовании для разведения. Однако эти данные также предполагают, что несколько дней полового отдыха могут увеличить количество сперматозоидов у животных, количество которых ненормально низкое. Корреляция между суточной продуктивностью и размером яичек была обнаружена у нескольких видов. У животных, которые являются сезонными селекционерами, размер яичек и производство спермы увеличиваются в течение сезона размножения. В то время как самки могут быть полностью анэструсными в период отсутствия размножения, самцы часто все же производят некоторое количество спермы.

Эпидидимис

Полностью сформированные сперматозоиды, высвобожденные из семенных канальцев, проходят через сетчатые яички в придатки яичка. Эпидидимиты являются основными местами хранения сперматозоидов, и большая часть сперматозоидов содержится в хвосте каждого придатка яичка. Сперматозоиды, попадающие в головку придатка яичка из сетчатого яичка, неподвижны и неспособны к оплодотворению. Во время прохождения через придатки яичка сперматозоиды приобретают способность к подвижности и оплодотворению. Предполагается, что эти две характеристики тесно связаны, и большинство специалистов по оценке образцов спермы оценивают подвижность сперматозоидов в процентах. Функциональные изменения сперматозоидов, которые происходят во время их прохождения через придаток яичка, частично зависят от выделений придатка яичка и присутствия андрогенов (мужских половых стероидов, тестостерона и дигидротестостерона) в жидкости придатка яичка. Морфологические изменения (например, изменения в хроматине ядра и акросоме) также могут происходить во время прохождения через придаток яичка.

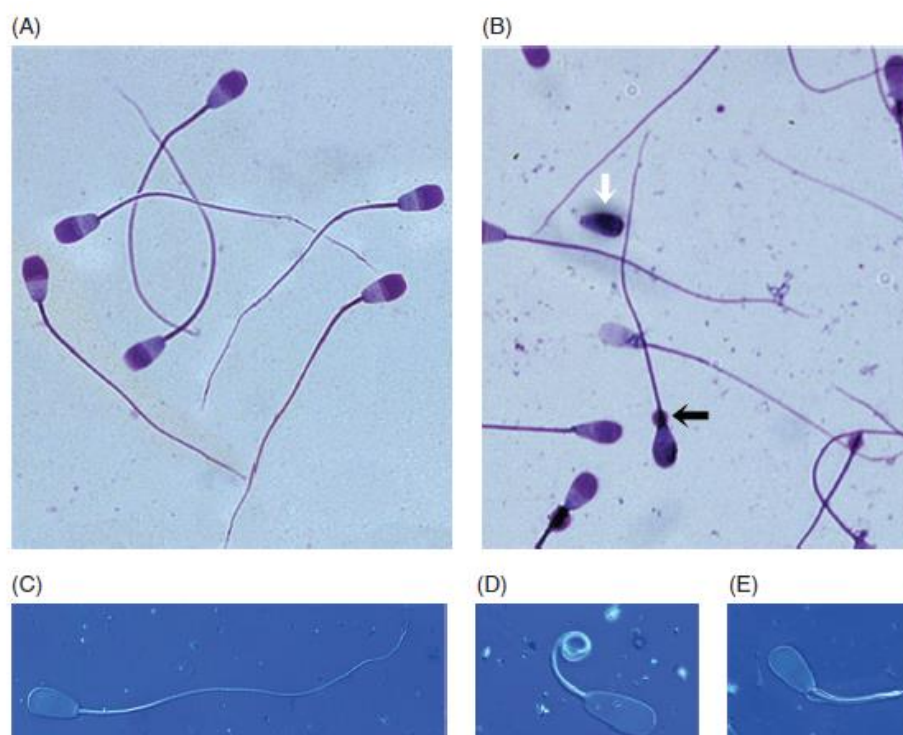


Рисунок 25-6. Микроскопическая оценка сперматозоидов крупного рогатого скота с помощью световой микроскопии. Обычно используется окраска нигрозин-эозин (А, В), хотя может использоваться дифференциальный интерференционный контраст (ДИК) (С, D, E). Нормальные сперматозоиды (А, С) и сперматозоиды с оторванными головками (В, белая стрелка), цитоплазматическими каплями (В, черная стрелка, E) или свернутыми средней частью и хвостом (D). Источник: изображения любезно предоставлены Библиотекой репродуктивных изображений (LORI: <https://lorimainsection.blogspot.ca/>)

Семя и его технология

Семя состоит из сперматозоидов, взвешенных в жидких выделениях дополнительных половых органов мужчин. Жидкая часть семенной жидкости (семенная плазма) действует как транспортная среда для сперматозоидов и содержит множество веществ, включая различные электролиты, фруктозу, лимонную кислоту и сорбит. Фруктоза (сахар) является потенциальным источником энергии для сперматозоидов.

Сперма собирается и оценивается в рамках протоколов оценки фертильности самцов, но ни одна характеристика спермы или сперматозоидов не считается идеальным золотым стандартом для прогнозирования фертильности данного образца спермы. Некоторые характеристики спермы, которые оцениваются и, как представляется, имеют некоторую корреляцию с потенциальной фертильностью, если рассматривать их вместе, включают: (1) концентрацию сперматозоидов на миллилитр спермы; (2) характеристики подвижности сперматозоидов; и (3) морфологическую форму сперматозоидов. Концентрация сперматозоидов на миллилитр и нормальные морфологические признаки отличаются у разных видов, и это следует учитывать при оценке спермы.

Сперма также собирается и используется для таких технологий разведения, как искусственное оплодотворение и *экстракорпоральное* оплодотворение (ЭКО). Один эякулят быка можно разделить на 500 доз для разведения, и при правильном обращении каждая порция с большой вероятностью приведет к зачатию. Сперму также можно заморозить и хранить годами. Разделение образца спермы на несколько доз для разведения и замораживание спермы для длительного хранения требует добавления криопротекторов для увеличения объема образца и защиты сперматозоидов во время

замораживания. Интересно, что характеристики и состав наиболее эффективных растворов отличаются в зависимости от образцов спермы от разных видов и даже внутри видов. Это говорит о том, что сперматозоиды разных видов имеют уникальные метаболические и/или структурные различия, и сперматозоиды каждого самца могут по-разному реагировать на криоконсервацию (замораживание). При этом сперматозоиды, выходящие из яичка, неподвижны и неспособны к оплодотворению, к тому времени, когда они достигают хвоста придатка яичка через 8-11 дней, они становятся способными к оплодотворению. Сбор сперматозоидов из хвоста придатка яичка после преждевременной смерти самца или при кастрации может быть эффективным средством сохранения генетики; большая часть сперматозоидов из придатка яичка криоконсервирована и используется для ЭКО.

Хотя эффективное использование семенных технологий для селекции выгодно производителям, необходимо также учитывать риск распространения генетических мутаций вместе с определенными желаемыми признаками. В популяционной генетике «эффект основателя» — это тип узкого места популяции, который может иметь опасные последствия в результате потери аллельной изменчивости в популяции. Например, от молочного быка Pawnee Farm Arlinda Chief («Chief») было получено 16 000 коров, которые были хорошими производителями молока. Эти коровы, в свою очередь, произвели на свет 500 000 внуков и более 2 миллионов правнуков. Фактически, гены Chief составляют 14% всей ДНК коров голштинской породы, и это приводит к распространенности летальной мутации гена Araf1. Когда мутировавший ген Chief распространился по породе, мутация осталась незамеченной; однако по мере того, как его генетика начала проявляться как у самок, так и у производителей, скорость потери эмбрионов (выкидышей) увеличилась. С тех пор ученые разработали методы, позволяющие определить, несут ли потенциальные племенные животные мутированный ген, и частота появления мутированного гена за последние годы снизилась с 8% до 2%. По оценкам, эта единственная мутация вызвала более 500 000 самопроизвольных аборт и стоила молочной промышленности более 420 миллионов долларов из-за потери беременности; Тем не менее, по оценкам экономистов, увеличение производства молока в результате генетики Chief привело к увеличению промышленного производства на 35 миллиардов долларов с 1960-х годов.

Гормоны мужской репродукции.

Эндокринная регуляция функции яичек.

Фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) и лютеинизирующий гормон (ЛГ) — это гликопротеиновые гормоны (см. Главу 13) аденогипофиза (передней доли гипофиза), которые являются основными эндокринными регуляторами функции яичек. Их общий эффект заключается в стимуляции функции яичек, поэтому оба считаются **гонадотропинами**. ФСГ способствует сперматогенезу, воздействуя на половые клетки в семенных канальцах и на стентакулярные клетки, которые поддерживают развитие сперматозоидов. ЛГ действует на интерстициальные клетки яичек, способствуя секреции андрогенов, в первую очередь **тестостерона**. Тестостерон, продуцируемый интерстициальными клетками, необходим для завершения сперматогенеза, поэтому для нормального сперматогенеза необходимы как ФСГ, так и ЛГ.

Единственный гормон гипоталамуса, **гонадотропин-рилизинг-гормон (ГнРГ)**, стимулирует высвобождение как ФСГ, так и ЛГ из гонадотропов аденогипофиза. Отрицательная реакция с гипоталамусом, регулирующая ГнРГ, обеспечивается тестостероном сыворотки, который вырабатывается интерстициальными клетками яичек при стимуляции ЛГ. Тестостерон также оказывает прямое воздействие на аденогипофиз, напрямую подавляя выброс ЛГ. При стимуляции ФСГ стентакулярные клетки

вырабатывают белковый гормон **ингибин**. Ингибин оказывает отрицательное влияние на аденогипофиз, подавляя дальнейшее высвобождение ФСГ.

У сельскохозяйственных животных регуляция секреции ГнРГ, ФСГ и ЛГ по принципу реакции такова, что сперматогенез поддерживается со скоростью, достаточной для размножения в течение всего года. Однако уровни ФСГ, ЛГ и тестостерона в плазме у некоторых видов действительно меняются в зависимости от сезона, и это связано с различиями в сексуальной активности. Например, уровни ФСГ, ЛГ и тестостерона самые высокие у баранов, в то время как дни становятся короче, и это связано с повышенной сексуальной активностью и повышенным поведением, связанным с доминированием самцов, особенно если в группе несколько самцов.

Тестостерон и его воздействия

Тестостерон — это стероидный гормон, который проникает в клетки-мишени и оказывает свое действие. В клетках-мишенях тестостерон превращается в **дигидротестостерон**, который связывается с внутриклеточными рецепторами. Помимо поддержки созревания сперматозоидов в семенниках, тестостерон способствует развитию и функционированию дополнительных половых органов у мужчин, вызывает развитие вторичных половых признаков и способствует сексуальному поведению мужчин.

Недостаток **либидо** (полового влечения) и неспособность производить потомство — два наиболее очевидных эффекта кастрации и связанного с этим недостатка тестостерона. Однако животные, кастрированные после достижения половой зрелости, могут продолжать демонстрировать мужское сексуальное поведение и некоторое время пытаться спариться, если у них был сексуальный опыт до кастрации. Если животное кастрировано до полового созревания, многие из мужских вторичных половых признаков не развиваются, и кастрированное животное склонно напоминать самку своего вида. Кроме того, добавочные половые железы не могут нормально развиваться, если кастрация происходит в раннем возрасте, а если кастрация происходит после половой зрелости, они регрессируют и становятся нефункциональными. Несмотря на то, что выработка тестостерона яичками необходима для нормального либидо, это не тестостерон, который напрямую влияет на нейроны в головном мозге, чтобы произвести нормальное либидо. В нейронах тестостерон превращается в эстрадиол, эстроген, и именно этот эстрадиол фактически стимулирует либидо у мужчин.

Анаболические стероиды (обсуждаемые далее), используемые для стимуляции роста, не могут быть преобразованы в эстрадиол и, следовательно, не повышают либидо. Анаболические стероиды — это синтетические соединения, используемые для увеличения чистого синтеза белка и увеличения массы скелетных мышц. Таким образом, анаболические стероиды похожи на эндогенные андрогены, такие как тестостерон, в том, что они могут способствовать развитию вторичных половых признаков и оказывать отрицательный эффект обратной связи на гипоталамо-аденогипофизарную ось. В результате этой отрицательной обратной связи производство эндогенного тестостерона и сперматогенез подавляются. Неясно, могут ли они вернуться к нормальному уровню, если животные будут получать анаболические стероиды в течение длительных периодов времени.

Эрекция и эякуляция

Эрекция полового члена — это нервный рефлекс, инициируемый соответствующей тактильной стимуляцией полового члена, визуальными стимулами или стимулами окружающей среды (например, самка в течке) или в результате приобретенного поведения. Например, эрекция может начаться, когда племенного жеребца приводят на участок размножения, но до того, как кобыла присутствует; это считается приобретенной

реакцией. Точно так же считается, что приобретенные реакции могут быть причиной отсутствия либидо у некоторых самцов, перенесших травму (например, жеребца, которого пинала кобыла) или которые связывают спаривание с каким-либо другим болезненным или неприятным событием. Независимо от типа полового члена (мышечно-кавернозный или фиброэластический) эрекция полового члена требует парасимпатической стимуляции и расширения сосудов полового члена. Сексуальная стимуляция приводит к выделению парасимпатическими нервами ацетилхолина, который, в свою очередь, стимулирует эндотелиальные клетки, выстилающие кровеносные сосуды полового члена на производство оксида азота (NO) из кислорода и L-аргинина. Оксид азота проникает в цитоплазму гладкомышечных клеток и связывается с гуанилилциклазой, в результате чего образуется 3'-5'-циклический гуанозинмонофосфат (цГМФ). Циклический ГМФ активирует протеинкиназу, снижает уровень внутриклеточного кальция и вызывает расслабление гладких мышц. В мышечно-кавернозном половом члене гладкие мышцы сосудов расслабляются, расширяются артерии полового члена, что приводит к сужению вен, заполнению синусов крови и увеличению диаметра и жесткости, ожидаемым при эрекции полового члена. В фиброэластическом половом члене гладкая мышца, которая расслабляется, является втягивающей мышцей полового члена, что приводит к расслаблению сигмовидного изгиба кишки и функциональное удлинение полового члена.

Перед эякуляцией сперматозоиды перемещаются из мест хранения в эпидидимиде через семявыносящий проток в уретру таза. Это движение называется выбросом и считается результатом сокращений гладких мышц стенки этих трубчатых структур. В тазовой уретре секрета дополнительных половых желез смешивается со сперматозоидами. Эякуляция смеси (спермы) через уретру полового члена связана с дополнительными сокращениями эпидидимидов и семявыносящего протока и дополнительными сокращениями мышц полового члена, окружающих уретру полового члена. Выброс и эякуляция — это вегетативные рефлексы, включающие как симпатический, так и парасимпатический отделы.

Анатомия репродуктивной системы самки

Яичники

Маточные трубы

Матка

Влагалище

Вестибюль и вульва

Кровоснабжение и нервная система самок

Половые пути

Цели обучения

- Дать определение и объясните значение терминов, выделенных **жирным курсивом** в этой главе.
- Объяснить две основные роли яичников. Яичники – это эндокринный или экзокринный орган или относятся к обоим типам?
- Описать путь, по которому сперматозоиды должны пройти, чтобы добраться до яйцеклетки для оплодотворения.
- Проиллюстрировать анатомические структуры, которые составляют женский репродуктивный тракт и их отношение друг к другу.
- Объяснить функциональное значение трех слоев матки - эндометрий, миометрий и мезометрий.
- Описать перитонеальные и нервно-сосудистые структуры, которые временно приостанавливают и поддерживают женский репродуктивный тракт. Как эти структуры связаны друг с другом?

Репродуктивный тракт самки млекопитающих производит женскую гамету (**яйцеклетка**, мн. **яйцеклетки**), доставляет ее на место, где она может оплодотворяться с мужской гаметой (сперматозоидом), обеспечивает среду для развития и роста эмбриона, и выводит плод, когда он способен выжить вне материнского тела. Женские органы размножения включают два **яичника**, две **маточные трубы** (также называемые **яйцеводами**), **матку**, влагалище и вульву (Рисунок 26-1). Яйцеклетка выходит из яичника и попадает в открытый конец маточной трубы. Оплодотворение обычно происходит в маточной трубе во время прохождения яйцеклетки от яичника к матке. В пределах матки, оплодотворенная яйцеклетка, теперь **зигота**, развивается в **эмбрион**, а затем в **плод** и окончательно выходит из матки через влагалище и вульву как новорожденный (**неонат**). В таблице 26-1 сравнивается анатомия половых путей взрослых небеременных сельскохозяйственных животных.

Яичники

Яичники, как и семенники у самцов, первичные органы воспроизводства самок. Яичники – это как эндокринные, так и цитогенные (продуцирующие клетки), поскольку они производят гормоны, которые высвобождаются напрямую в кровоток и яйцеклетки, которые высвобождаются с поверхности яичника во время **овуляции** (см. главу 27).

Яичники – это обычно парные железы, которые обычно находятся в поясничной области брюшной полости, на небольшом расстоянии каудальнее почек. Как и все органы брюшной полости, яичники покрыты брюшиной. Они подвешены к стенке корпуса на отражении этой серозной оболочки, или **мезовариум**, самая черепная часть перитонеальных вложений женских половых путей.

У большинства видов животных яичники имеют несколько яйцевидную форму (Рисунок 26-2). Однако яичники кобылы имеют бобовидную форму по причине определенной **овуляционной ямки**, или углубления на прикрепленной границе яичника.

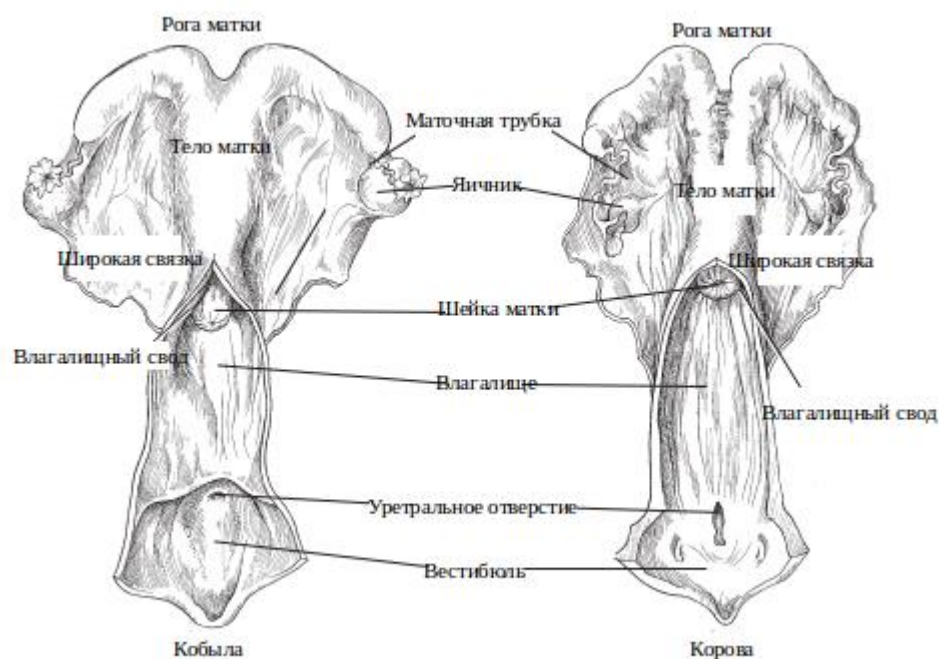


Рисунок 26-1. Анатомия женских половых путей.

Таблица 26-1. Сравнительная анатомия репродуктивного тракта у взрослых небеременных самок

Орган	Животное			
	Корова	Овца	Свинья	Кобыла
Маточная труба	25	15-19	15-30	20-30
Матка				
Тип	Двудольный ²	Двудольный	Двурогий ³	Двудольный
Рожки ¹	35-40	10-12	40-65	15-25
Тело ¹	2-4	1-2	5	15-20
Эндометрий	70-120 карункулов	88-96 карункулов	Незначительные продольные	Заметные продольные
Шейка матки				
Просвет	2-5 кольцевых	Кольцевые зазоры	В виде штопора	
Открытие матки	Маленькое и выступающее	Маленькое и выступающее	Слабовыступающее	Четковистое
Влагалище	25-30	10-14	10-15	20-35
Вестибуль	10-12	2,5-3	6-8	10-12

- 1-Длина в сантиметрах.
- 2- Тело разделено на две части.
- 3- В матке преобладают два рожка.

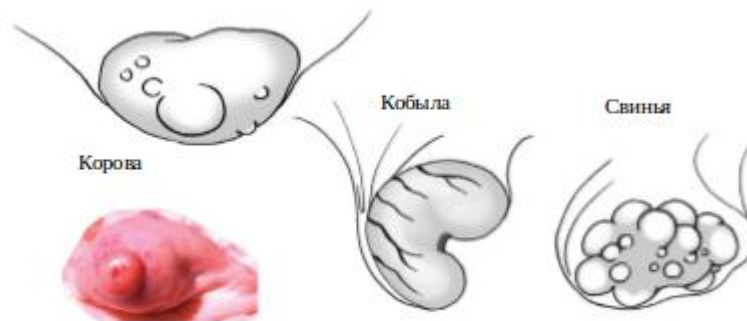


Рисунок 26-2. Схематические изображения яичников кобылы, коровы и свиноматки. Обратите внимание на овуляционную ямку яичника кобылы. Общий образ - это яичник крупного рогатого скота с очевидной короной желтого тела. *Источник:* полное изображение любезно предоставлено Библиотекой репродуктивных изображений (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Яичники свиноматки обычно выглядят дольчатыми из-за многочисленных развивающихся яйцеклеток; свинья - это единственное обыкновенное сельскохозяйственное животное, которое производит помет, и не один или два потомка за одну беременность. При пальпации через стенку прямой кишки, яичник кажется твердым из-за большого количества соединительной ткани, которая составляет строму железы. Нормальный размер яичника значительно варьируется от вида к виду, и даже в пределах определенного вида есть некоторые вариации. Например, яичник кобылы может быть меньше 2,5 см в диаметре, когда есть неразвивающиеся яйцеклетки или может достигать 10 см в присутствии большого количества развивающихся яйцеклеток.

Яичник заключен в плотное соединение-капсула живой ткани, или *белочную оболочку*. (Рисунок 26-3).

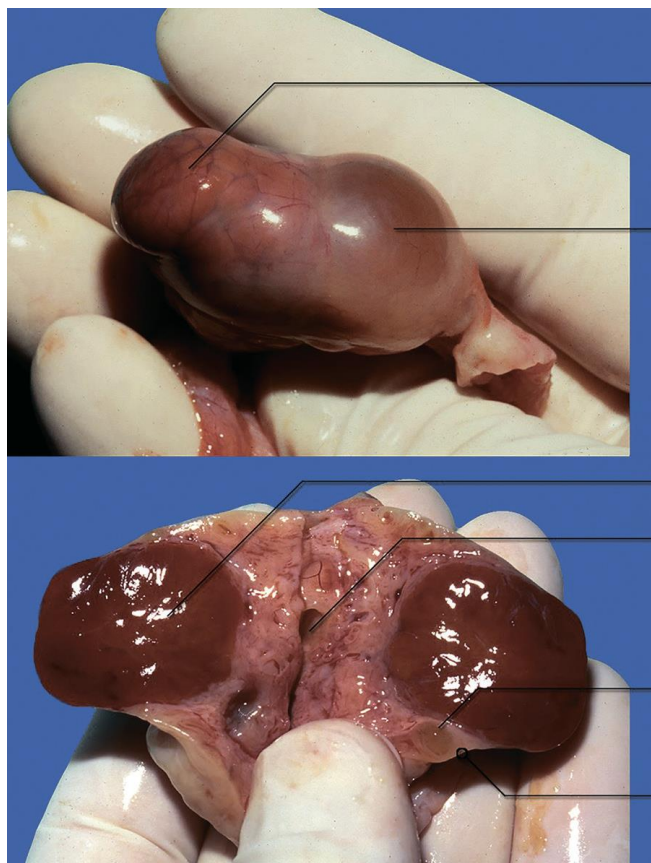


Рисунок 26-3. Яичник крупного рогатого скота (сверху неповрежденный, разрезанный раздел ниже) демонстрирует желтое тело и фолликулы. Белочная оболочка яичника крупного рогатого скота (f) тонкая, что позволяет «макушке» (a) желтого тела(c) выпирать по поверхности и пальпироваться в прямой кишке. Один большой фолликул четко видимый (b), но опущен (d) в разрезе. А небольшой фолликул также виден на разрезе (e). Источник: изображения предоставлены Библиотекой репродуктивных изображений (LORI: <https://lorimainsection.blogspot.ca/>).

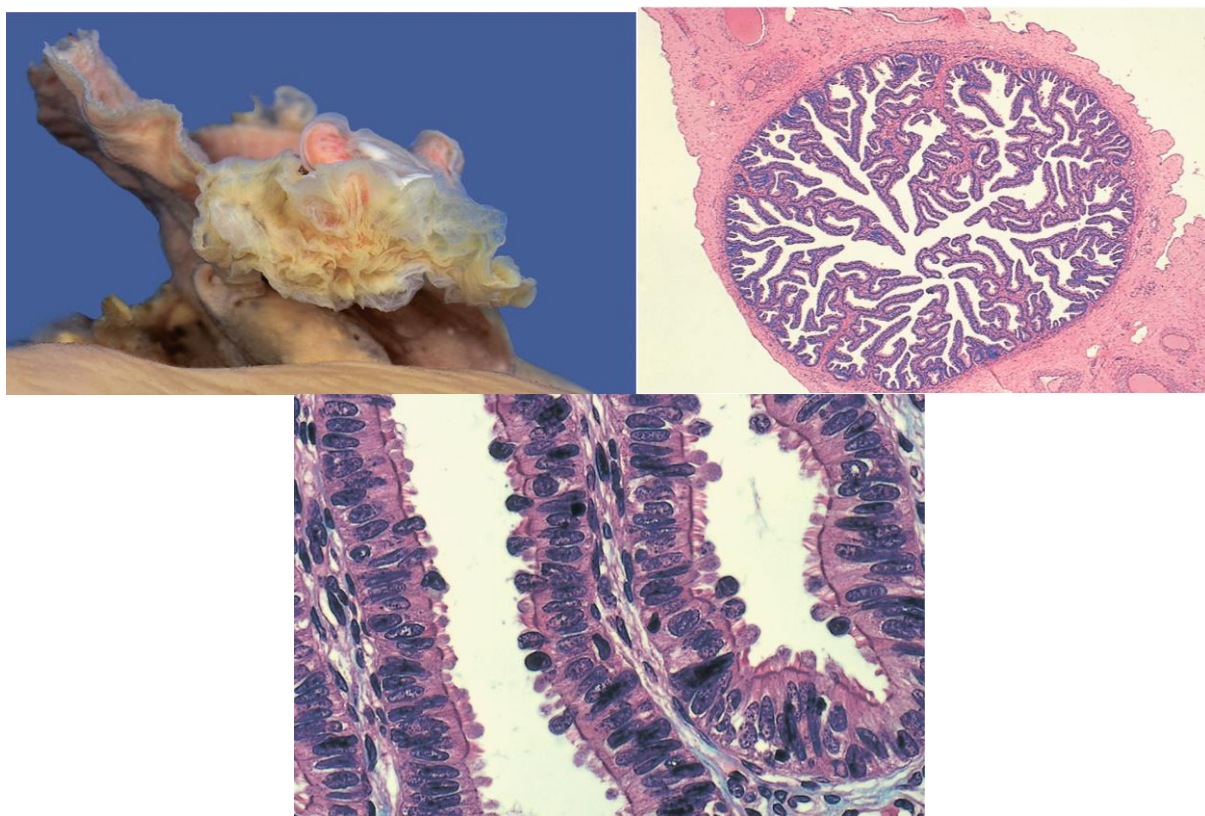


Рисунок 26-4. Маточная трубка. (А) Коровья воронка, подвешенная в воде, демонстрирующая сложность фимбрий. (В) Маломощная микрофотография воронки крупного рогатого скота: обратите внимание на сложную складку эпителия. (С) Микрофотография высшей мощности, показывающая простой реснитчатый столбчатый эпителий маточной трубки. Поверхность слизистой оболочки характеризуется обильным секреторным продуктом. Источник: изображение (А) любезно предоставлено Библиотекой репродуктивных изображений (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>; изображения (В) и (С) Vacha and Vacha , 2012. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Мозговое вещество, или центральная часть яичника - наиболее сосудистая часть, в то время как **кора** или внешняя часть состоит в основном из плотной соединительной ткани неправильной формы, с вкраплениями фолликулов (развивающихся яйцеклеток);(см. Рисунок 27-1) и **интерстициальных клеток**, которые имеют эндокринную функцию.

Маточные трубы

Маточные трубы (также называемые **яйцеводами**)- это парные извитые трубки, которые проводят яйцеклетку от каждого яичника к соответствующему рожку матки (Рисунок 26-1) и являются местом оплодотворения яйцеклеток сперматозоидом. Часть маточной трубы прилегает к яичнику, **инфундибулум**, и представляет собой тонкостенную воронкообразную конструкцию с очень сложной серией фимбрий на отверстии (Рисунок 26-4А). Воронку часто называют «перчаткой ловца», и она принимает активное участие в овуляции, по крайней мере, частично или полностью закрывая яичник и направляя яйцеклетку в маточную трубу.

Выстилка маточной трубы – это очень сильно складчатая слизистая оболочка в основном с простым столбчатым реснитчатым эпителием (Рисунок 26-4Б). Во время течки

(период сексуальной восприимчивости) клетки без ресничек становятся активно секреторными. Остальные части стенки маточной трубы включают соединительнотканый подслизистый и мышечный слой гладкой мускулатуры.

Как реснички, так и мышцы функционируют в движении яйцеклеток и, возможно, в движении сперматозоидов. Маточная труба, как и весь генитальный тракт, наружно обложена брюшиной, которая отражается от органа в виде подвешивающейся брыжейки. Часть поддерживающая маточную трубу - это *мезосальпинкс*.

Матка

Матка домашних млекопитающих состоит из *тела, шейки матки* (шеи) и двух *рожков* (Рисунок 26-1). Относительные пропорции каждого вида значительно различаются в зависимости от вида, как и форма и расположение рожков (Рисунок 26-5 и 26-6).

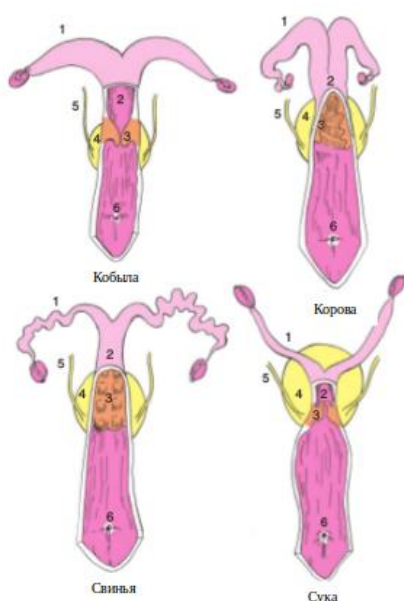


Рисунок 26-5. Сравнительная форма маток животных. Для сравнения представлена собака(сука). 1 - рог матки; 2 - тело матки; 3, шейка матки; 4 - мочевой пузырь; 5 - мочеточник; 6, клитор. Источник: Рис, 2015. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.

Относительно размеров рожков, размер матки самый большой у кобылы, менее обширен у жвачных и мелкий у свиноматки. Внешне корпус матки коровы кажется больше, чем на самом деле, потому что хвостовые части рожков связаны *межкорневой связкой*, которая немного скрывает их индивидуальную природу.

Как и большинство других полых внутренних органов, стенка матки состоит из слизистой оболочки, промежуточного слоя гладких мышц, и внешнего серозного слоя брюшины. Матка подвешена с двух сторон к стенке тела *мезометрием*. Мезометрий непрерывен с теменной брюшиной брюшной полости и делает при этом половые органы забрюшинными. Брюшина, связанная с женским репродуктивным трактом, мезометрий (матка), мезосальпинкс (маточная труба) и мезовариум (яичник) - все вместе составляют *широкую связку*. У крупных животных местоположение матки и яичников, находящихся сразу вентрально к нисходящей ободочной кишке, делает их податливыми к пальпации через прямую кишку. Слизистая оболочка матки, или *эндометрий* - это железистая ткань,

которая различается по толщине и сосудистости при гормональных изменениях яичников и при беременности (Рисунок 26-7, см. главу 27).

Эпителиальное покрытие слизистой мембраны кобылы относится к простому столбчатому типу, но эпителий свиноматок и жвачных животных многослойный столбчатый.

Маточные железы – это простые разветвленные трубчатые железы, которые проявляют значительную намотку. Эти железы особенно активны в период течки и беременности, во время которой они производят жидкость, в просторечии известную как **маточное молоко**.

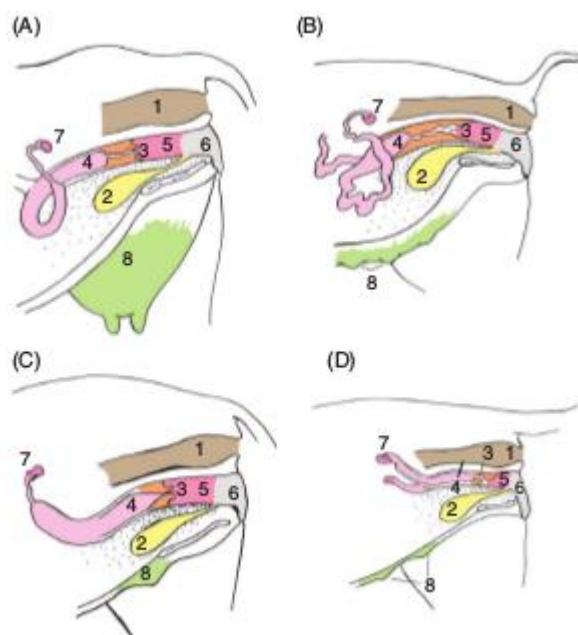


Рисунок 26-6. Сравнительная анатомия женских половых путей. (Корова. (B) Свинья. (C) Кобыла. (D) Сука. Боковой вид. 1, прямая кишка; 2, мочевого пузыря; 3, шейка матки; 4 - матка; 5 - влагалище; 6, вестибюль; 7 - яичник; 8, молочная железа. Сука снова предоставлена для сравнения. Источник: адаптировано из Reese, 2015. Воспроизведено с разрешения John Wiley & Sons, Inc.



Рисунок 26-7. Часть в разрезе репродуктивного тракта крупного рогатого скота. Тело матки относительно короткое, по сравнению с рожками матки у коровы. Источник: изображение любезно предоставлено Библиотекой репродуктивных изображений. (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Эти железы разбросаны по всему эндометрию матки, кроме жвачных животных, у которых карункулы неглангулярны.

Карункулы – это грибовидные выступы с внутренней поверхности матки жвачных животных; они предоставляют собой место прикрепления плодных оболочек (Рисунок 26-7, см. Глава 28).

Шейка матки выступает вперед во влагалище. Шейка матки — это по весу тяжелый, гладкомышечный сфинктер, который плотно закрыт, за исключением периода течки и родов. Во время течки шейка матки немного расслабляется, позволяя сперматозоидам проникать в матку. У жвачных животных и в некоторой степени у свиноматок внутренняя поверхность шейки матки устроена в серии круглых гребней или колец, которые иногда называют **кольцевыми зазорами** (Рисунок 26-8). Шейка кобылы относительно гладкая и заметно выступает во влагалище, что окружает шейку матки глубоким **вагинальным сводом**.

Мышечная оболочка - это мышечная часть стенки матки, обычно называется **миометрием**. Он состоит из толстого внутреннего кругового слоя гладких мышц и более тонкого внешнего продольного слоя гладкой мышцы, разделенной сосудистым слоем. Во время беременности количество мышц в стенке матки резко увеличивается, как по размеру клеток (гипертрофия), так и по их числу (гиперплазия).

Влагалище

Влагалище - это часть воспроизводимого тазового тракта, расположенного в тазовом канале между маткой краниально и вульвой - каудально (Рисунок 26-1 и 26-5). Влагалище является родовым каналом для доставки плода при родах и оболочкой (вагина на латыни означает оболочку) для полового члена самца во время совокупления (акт размножения или службы, как это обычно называют у животных в животноводстве). Слизистая оболочка влагалища - это многослойный плоский эпителий без желез кроме коровы, у которой есть слизистые клетки в черепной части влагалища, прилегающие к шейке матки. Субмикроза - рыхлая, а мышечные слои состоят из внутреннего кругового и наружного продольного слоя гладкой мускулатуры. Париетальная брюшина располагается только на черепной части влагалища, где она находится в брюшной полости. Каудальная часть влагалища, проходящая через тазовый канал, покрыта тазовой фасцией (соединительной тканью).

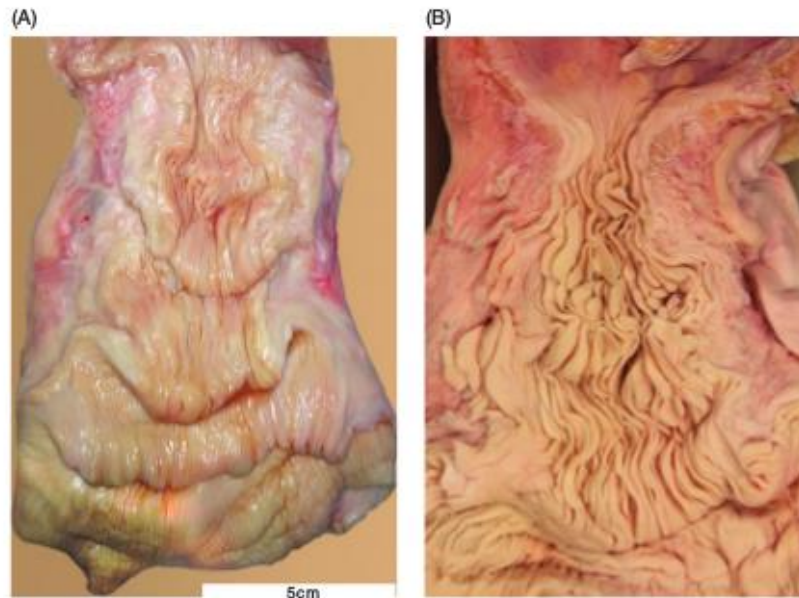


Рисунок 26-8. Шейка матки крупного рогатого скота. (А) Типичный вид шейки матки, открытой, чтобы продемонстрировать встречно-гребенчатые поперечные складки между влагалищем и маткой. (В) Тот же образец, погруженный в воду, демонстрирующий сложность продольных складок слизистой шейки матки. Источник: изображения любезно предоставлены Библиотекой репродукции. Изображения (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Вентрально черепное влагалище и матка - это мочевого пузырь, который также можно пальпировать через прямую кишку. Уретра обычно должна опорожняться в вестибюль и должна быть освобожденной от вульвы. У самок с плохой конформацией может быть скопление мочи во влагалище, а иногда и в матке, что приводит к снижению фертильности.

Вестибюль и вульва

Вестибюль - это часть репродуктивного тракта между влагалищем и наружными половыми органами. Переход между влагалищем и вестибюлем разграничен наружным отверстием уретры и, следовательно, вестибюль функционально общий как для мочевыводящих, так и для репродуктивных путей. Вульва свиней и крупного рогатого скота имеет **субуретральный дивертикул**, или короткий слепой крестец вентрально от отверстия уретры. Слизистая оболочка вестибюля характеризуется обильными слизистыми железами.

Вульва - это наружные гениталии самки (Рисунок 26-9). Она включает в себя правые и левые **половые губы**, которые соединяются в средней линии **дорсально и вентрально на спинной и вентральной спайках** соответственно. Вентральная спайка обычно несколько отвисает и скрывает клитор, или структуру эректильной ткани, которая имеет то же эмбриональное происхождение, что и пенис у самцов. Как и пенис, клитор состоит из двух голеней, или корней, тела и головки.; только головка видна снаружи. Клитор покрыт многослойным плоским эпителием и хорошо снабжен чувствительными нервными окончаниями.

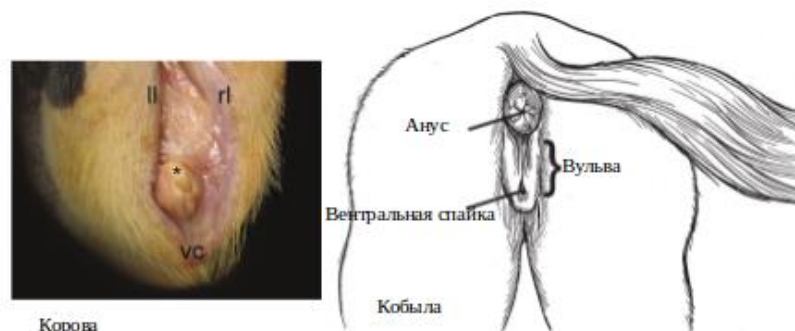


Рисунок 26-9. Наружные гениталии коровы и кобылы. Шейка (*) коровы явно видна рядом с вентральной комиссурой(vc). Левая и правая половые губы (lr, ll) - каудальные границы вестибуля. Как показано на схематическом рисунке кобылы, вульва расположена вентрально от ануса, и обе плотно покрыты хвостом. Источник: полное изображение любезно предоставлено Библиотекой репродуктивных изображений (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Кобылы или коровы с плохой конформацией вульвы часто имеют пониженную репродуктивную способность. Половые губы вульвы, которые близки к вертикальному положению и плотно прилегают, являются идеальными, но с возрастом или из-за потери состояния тела может произойти потеря этой оппозиции и/или наклону черепа к вульве, в результате чего фекальный материал или воздух попадают в вестибуль и влагалище.

Процедура Кэслика (названа в честь доктора Эдварда Кэслика, который первым описал процедуру в 1937 г.), - это хирургическое наложение дорсальной части половых губ вульвы, чтобы предотвратить попадание инородного материала при входе в вестибуль, позволяя при этом кобыле или корове вывести мочу. У беременной самки запечатанные половые губы должны быть отделены до родов, иначе может возникнуть сильная дистоция или разрыв вульвы и промежности.

Кровоснабжение и нервное питание женского репродуктивного тракта

Кровоснабжение женского репродуктивного тракта проходит с высоким уровнем анастомозы и все названные сосуды - двусторонние. Краниально **яичниковая артерия** отходит от каудальной аорты к почечным артериям и снабжает яичник, а также и маточную ветвь, которая снабжает ипсилатеральную маточную трубу и краниальную часть маточного рожка. Главное кровоснабжение тела матки и рожков — это **маточная артерия** (бывшая средняя маточная артерия), которая происходит от **вагинальной артерии**. Все нервно-сосудистые структуры, связанные с женскими половыми путями четко наблюдаются внутри брюшных структур, так что маточная артерия находится в мезометрии и является анастомозом влагалищных и яичниковых артерий.

Маточная артерия - это главное кровоснабжение матки в области развивающегося плода; следовательно, она значительно увеличивается по мере развития беременности и несколько её ветвей могут быть легко обнаружены. Один из признаков беременности у крупного рогатого скота - это ощутимая вибрация этой артерии (называемой фремитусом), которая может быть обнаружена при ректальном исследовании.

Хвостовая часть матки, шейка матки и прилегающие части влагалища получают кровь из ветвей влагалищной артерии, которая является ответвлением **внутренней половой артерии**. Более дистальные ветви внутренней половой артерии также снабжают хвостовое влагалище, вульву и анус. Внутренняя половая артерия берет свое начало от **внутренней подвздошной артерии**. Только у кобылы маточная артерия возникает непосредственно из **наружной подвздошной артерии**; часть внутренней половой артерии, которая является влагалищной артерией, снабжает влагалище, мочевыводящие

пути мочевого пузыря, уретру и хвостовое тело матки, но она не анастомозирует с яичниковой артерией.

Венозный дренаж женских половых путей осуществляется через вены, которые являются спутниками артерий и которые в конечном итоге стекают в каудальную полую вену. У жвачных животных верхняя артерия и маточная вена проходят близко друг к другу, обеспечивая веноартериальный путь для химических разносчиков из матки, чтобы достичь яичника на той же стороне. Эта связь лежит в основе некоторых физиологических явлений размножения жвачных животных (см. Глава 27). Симпатическая вегетативная иннервация к женскому репродуктивному тракту поступает из каудального брыжеечного ганглия через *гипогастральные нервы*. Парасимпатические волокна возникают из крестцовых сегментов спинного мозга и направляются к репродуктивным органам в *тазовых нервах*. *Пудендальные* и *промежностные нервы*, соматические нервы из крестцовых сегментов спинного мозга, обеспечивают моторную и сенсорную иннервацию наружных половых органов соответственно.

Яичниковый и эстральный циклы

Оогенез

- Вторичные фолликулы
- Гормоны и развитие фолликулов

Овуляция

- Всплеск лютеинизирующего гормона
- Спонтанные и рефлекторные овуляторы
- Сезонный переход

Желтое Тело

Фазы эстрального цикла

- Проэструс
- Течка
- Метэструс
- Диэструс и Анэструс
- Половая зрелость

Особенности отдельных Эстральных циклов

- Кобыла
- Корова
- Овца
- Свинья

Цели обучения

- Определить и объяснить значение выделенных **жирным курсивом** терминов в этой главе.
- Описать роль фолликулостимулирующего гормона и лютеинизирующего гормона в двухклеточном механизме развития фолликулов.
- Объяснить роль эстрогена в инициации всплеска лютеинизирующего гормона и овуляции. Чем он отличается во время сезонного перехода или в рефлекторных овуляторах?
- Проиллюстрировать фазы эстрального цикла, включая первичные эндокринные события и структуры яичников. Описать происхождение, гибель и эндокринологию желтого тела.
- Рассмотреть особенности эстральных циклов кобылы, коровы, овцы и свиньи.
- Сравнить и противопоставить, как образование гамет и фазы мейоза различаются у самцов и самок.

Яичники являются источником зрелых женских гамет (**яйцеклеток**) и гормонов, необходимых для размножения. **Оогенез** - это образование яйцеклеток. **Эструс (течка)** – это период сексуальной восприимчивости у самки. **Эстральный цикл** - это интервал от начала одного эструса до начала следующего.

Животные, которые имеют только один цикл эструса в год, называются **моноэстроными** животными, в то время как те, которые имеют несколько циклов эструса в год, являются **полиэстроными**. Многие животные имеют последовательные периоды течки, если беременность не установлена и не поддерживается. Сроки этих периодов часто бывают разными, определяется сезонными изменениями длины дня, поэтому эти животные являются **сезонно полиэстровыми**. Относительно длительный

период бездействия у сезонно полиэстрогенных животных называется анэструсом и является частью полового цикла.

Оогенез

У плода первичные **примордиальные клетки** мигрируют из желточного мешка в развивающиеся яичники, где один слой **фолликулярных клеток** окружает зародышевую клетку, предназначенную стать яйцеклеткой. Центральная зародышевая клетка (ныне называемая **оогонием**) увеличивается и начинается мейоз. (Напомним, что мейоз влечет за собой два клеточных деления, во время которых диплоидное число хромосом уменьшается наполовину до гаплоидного числа.) Оогоний не завершает мейоз; он останавливается в первой профазе перед первым делением. На этой стадии развивающаяся яйцеклетка представляет собой **первичный ооцит**, а сочетание первичного ооцита и окружающего его кубовидного фолликулярного слоя (гранулезной клетки) является первичным фолликулом (Рисунок 27-1). При рождении яичники большинства домашних видов содержат сотни тысяч **первичных фолликулов**, ожидающих продолжения своего развития. Причина, которая определяет, какой из тысяч первичных фолликулов будет выбран для дальнейшего развития во время конкретного эстрального цикла, неизвестна. В резком контрасте со сперматогенезом, который производит четыре сперматозоида из каждой первичной зародышевой клетки, созревание первичной яйцеклетки приводит только к одной зрелой яйцеклетке, а оставшийся генетический материал экструдируется в виде рудиментарных клеток, называемых **полярными телами**.

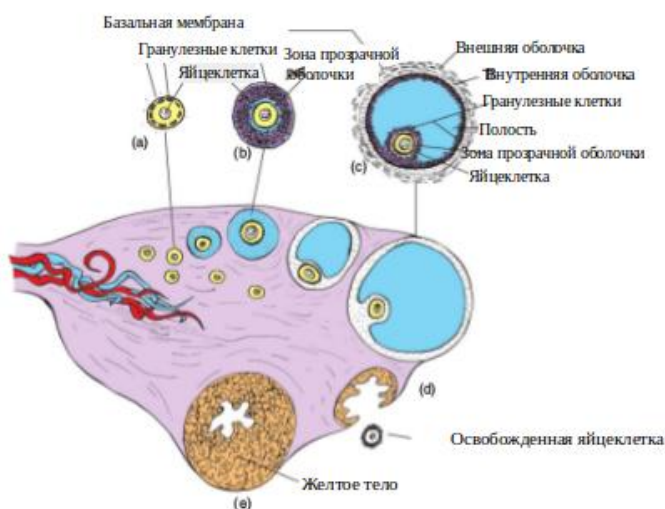


Рисунок 27-1. Сагиттальный разрез яичника, показывающий происхождение, рост и овуляцию фолликула и желтого тела, развивающегося на месте овулировавшего фолликула. а. первичный фолликул; б. растущий фолликул; в. Граафовый пузырь или третичный фолликул; г. овуляция; д. желтое тело. Источник: Перепечатано с разрешения Wiley Blackwell, Reese W.O. Физиология домашних животных Дюка. 13-е изд. 2015 г.

У большинства животных первое из двух мейотических делений является полным, что приводит к образованию первого полярного тела до или сразу после **овуляции** (выделения яйцеклетки из фолликула). Формирование второго полярного тела произойдет только после оплодотворения (см. Главу 28).

