

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

МИКОЛАЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ АГРАРНИЙ УНІВЕРСИТЕТ

**Факультет технології виробництва і переробки продукції тваринництва,
стандартизації та біотехнології**

Кафедра генетики, годівлі тварин та біотехнології



ФІЗІОЛОГІЯ ТВАРИН

**методичні рекомендації
для самостійного вивчення дисципліни
здобувачами вищої освіти освітнього ступеня «Молодший
бакалавр» початкового рівня (короткий цикл) спеціальності 204
«ТВПШТ» денної форми навчання**



Миколаїв 2021

УДК 591.1
Ф50

Друкується за рішенням науково-методичної комісії факультету технології виробництва і переробки продукції тваринництва, стандартизації та біотехнології Миколаївського національного аграрного університету від «8» листопада 2021 р., протокол № 4.

Укладачі:

- О. І. Юлевич** – доцент кафедри генетики, годівлі тварин та біотехнології Миколаївського національного аграрного університету, канд. техн. наук, доцент;
- С.С. Крамаренко** – професор кафедри генетики, годівлі тварин та біотехнології Миколаївського національного аграрного університету, докт. біол. наук, професор;
- В.В. Пшиченко** – доцент кафедри генетики, годівлі тварин та біотехнології Миколаївського національного аграрного університету, канд. біол. наук, доцент

Рецензенти:

- Л. Д. Чеботарь** – канд. біол. наук, доцент, доцент кафедри медичної біології та фізики, мікробіології, гістології, фізіології та патфізіології Чорноморського національного університету ім. Петра Могили
- С. П. Кот** – канд. біол. наук, доцент, завідувач кафедри зоогієни та ветеринарії Миколаївського національного аграрного університету

© Миколаївський національний аграрний університет, 2021

ЗМІСТ

ЗАГАЛЬНІ ВИМОГИ.....	5
ВСТУП.....	6
РОЗДІЛ 1 ФІЗІОЛОГІЯ КРОВІ ТА СЕРЦЯ.....	8
1.1 Система крові, кровообіг і лимфообіг.....	8
1.2 Кровотворення та його регуляція.....	12
РОЗДІЛ II ФІЗІОЛОГІЯ ДИХАННЯ.....	16
РОЗДІЛ III ФІЗІОЛОГІЯ ТРАВЛЕННЯ.....	19
3.1 Фізіологічні особливості травлення сільськогосподарських тварин.....	19
3.2 Участь вітамінів у фізіологічних процесах організму.....	21
РОЗДІЛ IV ОБМІН РЕЧОВИН І ЕНЕРГІЇ.....	25
4.1 Обмін речовин та енергії. Терморегуляція.....	25
4.2 Особливості обміну енергії і терморегуляція у сільськогосподарських тварин.....	30
РОЗДІЛ V ФІЗІОЛОГІЯ ВИДІЛЕННЯ	35
5.1 Видільні процеси	
5.2 Ниркові процеси: канальцева секреція; роль нирок у синтезі біологічно активних речовин.....	36
РОЗДІЛ VI ФІЗІОЛОГІЯ ШКІРИ	39
6.1 Фізіологія шкіри.....	39
6.2 Функції та секреція шкіри у сільськогосподарських тварин.....	41
РОЗДІЛ VII ФІЗІОЛОГІЯ ЗАЛОЗ ВНУТРІШНЬОЇ СЕКРЕЦІЇ.....	44
7.1 Внутрішня секреція.....	44
7.2 Рівні регуляції ендокринної функції організму.....	46
7.3 Механізми дії гормонів.....	47
7.4 Використання гормонів та гормональних препаратів у тваринництві.....	48
РОЗДІЛ VIII ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ	52
8.1 Розмноження.....	52
8.2 Фізіологічні основи штучного осіменіння тварин.....	54
8.3 Методи визначення вагітності.....	56
РОЗДІЛ IX ЛАКТАЦІЯ	59

РОЗДІЛ X ФІЗІОЛОГІЯ М'ЯЗІВ ТА НЕРВІВ	63
РОЗДІЛ XI ФІЗІОЛОГІЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ.....	64
11.1 Фізіологія центральної нервової системи.....	64
11.2 Механізм передачі збудження та гальмування у синапсах.....	66
11.3 Вегетативний відділ нервової системи.....	67
РОЗДІЛ XII ВИЩА НЕРВОВА ДІЯЛЬНІСТЬ.....	70
РОЗДІЛ XIII СТРЕС І ПРОДУКТИВНІСТЬ.....	72
13.1 Роль стресу у тваринництві.....	72
13.2 Адаптація тварин.....	76
РОЗДІЛ XIV ЕТОЛОГІЯ.....	79
РОЗДІЛ XV АНАЛІЗАТОРИ.....	81
ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ	85
ЛІТЕРАТУРА.....	93

ЗАГАЛЬНІ ВИМОГИ

Фізіологія тварин – біологічна наука, яка вивчає життєві процеси та їх взаємозв'язок у здоровому організмі; з'ясовує взаємодію тваринного організму з навколишнім середовищем.

Фізіологія – основа ветеринарних та зооінженерних наук, має велике теоретичне та практичне значення в справі розвитку тваринництва. Вона тісно пов'язана з анатомією, гістологією, біохімією, патологічною фізіологією, клінічною діагностикою, терапією, годівлею тварин та з іншими дисциплінами.

Пізнавши закони фізіології, ми зможемо уміло керувати поведінкою тварин, на науковій основі підвищувати продуктивність праці в тваринництві, більше отримувати м'яса, молока, масла, яєць та інших продуктів харчування.

Знання фізіології необхідне також для правильного розуміння місця людини в природі, її походження та розвитку.

Приступаючи до вивчення фізіології тварин, ознайомтеся з програмою, методичними вказівками та придбайте необхідну літературу.

Згідно з учбовим планом фізіологію здобувачі вищої освіти заочної форми навчання вивчають на першому та другому курсі. На лекції відводиться 12 годин, на практичні заняття – 14 годин (табл. 1). В лекціях висвітлюються основні, найважливіші питання з фізіології тварин. Під час практичних занять здобувачі самостійно працюють над завданнями, для виконання яких у них не було умов на виробництві.

Перед написанням контрольної роботи, здобувач вивчає тему за основним підручником, додатковою літературою і складає план. В тексті слід стисло, грамотно, змістовно відповісти на контрольні, запитання. Робота, переписана з книжки, не буде зарахована. За можливістю її потрібно ілюструвати таблицями, малюнками, фотографіями, схемами. Це сприяє кращому засвоєнню матеріалу, який вивчається. Обсяг контрольної роботи обмежується одним учнівським зошитом в 12-14 аркушів.

Контрольну роботу треба писати чорнилом, чітко, розбірливо, акуратно, залишаючи поля для зауважень рецензента. На титульній сторінці слід написати номер контрольної роботи, назву дисципліни, номер варіанта контрольного завдання, зазначити курс, факультет, своє прізвище, ім'я та по батькові, шифр (номер студентського квитка), домашню адресу та дату надсилання роботи.

В кінці контрольної роботи обов'язково дати за алфавітом список використаної літератури і підписатись.

МЕТОДИЧНІ РЕКОМЕНДАЦІЇ ДО ВИВЧЕННЯ ОКРЕМИХ РОЗДІЛІВ КУРСУ

ВСТУП

Приставаючи до вивчення курсу фізіології тварин, потрібно мати чітку уяву про фізіологію як науку, про її історичний розвиток, звернути особливу увагу на роль вітчизняних вчених у розвитку фізіології: Сеченова І. М., Павлова І. П., Введенського М. Є., Ухтомського О. О., Орбелі Л. А., Бикова К. М., Чаговця В. Ю., Анохіна П. К., на єдність організму і середовища, на регуляцію життєвих процесів, на методи фізіологічних досліджень, на основні фізіологічні процеси в організмі, на значення фізіології для тваринництва.

Основоположником фізіологічної науки є Іван Михайлович Сеченов. Світову славу Сеченову І. М. принесло його відкриття явища гальмування в центральній нервовій системі. Він вперше довів, що в діяльності нервової системи беруть участь не тільки процеси збудження, а й процеси гальмування, що вони єдині і забезпечують координацію рухів.

У 1863 р. Сеченов І. М. видав свою знамениту працю «Рефлекси головного мозку», в якій вперше серед фізіологів світу зробив сміливу спробу матеріалістично пояснити психічну діяльність. За Сеченовим І. М., в основі діяльності головного мозку лежать рефлекторні процеси. Відчуття, уява, поняття та інші складні психічні процеси за своїм походженням – рефлекси, які виникають «під впливом дії на інші органи почуття предметів зовнішнього світу та подразнень від власного тіла».

Рефлекторні реакції Сеченов І. М. розумів, як форми пристосування тварин до умов їх існування.

Виключна роль у подальшому розвитку фізіології належить геніальному російському фізіологу Павлову І. П. Дослідження академіка Павлова І. П. з фізіології кровообігу, травлення, а також його вчення про вищу нервову діяльність – знаменують собою нову епоху в біології і наносять рішучий удар ідеалістичним поглядам.

Основою вчення Павлова І. П. є єдність тваринного організму з навколишнім середовищем.

Вчення Павлова І. П. допомагає зрозуміти фізіологічні механізми, які забезпечують цілісність організму, його взаємозв'язок з зовнішнім середовищем. Цілісність організму, пов'язана з діяльністю нервової системи і здійснюється шляхом безумовних та умовних рефлексів.

Під рефлексом слід розуміти відповідь організму на подразнення за участю центральної нервової системи. Рефлекс здійснюється через рефлекторну дугу, яка складається з рецепторів, що сприймають подразнення, доцентрових нервів, по яких збудження надходить до чутливих нервових

клітин центральної нервової системи та відцентрових нервів, волокна яких передають збудження робочому органу (м'язам, залозам). Прикладом рефлексу є виділення слини при попаданні корму в рот.

Треба знати, що рефлекторні реакції залежать від взаємовідношення в центральній нервовій системі збудження і гальмування – двох проявів єдиного нервового процесу.

Фізіологічні процеси регулюються також гуморально – через кров та лімфу, куди надходять гормони (продукти залоз внутрішньої секреції) та інші хімічні речовини, які створюються в процесі обміну речовин. Так, наприклад, гормон гіпофіза пролактин стимулює лактацію, гормон підшлункової залози інсулін регулює вуглеводний обмін.

У вищих тварин гуморальна регуляція підпорядкована нервовій системі.

Здобувачу-заочнику необхідно з'ясувати методи фізіологічних досліджень.

І. П. Павлов широко ввів у науку хронічний дослід на заздалегідь оперованих тваринах, що дає змогу досліджувати на здорових тваринах не тільки функції окремих органів, а й взаємозв'язок їх з іншими функціями організму. За допомогою такої методики І. П. Павлов першим в історії фізіологічної науки одержав від цілком здорових тварин чистий шлунковий сік та сік підшлункової залози.

Крім того, застосовуються методи: «гострого досліду» – вивчення фізіологічних процесів на тварині, що перебуває під наркозом, ізольованих органів, «мічених» атомів, ангиостомії, катетеризації кровоносних судин, радіотелеметрії та інші.

У фізіологічних дослідженнях використовують ряд складних приладів: катодний осцилограф, електрокардіограф, електрогастрограф, оксигемометр, еритрогемометр, фотоелектрокалориметр, апарат електросну та багато інших.

Слід знати основні властивості організму – подразливість, збудливість, ріст, розвиток, розмноження, спадковість, мінливість.

Вивчаючи функції окремих органів, студент повинен завжди пам'ятати про нерозривний взаємозв'язок всіх фізіологічних процесів тваринного організму, про те, що організм і навколишнє середовище одне ціле.

Самостійне вивчення курсу розраховане на 121 годину, з яких 18 годин виділяється на виконання контрольної роботи (табл. 1).

Для самостійного вивчення курсу одного підручника недостатньо. Рекомендуємо читати додаткову літературу (особливо з питань етології), використовувати відповідні журнали «Ветеринарія», «Тваринництво України», «Вісник сільськогосподарської науки», проводити особисті спостереження за поведінкою тварин.

РОЗДІЛ 1 ФІЗІОЛОГІЯ КРОВІ ТА СЕРЦЯ

1.1 Система крові, кровообіг і лимфообіг

Методичні поради. Кров, тканинна і спинномозкова рідини, лімфа й органи, в яких утворюються і руйнуються кров'яні клітини, відносяться до системи крові. При вивченні матеріалу необхідно усвідомити роль крові в підтримці гомеостазу (сталості умов для життєдіяльності клітин), як підтримується гомеостаз. Засвоїти цей матеріал допоможе знання фізико-хімічних властивостей крові і лімфи.

Формені елементи крові є продуктами життєдіяльності кровотворних тканин (кісткового мозку, лімфатичних вузлів, селезінки). Зміст їх у крові тварин різних видів і тим більше класів неоднаковий, що свідчить про наявність глибокого біологічного зв'язку цих показників з особливостями способу життя й умов існування тварин. Що стосується тривалості життя еритроцитів, то в дрібних тварин, у яких обмін речовин протікає більш інтенсивно, вона складає 1,5-2,0 місяці, у той час як у великих представників ссавців ці терміни досягають 4,5-7,5 місяців. У бабаків в активний період життя тривалість життя еритроцитів складає 36 днів, а в період сплячки – 120 днів (у золотавого хом'ячка – 60 і 160 днів відповідно).

Серед лейкоцитів особливе місце займають Т- і В-лімфоцити. Вони є головними спеціалізованими клітинами імунної системи організму, що захищає його від збудників хвороб, злоякісних клітин, беруть участь у відторгненні пересаджуваних органів і тканин. Обидві форми лімфоцитів походять зі стовбурної клітини-прародительки червоного кісткового мозку. У залежності від того, у якому органі ця клітина перетворюється в лімфоцит, вона називається Т- або В-лімфоцитом. Т-лімфоцити утворюються у вілочкової залозі – тимусі, В-лімфоцити – у лімфоїдних органах (лімфатичних вузлах, селезінці, у птахів – у фабрицієвої сумці).

Одна з найважливіших функцій крові – забезпечення тканин організму киснем. Доставка його здійснюється за допомогою дихальних пігментів. Крім гемоглобіну крові, значну роль грає м'язовий гемоглобін (міоглобін). Висока концентрація його відзначається в м'язі серця, діафрагмі, жувальних м'язах. Особливе значення має міоглобін для водних ссавців. У м'язах тюленя і дельфіна, наприклад, зміст міоглобіну досягає 7,71 г % і 3,60 г % відповідно (порівняйте: у м'язі північного оленя – 0,55 г %, у козерога – 0,81 г %).

Кров за складом відрізняється відносною сталістю й у той же час це один з чутливих показників, що відбивають різні фізіологічні стани організму.

Приведіть приклади зміни складу крові в залежності від впливу різних зовнішніх і внутрішніх факторів.

Необхідно мати уявлення, що таке групи крові і системи груп крові. У

крові тварин виявлені антигени, що по генетичних і імунобіологічних властивостях об'єднані в системи, що позначаються умовно буквами латинської абетки: А, В, С та ін.

Група крові – це визначене сполучення антигенів з різних антигенних систем. Антигени груп крові передаються від батьків потомству, інакше кажучи, групи крові обумовлені спадковими факторами (аллельними генами).

Групи крові у тварин визначають для уточнення їхнього походження. В даний час у деяких видів тварин встановлена наступна кількість еритроцитарних антигенів і їхніх систем (табл. 1):

Таблиця 1

Групи крові тварин

Вид тварин	Кількість	
	антигенних факторів	систем груп крові
Велика рогата худоба	>100	12
Свині	>70	17
Вівці	30	7
Буйволи	15	7
Собаки	15	11
Кішки	2	1
Кури	60	14
Індики	12	6
Коні	30	7

Кров і лімфа виконують свої функції завдяки безперервному руху по судинах.

Слід мати на увазі, що зв'язок між зовнішнім середовищем і клітинами організму у вищих тварин здійснюється через кров. Проте клітини тіла стикаються не безпосередньо з кров'ю, а з тканинною рідиною, або лімфою, рідиною, яка просочується з крові через стінки капілярів і обмиває всі тканини тіла тварини. Кров же рухається всередині замкненої системи кровоносних судин. Лімфа приносить тканинам поживний матеріал і виносить з собою продукти розпаду. Тканинна рідина, що відтікає від клітин, або ж зразу повертається в кров, або відходить від тканини лімфатичними судинами. Лімфа, що попала в лімфатичні судини, також повертається в кров. Таким чином, тканинна рідина нерозривно зв'язана з кров'ю, є тим внутрішнім середовищем, в якому живуть клітини і тканини тіла тварин.