Вторичные фолликулы

У всех животных множественные первичные фолликулы обычно начинают дальнейшее развитие в течение одного эстрального цикла. У **одножильных животных** (животных, не несущих пометов и обычно имеющих только одно потомство за одну беременность, таких как кобыла и корова) один фолликул обычно развивается быстрее, чем другие, и только одна яйцеклетка высвобождается при овуляции. Остальные развивающиеся фолликулы регрессируют и образуют **атретические фолликулы**. **Многожильные животные**, такие как плотоядные и свиньи, которые обычно производят два или более потомства за одну беременность, как правило, имеют несколько фолликулов, которые развиваются и овулируют примерно в одно и то же время. Все яйцеклетки могут появляться из одного яичника, или некоторые из них могут появляться из каждого яичника. Дальнейшее развитие первичных фолликулов включает увеличение яйцеклетки и репликацию окружающих фолликулярных клеток. Реплицирующиеся фолликулярные клетки становятся толщиной в несколько слоев, и эта окружающая группа клеток представляет собой **гранулезу**. Гранулезные клетки выделяют гликопротеины, которые сшиваются, образуя защитную оболочку, **зону прозрачной оболочки**, вокруг яйцеклетки. (Рисунок 27-1 и 27-2). Цитоплазматические процессы гранулезных клеток проникают в зону, чтобы обеспечить связь и обмен между ними и яйцеклеткой. Начальное развитие до этого момента не зависит от гормональной стимуляции гонадотропинами (фолликулостимулирующим гормоном (ФСГ) и лютеинизирующим гормоном (ЛГ)). Развивающийся фолликул называется **вторичным фолликулом**, когда яйцеклетка увеличилась и окружена развивающейся гранулезой. **Оболочка**, состоящая из слоев стромальных клеток, непосредственно окружающих гранулезу, также впервые развивается поздно во время стадии вторичного фолликула.

Гормоны и развитие фолликулов

Гонадотропин-рилизинг гормон (ГнРГ) высвобождается из гипоталамуса, чтобы стимулировать высвобождение как ФСГ, так и ЛГ из гонадотропных клеток аденогипофиза. Высвобождение ГнРГ может быть модулировано стероидными (эстрадиол и прогестерон) и пептидными (ингибин) гормонами из яичника, но его базальное высвобождение определяется нейронными входами в гипоталамус. Базальное высвобождение ГнРГ является пульсирующим, поскольку этот тип высвобождения наблюдается даже у животных, у которых были удалены гонады. Пульсирующая природа физиологически важна, потому что непрерывные инфузии ГнРГ не приводят к непрерывному высвобождению ФСГ и ЛГ. Гранулеза и оболочка вторичных фолликулов развивают клеточные рецепторы для ФСГ и ЛГ соответственно и становятся чувствительными к этим гормонам (Рисунок 27-5). С этой точки зрения скоординированные эффекты ФСГ и ЛГ необходимы для нормального фолликулярного развития. Под влиянием ЛГ фолликулярные клетки пролиферируют и продуцируют андрогены (андростендион и тестостерон), которые диффундируют в гранулезу. ФСГ способствует дальнейшей пролиферации гранулезных клеток, выработке клеточных ферментов, необходимых для превращения андрогенов в эстрогены (эстрадиол), и секреции ряда других паракринных агентов, необходимых для развития фолликулов. Клеточные выделения накапливаются среди гранулезных клеток, и в конечном итоге можно определить заполненную жидкостью полость (**антральный отдел**). Развивающиеся фолликулы - это **третичные фолликулы** (также известные как везикулярные или Граафовы пузырьки) при наличии антрального отдела можно выделить среди гранулезных клеток (Рисунок 27-1 и 27-3). Третичные фолликулы, окружающие оболочку, имеют два слоя-наружный и внутренний (Рисунок 27-1). Внутренний слой сильно васкулярен и содержит фолликулярные клетки с клеточными характеристиками стероидных продуцирующих клеток. Внешняя оболочка в основном состоит из соединительной ткани.

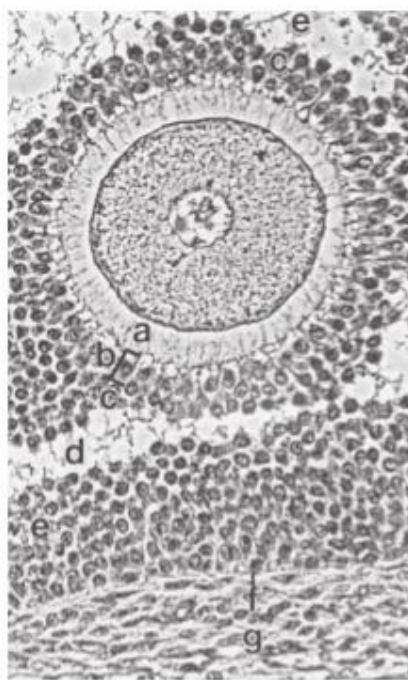


Рисунок 27-2. Бычья яйцеклетка незадолго до овуляции. Яйцеклетка непосредственно окружена прозрачной мембраной (а). Гранулезные клетки, непосредственно примыкающие к зоне, можно различить как лучистый венец (corona radiata) (b) и яйцевой бугорок (cumulus oophorus) (c). Холмик, как представлено, отделился от гранулезной мембраны (е). Базальная мембрана фолликула (f) и внутренняя оболочка (theca interna) (g) также видны. Источник: Dellmann and Eurell, 1998. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Эстроген, продуцируемый клетками гранулезы, действует как паракринный агент на развивающийся фолликул, а также входит в системный кровоток, чтобы воздействовать на другие участки тела (Рисунок 27-4 27-5). Локально, эстроген действует на клетки гранулезы, чтобы увеличить ФСГ и ЛГ рецепторы, и вместе с этими гонадотропинами, он способствует дальнейшей репликации гранулезных клеток, росту и секреции. Общий эффект заключается в том, что локально выработанные эстрогены способствуют развитию фолликула, из которого они производятся. Это характеризуется как локальный положительный эффект обратной связи эстрогенов. Этот положительный эффект обратной связи является одним из факторов в процессе отбора, который определяет какие из развивающихся фолликулов в конечном итоге будут производить яйцеклетку и овуляцию. Вторым фактором является то, что циркулирующие эстрогены оказывают отрицательный эффект обратной связи на секрецию ФСГ из аденогипофиза. Снижение уровня ФСГ в этот период способствует атрезии более медленно развивающихся фолликулов. Процесс отбора также включает в себя другой фолликулярный гормон, ингибин, обсуждаемый позже. Эстрогены из развивающихся фолликулов также необходимы для подготовки фолликулов и гипоталамо–аденогипофизарной оси к овуляции. Внутри яичника эстрогены стимулируют увеличение рецепторов ЛГ в клетках оболочки, чтобы эти клетки увеличивали выработку андрогенов и соответствующим образом реагировали на ЛГ во время овуляции.

Циркулирующие эстрогены являются эндокринным сигналом созревающегося фолликула, готового к овуляции, и поэтому способствуют увеличению высвобождения ГнРГ из гипоталамуса, увеличению рецепторов ГнРГ на гонадотропных клетках и синтезу ЛГ в аденогипофизе. Именно положительная обратная связь эстрогена обуславливает

гипоталамо–аденогипофизарную ось так, что кратковременное, но очень большое высвобождение ЛГ (называемое **всплеском ЛГ**), необходимое для овуляции, могло быть достигнуто (Рисунок 27-4)

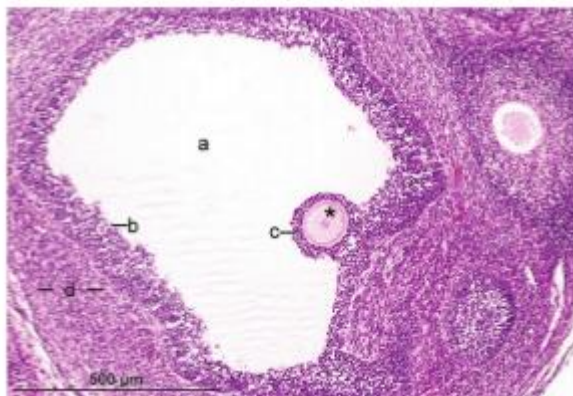


Рисунок 27-3. Третичный фолликул из яичника 1-месячной телки. Антральный отдел (а) фолликула окружен слоем гранулезных клеток, мембрана гранулезна (membrana granulosa) (b). Вокруг самого ооцита (*) виден яйцевой бугорок (cumulus oophorus) (c). Оболочка стромальных клеток, оболочка фолликулы (d), сформировалась вокруг фолликула и имеет внутренний сосудистый слой (внутренняя оболочка) и внешний соединительнотканый слой (внешняя оболочка), который трудно увидеть при таком увеличении. Источник: изображение любезно предоставлено библиотекой репродукционных изображений (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

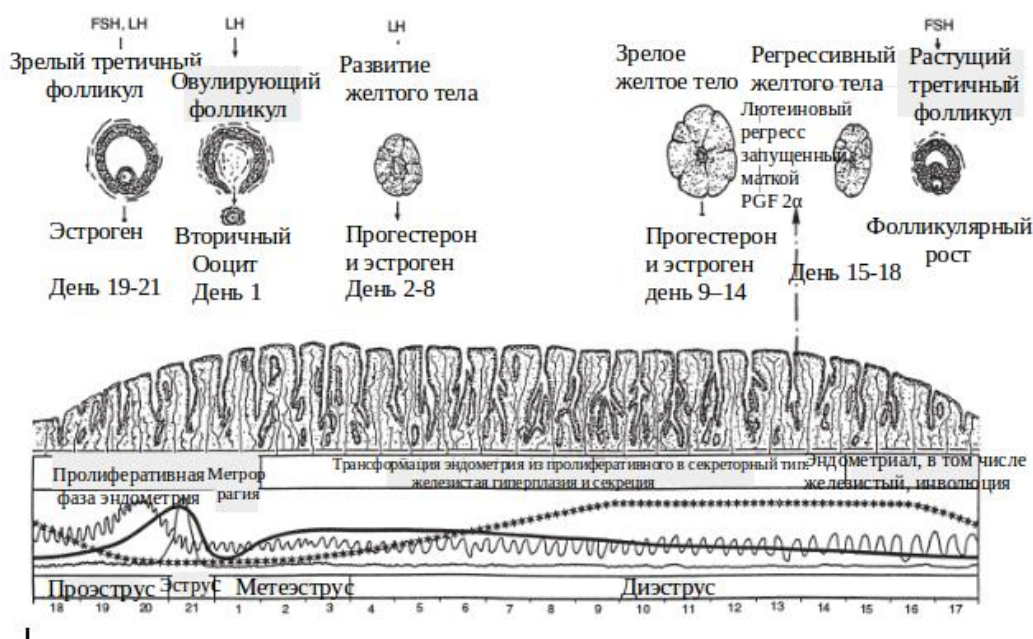


Рисунок 27-4. Яичниковые, маточные и гормональные изменения во время эстрального цикла коровы. Шкала показывает дни 1-21 цикла. Относительные уровни в крови прогестерона (***), эстрогена (***), ФСГ (-) и ЛН (___) показаны на графике в нижней части рисунка. Источник: Dellmann and Eurell, 1998. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

У животных, не несущих помет, обычно есть один или два фолликула в эстральном цикле, которые развиваются быстрее и растут больше, чем остальные. Это доминантные фолликулы. У первородящих обычно имеется только один **доминантный фолликул** в эстральном цикле, и он обеспечивает яйцеклетку. Развитие доминирующего фолликула

The diagram illustrates the stages of follicular development and the hormonal regulation of the granulosa-theca complex. It shows four stages of follicle development, from a primary follicle to a mature follicle with a corpus luteum. The stages are labeled with their respective components:

- Primary Follicle:** Shows the nucleus (Ядро), oocyte (Ооцит), zona pellucida (Зона прозрачной оболочки), and granulosa cells (Гранулезные клетки).
- Antral Follicle:** Shows the zona pellucida (Зона прозрачной оболочки), zona granular membrane (Зернистая мембрана), and developing zona granular membrane (Развивающаяся оболочка).
- Granulosa Theca Complex:** Shows the internal membrane (Внутренняя оболочка), external membrane (Внешняя оболочка), granulosa cells (Гранулезные клетки), and theca cells (Клетка оболочки).
- Corpus Luteum:** Shows the corpus luteum (Яйцевой бугорок), internal membrane (Внутренняя оболочка), external membrane (Внешняя оболочка), granulosa cells (Гранулезные клетки), and theca cells (Клетка оболочки).

The diagram also shows the hormonal regulation of the granulosa-theca complex. The FSH (Follicle Stimulating Hormone) acts on the FSH-R (FSH Receptor) on the granulosa cells. The LH (Luteinizing Hormone) acts on the LH-R (LH Receptor) on the theca cells. The diagram shows the interaction between the granulosa and theca cells, including the conversion of androgens to estrogens and the production of progesterone.

двухклеточный механизм эндокринной регуляции фолликулярного синтеза эстрогенов. Превращение тестостерона в эстроген ароматазой в гранулезных клетках зависит от синтеза тестостерона в клетках оболочки. Рецепторы ФСГ (FSH-R) экспрессируются только на гранулезных клетках, а рецепторы ЛГ (LH-R) присутствуют только в клетках оболочки. Источник: Carlson, 2009. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

Ингибины - это пептидные гормоны, секретируемые клетками гранулезы развивающихся фолликулов. Циркулирующие уровни ингибинов увеличиваются с развитием фолликулов, и ингибины оказывают отрицательное обратное влияние на высвобождение ФСГ из аденогипофиза. Посредством этого, развивающийся доминантный фолликул может подавлять развитие конкурирующих фолликулов у бесплодных животных. У животных, несущих помет, комбинированный эффект отрицательной

обратной связи ингибинов из нескольких фолликулов может подавлять другие фолликулы, чтобы предотвратить чрезмерно большие размеры помета. Ингибины из развивающихся фолликулов предположительно не подавляют секрецию ЛГ, необходимую для овуляции.

Овуляция

В зрелых фолликулах непосредственно перед овуляцией яйцеклетки обычно окружены ореолом гранулезных клеток (*кумулясов*), которые соседствуют с гранулезными клетками, выстилающими заполненный жидкостью антральный отдел (Рисунок 27-2). Крупные, тонкостенные фолликулы выпирают из поверхности яичника (Рисунок 26-3). Первичный ооцит, который остается в остановленной стадии мейоза во время фолликулярного развития, проходит первое мейотическое деление, чтобы произвести *вторичный ооцит* и *первое полярное тело* непосредственно перед овуляцией у большинства видов (см.Глава 28). Первое полярное тело выталкивается из яичника вместе с вторичным ооцитом. У кобылы это первое мейотическое деление происходит сразу после овуляции.

Всплеск лютеинизирующего гормона

У большинства видов высвобождение ЛГ из аденогипофиза увеличивается в семь — десять раз в течение 24 часов до овуляции, а затем быстро уменьшается, когда уровень плазмы возвращается к преовуляторному уровню. Это кратковременное изменение в высвобождении ЛГ является *всплеском ЛГ*. В то время как большинство видов следуют общей эндокринной схеме, изображенной на рисунке 27-4, важно распознать петли обратной связи половых стероидов, которые инициируют эти изменения в концентрации гормонов. В то время как пик всплеска ЛГ у кобылы происходит 24 часа позже овуляции, повышение уровня ЛГ зависит от изменений в оси гипофизарно–аденогипофиза и увеличения содержания ЛГ в аденогипофизе, вызванного быстрым повышением уровня эстрогенов, секретируемых крупными зрелыми фолликулами. Чрезвычайно высокие уровни ЛГ способствуют окончательному развитию первичной яйцеклетки и ее прохождению через первое мейотическое деление, тем самым подготавливая яйцеклетку к овуляции. Гранулезные клетки также реагируют на всплеск ЛГ, трансформируясь из клеток, продуцирующих эстроген, в клетки, продуцирующие прогестерон. Это является частью процесса *лютеинизации*, превращения гранулезных клеток в *лютеиновые клетки* (клетки желтого тела). Этот процесс начинается до овуляции, поэтому уровень эстрогена снижается, а уровень прогестерона повышается при овуляции. Под влиянием всплеска ЛГ, гранулезные клетки также приобретают способность синтезировать простагландины, тромбоксаны и лейкотриены. Эти агенты вызывают местную реакцию, подобную воспалению, которая ослабляет стенку фолликула и способствует его разрыву.

Спонтанные и рефлекторные овуляторы

Всплеск ЛГ и овуляция происходят у большинства домашних видов (кобылы, коровы, овцы и свиньи) независимо от спаривания, и эти виды являются *спонтанными овуляторами*. У этих видов первичным событием, вызывающим овуляцию, является преовуляторное увеличение эстрогенов из развивающихся фолликулов. Самки некоторых видов животных (кошки, кролика, хорька, норки, верблюда, ламы и альпаки) для овуляции обычно нуждаются в совокуплении. Это *индуцированные овуляторы*. У этих видов окончательный преовуляторный всплеск ГнРГ и последующий всплеск ЛГ определенно зависят от нервного рефлекса, вызванного вагинальной стимуляцией. Индуцированные

овуляторы имеют характерные эстральные циклы и фолликулярное развитие, но зрелые фолликулы регрессируют, если копуляция не происходит.

Сезонный переход

Большинство домашних видов являются животными с ограниченным периодом спаривания. Начало сезонного эструса и продолжительность беременности совпадает с наличием благоприятной погоды и наличием питательных веществ. Например, лошади - это животные, спаривающиеся летом и весной, у которых весной начинается течка; а овцы - это животные, спаривающиеся осенью и зимой, с сезонной течкой осенью; однако сезон жеребят и ягнят приходится на весну для обоих видов в результате разной продолжительности вынашивания. Изменения в фотопериоде приводят к изменениям в пульсирующем высвобождении ГнРГ. Последующие повышения ФСГ и ЛГ инициируют первую овуляцию сезона. У сезонных размножающихся животных, данный период, предшествующий первой овуляции, называется переходом от анэструса к эструсу. Фолликулярное развитие во время перехода к началу эструса характеризуется ФСГ - управляемыми волнами фолликулярного роста, и яичники этих животных часто имеют многочисленные мелкие и средние фолликулы, способные синтезировать стероидные гормоны. В результате выработки эстрогена этими переходными фолликулами самка в переходный период может проявлять эструсоподобное поведение, но она еще не фертильна, так как нет овуляции. Когда фотопериод снова неблагоприятен репродуктивному поведению, происходит второй переход от эструса к анэструсу, который снова может быть связан с нефертильным, эструсоподобным поведением.

Желтое Тело

Желтое тело яичника (pl. Corpus lutea) - это временный эндокринный орган, основным секреторным продуктом которого является **прогестерон**. На месте каждого овулирующего фолликула образуется желтое тело (Рисунок 27-1), поэтому у животных, приносящих помет, может быть несколько желтых тел на отдельном яичнике.

Иногда во время овуляции мелкие кровеносные сосуды разрываются, и полость лопнувшего фолликула заполняется сгустком крови, **геморрагическая киста яичника**. Независимо от того, образуется ли геморрагическое тело или нет, клетки гранулозы, выстилающие пустую фолликулярную полость, начинают размножаться под влиянием ЛГ и образуют **корпус лютеум, или желтое тело**. Гранулезные клетки также продолжают подвергаться лютеинизации. Большинство лютеиновых клеток происходит из гранулезных клеток, но некоторые клетки в желтом теле являются производными от внутренней оболочки. Лютеиновые клетки гистологически описываются как малые и большие лютеиновые клетки (Рисунок 27-6).

Хотя зрелый фолликул и полностью сформированное желтое тело примерно одного и того же размера, их можно различить при помощи осмотра или пальпации. Фолликул представляет собой мешок, наполненный жидкостью, которая имеет вид и ощущается как пузырь, в то время как желтое тело выглядит и на ощупь чувствуется твердым (Рисунок 27-7).

Уровень прогестерона в крови повышается по мере роста и развития лютеиновых тел после овуляции (Рисунок 27-4). Когда лютеиновые тела полностью развиты, секреция прогестерона максимальна и уровень в плазме стабилизируется. Если оплодотворение яйцеклетки не происходит и беременность не устанавливается, то лютеиновые тела спонтанно регрессируют с относительно быстрым снижением уровня прогестерона (Рисунок 27-4). **Регрессия желтого тела** влечет за собой апоптотическую гибель лютеиновых клеток, их удаление и замещение желтого тела соединительной тканью,

образующей белое тело. Если беременность установлена, происходит *материнское признание беременности*, и регрессия желтого тела предотвращается.

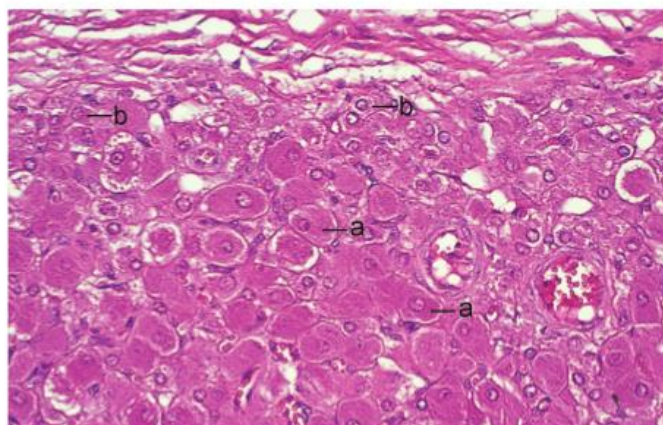


Рисунок 27-6. Зрелое желтое тело свиньи. Можно идентифицировать как крупные лютеиновые клетки (а), так и мелкие лютеиновые клетки (в) Источник: Bacha and Bacha , 2012. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

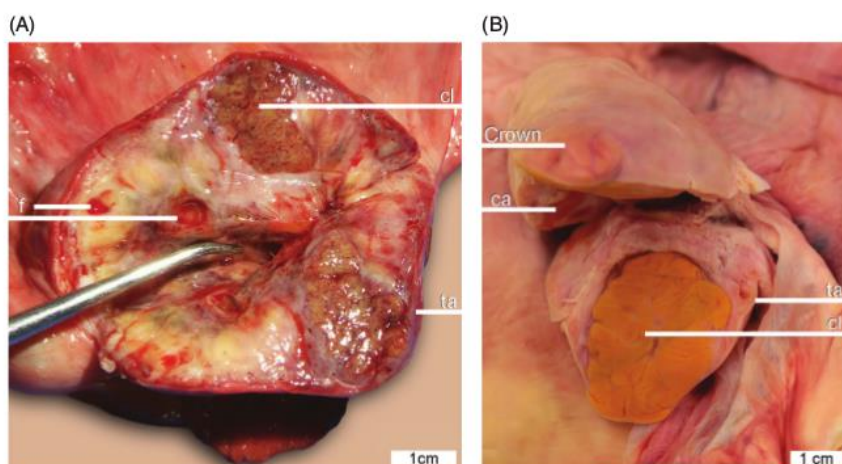


Рисунок 27-7. Яичник кобылы (А) и коровы (В) с желтыми телами. Белковая оболочка яичника лошади значительно толще, чем у крупного рогатого скота, что позволяет желтому телу крупного рогатого скота выпирать из поверхности (короны) яичника. Зонд находится в овуляционной ямке яичника лошади, и были показаны два небольших фолликула. В яичнике крупного рогатого скота обнаруживается беловатое тело (corpus albicans). Источник: изображения предоставлены библиотекой репродукционных изображений (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Этот процесс и роль желтого тела во время беременности более подробно обсуждаются в главе 28. Основная функция прогестерона в этой части эстрального цикла заключается в подготовке к беременности. Прогестерон увеличивает секрецию маточных желез и подавляет моторику матки, способствуя имплантации и поддержанию любой беременности (Рисунок 27-4). Прогестерон также способствует развитию молочной железы. Высокие уровни прогестерона действуют на гипоталамо–аденогипофизарную ось, подавляя дальнейшую секрецию ЛГ.

Если успешная беременность не произошла, то лютеиновые тела должны подвергнуться регрессии (лютеолизу) для того, чтобы позволить животному продолжать эстральный цикл. Гуморальные сигналы между маткой и яичником, которые инициируют

или ингибируют лютеолиз, у разных видов различаются. У большинства домашних пород (кобылы коровы, овцы, свиньи), **простагландин F 2α (PGF 2α)** - это гуморальный сигнал, используемый небеременной маткой для стимуляции лютеолиза. Небеременная матка увеличивает синтез PGF 2α; высвобождение увеличивается после овуляции в сроки, соответствующие данному виду (например, 10 дней для свиней и 14 дней для овец); и лютеолиз происходит вскоре после этого (Рисунок 27-4).

Лютеолиз может быть индуцирован у крупного рогатого скота введением аналогов PGF 2α в любой момент эстрального цикла до тех пор, пока желтое тело остается неповрежденным и функционирующим. Удаление желтого тела приводит к быстрому развитию новых фолликулов и овуляции примерно через 3 дня. Использование PGF 2α для индуцирования овуляции и течки в предсказуемое время является инструментом управления для синхронизации циклов течки групп животных.

Фазы эстрального цикла

Основное правило эстрального цикла одинаково у всех домашних животных, но некоторые отличия обнаруживаются в отдельных частях цикла. Некоторые особенности, касающиеся соответствующих видов сельскохозяйственных животных, кратко изложены в таблице 27-1. Эстральный цикл может быть разделен на несколько фаз, основанных на поведенческих изменениях или структурных изменениях внутренних и внешних половых органов. Эти фазы называются **проэструс, эструс, метэструс и диэструс**.

Таблица 27-1. Средний возраст или времена репродуктивных параметров для отдельных видов

<i>Животное</i>	<i>Начало полового созревания</i>	<i>Возраст при первом осеменении</i>	<i>Эструсовый цикл</i>	<i>Эструс</i>	<i>Беременность</i>
Кобыла	18 месяцев	2-3 года	21 день	6 дней	336 дней
Корова	1-2 года	1-2 года	21 день	18 часов	282 дня
Овца	8 месяцев	1-1,5 года	17 дней	1-2 дня	150 дней
Свинья	7 месяцев	8-10 месяцев	21 день	2 дня	114 дней

Проэструс

Первая фаза (проэструс) эстрального цикла - это фаза наращивания. Во время этой фазы фолликул яичника (под влиянием ФСГ и ЛГ) увеличивается и начинает выделять эстрогены. У полиэстрозных видов проэструс обычно начинается через день или два после регрессии желтого тела от предыдущего цикла.

Эстрогены, всасываемые из фолликулов в кровь, стимулируют увеличение сосудистости и рост клеток трубчатых половых органов при подготовке к течке и беременности. В конце проэструса стенка влагалища утолщается, а внешние половые органы могут увеличиваться за счет роста кровеносных сосудов (например, отек и покраснение) при подготовке к совокуплению. У некоторых видов, в период проэструса в области вульвы может выделяться слизь.

Эструс (течка)

Эструс, период сексуальной восприимчивости, главным образом связан с повышением уровня эстрогена от зрелых фолликулов непосредственно перед овуляцией. У большинства домашних видов овуляция происходит в течение одного-двух дней после начала поведенческой течки, то есть примерно в конце поведенческой течки. Прогестерон из преовуляторных фолликулов, развивающих лютеиновые тела или лютеиновые тела из

предыдущих циклов, также способствует поведенческому развитию течки у некоторых видов.

Метэструс

Конец сексуальной восприимчивости знаменует начало метэструса, постовуляторной фазы, в которой доминирует функция желтого тела. В этот период уровень эстрогенов в сыворотке крови снижается, а уровень прогестерона повышается. Полностью развитое желтое тело оказывает заметное влияние на матку. Эндометриальная выстилка матки утолщается, маточные железы увеличиваются, а мышцы матки демонстрируют ускоренное развитие. Внешние половые органы возвращаются в свое состояние до наступления эструса по мере снижения уровня эстрогенов в плазме.

Диэструс и анэструс

Полиэструсные животные имеют короткий период бездействия перед фазой проэструса следующего цикла. Этот процесс называется **диэструс**. Животные с длительными периодами между циклами или полиэструсные животные, которые прекращают цикличность (например, из-за смены сезона), вступают в длительный период бездействия, называемый **анэструсом**. Например, в сезон размножения овцы имеют короткий период диэструса в период цикличности, но они вступают в анэструс, если беременность не происходит в течение сезона размножения. Во время анэструса маточные трубы, матка и влагалище сокращаются и остаются маленькими до следующего сезона размножения.

Половая зрелость

Половая зрелость у самок может определена, также как и первый эструс, сопровождающаяся овуляцией. Эндокринной основой полового созревания у самок животных является развитие гипоталамических механизмов, ответственных за высвобождение ГнРГ. Аденогипофиз способен высвобождать ФСГ, и ЛГ до того, как ГнРГ становится доступным для стимуляции их высвобождения. Большие вариации в сроках полового созревания можно обнаружить в одном виде, в зависимости от климата, уровня питания и наследственности.

Специфика выбранных эстральных циклов

Кобыла

Половое созревание начинается в возрасте от 10 до 24 месяцев, в среднем около 18 месяцев.

Продолжительность эстрального цикла. По сообщенным данным, продолжительность цикла колеблется от 7 до 124 дней. Однако средняя продолжительность составляет от 21 до 22 дней. Аномально длинные циклы несомненно включают в себя ряд пропущенных периодов или циклов.

Продолжительность течки. Средняя продолжительность течки у кобылы составляет примерно 6 или 7 дней. Эструс имеет тенденцию сокращаться с весны до середины лета. В начале сезона размножения, в марте и апреле течка обычно нерегулярна и длительна, часто без овуляции. С мая по июль периоды становятся короче и регулярнее, с овуляцией как нормальной частью цикла. Овуляция обычно происходит за 1-2 дня до окончания течки.

Сезон размножения. За 2 дня до окончания течки фертильность повышается до пика, затем резко падает. Кобыл с более длительными периодами эструса должны спариваться на третий или четвертый день и еще раз спустя 48 до 72 часов. Если жара длится дольше 8-10 дней, то лучше подождать до следующего периода течки. Кобылы с регулярными короткими периодами течки в течение всего года могут успешно спариваться в любое время года.

В начале сезона размножения некоторые кобылы проявляют сильное сексуальное желание в течение длительных периодов жары, но не овулируют, поскольку они все еще в переходном периоде. Эти кобылы скорее всего не забеременеют, пока их периоды течки не станут короче и регулярнее.

У других кобыл могут быть только спокойные периоды течки, во время которых происходит овуляция, но не проявляется никакое сексуальное желание. Многие из этих кобыл могут зачать, если период для размножения можно определить способом пальпации или ультразвуком прямой кишки, а также по внешнему виду вульвы, влагалища и шейки матки. Послеродовая охота (или *послеродовой эструс*) может произойти спустя 1 до 2 недель после выжеребки. Овуляция может происходить в период течки, и зачатие возможно, если кобылы спариваются в период послеродовой охоты. Во время эстрального цикла гистологические (тканевые) изменения в слизистой оболочке половых органов схожи с изменениями, встречающимися у всех млекопитающих. Однако эти изменения недостаточно отчетливы, чтобы вагинальный мазок был полезен для определения стадии эстрального цикла.

Корова

У крупного рогатого скота половое созревание значительно варьируется в зависимости от породы и уровня питания. У голштинских телок первая течка наступает в среднем в 37-недельном возрасте при высоком уровне питания, в 49-недельном - при среднем, и в 72-недельном - при низком уровне питания. Половое созревание очевидно происходит, когда телка составляет около двух третей ее взрослого размера тела, измеряемого ростом и длиной, а не весом.

Продолжительность эстрального цикла. Эстральный цикл составляет в среднем 20 дней для телок и 21-22 дня для зрелых коров.

Продолжительность течки. Эструс у коровы можно определить как и время, в течение которого она может быть покрыта. Как у молочной, так и у мясной пород коров, фаза эструс составляет около 18 часов в году, несколько меньше, чем у телок. Нормальная продолжительность составляет от 12 до 24 часов. Овуляция обычно происходит примерно в период от 10 до 14 часов, через несколько часов после окончания течки у коровы или через 24-32 часа после начала активного периода половой охоты. Обнаружение течки является основным фактором экономической эффективности стада молочной и мясной пород скота. Были разработаны многочисленные устройства для определения периода охоты, но и физические признаки, такие как положение для покрытия и четкие вагинальные выделения (Рисунок 27-8) также могут быть использованы для того, чтобы подтвердить стадии эстрального цикла.

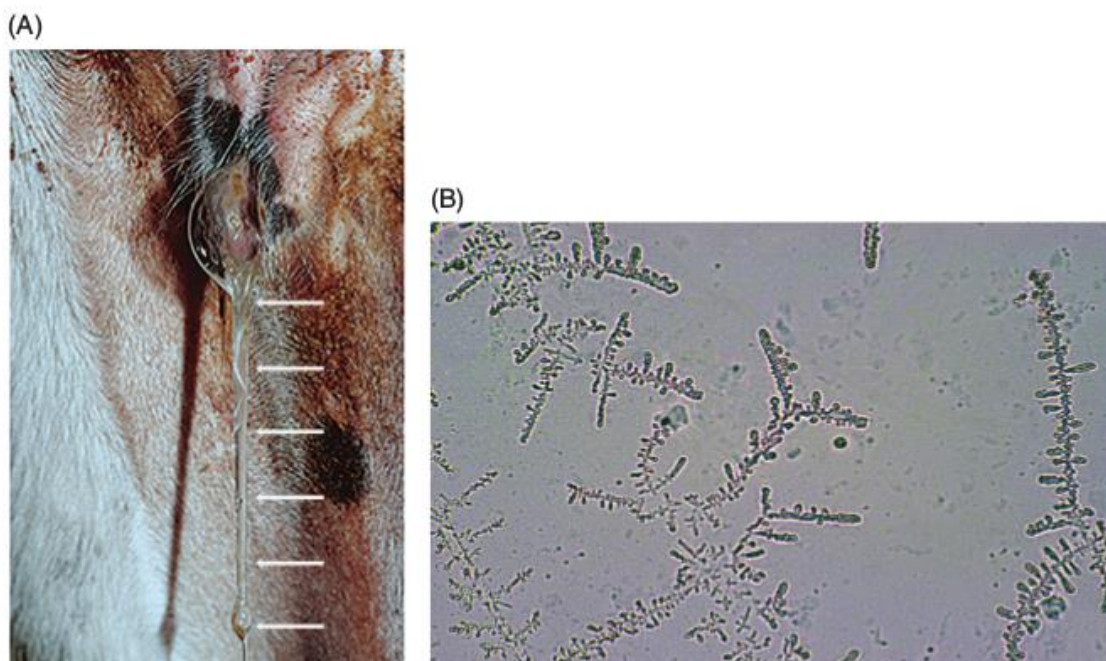


Рисунок 27-8. Прозрачные слизистые выделения из вульвы коровы в период течки. Если слизь высушить на предметном стекле и исследовать с помощью светового микроскопа, то высокая концентрация хлорида натрия (соли) приводит к “папоротниковому” рисунку. Источник: изображения предоставлены библиотекой репродукционных изображений (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Период спаривания. У выведенного крупного рогатого скота зачатие происходит за 34 часа до овуляции и уже через 14 часов после овуляции. Было высказано предположение, что бычьи сперматозоиды должны присутствовать по крайней мере в течение 6 часов в матке или маточных трубах коровы, прежде чем они смогут оплодотворить яйцеклетку. Для искусственного осеменения, коровы, которые приходят в период течки утром, могут спариваться в тот же день днем, а коровы, которые приходят в период течки днем, спариваются на следующее утро. Кровотечение из вульвы возникает у высокого процента телок и коров через 1 - 3 дня после окончания течки. Это явление называется метэструсным кровотечением; фертильность снижается, если спаривание происходит во время кровотечения. Однако, фертильность не нарушается, если спаривание произошло до кровотечения.

Овца

Половое созревание обычно происходит в течение первого сезона размножения (обычно осенью) после того, как овцы достигают возраста от 4 до 12 месяцев, при условии, что овец хорошо кормят. Если овцы не достигают половой зрелости в течение своего первого потенциального сезона размножения, они могут быть старше на 12 месяцев до достижения половой зрелости.

Сезон размножения. Овца скорее всего является лучшим примером сезонно полиэстрозного животного с длительным периодом анэструса и последующим периодом размножения, который может варьироваться от 1 до 20 последовательных эструсовых циклов. Продолжительность сезона размножения определенно связана с суровостью климата, в котором развивалась порода. В суровых климатических условиях подходящий период ягнения ограничен; следовательно, сезон размножения также ограничен, так что ягнение происходит только в благоприятное время (например, шотландская черноголовая

овца). Породы, выведенные в более мягком климате, могут успешно ягниться в течение более длительного периода, поэтому размножение или половой сезон также продлевается (например, овцы меринос).

Продолжительность эстрального цикла. Средний эстральный цикл у овцы составляет от 16,5 до 17,5 дней. Необычно длинные или короткие циклы обычно бывают в начале и в конце полового сезона, а не в середине.

Продолжительность течки. Продолжительность течки в среднем составляет около 30 часов, а у большинства овец - от 24 до 48 часов. Баран может быть привлечен к процессу во время проэструса и метэструса, а также во время течки, но овца подпустит его только во время настоящего периода течки. Овуляция происходит ближе к окончанию эструса, и две или три овуляции могут произойти в тот же самый период эструса.

Период спаривания. Лучшее время для спаривания овец - середина и конец течки.

Свинья

Половая зрелость у свиней обычно наступает примерно в 7-месячном возрасте.

Продолжительность эстрального цикла. Средний эстральный цикл у свиней составляет около 21 дня, при этом продолжительность от 18 до 24 дней также считается нормальным.

Продолжительность течки. Эстральный период может колебаться от 15 до 96 часов, при средней продолжительности от 40 до 46 часов. Первая течка после отъема обычно длится дольше и может составлять в среднем 65 часов; она наступает примерно через 7-9 дней после отъема поросят. У многих свиней бывает бесплодный эструс от 1 до 3 дней после родов. Почти у всех этих животных овуляция не происходит. Было высказано предположение, что этот период может быть вызван эстрогеном из другого источника, кроме как яичника. Овуляция происходит во время последней части течки, примерно на второй день цикла. В каждом периоде выходит от 10 до 25 яйцеклеток, в среднем - около 16 для большинства пород.

Беременность и роды

Фертилизация

Транспорт и жизнеспособность сперматозоидов

Слияние гамет и ранних эмбрионов

Развитие

Имплантация и плацентация

Гормоны беременности

Прогестерон

Лошадиный хорионический гонадотропин

Релаксин

Диагностика беременности

Роды

Поздняя беременность

Начало родов

Окситоцин

Предлежание плода и роды

Дистоция

Цели обучения

- Определить и объяснить значение выделенных **жирным курсивом** терминов в этой главе.
 - Сравнить и противопоставить, как образование гамет, митоз и мейоз различаются у самцов и самок.
 - Сравнить и противопоставить роли окситоцина в организме самки.
 - Проиллюстрировать эмбриональное происхождение экстраэмбриональных мембран, а также слоев и полостей, которые будут развиваться во время плацентации.
 - Описать, как плацентация варьируется между видами в зависимости от гистологических взаимоотношений тканей плода и матери, а также их распределения.
- Объяснить, что желтое тело и плацента являются эндокринными органами.
- Описать этапы родов с нормальным предлежанием плода и родоразрешением.

Беременность - это состояние самки животного, когда детеныши развиваются в ее матке. Интервал, **период гестации**, может проходить, начиная с **фертилизации** яйцеклетки до рождения потомства. Он включает в себя фертилизацию, соединение яйцеклетки и сперматозоида; раннее **эмбриональное развитие** в просвете женского репродуктивного тракта; **имплантацию эмбриона** в стенку матки; **плацентацию**, развитие плодных оболочек; и непрерывный рост **плода**. Нормальные сроки беременности сильно варьируют от вида к виду (см. Таблицу 27-1), и существуют значительные различия между особями внутри каждого вида. Если детеныши вынашиваются в течение нормального периода беременности, то это **доношенная беременность**. Преждевременные роды - это рождение жизнеспособного плода до завершения его развития. Прерывание беременности с рождением нежизнеспособного плода является **абортом**.

Фертилизация

Транспорт и жизнеспособность сперматозоидов

В большинстве случаев фертилизация происходит в маточной трубе рядом с яичником; во время естественного спаривания сперматозоиды откладываются во влагалище (у большинства видов) или в матке через шейку матки (кобыла, свиноматка и сука). Подвижность сперматозоидов, сокращения женских трубчатых органов гениталии после фертилизации и различные степени посткопулятивных воспалений матки являются важными факторами для транспортировки и выживания сперматозоидов в женском репродуктивном тракте. После эякуляции сперматозоиды становятся подвижными. Исходя из расчетной скорости сперматозоидов быка, им потребовалось бы 1,5 часа, чтобы проплыть расстояние от места осеменения (влагалища) до места оплодотворения (маточной трубы) у коровы, но мышечная активность женского репродуктивного тракта позволяет первым сперматозоидам достичь места фертилизации примерно за 2,5 минуты после попадания. У кобылы, сперматозоидам требуется около 4 часов, чтобы достичь маточной трубы. Тогда как лишь маленькая часть осемененных сперматозоидов достигает маточной трубы, первые прибывшие сперматозоиды обычно не способны завершить фертилизацию.

Окситоцин, пептидный гормон из нейрогипофиза (см. Главу 13), высвобождается в результате нервного рефлекса и способствует сокращению гладкой мускулатуры в женских трубчатых гениталиях, помогая транспортировке сперматозоидов. Тактильная стимуляция женского репродуктивного тракта может приводить к высвобождению окситоцина, а естественное спаривание и искусственная фертилизация могут привести к повышению активности миометрия. Окситоцин также важен для “молочного спада” в период лактации (глава 29), и, как и при молочном спаде, нервные пути, стимулирующие высвобождение окситоцина из нейрогипофиза, могут быть активированы нетактильными (слуховыми, зрительными и т. д.) стимулами, а также могут быть ослаблены стрессорами, повышающими симпатический тонус. Поэтому неудивительно, что у свиньи простое присутствие кабана, а не акт спаривания, приводит к высвобождению окситоцина.

Сперматозоиды должны оставаться в женском репродуктивном тракте в течение некоторого периода времени после эякуляции, прежде чем они будут способны к фертилизации. Физиологический процесс, который передает способность оплодотворять яйцеклетку, называется **капацитацией**. Капацитация включает в себя изменение или удаление компонентов внешней акросомы и плазматических мембран сперматозоидов с тем, чтобы акросомальные ферменты могли впоследствии высвободиться и активироваться. Часть естественного процесса капацитации требует воздействия сперматозоидов на секрецию женских половых путей, но капацитация сперматозоидов может быть сделана *в лабораторных условиях* с использованием экспериментально полученных протоколов и растворов.

Присутствие спермы в женском репродуктивном тракте приводит к иммунологической реакции и воспалению. Интересно, что повторная фертилизация редко вызывает иммунитет к мужским антигенам, присутствующим в сперме, что позволяет добиться положительного результата. В нормальных условиях жизнеспособность и продолжительность жизни сперматозоидов в репродуктивном тракте домашних животных составляет всего несколько часов и сильно коррелирует с периодом сексуальной восприимчивости (течки) самки.

Подвижность может продолжаться несколько дольше, чем фертильность, и продолжительность фертильных сперматозоидов в женском тракте составляет: у овцы - от 30 до 48 часов; у коровы - от 28 до 50 часов; у кобылы - 144 часа. Ограниченная жизнеспособность сперматозоидов и яйцеклетки означает, что осеменение чаще всего происходит до овуляции, так что жизнеспособные сперматозоиды еще присутствуют, когда яйцеклетки прибывают для фертилизации. У большинства видов женская

сексуальная восприимчивость начинается за несколько часов до овуляции, чтобы этот процесс был возможен. Как только сперматозоиды становятся нежизнеспособными, иммунная реакция самки очистит инородные остатки из половых путей.

Слияние гамет и раннее эмбриональное развитие

При овуляции образуется **зона прозрачной оболочки**, относительно толстая мембранная структура, состоящая из сшитых гликопротеинов (см. Рисунок 27-4; Рисунок 28-1), она окружает **вителлиновую мембрану** (клеточную мембрану или плазматическую мембрану) яйцеклетки. В большинстве случаев зону окружает переменное количество гранулезных клеток, и этот слой называется **яйцевым бугорком** (*cumulus oophorus*). Считается, что зона прозрачной оболочки является продуктом внутреннего слоя гранулезных клеток. Микроворсинки из вителлиновой мембраны яйцеклетки проникают в зону, как и отростки из гранулезных клеток.

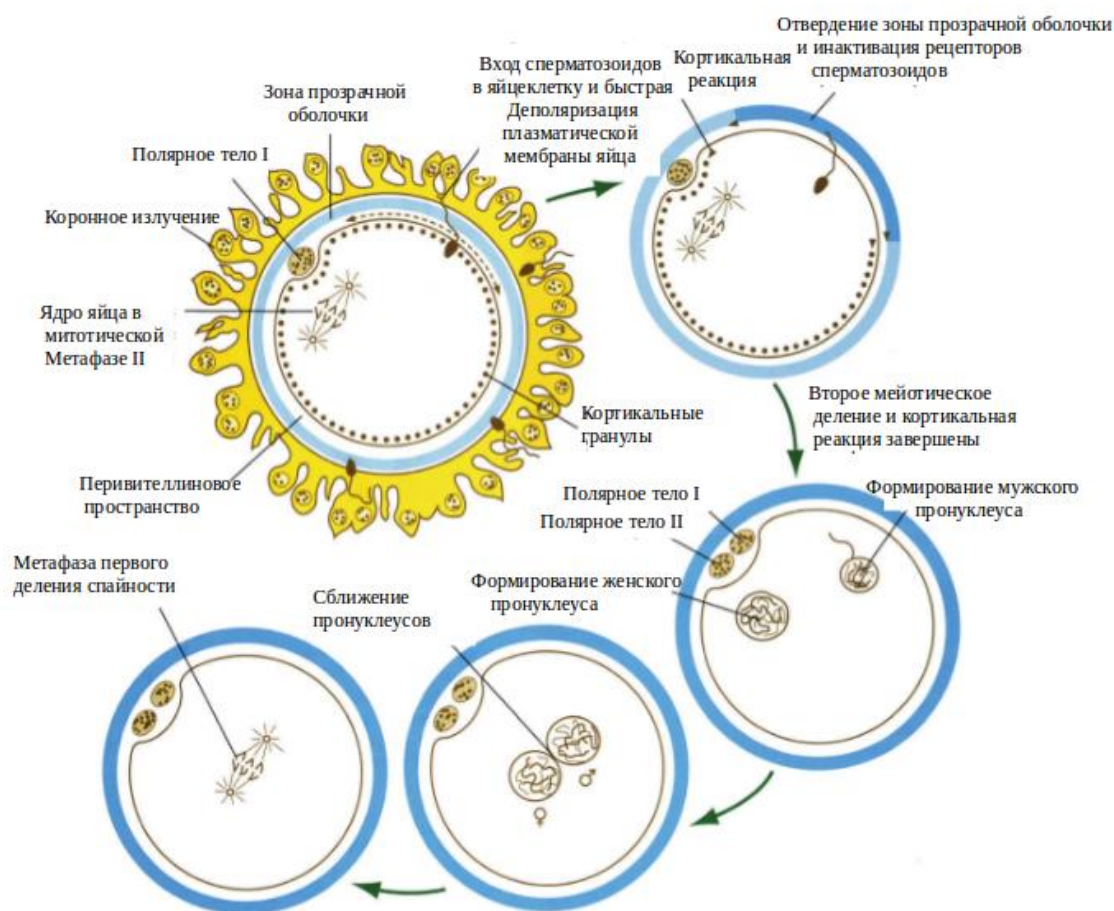


Рисунок 28-1. Краткое изложение основных процессов, связанных с фертилизацией. Источник: Carlson, 2009. Воспроизведено с разрешения Elsevier.

Мейотическое деление для развития гамет у самца приводит к образованию четырех гаплоидных сперматозоидов (см. Рисунок 25-3). В противоположность этому у самки развивается только одна зрелая гамета (также называемая яйцом, яйцеклеткой или ооцитом), а отбрасываемый генетический материал называется полярным телом (Рисунок 28-1) Первое полярное тело, являющееся результатом первого мейотического деления, также сопровождает овулирующую яйцеклетку в пределах зоны (см. Зона прозрачной оболочки (*zona pellucida*) - это полупроницаемая мембрана, которая помогает защитить

яйцеклетку и имеет рецепторные участки для прикрепления сперматозоидов во время фертилизации. Ряд видоспецифичных гликобелков в зоне прозрачной оболочки способствует связыванию сперматозоидов. Зональный белок **ZP3** различается у разных видов, но это различие является основной причиной того, что сперматозоиды одного вида не могут связываться с яйцеклетками других видов и оплодотворять их. Во время или сразу после связывания и присоединения к зоне сперматозоиды претерпевают ряд событий, называемых **акросомной реакцией**. В рамках этой реакции локально высвобождаемые акросомные ферменты переваривают проход через зону. Этот проход позволяет сперматозоидам проплыть свой путь к вителлиновой оболочке яйцеклетки, который они проходят в считанные минуты. Несколько сперматозоидов могут присоединяться к зоне одной яйцеклетки, но только один сперматозоид в конечном счете будет отвечать за фертилизацию.

После проникновения в зону, клеточная мембрана одного сперматозоида, который будет осуществлять фертилизацию, прикрепляется к вителлиновой мембране яйцеклетки и сливается с ней. Это инициирует второе мейотическое деление яйцеклетки, что приводит к образованию **второго полярного тела**. Слияние сперматозоида с яйцеклеткой также стимулирует высвобождение цитоплазмических гранул за счет яйцеклетки и деполяризации плазматической мембраны яйцеклетки. Эти события вызывают изменения в химической природе зоны прозрачной оболочки, которые вместе с изменениями в вителлиновой мембране предотвращают **полиспермию**, то есть проникновение в яйцеклетку более одного сперматозоида (Рисунок 28-1). Когда эти механизмы терпят неудачу и происходит полиспермическая фертилизация, типичным результатом является ранняя эмбриональная гибель. Такие случаи редки, когда у большинства домашних видов фертилизация происходит в естественных условиях, но частота полиспермии выше, когда фертилизация проделана в лабораторных условиях.

Материнский **пронуклеус** образуется в яйцеклетке путем внедрения материнских хромосом в ядерную мембрану. Головка сперматозоида увеличивается, становясь мужским пронуклеусом. Два пронуклеуса соединяются и сливаются мембранами, образуя одну клетку с генетическим материалом обоих родителей (Рисунок 28-1). Новая клетка готова к расщеплению и образованию морулы. Расщепление и последующее развитие в морулу и бластулу подробно описаны в главе 3.

Во время раннего развития эмбрион не прикрепляется к эпителию, выстилающему женский репродуктивный тракт. В этот период эмбрионы получают свое питание из жидкостей и питательных веществ, выделяемых железами в стенках репродуктивных органов (например, эндометриальными железами в стенках матки). Прогестерон стимулирует секрецию этих желез, и уровень прогестерона в крови в этот период относительно высок, так как он выделяется из яичниковых желтых тел.

Материнское распознавание беременности - это обнаружение развивающегося эмбриона материнским репродуктивным трактом, которое предотвращает регрессию секретирующих прогестерон желтых тел и прекращение беременности. У разных видов было выявлено несколько механизмов, но в целом эти механизмы включают секреторные продукты (например, белки или стероиды) из развивающегося эмбриона, которые действуют локально, чтобы вызвать реакцию материнского репродуктивного тракта. В большинстве случаев эмбриональные секреторные продукты ингибируют маточную секрецию простагландина F 2 α (PGF 2 α). Напомним, что маточная секреция PGF 2 α является ключевым гормональным сигналом, вызывающим лютеолиз у большинства домашних видов. У животных, несущих помет, очевидно требуется минимальное количество развивающихся эмбрионов для распознавания беременности и предотвращения регрессии желтого тела. Это число составляет около четырех для свиньи.

Эмбрионы развиваются до стадии бластулы, будучи еще заключенными в прозрачную мембрану (zona pellucida) (см. Глава 3). Мембрана отделяется (выводится) до прикрепления эмбриона к стенке матки для плацентации. Самый наружный слой клеток

бластулы – это **трофобласт**, и именно из этих клеток будут формироваться плодные оболочки. Все копытные, включая жвачных, также имеют период быстрого удлинения трофобласта перед прикреплением к матке.

Ранняя эмбриональная гибель (гибель эмбриона до прикрепления к стенке матки) является причиной большинства неблагоприятных исходов оплодотворения у домашних животных. Некоторые исследования показывают, что до 30% эмбрионов умирают, прежде чем развиться в плод. Возможные причины эмбриональной смерти включают наследственные факторы смерти, инфекции, дефицит питательных веществ, неадекватный уровень материнских гормонов и дефекты яйцеклетки или сперматозоидов до фертилизации.

Имплантация и плацентация

Имплантация - это прикрепление бластулы к эпителию матки и проникновение в него эмбриональной ткани. Степень проникновения эмбриональных тканей различна у разных видов. В большинстве домашних животных степень проникновения намного ниже, чем у грызунов и приматов, чье проникновение распространяется в соединительную ткань под эпителием. Имплантация у домашних животных считается неинвазивной и, в первую очередь, является результатом образования межклеточных соединений между эмбриональными тканями и эпителием матки. Эти соединения включают в себя связывание мембранных белков в эмбриональных тканях с рецепторами на материнском эпителии. После фертилизации прикрепление происходит у свиньи примерно через 11 дней, у овцы примерно через 16 дней, у коровы примерно через 35 дней и у кобылы – около 55 дней.

Развивающиеся эмбрионы **мигрируют** (то есть перемещаются) в просвете матки перед имплантацией. У животных, несущих помет, эта миграция позволяет распределить эмбрионы таким образом, чтобы у каждого было достаточно места для развития, и гарантирует, что каждый рог матки содержит несколько эмбрионов. Контакт, или паракринная связь, между эмбрионами и маточным эпителием необходим для распознавания беременности, и у животных, несущих помет, каждый рог матки должен содержать эмбрионы, чтобы позволить это распознавание. Эмбрионы видов, не несущих помет, также мигрируют внутри матки до прикрепления. У кобылы миграция назад и вперед между рогами матки перед прикреплением необходима для предотвращения лютеолиза и потери развивающегося эмбриона.

Плацентация - это развитие экстраэмбриональных оболочек, или **плаценты**. Плацента представляет собой расположение мембран с участками для обмена между материнской и фетальной циркуляциями, так что питание от матери может достичь плода, а отходы от плода могут выводиться через материнскую систему. Говоря о домашних животных термины **плодные оболочки** и **плацента** могут взаимозаменяться, хотя технически обычно плодные оболочки называют **плодной плацентой**, чтобы отличить их от материнских компонентов плаценты. У некоторых видов часть эндометриума также сбрасывается при родах. Это материнская плацента, или **децидуа**. Плодная плацента включает хорион, аллантоис, амнион и рудиментарный желточный мешок.

Хорион, или самая внешняя оболочка, находится в контакте с материнским эндометрием матки. Следующий слой (двигаясь от самого внешнего слоя внутрь), **аллантоис**, представляет собой непрерывный слой, который охватывает мешок, аллантоическую полость (Рисунок 28-2). Хорион и внешний слой аллантоиса сливаются, образуя хориоаллантоис. Амнион – это самая внутренняя оболочка, ближайшая к плоду. Это - заполненная жидкостью полость, в которой находится плод. **Амнион** сливается с внутренним слоем аллантоиса. Аллантоическая полость, иногда называемая первым водяным мешком, непрерывна с краниальной крайностью мочевого пузыря посредством **урахуса**, который проходит через пуповину.



Рисунок 28-2. Лошадиный плод в плаценте. Хориоаллантоис - это внешний аллантоис плюс хорион. Хорион тесно связан с эндометрием. Внутренний аллантоис сливается с амнионом. Источник: адаптировано от Reese, 1997. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

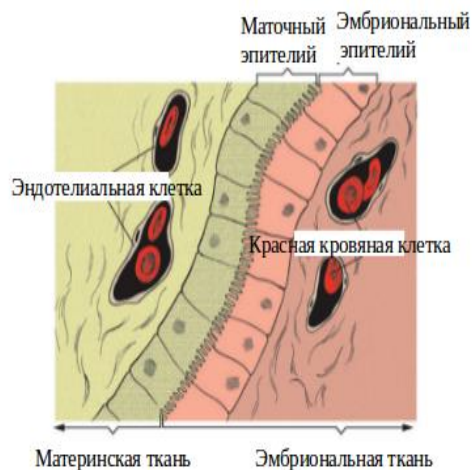


Рисунок 28-3. Эпителиохориальный тип плаценты.

Заполненную жидкостью амниотическую полость или мешок иногда называют *вторым водяным мешком*. Термины *первый и второй водяной мешки* относятся к плодным оболочкам в период родов, когда аллантоический мешок вытесняется первым, а амниотический - вторым.

Ветви парных *пупочных артерий* и пупочная вена проходят через соединительную ткань между аллантоисом и хорионом. Эти сосуды являются важной частью кровообращения плода. Пупочные артерии несут неокисленную кровь от плода к плаценте, а *пупочная вена* несет кровь, насыщенную кислородом от плаценты к плоду. Как правило, кровь плода никогда не смешивается с кровью матери. Однако эти две циркуляции находятся достаточно близко в месте соединения хориона и эндометрия, чтобы позволить кислороду и питательным веществам проходить из материнской крови в кровь плода, а отходам - из крови плода в материнский кровоток.

Взаимосвязь между тканями плода и матери на гистологическом (микроскопическом) участке обмена является основой для классификации плаценты млекопитающих. Ткань материнской стороны обычно называется в первую очередь, затем сторона плода. Плацента большинства домашних млекопитающих (свиньи, кобылы, овцы и коровы) классифицируется как *эпителиохориальная*. При этом типе хорион плода находится в непосредственном контакте с эпителием материнской матки (Рисунок 28-3). (Плацента жвачных животных также может быть названа синепителиохориальной плацентой, поскольку ряд клеток трофобласта плода сливается с эндометриальными клетками, образуя двуядерные клетки.)

Гемохориальный тип плаценты, при котором сосуды плода и хорион инвагинируются в участок материнской крови, обнаруживается у человека и некоторых грызунов. *Эндотелиохориальный тип*, при котором хорион находится в непосредственном контакте с эндотелием кровеносных сосудов матери, обнаружен у плотоядных. Плацента млекопитающих также может быть классифицирована на грубом анатомическом уровне на основе распределения микроскопических участков обмена. У кобылы и свиньи расширения хориона (*хорионические ворсинки*) проецируются в крипты, рассеянные по всему эндометрию, и этот плацентарный тип называется *диффузным* (Рисунок 28-4). У жвачных животных есть *котиledonный* тип прикрепления

плаценты (Рисунок 28-4), при котором происходит обмен места в структурах, называемых **плацентомами**. Плацентомы образуются путем инвагинации специфического участка хорионической ткани плода, **котиленонов**, в грибовидную проекцию с поверхности эндометриума, называемые **карункулами** (Рисунок И 28-5 28-6). Эти карункулы выступают из поверхности матки примерно на 1,25 см и варьируют в диаметре от 1,25 см до более чем 10 см.

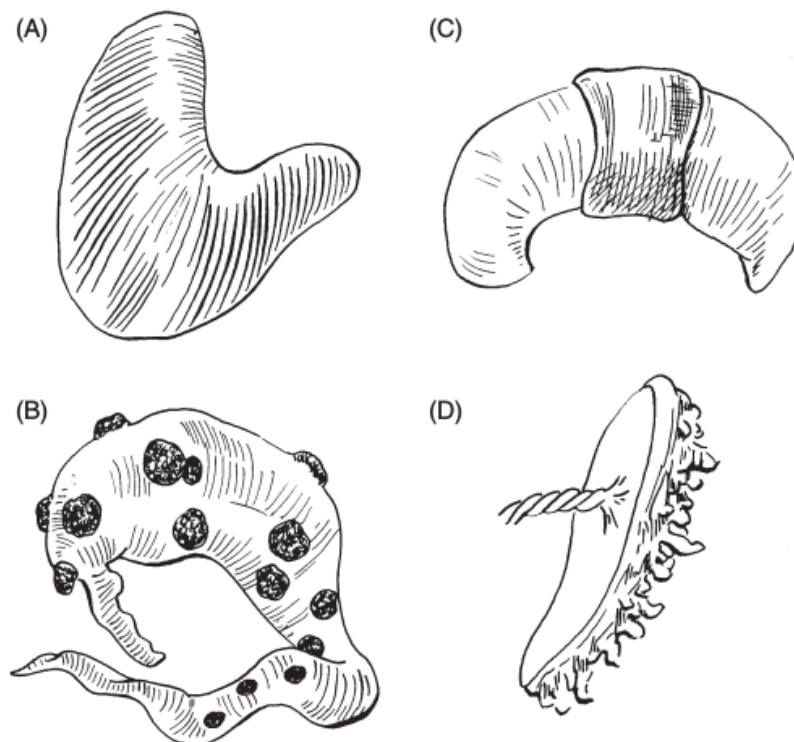


Рисунок 28-4. Плацентарные типы классифицируются по распределению участков обмена. А) диффузная плацента. (Б) котиledonная плаценты. С) поясобразная плацента. D) дисковидная плацента. Источник: Reese, 1997. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

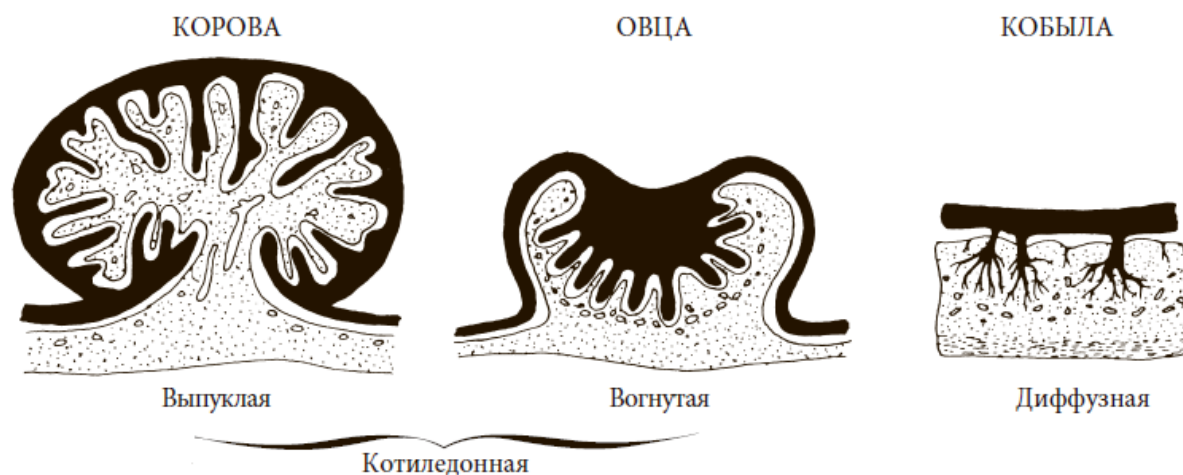


Рисунок 28-5. Привязка плаценты у коровы, овцы и кобылы. Ворсинки из хориоаллантоиса (черные) инвагинируют в крипты материнского маточного эпителия (пятнистые) в карункулах у коровы и овцы и в диффузные места у кобылы.

Размер карункулов увеличивается по мере прохождения беременности, и карункулов больше в *гравидном* (беременном) роге, чем в негравидном роге. Эпителиальная поверхность карункула покрыта криптами, в которые выступают ворсинки плодной плаценты. Область между карункулами лишена какого-либо прикрепления между плодной плацентой и материнской маткой. Форма карункулов у овцы несколько отличается от формы у коровы, имея довольно большое центральное углубление, которое является единственной частью карункула, содержащей крипты для прикрепления ворсинок хориона (Рисунок 28-5). Гемохориальные плаценты обычно прикрепляются к матке только в дискообразной области.

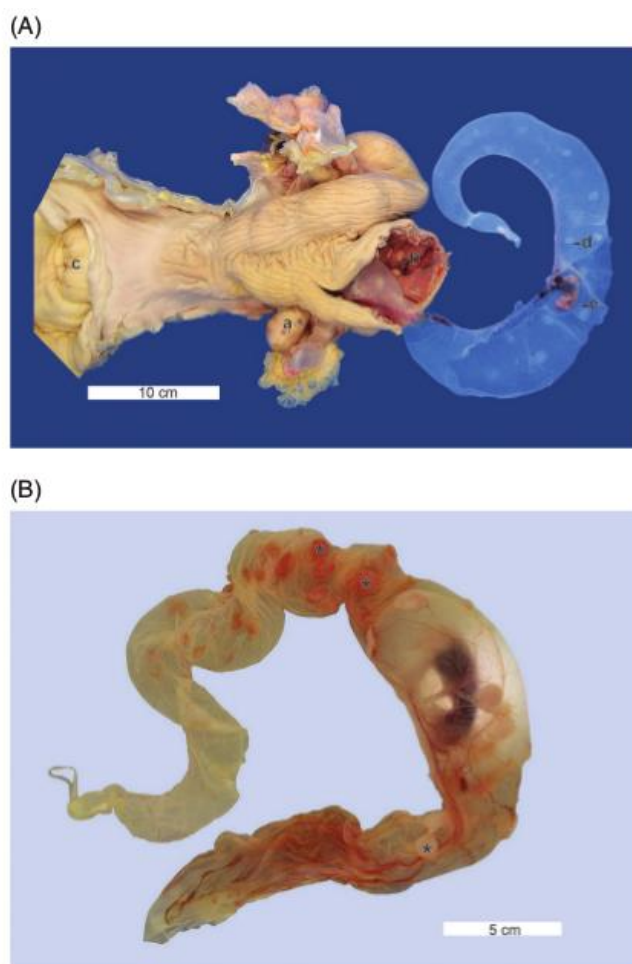


Рисунок 28-6. Одноплодная беременность крупного рогатого скота примерно на 38-й день (A) и 54-й день (B). На рисунке (A) видимый яичник (a) имеет желтое тело, а шейка матки (c) закрыта. Раннее образование плаценты очевидно, с материнскими карункулами (b) и котиледонами плода (d); хорион был удален, чтобы продемонстрировать аллантоис; амнион (e) очевиден и окружает плод. На Рисунке (B) хорион сохранен с очевидными фетальными ворсинками (*), которые будут выступать в материнский эндометрий, демонстрируя типичное расположение плаценты. Источник: изображения предоставлены библиотекой репродукционных изображений (LORI: <http://lorimainsection.blogspot.ca>).

Поэтому термин *дискоидальный* используется для описания их общей области прикрепления. Эндотелиохориальная плацента плотоядных животных прикрепляется в виде пояса, поэтому прикрепление известно как *зональное*. Дискоидальный и зональный типы прикрепления плаценты являются *децидуатными*, так как часть материнского

эндометрия, или материнской плаценты, отпадает во время родов. Большинство домашних животных имеют *индецидуатную* плаценту, в которой при родах материнская ткань почти или совсем не теряется.

Гормоны беременности

Прогестерон

Прогестерон выполняет несколько действий, которые необходимы для поддержания нормальной беременности. К ним относятся: (1) обеспечение отрицательной обратной связи с гипоталамусом для подавления любых дальнейших эстральных циклов; (2) подавление гладкой мускулатуры матки для обеспечения прикрепления и развития плода; и (3) оказание помощи в поддержании сократительной способности шейки матки для защиты общей среды матки.

Уровни и источники прогестерона в плазме крови различаются у разных видов и на разных стадиях беременности. У всех домашних животных исходным источником необходимого прогестерона является желтое тело, а у некоторых видов (например, у коров и свиней) желтое тело остается первичным источником на протяжении всей беременности. У других видов (например, кобыл и овец) начальное желтое тело может быть удалено после того, как вторичные источники производят достаточное количество прогестерона для поддержания беременности. У кобылы эти источники включают вторичные или вспомогательные желтые тела и плаценту; у овцы плацента является вторичным источником.

Хорионический гонадотропин лошади

Кобыла представляется уникальной среди домашних видов тем, что плацента лошади является источником белкового гормона, который действует аналогично лютеинизирующему гормону, источником которого является гипофиз. Секреция *хорионического гонадотропина лошади* (ХГЛ) (ранее известный как сывороточный гонадотропин беременной кобылы) начинается примерно через месяц беременности и продолжается примерно до 4 месяцев беременности. В этот период в яичнике беременной кобылы происходит фолликулярное развитие, и ХГЛ способствует лютеинизации этих фолликулов. Эти вспомогательные желтые тела обеспечивают вторичные источники прогестероном.

Источником ХГЛ являются трофобластические клетки эмбрионального происхождения, обнаруженные в специализированных структурах, называемых *эндометриальными чашечками*. Эти структуры рассматриваются как небольшие, приподнятые круглые участки с центральным углублением на эндометриальной поверхности беременной матки. Трофобластические клетки находятся вместе с эндометрием в данных областях. Если потеря беременности происходит после образования эндометриальной чашки, кобыла не будет иметь циклов до тех пор, пока эндометриальные чашки больше не будут активно секретировать ХГЛ. К сожалению, продолжительность жизни чашечек эндометрия приблизительно равна продолжительности сезона размножения, что означает, что сезон размножения обычно заканчивается к тому времени, когда кобыла может снова стать фертильной. Невозможность оплодотворения после образования эндометриальной чашечки является серьезной экономической потерей для программ по размножению лошадей, так как для этой кобылы возможность выжеребки считается утраченной.

Релаксин

Релаксин-это белковый гормон, секретируемый желтым телом у некоторых видов (свиньи и коровы) и плацентой у других (суки и кобылы). Основная функция релаксина -

подготовка к родам и, в конечном итоге, к лактации. Релаксин способствует раскрытию шейки матки и расслаблению мышц и связок, связанных с родовыми путями, чтобы облегчить прохождение плода. У некоторых видов наблюдается пик секреции релаксина непосредственно перед родами. Постепенное повышение уровня релаксина во второй половине беременности также способствует развитию молочной железы для подготовки к лактации.

Диагностика беременности

Если имеются точные данные о сроках эструса и сроках размножения, то самым ранним признаком беременности у большинства животных является отсутствие очередного цикла эструса в ожидаемое время. Однако такое отсутствие течки не является доказательством беременности. Небеременное животное может пропустить эстральный цикл из-за неспособности желтого тела регрессировать нормальным способом или по какому-либо другому нарушению репродуктивной функции. Животное может также иметь задержку одного или двух эстральных циклов, если за первоначальным зачатием следует неспособность поддерживать эту беременность.

Пальпация половых путей через прямую кишку у кобылы и коровы может быть полезна для определения диагностики беременности и оценки стадии беременности. У коровы наличие желтого тела в яичнике и небольшое увеличение одного маточного рога по сравнению с другим указывают на раннюю беременность. Примерно на 3-м месяце беременности у коровы становятся ощутимы плодные оболочки и карункулы, а маточная артерия на одной стороне с плодом немного больше сосуда на другой стороне. Диагностика беременности при пальпации прямой кишки считается более сложной у кобылы, чем у коровы, но из-за развития околоплодного мешка ранним диагностическим признаком является выпуклость матки.

Ультразвуковое исследование используется для диагностики беременности у различных домашних животных, включая крупный рогатый скот, лошадей, овец, коз, лам и свиней. Самое раннее время для верификации беременности диктуется отчасти размерами эмбриона, которые, в свою очередь, варьируют у разных видов. В целом, время варьируется от примерно 2 недель для кобыл до примерно 5 недель для овец. У крупных животных ультразвуковой зонд может быть введен через прямую кишку так, чтобы он был ближе к матке. По мере продолжения беременности развивающийся плод и gravidная матка могут опускаться в брюшную полость и может потребоваться трансабдоминальное ультразвуковое исследование для оценки на поздних стадиях беременности.

Роды

Роды (родовые схватки), акт рождения детеныша, знаменуют собой окончание беременности. Роды можно разделить на три стадии. **Первая стадия** состоит из маточных сокращений, которые постепенно подталкивают плод и плодную оболочку к шейке матки. Продолжительность этой стадии в большинстве случаев составляет несколько часов у большинства видов (например, от 2 до 6 у коровы и овцы, от 1 до 4 у кобылы и от 2 до 12 у свиньи).

На втором этапе происходит фактическое рождение плода. Прохождение частей плода через шейку матки во влагалище вместе с разрывом одного или обоих водяных мешков рефлекторно инициирует фактическое напряжение или сокращение мышц живота. Сочетание сокращения матки и абдоминальное сокращение заставляет плод проходить через родовой канал. Этот период часто бывает очень быстрым у домашних видов, причем большинство жеребят рождаются в течение 15-30 минут.

Третья стадия родов состоит из рождения плаценты, которая обычно следует почти сразу за плодом.

Поздняя беременность

Чтобы облегчить роды плода, мышцы и связки родовых путей расслабляются незадолго до родов. Вульва набухает, и могут присутствовать выделения слизи. Мышцы с обеих сторон основания хвоста могут расслабляться и казаться опущенными или подавленными. Молочные железы увеличиваются и могут выделять молочный материал за несколько дней до родов. С приближением родов животные могут стать беспокойными, искать уединения и увеличивается частота мочеиспускания. Сука и свинья часто пытаются построить укрытие. Важным эндокринным изменением во время поздней беременности у большинства видов является соотношение эстрогена и прогестерона. Уровень прогестерона высок по отношению к эстрогену в течение большей части беременности, но это соотношение изменяется во время поздней беременности, когда эстроген увеличивается по отношению к прогестерону. Эстроген способствует выработке сократительных белков в гладкомышечных клетках матки и разрывных соединениях между этими клетками. Эти маточные изменения увеличивают силу, которую матка может генерировать для родов. Сроки изменений эстрогена и прогестерона относительно родов варьируют у разных видов.

Начало родового акта

У домашних животных эндокринный сигнал от плода инициирует роды. Уровень **глюкокортикоидов** в плазме крови (например, кортизола) повышается у большинства домашних животных, за исключением кобыл, незадолго до родов. Кора надпочечников плода является источником этих глюкокортикоидов, и корковая секреция надпочечников является ответом на аденокортикотропный гормон (АКТГ) из плодного аденогипофиза. Повышение чувствительности коры надпочечников АКТГ является одной из причин повышенной секреции глюкокортикоидов в этот период. Поднимающиеся внутриутробные глюкокортикоиды воздействуют на плаценту и материнскую матку. У некоторых видов глюкокортикоиды увеличивают выработку эстрогена плацентой, так что эстрогены плазмы увеличиваются относительно прогестерона. Это приводит к изменениям в гладкой мускулатуре матки, как было описано ранее. Глюкокортикоиды и эстрогены действуют синергически, способствуя маточному синтезу и секреции **PGF 2 α** .

Увеличение **PGF 2 α** имеет множество эффектов, которые могут способствовать наступлению родов, и некоторые рассматривают их как последнее звено в цепи событий, инициирующих роды. У видов, у которых первичное желтое тело остается и является значительным источником прогестерона (например, у коров и свиней), повышение **PGF 2 α** может вызвать лейтолиз и удалить этот источник прогестерона. Напомним, что прогестерон подавляет активность гладкой мускулатуры матки и поддерживает тонус шейки матки, поэтому для облегчения родов целесообразно снижение уровня прогестерона. **PGF 2 α** также непосредственно стимулирует сокращение гладкой мускулатуры матки для перемещения плода в родовый канал и непосредственно способствует расширению шейки матки.

Окситоцин

Вход плода в родовый канал вызывает рефлекторное увеличение секреции **окситоцина** из нейрогипофиза. Окситоцин действует непосредственно на гладкую мускулатуру матки, усиливая ее сокращения и способствуя родам. Экстракты из нейрогипофиза применяют клинически для стимуляции поздних сокращений утомленной матки при длительных родах. У кобыл уровень окситоцина в плазме крови постепенно повышается на последних стадиях беременности, а затем значительно возрастает с началом родов.

Предлежание плода и роды

Теленок перед родами обычно находится передними ногами вперед с вытянутой головой и носом между передними ногами (Рисунок 28-7). Спина теленка соприкасается с крестцом матери. Это положение, называемое черепным (передним) предлежанием, является преимуществом, так как использует естественный изгиб родовых путей матери и изгиб положения плода. Каудальное (заднее) предлежание с задними ногами и скакательными суставами вперед, у крупного рогатого скота встречается достаточно часто, поэтому считается нормальным. Маточные сокращения проталкивают плодную плаценту (водяные мешки) к шейке матки, и в конечном итоге эти водяные мешки разрываются. Примерно в то же время мышцы живота начинают сильно сокращаться, чтобы вытеснить плод через родовые пути. Сокращение мышц брюшного пресса, называемое **напряжением**, является рефлекторной реакцией на стимулы от присутствия частей плода внутри влагалища и вульвы матери. Напряжение также может быть легко вызвано введением руки в вульву и влагалище, например, при попытке родить теленка. Ноги у жеребенка длиннее, чем у теленка, и жеребенок вынашивается в большей степени в теле матки, в то время как теленок вынашивается почти полностью в одном роге матки.



Рисунок 28-7. Краниальное или переднее предлежание теленка.

Предлежание жеребенка по существу то же самое, что и у теленка. У свиней и собак детеныши вынашиваются в обоих рогах матки и могут предлежать либо краниально, либо каудально одинаково.

У видов, которые обычно имеют одно потомство, плацента, или **послед**, появляется вскоре после рождения, но она может сопровождать плод или, реже, предшествовать ему. У свиньи, несущей помет, плацента для каждого плода обычно рождается все еще прикрепленной к плоду и может полностью окружать плод. В этих случаях немедленное удаление плаценты из носа новорожденного необходимо для сохранения жизни плода; обычно это происходит у свиней. Послед считается патологически задержанной, если между рождением детеныша и рождением последа проходит больше времени, чем полагается. Послед коровы и овцы должен родиться в течение 24 часов, а послед кобылы - в течение 2-3 часов.

Задержка плаценты является серьезной проблемой у всех млекопитающих. Этот показатель очевидно выше у крупного рогатого скота, чем у других видов, и выше у молочных пород, чем у мясных. Ручное удаление задержанной плаценты было распространенным методом лечения, но более консервативное лечение (т. е. без ручного

удаления, с антибиотиками для предотвращения инфекции) также пропагандируется и поддерживается научными исследованиями.

Дистоция

Нормальные роды без осложнений - это, безусловно, самое распространенное явление у домашних животных. **Дистоция** - это рождение с трудностями; в некоторых случаях роды невозможны без посторонней помощи. В общем, от начала родов коровы должны отелиться в течение 8 часов, овцы должны ягниться в течение 2 часов, а кобылы должны жеребиться в течение 2-3 часов. Свины должны рожать в среднем по одному потомству в час до завершения опороса (то есть рождения поросенка).

У крупных животных (коровы, кобылы и овцы) неправильное предлежание плода является частой причиной дистоции и, как правило, с неправильным расположением конечностей или головы (например, голова повернута вверх с предлежанием передней части шеи или голова повернута вниз с предлежанием задней части шеи). Может быть необходима коррекция такого предлежания для рождения плода. Коррекция обычно влечет за собой отталкивание плода в матку подальше от тазового входа, чтобы плодом можно было манипулировать и изменить положение его конечностей и головы.

Чрезмерно большой размер плода по отношению к размеру родового канала матери также может вызвать дистоцию. Это распространенная причина дистоции у первотелок и относительно мелких коров, которые спариваются с гораздо более крупными быками. Чрезмерно большой размер плода может также вызвать проблемы у овец с одиночными ягнятами и свиней с небольшими пометами. Несмотря на то, что в этих случаях предлежание может быть нормальным, для рождения новорожденного может потребоваться чрезмерное растяжение, что может нанести вред как плоду, так и матери.

При некоторых случаях дистоции может потребоваться **кесарево сечение** (хирургическое удаление плода). При успешной операции может родиться жизнеспособный плод и возможно сохранение репродуктивной способности матери. **Эмбриотомия** (хирургическое расчленение плода для обеспечения его прохождения через родовые пути) также может быть необходима в некоторых случаях для спасения жизни матери.

Анатомия и физиология молочных желез

Молочные железы коровы

Подвешивающая связка

Кровоснабжение

Лимфатические сосуды

Микроскопическая анатомия молочной железы

Железа

Молочные железы овец и коз

Молочные железы свиней

Молочные железы лошади

Физиология лактации

Состав молока

Секреция молока

Лактогенез

Галактогенез

Выделение молока или выброс молока

Молозиво

Прекращение лактации

Цели обучения

- Определить и объяснить значение выделенных *жирным курсивом* терминов в этой главе.
- Кратко обрисовать развитие молочной железы, указав видовые различия.
- Описать анатомию молочной железы крупного рогатого скота, включая протоковую систему и подвешивающую связку.
- Проиллюстрировать артериальное кровоснабжение и венозный дренаж молочной железы крупного рогатого скота.
- Описать состав молока и источник каждого из этих веществ.
- Кратко охарактеризовать основные гормоны, участвующие в физиологическом контроле лактогенеза и галактопоза.
- Проиллюстрировать нейроэндокринный рефлекс, который приводит к выделению молока.
- Каков состав молозива и в чем его значение?

Молочные железы (также называемые грудными железами) являются модифицированными потовыми железами, которые производят молоко для питания потомства. Они развиваются из двусторонних утолщений вентролатеральной эктодермы эмбриона, так называемых молочных линий, которые правильнее называть *молочными гребнями*. У плотоядных животных и свиней молочные железы развиваются через подмышечную и паховую области гребней, что характерно для видов, которые обычно рожают несколько плодов. Однако у большинства других домашних животных развиваются только паховые молочные железы, обычно самая каудальная пара (например, у кобылы, овцы и др.) или две пары (например, у коровы). У человекообразных обезьян и слонов развиваются только две грудные молочные железы.

Каждая железа состоит из системы протоков, соединяющих агрегаты секреторного эпителия, окруженного соединительной тканью и жиром и поддерживаемого фиброэластической капсулой. Соотношение секреторной паренхимы к соединительной ткани определяется гормонально; в период лактации секреторные ткани молочной железы увеличиваются в объеме. После окончания лактации (прекращение молока) секреторные ткани регрессируют, и соединительная ткань составляет больший процент железы.

У жвачных животных и лошадей отдельные железы настолько тесно связаны друг с другом, что их обычно называют единым **выменем**. Тем не менее, индивидуальная природа желез вымени легко оценивается наличием одного соска (сосочка) для каждой железы. Один (как у жвачных животных) или несколько (как у кобыл и свиней) протоков могут выделять молоко на кончике каждого соска.

Эмбриональная эктодерма инвагинирует вдоль грудного гребня, чтобы превратиться в систему протоков отдельных молочных желез. Эти инвагинации (молочные железы) в итоге будут связаны с отдельным соском. У всех видов первоначально развивается больше желез, чем сохраняется, и дополнительные железы обычно быстро регрессируют после появления. Не случайно, однако, некоторые дополнительные железы сохраняются и производят *дополнительные соски*. Эти лишние соски обычно маленькие и не связаны с хорошо развитой железой; поскольку они могут мешать доению, их обычно удаляют из вымени коров и коз.

Мужские эмбрионы также развивают грудные гребни, хотя обычно они не прогрессируют в развитии для образования функционирующих желез. У копытных животных нефункциональные соски обычно присутствуют у хряков; они иногда видны рядом с мошонкой быков и баранов; также они редко встречаются на крайней плоти жеребцов.

Молочные железы домашних животных имеют много общего, но поскольку вымя дойной коровы было настолько сильно развито, что вырабатывало молоко, намного превышающее то, которое необходимо для питания потомства коровы, эта тема будет подробнее рассматриваться ниже.

Молочные железы коровы

Вымя коровы состоит из четырех индивидуальных желез, называемые **четвертями**. Кожа вымени покрыта тонкими волосками; однако сосок совершенно безволосый. Правая и левая половины вымени состоят из черепной (передней) и хвостовой (задней) четвертей. Каждая сторона вымени почти полностью независима от другой в том, что касается кровоснабжения, нервного обеспечения и подвешивающей связки (подробнее ниже).

Вентрально обе половины вымени разграничены продольной **межсосковой бороздой**, которая соответствует срединной перегородке соединительной ткани, разделяющей левую и правую половины. Из-за относительной изоляции каждой стороны половина вымени может быть удалена хирургическим путем, не повреждая другую половину, как это может быть сделано для лечения агрессивной опухоли. Железистая ткань и протоковые системы четвертей в каждой половине вымени полностью отделены друг от друга. Таким образом, все молоко из одного соска вырабатывается железистой тканью этой четверти. Сосудистая сеть, нервное снабжение и лимфодренаж, однако, являются общими для обеих четвертей данной половины.

Паренхима лактирующей молочной железы состоит из секреторной ткани и протоков железы (Рисунок 29-1). Секреторные единицы, **альвеолы**, выстланы простым эпителием, который варьируется от колонной до кубовидной по высоте. Альвеолы являются основными структурами для фактического производства молока, хотя начальная часть ассоциированного протока также выстлана секреторным эпителием.

Различные малые начальные протоки сходятся вместе, чтобы образовать более крупные протоки, а эти в свою очередь сходятся еще раз, чтобы образовать еще более

крупные, все из которых в конечном итоге заканчиваются в большом единственном резервуаре, **млечном синусе**. Млечный синус иногда можно описать как разделенную на большую полость внутри самой четверти, **цистерну железы**, и на меньшую полость внутри связанного сосочка, называемую **сосковой цистермой** (Рисунок 29-1). Разделение между цистермой железы и цистермой соска часто отмечено круглым гребнем (кольцом), который содержит вену и некоторые гладкие мышечные волокна.

Стенка пустой цистерны содержит многочисленные перекрывающиеся продольные и круговые складки, которые разглаживаются за счет расширения стенки при наполнении молоком.

Также могут быть дивертикулы (карманы) в стенке цистерны железы.

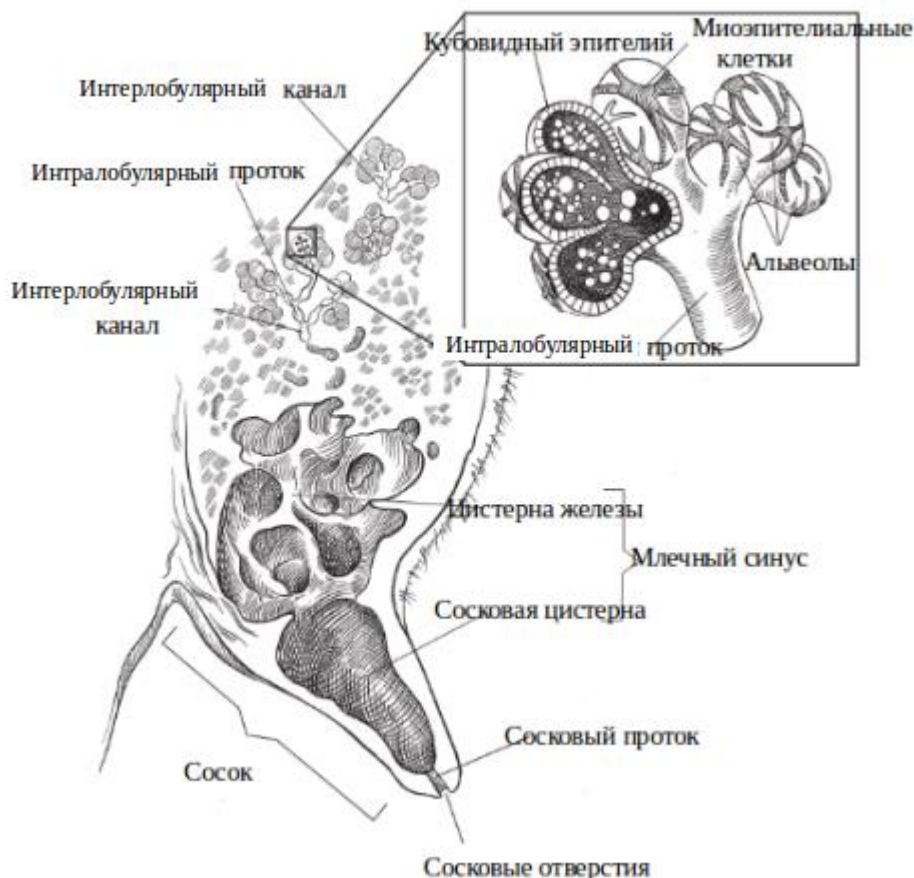


Рисунок 29-1. Анатомия вымени коровы.

Сосковая цистерна непрерывна с внешней стороной соска через узкое отверстие в конце соска, **сосочковый проток** (обычно называемый **сосковым протоком** или сосковым каналом), который открывается в **сосковые отверстия**. Сосковый проток длиной примерно 8,5 мм, и его просвет обычно закрыт эпителиальными складками, которые выступают внутрь от стенки соскового протока, оставляя только звездообразное потенциальное отверстие. Сфинктер гладких мышечных волокон окружает сосковый проток на дистальном конце соска.

Подвешивающая связка

Вымя лактирующей молочной коровы может весить до 60 кг (132 фунта), поэтому орган поддерживается плотной системой фиброэластических связок, называемых подвешивающей связкой. Основными поддерживающими элементами подвешивающих

связок являются две его медиальные пластинки, обе которых начинаются от средней линии белой линии (linea alba) брюшной стенки и симфиза таза (Рисунок 29-2). Каждая медиальная пластинка проходит по направлению к брюшной поверхности между двумя половинами вымени так, что один слой непосредственно покрывает медиальную сторону каждой половины. Две медиальные пластинки могут быть легко разделены, так как они соединены только небольшим количеством рыхлой ареолярной соединительной ткани; практически никакие сосуды или нервы не проходят через медиальную связку от одной половины вымени к другой. Проксимально (ближе к стенке тела) пластинки самые толстые. По мере того как они опускаются, они выделяют листы соединительной ткани, которые расходятся от средней линии и проникают в паренхиму вымени, так что две медиальные пластинки тоньше всего рядом с межсосковой бороздой.

Боковые пластинки подвешивающей связки состоят в основном из плотной белой волокнистой соединительной ткани, что делает их менее эластичными, чем медиальные пластинки, которые в основном представляют собой эластичную соединительную ткань. Краниальная часть боковой пластинки происходит от апоневротических тканей стенки тела вблизи наружного пахового кольца и более каудально от областей тазового симфиза и предлобкового сухожилия (сухожилия прикрепления прямой мышцы живота (*m. rectus abdominis*)).

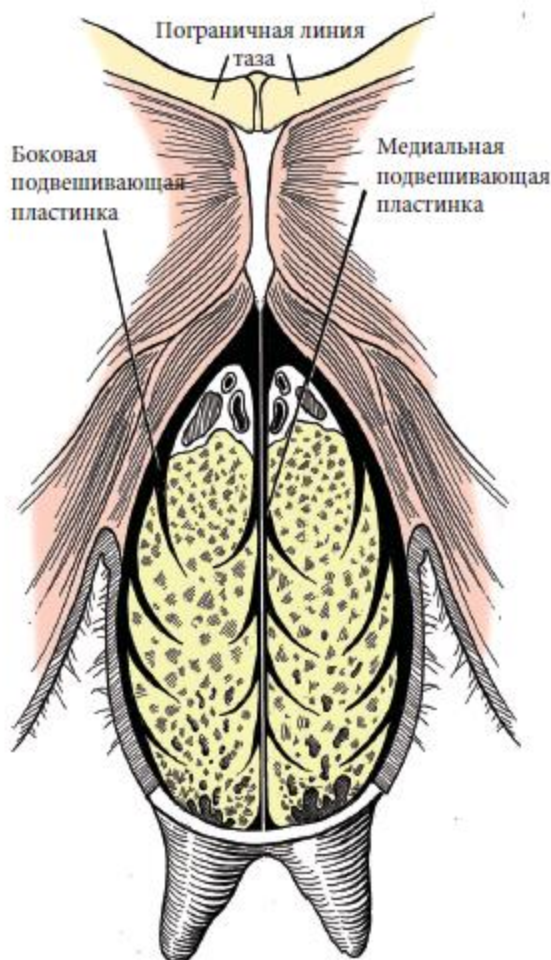


Рисунок 29-2. Подвешивающие связки коровы. Вымя показано в поперечном сечении через заднюю часть.

С точки начала боковая пластинка проходит по направлению к брюшной поверхности и вокруг боковой стороны каждой половины молочной железы, смыкаясь с медиальной пластинкой на черепной и каудальной сторонах каждой половины. Как и медиальная

Кровоснабжение

Внутренняя подвздошная артерия

Внутренняя подвздошная вена

Вентральные перинеальные артерии и вены

Глубокая бедренная артерия

Глубокая бедренная вена

Внешняя подвздошная артерия

Внешняя подвздошная вена

Брюшная аорта

Пудендоэпигастальный тракт

Внешняя половая артерия и вена

Молочная камера

Подкожные вены брюшной полости

Внутренняя грудная артерия

Внутренняя грудная вена

Внешняя половая артерия

Внешняя половая вена

Лимфатические сосуды молочной железы

Поверхностный паховый лимфатический узел

566

Венозный отток из вымени осуществляется в основном через венозный круг у основания вымени, где он прикрепляется к брюшной стенке. Этот венозный круг образуется из главных вен, которые обеспечивают отток из вымени. Наружная половая вена каждой стороны получает кровь как из краниальной, так и из каудальной четвертей одной и той же стороны. Краниально каждая **наружная половая вена** непрерывна с **каудальной поверхностной эпигастральной веной** и каудально с перинеальной веной. Анастомоз между двумя каудальными поверхностными эпигастральными венами непосредственно перед выменем завершает венозный круг. Каудальная поверхностная эпигастральная вена проходит вперед в сагиттальной плоскости латерально к средней линии на вентральной брюшной стенке и соединяется с черепной поверхностной эпигастральной веной, которая в конечном счете стекает во внутренние грудные вены, а затем в краниальную полую вену. До того, как телка начнет давать молоко, связь между краниальной и каудальной поверхностными эпигастральными венами будет развита слабо. Во время первой беременности, когда вымя подвергается заметному увеличению в размерах и, следовательно, кровоснабжению, две вены образуют функциональный анастомоз, после чего они вместе образуют **подкожную брюшную вену**, или **молочную вену**. У высокопродуктивных молочных коров подкожная брюшная вена большая и извилистая. Она проходит через отверстие в прямой мышце живота (**молочная камера**), соединяется с внутренней грудной веной и в итоге стекает в краниальную полую вену.

Лимфатические сосуды

Лимфатические сосуды, обеспечивающие отток из вымени, довольно хорошо видны с поверхностной стороны прямо под кожей, особенно у высокопродуктивного скота. Они спускаются со всей поверхности вымени, включая сосок, в **поверхностные паховые (молочные или надвыменные) лимфатические узлы** вблизи поверхностного (наружного) пахового кольца над каудальной частью основания вымени.

Микроскопическая анатомия молочной железы

Молочная железа классифицируется как сложная трубчато-альвеолярная железа. Она состоит из соединительнотканной интерстициальной ткани, паренхимы (секреторного эпителия), протоков, сосудов и нервов. В не лактирующем состоянии железа имеет пропорционально больше стромы чем паренхима (Рисунок 29-4); во время лактации паренхима подвергается заметному росту и составляет основную массу железы (Рисунок 29-5).

Поверхность коровьего и свиного соска покрыта голым (безволосым), многослойным плоским эпителием, лишенного желез. Соски других домашних видов имеют более типичную волосистую и железистую кожу. Она соединена с многослойным плоским эпителием, который выстилает сосковый проток. Проток окружен гладкими мышечными волокнами, которые функционируют в качестве сфинктера. На стыке соскового протока и сосковой цистерны эпителиальная выстилка резко изменяется от многослойного плоского к многослойному цилиндрическому эпителию, который обычно имеет толщину в две клетки. Этот многослойный цилиндрический эпителий выстилает цистерны сосков и желез, а также более крупные млечные протоки. По мере того как протоки разветвляются и становятся меньше, эпителиальная выстилка изменяется сначала на простой цилиндрический, а затем на секреторный эпителий в альвеолах. Высота альвеолярного эпителия значительно изменяется в зависимости от уровня активности железы.

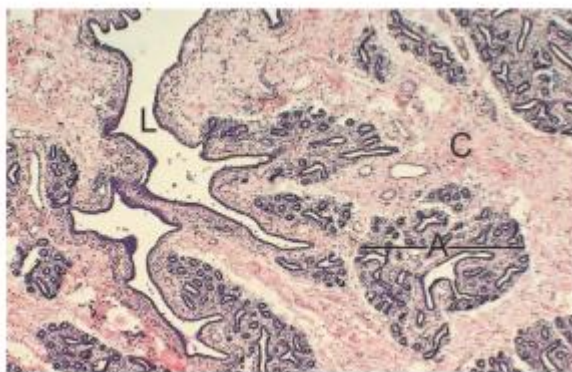


Рисунок 29-4. Нелактирующая молочная железа. А-дольки железы с неактивными альвеолами; L - внутригрудной проток; С- соединительная ткань. Источник: Bacha and Bacha , 2012. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

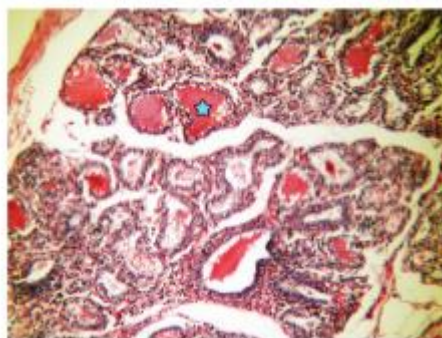


Рисунок 29-5. Лактирующая молочная железа. Звезда указывает на единственную альвеолу. Источник: Изображение предоставлено Гретхен Делькамбре В, Университет Штата Колорадо, Форт-Коллинз, штат Колорадо, США.

Молочная железа отличается от большинства других экзокринных желез тем, что ее секреторная часть не ограничивается окончаниями мельчайших протоков; выделяющие молоко строения также стекают непосредственно в более крупные протоки и также прямо в цистерну железы и цистерну соска. Группа альвеол, окруженная соединительнотканной перегородкой, образует более или менее отчетливую единицу, называемую долькой (Рисунок 29-1). Группа долек внутри одного соединительнотканного пространства образует долю. Соответственно, протоки подразделяются на интралобулярные, интерлобулярные, интралобарные и интерлобарные по мере их увеличения в размерах. Альвеолы, образующие дольку, стекают в маленькие протоки внутри дольки, интралобулярные протоки. Эти интралобулярные протоки стекают в центральное собирательное пространство, из которого выходят интерлобулярные протоки (протоки между дольками). Эти интерлобулярные протоки соединяются в пределах одной доли, образуя интралобарный проток. Когда этот проток выходит из доли, он называется интерлобарным протоком; он может войти в цистерну железы непосредственно либо может присоединиться к одному или нескольким другим интерлобарным протокам перед впадением в цистерну. Многие из протоков имеют многочисленные расширения, которые действуют как дополнительные участки для сбора молока. Альвеолы и протоки окружены сократительными **миоэпителиальными клетками**, которые также называются **корзинчатыми клетками**. Эти клетки сокращаются, чтобы выделить молоко (называется **выделением молока**) в ответ на высвобождение окситоцина (подробнее ниже).

Помимо эпителиальной паренхимы и миоэпителиальных клеток, молочная железа имеет интерстициальную ткань из белой волокнистой соединительной ткани и желтой эластичной соединительной ткани. Кровеносные сосуды, лимфатические сосуды и нервы разветвляются по всей интерстициальной ткани, чтобы достичь эпителиальных структур.

Вены молочной железы не имеют клапанов и образуют расширенную сеть по всей железе и внутри стенки соска. Сосудистый слой соска называется пещеристым телом (и действительно имеет сходство с эректильной тканью полового члена у самцов, как и видно из названия). Лимфатические сплетения расположены на всех участках вымени только глубоко под кожей и по всей паренхиме железы. Нервы в первую очередь являются сенсорными и сосудодвигательными.

Молочные железы овец и коз

Вымя овцы и самки (Рисунок 29-6) отличается от вымени коровы тем, что в каждой половине вымени имеется только один сосок, один сосковый проток, одна сосковая цистерна и одна цистерна железы. Одна половина бараньего и козьего вымени напоминает одну четверть бычьего вымени. Сосок покрыт редкими тонкими волосками. Каждая половина вымени овцы расположена краниомедиально к паховой пазухе (мешочек кожи, выстланный пахучими железами) той же стороны. Дополнительные соски у овцы не имеют отдельной ткани железы, но такое часто встречается у коровы. Мышца сфинктера вокруг сосочкового протока развита слабо, поэтому на ее закрытие влияет эластичная ткань в конце соска.

Молочные железы свиней

Нормальное число сосков у домашней свиньи составляет семь пар, или 14 сосков, причем первая пара располагается каудально к месту соединения грудины и реберной дуги, а последняя пара – в паховой области (Рисунок 29-6). Количество пар может варьироваться от четырех до девяти, и иногда между нормальными сосками обнаруживаются дополнительные соски. У свиней в среднем на 2,5 соска больше, чем у поросят в их среднем помете. Железы, которые не используются, не вырабатывают молока и не развиваются снова до следующей беременности.

Перевернутые соски (вогнутые соски) и мастит являются двумя наиболее распространенными состояниями, отрицательно влияющими на молочные железы свиней.

Каудальные молочные железы свиньи получают кровь из каудальных поверхностных эпигастральных артерий и в некоторой степени из каудальных (глубоких) эпигастральных артерий. Краниальные пары получают кровь из ветвей краниальных (глубоких) эпигастральных артерий. Краниальные и каудальные эпигастральные артерии соединяются с помощью анастомоза дорсально с брюшными молочными железами.