Зверніть увагу на те, що склад лімфи подібний до плазми крові, але в лімфі менше білків і склад її в різних органах дуже коливається.

Кров рухається внаслідок діяльності серцево-судинної системи: по малому колу кровообігу – від правого шлуночка через легені до лівого

передсердя і по великому колу – від лівого шлуночка через весь організм до правого передсердя. Розвиток серцево-судинної системи тісно пов'язаний з еволюцією фізіологічних функцій і розвитком обміну речовин.

При вивченні роботи серця, розберіться в серцевому циклі, в фазах серцевої діяльності та тонах серця. Серцевий цикл складається з трьох фаз: перша фаза роботи серця – систола передсердь, внаслідок чого кров надходить у шлуночки серця; друга фаза розпочинається скороченням шлуночків і розслабленням передсердь, в цей час кров з шлуночків нагнітається в аорту та легеневу артерію; третя фаза – пауза, або загальна діастола, в цю фазу відбувається розслаблення передсердь і шлуночків. Три фази серцевої діяльності і складають один цикл роботи.

При вислуховуванні скорочень серця чути два тони (звуки). Перший тон, систолічний, він глухий, низький і протяжний. Цей тон утворюється внаслідок скорочення м'язів шлуночків та закриття і коливання атріовентрикулярних клапанів. Другий тон діастолічний – короткий, високий, ясний. Він виникає при закритті півмісяцевих клапанів аорти і легеневої артерії на початку діастолі. Вислуховування тонів є важливим діагностичним методом при розладі серцевої діяльності. Зверніть увагу на провідну систему серця, на особливості серцевого м'яза порівняно з іншими м'язами, а саме: автоматизм, повільна збудливість і скоротливість, тривалість рефракторної фази, різна швидкість провідності нервових імпульсів окремими частинами серця, відсутність тетанічних скорочень, екстрасистола.

Ознайомтесь з зовнішнім проявленням серцевої діяльності – серцевим поштовхом – вип'ячуванням грудної стінки в ділянці серця під час систоли шлуночків.

Ознайомтесь з струмом дії серцевого м'яза, з реєстрацією електричних явищ у серці. Потрібно пам'ятати, що аускультация, перкусія і електрокардіографія являються методами визначення стану роботи серця.

З'ясуйте роль симпатичного та блукаючого нервів у регуляції роботи серця. Особливо зверніть увагу на значення хімічних речовин (гормонів, медіаторів, іонів кальцію і калію).

Зверніть увагу на те, що кров'яний тиск залежить від роботи серця, кількості і в'язкості крові та опору в кровоносних судинах (при звуженні кровоносних судин тиск збільшується, а при розширенні їх – зменшується). Запам'ятайте, що з віком у тварини і людини у зв'язку із зниженням еластичності кровоносних судин кров'яний тиск підвищується. Величина кров'яного тиску залежить також від рівня продуктивності тварин. Так, у високопродуктивних корів кров'яний тиск вищий, ніж у малопродуктивних. Безперервність руху крові обумовлена еластичністю кровоносних судин. Лінійна швидкість руху крові по замкненій системі обернено пропорційна ширині кров'яного русла і дорівнює в аорті 400-500 мм/с, а в капілярах – 0,5 мм/с.

Зверніть особливу увагу на пульс, на його дослідження та характеристику (частоту, ритм, швидкість, наповнення, величину, еластичність). Він характеризує роботу серця і стан судин.

З'ясуйте питання нервової та гуморальної регуляції серцево-судинної системи. Зверніть увагу на вивчення судинно-рухових нервів (вазоконстрикторів та вазодилітаторів), чутливих (пресорних та депресорних) нервових закінчень у кровоносних судинах та рефлексогенних зонах (дуга аорти, каротидний синус) в регуляції кров'яного тиску.

З'ясуйте роль кори великих півкуль головного мозку в роботі серця та судин. Участь кори великих півкуль в регуляції серцево-судинної системи можна довести виробленням умовних рефлексів.

Важливим є вивчення особливостей кровообігу в різних органах: серці, легенях, головному мозку, печінці, нирках, селезінці

Необхідно знати роль кров'яних депо.

Ознайомтесь з факторами, які обумовлюють рух лімфи в організмі тварини.

Запитання для самоперевірки:

1. Що таке кров та які її функції? 2. Назвіть фізико-хімічні властивості крові. 3. Які існують буферні системи крові, їх фізіологічне значення? 4. Де утворюються і руйнуються формені елементи крові? 5. Яке значення еритроцитів, лейкоцитів, кров'яних пластинок? 6. Що таке гемоліз та коли він настає? 7. Значення реакції осідання еритроцитів, як вона проводиться? 8. Опишіть механізм зсідання крові. 9. Які речовини входять до складу гемоглобіну, кількісне і якісне його визначення? 10. Що таке лейкоцитарна формула, її значення у ветеринарії? 11. Як визначають групи крові? 12. Як регулюється склад крові? 13. Як визначають сумісності крові у сільськогосподарських тварин? 14. Що таке лімфа, її утворення та фізіологічне значення? 15. Яку роль грають кров'яні депо? 16. Як визначається кількість крові в організмі тварини? 17. Чим забезпечується безперервність руху крові? 18. З яких фаз складається серцевий цикл? 19. Що таке серцевий поштовх та як, він визначається? 20. Які існують тони серця, їх утворення? 21. Від чого залежить частота серцевих скорочень у сільськогосподарських тварин? 22. Назвіть властивості серцевого м'яза. 23. З яких вузлів складається провідна система серця? 24. Що таке абсолютна та відносна рефрактерність серцевого м'яза? 25. Які існують методи дослідження серцевої діяльності? 26. Що таке електрокардіографія та як вона проводиться? 27. Що таке систолічний та хвилинний об'єм серця? 28. Як відбувається нервово-гуморальна регуляція роботи серця? 29. Що таке кров'яний тиск та чим він обумовлюється? 30. Які існують методи вимірювання кров'яного тиску? 31. Як визначається лінійна швидкість течії крові? 32. Яку роль грають рефлексогенні зони у регуляції кров'яного тиску?

33. Під впливом яких гуморальних факторів змінюється просвіт судин? 35. Вкажіть особливості кровообігу в серці, легенях, головному мозку, печінці, селезінці, нирках. 36. Що таке пульс, його визначення та характеристика? 37. Внаслідок чого виникає венний пульс?

1.2 Кровотворення та його регуляція

Методичні поради. **Кровотворення (гемопоез)** – процес утворення, розвитку і дозрівання клітин крові. Розрізняють **еритропоез** – утворення еритроцитів, **лейкопоез** – утворення лейкоцитів і **тромбопоез** – утворення тромбоцитів. **Кровотворення** – одна з функцій, яка виникає раніше за всіх в організмі. Відповідно до сучасних поглядів усі формені елементи крові мають загальне походження. Їхнім родоначальником є велика клітина – гемоцитобласт. Під час внутрішньоутробного періоду утворення і розвиток еритроцитів, зернистих лейкоцитів і мегакаріоцитів (клітини, з яких створюються тромбоцити) відбувається у печінці. Наприкінці внутрішньоутробного періоду кровотворення в печінці припиняється, і єдиним органом утворення цих клітин стає червоний кістковий мозок. Родоначальниками без'ядерних еритроцитів є ядерні еритробласти червоного кісткового мозку. У гранулах еритробластів, що складаються з рибосом, синтезується гемоглобін. При синтезі гема використовується залізо, що входить до складу білків феритину і сидерофіліну. Еритроцити, що надходять у кров з кісткового мозку, називаються ретикулоцитами. Міститься їх у крові близько 1%. Дозрівання ретикулоцитів відбувається протягом декількох годин. Попередники лімфоцитів утворюються в червоному кістковому мозку. Дозрівання і розмноження В-лімфоцитів відбувається у лімфовузлах і селезінці. Інші клітини-попередники з кісткового мозку поряд з кров'ю надходять у вилочкову залозу, або тимус, тут утворюються Т-лімфоцити, які потім потрапляють у кров і прямують до лімфатичних вузлів. Тромбоцити походять із клітин червоного кісткового мозку – мегакаріоцитів. У цитоплазмі мегакаріоцита, під керуванням його гігантського ядра, відбувається утворення і розвиток 3-4 тис. тромбоцитів. Потім мегакаріоцит випускає свої цитоплазматичні відростки через стінки кровоносних судин. У відростках містяться дозрілі тромбоцити, вони відриваються, надходять у кров і починають виконувати свої функції. Мегакаріоцит при цьому не припиняє свого існування, його ядро нарощує нову цитоплазму, у якій відбувається наступний цикл. Кожен мегакаріоцит за час свого існування в кістковому мозку дає 8-10 поколінь тромбоцитів. Тромбоцити надходять у кров у зрілому стані, але без ядра і спадкового ядерного матеріалу (ДНК). Вони існують, але не розвиваються, витрачають себе, але не відновлюються. За відсутності ядра в струмі крові можливий тільки синтез за рахунок запасів речовин і енергії, отриманих від мегакаріоцита, тому в кров'яному руслі кожен тромбоцит живе

недовго. Старі еритроцити руйнуються в клітинах системи мононуклеарних фагоцитів, найчастіше – у печінці і селезінці. Руйнування еритроцитів здійснюється трьома шляхами: а) фрагментоз – руйнування найбільш рухливих молодих еритроцитів, які тільки вийшли з кісткового мозку, за рахунок механічних процесів циркуляції крові; б) фагоцитоз – клітинами мононуклеарної фагоцитарної системи в печінці і селезінці (ці органи називають «цвинтарем» еритроцитів); в) гемоліз старих еритроцитів безпосередньо в циркулюючій крові. Гемоглобін, що міститься усередині еритроцита, не обмінюється і вилучається з кров'яного русла разом з еритроцитами. Руйнування й утворення лейкоцитів відбуваються постійно. Місцем їхнього руйнування є клітини мононуклеарної системи печінки і селезінки. Процес руйнування лімфоцитарних клітин пов'язаний безпосередньо з виконанням захисних функцій. Життя більшості лімфоцитів обмежено годинами і днями. До швидкого зносу їх приводить інтенсивне функціонування і часте подвоєння. І тільки група лімфоцитів, що не бере особистої участі в боротьбі з антигенами, так звані «клітини пам'яті», після впливу антигену без подвоєння зберігаються в організмі більше року, а потім зрідка поділяються і спадкове передають свої функції. Руйнування тромбоцитів відбувається, в першу чергу, при ушкодженні кровоносних судин, або пошкодженні їхньої внутрішньої оболонки, при цьому виділяються тромбоцитарні фактори, що беруть участь у всіх фазах зсідання крові.

Вміст у крові формених елементів, їхня кількість і відновлення залежать від функції ряду органів. У кістковому мозку відбувається утворення і дозрівання еритроцитів, гранулоцитів і тромбоцитів. У лімфовузлах і мальпігієвих тільцях селезінки утворюються лімфоцити. Клітини мононуклеарної системи селезінки є місцем руйнування старих еритроцитів. Селезінка і печінка беруть участь у перерозподілі формених елементів крові. Система цих органів відноситься до системи крові.

Регуляція перерозподілу формених елементів крові в організмі здійснюється нервовою системою за допомогою хеморецепторів, які знаходяться в селезінці, печінці, кістковому мозку і лімфовузлах. Кількість формених елементів у крові тварин знаходиться під контролем кори великих півкуль головного мозку. При подразненні нервів, що йдуть до кісткового мозку, у собак збільшується вміст еритроцитів у крові. Відбувається перерозподіл крові між внутрішніми і периферичними судинами. Тривале подразнення блукаючого нерву супроводжується наростанням кількості лейкоцитів у крові судин шлунково-кишкового тракту і зменшенням їх кількості в інших судинних областях. Подразнення симпатичного нерву призводить до протилежних результатів. Больові подразнення й емоційний стан стимулюють збільшення лейкоцитів у крові. Особливе значення в регуляції кровотворення і перерозподілі елементів крові має гіпоталамічна

область проміжного мозку, що здійснює свій вплив через гіпофіз і центри вегетативної нервової системи. На кровотворення впливають і залози внутрішньої секреції. Посилюють процес кровотворення гормони передньої частки гіпофіза соматотропін (СТГ) і аденокортикотропін (АКТГ), гормони наднирників і щитовидної залози. Андрогени підсилюють еритропоез, а естрогени гальмують його. Нервові й ендокринні впливи здійснюються за рахунок посередників – гемопоетинів. Еритропоетини, що посилюють еритропоез, утворюються в печінці і селезінці, але, головним чином, у нирках. Видалення нирок призводить до зникнення еритропоетинів. Відповідно існують лейкопоетини і тромбоцитопоетини.

Кількість еритроцитів залежить від виду тварини, віку, статі, породи, висоти над рівнем моря, роботи, годівлі. Кількість еритроцитів у новонароджених більша, ніж у дорослих тварин; у скакових коней більша, ніж у ваговозів; у корів і овець з високогірних пасовищ більша у порівнянні з їх родичами з долини. Погіршення годівлі веде до зниження вмісту еритроцитів у крові і утворенню великої кількості незрілих еритроцитів. Для утворення еритроцитів необхідні білки, залізо, вітамін В12, фолієва кислота, вітаміни С і В6, також мікроелементи – мідь, кобальт, марганець (Cu, Co, Mn). При активному травленні, м'язовій роботі, вагітності кількість лейкоцитів у крові зростає (перерозподільний лейкоцитоз) за рахунок виходу їх з депо (селезінка, кістковий мозок, лімфовузли). Справжній лейкоцитоз, на відміну від перерозподільного, спостерігається при запальних процесах, інфекційних захворюваннях, при цьому змінюється лейкоцитарна формула: у крові збільшується кількість молодих форм нейтрофілів. При м'язовій роботі спостерігається міогенний тромбоцитоз – збільшення числа тромбоцитів в 3-5 разів. У першій фазі тромбоцитоз пов'язаний з перерозподілом крові, наприклад, скороченням селезінки і викиданням з неї крові при м'язовій роботі. В другій фазі, при тривалій інтенсивній роботі відбувається утворення нових тромбоцитів. Вирішальне значення в цьому випадку має зниження вмісту кисню у крові, оскільки тромбоцити містять дихальні ферменти і беруть участь у дихальній функції крові. У новонароджених тромбоцитів менше, ніж у дорослих. Зменшується кількість тромбоцитів і з віком. Тромбопенія (зменшення) спостерігається і при нестачі в їжі вітамінів А та групи В.

Питання для самоперевірки:

*1. Яким чином і з яких клітин утворюються формені елементи крові?
2. Де відбувається руйнування клітин крові? 3. Які речовини необхідні для утворення еритроцитів? 4. Яким чином здійснюється процес регулювання кровотворення? 5. Що таке лейкоцитоз і які види його існують? 6. Які існують шляхи руйнування еритроцитів? 7. Що таке міогенний тромбоцитоз і коли він спостерігається? 8. В зв'язку з чим може виникнути*

лейкопенія? 9. У зв'язку з чим може виникнути еритропенія? 10. В зв'язку з чим може виникнути тромбOPENIA? 11. Які гормони беруть участь в процесах кровотворення? 12. Як годівля впливає на процеси утворення клітин крові? 13. В чому полягає різниця між справжнім і перерозподільним лейкоцитозом? 14. Які речовини необхідні для утворення еритроцитів?

РОЗДІЛ II ФІЗІОЛОГІЯ ДИХАННЯ

Методичні поради. Дихання – основний життєвий процес, який забезпечує обмін газів між організмом та зовнішнім середовищем. Газообмін у легенях – це зовнішнє дихання, а поглинання клітинами кисню з наступним утворенням вугільної кислоти – внутрішнє, або тканинне дихання.

Атмосферне повітря надходить до легенів під час вдиху (інспірації), коли розширюється грудна клітка. Видих (експірація) наступає після вдиху. При цьому потрібно засвоїти механізм вдиху та видиху, знати, які м'язи в них беруть участь. Розберіться в механізмі утворення від'ємного тиску в грудній порожнині та його значенням під час вдиху.

Зверніть увагу на типи дихання (грудний, черевний, змішаний) та частоту дихання у сільськогосподарських тварин.

З'ясуйте фізіологічне значення верхніх дихальних шляхів. Ознайомтесь з життєвою місткістю та вентиляцією легень. Як відомо, життєву місткість легень складає дихальне, додаткове та резервне повітря.