Лимфатические сосуды от всех, кроме одной или двух черепных желез с каждой стороны, стекают к ипсилатеральным поверхностным паховым лимфатическим узлам. Лимфатические сосуды от нескольких краниальных желез могут вытекать к грудным лимфатическим узлам, поверхностным шейным лимфатическим узлам или к обоим узлам.

Сосок свиньи содержит два сосковых протока и две сосковые цистерны. Каждая сосковая цистерна связана с цистерной железы. Сам сосок безволосый, но волосы есть у основания соска и на железе.

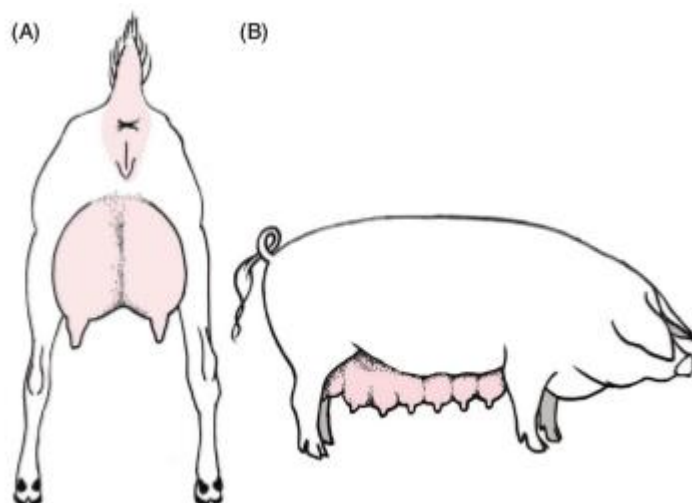


Рисунок 29-6. А) Каудальный вид лактирующей молочной козы. В козьем молочном вымени есть две железы с двумя сосками. В) боковой вид лактирующей свиньи. Типичная свинья имеет семь пар желез.

Молочные железы лошади

Молочные железы кобылы состоят из одного соска с каждой стороны, прикрепленного к половине вымени. Каждый сосок имеет два сосковых протока и две сосковые цистерны, каждая из которых связана с отдельной системой протоков и альвеол (иногда железа имеет третий набор протоков). В одной и той же половине вымени не наблюдается связи между протоками или цистернами. Подвешивающие связки расположены так же, как у коровы, но они не такие крепкие. Вымя и соски кобылы покрыты тонкими, утонченными волосками с многочисленными сальными и потовыми железами.

Физиология лактации

Состав молока

Молоко содержит все питательные вещества, необходимые для выживания и начального роста новорожденных мам. Питательные вещества в молоке включают источники энергии (липиды и углеводы), белки для обеспечения аминокислот, и воду. Относительные количества этих питательных веществ в молоке различаются у разных видов животных (Таблица 29-1).

Материнская диета и стадия лактации также влияют на состав молока. Диеты с высоким содержанием неволоконистых углеводных источников энергии связаны с увеличением процента липидов в молоке. Диеты с высоким содержанием белка способствуют небольшому увеличению процента белка в молоке, но этот эффект значительно меньше, чем влияние энергии на содержание липидов в молоке. Количество углеводов в молоке (лактоза или молочный сахар) обычно не меняется с диетой. Процентное содержание липидов и белка в молоке также является самым высоким в начале лактации. У крупного рогатого скота этот процент относительно высок в первые несколько недель после отела и затем уменьшаются в течение следующих 3-4 месяцев. В дальнейшем, при лактации, концентрация липидов и белков снова увеличивается, так как общая суточная выработка (килограмм молока в день) уменьшается. Большинство липидов в молоке находятся в форме триглицеридов, и они являются основным источником пищевой энергии в молоке. Триглицериды состоят из трех жирных кислот и глицерина. Жирные кислоты для синтеза молочных триглицеридов могут быть получены из крови или синтезированы в молочной железе. Молочные железы нежвачных животных используют *глюкозу* крови для получения энергии и в качестве источника углерода для синтеза жирных кислот. Глицерин образуется главным образом в результате катаболизма глюкозы в процессе гликолиза. Молочные железы жвачных животных зависят от содержания в крови *ацетата* и *β-гидроксibuтирата*, которые обеспечивают углерод для синтеза жирных кислот, причем ацетат является основным источником. Ацетат и β-гидроксibuтират у жвачных животных образуются в виде летучих жирных кислот путем ферментативного метаболизма микроорганизмами в рубце. Эти летучие жирные кислоты всасываются в кровь и тем самым становятся доступными для синтеза молочного жира в молочной железе. Большинство молочных триглицеридов имеют жирные кислоты с цепями от 4 до 14 атомов углерода в длину, называемые короткоцепочечными жирными кислотами. Такие короткоцепочечные жирные кислоты обычно не встречаются в жировой ткани на протяжении всего остального тела.

Таблица 29-1. Средние значения составляющих компонентов молока в граммах на литр

Вид	Липиды	Лактоза	Белки	Общее количество минералов (Зола)	Кальций
Корова	38	48	37	7	1.3
Кобыла	16	50	24	4.5	1
Овца	70	40	60	8	1.9
Свинья	80	46	58	8.5	2
Лань	40	45	35	7.8	1.2

Лактоза (молочный сахар), основной углевод в молоке, является дисахаридом, который состоит из двух моносахаридов глюкозы и галактозы. Лактоза синтезируется в молочных железах и обычно содержится только в молочных железах и в молоке. Секреторные клетки в молочных железах используют глюкозу из крови для синтеза галактозы, а затем объединяют галактозу с большим количеством глюкозы для производства лактозы; поэтому глюкоза необходима для синтеза лактозы. Извлечение глюкозы из крови активно секретирующей молочной железой является достаточно эффективным процессом, поэтому концентрация глюкозы в венозной крови, покидающей молочную железу, относительно невелика.

Напомним, что у жвачных животных глюкоза в крови в основном выводится из глюконеогенеза в печени с использованием **пропионовой кислоты**, летучей жирной кислоты, всасываемой из рубца, в качестве субстрата. Таким образом, пропионовая кислота, производимая рубцовыми микроорганизмами и ферментативным метаболизмом, является конечным субстратом для производства лактозы у жвачных животных. Кроме того, уровень глюкозы в крови у жвачных животных относительно низок по сравнению с другими млекопитающими, отчасти потому, что жвачные животные поглощают очень мало глюкозы из желудочно-кишечного тракта. В пик лактации высокопродуктивной молочной коровы железы используют большую часть глюкозы, вырабатываемой печенью, для производства лактозы. Если потребность молочных желез в глюкозе не может быть удовлетворена глюконеогенезом, а уровень глюкозы в крови значительно падает, развивается лактационный кетоз. В то время как уровень глюкозы в крови низкий, метаболические кислоты (которые образуются в печени из жирных кислот) накапливаются в крови с образованием метаболического ацидоза.

Основными белками молока являются **казеины**. Аминокислоты, содержащиеся в крови, являются предшественниками прямого синтеза казеинов секреторными клетками молочных желез. К другим молочным белкам относятся α -лактальбумин и β -лактоглобулины, которые вырабатываются клетками молочной железы, и серум альбумин и иммуноглобулины, которые вырабатываются печенью и лимфоцитами соответственно.

Реннин (также известный как химозин) – это протеолитический фермент, секретируемый эпителиальными клетками очень молодых млекопитающих. Реннин изменяет характер проглоченного молока от жидкого до полутвердого творога; этот процесс называется **свертыванием** или **соагуляцией**. Изменение качеств увеличивает время, в течение которого молоко удерживается в желудке, и это позволяет начать переваривание белка. Свертывание происходит, когда реннин разрушает один из белков казеина, отвечающий за увеличение растворимости мицелл, агрегатов казеинового белка в молоке (подробнее ниже). Без этого специфического казеина молочные белки осаждаются вместе с кальцием в молоке, образуя творог.

Секреция молока

Эпителиальные клетки, выстилающие альвеолы молочных желез, являются клетками, в первую очередь ответственными за секрецию молока. Внешний вид этих клеток меняется по мере того, как они синтезируют и высвобождают липиды, белки и лактозу молока. После того как клетки активно секретируют компоненты молока и просвет альвеол заполняется молоком, эпителиальные клетки уменьшаются и их можно описать как простой низкокубовидный эпителий (Рисунок 29-5). На этой стадии их секреторная активность относительно низка. Вскоре после того, как сохраненное молоко удаляется, эпителиальные клетки увеличивают свою секреторную активность и начинают наполнять альвеолы. В начале секреторной фазы клетки приобретают более столбчатый вид, а затем постепенно уменьшаются до кубовидной формы по мере заполнения альвеол молоком. В сухих молочных железах можно обнаружить небольшие, очевидно нефункционирующие альвеолы, а также наблюдается относительное увеличение количества интерстициальной рыхлой соединительной ткани (Рисунок 29-4).

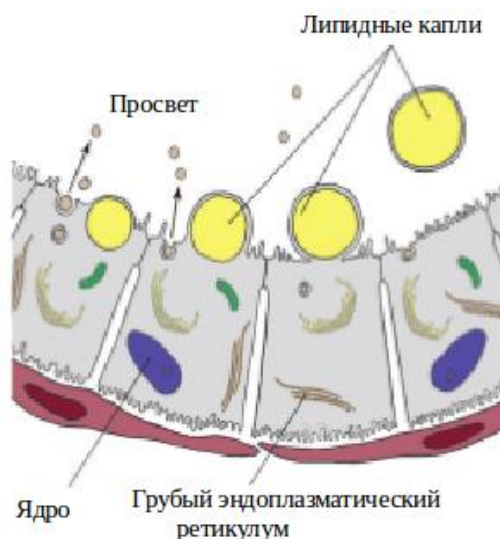


Рисунок 29-7. Секреция молочных липидов, молочных белков и лактозы эпителиальными клетками, выстилающими альвеолы молочных желез. Белки и лактоза высвобождаются вместе в секреторных везикулах путем экзоцитоза (указано стрелками).

Липиды молока синтезируются и обрамляются в секреторные капли, которые выдавливаются с просветной поверхности клетки в альвеолы (Рисунок 29-7). Когда они освобождаются, мембранное покрытие, полученное из клеточной мембраны эпителиальной клетки, обрамляется в липидные капли. Альвеолярные секреторные клетки также производят секреторные везикулы, которые содержат как молочные белки (казеины), так и лактозу. Поскольку казеины синтезируются и обрамляются в эти везикулы, они соединяются в части, называемые *мицеллами*. Включение одного специфического типа казеина (К-казеина) в эту агрегацию увеличивает растворимость мицеллы, так что молочные белки остаются в растворе после их выхода из клетки. Лактоза внутри секреторной везикулы создает осмотическую силу, чтобы втянуть воду в пузырь из цитозоля клетки. Секреторные везикулы, каждый из которых содержит смесь мицелл, лактозы и воды транспортируется к апикальной поверхности клетки и высвобождаются в альвеолы путем экзоцитоза (Рисунок 29-7). За счет различных механизмов, с помощью которых липиды, белки и лактоза секретируются из

альвеолярных клеток, молоко считается комбинацией апокриновых и мерокриновых выделений.

Лактогенез

Лактогенез - это образование секретов молока, а **галактопоез** - это непрерывное производство молока молочными железами. Рост и развитие секреторного эпителия и пластической сети молочных желез должны предшествовать лактогенезу. Начальное экстенсивное развитие молочной железы обычно связано с половым созреванием (началом половой зрелости) и последующими циклическими изменениями гормонов яичников, эстрогена и прогестерона. Эстроген особенно сильно способствует росту пластической системы при каждом эструсе, в то время как прогестерон, действуя вместе с эстрогеном, необходим для роста и анатомического развития секреторных альвеол. Нормальная секреция гормона роста и глюкокортикоидов также необходима для полноценного развития молочной железы.

Во время беременности длительное воздействие прогестерона на молочные железы способствует более обширному анатомическому развитию секреторных альвеол. В то время как прогестерон стимулирует анатомическое развитие, он также подавляет функциональное развитие секреторного эпителия. Прогестерон к тому же подавляет выработку внутриклеточных ферментов, необходимых для нормальной секреции молока. Этот ингибирующий эффект прогестерона теряется непосредственно перед родами, и он является одним из факторов, способствующих лактогенезу.

Пролактин, белковый гормон, синтезируется и секретируется лактотропами в аденогипофизе. Высвобождение пролактина в первую очередь регулируется гуморальным ингибирующим фактором гипоталамуса, который считается катехоламиновым **дофамином**. В отсутствие этого ингибирующего фактора наблюдается непрерывная и относительно высокая скорость высвобождения пролактина. У большинства домашних животных уровень пролактина в крови постепенно повышается в конце беременности, причем резкое повышение происходит во время родов. В период поздней беременности рецепторы пролактина в молочных железах также увеличиваются под влиянием повышающегося уровня эстрогена. Пролактин способствует как анатомическому, так и функциональному развитию секреторного эпителия молочных желез и способствует секреции молока, поэтому резкий подъем при родах необходим для лактогенеза. Под влиянием пролактина секреторные клетки, выстилающие альвеолы, вырабатывают внутриклеточные ферменты, необходимые для секреции молока. Функциональное развитие альвеолярных секреторных клеток также усиливается глюкокортикоидами, которые также увеличиваются в крови перед родами у большинства видов.

Плацента жвачных животных вырабатывает белковый гормон, **плацентарный лактоген**, или хорионический соматомаммотропин, который по строению и функции аналогичен пролактину. Плацентарная продукция лактогена увеличивается на поздних сроках беременности у жвачных животных и считается, что она отвечает за развитие молочной железы у этих видов больше, чем пролактин из аденогипофиза.

Высокие метаболические потребности для лактации требуют повышения активности **тиреоидных гормонов** в ткани молочной железы, а удаление щитовидной железы снижает удой молока у коров. Первичным тиреоидным гормоном, вырабатываемым в щитовидной железе, является 3,5,3', 5' - тетраидотиронин (Т4, тироксин), но более биологически активной формой гормона является 3,5,3'-трийодтиронин (Т3). Дейодирование и, следовательно, преобразование Т4 - Т3 в молочной железе считается основным механизмом, с помощью которого ткань молочной железы способна удовлетворять метаболические потребности лактации и локально регулировать гомеостаз тиреоидных гормонов. Оптимальный уровень глюкокортикоидных гормонов также необходим для оптимального производства молока. Молочные коровы, получающие высокие экзогенные дозы глюкокортикоидов или подвергающиеся

воздействию окружающей среды или поведенческого стресса, снижают молочную продуктивность. И наоборот, удаление надпочечников и эндогенного источника глюкокортикоидных гормонов также приведет к остановке лактации.

Галактогенез

Продолжение лактации требует стимуляции для ускорения производства молока и устранения или ингибирования стимулов, замедляющих производство молока. Стимуляция ниппелей (сосков) при сосании (или доении) резко повышает уровень **пролактина** в крови. Повышенная секреция пролактина является результатом нейронного рефлекса, опосредованного через гипоталамус, который регулирует высвобождение пролактина из лактотропов аденогипофиза. Повышение уровня пролактина относительно короткое по продолжительности (от минуты до часа). Этот периодический и относительно короткий всплеск пролактина необходим для поддержания нормальной лактации у большинства видов, но пролактин очевидно не является существенным регулятором лактации у коров. Добавка пролактина не увеличивает секрецию молока у коров, и лактация сохраняется у коров, несмотря на резкое снижение уровня пролактина в крови.

Гормон роста особенно важен у коров, уровень гормона роста в крови которых напрямую коррелирует с содержанием и уровнем молочной продуктивности. Гормон роста также известен как “соматотропин”, он синтезируется и секретируется соматотропами аденогипофиза. Несмотря на то, что гормон роста очевидно является основным регулятором выработки молока у коров, ни сосание, ни доение не способны производить немедленное высвобождение гормона роста у лактирующей коровы. Добавление гормона роста, или бычьего соматотропина (БСТ), способно увеличить производство молока у коров на 10-40%, или в среднем на 10 фунтов молока в день на одну корову. Это увеличение производства является результатом различных физиологических изменений, которые способствуют производству молока у здоровой коровы с соответствующим доступом к качественному питанию. Эти изменения включают повышенную мобилизацию энергетических запасов организма и преобразования в общем белковом обмене в других органах для обеспечения субстратов для секреции молока, всасывания питательных веществ из желудочно-кишечного тракта и повышения эффективности превращения питательных веществ в молоко в железе. Предполагается, что многие эффекты гормона роста опосредуются инсулиноподобными факторами роста (ИГФ), продукция которых непосредственно повышается гормоном роста (см. Главу 13). Производство бычьего соматотропина с использованием рекомбинантной биотехнологии (рБСТ) было впервые изучено на молочных коровах в 1981 году. У коров, обработанных рБСТ, наблюдалось явное улучшение выхода молока на единицу затрат кормовых ресурсов, обычно называемое “продуктивной эффективностью”. В 1993 году Управление по санитарному надзору за качеством пищевых продуктов и медикаментов Соединенных Штатов Америки (FDA) одобрило рБСТ для использования на молочных коровах под торговой маркой Посилак® , и за первые 20 лет коммерческого использования в Соединенных Штатах более 35 миллионов молочных коров получили рБСТ. В последние годы наблюдается рост потребительского спроса на молочные продукты “без рБСТ”. Безопасность молока и других молочных продуктов от коров, обработанных рБСТ, была тщательно изучена FDA, а также рядом других регулирующих органов и научных обзорных групп по всему миру. Необходимо отметить несколько ключевых моментов: (1) Следовые остатки как БСТ, так и ИГФ-1 могут быть обнаружены в молоке независимо от того, были ли коровы обработаны рБСТ; (2) Обработка рБСТ не изменяет состав молока биологически релевантным образом; (3) рБСТ является белком и поэтому переваривается при пероральном употреблении; и (4) БСТ не является биологически активным у людей, потому что трехмерная структура гормонов человека и крупного рогатого скота отличается таким образом, что человеческий рецептор не

распознает гормон крупного рогатого скота. В то время как многие будут утверждать, что потребление молочных продуктов от коров, получавших рБСТ, коррелирует с повышенным риском развития рака или других заболеваний, неясно, является ли эта ассоциация более чем совпадением или является результатом других природных компонентов в молоке (например, высокого уровня кальция).

Рутинное доение или сосание для удаления молока из молочных желез необходимо для продолжения производства молока. Когда удаление молока резко прекращается, происходит ряд изменений в вымени: через 24 часа альвеолы максимально расширяются, а капилляры наполняются кровью; в период между 36 и 48 часами наблюдается уменьшение количества патентованных (открытых) капилляров и альвеолы не реагируют на внутривенное введение окситоцина. Хотя это резкое прекращение удаления молока часто рассматривается как наиболее эффективный метод прерывания лактации (“прекращение молока” у коровы), в ткани молочной железы существует несколько механизмов, которые могут являться преградой для производства молока. Серотонин – это нейромедиатор, вырабатываемый эпителиальными клетками молочной железы, который может способствовать снижению выработки молока у коров. Некоторые виды также производят *ингибитор лактации по типу обратной связи (FIL)*. Этот небольшой белок вырабатывается в молочной железе, когда она производит молоко; когда железа наполняется молоком и концентрация ингибитора лактации по типу обратной связи повышается, и он подавляет выработку молока железой. Другие компоненты молока могут оказывать аналогичное ингибирующее действие, и стандартное устранение этих ингибирующих факторов необходимо для содействия в продолжении лактации.

Выделение молока

Только *доение* или *кормление грудью* могут опорожнить цистерны и самые большие протоки вымени. На самом деле, любое отрицательное давление приводит к разрушению воздухопроводов и препятствует опорожнению альвеол и более мелких протоков. Таким образом, самка должна принимать биологически активное (хотя и совершенно бессознательное) участие в доении, чтобы выдавить молоко из альвеол в цистерны. Это достигается активным сокращением *миоэпителиальных клеток*, окружающих альвеолы (*выделение молока* или *выброс молока*). Эти миоэпителиальные клетки сокращаются при стимуляции окситоцином, гормоном, высвобождаемым из нейрогипофиза нижнего придатка мозга в результате нейроэндокринного рефлекса. Афферентная сторона рефлекса включает зрительные или слуховые раздражители, а также сенсорные нервы из молочной железы, особенно сосков. Афферентная информация поступает в гипоталамус, который регулирует высвобождение окситоцина из нейрогипофиза (см. Глава 13). *Сосание* сосков детенышем является обычным стимулом для рефлекса выброса молока, но независимо от того, высасывается ли молоко из соска или нет, рефлекс выброса молока вызывает измеримое увеличение давления молока в цистернах вымени.

Рефлекс выброса молока может быть обусловлен стимулами, связанными с привычным, установившимся порядком при доении, такими как кормление, шум в хлеве или при виде сосущего детеныша. Он также может подавляться эмоционально тревожащими стимулами, такими как лай собак, другие громкие и необычные звуки, чрезмерная мышечная активность и боль. Стрессовые стимулы повышают активность *симпатической нервной системы*, которая также может подавлять рефлекс выброса молока. Это торможение происходит как на уровне гипоталамуса, так и через ингибирование высвобождения окситоцина и также на уровне молочной железы, где симпатическая стимуляция может уменьшить кровоток и непосредственно противодействовать действию окситоцина на миоэпителиальные клетки. Высвобождение окситоцина обычно происходит в виде всплеска в течение одной или двух минут после

инициации рефлекса каким-либо тактильным или экологическим стимулом, а период полураспада окситоцина (небольшого пептидного гормона) в плазме составляет всего несколько минут. Следовательно, доение или сосание должно начинаться в тесной связи со стимулами, которые, как известно, стимулируют высвобождение окситоцина, такими как промывание вымени и стимуляция сосков. Если неспособность получить адекватный стимул для выброса молока становится привычным явлением, возможно из-за недостаточной подготовки перед доением, то период лактации может сокращаться чрезмерным удержанием молока в вымени.

По существу, все молоко, полученное при любом доении, присутствует в молочной железе в начале периода доения или кормления грудью. Однако доение обычно не удаляет все молоко из железы. После доения в железе может остаться до 25% молока. Часть этого остаточного молока может быть удалена после инъекций окситоцина, но частое использование таких инъекций, как правило, сокращает период лактации.

Молозиво

Молозиво - это первое молоко, вырабатываемое молочной железой, и его можно узнать по желтому цвету; ему часто дают название “жидкое золото”. При рождении новорожденного раннее употребление молозива крайне важно для выживания и жизнеспособности новорожденных домашних животных. Одно из уникальных различий между молозивом и обычным молоком заключается в том, что молозиво содержит высокую концентрацию **иммуноглобулинов**, вырабатываемых иммунной системой матери. Эти иммуноглобулины концентрируются в молоке путем селективного переноса эпителиальными клетками, выстилающими альвеолы, также они необходимы новорожденному для обеспечения иммунной защиты от инфекционных агентов в окружающей среде до тех пор, пока иммунная система потомства не созреет и не начнет нормально функционировать. Потребление молозива особенно важно у домашних сельскохозяйственных животных из-за ограниченного переноса иммуноглобулинов от матери к плоду через плаценту. У некоторых млекопитающих, в том числе и у человека, перенос иммуноглобулинов через плаценту происходит больше, и по этой причине потребление молозива новорожденными менее важно. Первичный иммуноглобулин, который должен всасываться желудочно-кишечным трактом новорожденного в системный кровоток, является иммуноглобулин G (IgG); тем не менее наличие других иммуноглобулинов (IgA, IgE, IgM) также важно для обеспечения гуморального иммунного ответа. IgA в частности вырабатывается слизистой оболочкой кишечника и способен нейтрализовать патогенные микроорганизмы и эндотоксины. Большинство новорожденных рождаются с ограниченным количеством жира и других источников метаболической энергии, поэтому основными источниками энергии в молозиве являются молочные белки и липиды. Молозиво также является источником энергии, потому что молозиво имеет относительно низкую концентрацию лактозы. Напомним, что прогестерон ингибирует выработку ферментов, необходимых для синтеза лактозы, непосредственно перед родами. Молозиво большинства видов также имеет тенденцию содержать витамины A и D и железо, но некоторые различия в составе все же существуют.

У большинства домашних новорожденных **пассивный перенос** или всасывание интактного IgG из желудочно - кишечного тракта в кровь может происходить только в первые 24 часа жизни. После этого периода IgG не может быть поглощен, и потребляемые иммуноглобулины перевариваются таким же образом, как и другие белки, попадающие внутрь. Закрытие - это термин, обозначающий изменения, происходящие в желудочно-кишечном тракте, которые препятствуют непрерывному всасыванию интактных IgG. Неспособность пассивного переноса или снижение уровня IgG, измеренного в крови через 24-36 часов после рождения (у жеребят <400 мг/дл; у телят <1000 мг/дл) сильно коррелирует со снижением выживаемости у этих новорожденных. Потребление или

пероральное введение любого вещества, включая воду, может привести к закрытию желудочно-кишечного тракта, поэтому очень важно, чтобы новорожденные получали соответствующее молозиво хорошего качества до потребления любых других веществ.

Прекращение лактации

Суточная выработка молока достигает максимального значения в определенный момент после начала лактации, а затем постепенно снижается с течением времени у большинства видов. Снижение производства молока связано с постепенным уменьшением количества активных альвеол и увеличением относительного количества соединительной ткани. ***Инволюция*** молочной железы - это термин, описывающий превращение выделяющей молоко железы с заполненными молоком альвеолами в другую, характеризующуюся небольшими, несекретирующимися альвеолами, окруженными обширным количеством соединительной ткани. Продление периода лактации экономически важно для некоторых видов (например, молочных коров), но не для всех (например, поросята могут быть отлучены от груди до пика производства молока свиньями).

Домашняя птица

Покров

Внешний вид тела

Скелет и кости

Мускулатура

Желудочно-кишечная система

Дыхательная система

Вентиляция и газообмен

Сердечно-сосудистая система

Лимфатическая система

Мочевыделительная система

Женская репродуктивная система

Образование яиц и яйцекладка

Мужская репродуктивная система

Половая хромосома

Размножение и фотопериоды

Цели обучения

- Определить и объяснить значение выделенных *жирным курсивом* терминов в этой главе.
- Описать анатомию пера, различая контурные и пуховые перья.
- Определить железы и изменения кожи птицы. Сравнить и противопоставить скелет птицы скелету млекопитающего.
- Проследить за кусочком пищи через желудочно-кишечный тракт птицы, начиная с полости рта и заканчивая клоакой. Определить все участки желудочно - кишечного тракта, через которые он проходит.
- Каково функциональное значение появления “белых” и “темных” скелетных мышц на грубом образце?
- Определить семь основных различий между анатомией и/или физиологией сердечно-легочной системы млекопитающих и птиц и опишите их физиологическое значение.
- Сравнение и контраст птичьего против анатомия и физиология почек млекопитающих и функциональное значение этих различий.
- Описать события, приводящие к яйцекладке, от анатомии женского репродуктивного тракта до эндокринологии, связанной с овуляцией и яйцекладкой.

Термин “домашняя птица” относится к домашним птицам, используемым для производства мяса и яиц. Куры являются наиболее распространенной домашней птицей во всем мире, за ними следуют индейки в Соединенных Штатах и утки и гуси в других местах. Поскольку птицу можно содержать в относительно небольшом пространстве и она чрезвычайно эффективна в преобразовании растительного белка в животных, она является важным источником животного белка в развивающихся странах, а также во всем остальном мире. В Соединенных Штатах коммерческое птицеводство в основном размещают на крупных предприятиях в строго регулируемых условиях. В других местах птицу часто выращивают небольшими группами в непосредственной близости от людей и других животных. В таких условиях птица может стать важным источником зоонозных заболеваний.

Домашняя курица (*Gallus gallus* или *Gallus domesticus*) и индейка (*Meleagris gallopavo*) относятся к отряду гусеобразных, тогда как домашние утки (например, *Anas platyrhynchos* [кряква] и *Cairina moschata* [Мускусная утка]) и гуси (например, *Anser anser* [домашний серый гусь] и *Anser cygnoides* [сухонос]) относятся к гусеобразным (пластинчатоклювым). Все они в надотряде, *Carinatae*. В этой главе термин **куриные** будет относиться к цыплятам и индюкам, а **птица** ко всем домашним птицам. Эму, рея и страус относятся к отдельному надотряду нелетающих птиц *Ratitae*. В таблице 30-1 перечислены термины, обычно используемые для обозначения домашней птицы разного пола, возраста и репродуктивного статуса. Исследования домашних кур являются основой для большей части физиологии птиц в этой главе, и большая часть этой информации (например, мочеобразование мочевой кислоты, основы дыхательной функции) может быть применено ко всем птицам. Однако индюки и куры, выращенные производителями в Соединенных Штатах, были выведены интенсивным генетическим отбором для производства яиц и/или мяса, и эти одомашненные птицы имеют некоторые анатомические и физиологические характеристики, которые весьма отличаются от их диких предков. Например, почти все разведение домашних индюшат осуществляется путем искусственного осеменения из-за плохого осеменения индюками домашней индейки.

Покров

Кожа птицы похожа на кожу млекопитающих в том, что это орган, состоящий из вышележащего слоистого плоского эпителия и нижележащей сосудистой дермы. Птичья кожа обычно очень тонкая. У них полностью отсутствуют потовые железы. Большая часть кожи не особенно хорошо васкуляризирована, но у птиц, откладывающих яйца, на груди могут образовываться **наседные пятна**. В этих местах кожа утолщается, становится более сосудистой, а перья теряются. Наседное пятно обеспечивает насиживание яиц с плотным непосредственным контактом с теплой кожей наседки.

Таблица 30-1. Термины, обычно используемые для домашней птицы

Вид	Самец	Самка	Птенец	Другие
Курица	Петух	Курица	Цыпленок	Каплун – кастрированный самец Петушок – незрелый самец Молодка – незрелая самка
Индейка	Индюк	Индейка	Индюшонок	
Утка	Селезень	Утка	Утенок	
Гусь	Гусак	Гусь	Гусенок	
Лебедь	Лебедь-самец	Самка лебедя	Лебеденок	

Наличие **перьев** является отличительной чертой класса *Aves*. Подобно волосам млекопитающих, перья имеют кератиновую природу и растут из эпидермального фолликула, который окружает кожное ядро.

Сосудистая **пульпа пера**, являющаяся продолжением кожной ткани в стержне пера, видна только во время роста. Травма, которая ломает стержень большого растущего пера (так называемое “кровавое перо”), может привести к значительному кровотечению. Есть два основных типа перьев, наблюдаемых у домашней птицы: **контурные перья**, которые включают маховые перья и те, которые покрывают тело, и пушистые **пуховые** перья

(Рисунок 30-1). Оба типа обладают полужестким **стержнем** с множеством **бородков**, возникающих из него, образуя **опахало пера**. Контурные перья характеризуются упорядоченной взаимосвязанной природой бородков, тогда как пуховые перья лишены этой систематической связи бородков.

Перья не равномерно распределены по телу птицы, встречаясь вместо этого в хорошо описанных **птерилиях** (Рисунок 30-2). Некоторые места на теле птицы относительно свободны от контурных перьев, и эти области являются **аптериями** (в единственном числе - **аптериум**).

Используемые для терморегуляции, аптерии домашней птицы особенно заметны под крыльями. У большинства птиц оперение меняется один или два раза в год, и в большинстве случаев **линька** протекает последовательно для того, чтобы из-за недостаточного количества маховых перьев птица не потеряла способность летать. Гусеобразные (утки и гуси), однако, не могут летать в течение нескольких недель во время их линьки. Куры пород, отобранных для высокой яйценоскости, могут линять после обычного 12-месячного периода кладки. Однако некоторые птицы могут линять и в период кладки, и малопродуктивные куры часто прекращают производство яиц, если они линяют в это время. Из-за ограничения пищи и воды и уменьшения продолжительности светового дня вся стоя может прекратить кладку и начать линьку (**вынужденную линьку**).

Во время вынужденной линьки репродуктивный тракт регрессирует, и уровень циркулирующих гормонов, необходимых для поддержания яйценоскости (пролактина, лютеинизирующего гормона [ЛГ], эстрогена и прогестерона), значительно снижается. После вынужденной линьки, а также после коррекции фотопериодов и диет куры обычно вступают в новый период кладки с улучшенным яйцепроизводством. Использование принудительной линьки в качестве инструмента управления стало спорным отчасти из-за ограничения пищи и воды, необходимых для того, чтобы вызвать линьку.

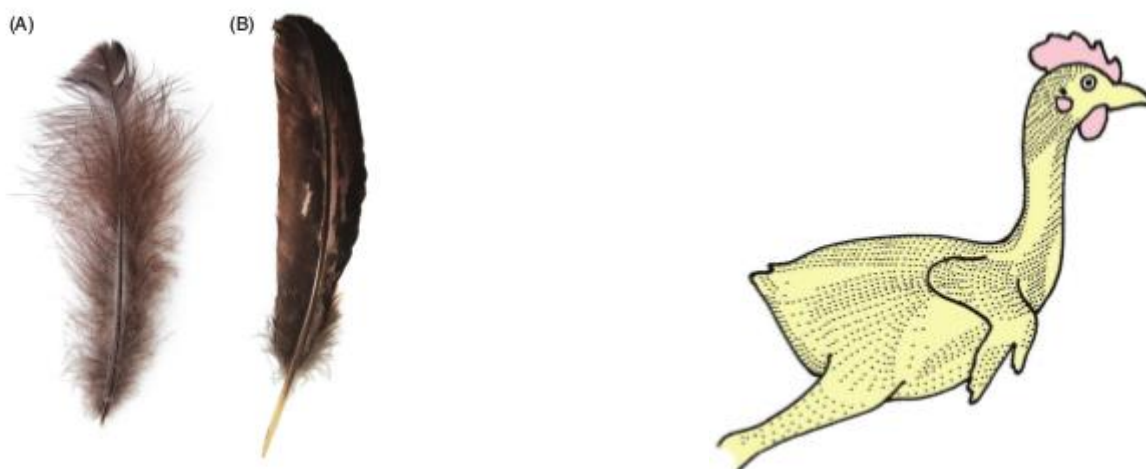


Рисунок 30-1. (А) пуховое перо. (Б) контурное перо. **Рисунок 30-2.** Птерилии курицы.

Хотя кожа птиц почти лишена желез, у домашней птицы имеется большая, хорошо развитая сальная железа, которая открывается дорсально хвостовому позвонку. Эта билобарная железа, **копчиковая железа**, открывается на приподнятый сосочек между хвостовыми перьями. Маслянистая секреция копчиковой железы распределяется по перьям в результате чистки перьев клювом птицы. Она особенно большая у водоплавающих птиц, у которых она выполняет важнейшую функцию гидроизоляции перьев. Ступни и ноги (голени) большинства домашних птиц покрыты чешуей, представляющей собой утолщенные участки эпидермиса. Несколько разновидностей кур были выведены с оперенными ногами (например, Брама (Brahma)). Шпора петухов и индюков используется как оружие в бою. Она имеет костяным центр и окружена эпидермисом, но не считается "пальцем ноги". Три обращенных вперед пальца (пальцы со

второго по четвертый) соединены между собой межпальцевыми перепонками, которые являются самыми большими и наиболее заметными у *гусеобразных*.

Голова куриных имеет различные модификации кожи, которые, вероятно, функционируют, по крайней мере частично, в сексуальном проявлении. **Гребень** расположен на дорсальной средней линии и его внешний вид значительно отличается у разных пород. Размер гребня зависит от тестостерона и обычно больше у самцов по сравнению с самками того же вида. Парные **кораллы** свисают с вентральной стороны лица, а **мочки ушей** украшают боковую часть головы около наружного уха. Гребни и кораллы также функционируют в терморегуляции, так как кровь, циркулирующая в этих структурах, позволяет птице терять тепло в жаркую погоду; кроме того, эти структуры также могут быть очень подвержены обморожению. Головы индеек, по существу, лишены перьев и покрыты неровными бугорками под названием **карункулы**. У индеек есть сережка, которая свисает с дорсальной стороны лица вниз через клюв (Рисунок 30-3). Во время периода ухаживания сережка становится красным и увеличенным, поскольку она наполняется кровью. Наличие и размер этой эректильной ткани влияет на индеек при выборе партнера, а индюки часто уступают самцам с более крупными сережками.



Рисунок 30-3. Индюк. Обратите внимание на сережку и карункулы, характерные для этого вида.

Желтоватый цвет кожи и связанные с ним структуры у большинства домашних птиц приобретаются из-за накопления **каротиноидного пигмента**, ксантофилла, который получают из пищевых продуктов, таких как кукуруза. Этот пигмент также способствует желтому цвету яичного желтка, и когда курица начинает откладывать яйца, желтоватый цвет кожи и связанные с ним структуры теряются, поскольку пигмент откладывается в яйцах. Цвет последовательно теряется с кожи вокруг отверстия (ануса), глазного кольца, клюва и голеней, если у курицы с бледные голени, это означает, что в течение определенного времени она откладывала яйца. Индейки не могут накапливать каротиноидные пигменты в коже и поэтому имеют белую кожу.

Внешний вид тела

Птицы явно отличаются от домашних млекопитающих общей конструкцией своего тела (Рисунок 30-4); грудная конечность всех птиц, независимо от того, способна ли она летать или нет, модифицирована в неопираемое крыло. Кроме того, все птицы, даже относительно плохо летающие птицы, имеют скелетные, сердечно - сосудистые и мышечные модификации, которые отражают их общую родословную в летающем прародителе. Полость тела не имеет мускульной диафрагмы, вместо этого она не полностью разделена на ряд компонентов соединительнотканными листами. Они, как

правило, перфорированы рядом естественных отверстий, которые обеспечивают связь между отсеками и периферийными воздушными мешками.



Рисунок 30-4. Мышечная система курицы. м - мышца. Источник: McCracken and Kainer, 1999. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley and Sons, Inc.

В костях птиц концентрация минералов выше, чем у млекопитающих. Круговорот кальция у яйцекладущих птиц необычайно, и потеря минералов из костей (остеопороз) не является редкостью. Механизмы, регулирующие этот процесс, рассматриваются далее в этой главе. Медуллярные полости многих длинных костей и некоторых плоских костей по-разному смещаются заполненными воздухом пространствами, которые делают кости легкими для их размера и прочности. Кости, модифицированные таким образом, называются **пневматическими костями** и встречаются чаще всего у птиц, умеющих летать. Из-за роли грудной конечности как крыла, грудной пояс чрезвычайно хорошо развит и обеспечивает жесткую конструкцию для мышц, участвующих в полете. Тазовые конечности очень крепкие для размеров животного и направлены краниально к центру тяжести тела (Рисунок 30-4). Обе эти характеристики отражают тот факт, что тазовые конечности у птиц берут на себя всю ответственность за поддержание веса тела, когда птица не находится в полете. В целом, скелет склонен к слиянию между маленькими

костями, которые у млекопитающих образуются сложные суставы (например, запястье и предплюсна).

Скелет и кости

Позвоночный столб птиц состоит из позвонков, разделенных на шейный, грудной, поясничный, крестцовый и каудальный отделы, как и у млекопитающих, но позвонки в грудной области частично срастаются с **нотариумом**, а в пояснично - крестцовой области 14-15 позвонков срастаются со **сложным крестцом**. Последние несколько каудальных позвонков срастаются в **пигостиль**, который обеспечивает прочную массу для устойчивости хвостовых перьев. Шейные позвонки увеличены в количестве по сравнению с млекопитающими, что обуславливает удивительную гибкость птичьей шеи; у кур, индеек и уток-14, а у гусей-17 шейных позвонков (Рисунок 30-5).

Каждая грудная конечность имеет костное прикрепление к осевому скелету (в отличие от мышечного соединения (синсаркоза) грудной конечности млекопитающих). Этот плечевой пояс включает **лопатку**, **коракоид** (который является мостом между плечевым суставом и грудной костью) и **ключицу**. Правая и левая ключицы у птиц срастаются в одну кость, обычно называемую поперечной костью, но в анатомических терминах она называется **вилкой (фуркулой)**. Вилка выступает в качестве костной опорой для поддержания расстояния между двумя плечами.

В переднебрюшной кости **лучевая кость** значительно меньше локтевой **кости**. Эти кости сочленяются с двумя костями запястья. Дистальный ряд запястных костей сросся с проксимальным концом пястных костей, и поэтому эти длинные кости пястной области известны как **запястно-пястные кости**, которых насчитывается три. Здесь находится три пальца. Первый часто называют **поллюксом** и, подобно “большому пальцу” млекопитающих, он имеет две фаланги. Второй палец крепкий, с двумя хорошо развитыми фалангами и одной рудиментарной фалангой. Третий палец очень мал и состоит лишь из одной фаланги.

Существует значительное разнообразие в облике **таза** у птиц, но, как и таз млекопитающих, три кости (**подвздошная, седалищная и лобковая**) способствуют его построению. Как и грудная конечность, тазовая конечность демонстрирует уменьшение количества отдельных костей предплюсны. Сращение проксимального ряда костей предплюсны с большеберцовой костью создает **большеберцовую кость**. **Малоберцовая кость** срослась с большеберцовой в ее дистальной половине. Дистальные кости предплюсны срослись в одну несущую плюсневую кость; поэтому у птиц ее правильно называют предплюсне-плюсневой. Птицы обладают четырьмя пальцами; первый палец проецируется в медиоплантарном направлении. Остальные три пальца ног расходятся в направлении вперед. Первый палец имеет две фаланги, второй палец имеет три, третий палец имеет четыре, а четвертый палец имеет пять.

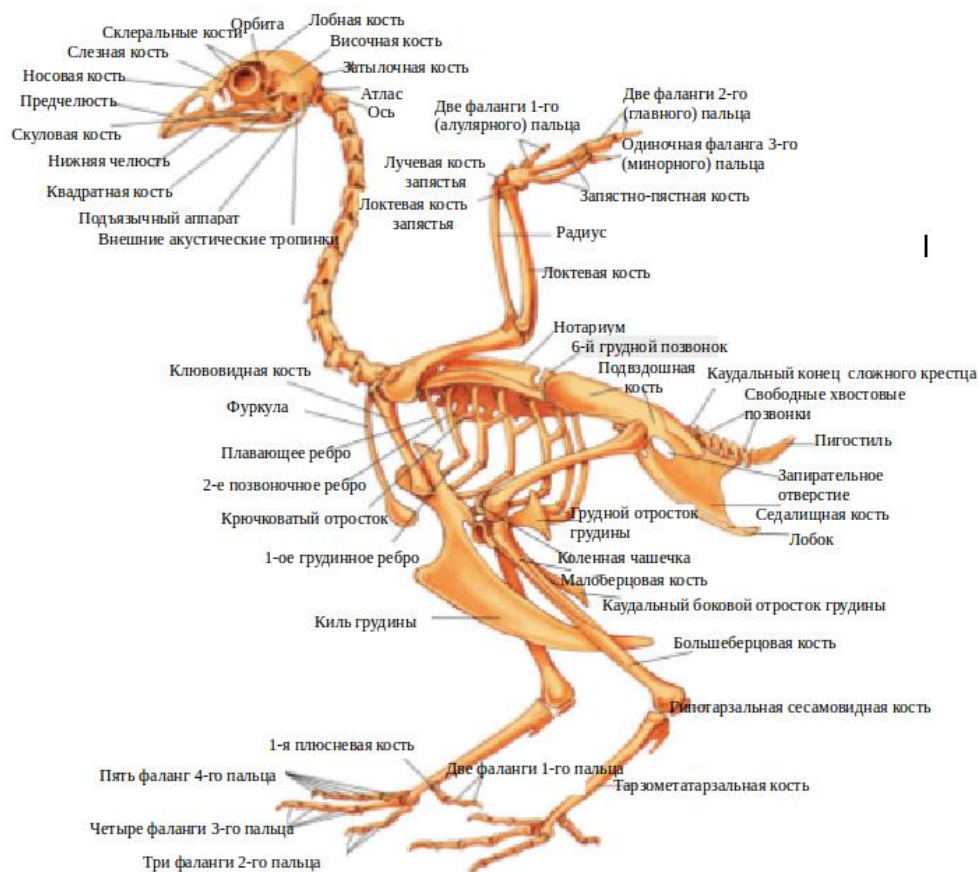


Рисунок 30-5. Скелет курицы источник: McCracken and Kainer, 1999. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Грудина домашней птицы значительно модифицирована для полета. Так как грудные мышцы птиц полностью развиваются, грудина (их основное место прикрепления) соответственно увеличивается. Большая, щитовидная масса грудины дополнительно увеличивается для прикрепления мышц за счет наличия большой средней линии **грудной кости** или **грудного гребня**. Краниальная грудина в частности имеет проекциями, которые участвуют в процессах и служат местом прикрепления мышц.

За 10-14 дней до начала периода кладки у цыплят развивается тип костной ткани, уникальный для птиц и крокодилов, в стволе длинных костей, таких как бедренная и плечевая кости. Эта **костномозговая кость** состоит из переплетающихся костных спикул, между которыми расположены кровеносные пазухи и костный мозг. Медуллярная кость может заполнять пневматические полости некоторых костей и может замещать до 75% кроветворной ткани у кур-несушек, но она отсутствует у ненесущих кур и у петухов. Формирование костного мозга стимулируется воздействием эстрогена на остеобласты, и непосредственно перед началом периода яйцеклетки уровень эстрогена относительно высок, так как фолликулы яичников созревают и начинают выделять эстроген. Медуллярная кость обеспечивает готовый источник кальция, который может быть мобилизован для использования в производстве яичной скорлупы. Образование яичной скорлупы и метаболизм кальция будут рассмотрены более подробно в следующем разделе этой главы.

Мускулатура

Самые замечательные изменения в скелетной мускулатуре птиц не связаны

исключительно с мускулатурой крыла. **Грудная мышца (m. pectorales)** производит биение крыльев, которое необходимо для обеспечения подъемной силы во время полета. Эти мышцы также составляют **грудину** птицы, выращенной для мяса. Мускулатура птицы также может быть дополнительно классифицирована на основе содержания миоглобина, обильно пигментированного протеина, который связывает кислород и облегчает доставку кислорода к мышечной ткани. Мышцы, которые используются для более длительных периодов активности, с высокой потребностью кислорода и содержанием миоглобина, имеют **медленно сокращающиеся** мышечные волокна и называются “темным” мясом при употреблении птицы. Во время приготовления пищи белки миоглобина денатурируются при нагревании, теряя способность связывать кислород и свой ярко - красный цвет, что приводит к коричневому цвету. “Белое” мясо состоит из **быстро сокращающихся** мышечных волокон для кратковременных всплеск анаэробной активности. Соотношение темного и белого мяса на птице зависит от вида, а не от диеты. Например, куры - это в первую очередь птицы, не умеющие летать, проводящие много времени ходьбой или стоя; поэтому мышцы ног курицы состоят в основном из волокон с медленным сокращением, тогда как грудные мышцы состоят из волокон с быстрым сокращением. И наоборот, летающие птицы, такие как утки, требуют значительной доставки кислорода к мышцам, поддерживающим полет; более высокое содержание миоглобина в этих медленно сокращающихся волокнах приводит к более высокой доле темного мяса на груди и крыльях уток при сравнении с курами.

Желудочно-кишечная система

Полная желудочно-кишечная система птицы показана на рисунке 30-6.

Отличительной особенностью класса Aves является модификация челюстей в **клюв**, форма которого приспособлена к кормовому поведению и рациону отдельных видов. У куриных птиц клюв заострен для захвата отдельных пищевых продуктов, а у гусеобразных клюв уплощенный, ложкообразный, который более гибкий и приспособлен для добычи пищи через воду. Клювы лишены перьев, покрыты толстым ороговевшим эпидермисом.

Рот птиц отличается от рта млекопитающих тем, что небо не полностью слито; это приводит к продольному отверстию между ротовой и носовой полостями, называемому **хоанальной щелью**. Язык имеет переменную форму, приспосабливаясь контурам ротовой полости. У домашних животных язык лишен мускулатуры и не больше чем кость (**энтогlossальная кость**), покрытая толстой, ороговевшей слизистой оболочкой. Вкусовые рецепторы также присутствуют и значительно различаются между видами и породами.

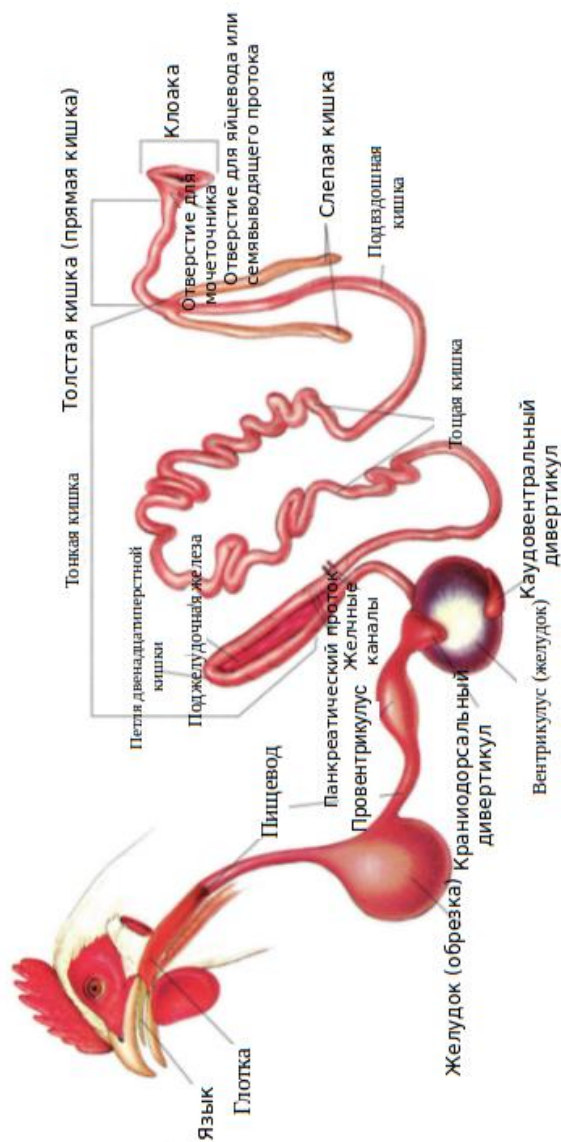


Рисунок 30-6. Желудочно-кишечный тракт курицы. Источник: McCracken and Kainer, 1999. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Глотка начинается каудально языку. Дно глотки характеризуется приподнятым **гортанным бугром**, на котором имеется **вход в гортань** (aditus laryngeus). Отверстие в **пищевод** расположено каудально и несколько дорсально к нему. Внутри шеи пищевод имеет расширенную дилатацию, называемой **зобом**. Это небольшое веретенообразное увеличение у уток и гусей, но оно чрезвычайно хорошо развито у куриных. У этих птиц зоб расположен на левой стороне шеи, краниально вилке, и когда он полон пищи, его легко осязать и осмотреть. Как и пищевод, зоб выстлан кератинизированным многослойным плоским эпителием.