Основним у процесі дихання є газообмін – зв'язування і перенесення кров'ю кисню та вуглекислоти. У зв'язку, з цим потрібно зрозуміти причини газообміну, роль у цьому парціального тиску кисню та вуглекислоти. Необхідно знати, в яких сполуках перебуває в крові кисень, вуглекислий газ, азот. Треба чітко собі уявити, що основною причиною газообміну є різниця парціального тиску газів: при легеновому газообміні – різниця між тиском газів альвеолярного повітря і напруженням цих же газів у венозній крові, а при тканинному газообміні – різниця між напруженням газів в артеріальній крові і в міжтканинній рідині.

Більша частина кисню в крові зв'язується з гемоглобіном еритроцитів, а невелика частина його перебуває в розчиненому стані в плазмі крові. Кисень в повітрі дифундує в плазму, а з плазми переходить в еритроцити і вступає в зв'язок з гемоглобіном, утворюючи оксигемоглобін. У капілярах парціальний тиск кисню падає і оксигемоглобін розпадається на гемоглобін і кисень, який переходить у лімфу, а потім у клітини і тканини.

Вуглекислий газ у крові в основному сполучений з лугами. Перехід вуглекислого газу з крові в тканини зумовлений різницею його тиску. У тканинній рідині парціальний тиск вуглекислого газу становить близько 60 мм рт. ст., в артеріальній крові – 40 мм рт. ст., тому вуглекислий газ із тканини переходить у кров. У венозній крові парціальний тиск вуглекислого газу більший, ніж в альвеолярному повітрі, тому він переходить у порожнину альвеол. Зверніть увагу на дихання тварин за різних умов (при пониженому парціальному тиску вугільної кислоти) та на зміну дихання в залежності від віку, продуктивності і умов утримання.

Особливий інтерес представляють пристосувальні особливості дихальної системи в пірнаючих тварин і тварин, що живуть в умовах нестачі O_2 і

надлишку CO_2 . Для пірнаючих тварин характерна: висока киснева місткість крові в зв'язку з великою кількістю гемоглобіну, низькою чутливістю дихального центра до CO_2 у крові, високий ступінь використання O_2 з альвеолярного повітря, великі запаси O_2 у м'язах за рахунок міоглобіну, майже повне спорожнювання легень при видиху. Приблизно ті ж особливості характерні для високогірних і нірних тварин. Споживання O_2 помітно зменшується під час завмирання при вистежуванні тваринами видобутку, нападі й обороні.

Слід мати чітке уявлення про рефлекторну та гуморальну регуляцію дихання.

Дихальний центр, що міститься в довгастому мозку, постійно одержує нервові імпульси, які ідуть по блукаючому нерву з легенів при кожному вдиху й видиху, з верхніх дихальних шляхів, з рефлексогенної області сонної артерії і аорти та з інших частин тіла (рефлекторний вплив). Від дихального центра збудження через спинний мозок по діафрагмальному та міжреберних нервах поширюється на дихальні м'язи, внаслідок чого настає вдих. Видих в нормі є пасивним процесом.

Крім того, дихальний центр постійно подразнюється гуморальне накопиченням у крові кислих продуктів обміну, в першу чергу вуглекислоти. Кора великих півкуль головного мозку також впливає на дихальний центр.

Простежимо це на прикладі першого вдиху і видиху немовляти тварини. У його крові в результаті окисних процесів у клітках тканин зростає концентрація вуглекислого газу. Зміни газового складу крові стимулюють дихальну діяльність двома шляхами – безпосереднім впливом на хеморецептори центру вдиху і рефлекторно – з області хеморецепторів каротидних синусів (в основному) і дуги аорти. Імпульси від центру вдиху передаються центру видиху і загальмовують його. Одночасно з центру вдиху порушення поширюється до центрів спинного мозку, керуючих роботою діафрагмальних і зовнішніх міжреберних м'язів. При їхньому скороченні обсяг грудної клітки збільшується, а легені пасивно слідує за її рухом. Цьому сприяє падіння тиску в міжплевральній щілині, що оточує легені. В результаті в них надходить повітря.

В міру розтягання легень подразнюються рецептори, що знаходяться в стінках повітряних шляхів (від трахеї до дрібних бронхів). Імпульси, що в них виникають, поступово учащуюся, викликаючи гальмування центру вдиху і збудження центру видиху. У результаті виключаються спинномозкові центри і розслаблюються вдихальні м'язи, якими вони керують. Грудна клітина опадає, сприяючи видиху повітря з легень. Відбувається пасивний видих. В умовах емоційного і фізичного навантажень видих відбувається го травлення? Покажіть це на прикладі ротіврів, що керують роботою видихальних м'язів (внутрішніх міжреберних та інших).

По мірі опадання легень подразнення рецепторів розтягання повітряних

шляхів послаблюється. Частота виникаючих у них імпульсів зменшується, що викликає гальмування центру видиху і порушення центру вдиху. Одночасно цьому сприяє нагромадження в організмі CO_2 . У результаті знову настає вдих.

Вивчаючи регуляцію дихання, потрібно пам'ятати, що негативний, тобто нижче атмосферного, тиск у міжплевральній щілині обумовлюється меншим розтяганням легень у порівнянні з грудною клітиною при тому самому акті вдиху. Це викликається тим, що частина енергії повітря, що розтягує легені, витрачається на подолання міжмолекулярних сил тертя і еластичного опору тканин повітряних шляхів і легень.

При вивченні особливостей подиху в птахів необхідно пам'ятати, що під час вдиху повітря, що пройшло через легені, попадає в повітряні мішки, де газообмін не відбувається. А під час видиху повітря, що вийшло з повітряних мішків, знову проходить через легені, де здійснюється повторний газообмін.

Запитання для самоперевірки:

1. Що таке дихання? 2. Як відбувається механізм акту вдиху та видиху? 3. Чому повітря заходить в легені під час вдиху? 4. Які типи дихання існують? 5. Що таке життєва місткість легень та її значення? 6. Які фактори впливають на число дихальних рухів? 7. В чому полягає газообмін у легенях? 8. Яка роль гемоглобіну в газообміні? 9. Яку роль грає дихальний центр в регуляції дихання? 10. Яким чином здійснюється транспорт O_2 і CO_2 ? 11. В чому суть рефлекторної та гуморальної регуляції дихання? 12. Які існують особливості дихання при підвищеному та зниженому тиску повітря? 13. Вкажіть особливості дихання птахів. 14. Що є причиною першого вдиху у новонародженого?

РОЗДІЛ III ФІЗІОЛОГІЯ ТРАВЛЕННЯ

3.1 Фізіологічні особливості травлення сільськогосподарських тварин

Методичні поради. Для вивчення даної теми рекомендується така схема: суть процесу травлення, як першого етапу обміну речовин; поняття про кормові засоби і поживні речовини як джерело живлення тваринного організму; характеристика фізичної, хімічної та біологічної обробки корму; методи дослідження фізіології травлення; процеси травлення в ротовій порожнині, шлунку, тонких та товстих кишках; приймання корму і води сільськогосподарськими тваринами; моторна функція шлунково-кишкового тракту; всмоктування продуктів травлення в шлунку та кишках; виведення з організму незасвоєних харчових речовин; екскреторна функція травного тракту; нейрогуморальна регуляція травних залоз.

Засновником вчення про фізіологію травлення є Павлов І. П. Павловська фістульна методика дозволяє досліджувати процеси соковиділення при згодовуванні різних кормів у різних умовах.

При вивченні фізіології травлення в ротовій порожнині слід звернути увагу на роль слини в травленні, на механізм утворення слини, на секреторну діяльність слинних залоз, склад і властивості слини, на особливості слиновиділення у різних видів тварин; ознайомтесь з методикою І. П. Павлова накладання фістул на протоки слинних залоз, віковими особливостями і регуляцією слиновиділення.

Вивчаючи травлення в шлунку, зверніть увагу на загальні закономірності шлункового травлення, на зв'язок між анатомічною будовою шлунка та його секрецією у сільськогосподарських тварин, склад і властивості шлункового соку, регуляцію виділення шлункового соку, рефлекторну, та нейрохімічну фази шлункового соковиділення, секрецію шлункового соку на різні корми. Особливу увагу необхідно звернути на роль соляної кислоти в шлунковому травленні, на секреторні зони шлунка та їх функціональні особливості, апетит та його значення для травлення, роль слизу, гастрину і гістаміну в шлунковій секреції, на моторну функцію шлунка, механізм евакуації корму з шлунка в дванадцятипалу кишку, блювання, його механізм і значення, особливості шлункового травлення у жуйних, коней, свиней та свійських птахів.

З'ясуйте роль мікрофлори і мікрофауни у рубцевому травленні жуйних, біосинтез білків, вуглеводів, амінокислот, глікогену і вітамінів, утворення газів, особливості перетравлення в рубці вуглеводів: клітковини, крохмалю, цукру.

Обґрунтуйте перетравлення білків у рубці, роль аміаку при перетравленні азотистих речовин, можливість використання в годівлі жуйних сечовини та інших азотовмісних речовин.

З'ясуйте перетравлення в рубці жирів, процес утворення

низькомолекулярних жирних кислот і їх біологічне значення для жуйних, процеси всмоктування в рубці і книжці.

Ознайомтесь з руховими явищами в передшлунках та їх регуляцією, жуйними періодами, їх механізмом і значенням, відрижкою газів, травленням в сичугу.

Особливо зверніть увагу на шлункове травлення у молодняку жуйних у молочний та перехідний періоди, рефлекс стравохідного жолоба і його роль, особливості процесів шлункового травлення у жуйних при згодовуванні різних кормів.

При вивченні процесів травлення в тонких кишках ознайомтесь з функцією підшлункової залози та печінки. З'ясуйте склад і властивості підшлункового соку, фізіологічну роль ферментів підшлункової залози та жовчі для процесів травлення, нейрогуморальний механізм секреторної діяльності підшлункової залози та печінки, процес жовчоутворення та жовчовиділення.

Вивчаючи функцію будь-якого травного соку, необхідно враховувати, що в ньому, крім ферментів, утримуються речовини, що створюють визначене хімічне середовище і додають корму оптимальну для перетравлення структуру. Радимо продовжити складання таблиці 2 за наступним зразком:

Таблиця 2

Фізіологічні властивості травних соків

Травний сік	Фермент	Що розщеплює і до яких продуктів	Інші речовини та їх роль
Слина	Амілаза	Крохмаль до мальтози	Бікарбонати — створюють лужне середовище. Муцин сприяє формуванню травного кома. Лізоцим має бактерицидну дію.
	Мальтаза	Мальтозу до глюкози	
Шлунковий сік	Пепсини	Білки до поліпептидів	Соляна кислота створює кисле середовище, перетворює пепсиноген в пепсин, викликає демінералізацію кісток
	Ліпаза	Жири (емульсовані) до гліцерину і жирних кислот	
Сік підшлунков	Трипсин	Білки до пептидів і амінокислот	Бікарбонати — створюють лужне середовище,

ої залози	Ліпаза	Жири до гліцерину і жирних кислот	створюють розчинні соли жирних кислот
	Лактаза	Лактозу до глюкози і галактози	
Та ін.			

Особливу увагу зверніть на порожнинне та пристінкове травлення в кишках. Ознайомтесь з моторною функцією тонких кишок, видами їх скорочень.

Важливу роль у травленні виконує товстий відділ кишок. У молодняку жуйних в молочний і установчий періоди травного тракту товстий відділ кишок виконує компенсаторну роль в травленні по відношенню до рубця.

Уважно вивчіть роль центральної нервової системи в регуляції процесів травлення. Запам'ятайте, що на травну діяльність значний вплив має кора великих півкуль головного мозку. Тому зрозуміло, наскільки важливу роль для засвоєння корму тваринами і підвищення їх продуктивності відіграє суворе дотримання розпорядку дня на фермах.

Запитання для самоперевірки:

1. В чому полягає суть травлення? 2. Яку роль грав Павлов І. П. у вивченні процесів травлення? 3. Які існують методи дослідження процесів травлення? 4. В чому суть фістульної методики Павлова І. П. у вивченні процесів травлення? 5. З чого складається слина та її значення у травленні? 6. Особливості слиновиділення у різних видів сільськогосподарських тварин? 7. Як відбувається регуляція процесів слиновиділення? 8. Що входить до складу шлункового соку? Назвіть фази виділення шлункового соку? 9. Яка роль соляної кислоти в процесах травлення? 10. Як відбувається перетравлення корму в рубці жуйних? 11. Що таке жуйний період та його роль? 12. Яким тваринам можна згодовувати сечовину і чому? 13. Які особливості шлункового травлення у коней і свиней? 14. Які ви знаєте методи одержання шлункового соку? 15. Склад та властивості соку підшлункової залози? 16. Склад жовчі і її роль у процесах травлення? 17. Склад кишкового соку і механізм його секреції? 18. Фази кишкового травлення? 19. Види рухів тонкого кишечнику? 20. Які існують особливості травлення птахів?

3.2 Участь вітамінів у фізіологічних процесах організму

Методичні поради. **Вітаміни** – це низькомолекулярні біологічно активні речовини, що забезпечують нормальний перебіг біохімічних і фізіологічних процесів в організмі. Вітаміни – необхідний елемент корму для

тварин, оскільки вони не синтезуються або деякі з них синтезуються в недостатній кількості. За відсутності необхідних вітамінів можливості організму щодо виділення з корму і використання поживних речовин послаблюються. Вітаміни можуть бути віднесені до групи біологічно активних сполук, що впливають на обмін речовин в мізерних концентраціях. З вітамінів утворюються коферменти або простетичні групи ферментів, деякі з вітамінів беруть участь в транспортних процесах через клітинні бар'єри, в захисті компонентів біологічних мембран тощо. Вперше з вітамінами зіткнувся російський вчений М. І.Лунін. Він провів експеримент із мишами, розділивши їх на дві групи. Одну групу він годував натуральним незбираним молоком, а іншу тримав на дієті, що складалася з білка – казеїну, цукру, жиру, мінеральних солей і води. Через 3 місяці миші другої групи загинули, а першої – залишилися здоровими. Цей дослід показав, що крім поживних речовин для нормальної життєдіяльності організму необхідно ще якісь фактори. У 1911 році поляк Казимир Функ виділив зі шкірки рису речовину, яка запобігала захворюванню Бері-Бері. Він назвав цю біологічно активну речовину вітаміном (віта – життя), бо вона містила у своїй молекулі аміногрупу, тобто амін життя. До теперішнього часу відомо понад 30 вітамінів. Деякі з них не містять аміногрупу, але за традицією вони теж називаються вітамінами. Основна кількість вітамінів надходить в організм з кормами, і тільки деякі синтезуються мікроорганізмами, що містяться в кишечнику, однак і у цьому разі їх кількість є не завжди достатньою. Сучасна наукова інформація свідчить про найрізноманітнішу участь вітамінів у процесі забезпечення життєдіяльності організму. Одні з них є обов'язковими компонентами ферментних систем і гормонів, що регулюють численні етапи обміну речовин в організмі, інші є початковим матеріалом для синтезу тканинних гормонів. Вітаміни у великій мірі забезпечують нормальне функціонування нервової системи, м'язів і інших органів і багатьох фізіологічних систем. Від рівня вітамінної забезпеченості організму залежить рівень фізичної працездатності, витривалості і стійкості організму до впливу несприятливих чинників зовнішнього середовища, включаючи інфекції і дії токсинів. У кормах можуть міститися не тільки самі вітаміни, але і речовини-попередники – провітаміни, які тільки після ряду перетворень в організмі стають вітамінами (каротин, наприклад, переходить у вітамін А, 7-дегідрохолестерин переходить у вітамін D3). Порушення нормального перебігу життєво важливих процесів в організмі через тривалу відсутність у раціоні того або іншого вітаміну призводить до виникнення важких захворювань, відомих під загальною назвою авітаміноз. У деяких випадках авітамінози можливі як наслідок захворювань, результатом яких є припинення всмоктування вітаміну або його посилене руйнування у шлунково-кишковому тракті. Для авітамінозів характерна виражена клінічна картина зі суворо специфічними ознаками. Досить поширеним явищем

залишається часткова вітамінна недостатність, в тій або іншій мірі виражена гіповітамінозом. Вона протікає легше, її прояви нечіткі, менш виражені, до того ж існують і приховані форми такого стану, коли погіршується стан здоров'я, знижується працездатність, зменшується продуктивність без характерних симптомів. Причиною гіповітамінозів може бути і підвищена потреба у вітамінах при посиленій фізичній роботі, при впливові на організм несприятливих чинників. Такими можуть бути переохолодження, перегрівання, стресові ситуації тощо. Аналогічно їх причиною можуть бути і фізіологічні стани, що пред'являють до організму підвищені вимоги, наприклад, вагітність і лактація.

До основних причин гіпо- та авітамінозів відносять:

1. Недостатнє надходження вітамінів з кормами, пов'язане з їх низьким вмістом в раціоні, зниженням загальної їх кількості у вживаних кормах, втратами вітамінів в ході технологічного процесу.
2. Пригнічення мікрофлори кишечника, яка продукує деякі вітаміни.
3. Порушення процесу асиміляції вітамінів.
4. Підвищена потреба у вітамінах, пов'язана з особливостями фізіологічної будови організму або з інтенсивним фізичним навантаженням, особливими кліматичними умовами тощо.
5. Тривала відмова тварини від корму.
6. Вроджені генетично зумовлені порушення обміну та функцій вітамінів.

Випадки, в яких виникає підвищена потреба вітамінів:

1. Більше вітамінів потребують молодняк та самки в період лактації.
2. При інтенсивному фізичному навантаженні.
3. В стресових ситуаціях.
4. При інфекційних захворюваннях.

Вітаміни можна розділити на три групи. В основну включають вітаміни групи В: В1, В2, В6, В12, фолієву кислоту, пантотенову кислоту, РР, біотин. Ці вітаміни як коферменти беруть участь у вуглеводному, енергетичному обміні. Другу групу формують вітаміни-біоантиоксиданти, які нейтралізують активні форми кисню. Це вітамін С (аскорбінова кислота), який діє у водних фазах організму: у сироватці, в слізній рідині, в легеневій рідині; вітамін Е, або токоферол, який знаходиться в клітинних оболонках, які також дуже сильно піддаються шкідливому впливу активних форм кисню. В цю ж групу входять каротиноїди, наприклад бета-каротин. Третя група – це прогормони, тобто вітаміни, з яких утворюються деякі гормони. В їх числі вітаміни D, А та інші.

За своєю *хімічною природою* вітаміни поділяються на дві великі групи – водорозчинні (легко розчиняються у воді) та жиророзчинні (розчиняються у жирах та засвоюються у кишечнику за допомогою ліпідів). Водорозчинні вітаміни як правило не накопичуються в організмі і легко виводяться з нього,

тому їх необхідно додавати щоденно. Жиророзчинні вітаміни накопичуються в печінці та жировій тканині і тому зберігаються в організмі протягом тривалого часу. Кожна з цих груп містить велику кількість різних вітамінів, які звичайно позначають буквами латинського алфавіту. Жиророзчинні вітаміни у воді не розчиняються, тому їх екстрагують з сировини неполярними розчинниками. До них належать вітаміни: кальциферолі – вітамін D, каротиноїди – провітамін А, ретинол – вітамін А, токоферол – вітамін Е, філохінони – вітамін К. Вони всмоктуються в тонкому кишечнику за наявності жовчі. Біологічна роль жиророзчинних вітамінів у значній мірі зумовлена їхньою участю в забезпеченні нормального функціонального стану клітинних, цитоплазматичних мембран.

До **водорозчинних вітамінів** належать: аскорбінова кислота – вітамін С, біотин – вітамін Н, нікотинова кислота – вітамін РР (В3), рибофлавін – вітамін В2, пантотенова кислота – вітамін В5, піридоксин – вітамін В6, тіамін – вітамін В1, фолієва кислота – вітамін В9, ціанокобаламін – вітамін В12. Усі вони термостабільні, за винятком вітаміну С, який руйнується під час нагрівання в присутності кисню та важких металів.

Вітаміни підтримують біохімічні реакції на рівні, який захищає організм від впливу сильнодіючих факторів та під час виникнення патологічних процесів. Значну роль грають вітаміни у збереженні біологічної повноцінності тканин, що має велике значення для тривалості активного періоду життя для кожного організму. Вітамінам та їхнім комплексним сполукам при відповідній активності нервової системи належить велика роль у запобіганні старіння організму і ранньої старості. Добра забезпеченість вітамінами ростучих тварин дозволяє зберігати їх від гибелі, прискорює ріст і розвиток.

Вплив вітамінів на протікання деяких фізіологічних процесів в організмі надано в Додатку А.

Питання для самоперевірки

1. Які речовини належать до провітамінів? 2. З чим пов'язано виникнення авітамінозів та гіповітамінозів? 3. Що таке «гіповітаміноз»? 4. В яких випадках виникає підвищена потреба у вітамінах? 5. Які вітаміни відносяться до жиророзчинних? 6. На які три групи розподіляють вітаміни? 7. В чому полягає біологічна роль жиророзчинних вітамінів? 8. В чому полягає роль вітамінів у запобіганні старіння?

РОЗДІЛ IV ОБМІН РЕЧОВИН І ЕНЕРГІЇ

4.1 Обмін речовин та енергії. Терморегуляція

Методичні поради. Обмін речовин та енергії – важливіша функція організму. Вона полягає в прийнятті в організм із зовнішнього середовища різних речовин, в засвоєнні і зміні їх і в виділенні продуктів розпаду, що утворюються. При всіх цих процесах потенціальна енергія складних органічних сполук звільнюється і перетворюється в теплову, механічну, електричну. Обмін речовин і перетворення енергії невід’ємні один від одного і складаються з двох процесів: асиміляції (створення живій матерії) і дисиміляції (розпад речовин клітин тканин).

Фізіологія не розглядає детально динаміку хімічних перетворень речовин, що відбуваються у клітинах. Це є завданням біохімії. Тому рекомендуємо вам вивчати цей матеріал одночасно з відповідними розділами курсу біохімії.

До найбільш важливих питань даного розділу відносяться: проміжний обмін білків, нуклеїнових кислот, жирів, вуглеводів, мінеральних солей і води; роль вітамінів в обміні речовин; механізм терморегуляції; нервово-гуморальна регуляція всіх цих процесів.

Вивчати проміжний обмін білків і нуклеїнових кислот, жирів і вуглеводів рекомендується у такої послідовності:

- а) значення цих речовин в організмі;
- б) основні етапи перетворення їх в органах і тканинах тварин, участь печінки і вітамінів у цих процесах;
- в) роль нервової системи (гіпоталамуса особливо) і гормонів в регуляції обміну цих речовин;
- г) особливості обміну речовин в організмі різних представників ссавців і птахів.

Перетворення білків, жирів і вуглеводів відбуваються в організмі одночасно, але для полегшення вивчення прийнято розглядати обмін їх окремо.

Найбільше біологічне значення в житті клітин (в їх обміні речовин) мають білки і нуклеїнові кислоти. З цими речовинами пов’язані усі основні прояви життя. Значення багатьох білків в організмі обумовлено їх ферментативними властивостями. Для процесів обміну білків в клітинах організму характерно постійне їх самовідновлювання, яке складається з розщеплення і синтезу клітинних білків. Вивчить роль печінки в обміні білків. В ній відбуваються процеси переамінування (перебудова) і дезамінування амінокислот, синтез багатьох білків плазми крові і сечовини (у птахів – сечової кислоти). Треба уявити, від чого залежить біологічна цінність білків корму, в чому проявляється їх специфічна динамічна дія, яка роль ДНК і РНК в синтезі білків, як відбувається регуляція білкового обміну.

Вуглеводи в організмі тварин – головне джерело енергії. Це обумовлено великою інтенсивністю їхнього розпаду й окислювання, а також тим, що вони дуже швидко витягаються з депо (резервів) при дії на тварин стресорів (наприклад, при нападі ворога і т.і.), при фізичному навантаженню (бігу, польоті). Вивчите роль печінки у вуглеводному обміні і його регуляції, особливості обміну вуглеводів у жуйних тварин.

Тваринник повинний добре знати роль ліпідів (жирів, фосфоліпідів і стеринів) в організмі тварин і їхній обмін.

Жири, як і вуглеводи, не тільки входять до складу цитоплазми і мембрани клітин, але і беруть участь в енергетичному обміні. Вони виконують пластичну роль, входячи до складу клітинних мембран. Велика енергетична роль жирів: по своїй теплотворній здатності вони перевищують в 2,4 рази вуглеводи і білки.

Три ненасичені жирні кислоти – лінолева, ліноленова й арахідонова – в організмі тварин не синтезуються, але їм належить виняткова роль. Тому ці кислоти відносять до **незамінних**. Вони попереджають розвиток атеросклерозу, переводячи холестерин у легкорозчинні сполуки, знижують зсідання крові, підвищують стійкість організму до інфекцій, попереджають ряд шкірних захворювань. Крім того, арахідонова кислота є вихідним матеріалом для синтезу в клітинах тканин **простагландинів**, що володіють надзвичайно високою біологічною активністю й універсальністю дії.

В даний час відомо 14 природних простагландинів, їх підрозділяють на 4 основні групи і позначають буквами латинської абетки: А, В, Е, F. Утворюються простагландини у всіх клітинах організму, коли виникає в них необхідність. Виконавши свою функцію, вони швидко руйнуються.

Функції простагландинів винятково різноманітні: вони підтримують нормальний рівень усіх фізіологічних і біохімічних процесів в організмі, підсилюють або послабляють активність інших регулюючих механізмів і виконують роль посередника впливу на клітини-мішені гормонів. Деякі їхні аналоги синтезовані і використовуються у ветеринарії і медицині.

З арахідонової кислоти в тромбоцитах утворюються **тромбоксани**, що запускають механізм зсідання крові, стимулюючи злипання тромбоцитів, а з циклічного перекису цієї кислоти в стінках судин синтезується **простациклін** – речовина, що запобігає злипанню тромбоцитів, тобто протидіє утворенню первинного тромбоцитарного тромбу.

Жир бере участь у терморегуляції. Зверніть увагу на розташування жиру в тілі тварин, що живуть у різних зонах. У тварин Крайньої Півночі жир розташований по всій поверхні тіла і тому служить гарною теплоізоляцією. Характерні зміни в жировому обміні настають у передміграційний і міграційний періоди в птахів. У передміграційний період зростають кількість споживаного птахом корму і відкладення жиру за рахунок вуглеводів корму.

Особливе місце в жировому обміні займає так звана бура жирова

тканина, що розташовується в області серця, діафрагми, міжлопаточній області й уздовж хребта. Клітки цієї тканини багаті мітохондріями, а зміст цитохрому в ній у чотири рази більше, ніж у тканинах мозку і м'язів. У більшості ссавців її знаходять у період ембріонального розвитку й у перші дні після народження (у птахів вона відсутня), надалі вона замінюється білим жиром. У тварин сплячих узимку бура жирова тканина залишається на все життя. Одним з характерних властивостей бурої жирової тканини є висока чутливість її ліполітичних ферментів до норадреналіну.

Коли температура повітря підвищується, імпульси від рецепторів шкіри надходять у центральну нервову систему, зокрема, у гіпоталамус, і по симпатичним нервам досягають бурої жирової тканини. Норадреналін, що виділяється закінченнями симпатичних нервів, сприяє активізації ліполітичних ферментів, що приводить до збільшення продуктів гідролізу жиру. Гліцерин надходить у кров, а жирні кислоти окислюються безпосередньо в бурій жировій тканині, звільняючи велику кількість тепла. Місце розташування цієї тканини таке, що звільнене тепло в першу чергу нагріває життєво необхідні органи (серце, печінка, мозок та ін.).

Важлива роль в обміні речовин належить вітамінам. Радимо ознайомитися з механізмом їхньої дії і записати основні дані про фізіологічну роль кожного вітаміну за зразком, приведеному в таблиці 3.

Таблиця 3

Роль вітамінів в обміні речовин

Вітамін	Фізіологічна дія вітамінів
А	Захищає епітелій шкіри і слизових оболонок від ороговіння. У формі ретіналю входить до складу зорового пурпуру паличок і колбочок, впливає на обмін білків, нуклеїнових кислот і жирів.
Д ₂ , Д ₃	Активною формою вітаміну є його похідна 1,25-дігідроксівітамін Д ₃ . Сприяє всмоктуванню Са і Р з кишечника.

Велике значення для нормальної життєдіяльності організму мають вода, макро- і мікроелементи. Наприклад, в обміні вуглеводів, жирів і білків надзвичайно важлива роль належить фосфору.

Мікроелементи входять до складу ферментних систем. Запишіть у робочий зошит значення кожного мікроелемента. Вивчіть процеси регуляції обміну води і мінеральних речовин в організмі. Центр, що регулює водно-сольовий обмін, знаходиться в гіпоталамусі. Він обумовлює включення в регуляцію ряду залоз внутрішньої секреції: гіпофіза, щитоподібної, паращитоподібних, надниркових. Тиреокальцитонин (кальцитонин щитовидної залози) знижує рівень кальцію в крові, гальмуючи виділення його з кісток. Гормон паращитоподібних залоз (паратгормон) підвищує концентрацію кальцію в крові, стимулюючи діяльність клітин, що руйнують

кістки. Обидва гормони підсилюють виведення з організму фосфатів. В регуляції обміну натрію і калію бере участь гормон коркового шару наднирників – альдостерон. У регуляції обміну води в організмі важлива роль належить нейрогормону гіпоталамуса – вазопресину. Вивчите механізм його дії.

Мікроелементи – йод, кобальт, залізо, мідь, марганець, цинк, селен та інші входять до складу різних біологічно активних речовин організму, гормонів, ферментів. Велике значення для обміну жирів має селен (він входить до складу ферменту, що розщеплює пероксиди ненасичених жирних кислот).

Вуглеводи, жири і білки при розщепленні виділяють енергію, що використовується організмом. Обмін енергії, як правило, вивчають методом непрямой калориметрії. Дуже важливо усвідомити значення дихального і калоричного коефіцієнтів CO_2 і O_2 у дослідженні обміну енергії цим методом.

В зв'язку з цим потрібно знати калорійну цінність білків, жирів і вуглеводів та її визначення; треба також знати, в чому полягає закон ізодинамії та його значення при складанні кормових раціонів.

Про згоряння речовин, що відбувається в організмі під час досліду, можна дізнатися за допомогою дихального коефіцієнту (ДК) – об'ємного співвідношення видихуваного твариною вуглекислого газу до вдихуваного

кисню за той же проміжок часу $\text{ДК} = \left(\frac{V_{\text{CO}_2}}{V_{\text{O}_2}} \right)$. З'ясуйте, чому при згорянні

вуглеводів дихальний коефіцієнт дорівнює одиниці, при згорянні білків – 0,8, а при згорянні жирів – 0,7.

За величиною дихального коефіцієнта судять про якісну сторону обміну, тому що він показує, за рахунок яких речовин в організмі тварини утворюється в даний момент енергія.

На інтенсивність обміну речовин помітно впливає прийняття їжі. При цьому обмін підвищується до 30%. Такий вплив на обмін речовин називається специфічною динамічною дією їжі. Динамічно дія найбільше проявляється при споживанні білків.

Теплорегуляція. Особливе місце в життєдіяльності організму займає теплорегуляція. Незважаючи на величезну амплітуду коливань температури зовнішнього середовища, температура тіла в ссавців і птахів залишається щодо постійної. Підтримка сталості температури тіла здійснюється за допомогою механізму саморегуляції співвідношення теплоутворення і тепловіддачі. У багатьох ссавців і птахів на початку постнатального періоду температура тіла в значній мірі залежить від температури зовнішнього середовища. Потім тварина поступова здобуває здатність регулювати температуру тіла, і в першу чергу за допомогою хімічної терморегуляції (термогенезу).

У передньому гіпоталамусі мається центр тепловіддачі, а в задньому – центр теплопродукції. У випадку підвищення температури крові підсилюються процеси тепловіддачі, гальмуються процеси теплопродукції. Навпаки, у випадку зниження температури крові підсилюється процес теплопродукції за рахунок м'язової діяльності, тремтіння, посилення обміну в клітинах, при цьому гальмуються процеси тепловіддачі. Усі ці процеси спрямовані на підтримку гомеостазу.

Температура середовища, при якій спостерігається найменша інтенсивність обміну речовин, називається *критичною крапкою*. Так, у лемінгів вона влітку знаходиться на рівні $+20^{\circ}\text{C}$, а узимку – -14°C .

Складіть схему механізму хімічної терморегуляції при зниженні температури середовища. Укажіть роль рецепторів шкіри, гіпоталамуса і залоз внутрішньої секреції в цьому процесі.

Вивчіть особливості фізичної терморегуляції у тварин, що живуть у різних зонах .

Багато ссавців і птахів для виведення надлишків тепла використовують випар води з дихальних шляхів. Зверніть увагу на той факт, що в представників сімейства псових при тепловій задишці основний потік повітря надходить через носові ходи, а виводиться через рот. Це значить, що випар вологи відбувається переважно зі слизової носа, а не ротової порожнини і язика.

У тварин різних широт у процесі філогенезу утворилися і деякі анатомічні особливості, що сприяють терморегуляції в даних умовах середовища. У степових тварин великі вуха з величезною мережею кровоносних судин, у тварин Півночі густий шерстний покрив.