Внутри полости тела пищевод идет к двухраздельному желудку. Первая камера - это **провентрикулярный** или **гlandsлярный желудок**, который обеспечивает ферментативное пищеварение пепсином и соляной кислотой. Провентрикул четко разграничен сужением от второй камеры, **мускульный желудок** (ventriculus muscularis). Он в значительной степени заполняет нижнюю левую часть полости тела. Сильно ороговевшая слизистая оболочка на внутренней стороне желудка, **кутикула**, образует толстый кожистый лист, который удаляется во время обработки для потребления человеком.

Зоб и мускульный желудок уникальны для пищеварительной системы птиц и способствуют эффективности, с которой многие дикие и домашние птицы могут

использовать целые, неповрежденные семена, в том числе зерна, как часть своего рациона. Зобувлажняет пищу и обеспечивает ее временное хранение после проглатывания, а мускульный желудок обеспечивает мышечную силу для перемалывания и измельчения пищевых продуктов, чтобы они могли быть более эффективно переварены. **Твердые частицы, такие как песок или гравий, потребляемые с пищей, способствуют способности мускульного желудка правильно измельчать цельные зерна, и источник таких частиц должен быть частью рациона птиц, кормящихся этим рационом. В песке нет необходимости если пища уже мелко измельчена или в виде пюре.** Ни зоб, ни мускульный желудок не выделяют ферментов, способствующих ферментативному перевариванию пищевых продуктов.

Тонкий кишечник птиц не значительно отличается от тонкого кишечника млекопитающих. **Двенадцатиперстная кишка** образует своеобразную петлю с **поджелудочной железой**, находящийся между нисходящей и восходящей частью. Поджелудочная железа связывается с просветом восходящей части двенадцатиперстной кишки через три протока у желчных птиц и обычно через два (иногда три) у *гусеобразных*. Восходящая часть двенадцатиперстной кишки также принимает **два желчных протока**. Они переносят желчь напрямую из печени (печеночно-кишечный проток) и из **желчного пузыря** (желчно -кишечный проток). **Печень** домашних птиц состоит из двух долей, называемых просто правой и левой долями. Они расположены в брюшной полости тела у грудины и у стенки тела. Пищеварительные функции печени, тонкого кишечника и поджелудочной железы аналогичны функциям млекопитающих.

Фуа - гра (переводится с французского языка как «жирная печень» , произносится fwah' grah) - это пищевой продукт, приготовленный из печени уток или гусей. Он получается исключительно сливочным и (для некоторых гурманов) восхитительным благодаря принудительному кормлению птицы кукурузой. Исходя из роли печени в пищеварении, данное принудительное кормление приводит к накоплению жира в печени, который в результате становится заметно увеличенной . **Производство фуа - гра** является спорным, поскольку многие люди считают, что данная практика ухудшает состояние здоровья птиц, а техника принудительного кормления может привести к травме или к смерти птицы.

Как и у млекопитающих, самый длинный сегмент тонкой кишки- **тощая кишка**. У многих взрослых домашних птиц тощая кишка сохраняет остаток эмбриональной связи с желточным мешком, **дивертикул Меккеля**, который принимает на себя иммунную функцию после ретракции желточного мешка перед вылуплением.

Короткая **подвздошная кишка** заканчивается в толстой кишке, точке, четко разграниченной у домашних птиц наличием парной **слепой кишки**. Эти слепые дивертикулы толстой кишки у уток, у кур и у индеек составляют от 10 до 25см, а у гусей составляют от 22 до 34см. Парная слепая кишка домашних птиц и диких птиц, питающихся семенами (зерноядные животные) служит местом для переваривания клетчатки микроорганизмами. В результате образовавшиеся летучие жирные кислоты поглощаются из слепой кишки. Переваривание слепой кишкой не имеет большого значения для домашней птицы, получающей высокоусвояемые корма. Сама **толстая кишка** относительно короткая и прямая, оканчивающаяся сфинктером, расположенным между толстой кишкой и **клоакой**, расширенной областью, которая является общей для желудочно - кишечного тракта и мочеполового тракта.

Клоака частично разделена на три нижеупомянутых частей окружающими **кольцевыми складками** мышц, покрытых слизистой оболочкой. Конечным пунктом толстой кишки является **копродеум**, расширенная область, которая временно удерживает фекалии. Она разделена кольцевой складкой от следующего отсека, **уродеум**. Уродеум имеет функции отверстия двух **мочеточников** в спинной части просвета. сразу сбоку от них у самцов расположены отверстия для **семенных протоков**. У большинства самок домашних птиц в развитии сохраняется только левый **яйцевод**, и этот яйцевод

открывается латерально левому мочеточнику. В отличие от млекопитающих, *яйцевод* у птиц относится ко всей трубчатой части женского репродуктивного тракта.

Последняя часть клоаки - это **проктодеум**. Непарная **сумка Фабрициуса (клоакальная сумка)** открывается в спинную часть проктодеума. Эта сумка (в честь которой названы В-клетки иммунной системы) выстлана лимфорерной тканью и является самой крупной у молодых животных, она постепенно становится все меньше по мере того, как птица взрослеет. У *гусиных* в проктодеуме также находится мужской **копулятивный орган**.

Поглощение воды и электролитов в слепой кишке, прямой кишке и корподеуме способствует общему балансу жидкости и электролитов. Как обсуждалось в разделе “Мочевыделительная система”, птицы обладают ограниченной способностью к образованию гипертонической мочи, поэтому сохранение воды и электролитов может включать абсорбцию из относительно гипотонической мочи после ее поступления в желудочно - кишечный тракт. Моча из уродеума перемещается по тракту в слепую кишку путем обратной перистальтики. Абсорбция воды очевидно вторична по отношению к абсорбции натрия, а абсорбция натрия стимулируется альдостероном.

Анус птицы часто называют **отверстием**. Он представляет собой горизонтально ориентированную щель на внешней стороне тела.

Дыхательная система

Дыхательная система птиц кардинально отличается от дыхательной системы млекопитающих тем, что легкие являются частью однонаправленного контура, включающего в себя ряд недыхательных (то есть лишенных газообменных поверхностей) воздухоносных мешочков (Рисунок 30-7), а воздушный поток создается движениями грудины, а не сокращением мышечной диафрагмы. Такое расположение представляет собой особенно эффективный способ извлечения кислорода из воздуха в соответствии с экстремальными дыхательными потребностями, создаваемыми во время полета.

У уток и других морских птиц, кормящихся в озерах с высоким содержанием соли, носовая или соляная железа может быть обнаружена снаружи, но открывается в носовую полость. При таком высоком потреблении хлорида натрия в их рационе, носовая железа помогает почкам в осморегуляции, выделяя высоко концентрированный раствор хлорида натрия. Носовая полость птицы широко открыта ротовой полости через **хоанальную щель**, но в остальном функционально не отличается от носа млекопитающих. Выстланные эпителием носовые раковины способствуют нагреванию и увлажнению воздуха, поступающего в дыхательную систему, а также служат для сохранения воды путем осушения выдыхаемого воздуха. Ротовой конец трахеи защищен гортанью, которая у птиц состоит только из **перстневидных** и **голосовыххрящей**. Отверстие в гортани расположено в выступе ниже языка, называемом **гортанным бугром**. Гортань у птиц выполняет функцию защиты дыхательных путей и не является органом звуковоспроизведения у птиц.

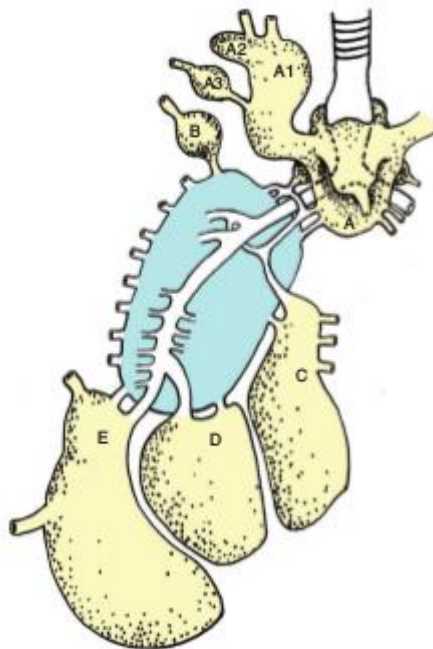


Рисунок 30-7. Схема одной стороны дыхательной системы птиц. Трахея (без маркировки) заканчивается у сирикса. Ключичный мешок (а) имеет латеральный дивертикул (А1), подлопаточный дивертикул (А2) и подмышечный дивертикул (А3). Первичный бронх проходит через легкое, где он дает начало многочисленным вторичным бронхам, которые непрерывны с шейным (В), черепно-грудным (С), хвостовым грудным (D) и брюшным (Е) воздушными мешками.

Трахея птиц состоит из трахеальных колец, которые, в отличие от С-образных колец трахеи млекопитающих, представляют собой полные хрящевые круги, соединенные кольцевыми связками, которые сами по себе настолько коротки, что могут перекрываться соседние кольца. Трахея раздваивается на два **главных бронха** в полости тела. Дистальный конец трахеи и первая часть бронхов модифицируются в уникальный птичий орган - **сирикс**. Сирикс-это голосовой орган птиц. Утки самцы и лебеди обладают дополнительной дилатацией с левой стороны сирикса, которая предположительно считается резонатором.

Легкие птиц не имеют лопастей, они прилегают к грудным позвонкам и глубоко отпечатываются в них. Главный бронх проходит через легкие и на его каудальной границе непрерывен с брюшным воздушным мешком (Рисунок 30-7). Внутри легких он выделяет множество небольших групп **вторичных бронхов**, которые сами дают начало сотням **парабронхов**. Большинство из них расположены в плотно параллельных петлях, а другие образуют более неправильные петли. Эти парабронхи являются местом газообмена. Вторичные бронхи также непрерывны с другими воздушными мешками полости тела (Рисунок 30-7).

Воздушные мешки - это слепые выросты бронхиального дерева, стенки которых состоят из соединительной ткани, покрытой снаружи серозной оболочкой. Они выстланы простым плоским эпителием и относительно слабо васкуляризованы. Во многих местах воздушные мешки окружают и прикрепляются к органам внутри полости тела. Некоторые воздушные мешки имеют дивертикулы, которые доходят до костномозговой полости; кости, модифицированные таким образом, называются **пневматическими костями**. Домашние птицы, с ограниченной способностью летать, имеют меньше пневматических костей, нежели виды с хорошей способностью к полету. Переломы пневматических костей могут привести к инфицированию воздушного мешка.

В зависимости от того, считаются ли отдельные отсеки отдельными мешочками или нет, считается, что большинство домашних птиц имеют восемь или девять названных

воздушных мешочков. К ним относятся шейные, ключичные, краниальные, каудально грудные и брюшные воздушные мешки; некоторые из них являются парными.

Вентиляция и газообмен

Подобно домашним млекопитающим, движение воздуха в дыхательные пути и из дыхательных путей требует у птиц сокращения скелетных мышц. Однако, как отмечалось выше, легкие птиц не содержатся в закрытой грудной полости и мало изменяются в размерах во время вентиляции. Газообмен путем диффузии действительно происходит в легких птиц, но воздух движется через легкие в результате разницы давлений между воздушными каналами в легких и воздушными мешками птиц.

Как и у домашних млекопитающих, у птиц есть скелетные мышцы, которые, исходя из их функции, считаются либо инспираторными, либо экспираторными мышцами. Сокращение **инспираторных мышц** у птиц приводит к краниальному и вентральному движению **грудины** и краниальное движение ребер грудной клетки. Эти движения увеличивают полость тела, в которой расположены воздушные мешки. Увеличение приводит к **снижению атмосферного давления** как в краниальных, так и в каудальных воздушных мешочках, и перепад давления способствует движению наружного воздуха в воздушные мешочки через трахею и верхние дыхательные пути (Рисунок 30-7). Сокращение **выдыхательных мышц** перемещает грудину и ребра в противоположном направлении для уменьшения размеров полости тела, что **увеличивает атмосферное давление** внутри воздушных мешочков и способствует движению воздуха наружу. В отличие от домашних млекопитающих, у которых выдох в состоянии покоя обычно является пассивным событием, связанным с расслаблением инспираторных мышц, нормальный дыхательный цикл у отдыхающих птиц включает в себя соответственно синхронизированные циклические сокращения и расслабление как инспираторных, так и экспираторных мышц. Однако во время вдоха и выдоха воздух также проходит через легкие в каудальном и в краниальном направлении через парабронхи. Однонаправленный поток воздуха через легкие во время обеих фаз дыхательного цикла является уникальной особенностью структуры воздушного потока в дыхательных путях птиц, и способствует эффективности газообмена (описанной в следующем разделе) Однонаправленный поток в легких может поддерживаться локальными различиями в паттернах ветвления дыхательных путей, сопротивлением дыхательных путей, скоростью потока и другими факторами, но никаких анатомических клапанов не обнаружено. Движения грудины сами по себе достаточны для поддержания вентиляции, и эти движения могут быть выполнены вручную для поддержания вентиляции у чрезмерно анестезированных птиц. При удержании птиц необходимо соблюдать осторожность, чтобы не слишком ограничивать движения грудины, так как это значительно ухудшит вентиляцию легких.

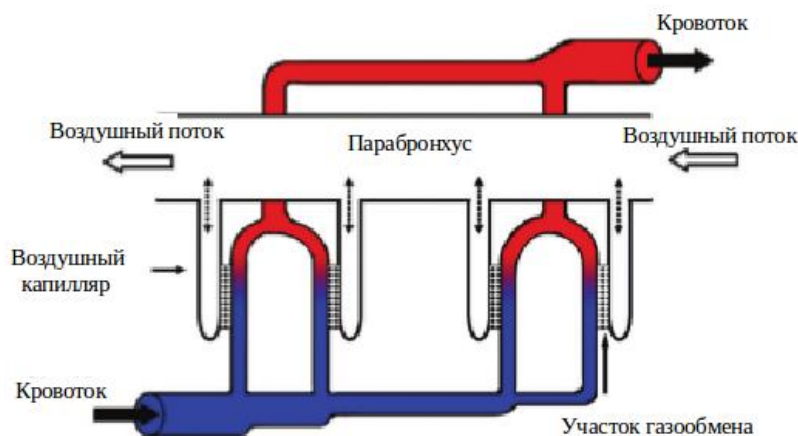


Рисунок 30-8. Модельная система, иллюстрирующая направление воздушного потока и газового потока относительно мест обмена в легких птиц. Пунктирные линии между парабронхами и воздушными капиллярами представляют собой путь для диффузии воздуха между этими двумя камерами.

Воздушные капилляры - это самые маленькие слепые оканчивающиеся дыхательные пути разветвляющейся системы дыхательных путей, отходящих от парабронхов. На рисунке 30-8 представлена упрощенная модель ветвящейся системы и ее связи с кровеносными сосудами для *газообмена*. Соединительные воздушные каналы обеспечивают газообмен путем диффузии между просветом парабронха и окружающими воздушными капиллярами (рисунок 30-8). Этот обмен происходит на протяжении как инспираторной, так и экспираторной фазы дыхательного цикла, так как воздух течет в одном и том же направлении через парабронхи во время обеих фаз, как было описано ранее. Воздушные капилляры окружены сетчатой структурой кровеносных капилляров, взаимосвязь, подобная той, которая бывает у альвеол и легочных капилляров в легких у млекопитающих. На рисунке 30-8 кровь в сосудах, поступающих в легкие, является “венозной” кровью, которая имеет относительно высокое парциальное давление CO_2 (PCO_2) и низкое парциальное давление кислорода (PO_2). Эти сосуды разветвляются таким образом, что каждый воздушный капилляр перфузируется венозной кровью с одинаковыми значениями PCO_2 и PO_2 . В этой модели газообмен может происходить во всех парах газовых капилляров/сосудистых капилляров, даже несмотря на то, что парциальные давления O_2 и CO_2 совершенно различны в различных газовых капиллярах. Газообмен между воздухом и кровью в каждой паре газовых капилляров/сосудистых капилляров и диффузионное смешение между несколькими газовыми капиллярами и одним парабронхом приводит к увеличению PO_2 и к снижению PCO_2 в просвете парабронха по мере прохождения воздуха от начала до конца парабронха. Таким образом, воздушные капилляры в конце парабронха будут содержать воздух с относительно низким содержанием O_2 и относительно высоким содержанием CO_2 по сравнению с воздухом в первом воздушном капилляре, ответвляющемся от парабронха. Однако все воздушные капилляры перфузируются венозной кровью с еще более низким PO_2 и еще более высоким PCO_2 , поэтому газообмен может продолжаться даже на последнем воздушном капилляре (Рисунок 30-8). Обратите внимание, что когда кровь течет мимо места газообмена, она течет перпендикулярно направлению воздушного потока внутри ассоциированного парабронха. Такое расположение кровотока, перпендикулярного к воздушному потоку называется *моделью противоточного обмена*.

Воздухообмен также может происходить как во время вдоха, так и во время выдоха, потому что воздушный поток через парабронхи от каудальных до краниальных воздушных мешков (Рисунок 30-7) продолжается в течение обеих фаз дыхательного цикла. Эти факторы способствуют очень эффективному газообмену, что приводит к большему проценту кислорода, извлекаемого из вдыхаемого воздуха птицами по сравнению с легкими млекопитающих. Эта способность извлекать кислород из вдыхаемого воздуха также позволяет птицам летать на больших высотах, где адекватный газообмен не может быть достигнут дыхательными системами млекопитающих.

Сердечно-сосудистая система

Четырехкамерное сердце птицы и млекопитающих являются аналогичными друг другу, хотя по отношению к размерам тела четырехкамерное сердце птицы значительно больше, и выбрасывает пропорционально большой ударный объем. Дорсальная и боковая сторона сердца находятся в контакте с печенью; другие поверхности окружены дыхательными элементами и воздушными мешками, а аорта находится на правой стороне тела. Правое предсердие получает каудальную полую вену и пару краниальных полых вен. Левое

предсердие получает насыщенную кислородом кровь из легких через единственную легочную вену. Желудочки и легочные клапаны похожи на сердечные клапаны млекопитающих, хотя правый атриовентрикулярный клапан представляет собой простой мышечный лоскут, лишенный сухожильных хорд, а левый атриовентрикулярный клапан состоит из двух створок. Мышечные волокна сердца птиц намного меньше, чем волокна сердечной мышцы млекопитающих, что исключает необходимость обширных инвагинаций сарколеммы (поперечных канальцев), обнаруженных в сердечной мышце млекопитающих, чтобы способствовать деполяризации и однородности сокращения мышечных волокон.

Подобно млекопитающим, жидкий компонент сердечно - сосудистой системы птиц функционирует для переноса эритроцитов, белков, электролитов, азотистых отходов и клеток иммунной системы. Следует отметить, что у птиц есть зародышевые эритроциты с более короткой продолжительностью жизни (от 25 до 45 дней), чем у их млекопитающих собратьев. Митохондрии также были обнаружены в эритроцитах некоторых видов, но их функция остается неизвестной. Частота сердечных сокращений в состоянии покоя у взрослых кур и индеек колеблется от 200 до 350 ударов в минуту, причем у более крупных птиц частота сердечных сокращений ниже, а у более мелких - выше. Более высокая скорость метаболизма в состоянии покоя и более высокая нормальная температура тела (41-43 °C) у птиц способствуют поддержанию более высокого уровня сердечной деятельности в состоянии покоя. Это означает, что кровяное давление также имеет тенденцию быть выше у нормальных, здоровых птиц, чем у млекопитающих сопоставимого размера, где систолическое кровяное давление может колебаться от 108 до 220 мм рт.ст. в зависимости от вида. **Считается, что аномально высокое системное артериальное давление способствует развитию расслаивающихся аневризм или разрывов аорты у быстро растущих индеек. В этом состоянии развивается дефект в стенке артериального сосуда, часто аорты, и сосуд разрывается в месте дефекта. Массивное внутреннее кровоизлияние приводит к внезапной смерти. Повышение артериального давления связано с развитием дефекта и может способствовать окончательному разрыву сосуда.**

Птицы обладают двумя портальными системами. Печеночная портальная система похожа на систему млекопитающих, почечная портальная система рассматривается позже вместе с мочевой системой. **Вены, которые обычно доступны для венопункции, включают яремную вену, базилярную вену (иногда называемую поверхностной локтевой веной или просто "крыловой веной" из-за ее расположения на медиальной стороне плеча) и медиальную плюсневую вену.**

Лимфатическая система

Лимфатические сосуды птиц менее многочисленны и менее широко распространены, чем аналогичные структуры у млекопитающих. Они проходят сателлитно к кровеносным сосудам и в конечном счете сходятся на парных **грудных протоках**, которые, в свою очередь, впадают в парные краниальные полые вены. Только гусеобразные обладают истинными инкапсулированными лимфатическими узлами; у этих видов **шейно - грудные лимфатические узлы** находятся в пределах грудного входа, а **поясничные лимфатические узлы** - вентрально к позвоночному столбу в области почек. Лимфатические узлы сильно связаны с большинством органов и со стенками желудочно - кишечного тракта. Они особенно заметны в слепой кишке цыплят, и их можно назвать **миндалинами слепой кишки**.

Клоакальная сумка уже упоминалась как дивертикул проктодеума. Она хорошо развита у молодых птиц и исчезает после полового созревания. Во время своего недолгого существования она является важным лимфатическим органом, являясь местом созревания В-лимфоцитов.

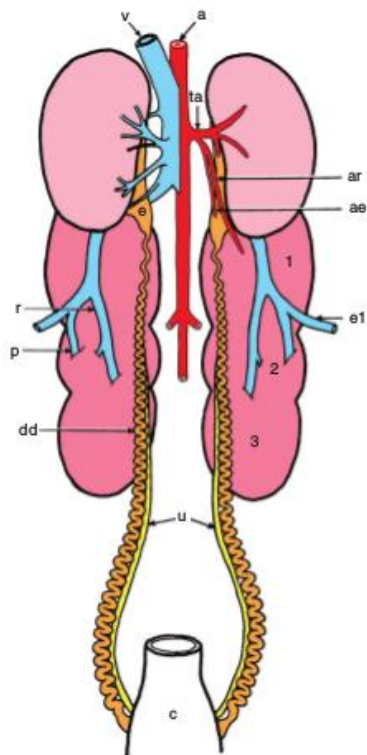


Рисунок 30-9. Мочеполовые органы петуха и их строение. а, вентральная аорта ; ае артерия придатка яичка; агтг краниальная почечная артерия; с, клоака; е придаток яичка; еі, наружная подвздошная вена; р каудальная почечная воротная вена; г, почечная вена; т яичко; та, яичковая артерия; и, мочеточники; v, каудальная полая вена; dd семявыносящий проток; 1, 2, и 3, краниальная, средняя и каудальная доли почки. Источник: адаптировано из Reese, 2015. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Мочевыделительная система

Птичьи почки расположены на вентральной поверхности сложного крестца. Каждая **почка** разделена на краниальную, среднюю и каудальные доли, образованные наружными бороздками, связанными с крупными сосудами, пересекающими почечную поверхность (Рисунок 30-9). Собираательные трубки опорожняются непосредственно в **мочеточник**, прилегающий к краниальной доле почки; здесь нет ни почечной лоханки, ни почечных чашечек, как у других домашних видов. Правый и левый мочеточники заканчиваются в дорсальной части мочевого пузыря.

Птицы обладают **почечной портальной системой** в дополнение к ожидаемому почечному артериальному кровоснабжению (по одной почечной артерии на долю) и почечному венозному возврату (Рисунок 30-9). Эта система получает венозную кровь из каудального тела через наружную подвздошную вену и распределяет ее во вторую капиллярную систему в междольковых пространствах с возвратом в венозную систему через почечную вену. Два клапана, расположенные на стыке наружной подвздошной вены с **каудальной почечной воротной веной** и соединение **краниальной почечной воротной вены** с почечной веной, контролируют приток крови в почечную портальную систему. Исследования показывают, что вегетативная нервная система дифференцированно регулирует кровоток через почечную портальную систему с двойным контролем этих клапанов (адреналин заставляет клапаны открываться, а ацетилхолин закрываться).

Наличие почечной портальной системы используется в качестве оправдания, во избежание каудального тела как места для инъекций лекарственных препаратов у птиц. Одна из причин такого избегания заключается в том, что при введении лекарства в это место, они могут выводиться быстрее, чем это желательно, поскольку они немедленно транспортируются в почку и выводятся почками. Еще одна проблема заключается в том, что лекарства, которые потенциально нефротоксические (повреждающие почки), могут быть такими в большей степени, если они сначала поступают в почки неразбавленными через почечную портальную систему.

Как и у млекопитающих, почки птиц состоят из нефронов, которые осуществляют клубочковую фильтрацию, селективную канальцевую реабсорбцию, и селективную канальцевую секрецию в процессе образования мочи. Однако, почки птиц содержат два различных типа нефронов, причем один из них заметно отличается по структуре по сравнению с нефронами почек млекопитающих. Этот уникальный тип нефрона называется *нефроном рептильного типа (РТ)* и похож на те, что встречаются в почках рептилий. Почечные тельца нефронов РТ находятся в дольках птичьих почек, а почечный каналец соединяет каждое почечное тельце с собирательной трубкой, также находящимся в дольке (Рисунок 30-10). Однако канальцы нефронов РТ не включают сегмент, соответствующий петле Генле, а канальцы нефронов РТ содержатся во внешних зонах долек, где они соединяются с собирательными трубками (Рисунок 30-9). Птичьи почки также содержат *нефроны млекопитающего типа (МТ)*, которые имеют сегменты, соответствующие петлям Генле в почках млекопитающих, и эти петли простираются вниз в мозговые конусы, которые поддерживают дольки (Рисунок 30-10). Эти трубчатые петли нефронов МТ в почках птиц функционируют аналогично петлям Генле у детенышей млекопитающих и способствуют образованию осмотического градиента в интерстициальном жидкостях мозгового конуса. Однако величина градиента у птиц значительно меньше. Трубчатые сегменты, соответствующие проксимальным канальцам и дистальным канальцам, могут быть найдены как в нефронах МТ, так и в нефронах РТ, и эти сегменты у птиц выполняют секреторные и реабсорбционные функции, аналогичные нефронам в почках у млекопитающих.

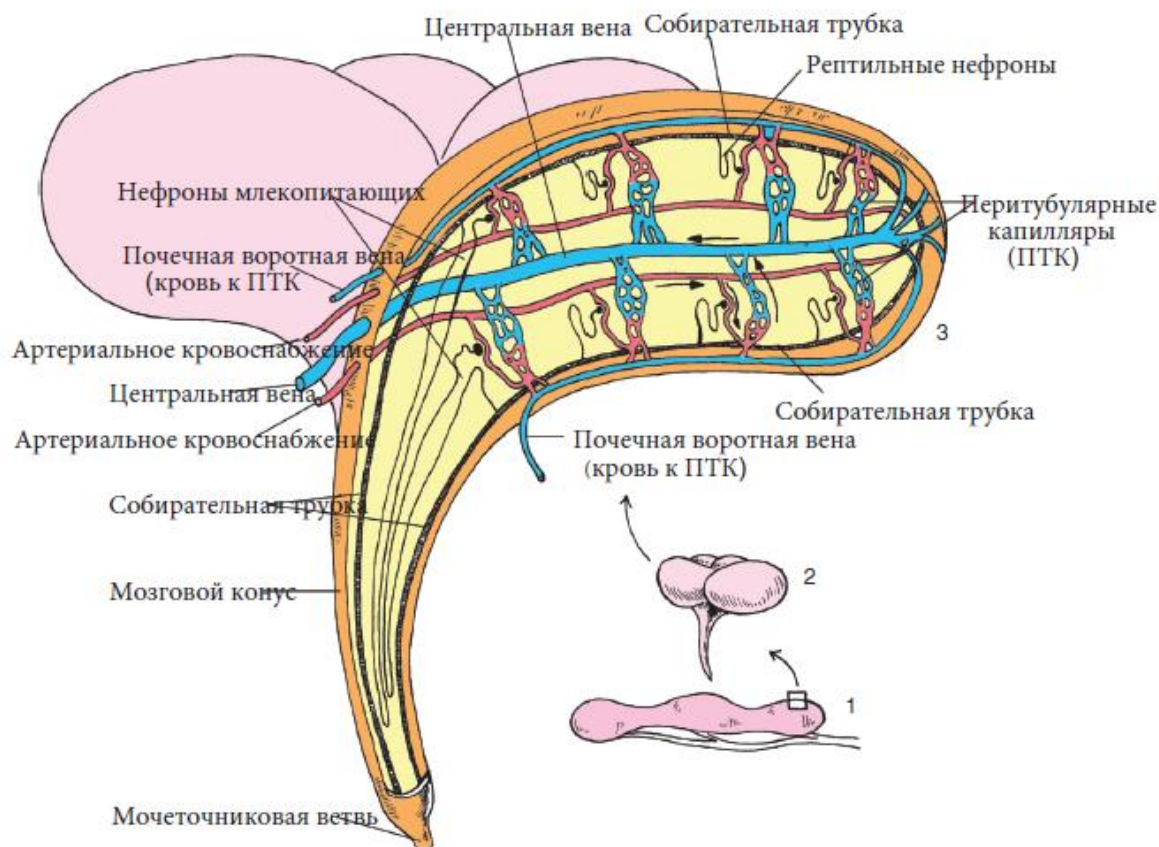


Рисунок 30-10. Расположение нефронов млекопитающих и рептилий в дольки типичной почки птицы. Почечные воротные вены служат вторичным кровоснабжением перитубулярных капилляров. Источник: Reese, 2015. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Скорость клубочковой фильтрации (СКФ) остается относительно стабильной у нормальных млекопитающих, несмотря на слабые и умеренные изменения гидратационного статуса. Однако у птиц умеренное обезвоживание, например в периоды ограничения воды, связано со значительным снижением СКФ. Почечный выброс обычно составляет от 100 до 200 мл/кг/сут у нормальной птицы, в то время как у стрессовой или обезвоженной птицы почечный выброс может достигать 25 мл/кг/сут. Предполагается, что это происходит в первую очередь из-за сужения сосудов, снабжающих нефроны РТ, хотя существуют также значительные доказательства того, что почка птиц способна избирательно использовать один тип нефронов по сравнению с другим для фильтрации в зависимости от физиологического статуса птицы.

Для того чтобы повлиять на водный баланс в ответ на изменения в водопотреблении, водопроницаемость собирательных трубок в почках млекопитающих регулируется антидиуретическим гормоном. Собирательные трубки в почках птиц аналогично реагируют на **аргинин-вазотоцин (АВТ)**, антидиуретический гормон птиц, и повышают их водопроницаемость. АВТ не оказывает влияния на среднее артериальное давление, но способен повышать СКФ, вызывая снижение количества фильтрующих нефронов РТ. Высвобождение АВТ из задней доли гипофиза реагирует на изменения осмоляльности внеклеточной жидкости аналогично тому, как это происходит у млекопитающих. Когда потребление воды чрезмерно высоко, уровень АВТ снижается и выделяется более разбавленная моча; когда потребление воды ограничено, уровни АВТ увеличиваются и

выделяется более концентрированная моча. Однако, поскольку максимальная осмоляльность интерстициальной жидкости, окружающей собирательные трубки, у птиц меньше, чем у млекопитающих, **максимальная осмоляльность мочи** также меньше. Выработка больших объемов разбавленной мочи (полиурия) может происходить обычно до начала яйцекладки, но также может быть связана с патологическими состояниями.

У птиц также есть другие способы, способствующие реабсорбции воды из почечных канальцев, и некоторые из этих способов связаны с выведением азотистых отходов. И млекопитающие, и птицы выводят азотистые отходы через мочу, но форма отходов у млекопитающих и птиц отличается. Млекопитающие в первую очередь выделяют мочевины, тогда как птицы в первую очередь выделяют **мочевую кислоту**. Мочевая кислота преимущественно вырабатывается печенью птиц и относительно нетоксична по сравнению с мочевиной или аммиаком. Мочевина поступает в канальцевую жидкость (потенциальную мочу) млекопитающих путем клубочковой фильтрации. Мочевая кислота минимально связывается с белком в плазме и поступает в канальцевую жидкость в почках птиц как путем клубочковой фильтрации, так и путем канальцевой секреции, в большинстве случаев с большей секрецией. Секреция мочевой кислоты преимущественно осуществляется нефронами РТ и поэтому не зависит от скорости клубочковой фильтрации, клубочкового кровотока или состояния гидратации. Уникальная почечная портальная система, описанная ранее, снабжает кровью перитубулярную капиллярную сеть вокруг канальцев и является источником мочевой кислоты для секреции, даже когда гломерулярный кровоток и клубочковая фильтрация снижены.

Ни мочевина, ни креатинин не являются основными азотистыми отходами у птиц. Поэтому измерение уровня креатинина или уровня азота мочевины в крови (АМК) не может быть использовано в качестве показателя функции почек. Можно использовать уровни мочевой кислоты в плазме, но эти уровни обычно повышаются после еды, и поскольку большая часть мочевой кислоты попадает в канальцевую жидкость путем секреции, значительная дисфункция почечных канальцев должна произойти до того, как мочевая кислота в плазме увеличится.

Внутри почечных канальцев почек птиц образуются уникальные, чрезвычайно мелкие (от 3 до 13 мкм), сферические конкременты или частицы, содержащие мочевую кислоту, альбумин и неорганические ионы. Накопление многослойных осмотических частиц в одной частице эффективно снижает осмоляльность трубчатой жидкости и позволяет получить дополнительную водную реабсорбцию. Альбумин легко доступен в трубчатой жидкости птиц, поскольку он содержит значительно больше плазменного белка, чем у млекопитающих.

Как рассматривалось ранее, моча может быть перемещена из мочевого пузыря путем обратной перистальтики к слепой кишке, а также дополнительное поглощение воды и электролитов может происходить в копродеуме, прямой кишке и в слепой кишке. У обезвоженных птиц, 15% мочи может быть реабсорбировано в толстой кишке. Вызванная стрессом дефекация уменьшает эту реабсорбцию, в результате чего экскременты становятся очень влажными. Мочевая кислота в моче, поступающей в клоаку, может осаждаться на фекалиях, и они видны в виде белой пастообразной части помета.

Женская репродуктивная система

Производство яиц для потребления человеком является основной причиной содержания домашней птицы во всем мире. У самок птиц эмбриологически присутствуют как правые, так и левые яичники и яйцеводы, но у кур, индеек и домашних гусей правые органы регрессируют на ранних стадиях развития и развивается только левая сторона (обе стороны сохраняются и развиваются у уток). **Яичники** расположены краниоventрально по отношению к соответствующей почке, и их размер изменяется в зависимости от репродуктивного статуса птицы. Перед началом первого периода кладки, маленький

яичник становится гладким; по мере приближения половой зрелости он начинает становится зернистым, а затем полым внутренним органом, поскольку фолликулы увеличиваются в процессе подготовки к овуляции. Непосредственно перед началом яйцекладки, яичник напоминает гроздь винограда.

Зрелая яйцеклетка более или менее эквивалентна желтку яйца; она высвобождается во время овуляции и поступает в расширенный участок **яйцевода, воронки** (Рисунок 30-11). Именно в воронке происходит оплодотворение, если птице разрешено размножаться. Яйцевод может меняться в размерах, они максимально расширяются и удлиняются во время яйцекладки (от 60 до 70 см в длину у курицы) и уменьшаются в размерах в периоды, несвязанные с кладкой, такие как насиживание и линька. Яйцевод имеет четко идентифицируемые участки (магнум (белковый отдел), перешеек, матка и влагалище), которые соотносятся с важными задачами производства белка (“белого” яйца) и откладывания яичной скорлупы. Яйцевод заканчивается щелевидным отверстием в уродеуме, рядом с отверстием мочеточника (Рисунок 30-11).



Рисунок 30-11. Упрощенный вариант мочепополового тракта самки птицы. Источник: адаптировано из Reese, 2009. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Формирование яиц и откладка яиц

Количество яиц, последовательно отложенных дикими птицами в течение любого периода откладывания яиц называется **кладкой**. Считается, что количество яиц в кладке для дикой птицы связано со способностью вида насиживать яйца и выращивать птенцов, и следовательно зависит вида, возраста самки и фазы цикла кладки. Промежуток времени между кладками у диких птиц может растянуться на месяцы или годы. При типичной практике содержания стада домашних кур, используемых для производства яиц, яйца не оставляются с курами после того, как были отложены. Однако куры обычно откладывают несколько яиц последовательно в течение нескольких дней, а затем прерывают кладку по крайней мере на 1 день. Некоторые называют данное проявление, как последовательность

яиц, а не кладкой. В течение 12-месячного периода кладки, куры могут произвести более 300 яиц, откладывая несколько кладок.

Период времени между овуляцией и **яйцекладкой** (изгнанием яйцеклетки) у домашней курицы составляет от 24 до 26 часов.

Овуляция следующей яйцеклетки происходит после яйцекладки предыдущей яйцеклетки, поэтому в яйцевоме одновременно находится только одна яйцеклетка. Как и в этом случае у млекопитающих овуляции предшествует внезапный, быстрый подъем уровня ЛГ, и считается, что этот гормональный всплеск отвечает за изменения в зрелом фолликуле, который вот – вот выйдет из яичника. За четыре - шесть часов до овуляции уровни прогестерона и ЛГ в плазме достигают максимума, наблюдаемого в цикле кладки. Источником прогестерона является самый большой и зрелый фолликул яичника. В отличие от млекопитающих, в яичнике на месте овулирующего фолликула не образуется желтое тело. Рецепторы прогестерона находятся в различных участках яйцевода, где прогестерон может способствовать секреции и мышечным сокращениям для развития яйцеклетки и транспортировки соответственно.

Чтобы произошло оплодотворение, сперматозоиды должны достичь яйцеклетки до того, как она войдет в трубчатый сегмент воронки, где будет выделен первый слой белка, окружающий яйцеклетку. Сперматозоиды могут временно храниться в воронке, так что они могут быть легко доступны в течение относительно короткого периода, когда возможно оплодотворение. У домашней курицы яйцо находится в воронке около 15 минут. Сперматозоиды также хранятся в специализированных канальцах в маточно-влагалищной области на более длительные сроки. У домашней курицы сперматозоиды остаются жизнеспособными в течение 7-14 дней при хранении в специализированных канальцах. Сперматозоиды высвобождаются из этого участка в связи с яйцекладкой каждой яйцеклетки и мигрируют в воронку, чтобы быть доступными для оплодотворения следующей яйцеклетки. Овуляция следующей яйцеклетки происходит примерно через 30-45 минут после яйцекладки предыдущей яйцеклетки.

Секреция **альбумина (яичного белка)** вокруг желтка начинается в воронке, но большая часть секретится магнумом. Белок в основном состоит из воды, протеина, а также минералов и является источником этих питательных веществ для развивающегося эмбриона. Некоторые из белков также обладают антимикробными свойствами и защищают от микроорганизмов. **Халазы** представляют собой две скрученные волокнистые структуры, которые простираются от противоположных сторон желтка к каждому концу яйца (Рисунок 30-12). Они образуются из волокон во внутренних слоях белка, когда желток вращается, проходя через яйцевод.

Яичная скорлупа состоит из четырех слоев, которые наносятся на внешнюю поверхность белка. от внутренних и наружных слоев относятся: (1) **скорлуповая оболочка**; (2) **мамиллярный слой**; (3) **матрица**; и (4) **серозная оболочка**. Сочетание мамиллярных слоев и матрикса также было названо **семенной оболочкой**. Самая внутренняя скорлуповая оболочка обеспечивает обмен газов и воды, но эти мембраны не проницаемы для белка. **Внутренние и внешние оболочки скорлупы яиц с возрастом имеют тенденцию разделяться на большом конце яйца, и образуется воздушная полость (Рисунок 30-12). Размер воздушной полости увеличивается по мере того, как яйцо продолжает взрослеть.** Овоскопирование, когда свет проходит через неповрежденное яйцо для просмотра внутренней части, используется для определения размера воздушной полости, и это одна из мер для определения качества яйца.

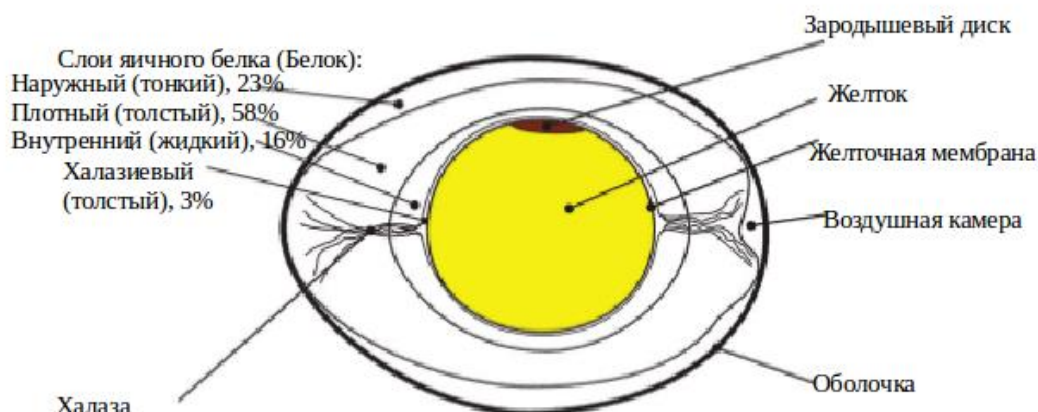


Рисунок 30-12. Основная внутренняя структура типичного яйца. Источник: адаптировано из Reese, 2009. Воспроизведено с разрешения компании John Wiley & Sons, Inc.

Минеральный компонент яичной скорлупы, в первую очередь **карбонат кальция**, осаждается в мамиллярных слоях и в матрике. мамиллярные слои и матричные слои содержат белки, углеводы и мукополисахариды, которые обеспечивают основу для отложения кристаллов карбоната кальция (т. е. кальцификации). Было идентифицировано несколько различных белков, которые вносят свой вклад в эту структуру, и эксперименты показывают, что соответствующее производство этих белков скорлуповой железой является ключевым фактором в определении качества оболочки. Исследования экспрессии генов показывают, что на выработку этих белков влияют гормональные факторы, такие как прогестерон, и что скорость экспрессии генов сильно меняется по мере прохождения яйцеклетки через скорлуповые железы. Наружный слой серозной оболочки содержит липиды, предотвращает испарение, является водоотталкивающим и действует как барьер для микроорганизмов.

Для образования яичной скорлупы в **матке** (или **скорлуповой железе**) домашней курицы требуется от 17 до 20 часов. В этот период примерно от 2 до 2,5 г кальция выводится из крови маткой, и откладываются в яичной скорлупе в виде кристаллов карбоната кальция (**кальцита**).

Примерно 95% от общего веса яичной скорлупы составляет карбонат кальция. Уровень кальция в плазме крови снижается в период образования скорлупы, а затем восстанавливается до начала следующего периода образования скорлупы.

В периоды активного формирования яичной скорлупы кальций добавляется в кровь путем всасывания кишечником и мобилизации костного мозга. Если в рационе достаточно кальция, то большая часть необходимого кальция может быть получена в течение этого периода путем кишечного всасывания. Однако в часы активного образования яичной скорлупы, даже при достаточном поступлении кальция, в организме происходит чистая потеря кальция костного мозга. Замена утраченного костного мозга может быть произведена кальцием, полученным путем всасывания в кишечнике в те часы, когда активное образование яичной скорлупы не происходит. Витамин D стимулирует как всасывание кальция в кишечнике, так и его транспортировку по скорлуповой железе (матке). Паратиреоидный гормон также способствует транспорту кальция скорлуповой железой для образования яичной скорлупы.

Остеокласты ответственны за мобилизацию кальция из костномозговой ткани, поэтому повышенная мобилизация во время образования яичной скорлупы отражает повышенную остеокластическую активность. Остеокласты также мобилизуют кальций из пластинчатой кортикальной кости по всему скелету, и чистая потеря кальция из кортикальной кости

действительно происходит у высокопродуктивных кур-несушек, которые откладывают яйца в течение длительного периода времени. Остеопороз, прогрессирующее снижение минерализации кости, приводящее к ее хрупкости и к повышенному риску переломов, был распознан у несушек, и, как полагают, он способствует синдрому усталости клеточного слоя, при котором птицы оказываются парализованными в своей клетке. У таких птиц можно обнаружить многочисленные переломы ребер и длинных костей. Потеря структурной кости может также сопровождать кладку яиц и вынужденную линьку в результате дефицита питательных веществ.

Отложение карбоната кальция в яичной скорлупе также требует локализованного образования карбонатных ионов в скорлуповой железе. Это поколение карбонатных ионов зависит от активности *углекислой ангидразы* внутри железы. Под влиянием углекислой ангидразы CO_2 из крови, перфузирующей железу, используется для производства карбонатных ионов. Куры - несушки, подвергшиеся воздействию аномально высоких температур окружающей среды (тепловой стресс), как правило, имеют снижение яйценоскости и качества скорлупы получаемых яиц. Снижение качества скорлупы связано с уменьшением количества в крови PCO_2 , в результате гипервентиляции, вызванной тепловым стрессом. Считается, что более низкий уровень CO_2 отрицательно влияет на способность скорлуповой железы производить карбонатные ионы. Птицы под тепловым стрессом также сокращают потребление пищи, что будет способствовать снижению количества и качества яиц.

Простагландин, преимущественно из постовуляторного фолликула, а также некоторые из преовуляторного фолликула, тоже необходим для яйцекладки. **Аргинин - вазотоцин (АВТ)** стимулирует маточные сокращения во время яйцекладки. Подобно окситоцину у млекопитающих, АВТ высвобождается из нейрогипофиза, и его плазменные уровни значительно повышаются незадолго до яйцекладки и достигают пика во время яйцекладки. В отличие от млекопитающих, птицы имеют один небольшой пептидный гормон, АВТ, который участвует как в регуляции осмolarity мочи, так и в регуляции сокращений матки.

Репродуктивная система самца

Семенники у домашних птиц обычно парные и расположены краниовентрально к почкам (Рисунок 30-9). Как и яичники, семенники вне сезона размножения обычно меньше в размерах и заметно увеличиваются во время сезонов размножения. Микроскопически вид яйца птиц похож на семенник млекопитающих тем, что он в основном состоит из семенных канальцев, окруженных интерстицием, содержащей клетки Лейдига. Процесс **сперматогенеза** в канальцах аналогичен этому процессу для млекопитающих и стимулируется фолликулостимулирующим гормоном (ФСГ) и лютеинизирующим гормоном (ЛГ). Однако, в отличие от млекопитающих, сперматогенез происходит в семенниках птиц, которые обычно находятся в полости тела, где они находятся с нормальной температурой тела.

Семявыносящий проток переносит сперму из яйца в приподнятый сосочек на боковой стороне мочевого пузыря. Самцы птиц не обладают вспомогательными половыми железами; эякулят состоит из сперматозоидов и скудных дополнительных выделений, вырабатываемых семенниками и стенками протоков.

На брюшном дне проктодеума у петухов, самцов, и индюков имеется копулятивный орган - **фаллос**, который не выступает наружу (то есть не образует выступающего копулятивного органа). Внутри фаллоса имеется эректильная ткань, и во время спаривания набухшая ткань образует канавку, по которой эякулят из открытых протоков выводится на поверхность фаллоса. Во время акта размножения проктодеум выворачивается и фаллос прижимается к отверстию самки, чтобы облегчить передачу эякулята. Селезни и гусаки (между прочим и самцы лебедей и страусов) имеют

выступающий фаллос, который при эрекции составляет около 5 см в длину. Его кончик закручивается спиралью и вводится в клоаку самки во время совокупления. ***Крупные, сильно мускулистые птицы, которые желательны для употребления в пищу человеком, физически не могут завершить процесс спаривания. Искусственное осеменение широко используется в промышленном птицеводстве, особенно индеек.***

Половая хромосома

В отличие от млекопитающих, у птиц, самка – это пол, который является гетерогаметным (несущим по одной копии каждой из двух разных половых хромосом). Самки птиц несут ***Z и W половые хромосомы***, а самцы две копии Z хромосомы. Обычно самки могут вносить в потомство либо Z, либо W, тогда как самцы могут вносить только Z.

Размножение и фотопериоды

Репродуктивные процессы у всех самок птиц регулируются изменением ***фотопериодов*** (период светового воздействия в сутки). Увеличивающиеся периоды света, например весной, вызывают гормональные изменения у диких самок, инициирующих яйценоскость и брачное поведение. Более длительные периоды света связаны с высвобождением гонадотропин-рилизинг гормона (GnRH) из гипоталамуса, который, в свою очередь, стимулирует высвобождение ЛГ из гонадотропных клеток аденогипофиза. У птиц обнаружены две формы GnRH. GnRH-I (Glu-His-Trp- Ser-Tyr-Gly-Leu-Gln-Pro-Gly) отличается от гормона млекопитающих GnRH (Glu-His- Trp-Ser-Tyr-Gly-Leu-Arg-Pro-Gly) только одной аминокислотой и считается физиологически релевантной формой GnRH у птиц. GnRH-II (Glu-His-Trp- Ser-His-Gly-Trp-Tyr-Pro-Gly) очевидно является древней формой GnRH, которая структурно сохранялась на протяжении всей эволюции и играет роль в нервной функции, но не в гонадотропных клетках в аденогипофизе. Другой гипоталамический пептид, ингибирующий гонадотропин гормон (GnIH), ингибирует синтез и высвобождение гонадотропина. В конечном счете, эти гормоны и циркадная система птиц гарантируют, что, когда птенцы вылупляются, у них остается достаточно пищи для выращивания. Увеличение периодов света связано с увеличением GnRH и последующее повышение уровня ФСГ и ЛГ. У самцов это проявляется как начало сперматогенеза с увеличением яичек и развитием у тех птиц, которые являются сезонными разводителями. Домашние петухи достигают половой зрелости и начинают сперматогенез, когда их выращивают либо с длинным фотопериодом (14 или более часов света в день), либо с коротким фотопериодом (например, 8 часов в день). Однако сперматогенез задерживается при укороченных фотопериодах. Для достижения максимальной плодовитости половозрелые самцы должны содержаться с соответствующими фотопериодами.

Отобранные породы домашних кур с высокой яйценоскостью начнут кладку яиц, если они достигнут зрелости либо весной (увеличение продолжительности светового дня), либо осенью (сокращение продолжительности светового дня). Однако цыплята, выращенные весной, достигают зрелости и начинают откладывать яйца в более раннем возрасте. Размер яиц уменьшается, когда яйца начинают откладывать более мелкие, молодые цыплята, поэтому производители часто манипулируют фотопериодами, чтобы задержать начало кладки до тех пор, пока птицы не достигнут соответствующего размера. После начала кладки сокращение фотопериодов приведет к снижению яйценоскости по сравнению с яйценоскостью при постоянном фотопериоде.

ПРИЛОЖЕНИЕ: СОКРАЩЕНИЯ

Å Ангстрем 10^{-10} метр
АВ Атриовентрикулярный
Ацетил. Комбинированная форма уксусной кислоты
Ацетил КоА - Ацетилкофермент А, активный ацетат
АЦХ - Ацетилхолин (нейромедиатор)
АХЭ - ацетилхолинэстераза (фермент, разрушающий ацетилхолин)
АКТГ - адренокортикотропный гормон
АДГ - антидиуретический гормон
АДФ - аденозиндифосфат
Искусственное осеменение
СПИД - синдром приобретенного иммунодефицита
АМФ - аденозинмонофосфат
ПНП - предсердный натрийуретический пептид
АНС – автономная (вегетативная) нервная система
АПК – антигенпрезентирующая клетка
АТФ Аденозинтрифосфат
АТФ-аза - аденозинтрифосфатаза
АВТ – аргинин вазотоцин
В-лимфоциты – лимфоциты от сумки Фабрициуса
В₁ - Витамин В₁ (тиамин)
В₁₂ - Витамин В₁₂ (цианокобаламин)
В₂ - Витамин В₂ (рибофлавин)
В₆ - Витамин В₆ (пиридоксин)
Два раза в день
BST - бычий соматотропин
АМК – азот мочевины крови
С – градус Цельсия; по Цельсию
Са - Кальций
Са²⁺ - ион кальция
САЕ - Артрит–энцефалит коз
кал - калория
цАМФ - Циклический аденозинмонофосфат
ССК - Холецистокинин
CD – кластер дифференцировки
КОЕ - колониеобразующая единица
цГМФ - 3'-5'-циклический гуанозинмонофосфат
СНО - углевод
Cl - Хлор
Cl⁻ хлорид-ион
см - сантиметр
ЦНС - Центральная нервная система
СО - оксид углерода; сердечный выброс
СО₂ - двуокись углерода
КоА - Коэнзим А (активация ацила)
ЦОГ - Циклооксигеназа
креатинфосфат
КРГ - кортикотропин-рилизинг-гормон
СМЖ - спинномозговая жидкость; колониестимулирующий фактор
Cu - медь
D - Витамин D (антирахитический витамин)
DAG - диацилглицерин
дБ - децибел, единица громкости звука
Остеоартроз (дегенеративное заболевание суставов)
ДНК - дезоксирибонуклеиновая кислота
ДОФА - дигидроксифенилаланин

Дифосфоглицерид
 Внеклеточная жидкость
 ЭКГ - электрокардиограмма
 Хорионический гонадотропин лошади (ХГЛ) (см. PMSG)
 ЭДТА - этилендиаминтетрауксусная кислота
 КДО - Конечный диастолический объем
 Потенциал концевой пластинки
 ВПСП - Возбуждающий постсинаптический потенциал
 ЭПР - эндоплазматический ретикулум
 F - Фаренгейт
 Окисленный адениндинуклеотид
 Восстановленный адениндинуклеотид
 FDA – Управление по санитарному надзору за качеством пищевых продуктов и медикаментов
 Fe - железо
 Fe^{2+} - Двухвалентное железо (низкая валентность)
 Fe^{3+} - трёхвалентное железо (высокая валентность)
 СЖК - свободные жирные кислоты
 Ингибитор лактации по типу обратной связи
 ФСГ - фолликулостимулирующий гормон
 г - грамм
 ГАМК - γ -аминомасляная кислота
 ГАГ - гликозаминогликаны
 Лимфоидная ткань, ассоциированная с кишечником
 Скорость клубочковой фильтрации
 Гормон роста (GH)
 Гормон, ингибирующий гормон роста (соматостатин) (GHIH)
 Гормон высвобождения гормона роста (GHRH)
 Желудочно-кишечный
 Желудочный ингибирующий пептид (GIP)
 Гормон, подавляющий гонадотропины (GnIH)
 ГнРГ - гонадотропин-рилизинг-гормон
 Рецепторы, сопряженные с G-белком
 Окраска гематоксилином и эозином
 H^+ - Ион водорода
 H_2CO_3 - угольная кислота
 H_2O - Вода (HON)
 H_2O_2 – перекись водорода
 H_3PO_4 – Фосфорная кислота
 Hb - Гемоглобин
 HbO_2 - оксигемоглобин
 ХГЧ - Хорионический гонадотропин человека
 HCl - соляная кислота
 HCO_3^- - ион бикарбоната
 ЛПВП - липопротеины высокой плотности
 Hg - ртуть
 HPO_4^{2-} - Одноосновный фосфат-ион
 ЧСС - частота сердечных сокращений
 Гиперкалиемический периодический паралич (HYPP)
 I - иод
 Гормон, стимулирующий интерстициальные клетки (ЛГ)
 ЛППП - Липопротеины промежуточной плотности
 Ig - Иммуноглобулин
 Инсулиноподобный фактор роста (IGF)
 в/м - внутримышечно
 Интраперитонеальный
 IP_3 – инозитол 1,4,5-трифосфат
 IPSP - ингибирующий постсинаптический потенциал
 Международная единица
 в/в - внутривенный

Межпозвоночный диск
 ЭКО – искусственное оплодотворение
 юкстагломерулярный
 К - Калий
 Ккал - килокалория
 л - литр
 ЛДГ - лактатдегидрогеназа
 ЛПНП - липопротеины низкой плотности
 ЛН - лютеинизирующий гормон
 Нижний мотонейрон
 Лиганд-рецептор
 Молярная концентрация
 Мускариновые ацетилхолиновые рецепторы (mAChR)
 Моноаминоксидаза (МАО)
 Среднее артериальное давление
 Миллиэквивалент
 мг - миллиграмм (10^{-3} грамм)
 ГКГС – главный комплекс гистосовместимости
 мл - миллилитр (10^{-3} литр)
 мм - миллиметр (10^{-3} метр)
 ммоль - миллимоль
 мОсм - миллиосмоль
 мРНК – матричная рибонуклеиновая кислота
 мсек - миллисекунда (10^{-3} секунда)
 Глутамат натрия
 Гормон, стимулирующий меланоциты (MSH)
 Относящийся к млечопитающим (нефроны)
 μm - микрометр (10^{-6} метр)
 мВ - милливольт (10^{-3} вольт)
 Молекулярный вес
 N - азот
 Na - натрий
 Na⁺-K⁺-АТФаза – Аденозин трифосфатаза, активируемый натрием и калием
 Никотиновые ацетилхолиновые рецепторы
 NaCl - Хлорид натрия, поваренная соль
 НАД - Окисленный никотинамид аденин динуклеотид
 Восстановленный никотинамид-аденин-динуклеотид
 NaHCO₃ - бикарбонат натрия
 NaOH – гидроксид натрия
 МВАН - Международная ветеринарная анатомическая номенклатура
 Норэпинефрин (NE)
 Национальный формуляр
 нг - нанограмм (10^{-9} грамм)
 NH₂ - аминогруппа
 NH₃ - аммиак
 NH₄ - Ион аммония
 NH₄Cl - хлорид аммония
 NH₄OH – гидроксид аммония
 NK-клетки – естественная клетка-киллер
 нм - нанометр (10^{-9} метр)
 NO - оксид азота
 Национальный исследовательский совет (NRC)
 НПВП - Нестероидный противовоспалительный препарат (NSAID)
 O₂ - кислород
 OH – гидроксид-ион
 P - Фосфор
 PCO₂ - Парциальное давление углекислого газа
 ПЦР - Полимеразная цепная реакция
 ОАП - Открытый артериальный проток (PDA)

Простагландин (PG)
 PGE₂ - Простагландин E₂
 PGF_{2α} - Простагландин F_{2α}
 PGI₂ - простагландин I₂, также известный как простациклин
 pH - показатель кислотности или щелочности
 PIP₂ - Фосфатидилинозитол-4,5-бисфосфат
 Протеинкиназа A
 Протеинкиназа C
 Фосфолипаза C
 Гонадотропин сыворотки жеребой кобылы (см. Хорионический гонадотропин лошади)
 PN₂ - Парциальное давление азота
 Периферическая нервная система
 PO₂ – Парциальное давление кислорода
 PO₄²⁻ - фосфат-ион
 Миллионная доля (ppm)
 Пролактин
 Физиологический солевой раствор
 ПТГ - паратиреоидный гормон (PTH)
 Полиурия (PU) и полидипсия (PD)
 Красные кровяные тельца (эритроциты)
 Почечный кровоток
 Быстрое движение глаз
 Шероховатый эндоплазматический ретикулум
 Рекомбинантный эритропоэтин человека (rhEPO)
 РНК - Рибонуклеиновая кислота
 рРНК - Рибосомная РНК
 Относящийся к рептилиям (нефрон)
 S - Сера
 Дисульфидная связь (S–S)
 Синоатриальный (узел)
 Сканирующий электронный микроскоп (SEM)
 Гладкий эндоплазматический ретикулум
 Виды
 Саркоплазматический ретикулум
 СТГ - Соматотропин (гормон роста)
 Ударный объем (SV)
 Т-лимфоцит - Лимфоцит, полученный из тимуса
 Т-трубочки - Поперечные трубочки
 Т₃ - трийодотрионин
 Тироксин (тетрайодтиронин)
 ТЕМ - Просвечивающий (трасмиссионный) электронный микроскоп
 Гормон щитовидной железы
 ОПСС - Общее периферическое сопротивление сосудов
 ТРГ - тиротропин-рилизинг-гормон
 тРНК – транспортные РНК
 ТТГ - тиреотропный гормон
 TXA₂ - Тромбоксан A₂
 Верхний мотонейрон
 Фармакопея США (USP)
 Летучие жирные кислоты
 Вазоактивный интестинальный пептид
 ЛПОНП - Липопротеины очень низкой плотности
 WAVA - Всемирная ассоциация ветеринарных анатомов
 Лейкоциты (белые кровяные тельца)
 Рентген - лучи с длиной волны 0,05–100 Å; рентгеновский луч
 Линия Z - Граница саркомера

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адамс Х.Р., изд. Ветеринарная фармакология и терапия. 8-е изд. Эймс, издательство Университета штата Айова, 2001.
- Альбертс Б., А. Джонсон, Дж. Льюис, М. Рафф, К. Робертс и П. Уолтер. Молекулярная биология клетки. 4-е изд. Нью Йорк, Garland Publishing, 2002.
- Эшдаун, Р.Р., С.Х. Дан, и С.В. Барнетт. Цветной атлас ветеринарной анатомии. Том 1. Жвачные животные. Лондон/Бостон, Mosby-Wolfe, 1996.
- Эшдаун, Р.Р., С.Х. Дан и С.А. Эванс. Цветной атлас ветеринарной анатомии. Том 2. Лошадь. Лондон/ Бостон, Mosby-Wolfe, 1996.
- Бача, У.Дж., мл. и Л.М. Бача. Цветной атлас ветеринарной гистологии. 3-е изд. Хобокен, Нью-Джерси, Wiley Blackwell, 2012.
- Бача У.Дж., мл и Л.М. Вуд. Цветной атлас ветеринарной гистологии. Миннесота, Lea & Febiger, 1990.
- Баумел, Дж., изд. Справочник по анатомии птиц: Nomina Anatomica Avium. 2-е изд. Кембридж, Nuttall Ornithological Club, 1993.
- Бакстер Г.М., изд. Хромота у лошадей по Адамсу и Сташаку. 6-е изд. Хобокен, Нью-Джерси, Wiley Blackwell, 2011.
- Берн Р.М. и М.Н. Леви. Основы физиологии. 3-е изд. Сент-Луис, Мосбу, 2000.
- Бертоне, Дж. и С.М. Браун. 5-минутная ветеринарная консультация - лошади. Балтимор, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 2001.
- Борон, У.Ф. и Е.Л. Боулпайп. Медицинская физиология. 2-е изд. Филадельфия, W.B. Saunders, 2009.
- Будрас, К.Д., У.О. Сак и С.Рок. Анатомия лошади: иллюстрированный текст. 3-е изд. Ганновер, Германия, Schlütersche, 2001.
- Баллок Б.Л. Патофизиология. 4-е изд. Филадельфия, Липпинкотт, 1996.
- Баллок, Б.Л. и Р.Л. Хензе, изд. Фокус на патофизиологии. Филадельфия, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 2000.
- Карлсон Б.М. Эмбриология человека и биология развития. 4-е изд. Сент-Луис, Saunders, 2008.
- Чевил, Н.Ф. Введение в ветеринарную патологию. 2-е изд. Эймс, издательство Университета штата Айова, 1999.
- Коэн, Б.Дж. и Д.Л. Вуд. «Человеческое тело здоровье и в болезни» Меммлера. 9-е изд. Балтимор, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 2000.
- Каннингем, Дж. Г. и Б.Г. Кляйн, изд. Учебник ветеринарной физиологии. 4-е изд. Сент-Луис, Elsevier, 2007.
- Де Лахунта, А. Ветеринарная нейроанатомия и клиническая неврология. 2-е изд. Филадельфия, W.B. Saunders, 1983.
- Деллманн, Х.Д. Ветеринарная гистология: обзор - Атлас. Филадельфия, Lea & Febiger, 1971.
- Деллманн, Х.Д. Учебник по ветеринарной гистологии, 4-е изд. Филадельфия, Lea & Febiger, 1993.
- Деллманн, Х.Д. и Дж.А. Эурель. Учебник по ветеринарной гистологии. 5-е изд. Балтимор, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 1998.
- Дорлан, У.А. Иллюстрированный медицинский словарь. 30-е изд. Филадельфия, W.B. Saunders, 2003.
- Дайс, К.М., У.О. Сак, и С.Дж.Г. Венсинг. Учебник ветеринарной анатомии. 3-е изд. Филадельфия, W.B. Saunders, 2002.
- Эллиот, У.Х. и Д.С. Эллиотт. Биохимия и молекулярная биология. 2-е изд. Нью-Йорк, издательство Оксфордского университета, 2001.
- Эурель, Дж.А. и Б.Л. Фраппье Учебник ветеринарной гистологии Деллманна. 6-е изд. Эймс, Blackwell Publishing, 2006.

- Эванс, Х. и А. де Лахунта. Анатомия собаки Миллера. 4-е изд. Сент-Луис, Elsevier, 2013.
- Гетти, Р. Сиссон и Гроссман Анатомия домашних животных. 5-е изд. Филадельфия, W.B. Saunders, 1975.
- Хафез Б. и Э.С.Е. Хафез. Размножение сельскохозяйственных животных. 7-е изд. Балтимор, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 2000.
- Холл, Дж. Э. Гайтон и Холл Учебник медицинской физиологии. 13-е изд. Филадельфия, Elsevier, 2015.
- Джонс, Т.С., Р.Д. Хант и Н.У. Кинг. Ветеринарная патология. 6-е изд. Балтимор, Williams & Wilkins, 1997.
- Кайнер Р.А. и Т.О. Мак-Кракен. Анатомия лошади: цветной атлас. 2-е изд. Loveland, Alpine Publications, 1998.
- Канеко, Дж.Дж., Дж.У. Харви и М.Л. Брусс, изд. Клиническая биохимия домашних животных. 5-е изд. Сан-Диего, Academic Press, 1997.
- Льюис Л.Д. Кормление и уход за лошадью. 2-е изд. Филадельфия, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 1996.
- Мак Кракен, Т.О., Р.А. Кайнер и Т.Л. Сперджен. Цветной атлас анатомии крупных животных: основы. Балтимор, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 1999.
- Мерк Ветеринарное руководство. 9 изд. Рэуэй, штат Нью-Джерси, Merck & Co., Inc., 2005 г., <http://www.merckvetmanual.com/mvm/index.jsp>.
- Никель Р., А. Шуммер и Э. Сейферле. Анатомия домашних птиц. Нью-Йорк, Спрингер-Верлаг, 1977.
- Никель Р., А. Шуммер и Э. Сейферле. Внутренние органы домашних млекопитающих. Нью-Йорк, Springer-Verlag, 1979.
- Никель Р., А. Шуммер и Э. Сейферле. Анатомия домашних животных. 1. Локомоторная система домашних млекопитающих. Нью-Йорк, Springer-Verlag, 1986.
- Паскуини С., Сперджен Т., Паскуини С. Анатомия домашних животных. 7-е изд. PPilat Point, СудзИздательство, 1995.
- Пинеда, М.Х. Ветеринарная эндокринология и репродукция. 5-е изд. Эймс, издательство Университета штата Айова, 2001.
- Пламб, Д.С. Справочник по ветеринарным препаратам. 5-е изд. Эймс, Blackwell Publishing, 2005.
- Поллард Т.Д. и У.С. Эрншо. Клеточная биология. Филадельфия, W.B. Saunders, 2004.
- Порт, К.М. Патофизиология: концепции состояний измененного здоровья. 6-е изд. Филадельфия, Липпинкотт, Williams & Wilkins, 2002.
- Радостиц, О.М. Здоровье стада: Пища Животноводство Медицина. 3-е изд. Филадельфия, W.B. Saunders, 2001.
- Радостиц О.М., К. Гэй, Д. Блад и К. Хинчклифф. Ветеринарная медицина: Учебник по болезням крупного рогатого скота, овец, свиней, коз и лошадей. 9-е изд. Лондон/ Нью-Йорк, W.B. Saunders, 2000.
- Рис, У.О. Физиология домашних животных. 2-е изд. Балтимор, Williams & Wilkins, 1997.
- Рис, У.О. Функциональная анатомия и физиология домашних животных. 4-е изд. Хобокен, Wiley Blackwell, 2009.
- Рис, У.О., изд. Физиология домашних животных Дьюка. 13-е изд. Хобокен, Wiley Blackwell, 2015.
- Рид, С.М. и У.М. Бейли, ред. Внутренняя медицина лошади. Филадельфия, W.B. Sunders, 1998.
- Роудс Р. и Р. Пфланзаер. Физиология человека. 4-е изд. Pacific Grove, Thomson Learning, Inc., 2003.
- Росскопф, У. и Р. Урпел. Болезни птиц в клетках и вольерах. 3-е изд. Филадельфия, Williams & Wilkins, 1996.
- Ссейнс, С.Г., Г. Брант и М.Е. Энсмингер. Наука о птице. 4-е изд. Аппер-Седл-Ривер, Пирсон, Prentice Hall, 2004.

Смит, Б. Дж. Анатомия собаки. Филадельфия, Williams & Wilkins, 1999.

Смит, Б.П., изд. Внутренняя медицина крупного животного. 3-е изд. Сент-Луис, Mosby, 2002.

Свенсон, М.Дж. и У.О. Рис, изд. Физиология домашних животных Дьюка. 11-е изд. Итака, Comstock Publishing Associates, 1993.

Тортора, Г.Дж. и Б. Дерриксон. Основы анатомии и физиологии. 11-е изд. Хобокен, John Wiley & Sons, 2006.

УКАЗАТЕЛЬ

Примечание:

Для согласованности мышцы были указаны вместе с латинскими названиями, если они используются в тексте. Номера страниц, выделенные курсивом, относятся к страницам, на которых появляются иллюстрации; выделенные жирным шрифтом обозначают страницы, на которых появляются таблицы

- А-альфа аксоны 217
зона А 172, 173, 174, 178
абаксиальный, определение 4, 5, 282
брюшная аорта 322, 324
брюшная полость 17–18, 106
мышцы живота 150–151, 152
брюшно-тазовая полость 17–18
отводящий нерв (VI) 209, 210
абдукция 105, 106
отводящие мышцы 124, 141
сычуг 382, 383, 385
абсорбция 23, 407–409, 408
абсорбирующее состояние 415–417
дополнительная головка, мышца 132
дополнительная связка 113, 165, 166
добавочный нерв (XI) 209, 210
приспособляемость (глаз) 248–249
ацетат 509
ацетилхолин (АЦХ) 176, 181, 186, 220, 220, 402
деградация 176, 181, 219, 220
в нервно-мышечном соединении 175, 175–176, 181, 219
рецепторы 175, 175, 182, 220, 226, 226
ацетилхолинэстераза 176, 181, 220
ацетил-кофермент А (ацетил КоА) 27
Ахиллово сухожилие 116
ахондроплазия 100
кислота(ы) 29, 31
кислотно-основной баланс 436–439
ацидоз 350, 438–439
ацинозные клетки 404–405, 405
ацинозные железы 10, 10
акромегалия 263
акромиальный отросток 83
акросома/акросомная реакция 459, 490
актин 26, 173–174, 174, 176, 177, 177–178, 183
потенциал(ы) действия 42, 42–43, 176–177
сердечная мышца 187, 337, 338, 339
нейроны 175, 176, 190, 214, 214–216, 215, 216
распространение 42, 42–43, 176, 176, 215, 216, 216
скелетная мышца 42, 175–176, 180, 185
гладкая мышца 183, 185–186, 186

соматосенсорные нейроны 231, 232
активный иммунитет 308
активный транспорт 40, 40–41, 430, 432
острая тимпания рубца 399
адаптация 231
аддукция 105, 106
приводящие мышцы 124, 132
Аδ волокна 232, 234
аденогипофиз 257, 260, 261, 499
гормоны 257, 263–268
аденозин дифосфат (АДФ) 48, 178
аденозинтрифосфатаза (АТФ-аза) 172–173, 178
аденозинтрифосфат (АТФ) 27, 28, 41, 48, 173
сокращение мышц 173, 178, 181
мышечное утомление и 181
восстановление (мышцы) 178, 179, 179, 181
ригидность и мышечное окоченение 182
аденилциклаза 45, 45, 258
адекватный стимул 231
адипоциты 11, 411
жировая ткань 11, 12, 411, 417, 418
вход в гортань (aditus laryngeus) 524
надпочечная железа 210, 226, 264, 264, 436
кора 257, 264, 264, 498
гормоны 257, 264–265
мозговой слой 210, 226, 257, 264
адреналин (эпинефрин) 210, 221, 226, 264, 341, 346
адренергические нейроны 220
адренергические рецепторы 226, 227, 228
см. также β-адренергические рецепторы
адренокортикотропный гормон (АКТГ) 264–265, 499
афферентные артериолы 424, 425, 428, 428
сродство (рецептор / лиганд) 43
послед 500
гиперполяризационное последствие 216
постнагрузка 341
агонисты (мышцы) 124, 125, 125, 126
агранулоциты 13, 14, 294
воздушные капилляры 529, 529, 529–530
воздушная камера, в яйцах 535–536, 536
воздушные мешки 528
гладкие мышцы дыхательных путей 362
альбинизм 276
альбумин (яичный «белок») 534, 535, 536
альбумин 25, 26, 296, 343, 534
альбуминоиды 25
альдостерон 264, 345, 346, 434–435
алкалоз 350, 438–439
аллантоис 493, 494
аллергены 306
аллотрансплантат, кость 99
закон «все или ничего» 13, 15, 179
α-адренорецепторы 227, 228
α-клетки (панкреатические) 258, 270, 271
высокогорье 188, 291, 365
альвеолярные протоки 357, 358
альвеолярные эпителиальные клетки 363, 364
альвеолярная железа 10, 10
альвеолярное давление 361, 361
альвеолярная вентиляция 360, 361
альвеолы (легкие) 357, 358, 360, 362, 363, 364
газообмен 363–365, 364
альвеолы (молочные железы) 503, 503, 507, 507, 510, 513
амины 254, 259

аминокислоты 25, 25, 407, 430
 абсорбция / метаболизм 407, 415–416, 416
 аммиак / ионы аммония 436
 амнион 493, 494
 амниотическая полость 61, 62, 494
 амплитуда (звук) 239
 ампула (семявыносящий проток) 450, 450, 450, 452
 ампула (вестибулярный аппарат) 237, 243, 244
 амилаза 397, 405
 анаболический метаболизм (анаболизм) 23–24, 270, 414, 415–417
 анаболические стероиды 463
 анаэробный метаболизм 419
 анальный канал и сфинктеры 387
 анальгезия 43
 анафаза 55, 56
 анаплазмоз 292
 анатомическое мертвое пространство 360–361
 анатомия 2, 3–5
 термины направления и плоскости 3–5, 4
 общий план тела 15–19
 микроскопический 2, 5–15
 систематический 2–3, 3
 андрогены 95, 96
 андроген-связывающий белок 456
 анемия 13, 293
 анэнцефалия 195
 анестезия 43, 202, 367
 анэструс 476, 482, 484
 ангиотензин II 345, 345, 430, 431
 угловое ускорение (вращение) 243, 244
 анионы 37, 41, 431
 кольцевидный хрящ 237
 кольцевые складки 471
 кольцевидные связки 104, 161, 162, 357, 357
 фиброзное кольцо 108
 ansa distalis/проксимальная /спиральная 387
 антагонисты (мышцы) 124, 125, 125, 126
 антебрахиум 84, 85, 133
 передняя камера (глаз) 248, 248, 249
 передний сегмент (глазное яблоко) 247
 переднебоковая система 204
 антитела 31, 304–305
 антихолинэстеразы 181
 антикоагулянт 295–296
 антидиуретический гормон (АДГ) 257, 259, 263, 432, 433–434, 435
 антиген(ы) 302, 304, 307
 антигенпрезентирующие клетки (АПК) 307
 антитромбин III 299
 аорта 319, 321, 322, 336, 530
 дуга аорты 322
 разрыв аорты 322
 аортальный клапан 318–319, 336, 338
 аплазия 23, 67
 апноэ 367
 апокриновые железы 11
 апоневрозы 124
 апоптоз 57
 аппендикулярный скелет 83, 83–90
 кости 83, 83–90
 суставы 108–117
 мышцы 127–143
 см. также тазовую конечность; грудная конечность
 аптерия 519
 аквапорины 38
 водянистая влага 248, 248
 арахидоновая кислота 27, 255
 паутиная оболочка 200, 201, 201, 202
 арахноидальные грануляции 199–200
 арахноидальные трабекулы 201
 дугообразные артерии/вены 424, 424, 425
 решетчатое поле 248
 ареолярная (рыхлая) соединительная ткань 11, 12, 276
 аргинин вазопрессин 257, 259, 263, 432, 433–434, 435
 аргинин-вазотонин (АВТ) 533, 537
 Мышца, поднимающая волос 277, 278
 аритмия 41–42, 339–340, 340
 артериальное давление 333, 343, 344
также см. кровяное давление
 артерии 316, 320, 341, 342
 артериолы 320, 333, 342, 342
 артрит 118, 119
 артрология 102
 суставной хрящ и поверхности 70, 73, 103, 103
 суставная полость 103, 103
 суставные отростки 80
 искусственное оплодотворение 461–462, 486, 490, 537
 черпаловидные хрящи 354, 355, 356, 527
 задние (ложные) ребра 82, 83
 атаксия 234
 атлантоаксиальный сустав 106, 107
 атланто-затылочный сустав 107
 атлас 80, 81
 атмосферное давление 361, 363, 528
 атретические фолликулы 476
 предсердные натрийуретические пептиды
 атриовентрикулярный (АВ) узел 338, 339, 340
 атриовентрикулярный (АВ) клапан 317, 319, 336, 530
 атриум 317, 318, 530
 атрофия 23, 96–97, 175
 слуховые косточки 237, 238, 241
 слуховая труба 237, 238
 Ауэрбахово сплетение 212
 ушко (предсердия) 317
 ушная раковина 236, 237
 ушной хрящ 236, 237
 ушные мышцы 144
 аутогенный трансплантат (кость) 99
 аутоиммунные расстройства 302
 вегетативные ганглии 207
 вегетативная нервная система 186–187, 190, 206–212, 211, 345, 397
 нейротрансмиттеры, рецепторы 220, 226, 226–227
 физиология /регуляция 224–227, 333
 яички 454
 ауторегуляция 342
 осевой, определение 4, 5, 282

осевой скелет 75, 75–83
 кости 75, 75–83
 суставы 107–108
см. также конкретные структуры
 подмышечная артерия 323, 325
 ось (позвоночная) 81, 81
 аксон(ы) 15, 49, 190, 192, 192
 регенерация /восстановление 227–228
 коллатерали аксона 193
 аксонный бугорок 192, 192, 214, 215, 216
 непарная вена 326–327
 бактериальные эндотоксины 346
 баланс 230, 242–245, 414, 426
 шаровидный сустав 106, 107, 113
 барбитураты 36, 221
 барорецепторные рефлексы 345, 347
 барьеры 6, 34, 274, 302
 базальные тела 49
 основной уровень метаболизма 267
 базальные ядра 197, 198
 основа(ы) 29, 31
 базилярная артерия 323, 324
 базилярная мембрана 239, 240, 240, 241
 миоэпителиоцит 507
 базофил(ы) 13, 14, 291, 294, 295
 клювы 524
 отрывка 380, 399
 доброкачественные опухоли 57, 100
 бензодиазепины 221
 β -адренорецепторы 227, 228, 341
 β 2 рецепторы 185, 187, 227, 228, 362
 β -адреноблокаторы 43–44
 β -клетки (панкреатические) 258, 259–260, 270
 бикарбонатная буферная система 296, 437–438
 бикарбонат-ионы 29, 296, 366, 401, 410, 430, 436
 образование, интеркалированные клетки 436, 436
 панкреатический секрет 404–405

 реабсорбция 430, 431, 431, 437
 бикаротидный ствол 322
 сумка двухглавой мышцы 126
 бурсит двухглавой мышцы 118
 двустворчатый клапан 317
 желчь 392, 393, 406–407
 желчные кислоты / соли 403, 406–407
 желчный канал 393
 желчные протоки 292, 392, 407, 526
 желчные пигменты 292, 406
 билиногены 292
 билирубин 292, 406
 биливердин 292
 бинокулярное поле 251, 251, 252
 биологические часы 252, 271
 биотехнология 53–55, 512–513
 биполярные нейроны 193, 193
 птицы *см.* домашние птицы
 рождение 498, 499–500
 изменения в циркуляции 329, 329–330
 сложная (дистоция) 228, 500
 легкие и дыхание 329, 359
см. также роды
 мочевого пузыря 8–9, 9, 424, 425, 426, 426, 452

 бластоцеле 60
 бластула 60, 60, 61, 61, 492, 493
 слепой мешок (дорсальный / вентральный) 385
 слепое пятно 251
 блистер 275
 вздутие живота (острая тимпания) 399
 кровь 13, 288–295, 321
 коагуляция 296, 297–300, 298
 составляющие 288, 289
 наслаивание, пробы крови 293, 293
 перенос кислорода 290, 291, 321, 333, 334
 pH 296, 350, 436
 переливания 293
 определение группы крови 293
 объем 288, 344–346
 клетки крови 13, 14, 289, 289–295
 птицы/домашние птицы 530
 количество 290, 291, 295
 артериальное давление 333, 336, 343, 344
 птицы/домашние птицы 530
 снижение 530
 среднее 332, 333, 344, 530
 регуляция 344, 344–346
 гематотестикулярный барьер 456
 кровеносные сосуды 320, 341–344, 342
 В-лимфоциты (В-клетки) 304–305, 305, 308
 полость тела 17
 состав тела 24
 защитные силы организма 301–309
 биологические жидкости 24–25, 29, 287–300
 строение/ конструкция тела 15–19, 520–522, 521
 части тела 16
 стенка тела 16, 18, 19
 мягкий шпат 116, 118
 комок (пищевой) 398
 кость(и) 12, 13, 29, 70–100
 аномалии, опухоли 99–100
 аппендикулярный скелет 83, 83–90
 атрофия и разрастание 96–97
 осевой скелет 75, 75–83
 решетчатый (губчатый) 13, 70, 73, 92–93
 классификация 73–75, 74
 компактный (кортикальный) 13, 70, 73, 93,
 состав, структура 70, 73, 92, 9793
 образование/ рост 93, 95–96
 функции 70
 имплантация 99
 длинный 73, 93, 94–96, 95
 микроскопическая анатомия 92, 92–94, 93
 окостенение 94–97, 95
 физиология 93, 94, 96–97
 пневматический 74–75, 522, 528
 выступы/ впадины 70, 73, 74
 ремоделирование 93–94, 94, 96–97, 98
 костные клетки 13, 70, 92, 93
 костный мозг 70, 73
 костный шпат 118
 костные шпоры 119
 ботулинический токсин 182
 анатомия/ физиология крупного рогатого скота
см. бык(и); корова(ы)
 бычий соматотропин (БСТ) 512–513

искривленное сухожилие 118, 160
 капсула Боумена 427, 428, 430
 Закон Бойля-Мариотта 361
 плечевая артерия 323, 325, 325
 плечевое сплетение 206, 206, 207
 брахиоцефальный ствол 322
 зуб брахиодонта 374, 374
 мозг 197, 197–202, 198, 200, 209
 кровоснабжение 323, 324
 разработка, развитие 195, 196, 196–197
 травмы 241
 ствол мозга 197, 223–224, 224, 366
 заболевание головного мозга 270
 дыхание 362, 363, 366
 разведение 462, 485, 486, 497
 сезонный 252, 460, 481–482
 время, разные животные 485–486, 487
 горная болезнь 188, 365
 широкая связка 466, 470
 бронхи 357, 357, 358, 527, 528
 бронхиолы 357
 наседное пятно 518
 бурый жир 11–12
 щеточная кайма 34, 430
 буферы 29, 296, 436–438
 мякиш копыта 280, 280, 281
 луковица полового члена 451
 луковично-губчатая мышца 453
 бульбоуретральные железы 450, 450, 451,
 бык(и) 250, 449
 дополнительные половые железы 450
 репродуктивные органы 442, 442, 443, 451, 453
 сперматозоиды 459, 460, 460, 461, 490
 см. также корова (и)
 пучок Гиса 338, 339
 бурса 104, 126, 126
 Фабрициева сумка 308, 527
 бурсит 118, 126
 масляная кислота 27
 усталость клеточного слоя 537
 пяточная кость 90, 115, 116
 кальцификация 94
 кальцит 536
 кальцитонин 97, 266
 кальцитриол 269, 408–409
 кальций /ионы кальция 258–259
 абсорбция 269, 269, 408–409
 кость 92, 97
 сокращение сердечных клеток 187, 337, 338
 каскад коагуляции 298, 299
 дефицит 93, 269–270
 формирование яиц 536
 паратиреоидный гормон и 269, 269
 сокращение скелетных мышц 176, 176–177, 178,
 182
 сокращение гладких мышц 184, 184–185
 карбонат кальция 536, 537
 кальциевый канал(ы) 37, 184, 185, 217, 217
 блокаторы кальциевых каналов 185
 лошадь с запавшим запястьем 106
 мозоль 97, 98, 99, 275
 кальмодулин 185
 калоригенное действие 268
 чашечки 423, 424
 каналы (кость) 92, 92
 каналы (слезный аппарат) 246, 246
 губчатая кость 13, 70, 73, 92–93
 рак / раковые клетки 30, 57, 100, 308–309, 311
 рак глаза 245, 276
 клыки 375
 берцовая кость (III пьстная кость) 86, 102, 111,
 154, 160
 емкость 490
 капилляры 12, 300, 320, 333, 341, 342, 343
 опухание сумки локтевого сустава 118, 126
 скакательный сустав с твердой опухолью 118, 126
 карбаминогемоглобин 291, 366, 367
 углеводы 28–29, 407
 абсорбция 407–409, 408
 молоко 509, 509, 510
 диоксид углерода 350, 363, 364, 437
 диффузия 363, 364, 366, 367
 парциальное давление 363, 365, 529
 транспорт, гемоглобин 290, 291, 365–366, 367
 управление вентиляцией 367–368
 карбоангидраза 366, 367, 401, 430, 431, 436, 537
 карбоксигемоглобин 291
 кардия (желудок) 380, 380, 381
 сократимость сердца 341
 сердечный цикл 333–337, 335
 область сердечной железы 381, 382
 сердечная гипертрофия 188
 сердечная мышца см. мышца, сердечная
 сердечная вырезка 359, 359
 сердечный выброс 334, 340–341, 344, 346
 сердечная преднагрузка 340–341
 сердечный скелет 339
 сердечный сфинктер 381
 сердечно-сосудистая система 315–330, 331–337
 основная структура/функции 332, 332–333, 334
 физическая нагрузка и гиповолемия 346–347
 домашняя птица 530
 каротиноидный пигмент 520
 кости запястья 84, 85, 161, 522
 запястные железы 278, 279
 запястная гигрома 126
 карпит 118
 запястно-пястные кости (птицы) 522
 запястно-пястный сустав 109, 110–111
 запястье 73–74, 84, 85, 86, 154
 разгибатели /сгибатели 133, 133–134
 сустав и движение 108, 109, 110, 110
 несущая система 38, 41, 254
 хрящ 12, 12, 94
 суставной 12, 70, 73, 103, 103
 эпифизарный (диск) 70, 73
 хрящевые суставы 12, 103
 хрящевая губа 113
 карункулы (индейки) 520, 520
 карункулы (матка) 470–471, 494, 495, 496
 казеины 510, 511
 Процедура Кэслика 473
 кастрация 449, 463

катаболический метаболизм/катаболизм 23–24, 414, 417–418
катаракта 250
катехоламины 210, 221, 418
катионы 37, 41, 431
конский хвост 203, 204
хвостовой, определение 4, 4
хвостовые бугры 199
хвостовая связка 201, 201
хвостовая брыжеечная артерия 323
каудальные нейропоры 195
каудальная поверхностная эпигастральная вена 505, 506
хвостовая большеберцовая артерия 324, 325
каудальная полая вена 319, 327
хвостовые позвонки 79, 82
кавальное отверстие 327
полости, тело 16, 17
С аксоны 217
С-клетки 266
CD-маркеры 307
миндалины слепой кишки 531
слепая кишка 386, 387, 388, 409, 410, 526
чревная артерия 323
клетка(и) 5–15, 22–57
химический состав 24–29
цитоплазма и органеллы 6, 6, 33, 33, 47–49
габариты / размеры 29–30
открытие 22, 30
разделение, рост 55, 55–56, 57
межклеточный контакт/адгезия 35, 35–36
микроскопические методы исследования 29–33
структура/организация 6, 6, 33, 33
молекулы клеточной адгезии 35
культура клеток 30
клеточная мембрана 6, 26, 33, 33, 33–36
каналы 34, 36, 36
состав 27, 28, 34, 34
размер 30
модель жидкой мозаики 34, 34
функции 34, 43
межклеточный контакт/адгезия 35, 35–36
нейроны 215, 215, 217–218
рецепторы см. рецептор (ы)
мембранный потенциал покоя 41–42, 42, 215
структура 33–35, 34, 255
перевнос через 36–41, 37, 38, 39, 40, 407
клеточная теория 22
клеточный (клеточно-опосредованный) ответ 302, 306–308
целлюлаза 398
целлюлоза 398, 410
цемент 374, 374
центр окостенения 94, 95
центральные хеморецепторы 367
центральная нервная система (ЦНС) 190, 192, 193, 197–205, 221
см. также мозг; спинной мозг
центральная кость предплюсны 90, 90
центриоли и centrosомы 33, 49, 55
кора мозжечка 199
мозжечок 197, 197, 199, 204, 224, 234
мозговой артериальный круг 323, 324
кора головного мозга 192, 197–198, 223, 234
полушария головного мозга 197, 197
ножки головного мозга 199
спинномозговая жидкость 199, 200, 201
головной мозг 197, 197, 198
ушная сера 28, 237
шейные позвонки 79, 80, 80–81, 81, 522
шейно-грудные лимфатические узлы 531
шейка матки 260, 467, 469, 471, 472, 473
кесарево сечение 500
С-волокна 232
халаза 535, 536
каналы (ионные), клеточная мембрана 34, 36, 36, 37, 42
управляемый лигандами 44, 184
см. также потенциалзависимые каналы
фиксирующая связка 165, 166
большие коренные зубы 375
химические чувства 234–236
хемокины 303
хеморецепторы 231, 367
хемотаксические факторы 294, 295, 303
каштаны 283, 284
жевание 397
курица(и) 518, 518
клетки крови, количество тромбоцитов 291
кастрированные/ интактные кобели 449
формирование яиц и откладка яиц 535–537
яйценоскость, линька 519
мышечная система 521, 522
репродукция и фотопериоды 538
скелет 522–524, 523
см. также домашняя птица
главные клетки 268, 268, 269, 401, 402
ионы хлорида 29, 42, 431, 432
хоаны (задние ноздри) 350
хоанальная щель 524, 527
удушие 380
холецистокинин 402, 403, 406, 406, 407, 411
холестерол 27–28, 28, 34, 254, 255, 408
абсорбция 408, 409
функции 28, 34, 417
Источники и синтез 28, 407
холинергические нейроны 220
хондроциты 12, 94–95, 95
хондрома 100
сухожильные нити 317–318
Барабанная струна 235, 238
хориоаллантоис 493, 494, 495
хорион и ворсинки хориона 493, 494, 494, 495, 496
сосудистая оболочка 248, 248
сосудистое сплетение 199, 200
хромафинные клетки 210, 226, 264
хроматиды 56, 457, 459
материал хроматина 33, 49
хромопротеины 26
хромосомы 33, 33, 49, 56, 457
хроническая обструктивная болезнь дыхательных путей 362
лимфа 300

хиломикрон 408, 409, 416, 417
 химус 403, 405, 406
 химотрипсин 405
 реснички 7, 8, 35, 240, 241, 242, 245
 ресничное тело 248, 248
 циркадные ритмы 252, 252, 271
 Виллизиев круг 323
 обращение
 плодный 327–330, 328, 329, 494
 легочные 316, 316, 318, 320–321, 332
 системный 316, 316, 321, 321–325, 332, 333
 циркумдукция 106
 цистерна 47
 большая цистерна 201
 цикл лимонной кислоты 48, 179
 ключица/ключичное сухожилие 83, 522
 расщепление 60
 клитор 472
 клоака 526–527
 клоакальная сумка 527, 531
 клональный отбор 304–305
 клоны 55, 304, 307
 кластридии 180, 182
 закрытие (желудочно-кишечный тракт) 515
 свертывание 296, 297, 298, 298, 299
 сцепление 535
 коагуляция 296, 297–300, 298
 факторы коагуляции 298, 298, 299
 масть лошади 283–285
 улитка 237, 239, 239, 240
 Канал улитки 237, 238, 239, 240
 улитковый нерв и ядра 240, 241
 улитковое (круглое) окно 239–240
 кодоны 52, 52
 целом 17, 64, 66, 66
 копытная кость 86, 155
 Венечный сустав 111, 112, 155, 155
 колики 234, 388, 410
 коллаген 11, 26, 92
 коллатеральные связки 104, 113, 114, 160–161, 162
 собирательный проток (трубочка) 8, 422, 424, 425, 427, 431–432
 перенос 432, 433–434, 435
 холмик 199
 Толстая кишка 8, 386, 387, 388, 409, 410, 526
 колониеобразующие единицы (КОЕ) 290
 цветовое зрение 250
 молозиво 409, 514–515
 гребешок (галлиновые птицы) 520
 Осколочный перелом 97, 98
 приверженность (дифференциация) 63
 общий желчный проток 392, 407
 общий пучок (пучок Гиса) 339
 общее пяточное сухожилие 116, 136
 общие сонные артерии 322, 323, 324
 общий носовой ход 351
 компактная кость 13, 70, 73, 93, 93
 компенсация, кислотно-щелочный дисбаланс 438
 дополнение 303
 полный перелом 97, 98
 сложная железа 10, 10, 506
 градиент концентрации 36
 концентрическое сокращение 182
 оплодотворенное яйцо 60
 раковины (носовые раковины) 78, 351, 352
 контузия, стопа лошади и 163
 кондуктивная глухота 241
 проводимость 24
 мышелковый сустав 106, 107
 колбочковидные зрительные клетки (сетчатка) 250
 врожденные аномалии 66–67
 конъюнктивит, конъюнктивит 245
 соединительные ткани 6, 11–13, 12
 сократительные белки, сократимость 24, 26
 артериальный конус 318, 319
 конвергенция, нейронные сети 219, 219–220, 221
 копродеум 526, 534
 копулятивный орган 527
 клювовидный отросток 83, 522
 дерма копыта 156, 157, 158, 274, 279, 280
 роговая дерма 282, 282
 роговица 248, 248
 роговичный рефлекс 222
 ороговение 275
 роговой дивертикул 353
 роговые отростки 78
 коронарные артерии 322
 венчик копыта 155, 156, 158, 280, 280
 коронарный кориум 156, 157, 158
 коронарные столбы 385
 коронарный синус 322
 коронарные вены 322
 сопрога nigra (черные тела) 248, 249
 беловатое тело 482, 483
 мозолистое тело 198, 252
 пещеристое тело 451, 452, 507
 геморрагическое тело 482
 желтое тело 468, 477, 480, 482, 482–483, 483, 484, 498
 образование, функции 479, 480, 482–483, 497
 регрессия 479, 482, 483
 губчатое тело 451, 452
 кортикоспинальные пути 205
 кортикостерон 265
 кортикотропный рилизинг-гормон (CRH) 264, 265
 кортизол 265
 реберные хрящи 82
 реберная ямка 81
 костимуляция 307
 реберно-шейные стволы 322
 реберно-позвоночные суставы 108, 108
 Котиледон плаценты 494, 495
 кумарины 300
 противоточный механизм 432–433, 433
 аппендикулярный скелет коро(ы) (быков/ крупного рогатого скота) 87, 87, 109, 281, 282
 нижняя конечность 89
 грудная конечность 85, 86
 клетки крови, количество тромбоцитов 291
 кости/скелет 72, 76, 82, 85, 89
 мозг 209

сердечно-сосудистая система 317, 332
время разработки 449
Прибылой палец 283
эстральный цикл 484, 485–486, 486
наружные ноздри 350
репродуктивный тракт самки 466, **467**, 468, 469, 472, 473
предлежание плода, роды 499, 499–500
желудочно-кишечный тракт 8, 386, 387
пищеварение, подвижность 398–401
желудок 381–385, 382, 383, 384, 411
скакательный сустав 115
копыта и ноги 281
рога 282, 282–283
почки 422, 423, 423, 424
связки таза 113
легкие 358, 359, 360
лимфатическая система 310, 312
репродуктивный тракт самца см. быка (ов)
молочные железы
молоко
мышцы 125, 149
тазовая конечность 125, 136, 149
грудная конечность 125, 127, 127–135, 149
позвоночник 146
нервная система 191
придаточные пазухи носа 353
плацента 494, 495
беременность 496, 498
крестец 82
слюна 397
череп 76, 77
поля зрения 251, 251
Куперовские железы 451
тазобедренный сустав
черепной, определение 4, 4
черепно-шейный ганглий 210, 211
черепная брыжеечная артерия 323
черепные нервы 206, 209, 210, 238
черепная затылочная сумка 126
черепная большеберцовая артерия 324, 325, 326
черепная полая вена 319, 326–327, 505
череп 75
креатинфосфат 178, 179, 179
креатинин 426, 533
Мышца, поднимающая яичко 151, 446, 446, 448
кретинизм 268
перстневидный хрящ 354, 355, 527
Ампулярный гребешок 242, 243, 244
Зоб 524, 525, 526
Модель противоточного обмена 529–530
кроссинговер, мейоз 56, 457
коронка зуба 372, 374, 374
крестообразные связки 113, 114
ножки полового члена 451
ножка (нога) 88, 89, 167
Основание мозга 199, 209
крипторхизм 448–449
крипты (миндалины) 314
Либеркюнова крипта 403, 404
Яйцевой бугорок 478, 480, 481, 491
купол (диафрагмы) 151, 152
купол (вестибулярный аппарат) 243, 244
Кураре 181–182
Опухоль на ноге лошади 118
Свертывание молока 510
Циклический аденозинмонофосфат 45, 45, 258
Циклический гуанозинмонофосфат 464
Циклооксигеназа 255–256, 297
Пузырный проток 392
Цитокин(ы) 303, 305
цитокинез 55, 56, 411
цитоплазма 6, 33, 47, 48
цитоскелет 47, 49
цитозоль 47, 258
цитотоксические Т-клетки 305, 306, 307, 308
глухота 241
децибелы (дБ) 239
децидуальная 493
молочные зубы 372
глубокий, определение 5
глубокое паховое кольцо 151, 446, 447
дефекация 410, 534
защиты неспецифические 302–304
дегенеративная болезнь суставов (DJD) 119
глотание 144, 379, 398, 399
удаление рогов 283, 353
обезвоживание 25, 430, 533, 534
дендриты 15, 192, 192, 214
дендритные клетки 307
денервация 175
гнездо 81, 81, 107
плотная неправильная / правильная
соединительная ткань 11, 12
Зубной ряд 372
полость зуба, пульпа зуба 374, 374
Зубная подушка 374 –375
дентин 374, 374
деполяризация 42, 175–176, 178, 214, 215, 218
дермальные сосочки 275, 276, 277, 278
дерма 11, 275, 275–276, 277
десмосомы 35, 35
определение (дифференциация) 63
аномалии развития 66–67
Прибылые пальцы 87, 283
несахарный диабет 434
сахарный диабет 271, 419, 430, 434
диацилглицерин (ДАГ) 46, 258
диафрагма 17, 151, 152, 357, 361–362
изгиб диафрагмы 388
диафиз 70, 73, 73, 95
диастема 372
диастола 333, 335, 335, 336
дикумарол 300
промежуточный мозг 196, 197, 198, 198–199
диэструс 484
диета 269–270, 509
дифференцировка, клетки 63
диффузная плацента 494, 495
диффузия 36–38, 38
пищеварение 370, 395–411
ферментативный 398–400, 409, 410
гормональный контроль 405–406, 406