У птахів відсутні потові залози, тому випар води в них здійснюється тільки частішим диханням, причому в жарку погоду відбувається розширення кровоносних судин ротової порожнини. У деяких видів птахів дихання доповнюється особливими коливальними рухами глотки, що забезпечують значну віддачу тепла.

Запитання для самоперевірки:

1. Що таке загальний і проміжний обмін речовин? 2. Які існують особливості білкового обміну в жуйних тварин і птахів? 3. Як відбувається регуляція обміну білків? 4. Яка роль вуглеводів в організмі? 5. Які вітаміни беруть участь у обміні вуглеводів? 6. Як регулюється вуглеводний обмін? 7. Яка роль жирів в організмі? 8. Як відбувається обмін жирів і його регуляція? 9. Які функції бурої жирової тканини? 10. Що таке простагландини і яка їхня роль в організмі? 11. Яка роль води, фосфору, кальцію, натрію, калію і сірки в обміні речовин? 12. Як регулюється обмін макроелементів в організмі тварин? 13. Що таке мікроелементи і яка їхня роль в організмі тварин? 14. Якими методами вивчають обмін енергії у тварин? 15. Що таке дихальний і

калоричний коефіцієнти? 16 Яким чином температура тіла підтримується на відносно постійному рівні?

4.2 Особливості обміну енергії і терморегуляція у сільськогосподарських тварин

Клітини тваринного організму відносяться до гетеротрофних, тобто вони можуть існувати тільки в тих випадках, якщо одержують високомолекулярні живильні речовини, у яких акумульована сонячна енергія. Гетеротрофні клітини використовують цю енергію для виконання своїх біологічних функцій і виділяють як кінцеві продукти CO₂ і H₂O. Сонячна енергія, що накопичена в процесі фотосинтезу, при перетворенні в процесі дихання забезпечує біологічні реакції необхідною енергією. При розпаді, наприклад, глюкози до молочної кислоти звільняється 207,24 кДж енергії. Якщо молекула глюкози розпадається до кінцевих продуктів CO₂ і H₂O, звільняється 2860,62 кДж енергії. Такий одночасний спалах тепла не може ефективно використовуватися в організмі. Тому близько 50% енергії акумулюється організмом у виді макроергів, утворюються молекули АТФ. Утворення АТФ у дихальному ланцюзі носить ступеневий характер. Така ступеневість обумовлює поділ великих порцій окисної енергії на більш дрібні, біологічно придатні.

До основних процесів, що вимагають витрат енергії відносять:

1. Біосинтез більш складних молекул із відносно простих, що відбувається в середовищі, термодинамічно несприятливому для синтезу (наприклад, утворення глікогену з глюкози у водному середовищі).
2. Виконання механічної роботи (скорочення м'яза).
3. Нагромадження речовин, або їх активне перенесення проти градієнта хімічного потенціалу.
4. Процеси проведення або передачі нервового імпульсу.
5. Біолюмінесценція. Організм тварини є відкритою саморегулюючою і само відтворною системою, що обмінюється з навколишнім середовищем речовиною й енергією.

Фактори, що впливають на енергетичний обмін

Кількість тепла, що вивільняється при споживанні організмом 1 л кисню, називається «енергетичним еквівалентом кисню». Величина його залежить від того, на окислювання яких речовин використовується кисень. Споживання кисню, або рівень метаболізму залежить від стадії життєвого циклу, температури середовища, часу, року і доби, від активності, харчування тварини, його розмірів, а також від генетичних особливостей тварини. Так, у хижаків обмін енергії вище, ніж у травоядних при однаковому розмірі їхнього тіла. М'язова активність, впливає на величину споживання кисню. У корів у стоячому положенні газообмін підвищується на 30% порівняно з газообміном у лежачих (сплячих) корів. А після 5-хвилинної пробіжки споживання кисню

збільшується в 3 рази порівняно зі станом спокою. Енергетичні витрати зростають і при роботі окремих груп м'язів, наприклад, при жуванні споживання кисню збільшується на 14%. А якщо при цьому тварина пересувається, то витрати стають ще більше. Статеві розлади, стресові фактори також підсилюють енергетичний обмін.

Добова періодика обмінних процесів. Найнижче споживання O₂ спостерігається ранком до годівлі тварин, потім рівень обміну газів збільшується, а до 24-х годин трохи знижується. Такі коливання спостерігаються при постійних умовах освітленості, температури і вологості. Добовий ритм залежить також від прийому корму. В умовах голодування добовий ритм енергетичного обміну помітно порушується. Крім добової періодики існує ще сезонний ритм метаболічних процесів. Хоча необхідно відзначити, що штучне створення сприятливих умов нівелює вплив метеорологічного фактора на енергетичний обмін сільськогосподарських тварин.

В енергетичному обміні велику роль грають **травлення й обмінні процеси в рубці**. Якщо видалити поживні речовини з рубця, споживання O₂ різко знижується, при наповненні рубця кормовими масами обмін енергії повертається до норми. Крім того, через стінку рубця всмоктується значна кількість ЛЖК, які є енергетичним матеріалом для тканин тварини.

Вплив корму на енергетичний обмін. При споживанні рослинних кормів тварини, для забезпечення організму необхідними поживними речовинами, повинні переробити велику кількість корму. У процесі еволюції жуйні пристосувалися для більш повного використання енергії рослинних кормів. Однак, це використання пов'язано з великими витратами енергії у вигляді тепла. У жуйні витрати обмінної енергії за рахунок розсіювання тепла складають 30-50%. Тепловитрати залежать від якості корму і, головним чином, від вмісту в ньому клітковини. Вагітність тварин супроводжується додатковою витратою енергії, особливо в другій половині. До кінця тільності енергетичні витрати збільшуються приблизно до 35%. У процесі росту і розвитку тварин відбувається зміна рівня обміну енергії. Максимальне споживання кисню в корів відзначають у молочному періоді. На обмін речовин і енергії впливають і метеорологічні фактори. Інтенсивність обміну енергії мінімальна при оптимальній температурі і збільшується при підвищенні або зниженні її.

Лактація істотно впливає на енергетичний обмін. При удої 18 кг молока за добу енергетичний обмін може збільшитися в 2 рази. Регуляція обміну енергії відбувається як центрами вегетативної нервової системи, як і через кров (гуморальна регуляція).

Обмін речовин регулюється і **корою півкуль головного мозку**, яка свій вплив оказує через гіпоталамічну область і симпатичні нерви. По симпатичних нервах ідуть імпульси, які впливають на м'язи, подразнення

симпатичної нервової системи посилює обмін енергії. Важливе значення в регуляції обміну енергії мають рефлекси, що виникають при подразненні різних інтеро- та екстерорецепторів. Суттєвий вплив на регулювання енергетичних процесів оказують гормони гіпофізу, щитоподібної, підшлункової та надниркової залоз. Гормони щитовидної залози – тироксин та трийодтиронін, наднирників – адреналін посилюють його. Екстракти підшлункової залози знижують інтенсивність обмінних процесів.

Терморегуляція

Пристосування організму тварин до високих і низьких температур середовища здійснюється за допомогою хімічної і фізичної терморегуляції.

Під **хімічною терморегуляцією** розуміється зміна енергетичного обміну в умовах низьких і високих температур. При низьких температурах інтенсивність обміну речовин збільшується, що охороняє організм від переохолодження. При високих температурах інтенсивність обміну знижується, що є одним із засобів боротьби з перегріванням. Основну роль у здійсненні хімічної терморегуляції грають зміни обміну у скелетних м'язах і печінці.

Температура середовища, при якій відзначають найнижчий рівень обміну при найменшій напрузі механізмів тепловіддачі, називається **критичною крапкою (КК)**. Температурна зона, в якій цей низький обмін підтримується на постійному рівні, називається зоною термічної нейтральності (ЗТН). Особливості хімічної терморегуляції обумовлені як морфологічними даними тварини (теплоізоляція вовною і підшкірним шаром, розвиток потових залоз, поверхня тіла, маса), так і екологічними умовами існування й сезоном року. У сільськогосподарських тварин висока стійкість до низьких температур забезпечується добре розвиненими теплорегулюючими механізмами. У великої рогатої худоби – дуже низька КК і широкий діапазон ЗТН – від 4 до 20°C. Встановлено, що в лактуючих корів обмін підвищується тільки при значному зниженні температури навколишнього середовища. При високій температурі тварині важко утримувати постійну температуру тіла. Жуйні, зокрема велика рогата худоба, не можуть уповільнити обмінні процеси в тканинах при високій температурі тому, що навіть відмовлення від кормів не припиняє надходження з рубця, як ЛЖК, так й неорганічного фосфору. Останні сприяють підвищенню споживання O₂ і звільненню енергії у вигляді тепла.

Хімічна терморегуляція в сільськогосподарських тварин в умовах високих температур виявляється дуже слабо, і температурний гомеостаз у них забезпечується добре розвиненою фізичною терморегуляцією. У дорослих трав'яїдних підвищення температури повітря супроводжується збільшенням теплопродукції, а не зниженням, як варто було б очікувати.

У новонароджених телят, ягнят і лошат хімічна терморегуляція розвинена добре (на відміну від дорослих тварин) і підвищення температури

навколишнього середовища не завжди викликає підвищення енергетичного обміну, частіше навіть споживання O₂ зменшується, внаслідок чого новонароджені більш стійкі до високих температур повітря, ніж дорослі. Що стосується поросят, каченят, курчат, то вони вкрай чутливі як до низьких, так й до високих температур.

Фізична терморегуляція – сукупність фізіологічних процесів, що ведуть до підвищення і зниження розсіювання тепла з організму. Тепло організм віддає конвекцією (нагріванням навколишнього повітря), радіацією (випромінюванням тепла з організму), теплопередачею (нагріванням усього до чого доторкається тіло) і шляхом випару вологи з поверхні тіла тварини і дихальних шляхів. Деяка кількість тепла витрачається на нагрівання корму і води, а також виходить з калом і сечею. При низьких температурах віддача тепла трьома першими способами зростає, а втрати тепла випаром різко скорочуються. При високих температурах, особливо якщо вони близькі до температури тіла, відбувається зворотний процес. При температури повітря рівної чи більшої, ніж температура поверхні тіла, віддача тепла конвекцією і радіацією різко знижується. При віддачі тепла випаром поту і через дихальні шляхи потрібно напруга функцій подиху і кровообігу. Тому в дорослих тварин підвищення температури повітря супроводжується посиленням енергетичного обміну. Сільськогосподарські тварини краще пристосовані до низьких температур повітря, чим до високих.

Тепловіддача може різко змінюватися в залежності від функціонування спеціальних фізіологічних механізмів:

- реакції судин шкіри;
- інтенсивності потовиділення;
- реакції гладких м'язових волокон шкіри;
- зміни положення тіла.

Найважливіший фактор зниження тепловіддачі – зменшення припливу крові до шкіри. Виникає це в результаті звужування артеріол підшкірного судинного сплетення, що призводить до різкого зниження температури поверхні тіла і зменшення різниці температури поверхні тіла і навколишнього середовища.

У великої рогатої худоби розташування кровоносних судин також сприяє гарної пристосовності до низької температури. Великі артерії, що несуть кров до поверхні тіла, сполучаються з венами і віддають їм частину свого тепла, тому до поверхні кров підходить вже трохи охолоджена, внаслідок чого різниця температури між поверхнею тіла і навколишнім середовищем зменшується. При низьких температурах відбувається скорочення гладеньких м'язових волокон, від чого покривний волос тварини піднімається, а разом з цим збільшується і кількість повітря у вовняному покриві, чим підвищуються теплозахисні властивості.

При температури від 16 до 27 °C випарування вологи з поверхні тіла у

великої рогатої худоби збільшується в 4 рази. При температурі повітря 35°C у лактуючих корів близько 26% тепла відходить за рахунок дихальних шляхів, близько 59%—з поверхні тіла за рахунок потовиділення і тільки 15% охолодження відбувається за рахунок інших способів. У великої рогатої худоби

кількість потових залоз складає 2500 на 1 дм² і створюється відносно велика кількість поту. У свиней потові залози значно крупніше, ніж у великої рогатої худоби, однак їхня кількість незначна – близько 50 на 1 дм². У коней потові залози клубочкового типу, їх 1500 на 1 дм², кінь потіє рясно по всій поверхні, не потіє тільки круп.

Нервовий вплив на терморегуляцію

У гіпоталамусі розташовані центри теплоутворення і тепловіддачі, які пов'язані між собою і взаємно гальмують один одного. Ці центри швидко реагують на зміну температури тепловими і холодowymi рецепторами шкіри, слизових оболонок дихальних шляхів і внутрішніх органів і температуру крові, що омиває головний мозок. Велике значення в терморегуляції має кора півкуль головного мозку. Було показано, що можливо вироблювати умовний рефлекс на зміну температури. Якщо певний час утримувати тварину в приміщенні з низкою температурою (8-10°C), де під її впливом підвищується теплопродукція, то після 10-12-кратного повторювання створюється умовний рефлекс, який полягає в тому, що теплообмін тварини у цьому приміщенні буде збільшуватися навіть тоді, коли температура в ньому буде на рівні 22°C.

Питання для самоперевірки:

1. Як впливає м'язова робота на обмін енергії? 2. Які процеси потребують витрат енергії? 3. Які фактори впливають на енергетичні процеси? 4. Де знаходяться центри регулювання обміну енергії? 5. Як впливає симпатична і парасимпатична нервова система на обмін енергії? 6. Які залози внутрішньої секреції беруть участь в регуляції обміну енергії? 7. Що таке хімічна терморегуляція і як вона змінюється залежно від температури навколишнього середовища? 8. Які органи беруть участь у здійсненні хімічної терморегуляції? 9. Що таке зона термічної нейтральності? 10. Що таке фізична терморегуляція і як вона відбувається? 11. Чому в жуйних при збільшенні температури навколишнього середовища обмінні процеси підвищуються? 12. Чому новонароджені більш стійкі до підвищеної температури навколишнього середовища? 13. Які фізіологічні механізми в більшому ступені здатні змінювати інтенсивність тепловіддачі? 14. Яку роль грають рецептори шкіри, судин, потові залози у процесах фізичної терморегуляції?

РОЗДІЛ V ФІЗІОЛОГІЯ ВИДІЛЕННЯ

5.1 Видільні процеси

Методичні поради. Видільні процеси – кінцеві ланки обміну речовин, у ході якого утворюються продукти, що не використовуються клітинами тканин. Вони безпосередньо надходять у кров, відкіля через видільні органи (нирки, шкіра, легені, кишечник) віддаляються з організму. Поряд з виділенням здійснюється підтримка сталості внутрішнього середовища організму (гомеостазу). Головним видільним органом, що реалізує обоє фізіологічних процесу, є нирки.

Нирка складається з великого числа функціональних елементів – нефронів. У них у результаті фільтрації плазми в судинному клубочку утворюється первинна сеча, а після зворотного всмоктування (реабсорбції) більшої частини її компонентів у каналцях – кінцева сеча. Фільтрації в судинному клубочку сприяє гідростатичний тиск крові, який створюється завдяки більшому діаметру артеріоли, що приносить кров порівняно з діаметром артеріоли, що виносить кров. Протидіють їй осмотичний й онкотичний тиск крові в судинному клубочку і тиск первинної сечі в капсулі Боумена.

Зверніть увагу, що регуляція складу сечі здійснюється в каналцях 2-го порядку і збірних трубках. У випадку невеликого зневоднення організму затримка води здійснюється нирками за допомогою гормону гіпоталамуса антидиуретину (вазопресину). У випадку великої втрати води і солей, наприклад при крововиливах, спеціальні нефрони виділяють ренін, який через судинозвужувальний гормон ангіотонин, що утворюється в плазмі, стимулює виділення з кори наднирників альдостерону. Останній підсилює реабсорбцію Na^+ і поряд з ним – води з виведенням K^+ .

На виведення, обсяг і склад сечі впливають також центральна і вегетативна нервові системи. Через нирки виводиться і кінцевий продукт азотистого обміну – сечовина в ссавців і сечова кислота – у птахів. Для птахів характерні й інші особливості сечоутворення: зменшена фільтрація в судинному клубочку, велика концентрація сечі в сечоводах і клоаці з випаданням у ній кристалів сечової кислоти. Крім того, у морських птахів і багатьох різновидів домашніх курей і утїк солі Na^+ і K^+ виділяються спеціальною носовою залозою.

Необхідно пам'ятати, що процеси виведення води і солей з організму через різні видільні органи взаємозалежні. Так, з підвищенням температури повітря підсилюється виділення неконцентрованого поту і водяної пари через легені. Одночасно зменшується виділення води з калом і сечею, у якій різко зростає концентрація солей.