механический, химический 396, 403
 органы пищеварения, вспомогательный 389–393
 пищеварительная система (тракт) 18, 18, 369–393
 анатомия 369–393
 организация 370–371, 371, 396, 396, 397
 физиология 395–411
 птица 524–527, 525
 пальцы 85, 86–87, 87, 89, 161, 281, 282
 разгибатели / сгибатели 134–135, 142–143
 птица 522
 пальцевые артерии 323, 325, 326
 пальцевидная подушка 155, 159, 163, 280, 280–281
 дигидропиридиновый рецептор 176, 176
 дигидротестостерон 463
 диоптрийные среды 251
 дифиодонт 372
 диплоид, определение 56
 Направляющие термины 3–6, 4
 удаление рогов 283, 353
 вывих (сустав) 117, 118
 константа диссоциации 43
 Дистальный, определение 4, 5
 дистальные извитые каналы 422, 425, 427, 427
 дистальный межфаланговый (копытный) сустав 111, 112, 155, 155
 дистальный межплюсневой сустав 115
 дивергенция, нейронные сети 219, 219
 ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) 28, 48, 49, 50, 50, 459
 митохондриальный 48
 рекомбинантный 53, 54, 264
 репликация 50, 50–51, 55
 ДНК-лигаза 53
 Собака(и) 291, 350, 351, 469
 доминантный фолликул 478, 480
 дофамин 220, 221, 511
 Дорсальный, определение 5
 Дорсальная спайка 472
 Задний канатик спинного мозга 196, 202, 204
 Дорсальный рог 195, 196, 202, 233
 тыльные связки 104
 Дорсальный носовой ход 351, 352
 Дорсальная артерия стопы 325, 326
 задний корешок / ганглии задних корешков 202, 202, 203, 203
 Дорсальный мешок 385
 дорсолатеральная двигательная система 204, 205
 понижающее регулирование 256
 утки 518, 518, 527, 528
 артериальный проток 328, 328
 семявыносящий проток 442, 443, 444–445, 447, 448, 452
 птицы /домашняя птица 537
 венозный проток 327, 328, 330
 двенадцатиперстная железа 403
 дуоденальный сосочек 391
 двенадцатиперстная кишка 385, 386, 526
 дуральные пазухи 202
 твердой мозговой оболочки 200, 201, 201
 дистотия 228, 500
 ухо 236–239, 237
 эксцентрическое сокращение 182
 эхокардиография 337
 эктодерма 61, 62, 62, 64, 64, 65, 66, 502
 отек 300, 343
 эффективное давление фильтрации 429–430
 эффективная осмотическая сила 343
 эффекторные органы 192
 эфферентные артериолы 424, 425, 428, 428
 выводные протоки 443, 443
 яйцо, млекопитающие см. яйцеклетку
 яйцо (птичье) 535–536, 536
 формирование и откладка яиц 535–537
 откладка яиц 519, 534, 535, 537, 538
 оболочка 524, 534, 535, 536, 537
 Яичный белок 534, 535, 536
 желток 520, 536
 Просвечиваемость 536
 эйкозаноиды 255–256, 297
 эякулят 449, 460, 537
 эякуляция 463–464, 490
 семявыбрасывающий проток 450
 фракция выброса 336, 341
 эластические артерии 11, 341–342
 эластичный хрящ 12–13
 эластичная ткань и эластины 11, 26
 локтевой сустав 84, 85, 106, 108, 118, 125
 движение 124–126, 125, 182
 мышцы, действующие на 132–133
 Опорно-двигательный аппарат 165
 электрический потенциал 41
 электрокардиограмма (ЭКГ) 335, 339, 339
 электрохимический градиент 38
 электролиты 29, 408
 электронная микроскопия 32–33
 эллипсоидный сустав 107
 Вставка ткани 31
 эмбрион 61, 62, 67, 466
 раннее развитие 490, 491, 491–493
 имплантация 490, 493–496
 перемещение в матке 493
 трансгенный организм 53–54
 эмбриология 2, 35, 60–67, 492–493
 дифференциация 63
 зародышевые листки 60–61, 61, 62, 62, 63
 мезодермальная дифференцировка 64–66, 65, 66, 67
 нервная система 194–197, 195
 нейруляция 63–64, 64
 развитие поджелудочной железы 391
 яички 447
 Для стадий развития 60
 эмбриональная смерть 493
 эмбриональная складка 62, 63
 эмбриональные стволовые клетки 60, 67
 персистенция эмбриональной структуры 67
 эмбриотомия 500
 рвота 398, 401
 рвотный центр 223
 Средство, вызывающее рвоту 398

- выброс (движение спермы) 464
 эмульгаторы 407
 эмаль 374, 374
 инкапсулированные рецепторы 230, 231
 конечный диастолический объем 336, 340, 340
 эндокард 317
 эндохондральная оссификация 94–96, 95
 эндокринные железы 9, 254, 254, 257–258, 260–271
 эндокринная система 9, 210, 254–271
 эндокринология 9, 253–271, 414–415
 эндоцитоз 23, 23
 энтодерма 61, 62, 62, 63, 64, 65
 эндолимфа 238
 Чашки эндометрия 497
 эндометрий 470
 эндомизий 122
 эндоплазматический ретикулум 33, 47, 172, 258
 эндорфины 233
 эндост 70, 73, 93, 99
 эндотелиальные клетки /эндотелий 320, 341, 342, 346
 травмы, тромбоциты 297, 299
 эндотелин 346
 потенциал концевой пластины 176
 энергия 27, 28, 48, 417
 во время физических нагрузок 418–419
 сокращение мышц 178–179, 179
 Хранение, копыто лошади 163
 Энтеральная нервная система 190, 212, 397
 энтероэндокринные клетки 381, 397
 Кишечно-печеночное кровообращение 407
 энтерокиназа 405
 ферменты 26, 44, 53
 эозин 31
 эозинофилы 13, 291, 294–295
 эпаксиальные мышцы 145, 145, 146
 эпибласт 61, 62
 эпикард 317
 эпидермальные штифты 275
 эпидермис 274, 274, 274–275, 275, 277
 модифицированный 279–283
 Эпидидимальный тракт 443
 придаток яичка 442, 443, 444, 446, 449, 456, 460–461
 эпидуральное пространство 202
 надгортанник (надгортанный хрящ) 354, 355, 356, 379
 эпикерас 282
 эпимизий 122
 эпинефрин 210, 221, 226, 264, 341, 346
 эпифизарный хрящ (диск) 70, 73
 эпифизарное закрытие 95, 96
 эпифизарная пластинка 95, 95, 102
 эпифиз (кость) 70, 73, 73, 95
 эпифиз головного мозга (шишковидная железа) 198, 198, 271
 эпителиамус 198, 198
 эпителиальные ткани 6–11, 7, 8, 9, 40–41, 274
 лошадиный см. лошадь
 равновесие (вестибулярные ощущения) 230, 242–245
 хорионический гонадотропин лошади 497
 эрекция полового члена 451, 453, 453, 463–464
 эрготы 283, 284
 отрывка 380, 399
 эритроциты (красные кровяные тельца) 13, 14, 289, 289, 290–293, 313
 счета/числа 290, 291, 291
 строение 48, 50, 290, 290, 292
 эритропоэз 291–292
 эритропоэтин 290, 291–292
 Пищеводный желоб 400–401
 Пищеводное отверстие диафрагмы 380
 пищевод 370, 380, 396, 398, 400, 524
 незаменимые аминокислоты 415
 эстрадиол 463
 эстрогены 256, 478, 484, 498, 511
 рост костей 95, 96
 синтез, регулирование 478, 480
 эстральный цикл 475–487, 497
 продолжительность 484, 485, 486–487
 фазы 478, 479, 483–485
 особенности видов 484, 485–487
 Эструс (течка) 469, 476, 484, 485, 497
 продолжительность 484, 485, 486–487
 решетчатые раковины 351
 решетчатая кость 78
 Нормальное дыхание 366
 возбудимость (раздражительность) 24, 190
 возбуждающие синапсы 218
 выделение 9
 Физическая нагрузка 346–347, 418–419
 экзокринные железы 9–10, 10
 экзоцитоз 23, 24
 экзоны 51, 52
 экзостозы 100
 срок действия 360, 361, 361, 362
 выдыхательные мышцы (птицы) 528
 Распрямление 105, 105
 мышцы-разгибатели 124
 запястья 133, 133–134
 Пальцев 134–135, 142–143
 Локтя 127, 132–133
 бедра 135, 136, 141
 скакательного сустава 142
 плеча 127, 131
 Коленной чашки 142
 позвоночника 145–146, 150
 Сухожилия-разгибатели стопы лошади 160
 внешний, определение 5
 внешний слуховой канал 237
 наружная сонная артерия 323, 324
 внешнее ухо 236–238, 237
 наружное эпителиальное корневое влагалище 276, 277
 наружные подвздошные артерии 322, 324, 326, 473, 505
 наружная яремная вена 326
 наружные подвздошные вены 327
 Наружная яремная вена 326
 наружная половая артерия/вена 454, 504, 505, 506

экстероцепторы 230
 экстракапсулярные (околосуставные) связки 104
 внеклеточная жидкость 24, 288–289, 320, 434
 pH 437, 437, 438
 экстраокулярные мышцы 144, 246–247, 247
 глазное яблоко 245, 247–250, 248
 веки 245
 лицевая артерия 323, 324
 лицевой гребень 78
 мимические мышцы лица 144
 лицевой нерв (VII) 143, 209, 210, 228, 238
 облегченная диффузия 36, 38, 38
 серповидные связки 388
 ложный сустав 117
 ложная ноздря 350
 серп большого мозга 201
 пучок нервов 192
 быстрые мышечные волокна (тип II) 173, 524
 жировая ткань (адипозная) 11, 12, 411, 417, 418
 жирные кислоты 26, 27, 408, 417, 509
 перья, птерилии 519, 519
 обратная реакция 259–260, 261–262, 262, 463
 ингибитор лактации по типу обратной связи (ИЛО) 513
 питание, управление 411
 анатомия репродуктивной системы самок 465–474, 466, 467, 467, 469, 470
 физиология 475–487, 490–491
 птицы 534, 534–537
 бедренные артерии 324, 326
 бедренно-большеберцовый сустав см. коленная чашка
 бедро (бедренная кость) 73, 88, 89, 113
 ферментативное пищеварение 398–400, 409, 410
 ферритин 292
 фертильность 485, 486
 оплодотворение 56, 60, 490–493, 491, 491–492
 птицы 534, 535
 кровообращение плода 327–330, 328, 329, 494
 легкие плода 328, 328–329, 329, 359
 плодные оболочки 493, 494
 эмбриональный период и плод 60, 466, 494
 предлежание плода 499, 499–500
 надкопытные (путовый сустав) 87, 105, 111, 112, 127, 155, 155
 вытяжение 105, 164, 165, 166

 физиологическое 105, 106, 134
 опорный аппарат 165
 фибрин 297, 299
 фибробласты 11
 фиброзный хрящ 13, 103
 волокнисто-хрящевые диски (мениск) 103, 104, 113
 фиброзная капсула (суставы) 103, 103–104
 фиброзные суставы 102, 102
 волокнистая оболочка глазного яблока 248
 малоберцовая кость 88, 89, 522
 третья малоберцовая мышца 167
 реакция борьбы или бегства 226
 нитевидные сосочки 377, 377
 терминальная нить 201, 201

 борозды (мозга) 197, 197
 гнойное поражение холки 118, 126
 фиксация ткани 30, 32
 изгиб 105, 105, 109
 сгибатели 124
 запястья 134
 пальцев 135
 локтя 127, 133
 бедра 141
 коленного сухожилия 142
 плеча 127, 131–132
 коленных суставов 142
 позвоночного столба 150
 сухожилие сгибателей, стопа лошади 160, 165, 166, 167
 ложные ребра 82–83
 подпиливание зубов 375
 модель жидкой мозаики 34, 34
 движения жидкости, микрососудистые 343, 343
 флуоресцентная микроскопия 32
 послеродовая охота 485
 листок 199
 листовидные сосочки 377, 377
 фолликулы (яичники) 468, 468, 477
 развитие 476, 477, 477–480, 479, 480, 481, 482, 484
 фолликулостимулирующий гормон (ФСГ) 444, 462,
 сезонное разведение 481, 482
 фолликулярные клетки 476
 фолликулярная фаза эстрального цикла 479, 479
 ноги, лошадиные см. раздел Лошадь(и)
 овальное отверстие 328, 328, 329
 форсированный выдох 362
 инородный, определение 307
 инородные тела 317, 380, 384
 преджелудок 381–382, 383, 384–385
 пищеварение на стр. 398–401
 хромота (хронический ламинит) 158, 160
 домашняя птица 518, 518
 перелом(ы) 97–99, 117, 165, 537
 срастание 97–99, 99
 Кривая Франка-Старлинга 340, 340
 вибрация 473
 частота (звук) 239
 лягушка (*cuneus unguis*) 157, 159, 163, 281
 область глазного дна 381, 382
 глазное дно 249, 250
 грибовидные сосочки 377, 377, 378
 фуникулы 192, 196, 196
 вилочка 83, 522
 галактогенез 512–513
 лактация 511
 желчный пузырь 392, 407, 526
 куриные 518, 520, 524
 камни в желчном пузыре 407
 слияние гамет 491, 491–492
 гаметогенез 56
 гамма-аминомасляная кислота (ГАМК) 220, 221
 ганглии 192, 202, 207, 209, 211
 ганглиозные клетки 250
 щелевидное соединение 35, 36, 183, 187, 217
 газообмен 291, 321, 343, 350

птицы/домашняя птица 528-530, 529
плод 327
в легких 291, 321, 350, 363-365, 364, 529, 529
в тканях 291, 343, 364, 365, 367
транспортировка газа (в крови) 365-366
дивертикул желудка 381
опорожнение желудка 403
желудочные складки 381
желудочные железы 401, 401-402
желудочная борозда 384, 384
желудочный ингибиторный пептид 402, 403
желудочный сок 401
перистальтика желудка 402-403
желудочная ямка 381
желудочная секреция 401, 402, 402
медленные волны желудка 403
желудочный канал 327
гастрин 401, 403, 406
желудочно-кишечные гормоны 397
перистальтика желудочно-кишечного тракта 397
желудочно-кишечная система см.
пищеварительная система (тракт)
гаструла/гаструляция 61, 62, 194
ген(ы) 51, 52, 462
потенциал генератора 231
генетический код 51
генная инженерия 53-55
половая складка 445
первичные половые клетки 456, 457, 476
зародышевые центры 309
зародышевые слои 60-63, 62, 62
время/период развития 60, 484, 490
грелин 411
гиперсомия 263
десна 374
шарнирное соединение 106, 107
мышечный желудок 525, 526
железа 9-10, 10, 10-11
цистерна железы 503, 503
клетки железистого эпителия 9
головка полового члена 451, 454
глаукома 249
нейро 190, 193-194
скользящее движение 105, 108
глазное яблоко 245, 245, 247-250, 248
глобулины 25, 296
клубочковые капилляры 428, 428
клубочковая капсула 425, 427, 428, 429, 430
клубочковая фильтрация 427, 429, 429-430
скорость клубочковой фильтрации (СКФ) 430, 533
гломерула 424, 425, 427
языкоглоточный нерв (IX) 209, 210, 238
глюкагон 270, 271, 415-416, 417, 418, 419
глюкокортикоиды 264, 265, 418, 498-499, 512
глюконеогенез 265, 415-416, 417, 419, 510
глюкоза 28
адсорбирующее состояние и 415, 416
кровь 403, 415, 417, 419, 430
выработка молока 509, 510
сокращение мышц и 179, 179, 181
сокращение 430
транспорт, связанный с натрием 40-41, 407, 408
всасывание, роль инсулина 260, 270, 415
носитель глюкозы 38
глюкоза щадящая 417, 418
глюкозурия 430, 434
глутамат 220, 221, 235
глицерин 27, 27, 509
гликоген 28, 33, 179, 270, 415, 417
гликогенолиз 179, 417
гликолиз 27, 28, 48, 179, 181
гликопротеины 26, 47
гликозаминогликаны (ГАГ) 92
коза(ы)
кастрированные/некастрированные кобели 449
пальцы 87, 281, 282
молочные железы 508, 508
сальные железы 278, 279
опущение семенника 448
верхние дыхательные пути 352
шерсть 286
Аппарат Гольджи 24, 33, 47
Сухожильные органы Гольджи 233
гомфоз 102, 102, 372
гонадотропин(ы) 462
гонадотропин-ингибирующий гормон (GnIH) 538
гонадотропин-высвобождающий гормон (ГнРГ) 462-463, 477, 484, 538
G - белок(и) 44, 44, 258
Серпентин (GPCR) 44, 44, 45-46, 258
Граафов пузырьки (третичный фолликул) 477, 477-478, 479, 480
ступенчатый потенциал 214, 215
грануляционная ткань 97
гранулоциты 13, 289, 294
гранулезные клетки 476, 477, 477, 478, 479, 480, 482, 491
гранзимы 304
серое вещество 192, 193, 199
большая толстая кишка 388, 410
большая брыжейка 387
большая плюсневая артерия 325, 326
перелом кости по типу "зеленой ветки" 97, 98
рост 23
факторы роста 57, 95-96
гормон роста (гр) 95, 96, 257, 263-264, 418, 512
'гормон роста'-высвобождающий гормон (РГГР) 263
зона роста 95, 95, 102
остевой волос 276
направляющая связка яичка 447, 447
вкусовое ощущение (вкус) 230, 234-235
воздухоносный мешок (у лошади) 238
извилины головного мозга 197
волосы 276-278, 277, 283-285
волосная луковица, волосной фолликул 275, 276, 277
волосковые клетки (отверстия) 240, 240, 240-241, 242, 244
мышцы подколенного сухожилия 135
гаплоид, определение 56

железа мигательной перепонки 245
 гаверсова система 12, 13, 93
 артерии
 головы 323, 324
 мышцы 139-140, 143, 143-145
 слух 230, 236-241
 сердце 17, 316, 316-320, 318
 птицы 530
 проводящая система 187, 337-339, 338
 электрическая активность 41-42, 337-340
 плод, развитие 327-330, 328-329
 визуализация 337
 мускул, см. мускулы,
 кардиофизиология 331-341
 шумы в сердце 336-337
 частота сердечных сокращений 336, 337-339, 340, 530
 тоны сердца 335-336, 336-337
 сердечные клапаны 317-318, 319
 половое возбуждение см. эструс (половое возбуждение)
 тепловой удар 537
 запал 362
 геликотрема 239, 240
 гемагглютинация 292-293
 гемолимфатические узлы 311, 312
 гематокрит 293, 293
 кроветворение 289-290, 291-292
 гемопэтин 290
 окраска гематоксилином и эозином (Г и Э) 31
 гем 290, 292
 гемицеллюлоза 398
 полутаз 87
 гомохориальная плацента 494, 496
 гемоконцентрация 293
 гемоглобин 13, 290, 291, 292, 365, 366, 438
 гемоглобинемия 292
 гемоглобинурия (кровавая моча) 292
 гемолиз 39, 292
 гемостаз 296-300
 гепарин 295, 299
 печеночные протоки 392
 печёночные синусоиды 327, 391, 392-393
 печеночные вены 327, 391
 гепатоциты (клетки печени) 6, 392, 393, 406
 печеночно-дуоденальная связка 388
 рефлекс Геринга-Брейера 368
 гетеродонтия 372
 высокая кольцевая жабка 111
 ворота (гиллус) 309, 358, 422, 424
 шарнирное соединение 106, 107
 бедро/тазобедренный сустав 88, 89, 106, 107, 113, 135
 мышцы, действующие на 135, 136, 141
 стойку бедра 166
 гистамин 295, 303, 306, 362, 401, 402
 гистохимия 31
 гистоны 25, 26
 Скакательный сустав см. сустав предплюсны (скакательный сустав)
 голокринные железы 10-11, 278
 гомеокинез 9, 207
 гомеостаз 9, 22-23, 344
 копыто 154, 155-159, 157, 279, 280-282
 мякиши 280, 280, 281
 см. роговая
 стенка 155-156, 156, 158, 280, 280, 282
 маклок (костный крючок) 87
 горизонтальная плоскость 4, 4-5
 гормон(ы) 9, 254, 257-258, 414
 химические классы 254-255
 обратная реакция 259-260
 фолликулярное развитие 477-480
 желудочно-кишечный 397
 мужская репродукция 462-463
 беременности 496-497
 рецепторы 45, 45, 46, 184, 254, 256
 гормональный рецепторный комплекс (ГРК 45, 46
 элемент гормонального ответа (ЭГО) 46
 рожок(ы) 279, 282, 282-283
 Синдром Горнера 238
 роговые железы 278, 279
 лошади(ей)
 аппендикулярный скелет 71, 73, 84
 запястье, дистальные суставы 87, 109, 110, 111
 тазовая конечность 71, 73, 89, 114, 115, 116, 166
 тазовая область 88
 верхняя конечность 71, 85, 109, 112, 164-166
 осевой скелет 71
 крестец 82
 череп 76, 77
 позвоночник 71, 79, 81
 желчь 407
 количество кровяных клеток, тромбоцитов 291
 группы крови 293
 основные ориентиры костей 84
 кастрированные/некастрированные кобели 449, 449
 цвет шерсти 283-285
 спастические боли в животе 234, 388, 410
 этапы, периоды развития 60
 эстральный цикл 484, 485
 глаз 247-250, 248, 249
 женский репродуктивный тракт 466, 467, 469, 473
 оплодотворение 490
 предлежание плода и роды 499-500
 плод, в плаценте 494
 ноги 153-163, 154, 155
 кости и хрящи 154-155
 ороговевшие ткани 155-159
 пальцы/фаланги 87, 155, 155, 156
 связки 160-161, 162, 165
 синовиальные структуры 162-163
 сухожилия 155, 159-160, 165
 желудочно-кишечный тракт 386, 388, 410
 вспомогательные органы, протоки 391, 391, 392
 желудок 380, 380-381, 382
 запал 362
 скакательные суставы (сустав предплюсны) 115
 копыто 155-159, 156, 157, 158, 159, 280, 280-281
 функции 163
 подъязычный аппарат 79
 движение в суставе 105

суставы, нагрузка 164, 164-169
 почки 423, 424
 гортань 354, 355, 356
 связки таза 113, 113
 печень 392
 легкие 358, 358, 359, 359, 360
 репродуктивные органы самца 442, 442-443, 451, 452, 453, 454
 молочные железы 502, 509
 метаболический синдром 411
 мышцы 147, 148, 173
 голова 143, 143-145
 тазовая конечность 136, 143
 верхняя конечность 127, 127-135, 130, 164-165
 туловище и шея 139-140, 145-152, 146
 нервы 206
 нос, наружные ноздри 350, 351, 352
 обонятельная система 236
 околоносовые пазухи 352, 353
 плацента 495
 беременность 494, 497
 стеснение, скоба для верхней губы 233
 запал (односторонний паралич голосовых складок) 356
 крестцово-подвздошный подвывих 112-113
 слюнные железы 390
 ковка 159, 163
 сон 163, 165, 169
 мягкое нёбо 372, 372
 шины 86
 опорный аппарат (лошадиный)
 пот, потовые железы 278
 симпатическая/парасимпатическая активность 225, 225
 зубы 375, 375, 376
 миндалины 379
 формирование, обеих сторон организма 252
 зрение и фокус 250, 252
 плечевая кость (кость руки) 83-84, 85, 133
 гуморальные агенты, артериальное давление 345-346
 гуморальный ответ (иммунный) 302, 304-305
 голодная перистальтика 403
 крестцово-подвздошная деформация 113, 118
 гиалиновый хрящ 12, 12
 гидроцефалия 200
 соляная кислота 401, 402, 402
 водородные ионы 436, 436
 перекись водорода 49
 гидрофильная/гидрофобная молекула 27, 34
 гидростатическое давление 38, 332
 гидроторакс 363
 кристалл гидроксиапатита 29, 92
 β -гидроксипутират 509
 подъязычный аппарат 78, 79, 144, 355
 гипаксиальные мышцы 150
 гипералгезия, первичная 233
 гиперкапния 439
 гиперэкстензия 105, 106
 гипериммунная сыворотка 296
 гиперкалиемический периодический паралич 177
 гиперпаратиреоз 270
 гиперплазия 23
 гипертоническая жидкость 39, 403, 432
 гипертрофия 23, 57, 175
 гипервентиляция 361, 367, 438
 гипобласт 61, 62
 гипокапния 439
 гиподерма 275, 276
 подчревной нерв 210, 211, 474
 подъязычный нерв (XII) 209, 210, 238
 питуитарная железа см. гипофиз
 гипоплазия 23, 67
 гипоталамические нейроны 260-261
 гипоталамические высвобождающие гормоны 261-262, 262
 гипоталамно-гипофизарный путь 260, 261
 гипоталамо-гипофизарная ось 260-262, 261
 гипоталамус 198, 198, 257, 260, 261-262, 263, 411
 гипотиреоз 268
 гипотоническая жидкость 39, 432
 гиповолемия 346-347
 гипоксическое сужение сосудов 365
 гипсодонтный зуб 374, 374, 397
 Зона Н 173, 174
 I группа 172, 173, 174, 178
 иктерус (желтуха) 292
 подвздошное отверстие 386, 388
 илеоцекальная складка 386
 подвздошная кишка 386, 386, 388, 526
 подвздошный гребешок 87
 подвздошно-крестцовая связка 113
 подвздошная кость 87, 88, 522
 иммунная сыворотка 296
 иммунная система/реакция 296, 301-309
 активный/пассивный иммунитет 308, 514-515
 неспецифический (врожденный) 295, 302, 303, 304
 регулирование 303
 специфический (приобретенный) 302-303, 304, 305
 клеточно-опосредованный 302, 306-308
 гуморальный 302, 304-305
 иммунная активность 305
 иммуноцитохимия 31
 иммуноглобулин(ы) 305-306, 306, 514
 иммунологический надзор 308-309
 имплантация 493-496
 резцовая кость 78
 резцовый зуб 374-375
 наковальня (слуховая косточка) 237, 238
 провоцируемые овуляторы 481
 индукция (дифференцирование) 63
 воспаление 302, 303
 медиаторы воспаления 26, 255, 303
 подголосовая полость 354, 355
 подглазничные мешки 278, 279
 подостная ямка 83
 воронка гипофиза (гипофиз) 260
 воронкообразный орган (зубы) 374, 374
 воронкообразный орган (маточная труба) 468, 468, 534, 535
 первый желудок (выход) 524, 525, 526
 паховый канал 151, 446, 447

паховая грыжа 447
 паховая связка 151
 подглазничные мешки 278, 279
 ингибин 463, 477, 480
 ингибирующие (высбождающие) факторы 261
 внутренняя клеточная масса (в бластуле) 60
 внутреннее ухо 236, 238-239
 неорганические вещества 29
 инозитол 1,4,5-трисфосфат (IP3) 46, 47, 258
 инотропные препараты 341
 нечувствительные пластинки 158, 158, 280
 вдох 360, 361, 361, 362
 лошадь(и) (продолжение)
 дыхательный центр 366
 дыхательные мышцы (птицы) 528
 инсулин 26, 44, 260, 270, 271, 415, 417, 418
 нехватка 419
 сопротивление 411
 инсулиноподобные факторы роста (ИФР) 95-96, 263, 512, 513
 интегральные белки 34
 кожный покров/покровная система 273-286
 домашняя птица 518-520, 519
 вставочные клетки 393
 вставочный диск 187
 межголовкая связка 113
 межзапястные суставы 106
 межклеточный контакт/адгезия 35-36
 межроговая связка 470
 межреберные артерии 322
 межреберные мышцы 357, 362, 366
 межреберные промежутки 83, 322
 межпальцевые мешки 278, 279
 интерфероны 304
 интерлейкины 290, 303, 307
 междольевые артерии/вены 424, 424
 междольевые протоки 503,507
 междольевые артерии 424, 424, 425
 междольевые протоки 503,507
 межсосковая борозда 502
 промежуточная (мантийная) зона 195, 196
 межпьястные суставы 111
 внутренний, определение 5
 внутренняя сонная артерия 323, 324
 внутренняя эластичная мембрана 341
 внутренняя эпителиальная оболочка корня 276, 277
 внутренние подвздошные артерии 322, 324, 473, 505
 внутренние подвздошные вены 327
 внутренняя половая артерия 454, 473
 интероцепторы/интероцепция 230
 межкостные мышцы 150
 межтеменная кость 78
 межфаланговые суставы 111
 интерфаза 55, 55
 интерстицицит (клетки Лейдига) 443, 445, 456
 интерстициальная жидкость 24, 288-289, 432
 межжелудочковый канал 199
 межпозвоночные диски 13, 102, 103, 107-108, 108
 грыжевой 108, 118, 203
 межпозвоночные отверстия 80, 203, 205
 желудочный сок 401
 подвижность кишечника 404, 405
 интракапсулярные (внутрисуставные) связки 103, 104
 внутриклеточная жидкость 24
 внутриклеточное оповещение 43-47, 44, 45, 46
 внутридольевые протоки 503,507
 внутридольевые протоки 503, 507, 507
 оксификация в соединительнотканной мембране 96
 межканальцевый буфер 436
 интроны 51, 52
 утолщения 206
 экстракорпоральное оплодотворение (ЭКО) 461-462
 ион(ы) 29, 37
 ионные каналы см. каналы (ионные)
 складки радужки 249
 радужно-роговичный угол 249
 радужка 248, 248-249
 железо 292, 408
 возбудимость (раздражимость) 24, 190
 седалищно-пещеристая мышца промежности 453
 седалищная кость 87, 88, 522
 островки Лангерганса 258, 270, 389, 405
 изометрическое/изотоническое сокращение 182
 изотоническая жидкость 39
 изоволюметрический период сокращения 335, 336
 изоволюметрическая релаксация 335, 336
 костный шпат (шпат) 118
 желтуха 292
 тощая кишка 385-386, 386, 526
 сустав(ы) 101-119
 осевой скелет 107-108, 108
 классификация/типы 102, 102-104
 ложный(ая) 117
 движения 104-106, 105, 106
 патология 117-119, 118
 тазовая конечность 111-117, 113, 114, 115, 116
 верхняя конечность 108-111, 109, 110
 суставная капсула 103, 103, 126
 суставной выпот 103
 рецепторы суставов 233
 яремные вены 320, 326
 юкта-гломерулярный аппарат 428, 428-429
 киль (грудной гребень) 523
 кератин и кератинизация 8, 26, 275
 кетоны 417-418, 419
 кетоз 419, 510
 анатомия
 почек 422-424, 423, 424, 428
 птичий 531, 531-532, 532, 532-533
 функции и гистология 344, 345, 426-429
 киназы 44, 46, 185
 "колени" смотрите запястья
 надколенник см. надколенная чашечка
 коленный сустав см. коленная чашечка
 асимметрия бедер 87
 Цикл Кребса 48, 179
 клетки Купфера 393
 половые губы 472, 473
 роды см. родовой акт (роды)

апоневроз двуглавой мышцы плеча 133, 165
 слезопродуцирующий аппарат 245-246, 246
 слезный мешок, железа, точка 246, 246
 лактаза 406
 лактация 262, 490, 509-515
 прекращение/окончание (высыхание) 502, 506, 513, 515
 кетоз и 419, 510
 см. также раздел молоко
 молочность 300, 404, 408
 молочная кислота 179, 179, 181, 419
 молочнокислый ацидоз 438
 млечный синус 503, 503
 лактогенез 511-512
 лактоза 509, 509, 510, 511, 514
 лакуны, кость 92, 92
 хромота 86, 154, 155, 162, 282
 ламинарный кориум 158, 158, 280
 ламинит 118, 158, 160, 411
 ланолин 28, 286
 толстая кишка 386, 387-388, 396, 409-410
 ларингальный гребень 524, 527
 ларингофаринкс 354, 378
 гортань 354, 355, 356, 356, 379
 боковая, определение 4, 5
 боковой канатик спинного мозга 196, 202, 204
 боковой рог спинного мозга 208
 боковые (поддерживающие) пластинки 504, 504
 латеральная лодыжка 90, 115
 боковая пластинка мезодермы 64, 65, 66, 66
 боковой желудочек (мозг) 199, 200
 боковой желудочек (гортань) 354
 боковой вестибулоспинальный тракт 205, 243
 хрусталик, волокна хрусталика 250, 251
 хрусталиковый склероз 250
 лептин 411
 лейкоциты (белые кровяные тельца) 13, 23, 48, 289, 293, 295
 лейкотриены 26-27, 255, 306, 362
 Клетки Лейдига 443-444, 445, 456
 либидо, неполноценность 463
 связки 11, 103, 104, 164
 ноги (лошадные) 160-161, 162, 165
 таз 112, 113
 артериальная связка 328, 329, 329
 лиганд 43-45, 44, 45, 45
 потенциалнезависимые каналы мембран 44, 184
 почки конечностей 66, 67
 ботулизм 182
 каемка 248, 248
 белая линия живота 150
 линейное ускорение 242
 языковые миндалины 379, 379
 губа(ы) 371
 липазы 27, 405
 липид(ы) 26, 406, 408
 всасывание 408, 409
 состав молока 509, 509, 510, 511
 липидный бислой 34, 36
 липолиз(расщепление жиров) 418, 419
 липопротеины 26, 27, 417
 липопротеинлипаза (осветляющий фактор) 417
 печень 258, 327, 391-393, 393, 526
 анатомия 391-393, 392, 392
 физиология 403, 406-407, 415, 416, 418
 долевые артерии 322
 доля(и) (различные) 10, 198, 358, 422-423
 дольки, сложные железы 10, 507
 локальное гипоксическое сужение сосудов 365
 эффект местной положительной обратной связи 478
 тризм (спазм жевательных мышц) 180
 продольная трещина 197, 197
 петли Генле 422, 427, 431-432, 432-433, 433, 533
 рыхлая соединительная ткань 11, 12
 липопротеины низкой плотности (ЛНП) 417
 нижний мотонейрон (НМТ) 221, 223, 224
 низкая кольцевая кость 111, 119
 поясничные артерии 322
 поясничное утолщение 206
 поясничные лимфатические узлы 531
 поясничные вены 327
 поясничные позвонки 79, 80, 81
 пояснично-крестцовое сплетение 206, 206, 208
 легкие 358-360, 363
 анатомия 358, 358-359
 птичий 527, 527, 528-529, 529
 плод 328, 328-329, 329, 359
 газообмен 291, 321, 350, 363-365, 364, 529, 529
 объем 361, 361, 362
 лютеиновые клетки 481, 482
 лютеиновая фаза, эстральный цикл 479, 479, 481
 лютеинизация 481, 482
 лютеинизирующий гормон (ЛГ) 443-444, 462, 463, 477, 478, 480, 484
 птичий 535
 всплеск 478, 481, 535
 лютеолиз 478, 482, 483
 вывих (смещение) 117, 118
 лимфа 300, 309, 320
 лимфатические капилляры 309, 311, 320, 343
 лимфатические узлы 309, 311, 313
 лимфатическая система 309-314, 310, 531
 лимфатические сосуды 300, 309, 310, 311, 311, 320, 343
 молочная железа 505, 506, 507, 508
 лимфатические узлы 309-311, 310, 311, 312, 320
 лимфоцентр 311, 312
 лимфоцит(ы) 13, 14, 289, 291, 295, 304, 309
 происхождение, развитие, расположение 308
 см. также Б-лимфоциты (б-клетки); Т-лимфоциты (Т-клетка)
 лимфоидные органы 309, 312-314
 лимфатические стволовые клетки 289, 289, 308
 лизосомы 23, 33, 48
 лизоцим 397
 макрофаги 292, 295, 303, 364
 макула (баланс) 242, 242
 желтое пятно (глаза) 251
 плотное пятно 428, 429

ионы магния 29
 главный комплекс гистосовместимости (ГКТС) 305, 307
 анатомия репродуктивной системы самца 441-454
 птицы/домашняя птица 537
 гормоны 462-463
 физиология 455-464
 молоточек (слуховая косточка) 237, 238
 мальтаза 406
 нефроны млекопитающего типа (МТ) 532, 533
 молочные рецепторы 502
 молочные железы 262, 278, 502-515
 корова 502-508, 503
 кровоснабжение 504, 505, 506, 507
 лимфатические сосуды 505, 506, 507
 микроскопическая Анатомия 506-507, 507
 поддерживающий аппарат 504, 504
 развитие 511
 лошади 509
 инволюция 515
 лактация 506-507, 507
 выработка молока у 502, 503, 503
 овец и коз 508, 508
 свиньи 508, 508-509
 см. также раздел лактация; молоко
 молочной гребни 502
 нижняя челюсть 78
 нижнечелюстная слюнная железа 389, 390
 рукоятка 82
 кисть 154, 154, 161
 маргинальная зона 195-196, 196
margo plicatus (граница разделения отделов желудка) 381
 тучные клетки 295, 306, 362
 пережёвывание 143, 143-144, 397
 материнское признание беременности 482, 492-493
 верхняя челюсть 78
 верхнечелюстная пазуха 352, 352, 353, 353
 измерения, единицы измерения 29-30, 30
 механорецепторы 231, 233
 меккелев дивертикул 526
 медиальный (медианный), определение 4, 5
 медиальные коллатеральные связки 114, 133
 медиальные (поддерживающие) пластинки 504, 504
 медиальная ладонная артерия 323, 325
 медиальная связка надколенника 114, 114
 срединная артерия 323, 325
 срединная хвостовая артерия/вена 322
 срединная плоскость 4, 4
 срединная крестцовая артерия 322
 средостение 360, 360
 продолговатый мозг 197, 199, 233
 медуллярная кость (птичья) 523-524, 536
 медуллярная полость (кость) 70, 73
 медуллярные тяжи 309, 311
 мегакариocyты 289, 293
 мейбомиевые железы 245
 мейоз 56, 457, 458, 459, 476, 492
 Сплетение Мейснера 212
 меланин и меланоциты 275
 мелатонин 198, 271
 мембранные потенциалы 41-43, 231
 покой 41-42, 42, 214, 215
 мембранные белки 34, 47
 мембранные рецепторы см. рецептор(ы)
 перепончатый лабиринт, 238
 оболочки головного мозга 200-202, 201
 мениск 103, 104, 113
 мерокринные железы 10
 сильвиев водопровод 199, 200
 мезенцефалон (средний мозг) 196, 196, 197, 199
 мезентериальные вены 327
 брыжейка 370, 386-387, 388
 мезодерма 61, 62, 62, 63-64, 64, 65, 66
 дифференциация 64, 64-66, 65
 Семявыносящий проток 448, 448
 брыжейка двенадцатипёрстной кишки 385, 387
 брыжейка подвздошной кишки, брыжейка тощей кишки 387
 мезометрий 470
 брыжейка семенника 446, 448, 448
 мезосальпинкс (брыжейка маточной трубы) 469
 мезотендон (сухожильная брыжейка) 104, 126, 127
 мезотелий 16, 370
 брыжейка яичника 466
 информационная рнк (мРНК), 51, 52, 53, 259
 метаболический ацидоз/алкалоз 438
 метаболический синдром, у лошадей 411
 метаболическая вода 24
 метаболизм 23-24, 396, 413-419, 418
 анаболический 23-24, 270, 414, 415-417
 анаэробный 419
 катаболический 23-24, 414, 417-418
 пястные кости 86, 109, 110, 111
 лошадь 86, 109, 110, 111, 154, 161
 см. также берцовая кость
 пястно-фаланговые суставы см. фетлок (путовый сустав)
 пясть 85, 86, 109, 110, 154
 металлопротеины 26
 метафаза 55, 56
 метафизика 70, 73, 73, 95
 метастазы 57, 311
 плюсна 89, 115, 116, 154-155
 задний мозг 196, 197, 199
 метеструс 484, 486
 метан 399
 метгемоглобин 291
 мицеллы 407, 408, 511
 микробиологическое пищеварение 399-400, 410
 микрофиламенты 33, 49
 микроскопия, оптическая 30-32, 173, 173
 микротом 31
 микротрубочки 33, 49, 49, 55, 56
 микроворсинки 34, 430
 мочеиспускание 426
 средний мозг 197, 197, 199, 233
 среднезапястный сустав 109, 110
 среднее ухо 236, 237, 238, 241
 средний назальный канал 351, 352

срединная сагиттальная плоскость 4, 4
 молоко 502
 состав 509, 509-510
 секреция 510-511, 511, 511-512
 объем производства 512
 Смотрите также лактация
 доение 512, 513, 514
 выброс молока 262, 490, 507, 513–514
 молочная вена (подкожная брюшная вена) 505, 506
 брюшная стенка 506
 миллиэквивалент, определение 29
 минералокортикоиды 264-265
 минералы 29
 митохондрии 27, 33, 47-48, 179, 254
 митоз 55, 55-56, 457, 458
 митральный клапан 317
 смешанный нерв 205
 линия М 173
 мышечный узел 239
 стержень улитки 39
 моляры (зубы) 375
 линька 519
 животное с моноэструальным циклом 476
 монокулярное поле 251
 моноцит(ы) 13, 14, 289, 291, 292, 295, 303
 моноцитарно–макрофагальная система 292, 303
 моносинаптический рефлекс 222-223
 одноплодные животные 476
 морула 60, 60, 61, 63, 492
 двигательная зона (двигательная область коры головного мозга) 223, 224
 двигательные (эфферентные) нервы 192, 207
 двигательны нейрон 16, 202, 221, 222
 двигательная система 207, 212
 двигательные тракты 203, 204, 204, 205
 двигательная единица 179-180, 221
 рот 371-378, 524
 кожно-слизистая кайма 274, 371
 слизь 245, 381, 389, 397, 402, 486
 мультиполярные нейроны 193, 193
 мультипотентные клетки 60
 миоцит многоединичной гладкой мышечной ткани 183, 186
 мускариновые рецепторы 220, 226, 226, 227, 227
 мышцы 6, 13, 15, 121-152
 анатомическая номенклатура 122
 сердечный 13, 15, 15, 122, 187-188, 337, 338
 возбуждение/сокращение 187, 337-338, 338, 340, 341
 кожный 124
 скелетный см. скелетные мышцы
 гладкий (непроизвольный, безударный) 13, 15, 15, 122, 182–187
 дыхательные пути 362
 вегетативная иннервация 186-187
 сокращение/расслабление 15, 122, 184, 185, 187, 344
 медленные волны 185-186, 186
 снятие напряжения (пластичность) 183-184
 строение 183
 типы 13, 15, 15, 122
 “мышечная память” 224
 миорелаксанты 221
 мышечные веретена 233
 мышечный тонус 182
 мышцы
 длинный разгибатель большого пальца 134
 разгибатель 136, 137, 141
 локтевая мышца 129, 132–133
 мышца плеча 124, 125, 125, 126, 129, 133, 164–165
 бицепс бедра 136, 137, 141, 142
 плечевая мышца 125, 129, 133
 плечеголовная мышца 124, 126, 128, 130, 131, 143
 щёчная мышца 143, 144, 14443
 ключичноплечевая мышца 128, 131
 ключичнососцевидная мышца 128, 131
 клювовидно-плечевая мышца 128, 132
 перстнеглоточная мышца 380
 дельтовидная мышца 128, 132
 двубрюшная мышца 139, 144
 распрямляющие мышцы спины 145
 косая мышца плечевой кости 127, 129, 134
 длинный лучевой разгибатель кисти 127, 129, 133, 134, 165
 локтевой (латеральный) разгибатель кисти 127, 129, 134
 общий разгибатель пальцев 127, 129, 133, 134
 латеральный разгибатель пальцев 127, 129, 134–135, 138, 142
 длинный разгибатель пальцев 138, 142, 143
 глубокий сгибатель пальцев 138
 длинная малоберцовая мышца 138, 142
 третья малоберцовая мышца 138, 142, 168
 лучевой сгибатель запястья 127, 129, 134
 локтевой сгибатель запястья 127, 129, 134
 сгибатель пальцев кисти глубокий 129, 135, 136, 142, 143
 сгибатель пальцев кисти поверхностный 127, 129, 133, 135, 136, 138, 142, 165
 длиннейшая (мышца) 139, 145, 146
 длинная мышца головы 140, 146
 длинная мышца шеи 140, 146
 жевательная мышца 139, 143, 144
 челюстно-подъязычная мышца 139, 144
 косая мышца головы 139, 146
 косая дорсальная мышца 246
 наружная косая мышца живота 140, 150–151
 внутренняя косая мышца живота 140, 151
 вентральная мышца 247, 247
 наружная запирающая мышца 138, 141
 Внутренняя запирающая мышца 138, 141
 Плечепоперечная (плечеатлантная) мышца
 круговая мышца глаза
 Круговая мышца рта
 Гребешковая мышца
 грудная мышца (у птиц)
 грудная глубокая (мышца)
 поверхностная грудная мышца
 подколенная мышца
 круглый пронатор (мышца)
 большая поясничная мышца

малая поясничная мышца
 крыловидная мышца
 Квадратная мышца бедра
 квадратная мышца поясницы
 четырёхглавая мышца бедра
 Прямая мышца живота
 прямая мышца головы
 прямая мышца
 мышца, втягивающая глазное яблоко
 ромбовидная мышца
 портняжная мышца
 полуперепончатая мышца
 полуостистая мышца головы
 полусухожильная мышца
 Зубчатая вентральная мышца
 пластыревидная мышца
 стремённая мышца
 стремённая мышца
 грудиноголовная мышца
 Грудино-щитовидная мышца
 подключичная мышца
 подлопаточная мышца
 надостная мышца
 Височная мышца
 Напрягатель фасции предплечья
 мышца наружной группы мышц таза
 мышца, напрягающая барабанную перепонку
 Большая круглая мышца
 малая круглая мышца
 Передняя большеберцовая мышца
 мышца трахеи
МЫШЦА ПОПЕРЕЧНО-ОСТИСТАЯ
 Поперечная мышца живота
 Трапециевидная мышца
 Трёхглавая мышца плеча
 уретральная мышца
 Промежуточная широкая мышца бедра
 наружная широкая мышца бедра
 Медиальная широкая мышца бедра
 большая скуловая мышца
 мутации и мутагены
 продолговатый мозг
 миелин и миелиновая оболочка
 миелинизированные нервные волокна
 миелинизация, нарушения
 миелодисплазия
 миелоидные стволовые клетки
 межмышечное сплетение; нервное сплетение
 Ауэрбаха
 миокард 317, 322
 миоэпителиальные клетки 503, 507, 513
 миофибриллы 172, 172, 173, 174
 миофиламенты 173
 миомерий 471
 миозин 26, 173, 174, 183, 184, 185
 миозиновые нити 177, 177-179
 миозиновая головка 177, 178, 182
 миотатические рефлексы 222-223, 223
 Na^+/K^+ -АТФ-аза 40, 40,41, 178, 214, 432
 ноздри, наружные
 носовая кость
 носовой хрящ

носовая полость
 носовая раковина
 Носовой дивертикул 350
 носовые железы (железы) 527
 носовая перегородка 350
 носослёзный канал 246, 246
 Носоглотка 352, 354, 378
 натуральные киллеры (НК) 304,308
 ладьевидная кость 155, 155, 161
 челюстная кость 126, 162
 воспаление копытцевого сустава 162
 Навукилит 118
 регуляция отрицательной обратной связи 259-260, 262, 463
 Неонат 60, 466, 514
 нефрогенная (промежуточная) мезодерма
 нефрон(ы) 424, 425, 427, 427, 532, 533
 нерв(ы) 15, 192
 скорость проводимости 216-217
 см. также нейроны (нервные клетки)
 нервные волокна 194
 “нервно-паралитические вещества” 181
 нервный импульс 214, 214-217
 нервный процесс 192, 192
 нервная система 189-212
 анатомия 189-212, 191
 эмбриология 194-197, 195
 функции 190, 221-224
 микроскопическая анатомия 192, 192-194, 193, 193
 физиология 213-228
 регенерация и репарация 227-228
 нервная ткань 6, 15
 сетчатая оболочка глаза 249,250
 нервный гребень 195, 195
 Нервная складка 194
 желобок нервной трубки 64, 64, 65, 194
 нервная пластинка 64, 64, 194
 нервные рефлексы, кровяное давление и 345
 нервная трубка 64, 64, 194, 195, 195, 196
 нейроэктодерма 64
 нейроэндокринный контроль питания 411
 нейрогенная атрофия 175
 невроглия (глия) 15, 190, 193–194
 нейрогипофиз 257, 260, 261
 гормоны 257, 262–263, 490
 нервно-мышечный синапс 175, 175, 221
 нейроны (нервные клетки) 15, 16, 190, 227
 потенциалы действия см. действия
 потенциал(ы)
 тело клетки 192, 192, 214,214
 клеточная мембрана 215, 215, 217–218
 функциональные области 214, 214
 использование глюкозы 417
 строение и типы 192, 192–193, 193

 нейромедиатор 217, 220, 220–221
 вегетативные нервы 226, 226–227, 227
 возбуждающий, тормозящий 218, 221
 гипоталамические нейроны 260–261
 высвобождение (пресинаптические нейроны) 217, 217–218, 219

нейрула и нейруляция 60, 63–64, 64
 нейтропения и нейтрофилия 294
 нейтрофил(ы) 13, 14, 291, 294, 303
 никотиновые рецепторы 175, 220, 226, 226
 мигательная перепонка 245
 отравление нитратами 291
 оксид азота 346, 464
 азотистый баланс 414
 Ноцицептивные пути 232–233, 233
 ноцицепторы 231, 232, 233
 узел Ранвье 216, 216
 Международная ветеринарная анатомическая номенклатура (NAV) 3
 неинкапсулированные рецепторы 230, 231
 нестероидные противовоспалительные препараты (НПВП) 255–256, 402
 нелетучие кислоты 437
 норэпинефрин 186, 210, 220, 220–221, 226, 227, 264
 сердце и артериальное давление 341, 346
 нос и ноздри 350–352, 351, 352
 спинная кость 522
 нотохорд 63–64, 64, 65
 Болевой раздражитель 231, 232
 затылочная связка 146, 146, 150, 150
 ядерная оболочка и поры 33, 33, 49
 ядерная передача 55
 ядра (ЦНС) 192
 ядрышко (ядрышки) 33, 33, 49
 нуклеопротейды 26
 нуклеотиды 50, 50
 ядро (клетка) 6, 6, 33, 33, 49–55
 пульпозное ядро 108
 питательные вещества и питание 396, 407–409, 414
 нистагм 243, 245
 ожирение 411
 запирающая артерия 454
 запирающее отверстие 88, 88
 запирающий нерв, травма 228
 затылочная кость 78
 вспомогательный аппарат глаза 245–247
 глазодвигательный нерв (III) 209, 210
 Локтевой отросток 84, 132
 обоняние 198, 230, 235–236
 обонятельная луковица 209, 236
 обонятельный эпителий 78, 351
 обонятельный нерв (I) 209, 210, 236
 обонятельные сенсорные нейроны 235–236
 обонятельные пути 209, 236
 олигодендроциты 15, 194, 194
 олигосахариды 406
 книжка 381, 383, 385, 401
 сальник 388–389
 онкотическое давление 296, 343
 ооциты 476, 477, 478, 481
 оогенез 56, 476–481
 оогоний 476
 открытый перелом 97
 опсонин и опсонизация 303
 перекрест зрительных нервов 209
 диск зрительного нерва 249, 250, 251
 зрительный нерв (II) 206, 209, 210, 251–252, 252
 зрительный тракт 209
 глазной пузырь 196
 ротовая полость 371
 щёчный карман 371
 глазница 78, 245
 Глазничная связка 78
 орган(ы) 6, 16
 органеллы 6, 6, 33, 33, 47–49
 фосфорорганические соединения 181, 219
 ротоглотка 354, 378
 тазовая кость os coxae (ossa coxarum) 87
 обонятельные рецепторы 434
 осмос 38–40, 39
 осмотическое давление 38, 39, 39, 300
 косточка 118
 костный лабиринт 238
 оссификация 94–97, 95
 остеоартрит 118, 119
 остеобласты 13, 70, 92, 93, 94, 94, 97, 99
 остеокласты 70, 93–94, 94, 97, 99, 536–537
 остециты 12, 92, 93, 97
 остеодистрофия 100
 остеогенная саркома 100
 остеонидная ткань 13, 92, 96, 97
 остеология 70
 остеома 100
 остеомалация 100
 остеомиелит 100
 Остеон (Гаверсова **система**) 12, 13, 93
 остеон и костные пластинки 70, 93, 93
 остеофиты 119
 остеопороз 537
 устье сосочка 504
 отолит (ы) 242, 242
 отолитическая мембрана 242
 овальное (вестибулярное) окно 238, 240, 241
 яичниковая артерия 322, 473
 яичники 466, 466–468, 467, 468, 483
 домашняя птица 534
 см. также фолликулы (яичники)
 яйцеводы (маточные трубы) 466, 466, 468–469
 птичий 527, 534, 534, 534–535
 откладка яиц 535–537
 овуляция 466, 476, 477, 481–482, 484, 487, 491
 птичий 534, 535
 овуляционная ямка 466–467
 яйцеклетка (яйцо) 35, 60, 466, 476, 491, 492
 птичий 534
 см. также оплодотворение
 Бык см. Бык(и), коров(ы)
 кислород 48, 350
 газообмен в легких 363–365, 364
 мышечная активность 179, 181
 парциальное давление 363, 365, 366, 529
 транспорт, гемоглобин 290, 291, 320, 333, 343, 365–366
 Оксигенация 290
 кислородное голодание 179

кривая диссоциации кислорода и гемоглобина 366, 366
оксигемоглобин 290, 291
оксифильные клетки 268, 268

окситоцин 256, 257, 262–263

выделение молока 262, 490, 507, 513, 514
Роды, рождение, родовой акт 260, 262–263, 499
перенос сперматозоида 490
Пейсмекерные клетки 187, 339
Пейсмекер сердца, водитель ритма сердца 337
Боль 204, 205, 232–233, 233
Пейнтхорс (американская порода лошадей) 285
Небо 372
Небная кость 78
Небный отросток 78
Небная складка 372
нёбная миндалина 378, 379
небная дуга 377
Передняя лапа 4, 5
общие ладонные пальцевые артерии 323
ладонные связки 104, 155, 161
ладонная впадина 163
веко и глазная щель 245
лозовидное сплетение 446, 454
Панкреас, поджелудочная железа 389, 391, 405, 526
Эндокринный, гармональный **258**, 270, 270–271
экзокринный 270, 403, 404–406
проток поджелудочной железы 391, **391**, 391
панкреатический фермент, панкреатический фермент 405
панкреатический островок, островок Лангерганса **258**, 270, 270–271, 389, 405
панкреатические вены 327
Панкреатит, воспаление поджелудочной железы 407
Жировой слой 276
Одышка 360
Сосочек (языка) 377, 377, 378, 378
сосочковые протоки (сосочковый проток) 503, 504, 506
сосочковые мышцы 318
парабронхи 528, 529, 529
Паракринный эффект 254, 255, 342, 346
парафолликулярные клетки 266
Паралич 221
парамедианная плоскость 4
околоносовые пазухи 78, 352, 352–353, 353
парасимпатическая нервная система 208, 211, 211–212, 224–225, **225**
Сердце 225, 337–338, 338, 340
стимуляция половых клеток самца 463–464
выделения слюнных желёз 398
парасимпатические послеузловые нервные волокна 186
паратиреоидная железа, паратиреоидная железа **258**, 268, 268–270, 269
паратиреоидный гормон, гормон околощитовидной железы 97, 268–269, 269, 536
Парез 221

теменная кость 78
париетальные клетки 401, 401, 402
Париетальные листки перикарда 316, 317, 360
париетальная брюшина 370, 388
париетальная плевра 360, 360, 361
париетальная серозная оболочка 17, 17, 18
болезнь Паркинсона 67, 198, 198
околоушный проток слюнной железы и околоушная слюнная железа 389, 390
дистальная часть 260
Рёберная часть 260
парциальное давление, газ 363, 365, 529
Роды, рождение, родовой акт 60, 183, 498–499, 500
Окситоцин 260, 262–263, 499
Смотрите перевод birth
пассивный иммунитет 308, 514–515
путовая кость (длинные/короткие бабки) 86, 87, 155
путововенечный сустав 111, 112, 155, 155
Пателла, надколенник 74, 88, 89, 113–114
Лошадиный 114, 166
Восходящей фиксации 114–115, **118**, 167, 169
связка надколенника 114, 114, 168
Рефлекторная дуга при легком ударе по сухожилию надколенника 223, 223
незаращение артериального протока 329–330
грудные мышцы 132
тазовая полость 17–18
тазовый изгиб 388
задняя конечность
Артерии 324–325, 326
Кости **83**, 87–90, 89
Суставы 111–117, 113, 114, 115, 116
Мышцы 135–138, 136, **137–140**, 228
Нервы 206
Птичий 522
Паровая машина (лошадей) 166–169, 167, 168
сухожилия (лошадь) 160
тазовые нервы 474
тазовое сплетение 210
Тазовое сращение 87
Таз 87, 88, 89, 522
Лигамент, связка 112, 113
Пенис 451–453, 452, 453, 454
пепсин и пепсиноген 402
Пептид 25
пептидная связь 25, 25
пептидные гормоны 26, 46, 254–255, 260, 262
Клеточные воздействия 256–259
Рецептор 256, 258
прободающие каналы 93, 93
Перфорины, каналообразующие белки 304
перикардальная жидкость 300
околосердечная сумка 17, 17, 316, 317
перикардальная полость, полость перикарда 17, 18, 317
Перикардит 300, 317
сердечная сорочка 17, 17, 18, 316–317, 360
Перилимфа 238
Перимизий 122
промежностные нервы 474

Периодонт 102, 372, 374
 венчик копыта (слой) 156, 157, 158, 280, 280
 Дерма копытной стенки 156, 157
 Перiorбита 247
 periост, надкостница 70, 73, 93, 95, 98, 99
 периферический хеморецептор 367
 периферическая нервная система 190, 192, **193**, 205–206

 периферические белки 34
 периферическое зрение 251
 Перистальтика 398, 399, 403, 404
 перитонеальная жидкость 300
 Брюшина 18, 18, 370, 388–389
 Перитонит, воспаление брюшины 300
 перитубулярные капилляры 428
 коренные зубы, постоянные зубы 372
 впитывающий(клеточные мембраны) 36, 44
 Пероксисомы 48–49
 Устойчивость слаборазвитой структуры 67
 Стопа 154, 154
 пейеровы бляшки 386
 рН 29, 401
 Кровь 296, 350, 436
 внеклеточная жидкость 437, 437
 желудочный сок 401, 402
 Моча 436
 Фагоцит, фагоцитирующая клетка 23, 294, 295, 303
 Фагоцитоз 23, 23, 294
 Фаланги 85, 86–87, 87, 89, 154
 Лошадь 155, 161, 280
 Фаллос (птичий) 537
 дивертикул глотки 378
 глоточный карман 378, 379
 глоточная миндалина 379, 379
 Глотка 354, 372, 378–380, 379, 398, 524
 фазовоконтрастная микроскопия 32
 Феохромоцитома 264
 Феромоны 236
 губной желобок 371
 фонация 144, 354
 Фосфатидилинозитолный сигнальный путь 45, 46
 Фосфолипаза С 46
 Фосфолипиды 27, 34, 406
 Фосфопротеины 26
 Фосфорилирование 44, 185
 Фотопериод 271, 481, 519, 538
 фотохромное вещество 250
 Сой фоторецептора (ретины) 231, 250
 Ростовой перелом (перелом ростовой пластинки) 97
 физиологическое мёртвое пространство 360–361
 физиологическая гиперэкстензия 105, 106
 Физиология 2, 3
 зона роста 70, 94
 мягкая оболочка мозга 200–201, 201, 202
 свинья(ы)
 аппендикулярный скелет
 Пальцы 87, 281, 282
 тазовая конечность 89, 90, 115

 грудная конечность 85, 86, 86
 кастрированные и интактные самцы 449
 Стадии развития, времена 60
 Подкопытник 283
 эстральный цикл, течковый цикл **484**, 487
 наружные ноздри, нос 350, 351
 ноги 281, 282
 Репродуктивный тракт самки 467, **467**, 469
 желудочно
 кишечный тракт 381, 382, 386
 почки и мочевыделительная система 423, 423, 425
 толстая кишка 387–388
 связки таза 113
 печень **392**
 Легкие 358
 лимфатический узел 311
 Репродуктивные органы самца 442, 443, 451, 453
 молочная железа 508, 508–509
 Жировой слой 276
 плацента и роды 500
 сальные железы 278, 279
 Череп 75
 селезенка 313
 Зубы 375
 Пигмент 275–276
 Столб (Рубец) 385
 седалищная кость 87
 шишковидное тело 198, 198, 271
 Пинеалоцит 271
 Пиноцитоз 23, 23
 питуитарная железа 198, 198, 201, 209, **257**, 260, 261
 Передний **257**, 260, 261, 263–268
 гормоны **257**, 260, 261, 262–268
 Задние **257**, 260, 261, 262–263
 цилиндрический сустав 106, 107
 плацента 327, 493, 494, 514
 Роды 498, 500
 Ретенция 500
 Типы 494, 494, 495, 496
 плацентарный лактоген 512
 Плацентация 490, 493–496, 494
 Плацентома 494, 496
 шаровидный сустав 106, 107
 плоскость сечения 3–5, 3–6, 4
 Подошвенный 4, 5
 подошвенные связки 104, 161
 Плоская носовая кость 350
 шейная площадка 350
 Плоский роstralный 350
 жидкая часть лимфы 13, 24, 39, 288, 293, 295–296
 клетки плазмы 305, 309
 плазматическая мембрана 33
 белок плазмы крови 26, 288, 296, 303, 343
 Плазмин и плазминоген 299
 Пластичность, гладкая мышца 183–184
 Тромбоцит (тромбоциты) 3, 14, 289, 289, **291**, 293–294, 297
 Число 290, **291**, 293
 тромбоцитарная пробка 296, 297
 Плевра 360, 361
 плевральная полость 360, 360

плевральная жидкость 300
 Плевральное давление 361, 361
 полость плевры 17, 18, 360
 Плеврит 300, 363
 Сплетения 206, 397
 Синовиальные складки 103
 плюрипотентные клетки 60, 289
 Подоцит 429, 429
 Кончик тазобедренный сустав 87
 Кончик лопатки 84
 Кончики и крючки (моляры) 375
 полярное тельце 476, 481, 491, 492
 комолое животное 282
 затылочная пухлина **118**, 126
 Поллукс 522
 Полицимия 293
 Полидактилия 67
 Полидипсия 434
 Полиэструсное животное 476, 484, 486
 полиморфоядерный лейкоцит 13, 289, 294
 полипептидная цепь 25, 25
 гликан 28
 Полиспермия, избыточная секреция спермы 492
 многоплодное животное 476, 480, 492, 493
 Полиурия 434, 533
 варолиев мост 199, 209
 подколенная артерия 324, 326
 воспаление запястного сустава (карпит) 118
 воротная вена, воротная вена печени 391
 портальная система, система воротной вены 327, 334, 530
 портальный тракт 392
 портальная вена 327, 391
 портосистемный шунт 330
 Регулирование позитивных отзывов 260, 262, 262, 478
 состояние после всасывания вещества 415, 417–418
 задняя камера (глазного яблока) 248, 248, 249
 постганглионарный нейрон 207, 226
 постжелудочный ферментатор 388
 Постсинаптический нейрон 193, 217, 218, 219
 калиевый канал
 Непропускаемый (утечка) 214
 Потенциалозависимый 215–216
 Калиевый/ калиевый ион 29
 Баланс и реабсорбция 434, 435–436
 потенциал мембраны 41–42, 215
 Перенос клеточной мембраны 37, 40, 40, 41
 пространство потенциалов 16
 Птичий 517–538
 структура тела 520–522, 521
 сердечнососудистая система 530
 Репродуктивная система самки 534, 534–537
 желудочнокишечный тракт 524–527, 525
 наружный покров оболочки 518–520, 519
 лимфатическая система 531
 Репродуктивная система самца 537
 Мускулатура 524
 Разведение и фотопериод 538
 дыхательная система 527, 527–530
 половая хромосома 538
 Скелет и кость 522–524, 523
 мочевыделительная система 531, 531–534, 532
 Смотрите про кур
 Преганглионарный нейрон 207, 208, 209
 Преджелудочная физиология 397–398
 Беременность, стельность 183, 489–498
 диагностирование 497–498
 Доношенный 490
 гормоны 496–497
 Имплантация/ насаждение, плацентация 493–496, 494, 495, 496
 Лактогенез 511–512
 Признание со стороны матери 482, 492–493
 Хватание 397
 малые коренные зубы 375, 375
 предлобковое сухожилие 151
 крайняя плоть 453
 пресинаптический нейрон 193, 217, 220
 претектальное ядро 252, 252
 превертебральные ганглии 209
 первичная слуховая кора головного мозга 241
 первичный фолликул 476, 477, 480
 Первичный узелок 309
 первичный ооцит 476, 477, 481
 первичная зрительная кора 252, 252
 первичная полоска 61, 62
 примордиальные клетки 476
 Основные клетки (собирающий проток) 433, 434–435
 задняя кишка, проктодеум 527, 531, 537
 Прозеэструс 484
 Прогестерон 482, 483, 492, 496–497, 498, 511
 Пернатый, птичий 535
 Пролактин 511, 512
 Прометафаза 55, 56
 Стимулировать, способствовать 51–52
 Пронация, вращение внутри 5, 106
 Пронированный, лежащий на животе 5
 профаза 55, 56
 пропионовая кислота 419, 510
 Проприоцепция 204, 204, 230, 233–234
 проприоцептивные пути 204, 234
 Проприорецепторы 233
 Прозенцефалон, передний мозг 196, 196
 простациклины (ПГИ) 254, 297
 простагландин(ы) – 26–27, 255–256, 402
 Пернатый, птичий 537
 простагландин Fa (PGFa) 483, 492, 499
 предстательная железа **450**, 450, 450–451, 452
 протетические группы 26
 Протамины 25
 Белки 25–26
 Клеточные мембраны 34, 47
 пищеварение 399, 405, 407
 Молоко 509, **509**, 511
 структурный, или реагирующий 26
 Структура 25, 25, 26
 Синтез 28–29, 305, 415
 белок с 299
 белковые гормоны, см. пептидные гормоны
 белковая киназа А (ПКА) 46

белковая киназа С (PKC) 46
 белковый синтез 51–53, 52, 54
 Протеинурия 429
 Протоплазма 22, 24, 25, 29
 Ретивый конь 449
 Провентрикулус 525, 526
 Проксимальный 4,5
 проксимальный извитой каналец 422, 425, 427, 430–431
 проксимальный межфаланговый (пастерн) сустав 111, 112
 проксимальное межплюсневые суставы 115
 проксимальные сесамовидные кости 161, 165
 проксимальный извитой каналец, 408, 408, 427, 427, 428, 430
 псевдостратифицированный столбчатый эпителий 7, 8, 9
 псевдоуниполярные нейроны 193, 193, 214, 232

 Пубертатный период 484, **484**, 485, 486, 487
 лобковый симфиз 88
 Лобковый 87, 88, 88, 522
 половой нерв 474
 легочные артерии 318, 319, 321, 363
 легочные капилляры 363, 364, 366
 легочное кровообращение 316, 316, 318, 320–321, 332
 легочная гипертензия 365
 легочный сурфактант 362
 легочный ствол 321, 328, 336, 338
 легочный клапан 319, 336
 легочные вены 318, 319, 321
 зрачок(и) (глаз) 225–226, 249
 пуриновые основания 50, 51
 В олокна Пуркинье 15, 339
 Гнойные остатки (гной) 294
 Гной 294
 Пигостиль 522
 Местная пилорическая железа 381, 382
 сфинктер привратника 403
 Привратник 380, 381
 Пирамида, пирамида продолговатого мозга 209
 пиримидиновое основание 50, 50, 51
 пирогенное вещество 303
 Слои (молочная железа) 502
 нарыв на ноге **118**, 155
 Радиус 84, 522
 Хрип 363
 «линейная сетчатка» 250
 карман Ратке 260
 Рецептор 43–47, 184–185, 256, 258
 Гормон 45, 45, 46, 184, 254, 256, 258
 Сенсорный 190, 230–231, 231
 Также смотрит отдельные виды рецепторов
 потенциал рецептора 231, 232
 Соответствующий аппарат 166–167, 168
 рекомбинантный бычий соматотропин 512–513
 рекомбинантная ДНК 53, 54, 264
 рекомбинантный человеческий эритропоэтин
 рчЭПО 291–292
 прямая кишка 386, 387, 410
 влагалище прямой кишки живота 151

 возвратный гортанный нерв 354, 356
 красные кровяные тельца, эритроциты
 красный костный мозг 70
 красная пульпа селезёнки 313, 313
 Рефлекс (рефлекторное движение) 221, 222–223, 225, 230, 464
 рефлекторная дуга 222, 222
 Регургитация еды, отрыжка 400
 смешивание пищи со слюной 400
 Релаксин 112, 497
 пережёвывание 400
 стадия сна, сопровождающаяся быстрыми движениями глазных яблок 169
 почечная артерия 322, 423, 424, 424
 почечные тельца 422, 427, 532
 корковое вещество почки, кора почки 422, 423, 427
 почечный гребень (почечная пирамида) 423, 424
 почечная недостаточность 430
 почечная ворота 422, 424
 мозговое вещество почки 422, 423, 427, 432
 производительность почек 533
 почечный сосочек 423, 423
 почечная лоханка 422, 423
 Почечная портальная система 530, 531, 531, 531–532, 532
 почечная пирамида 423, 423
 почечный порог 430
 почечный каналец 422, 425, 427, 430–431
 ПERNатый, птичий 534
 почечные вены 327, 423, 424
 Ренин 345, 345, 429
 ренин-ангиотензиновая система 264–265, 345, 345–346, 435
 Реннин 401, 402, 510
 Реноселезеночная связка 388
 Реполяризация 216
 репрессивные транскрипционные факторы 52
 Разведение 23
 Для репродуктивной системы ознакомьтесь с репродуктивной системой самки
 система; репродуктивная система самца
 Нефроны рептильного типа 532, 532–533
 объём остаточной мочи 362
 Дыхание, мускулы 151, 151–152, 362
 Паралич 181, 182
 респираторный ацидоз 350, 438, 439
 респираторный алкалоз 350, 439
 респираторная бронхиола 357, 358
 респираторный центр 366, 367–368
 дыхательная система 349–368
 ПERNатый, птичий 527, 527–530
 бикарбонатная буферная система 437, 437
 Легкие и плевра 357–360, 358, 359
 Физиология дыхания 360–368, 379
 верхние дыхательные пути 350–357
 мембранный потенциал покоя 41–42, 42, 214, 215
 нуклеаза рестрикции 53
 сеть яичка 443, 443, 456, 460
 Ретикулярная соединительная ткань 11
 пищеводный жёлоб 400–401
 Ретикулум 317, 381, 383, 384, 384, 400

Сетчатка 249, 249–250
 мышца, втягивающая глазное яблоко 246, 247
 мышца, втягивающая половой член 453
 жировое тело глазницы 247
 Ретроперитонеальный 422
 Ретровирусы 54–55
 обонятельный мозг 197, 198
 Ромбэнцефалон, ромбовидный мозг 196, 196
 Ребра 75, 82, 83, 108
 рибосомальная РНК 49, 51
 Рибосома 33, 47, 53
 Риккетсиоз, рахит 100, 270
 Ригидность, мышечное окоченение 182
 голосовая щель 354, 356, 356
 кольцевая жабка 111, 118, 119
 РНК (рибонуклеиновая кислота) 28–29, 51–53, 52
 РНКполимераза 51, 52
 односторонний паралич голосовых складок 356
 Родентицид 414
 рецепторы сетчатки глаза 250
 корень зуба 372, 374
 Ростральный 4, 4
 Ростральная кость 350
 Ростральный холмик 199, 252, 252
 Ростральный нейропор 195
 вращательное движение 106, 243, 244
 гранулярная эндоплазматическая сеть 33, 47
 круглая связка 113, 330
 краснаядерноспинномозговой путь 205
 рубец жвачных животных 381, 383, 384–385, 400, 411
 рубцовый ацидоз 438
 жвачное животное
 глюкоза в крови 419
 пищеварение 398–401
 Печень 392
 молочная железа 502
 Озонактемь в разделе коров и баранов
 Жевание 400
 руминоретикулярная складка 384–385
 Руминоретикулярный 381, 384–385
 Мешочек 237, 238, 242
 Слепой мешок 380, 381
 крестцовый позвонок 79, 81, 108
 крестцовоподвздошный сустав 87, 112–113
 крестцовоподвздошные связки 112
 крестцовобугорная связка 112, 113
 Крестцовый 81, 82
 седловидный сустав 106, 107
 сагиттальная плоскость 4
 раствор натрия хлорида (изотонический раствор) 39
 Слюнный 397–398
 слюнная железа 389, 390, 397–398
 сальтаторное проведение 216, 216
 Подкожная артерия 325
 Сарколемма 172, 172, 176
 Саркома 100
 Саркомер 173, 174
 саркоплазматический ретикулум 172, 174, 176, 176, 183, 185
 Сытость 411
 насыщенные жирные кислоты 26, 27
 Насыщенность рецепторов 43
 барабанная лестница, вестибулярная лестница 84, 85, 108, 239, 239, 240, 241
 сканирующая электронная микроскопия 32
 Лопаточный 83, 85, 522
 лопаточноплечевой сустав, смотрите также плечевой сустав
 шванновские клетки 15, 194, 194
 Склера 248, 248
 перегородка мошонки 446
 Мошонка 442, 443, 445–446, 446, 447
 Щитовидный хрящ 237
 Сезонное разведение 252, 460, 481–482
 Сезонный полиэструсный 476
 Сезонный переход 481–482
 сальные железы 11, 275, 277, 278, 279, 519–520
 вторичный активный перенос 40–41, 430
 вторичный фолликул 476–477, 477, 480
 ооцит второго порядка 481
 вторичный мессенджер 45–46, 258
 второе направительное тельце 491, 492
 Секретин 402, 403, 405, 406, 406
 Секреция 9, 24
 секреторная гранула 33
 секреторные пузырьки 24, 217, 511
 Срез ткани 31
 Сегментация (тонкая кишка) 404, 408
 Свой, собственный 302, 307
 семенная жидкость 449, 461–462
 полукружные каналы 237, 238, 243
 полулунная заслонка 318–319, 319, 336
 семенные пузырьки 450, 452
 семенные каналы 443, 443, 444, 445, 456, 456–460
 органы чувств – 229–252
 чувствительные пластинки 158, 158, 280
 нейросенсорная глухота 241
 Сенситивная атаксия 204
 сенсорная модальность 230
 чувствительные (афферентные) нервы 190, 202, 222, 230, 231
 чувствительный рецептор 190, 230–231, 231
 чувствительные тракты 203, 204, 204, 204–205
 Перегородки 10
 септический шок 346
 секвестр 98
 серозная оболочка 16, 17, 300, 370
 Серотонин 297
 серозная жидкость 300
 клетки Сертоли 444, 445, 456, 456, 460
 Серум, сыворотка 13, 295–296
 сезамовидная кость 86, 111, 112, 113, 115, 155, 161, 161, 165
 сезамовидные связки 155, 161, 162
 половые хромосомы (у птиц) 538
 половые железы, яичники 442
 самец

- 449–451, 450, **450**, 452
половые гормоны
95, 96, 265
см. Также эстрогены
половые признаки, вторичные, самец 463
Баран, овец
аппендикулярный скелет
Пальцы 87
грудной конечности 86
кастрированные и интактные самцы 449
Стадии развития, времена 60
эстральный цикл, течковый цикл **484**, 486–487
наружные ноздри 350, 351
Репродуктивный тракт самки 467
гемолимфатические узлы 311, 312
рога , 282, 282–283
Репродуктивные органы самца 442, 443, 451, 453
молочные железы 508
Плациента 495
сальные железы , 278, 279
череп 75
Сперматозоиды 459, 460
скорлуповая железа 536
опухоль локтевого сустава (опухание сумки
локтевого сустава) 126
подковывать (лошадей) 159, 163
плечевой сустав 84, 85, 108
мышцы , действующие на 131–132
Паровая машина (лошадей) 164–165
подвздошная кость **118**, 155
сигнальные, внутриклеточные, 43–47, 44, 45, 46
простые столбчатые эпителиальные клетки 7, 8, 8
простые кубовидные эпителиальные клетки 7, 7, 8
простой плоский эпителий 7, 7, 16
простые трубчатые железы 10, 10
единичные (унитарные) гладкие мышцы 183, 185,
186
синоатриальный (СА) узел 337–339, 338
пазухи, околоносовые 78, 352, 352–353, 353
синусовые волоски 276
синусоиды (печень) 327, 391, 392–393
скелетные мышцы 13, 15, 15, 122, 172–182
агонисты, антагонисты 124–125
Связки 123–124, 125
участок тела
голова **139–140**, 143, 143–145
тазовая конечность 135–143, 136, **137–138**
грудная конечность 127, 127–135, **128–129**,
130, 131, 133
туловище и шея **139–140**, 145–152
курицы/птичий/птицы 521, 522, 524
сокращение 13, 15, 24, 122, 124, 175–182
энергия для, реакции 178–179, **179**
возбуждение–сокращение 176, 176–177
нервная регуляция 221–224
Рефлекс 222, 222–223, 223
Сила 179–181
Типы 182
механизм “прогулки вдоль” 177, 177, 178, 179
препараты влияющие на 181–182
Утомляемость 179, 180–181
функциональное группобразование 124–126, 125
Веретенообразные, веретенovidные 123, **123**, 123
Головки.. , 124, 132
Гипертрофия 175
иннервации , 206, 206, **207**, **208**
Метаболизм 415, 418, 418–419
микроскопическая структура, физиология , 122,
171–188
мышечное волокно 122–123, 123
Развитие 175
Размеры 174–175
Структура 172, 172–174, 174
Типы 173, 524
нейронный контроль 221–224
организация 122–127
Пеннатный (имеющий форму контурного пера)
123, **123**, 123
Релаксация 178
спазмы 177, 180, 181
Ремень, бандаж 123, **123**, 123
структура 172–175
Синергисты 125–126
скелет/скелетная система 69–90
Развитие 94–96
Птичий 522–524, 523
Терминология 70, 73
см. также аппендикулярный скелет; осевой
скелет;
Кость(и)
Кожа 8, 11, 274–276, 275
Придатки 276–279
Птичий 518, 519
Кожный механорецептор 233
Череп **75**, 75, 75–78, 76, 77
Кости **75**, 75, 75–78, 76, 77
суставы 107
сон 163, 165, 169, 271
модель скользящих нитей 177, 177, 178, 179
скользящее (плавное двигаться) движение 105
медленно сокращающаяся мышечная волокна
(тип I) , 173, 524
медленные волны 185–186, 186
тонкая кишка (у лошадей) 388
тонкая кишка 385–387, 386, 396, 405
Неонатальный 409
всасывание питательных веществ 407–409
Физиология 399, 403–404
обоняния , чувства (нюх) 198, 230, 235–236
гладкий эндоплазматический ретикулум , 33, 47
гладкая мышца см. мышца, гладкий
Набор белков 24
снуд , сетка 520, 520
натриевые каналы, потенциалозависимые 43,
177, 215, 216
раствор хлорида натрия 39
натрий-зависимые котранспортеры 40–41, 407, 408
натрий–калиевый (Na⁺–K⁺) насос 40, 40, 41, 178,
214, 432
натрий/ионы натрия 29, 40, 41, 215, 215
активный перенос 40, 40, 41, 430, 432
мембранный потенциал и 41–42, 175
Реабсорбция 431, 432, 434
мягкое небо 356, 372, 372

Ступня 159, 280, 280
 Соматомедины 263
 Соматоплевра 66, 66
 соматическое ощущение 230, 232–234
 соматосенсорные нейроны 232
 Соматостатин 263
 соматотропин (гормон роста) 95, 96, **257**, 263–264, 418, 512
 сомиты 64, 65
 звук, звуковой 239
 пространственного суммирования 218, 218, 218–219, 220
 Специфичность, лиганд 43
 семенной канатик 443, 446, 447, 448
 сперматозоиды 445, 457, 459
 сперматоцитогенез 457
 Сперматогенез 56, 443, 444, 445, 457–460, 458
 Птичий 537, 538
 эндокринная регуляция , 462, 463
 скорость и сроки 460
 Сперматогонии 445
 сперматозоиды (сперма) , 60, 442, 444, 445
 Пернатый, птичий 535
 различные животные 459, 460
 в придатке яичка 460–461, 464
 Оплодотворение 490–491, 491
 слияние с яйцеклеткой 491, 491–493
 морфология 457–460, 458, 459, 460, 461
 в сперме 461, 462
 перенос и жизнеспособность 490–491, 535
 спермиогенеза, 457, 458
 клиновидная кость 78
 шаровидный сустав 106, 107, 113
 Сфинктер 124
 См отдельные сфинктеры
 спикулы (кость) 13, 92–93
 спина бифида 195
 спинной мозг 15, 190, 192, 201, 227
 Анатомия 202, 202–205, 203, 204, 205, 322
 Развитие 194–196, 195, 196
 оболочка головного мозга 201, 202
 Тракты 15, 192, 203, 204–205
 облегчение боли на спине 233
 спинномозговые нервы 202, 202, 203, 205–206
 спинномозговой рефлекс 223, 410
 спинномозговая пункция 201
 спинномозжечковые пути 204, 204
 спиноталамический тракт 204
 остистый отросток , 80, 80
 спиральный ганглий 239, 240–241
 спиральная петля (толстая кишка) 387
 спиральный орган (орган Корти) 239, 240, 240, 241
 внутренний нерв 209
 Спланхноплевра 66, 66
 селезенка 312–313, 313, 531
 Спленэктомия 313
 селезеночная артерия/вена , 323, 327
 Сплайсосома 52
 малая берцовая кость (малая пястная кость) 86, 102, 111, 154
 малая берцовая кость 86, 111, 111, **118**
 губчатая кость 13
 спонтанные овуляторы 481
 растяжение (связок) 117, **118**
 Шпора (костный вырост) 520
 окраска, образцов 31, 32, 33, 294, 295
 половая охота (выносить жару) 485
 стремя (стрема) 237, 238
 Статокония 242
 Паровая машина (лошадей) 163–169
 тазовая конечность 166–169, 167, 168
 грудной конечности 163–165, 166, 167
 стволые клетки 67, 289
 Костный мозг 289, 289–290
 Эмбрионный, зародышевый 60, 67
 миелоидные и лимфоидные 289, 289, 308
 брюшные (истинные) ребра , 82, **83**
 сегмент грудины 82, **83**
 Грудина 75, 82, **83**, 523, 528, 529
 стероид(ы) 27–28
 стероидные гормоны 28, 254, 259, 265
 связывающиеся с, по привязке 45, 45, 46
 Синтез 48, 254, 259, 265
 коленный сустав 88, 89, 105, 107, 113, 114, 114, 141, 168
 Направлен на вытяжение 166, 167, 168
 мышцы , действующие на 141–142
 Удушливый 118
 Заготовление 168
 стоицизм 233
 Желудочный 386, 524, 526
 Физиология 401, 401–403, 402
 жвачное животное 381–385, 382, 383, 384
 простое (не жвачное) 380, 380–381
 напряжение, сустав , 117, **118**
 Напрягающий 499
 Мыт (инфекционное заболевание лошадей) 311
 подподъязычные мышцы 123, **123**, 123
 стратифицированный столбчатый эпителий 8, 470, 506
 многослойный эпителий 6, 7, 8
 многослойный плоский эпителий 7, 8, 9, 506
 базальный слой 8, 274, 274, 275
 роговой слой, роговой слой эпидермиса 8, 274, 274
 зернистый слой 8, 274, 274
 систола, 332, 335, 335, 336
 Средний слой 156, 157, 158
 шиповидный слой 8, 274, 274
 сосочковый проток (сосочковый проток) 503, 504, 506
 стресс 265, 537
 рефлекс растяжения мышцы 223
 исчерченная каёмка (щеточная) 34, 430
 поперечно полосатая мышца 13, 15, 15
 см. Также скелетная мышца
 ударный объем 336, 340, 340–341, 347
 шиповидный отросток 78
 субарахноидальное пространство 199, 201, 201
 субкапсулярный синус , 309, 311
 подключичная артерия 322, 323
 подключичные вены 326
 Подкожная брюшная вена 505, 506

подъязычный сосочек 389
 подъязычная слюнная железа 389, 390
 подвывих , 117, **118**
 подслизистое (Мейснеровское) сплетение 212
 субуретральный дивертикул 472
 Сосун, грудной ребенок 384, 400–401, 512, 513, 514
 Сахарозы 406
 потогонный (потовые) железы , 275, 278
 Сахар, обычный 28, 38
 Борозды 159, 197
 Суммирование 179–180, 180, 218
 поверхностный, definition 5
 Поверхностно расположенная сумка 126
 поверхностные паховые лимфатические узлы 505, 506
 поверхностное паховое кольцо 151, 446, 447
 Соска 502, 508
 лежа на спине/супинация 5, 106
 супрадиафрагмальное ядро 252, 252
 Надостная мышца Бурса 126
 надостная ямка 83
 поверхностное натяжение 362
 подвешивающая связка 127, 135, 136, 155, 160–161, 161, 162
 глаз 248, 248
 травмы 165, 166
 сустентакулярные (Сертоли) клетки,
 поддерживающие клетки 444, 445, 456, 456, 460
 швы (волоконный сустав) 102, 102, 107
 Глотание 144, 379, 398, 399
 потовые железы 275, 278, 350
 Афосфороз 131, 175
 отравление сладким донником 300
 Хорея сиденхэма 198
 ганглии симпатического ствола 209
 симпатическая нервная система 208–210, 211, 224–225, 226
 Воздействия **225**, 275
 Сердце 337–338, 338
 почки 424, 430
 рефлекс выброса молока и 514
 симпатическое постганглионарное нервное
 волокно 186
 симпатический ствол 209
 симпатические сосудосуживающие нервы 342, 345
 симфизарные (волоконнохрящевые) суставы 107
 Сращение 102, 103
 Синапсес 190, 192–193, 217, 218
 синаптическая щель 218
 синаптическая передача 217, 217–220
 синаптический пузырёк 217, 217
 Синхондроз 102, 103
 Синцитий 187
 синдесмология (артрология) 102
 Синдесмоз 102
 Синостоз 103, 107
 синовиальная полость 103, 103, 117
 синовиальная жидкость 103, 117
 синовиальные суставы 103, 103–104
 Болезнь 117
 Типы 106–107
 синовиальная оболочка (синовиальная мембрана) 103, 103, 126
 синовиальная оболочка (сухожилия) 104, 104, 126, 126–127
 синовиальные структуры 126, 126–127, 162–163
 Синовит 113
 сложный крестец 522
 Синсаркоз 108
 Сириккс 528
 системный кровоток 316, 316, 321, 321–325, 332, 333
 систола сердца, систола 332, 335, 335, 336
 тактильные волоски 276, 278
 головка 88, 90, 115
 тапетум 248, 249
 Целевой орган 256
 предплюсневая кость 90, 109
 Предплюсневая фиксирующая связка 166
 тарзальные железы 245
 тарзальная пластинка (предплюсна) 245
 предплюсне-плюсневые суставы 115, 522
 предплюсневый (скакательный) сустав 74, 89, 90, 115, 115, 116
 скакательный сустав с твердой опухолью 118, 126
 мышцы, действующие на 105, 142
 вкус 230, 234–235
 вкусовые сосочки 235, 235, 377, 378, 524
 вкусовые клетки 235, 235
 сосок 502, 503, 506, 508–509
 цистерна для сосок 503, 503, 506, 508, 509
 текториальная мембрана 239, 240, 240
 зубы 372–377, 397
 анатомия 372, 374, 374–376
 извержение, формулы 372, 373, 375, 376, 376
 конечный мозг 196, 197
 Концевое разветвление аксона 192, 192
 телофаза 56
 височная кость 78
 Временная суммация 180, 180, 218, 218, 219
 височно-нижнечелюстной сустав 107
 сухожилия 11, 104, 104, 124
 искривленное 135, 135
 стопа (лошадь) 155, 159–160
 сухожильные влагалища 104, 104, 126, 126–127
 Постукивание по сухожилию 223, 223
 теносиневит 104, 118, 127, 135, 160
 Мозжечковый намет (tentorium cerebelli) 201
 тератоген, тератогенез 66–67
 Терминальный ганглий 212
 третичный фолликул (граафовый пузырек) 477, 477–478, 479, 480
 Яичко (яички) 442, 442, 442–444, 446, 454
 птицы / домашние птицы 537
 опускание 447, 447–449, 448
 эндокринная регуляция 462–463
 неспособность опуститься 448–449
 удаление 449, 463
 артерии яичек 322, 453–454
 опухоли яичка 449
 тестостерон 442, 449, 450–451, 456, 462–463

тетания 180, 180
 таламус 198, 198
 оболочка 477, 477, 478, 479, 480
 терморесепторы 231
 толстые/ тонкие нити 173, 177–178
 грудная полость 17, 18, 361–362
 грудной проток 320, 531
 Верхнее отверстие грудной клетки 357
 грудная конечность
 артерии 323, 325
 кости 83, 83–87, 84, 85, 86, 87
 суставы 108–111, 109, 110
 мышцы 127, 127–135, 128–129, 130, 131, 133
 нервы 206, 206
 домашняя птица 522
 Пассивная часть опорно-двигательного аппарата 164–166, 166, 167
 сухожилия (лошадиные) 160
 грудные позвонки 79, 80, 81, 108
 грудо-поясничное отделение, ВНС 208
 грудо-поясничная фасция 131
 грудная клетка 131, 357–360
 Тщательный контакт 118, 127
 пороговый потенциал (мВ) 43, 231, 232
 пороговый стимул 42
 тромбин 299
 тромбоциты видят тромбоциты (тромбоциты)
 тромбоксан А₂ (ТХА₂) 297
 тромбоксаны 255, 256
 тромб (сгусток) 293, 297
 гормоны тимуса 308
 тимоциты 314
 тимус 308, 313–314
 тиреоглобулин 266, 267
 щитовидный хрящ 354, 355
 фолликулярные клетки щитовидной железы 257, 266, 266
 щитовидная железа 265–266
 гормоны щитовидной железы 259, 265–268, 266, 512
 парафолликулярные клетки щитовидной железы 258
 тиреостимулирующий гормон (ТТГ) 265–268
 тиреотропин-рилизинг-гормон (TRH) 267, 268
 тироксин (Т₄) 266, 266–268, 512
 голень 88, 89
 большеберцовая кость 88, 522
 большеберцовый сустав 115, 115
 дыхательный объем 360
 узкие соединения 35, 341
 ткань (ы) 6, 30–32
 культура тканей 30
 тканевый фактор (тромбопластин) 298, 299
 активатор тканевого плазминогена 299
 Т-образная связка 155, 161
 Т-лимфоциты (Т-клетки) 305, 306–308, 309
 цитотоксические Т-клетки 305, 306, 307, 308, 305, 306, 307
 ячейки памяти 306, 307, 308
 вспомогательные клетки 305,
 NK Т клетки 306, 307
 язык 377–378
 мышцы 144–145
 сосочки, вкусовые рецепторы 235, 235
 крипта небной миндалины 378
 миндалины 314, 378–380, 379
 полное периферическое сосудистое сопротивление 333, 344, 345
 Тотипотентность 63
 сенсорный 234
 трабекулы 92–93, 309, 451
 микроэлементы 414
 трахея 357, 358, 527, 528
 хрящ трахеи 357
 трахеальные кольца 355, 357, 358
 Трахейные стволы 320
 нервные пучки, спинной мозг 15, 192, 203, 204–205
 транскрипция 51–52, 51–53, 52, 54, 259
 факторы транскрипции 51, 52, 259
 трансдукция 230, 231
 трансферрин 292
 трансфер РНК (тРНК) 51, 53
 трансгенный организм 53
 переходный эпителий 7, 8–9, 9, 426, 426
 перевод 53, 54
 трансмембранные белки 34
 трансмиссионный электронный микроскоп 32
 транспульмональное давление 361, 361
 поперечные волокна (pons) 199
 поперечное отверстие 81, 81
 поперечная плоскость 4, 4
 поперечный отросток,
 позвонки 80, 80
 поперечные каналы (Т-каналы /система) 172, 172,
 174, 176
 поперечно-осистая система 145
 тело трапеции 209
 система триадана, модифицированная 376
 цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса) 48, 179
 трехстворчатый клапан 317
 тройничный нерв (V) 209, 210, 232
 триглицериды 27, 27, 406, 408, 415, 509
 образование 415, 416, 416–417
 трийодтиронин (Т₃) 266, 266–268, 512
 триплет код 51
 вертельный бурсит 118
 вертелы 88
 головка суставного конца кости 246
 блоковидный нерв (IV) 209, 210
 трохоидный (шарнирный) сустав 106, 107
 Трофические (тропические) гормоны 261, 262, 262
 трофобласт 60, 62, 493
 тропомиозин 177, 178
 тропонин, тропомиозин 177–178
 туловище, мышцы 139–140, 145–152
 трипсин 405
 Т (поперечные) каналы 172, 172, 174, 176
 трубная миндалина 379, 379
 бугорок, ребро 82
 бугор тазовой кости 87, 88

седалищный бугор 87, 88
 крестцовый бугор 87, 88
 трубчатая железа 10, 10
 трубчатый рог 156
 канальцевая реабсорбция 427, 427-428, 430
 канальцевая секреция, селективная 427, 427-428
 трубчато-альвеолярная железа 10, 10
 опухоль 57, 100, 436, 449
 адвентициальная оболочка 370, 371
 белочная оболочка 443, 443, 451, 452
 самка 467, 468, 483
 мясистая оболочка мошонки 446, 446
 внешняя оболочка 341, 342
 внутренняя оболочка 341, 342
 средняя оболочка 341, 342
 слизистая оболочка 370, 371, 380
 мышечная оболочка 370, 371, 380, 381, 396, 471
 серозная оболочка 370-371, 371, 396
 подслизистая основа 370, 371, 396
 носовые раковины 78
 индейка 518, **518**, 520, 530, 537
 слуховой пузырь 238
 барабанная полость 237, 238
 барабанная перепонка 236, 237
 тирозинкиназа 44
 вымя 502, 503, 504, **504**, 508
 локтевая кость 84, 522
 ультраструктурная цитология 2
 умами 235
 пупочные артерии/вены 327, 328, 494
 подшерсток 276
 ногтевые хрящи 155, 163
 копытные животные 108, 280
 униполярный нейрон 193, 193
 унитарная гладкая мышца 183, 185, 186
 единицы измерения 29-30, 30
 немиелинизированные нервные волокна 194, 217
 верхний мотонейрон 221, 223, 224, 224
 верхние дыхательные пути 350-357
 повышающая регуляция 256
 уракус 493-494
 мочевины 410, 426
 Мочеточники 424-426, 425, 526
 Птичий 531, 531
 Мочеиспускательный канал (уретра) 425, 425,
 425-426, 450, 451
 Мочевая кислота 533, 534
 Мочевой пузырь 8-9, 9, 424, 425, 426, 426, 452
 Мочевыделительная система 421-439
 Птицы/домашняя птица 531, 531-534, 532
 Подкисление мочи 436, 436
 Птичий 533
 Концентрирование и разведение 431-434, 527
 Образование 426, 427, 427-428
 Осмоляльность 433, 434, 533
 уробилиноген 292
 уродеум 526, 534
 копчиковая железа 520
 маточная артерия 473
 тело матки 466, 469, 470, 471
 маточное сокращение 498, 499
 маточные железы 470
 рог матки 466, 469, 471
 маточные бели 470
 маточные трубы см. яйцеводы (маточные трубы)
 матка 183, 466, **467**, 469, 469-471
 матка (скорлуповая железа) 536
 мужская матка 445
 овальный мешочек 237, 238, 242
 сосудистая оболочка 248-249
 вакцинация 304
 влагиалище 466, 466, 471-472
 влагиалищная артерия 473
 свод влагиалища 466, 471
 влагиалищная оболочка 443, 446, 447, 448
 вагосимпатический ствол 209
 блуждающий нерв (X) 209, 210, 212, 354
 желобовидные сосочки 377, 377
 клапаны
 сердце 317-318, 319
 венозная/лимфатическая системы 320, 333, 342,
 342
 недостаточность клапана 337
 Прямые сосуды 425, 428, 432-433, 433
 сосудистое сопротивление 333, 334, 344, 346
 сосудистая оболочка, глазное яблоко 248-249
 семявыносящий проток
 вазэктомия 449
 вазоактивный препарат 342
 вазоконстрикция 365, 430
 вазодилататор 342
 вазопрессин (антидиуретический гормон (АДГ))
 вены 316, 320, 325-327, 342, 342, 343-344, 344
 венепункция 325, 326, 530
 венозное давление 343-344, 344
 отверстие 527
 вентиляция 360-363, 366-368
 птицы 528-530
 вентральный, определение 4, 5
 вентральная спайка 472, 473
 передний канатик спинного мозга 196, 202, 204
 передние рога 195, 196, 202
 вентральный носовой ход 351, 352
 вентральная перинеальная артерия 505, 506
 вентральный корешок 202, 202-203
 вентральный мешок 385
 вентральная спинномозговая артерия 323, 324
 желудочки (мозг) 199, 200
 желудочки (сердце) 317, 318, 319, 321, 335, 336,
 530
 желудочковое наполнение 340-341
 межжелудочковая перегородка 317
 желудочковая зона клеток 195, 196
 вентромедиальная двигательная система 204, 205
 Венулы 320, 342
 Червь мозжечка 199
 позвонки 75, 79-81, 80, 107
 позвоночные артерии 323, 324
 тело позвонка 80, 107
 позвоночный канал 80
 позвоночный столб 79, 79-82
 птичий 522
 мышцы 145-146, 150

позвоночное отверстие 80, 80
 формула позвоночника 79, 79
 позвоночные вены 326
 липопротеины очень низкой плотности (ЛПОНП) 417
 пузырек 23, 24, 47, 48, 259
 секреторный 24, 217, 511
 везикулярные железы 450, 450, 450
 вестибулярный аппарат 239, 242
 вестибулярный ганглий 243
 вестибулярная связка 354
 Вестибулярная мембрана 239, 240, 240, 241
 вестибулярный нерв 243, 244
 вестибулярные ядра 243
 вестибулярные рефлексы 243, 245
 вестибулярная система 242
 вестибулярное (овальное) окно 238, 240, 241
 преддверие
 репродуктивный тракт самки 466, 472
 гортань и 354, 355
 вестибулохохлеарный нерв (VIII) 209, 210, 237, 239
 вестибулоколлический рефлекс 243
 Вестибулоспинальный рефлекс 243
 ворсинки 404, 407
 хорионический 494, 494, 495, 496
 Синовиальные ворсинки 103, 103
 вирусы / вирусные инфекции 47, 304
 висцеральная двигательная система 207, 212, 224–225
 нейромедитаторы, рецепторы 226, 226–227
 висцеральная боль 232, 234
 эпикард 316, 317, 360
 висцеральная брюшина 370, 388
 висцеральная плевра 360, 360, 361
 висцеральные ощущения 234
 висцеральная серозная оболочка 17, 17, 18
 висцеральная гладкая мышца 183, 185, 186
 вязкость 333
 зрение 230, 243, 245–252
 зрительная кора 252, 252
 поле зрения и световой путь 251, 251
 зрительные пути 251–252
 жизненная емкость легких 362
 витамин (ы) 414
 витамин D 100, 269, 414, 536
 витамин K 299–300
 желточная оболочка 491, 492
 стекловидное тело 247, 248
 стекловидная камера 247
 голосовые складки 355, 356
 голосовая связка (голосовая складка) 354, 356
 гортань 354
 летучая кислота 437
 летучие жирные кислоты (ЛЖК) 399, 410, 411, 419, 509, 510
 каналы Фолькмана 93, 93
 потенциал-зависимые каналы 36–37, 37, 43, 177, 184
 кальциевые каналы 217, 217
 калиевые каналы 215–216
 натриевые каналы 43, 177, 215, 216
 произвольная (соматическая) двигательная система 207, 212
 произвольное движение 205, 207, 221, 223–224
 сошник кость 78
 вомероназальный орган 236, 236
 рвота (тошнота) 223, 398, 401
 вульва 466, 472
 варфарин 300
 водный баланс 431–432, 434, 533
 проницаемость собирательной трубки 434, 435
 потеря и замена 24–25
 реабсорбция 432–433, 433, 434
 птицы 533, 534
 борода 520
 воски 28
 W-хромосома 457
 белые клетки крови 13, 23, 48, 289, 293, 295
 белая линия живота 159
 белое вещество 192, 193, 199
 белая пульпа селезенки 313, 313
 Вздутие эпифизов (синовит) 118, 127, 163
 Расслабление, при боли 233
 крыло 520, 522, 524
 жилка крыла 530
 дужка 83, 522
 холка 80, 118, 126
 волчий зуб 375, 375
 шерсть 285–286
 пушковые волосы 276, 286
 краситель Райта 31
 мечевидный отросток 82
 Дифракция рентгеновских лучей 32
 Y-хромосома 457
 желтое тело см. *corpus luteum*
 желтый костный мозг 70
 желток (яйцо) 536
 Z-хромосома 457
 Z-линия 172, 173, 174, 178
 пучковая зона надпочечников 264, 264, 265
 клубочковая зона 264, 264, 265
 Прозрачная мембрана (*zona pellucida*) 476, 477, 478, 480, 491, 491, 492
 сетчатая зона 264, 264, 265
 плацента поясобразная 494, 495, 496
 гликопротеин ZP3 492
 скуловая дуга/ кость 78
 зигота 60, 61, 63, 466, 492