У тварин під час зимового сну (ведмеді) утворюється дуже мало

концентрованої сечі, але назовні вона не виводиться, тому що її компоненти всмоктуються назад у кров. При цьому сечовина в стінці сечового міхура ферментом уреазою розкладається на CO_2 і аміак, що у печінці використовується для синтезу нових амінокислот. У тварин, що впадають у зимову сплячку (гризунів, комахоїдних, рукокрилих) сеча, що накопичується змушує їх періодично просинатися, щоб звільнити сечовий міхур від неї.

Запитання для самоперевірки:

1. Яке значення мають видільні процеси в організмі? 2. Як побудований нефрон? 3. Як утворюється первинна і кінцева сеча в нефроні? 4. Який механізм регуляції процесів утворення сечі? 5. У чому складаються відмінності в сечовиділенні птахів? 6. Яку роль грають нирки і шкіра в регуляції сталості складу крові і підтримки кислотно-лужної рівноваги, осмотичного тиску й ін.? 7. Який вплив на інтенсивність сечоутворення роблять м'язова робота і рівень білкового харчування тварини? 8. Яку роль має нервова система в регуляції виведення сечі? 9. Вплив кори великих півкуль головного мозку на процес утворення сечі? 10. Склад сечі та її кількість у сільськогосподарських тварин?

5.2 Ниркові процеси: каналцева секреція; роль нирок у синтезі біологічно активних речовин

Методичні поради. **Канальцова секреція.** Клітини ниркових каналців завдяки активному транспорту не тільки реабсорбують речовини з первинної сечі, але і активно секретують деякі речовини з позаканальцевої рідини у просвіт каналців. У тварин секретуються H^+ (у проксимальної і дистальної частинах нефрону) і K^+ (у дистальної частині). Таким чином регулюється вміст H^+ та K^+ . У клітинах ниркових каналців здійснюється дезамінування амінокислот: аміак, що створюється, дифундує у просвіт каналців і після приєднання іону водню, перетворюється в іон амонію. Секреція іонів аміаку, так саме як і водню, сприяє підтримки нирками кислотно-лужної рівновагі у крові. Таким чином відбувається детоксикація аміаку. Секреція іона H^+ в обмін на іон Na^+ призводить до відновлення резерву основ в плазмі крові і видаленню надлишку іонів водню. При інтенсивній м'язовій роботі, харчуванні м'ясом сеча стає кислою, при споживанні рослинної їжі – лужною. Завдяки активної екскреції видаляється більша частина лікарських речовин, що введені в організм. Шляхом активної каналцевої екскреції з крові капілярів, що охоплюють каналці, можуть видалятися речовини, які слабо, або зовсім не фільтруються. Ниркам в першу чергу належить провідна роль в екскреції з крові насамперед продуктів білкового обміну: сечовини, креатину, аміаку, сечової кислоти.

Гуморальна регуляція діяльності нирок. Провідна роль в регуляції діяльності нирок належить гуморальній системі. На роботу нирок впливають багато гормонів, головними з яких є антидіуретичний гормон (АДГ), або вазопресин, і альдостерон.

Антидіуретичний гормон (АДГ), або вазопресин (гормон гіпоталамуса), сприяє реабсорбції води в дистальних відділах нефрону шляхом збільшення проникності для води стінок дистальних звивистих каналців і збірних трубочок. Механізм дії АДГ полягає в активації ферменту аденілатциклази, що призводить до підвищення проникності для води мембрани і збільшення її поверхні. Крім того, АДГ активує фермент гіалуронідазу, що забезпечує пасивний міжклітинний транспорт води по осмотичного градієнту. При надлишку АДГ може наступити повне припинення сечоутворення. Зменшення секреції АДГ викликає розвиток важкого захворювання нецукрового діабету. При цьому захворюванні виділяється велика кількість світлої сечі з незначною відносною щільністю (до 25 л на добу). АДГ має важливе значення в підтримці осмотичного тиску крові, волюморегуляції.

Альдостерон (гормон кіркової частини наднирників) збільшує реабсорбцію іонів натрію і секрецію іонів калію і водню клітинами ниркових каналців. Одночасно збільшується реабсорбція води, яка всмоктується пасивно по осмотичному градієнту, що створюється іонами Na^+ , що призводить до зменшення діурезу. Гормон зменшує реабсорбцію кальцію і магнію в проксимальних відділах каналців.

Паратгормон (гормон паращитоподібної залози) стимулює реабсорбцію кальцію і гальмує реабсорбцію фосфатів, що призводить до підвищення концентрації іонів кальцію в плазмі крові і посилення виведення фосфатів з сечею. Крім того, цей гормон пригнічує реабсорбцію іонів натрію і HCO_3^- в проксимальних каналцях і активує реабсорбцію магнію у висхідній частині петлі Генле.

Кальцитонін (гормон щитоподібної залози) гальмує реабсорбцію кальцію і фосфату.

Адреналін (гормон мозкової частини наднирників) в малих дозах звужує просвіт виносних артеріол, в результаті чого підвищується гідростатичний тиск, збільшуються фільтрація і діурез. У великих дозах він викликає звуження як виносних, так і приносних артеріол, що призводить до зменшення діурезу аж до анурії (повне припинення сечовипускання).

Інсулін (гормон підшлункової залози). Нестача цього гормону призводить до гіперглікемії, глюкозурії, збільшення осмотичного тиску сечі і збільшення діурезу.

Тироксин (гормон щитоподібної залози) підсилює обмінні процеси, в результаті чого в сечі збільшується кількість осмотично-активних речовин, зокрема азотистих, що призводить до збільшення діурезу.

Простагландини пригнічують реабсорбцію натрію, стимулюють кровообіг в мозковій речовині нирки, збільшують діурез.

Соматотропін (гормон передньої частини гіпофіза) і андрогени (чоловічі статеві гормони) збільшують секрецію деяких речовин, наприклад парааміногіппурової кислоти.

Синтез біологічно активних речовин. У нирках синтезується багато біологічно активних речовин:

1. Гормон ренін, секреція якого збільшується при зниженні артеріального тиску у нирках, а також при зменшенні вмісту Na^+ в крові.

2. Еритрогенін, речовина, яка сприяє перетворенню у плазмі еритропоєтиногену у еритропоєтин.

3. Кініногенін, що утворюється клітинами дистальної частини нефрону, і каталізує перетворення кініногенів у кініни, які є місцевими регуляторами тиску крові.

4. Медулін (простагландин A_2), що продукується мозковою речовиною нирок. Він посилює кровообіг у нирках і регулює розподіл крові між кірковою і мозковою речовиною нирок, збільшує виділення Na^+ , гальмує судинозвужувальний вплив і оказує судинорозширювальну дію.

5. Урокіназа – речовина, що активує плазміноген (фактор фібринолізу, тобто процесу розчинення фібрину).

6. Вітамін D_3 , що регулює реабсорбцію у ниркових каналцях кальцію і неорганічного фосфату, він сприяє всмоктуванню кальцію у кишечнику і мінералізації кісток.

Крім того, нирки беруть участь в процесах обміну білків, жирів і вуглеводів. У ниркових клубочках фільтруються низькомолекулярні білки, пептиди, які після розщеплення до амінокислот, проходять через мембрану і переходять у позаклітинну рідину і кров. У нирках відбувається утворення глюкози – глюконеогенез (тобто створення глюкози з продуктів розщеплення жирів і безазотистих залишків білків). При тривалому голодуванні половина глюкози, що надходить в кров, утворюється нирками. Вільні жирні кислоти включаються до складу триацилгліцерину і фосфоліпідів і у вигляді цих сполук потрапляють у кров.

Питання для самоперевірки:

- 1. Яким чином нирки беруть участь у процесах секреції речовин?*
- 2. Які речовини синтезуються у нирках?*
- 3. Які гормони та біологічно активні речовини збільшують діурез?*
- 4. Які гормони та біологічно активні речовини зменшують діурез?*
- 5. В чому полягає участь нирок у процесах обміну білків, жирів, вуглеводів?*

РОЗДІЛ VI ФІЗІОЛОГІЯ ШКІРИ

6.1 Фізіологія шкіри

Методичні поради. Шкірний покрив тварин безпосередньо контактує з зовнішнім середовищем, тому в процесі адаптації представників ссавців до умов різноманітних географічних зон і різних середовищ (наземної, підземної, водної і повітряної) він перетерпів помітні зміни.

Шкіра виконує численні життєво важливі функції (захисну, рецепторну, секреторну, тепло регуляторну, обмінну, видільну, депо крові й ін.).

Щоб краще засвоїти ці функції, варто освіжити в пам'яті знання про будівлю шкіри, волоса і пера, кровопостачання та іннервації шкіри.

Шкіра охороняє організм від проникнення патогенних бактерій, будь-яких шкідливих речовин, екранує від шкідливої дії ультрафіолетових променів сонця, і в той же час під впливом цих променів у ссавців і птахів у шкірі синтезується вітамін D₃.

У шкірі багатьох видів тварин є потові, сальні і спеціальні пахучі залози. В одних видів ссавців потові залози розташовані по всій шкірі, в інших вони знаходяться лише у визначених місцях, таких, як повіки (в однопрохідних, сумчастих, деяких плацентарних), подушечки лап і підборіддя (гризуни). У птахів потових залоз немає.

Виділення поту має значення для теплообміну, підтримки сталості осмотичного тиску крові, виділення продуктів обміну, запахової інформації. Ознайомтеся з регуляцією потовиділення. До органів шкірного походження відносяться залози, що секретують пахучі речовини – феромони. Пахучі залози виявлені у представників 15 видів ссавців. У підземних ссавців (кротів, звичайних сліпаків та ін.) шкіра лап у зв'язку з пристосуванням до копання втратила залози.

У шкірі ссавців є сальні залози (у птахів вони відсутні, їх замінює куприкова залоза). Значення шкірного сала досить різноманітно (воно захищає епідерміс від висихання й утворення тріщин, а волосся і шкіру – від проникнення води, від надлишкового випарування води, завдяки жировому змащенню волосся і пера птахів робляться м'якими і блискучими).

Сальні залози звірів, що ведуть підземний спосіб життя, більш великі, їхня активна діяльність важлива для ретельного змащення шерстного покриву, що постійно третється об стінки нір. У тварин, що сплять взимку, у період сну сальні залози не функціонують, тому тварини просипаються з потьмянілим волосом.

Інформація про температуру навколишнього середовища необхідна для регуляції температури тіла. Вона сприймається терморекцепторами шкіри (теповими і холодowymi), від яких центральна нервова система одержує сигнали про найменші коливання температури й одночасно пускає в хід

систему, що здійснює зміни в співвідношенні теплопродукції і тепловіддачі.

У шкірі маються ще три види рецепторів: дотику (тактильні), тиску і болі. Таким чином, шкіра представляє велике рецептивне поле і є важливим відділом шкірного аналізатора.

У шкірі відбувається інтенсивний обмін речовин. При підвищенні рівня цукру в крові вона служить тимчасовим депо у дермі надлишку глюкози. Важливе біологічне значення має обмін ліпідів і стероїдних сполук у шкірі.

Характерною рисою шкіри і волосяного покриву є наявність у них пігменту (відсутній в альбіносів, а також у гризунів, що ведуть нічний спосіб життя або живуть у закритих від доступу сонця місцях). У зубра і лося спинна сторона пігментована більш інтенсивно в порівнянні з черевний. У сагайдака шкіра пігментована слабо, а в кулана сильно.

Зверніть увагу на роль мікроелементів у пігментації шкірного покриву. Участь міді в пігментації шкіри пов'язана з тим, що активність ферменту, що каталізує перші стадії біосинтезу пігменту меланіну, залежить від присутності в ньому міді. Істотний вплив на пігментацію шкіри робить цинк. Вважають, що цинк бере участь у молекулярних механізмах, що контролюють пізні стадії біосинтезу меланіну.

Ступінь пігментації шкіри і волосяного покриву (і пір'я) регулюється меланоцитостимулюючим і адренкортикотропним гормонами гіпофіза і гормонами кори наднирників.

Зовнішні покриви тварин реагують на сезонні зміни навколишнього середовища. Більш чітко вони виражені в помірних і полярних широтах і згладжуються в тропіках у сезонних циклах зміни волосяного і пір'яного покриву – у линьці. Линяння дозволяє ссавцям змінювати тепло-ізолюючі властивості і фарбування хутра відповідно до вимог сезону. У тварин, що впадають у зимову сплячку або сон, буває одне линяння за рік (у середині літа), а в інших – дві линьки (навесні і восени). Линяння ссавців супроводжується не тільки зміною волосяного покриву, але і шкіри. У більшості звірів узимку шкіра значно тонше, ніж улітку. Потові залози в літню пору розвинуті сильніше, ніж узимку. У кабарги потові залози узимку цілком редукуються. У тварин, що ведуть підземний і водний спосіб життя, сезонні зміни в шкірі і волосяному покриві виражені слабо.

Вивчіть особливості будови шкіри птахів та її похідних (пір'я, гребеня, мочок, сережок і т.д.). У птахів, як і в ссавців, розрізняють два типи линяння: ювенільну (зміна в молодняку первинного пера основним) і періодичну. У курячих буває одне линяння за рік, у гусаків і качок – дві линьки (влітку і восени).

Нормальний цикл росту волосся (пір'я) і линяння відбувається при визначеній рівновазі між впливом гормонів, що його сповільнюють (гормонів статевих і надниркових залоз – стероїдів) і гормонів щитовидної залози, що стимулюють його (за рахунок скорочення фази відпочинку

фолікулів). Залози, що виробляють ці гормони, регулюються системою “гіпоталамус – гіпофіз”. Відповідний рівень активності гіпоталамуса, необхідний для нормального протікання циклів росту волосяного (пір'яного) покриву, контролюється природними змінами світлового періоду. Не виключено, що гормони гіпофіза роблять і пряму дію на хутрянний покрив, регулюючи дозрівання волоса і зміну інфантильного хутра на дорослий.

Запитання для самоперевірки:

1. Які основні функції виконує шкіра? 2. З яких речовин складається піт? 3. Які особливості має піт коня? 4. Як здійснюється регуляція потовиділення? 5. Як відбувається взаємозв'язок функцій потових залоз і нирок? 6. Яке значення має шкірне сало? 7. Яке значення має жироніт у овець? 8. Яку роль грає шкіра в процесах обміну? 9. Яку роль грає шкіра в процесах кровообігу? 10. Які існують типи линьки? 11. Як гормони впливають на процес линяння?

6.2 Функції та секреція шкіри у сільськогосподарських тварин

Методичні поради. Шкіра є зовнішньою оболонкою яка вкриває все тіло тварини. Вона складається з трьох шарів: епідермісу (надшкір'я); основи шкіри (власне шкіри) та підшкірного шару. Клітини епідермісу захищають тіло від пошкоджень і постійно відокремлюються у вигляді лусочок, це сприяє очищенню шкіри від бруду, бактерій і паразитів. В основі шкіри розгалужені кровоносні судини та нервові закінчення. Цей шар найбільш розвинутий. У підшкірному шарі відкладаються запаси жиру. Шкіра захищає організм від безпосередньої дії фізичних, хімічних і біологічних подразників, а також від висихання. Шкіра тварин є фізичним бар'єром, який не дозволяє шкідливим агентам проникати в організм. Кисла реакція поверхні шкіри гальмує розвиток патогенних мікробів.

Функції шкіри

1. Шкіра захищає організм від несприятливих ультрафіолетових променів.
2. Через непошкоджену шкіру мікроби не проникають в організм.
3. У шкірі розміщені специфічні рецептори, якими сприймаються різні подразнення. Завдяки їм тварина відчуває дотик, тиск, температуру, біль. Подразнення рецепторів шкіри впливає на кров'яний тиск і дихання, серцеву діяльність, просвіт судин.
4. Шкіра виконує терморегулюючу функцію. До 80% тепла виділяється через шкіру.
5. Деякою мірою шкіра бере участь у газообміні, хоча розміри дихальних функцій у вищих теплокровних тварин дуже незначні. До 1% кисню може надходити в організм через шкіру.
6. Шкіра є органом виділення, через її пори і потові залози видаляються

з організму вода, аміак, сечовина, молочна кислота, мінеральні солі.

7. У шкірі інтенсивно відбувається обмін речовин, синтезується глікоген, утворюється цукор, лізоцим та вітамін D, також синтезуються імунні тіла.

8. Шкіра виконує внутрішньо-секреторну функцію, видаляючи в кров або лімфу гормони та гістоміноподібні речовини .

9. Шкіра – це депо крові, у неї зберігається до 10% води, мінеральних речовин. Вона проникна для ряду хімічних речовин. Ці речовини надходять у тканини тіла крізь отвори її сальних і потових залоз.

Секреція шкіри складається з потовиділення і виділення шкірного сала. Потовиділення відбувається через потові залози. Кількість цих залоз на шкірі у різних видів тварин неоднакова. На 1см² поверхні шкіри у коня знаходиться близько 1500 потових залоз, у великої рогатої худоби – 2500, овець – 500. У кози і кроля потові залози розвинені слабо. У собак та кішок потові залози розміщені на м'якушках лап. Потовиділення найбільше виражене у коня та вівці. За добу у коня може виділитися понад 2 л поту. У коня піт не містить сечовини, однак, в ньому присутні білки.

Склад поту у коня: води – 94%, білків – 0,7%, альбумінів – 0,15%, глобулінів – 0,55%, однак, найбільше у сухому залишку поту неорганічних сполук – близько 5%. Значну кількість складають хлориди Na, K, Ca. Склад поту залежить головним чином від інтенсивності обміну речовин і функціонального стану нирок. Реакція поту, що виділяється – слабколужна, однак, через деякий час перебування на поверхні тіла, він стає кислим. Кисла реакція залежить від утворення з жирів вільних ліпідів, з характерним запахом жирних кислот, що виділяються сальними залозами. З потом виділяються і продукти розпаду білків: сечовина, сечова кислота, аміак та інші. Затримка потовиділення, лакірування шкіри або опіки значної поверхні шкіри викликає сильне отруєння, що інколи може привести до загибелі тварини. Значно збільшується виділення поту при захворюванні нирок.

Потовиділення підтримує сталість осмотичного тиску крові, оскільки з потом виділяються продукти обміну, вода, мінеральні речовини. Виділення поту відбувається безперервно. Надмірне вживання води підсилює потовиділення. Інтенсивна м'язова робота також збільшує секрецію поту. На процес потовиділення впливає емоційний стан – так званий «холодний» піт. Відчуття холоду настає тому, що шкіра охолоджується, оскільки одночасно з потовиділенням звужуються судини і зменшується кровопостачання шкіри.

Великі півкулі головного мозку регулюють потовиділення через центри проміжного, довгастого та спинного мозку. Потовиділення спостерігається при розумовому напруженні. Центри потовиділення збуджуються рефлекторно, а також зміною хімічного складу крові. Головним їх подразником є збільшення вмісту вугільної кислоти, а також підвищення температури.

Сальні залози розподілені по всьому тілу тварини. Вони розміщуються в основі шкіри, біля стрижнів волосся. Секрет сальних залоз – жир, виділяється на поверхні шкіри і змащує волосся і шкіру, захищаючи її від руйнування. Секрет сальних залоз сприяє росту волосся.

До складу **шкірного жиру** входять нейтральний жир, жирні кислоти, вода, солі, холестерин. Значення шкірного сала різнобічне. У ембріонів товста жирова змазка запобігає проникненню навколоплідної рідини. У дорослих тварин сало є мастилом, що запобігає висиханню шкіри, появи тріщин, надає блиску волоссю і пригнічує надлишкове випаровування води. Кількість шкірного сала збільшується при підвищенні шкірного обміну, процесу кровообігу в шкірі, при подразненні її сильними подразниками, а також при посиленому вживанні вуглеводів. У овець виділяється жиропіт – це суміш шкірного жиру і поту. Жиропіт овець становить 7-30% маси вовни. До складу жиропоту входять жирові речовини, холестерини, солі калію та калієве мило. Очищений жиропіт овечої вовни – це дуже цінний продукт – ланолін, який використовується для виготовлення мазей. Жиропіт захищає вовну від проникнення води, робить волосини більш гнучкими і міцнішими. Сальні залози овець виділяють секрет безперервно.

Питання для самоперевірки:

1. З яких шарів складається шкіра? 2. З яких процесів складається секреція шкіри? 3. Де розміщені потові залози у собак та кішок? 4. В чому полягає особливість складу поту у коней? 5. В чому полягає значення шкірного сала? 6. З чого складається жиропіт у овець?

РОЗДІЛ VII ФІЗІОЛОГІЯ ЗАЛОЗ ВНУТРІШНЬОЇ СЕКРЕЦІЇ

7.1 Внутрішня секреція

Методичні поради. Гормони (від грец. *hormao* – збуджую) – це група хімічно різнорідних речовин, що виділяються ендокринними залозами або клітинами, і оказують специфічну дію на більш менш віддалені органи – мішені.

Сполука може бути віднесена до гормонів, як що вона задовольняє наступним критеріям:

а) вироблюється у незначної кількості і володіє високою біологічною активністю;

б) здатна до вибіркової дистантної дії;

в) оказує корегуючий, а ні пусковий вплив на орган-мішень;

г) не є джерелом енергії або субстратом у біохімічних реакціях, які вона контролює;

д) впливає в основному на складні клітинні структури (мембрану, ядро) *in vivo* або у культурі тканин.

Класифікація гормонів.

1. Гормони білкової природи (білки і поліпептиди): гормони гіпоталамуса, гіпофіза, кальцитонін щитоподібної залози, гормон паращитоподібних залоз, гормони підшлункової залози.

2. Гормони – похідні амінокислоти тирозину: йодовмісні гормони щитоподібної залози, гормони мозкового шару надниркових залоз.

3. Гормони стероїдні: гормони кори надниркових залоз, статевих залоз.

За функціональними ознаками гормони розподіляють на:

- релізінг-гормони, це гормони, що синтезуються нейросекреторними клітинами гіпоталамуса. Вони, в першу чергу, оказують свій вплив на синтез гормонів гіпофізу;

- тропні гормони, це гормони, що синтезуються у гіпофізі. Секреція цих гормонів регулюється релізінг-гормонами гіпоталамуса, а самі вони, у свою чергу, регулюють синтез і виділення гормонів інших залоз внутрішньої секреції;

- ефекторні гормони, це гормони, що синтезуються ендокринними залозами, і впливають на орган-мішень.

Регуляція діяльності органів і тканин, обміну речовин і енергії, всіх інших життєвих процесів здійснюється нервово-гуморальною системою. Гуморальна ланка регулюючої системи представлено в основному гормонами, вироблюваними залозами внутрішньої секреції.

Основне призначення гормонів:

1. Беруть участь у регуляції обміну білків, жирів, вуглеводів і водно-сольового обміну (гормон росту, тироксин, глюкокортикоїди, глюкагон,

інсулін, адреналін, альдостерон, антидіуретичний гормон).

2. Деякі гормони передньої частки гіпофіза регулюють діяльність інших ендокринних залоз (адренокортикотропний, тиреотропний, фолікулостимулюючий, лютеїнізуючий).

До залоз внутрішньої секреції належать: щитоподібна, паращитоподібні, надниркові, гіпофіз, епіфіз, підшлункова, зобна, статеві залози. Підшлункова та статеві залози є мішаними – зовнішньої та внутрішньої секреції.

Необхідно ознайомитися з методикою дослідження залоз внутрішньої секреції.

Зверніть особливу увагу на роль гормонів кожної залози та на ті зміни, що виникають в організмі тварин при гіпо- або гіперфункції тієї чи іншої залози, або при вилученні їх. Слід також засвоїти механізм дії гормонів.

Треба мати на увазі, що залози внутрішньої секреції мають взаємозв'язок та взаємодію, а їх функція тісно пов'язана з діяльністю центральної та вегетативної нервової системи. Кореляція нервової та гуморальної системи здійснюється за участю кори півкуль головного мозку. Гормони беруть участь у рості і розвитку організму та координуванні його основних функцій. Особливу роль в організмі має гіпофіз. Він впливає на інші залози внутрішньої секреції і різні види обміну. Ріст організму, вуглеводний і жировий обмін, діяльність статевих, щитовидної, надниркових, підшлункової, молочних та інших залоз тією або іншою мірою залежать від функції передньої частини гіпофіза. Порушення водного і основного обміну пов'язані з порушенням функцій задньої частини гіпофіза. Тому гіпофіз часто називають «мотором ендокринної системи». З другого боку, враховуючи тісний зв'язок гіпоталамуса і гіпофіза, їх називають гіпоталамо-гіпофізарною системою.

Зверніть увагу на використання гормонів для підвищення продуктивності сільськогосподарських тварин. Дуже корисно групувати гормони в різні комбінації в залежності від їхньої участі в регуляції білкового, вуглеводного, жирового і водно-сольового обміну.

Зверніть увагу на роль гормонів у реакціях адаптації (приспосовування) організму тварин при стресі (стані напруги). Стрес – неспецифічна, стереотипна реакція організму на вплив різного роду подразників — стресорів. Стресор – це будь-який подразник, що по інтенсивності і тривалості свого впливу на організм перевищує межі повсякденних впливів і викликає включення не тільки нервового, але і гормональної ланки адаптації.

Запитання для самоперевірки:

1. В чому полягає фізіологічне значення залоз внутрішньої секреції? 2. Які існують методи дослідження залоз внутрішньої секреції? 3. Яку роль грають гормони гіпофізу в регуляції фізіологічних процесів? 4. Яку роль

грають гормони щитоподібної залози в обміні речовин? 5. На які процеси в організмі впливає гормон паращитоподібної залози? 6. Які гормони беруть участь в процесі розмноження? 7. В чому полягає роль гормонів в регуляції жирового і білкового обмінів? 8. Як впливають на обмін вуглеводів інсулін, глюкагон, адреналін і глюкокортикоїди? 9. Як здійснюється взаємозв'язок між окремими залозами внутрішньої секреції? 10. Яку роль виконують гормони в реакціях адаптації тварин під час стресу? 11. Як відбувається регуляція діяльності залоз внутрішньої секреції? 12. Які гормони використовують при відгодівлі сільськогосподарських тварин та для підвищення плодючості?

7.2 Рівні регуляції ендокринної функції організму

Методичні поради. Нервова система координує активність ендокринних залоз відповідно до потреб організму з метою адаптації до зовнішнього впливу. Органи ендокринної системи багато іннервовані, що забезпечує отримання швидкої та різноманітної інформації.

Нервова система також підлягає діє гормонів:

- недорозвинення щитоподібних залоз пошкоджує нейрони, погіршує утворення умовних рефлексів, пригнічує адаптацію;
- кастрація послаблює статеві рефлекси, знижує реактивність тварин;
- надлишок інсуліну зменшує вміст цукру в крові і гальмує нервові клітини та ін.

Єдність ендокринної і нервової системи забезпечує гіпоталамус. Нервові клітини гіпоталамусу володіють секреторною активністю і передають по нервових волокнах нейросекрети, які подібні до гормонів. Нейросекреторним органом є також мозкова частина наднирників, в якій синтезуються нервові медіатори – гормони адреналін і норадреналін. При виділенні у кров, вони подразнюють нервові закінчення, збільшують тонус кровоносних судин, впливають на метаболізм, збуджують гіпоталамус і гіпофіз. Таким чином гіпоталамусу належить найвища інтегруюча роль.

Наступний рівень регулювання ендокринних органів здійснює гіпофіз. Під впливом інформації, що потрапляє від гіпоталамуса і залоз, що синтезують ефекторні гормони, він виділяє стимулюючі, тропні гормони: гонадотропні, кортикотропні і тиреотропні. Ці гормони регулюють роботу залоз на периферії: статевих, надниркових, щитоподібних.

Крім прямого регулювання по осі гіпоталамус – гіпофіз – периферичні залози – органи-мішені, існує ще декілька типів регулювання роботи ендокринних органів. По-перше, це регулювання за законом «зворотного зв'язку», коли надлишок гормону у крові гальмує його секрецію. По-друге, це регулювання за вмістом речовини, на яку впливає гормон, наприклад, збільшення вмісту цукру в крові викликає підвищений синтез

інсуліну, і навпаки, зменшення його – гальмує утворення гормону. Ще один тип регулювання пов'язаний з певною речовиною, яка входить до складу гормону, і зміна її кількості в організмі пригнічує секрецію гормону. Так синтез тироксину і трийодтироніну – гормонів щитоподібної залози, регулюється не тільки гормоном гіпофіза тиреотропіном і нервовою системою через гіпоталамус, але залежить ще і від вмісту йоду в крові. Як надмірна кількість, так і нестача йоду в крові, гальмують секрецію цих гормонів.

7.3 Механізми дії гормонів

Методичні поради. Самі гормони безпосередньо не впливають на будь-які реакції клітини. Тільки зв'язавшись з певним, властивим тільки йому рецептором, гормон викликає певний ефект. Гормони поділяють на водо- і жиророзчинні. Належність до якогось з цих класів обумовлює їх механізм дії. Це пояснюється тим, що жиророзчинні гормони можуть спокійно проникати через клітинну мембрану, яка складається переважно з бішару ліпідів, а водорозчинні цього не можуть. У зв'язку з цим рецептори для водо- і жиророзчинних гормонів мають різне місце локалізації (мембрана або цитоплазма). Зв'язавшись з мембранним рецептором, гормон викликає каскад реакцій в самій клітині, але ніяк не впливає на генетичний матеріал. Комплекс цитоплазматичного рецептора і гормону може впливати на ядерні рецептори і викликати зміни в генетичному апараті, що веде до синтезу нових білків. Вплив гормонів може змінюватися при порушеннях метаболізму, зміни фізико-хімічних властивостей організму (температура, кислотність, осмотичний тиск) і концентрації найважливіших субстратів, що виникають при захворюваннях, а також при виконанні м'язової роботи. Наслідком цього є посилення або ослаблення впливу гормонів на відповідні органи.

Молекулярно-біологічні механізми дії гормонів на органи-мішені полягають:

а) у стимуляції або пригніченні каталітичної активності деяких ферментів;

б) в зміні проникності клітинних мембран. Специфічність дії гормонів на органи-мішені пояснюється наявністю в останніх високо-специфічних рецепторів, особливих білків, з якими зв'язуються гормони.

Розрізняють мембранний, мембранно-внутрішньоклітинний і внутрішньоклітинний механізми дії гормонів.

Мембранний механізм. Для деяких гормонів, які не надходять у клітину і мають рецептори на зовнішній поверхні плазматичної мембрани, характерний мембранний тип дії. Гормон, зв'язуючись із рецептором на поверхні мембрани, в місці зв'язування з мембраною змінює її проникність для ряду метаболітів й іонів. Зміна проникності мембрани відбувається внаслідок зв'язування гормону з її транспортними системами, в результаті чого змінюється конформація транспортних білків, і це призводить до

підвищення або зниження проникності мембрани. За описаним механізмом діє інсулін на мембрани жирових клітин, збільшуючи їх проникність для глюкози. Діючи через мембранний механізм, інсулін знижує рівень глюкози, амінокислот і деяких іонів у крові шляхом підвищення проникності клітинних мембран.

Мембранно-внутрішньоклітинний механізм. Таким чином діють білково-пептидні гормони і гормони похідні амінокислот (адреналін, норадреналін, тироксин, трийодтиронін). Всі ці гормони не можуть проникнути усередину клітини через клітинну мембрану. Свій вплив вони оказують через спеціальних внутрішньоклітинних посередників – циклічні нуклеотиди: аденозинмонофосфат, або цАМФ і гуанозинмонофосфат, або цГМФ.

У мембрану клітини вбудовані неактивні аденілатциклаза і гуанілатциклаза. Якщо гормони з'єднуються з їх рецепторної частиною, то вони активуються. Активована аденілатциклаза утворює цАМФ (циклічний аденозинмонофосфат) із АТФ (аденозінтрифосфату). У цитоплазмі клітини містяться неактивні протеїнкінази, їх активує цАМФ, що створився. Активовані протеїнкінази або активують ферменти, що існують, або проникають у ядро клітини, впливають на хромосоми і стимулюють синтез відповідних ферментів. Гуанілатциклаза діє таким самим чином. Залежно від мембранного рецептора, що зв'язує певний гормон, включається або аденіланциклаза, або гуанілатциклаза. Вплив цАМФ і цГМФ на біохімічні процеси у клітині припиняється під дією спеціальних ферментів (фосфодіестераза і фосфопротеїдфосфатаза).

Внутрішньоклітинний механізм дії здатний для стероїдних гормонів – естрогенів, тестостерону, прогестерону, глюкокортикоїдів.

Вони взаємодіють з надмембранними утвореннями клітин і з'єднуються з фосфоліпідами, солями натрію, сульфатами та ін., що знаходяться у ліпідному шарі мембран. При цьому створюються комплексні сполуки, які притягують воду. У ліпідному шарі мембрани ці сполуки, що містять воду, відштовхуються від жиру і проникають усередину клітини. В клітині гормон з'єднується з рецепторним білком і оказує вплив на різні внутрішньоклітинні процеси. Стероїдні гормони активують РНК-полімераза і регулюють синтез білків, підвищують проникність мембран для амінокислот та інших речовин, посилюють енергетичні та біосинтетичні процеси.

7.4 Використання гормонів та гормональних препаратів у тваринництві

Методичні поради. З метою збільшення поголів'я тварин, підвищення їх продуктивності, поліпшення відтворювальних якостей тварин, а також для профілактики й лікування захворювань, пов'язаних з патологією залоз внутрішньої секреції, у тваринництві широко використовують гормони та гормональні препарати. Найбільшого розповсюдження набули екстрогенні

препарати (сінестрол, дінестрол, стільбестрол, дістилстільбестрол), які направлено впливають на обмін речовин, та натуральні простагландини або їх хімічні аналоги (сироватка жеребних кобил (СЖК), екстрадіол, екстрон, естріол, прогестерон та інші), які використовуються для направленої регуляції відтворювальних здатностей тварин.

Препарати гормонів, що використовуються у тваринництві, додають як добавки до кормів, преміксів, комбікормів або у вигляді ін'єкцій та спеціальних пігулок чи гранул, які імплантують під шкіру, тобто використовують як ветеринарні лікарські препарати, згідно відповідних настанов.

В наш час гормони і гормоноподібні речовини, використовуються у тваринництві у п'яти напрямках:

1. Для терапії гіпо- і гіперфункції залоз внутрішньої секреції;
2. Для терапії стану, пов'язаного з неправильною роботою ендокринних залоз;
3. Гормональні тести в якості додаткових критеріїв при оцінці та селекції тварин;
4. Гормони для синхронізації статевих циклів та підвищення плодючості тварин;
5. Гормональна стимуляція м'ясної, молочної продуктивності та ін.

Перші три напрями переважно використовуються у ветеринарній медицині.

Для підвищення плідності, нормалізації статевих циклів у корів, свиней та овець широко використовують препарат СЖК (сироватку жеребних кобил) і ФСГ (фолікулостимулюючий гормон передньої частки гіпофізу). Коровам, у яких після розтєлення своєчасно не виникає охота, разом з гормоном прогестероном чи окситоцином вводять СЖК. При введенні СЖК вівцям у них значно підвищується плідність.

Гормон задньої частки гіпофіза – окситоцин, стимулює скорочення матки, тому його вводять у разі слабких пологів, для виділення посліду й муміфікованих плодів. З цією ж метою використовують препарат пітуїтрин, що містить гормони окситоцин і вазопресин.

Для активізації відтворної функції як самок, так і самців можна застосувати штучні методи інтенсифікації.

Штучні методи – це застосування біологічно активних фармакологічних препаратів: гормонів, нейротропних препаратів, вітамінів, простагландинів, які можуть вводитися в організм тварин шляхом парентерального введення (це введення лікарських препаратів поза травним шляхом за допомогою шприца) або пероральне (застосування ліків через рот).

Методи стимуляції статевої функції у самок стали активно і з різним успіхом застосовувати останні 40-50 років, коли були відкриті і вивчені гормони, та інші біологічно активні препарати, які прямо або опосередковано

впливають на функціонування органів статеві системи. Цьому також сприяло одержання синтетичних гормональних препаратів і їх освоєння біологічною промисловістю.

Проблема стимуляції відтворної функції у самок має чотири напрямки:

Перший напрямок – це скорочення стоків прояву статевого циклу у самок шляхом ін'єкції гормональних, нейротропних та інших стимуляторів.

Другий напрямок – це збільшення потенційних можливостей яєчників, які обумовлюють дозрівання і овуляцію великої кількості фолікулів (яйцеклітин) в одну охоту (суперовуляція) та отримання завдяки цьому великої кількості приплоду порівняно з природним перебігом цих процесів.

Третій напрямок – це викликання охоти (стадії збудження) одночасно у великої кількості самок, або так звана синхронізація з метою парування (штучного осіменіння) в найбільш оптимальні та вигідні строки, а відповідно, і проведення пологів у найбільш стислі строки, що дозволяє формувати групи приплоду для реалізації, а головне для ефективності проведення ветеринарних обробок (вакцинація і т. ін.).

Четвертий напрямок – носить лікувальний (терапевтичний) характер, тобто препарати застосовують з лікувальною метою при різних розладах і патологічних процесах в органах статеві системи, при гіпофункції яєчників і матки, при розладах гіпоталамо-гіпофізарно-яєчникової системи, тобто при тих чи інших функціональних або гінекологічних показаннях.

СЖК стимулює функцію статевих залоз, дозрівання яйцеклітин, прискорює овуляцію, створює сприятливі умови для запліднення і розвитку плоду. Препарат застосовують для лікування гінекологічних хвороб, при порушеннях функцій статевих органів, що мають зворотний характер (гіпофункція, персистентне жовте тіло, кіста яєчників), а також для стимуляції відтворної функції сільськогосподарських тварин.

Для регуляції циклічних змін в статевому тракті самки важлива роль відводиться гормону жовтого тіла – прогестерону. На основі цього гормону запропоновані різні схеми викликання і синхронізації охоти. Високі дози прогестерону блокують виділення гонадотропних гормонів з гіпофізу і затримують охоту, тічку і овуляцію. Припинення ін'єкцій прогестерону і наступне застосування СЖК викликає синхронізацію охоти, тічки і овуляції.

Відомо, що щитоподібна залоза має велике значення для обміну, речовин в організмі тварини. Якщо у корови видалити цю залозу, різко знижується не тільки удій, а й жирність молока. Надій і відсоток жиру в молоці вдається підвищити, якщо в корм додавати трохи сушеної щитоподібної залози або вводити тварині вироблювані нею гормони. Від гормонів щитоподібної залози залежать нормальна секреція молока та його жирність. Високі надії відзначають у тих корів, у яких щитоподібна залоза активно діє. При нестачі в раціонах корів йоду знижується утворення в щитоподібній залозі гормонів тироксину й трийодтироніну, а це призводить

до порушення статевих функцій. У цьому разі таким тваринам призначають препарати йоду: йодид калію, дийодтирозин, бетазин. У результаті цього нормалізуються функції щитоподібної й статевих залоз, підвищуються резистентність і збереження новонароджених телят.

Після отелення корови гіпофіз починає виділяти в кров спеціальний гормон, що збуджує молочні залози і підтримує утворення молока, – пролактин.

У багатьох видів тварин під час вагітності пролактину в гіпофізі дуже мало, але після пологів утворення і надходження його в кров збільшується. Додаткове використання гормону сприяє підвищенню молочної продуктивності корів. У гіпофізі корів молочних порід взагалі знаходять значно більше гормонів, необхідних для синтезу молока, ніж в корів м'ясного напрямку.

До числа біологічно активних речовин, що володіють лактогенною дією, відноситься інсулін. Встановлено, що інсулін стимулює синтез азотистих речовин і білка в секреторних клітинах молочної залози лактуючих корів. Він впливає на синтетичні процеси в рубці, де утворюються амінокислоти, білки, ліпіди і їх комплекси з вуглеводами. Інсулін сприяє посиленню секреції молока і його основних компонентів – жиру, білків, лактози. Після внутрішньом'язового щоденного введення інсуліну молочно продуктивність лактуючих кіз підвищується на 9,9-18,9%.

Синтезований гормон передньої частки гіпофіза соматотропін (гормон росту) також широко використовують у тваринництві для підвищення надоїв молока, прискорення відгодівлі худоби й свиней. З цією ж метою використовують також гормон інсулін. Його вводять за 3-4 місяці до забою тварин. Під впливом цього гормону підвищується апетит, засвоєння кормів, приріст живої маси зростає до 20%.

Мазі з гідрокортизоном, преднізолоном широко використовують для лікування захворювань шкіри, очей у тварин.

Питання для самоперевірки:

1. Яку речовину можна вважати гормоном? 2. Чим пояснюється специфічність дії гормонів на органи-мішені? 3. Як розрізняють гормони за функціональною дією? 4. Яким чином гіпоталамус оказує вплив на процеси регулювання роботи залоз внутрішньої секреції? 5. Які існують типи регулювання секреторної діяльності ендокринних залоз? 6. За яким механізмом діє інсулін на мембрани жирових клітин? 7. В чому полягають особливості механізму дії гормонів білкової природи? 8. Яким чином оказують свій вплив стероїдні гормони? 9. Вкажіть напрями використання гормонів і гормоноподібних речовини у тваринництві. 10. Які гормони використовують для стимуляції статевих функцій тварин? 11. Які гормони застосовують для збільшення продуктивності тварин?

РОЗДІЛ VIII ФІЗІОЛОГІЯ РОЗМНОЖЕННЯ

8.1 Розмноження

Методичні поради. **Розмноження** (здатність до самовідтворення) – одна з основних властивостей всіх живих організмів, яка забезпечує безперервність і наступність життя, існування кожного виду.

Вищі тварини розмножуються статевим шляхом, коли новий організм розвивається із зиготи, яка утворюється в результаті злиття чоловічої і жіночої статевих клітин – гамет. Утворення статевих клітин і всі наступні процеси, які обумовлюють появу нового індивідуума, здійснюються системою органів розмноження.

Фізіологія органів розмноження ссавців у процесі еволюції набула окремих характерних рис, серед яких слід відзначити наступні: внутрішнє запліднення, внутрішньоутробний розвиток плоду, можливість неодноразового запліднення та порівняно короткий період між овуляціями у самок.

Біологічна суть запліднення полягає в наступному:

- 1) внаслідок об'єднання гаплоїдних наборів хромосом відновлюється диплоїдне число хромосом;
- 2) запліднення забезпечує безперервність матеріального зв'язку між поколіннями організмів;
- 3) у результаті поєднання спадкових особливостей двох організмів у нащадків утворюються нові ознаки, – з'являється матеріал для добору, підвищується мінливість потомства, зростає комбінативна мінливість;
- 4) вибірковість запліднення (запліднення тільки в межах виду) забезпечує збереження виду як цілого.

Необхідність у глибоких знаннях, зв'язаних з функцією відтворення тварин, здобуває для тваринників особливе значення в зв'язку з переходом тваринництва на індустріальні основи. Особливо це гостро відчувається на молочних комплексах. Високий ступінь механізації виробничих процесів, збільшення щільності поголів'я, зміна режиму дня (зміна умов доїння і годівлі, відсутність активного моціону і контакту з биком), – усе це негативно відбиває на відтворній функції корів.

Основними питаннями цього розділу є: статеві і загальна зрілість, фізіологія статевої системи самця (сіменників і придаткових статевих залоз) і самки (яєчників, яйцепроводів, матки), фізіологія статевих циклів, процеси запліднення, фізіологічні основи штучного запліднення, статеве поведіння тварин, механізм запліднення, фізіологія вагітності і пологів. Для результативного запліднення важливо знати способи встановлення в самки стану течки і охоти, про час овуляції.

Розрив зрілих фолікулів і вихід з них яйцеклітин – овуляція –

здійснюється в самки за участю простагландину і при досягненні певного співвідношення в крові лютропіну (ЛГ) і фолікулостимулюючого гормону (ФСГ).

Тривалість життя яйцеклітини після овуляції складає: у корів – 10-11, овець – 12-15, свиней – близько 10, у кролиць – 6-8 годин, а в курей – 20 хвилин.

Розрізняють два типи овуляції: **спонтанну** – вона не залежить від акта спарювання (вівці, свині, коня, велика рогата худоба, лисиці, псці) і **рефлекторну**, котра відбувається тільки після спарювання (у через 10-12, у норок – через 36-42 години, у соболів – через 80-90 годин).

Вивчаючи процес запліднення, варто мати на увазі, що в статевих шляхах самки відбувається процес капацитації спермійв (їхнє дозрівання). Час, необхідний для капацитації спермійв, у тварин різних видів різний: у великої рогатої худоби він складає 5-6 годин; в овець – 1,5; свиней – 3-6; кролів – 5 годин. Вважають, що під впливом рідкого середовища статевих шляхів самки відбувається руйнування зовнішньої мембрани акросоми спермійв і звільнення ферментів, що полегшують процес проникнення їх через оболонки яйцеклітини.

Заключний етап розмноження – вагітність і пологи. Згідно із сучасними даними, вирішальна роль у пусковому механізмі початку пологів належить гіпоталамо-гіпофізарно-наднирниковій системі плоду. Під впливом кортикотропіну гіпофіза плоду його наднирники починають посилено продукувати і виділяти в кровоток кортизол, який потрапляє в кров матері і активує синтез у плаценті естрогенів за рахунок прогестерону. У результаті цього секреція естрогенів плаценти зростає, а прогестерону – зменшується. Різке зростання рівня естрогенів стимулює виділення маткою простагландину $F_2\alpha$, що викликає розпад жовтого тіла (лютеоліз) і виділення з нього раніше накопиченого релаксину. Його джерелом у багатьох тварин служить і плацента. Релаксин сприяє розслабленню зв'язувань таза, розкриттю шийки матки і підготовці статевого каналу до вигнання плоду. Короткострокове різке зростання змісту естрогенів (можливо і простагландину) у крові матері підвищує чутливість мускулатури матки до дії на неї окситоцину, що обумовлює її активне скорочення, посилення родових потуг і прискорення родового акта.

Запитання для самоперевірки:

1. Що називають фізіологічною та господарською статевою зрілістю тварин? 2. Як побудовані органи розмноження самця і самки? 3. Як побудовані сперматозоїди та яйцеклітини? 4. Що таке статевий цикл, з яких періодів він складається? 5. Фізіологічні основи штучного осіменіння? 6. Які оптимальні строки парування та осіменіння сільськогосподарських тварин? 7. Які існують особливості кровообігу у плода? 8. Як відбуваються

роди? 9. Які функціональні зміни спостерігаються в організмі вагітної тварини? 10. Які існують особливості розмноження птахів?

8.2 Фізіологічні основи штучного осіменіння тварин

Методичні поради. Штучне запліднення у вузькому сенсі слова означає введення сперми в статеві шляхи самки за допомогою спеціальних інструментів.

У широкому розумінні штучне осіменіння – це ряд технологічних процесів і господарських заходів, що забезпечують відбір найбільш цінних плідників, збалансовану годівлю, оптимальний режим утримання та їх статевого використання, оцінку і відповідну обробку отриманої сперми з метою подальшого збереження та раціонального введення її в статеві шляхи самки в найбільш підходящий час – протягом статевої охоти.

Як фізіологічний досвід штучне запліднення вперше застосували у 1763 р. Стефан Якобі на рибах і у 1780-1782 рр. Спаланцані та Россі – на собаках. Однак, в сільськогосподарському виробництві штучне запліднення почали застосовувати після пропозиції І. І. Іванова використовувати його як метод масового поліпшення якості тварин.

Пропозиція І. І. Іванова (1899) використовувати штучне запліднення як метод масового поліпшення якості сільськогосподарських тварин – найбільше відкриття в галузі тваринництва після приручення і одомашнення тварин.

Протягом всієї історії тваринницької науки і практики перед фахівцями стояло і стоїть завдання створення високопродуктивних порід сільськогосподарських тварин. Методом природного запліднення можна протягом року отримати від одного бика або барана 60-80 телят або ягнят. При штучному заплідненні спермою цих же виробників протягом одного парувального сезону можна отримати від одного бика більше 20 тис. телят. Ось чому штучне запліднення – важливий державний захід, спрямований на найширше використання цінних плідників, здатних підвищити молочну, м'ясну, вовнову і інші види продуктивності тварин.

Штучне запліднення тварин може бути застосовано при всіх методах розведення і всіх видах схрещування сільськогосподарських тварин. Воно дозволяє в короткий термін вивчити плідника, отримати від нього величезну кількість приплоду і шляхом відбору і підбору посилити і закріпити корисні якості тварин.

Метод штучного осіменіння дає можливість створювати нові породи птахів і цілеспрямовано змінювати і підвищувати їх м'ясну, яєчну, пухову продуктивність. Його можна застосувати не тільки в тваринництві. Цей метод використовується, наприклад, в зоопарках, в хутровому звірівництві.

І. І. Іванов заклав теоретичні основи і принципи майже всіх існуючих прийомів штучного осіменіння тварин. Сучасні методи отримання,

розведення, збереження сперми, по суті, є удосконаленням і розвитком тих методів, які вперше застосував І. І. Іванов. І. І. Іванов вперше довів, що можна замінити сироватку сперми (природні секрети придаткових статевих залоз) штучними середовищами, саме це положення і послужило основою для сучасних методів розрідження сперми. У 1899 р І. І. Іванов почав вивчати штучне запліднення коней і корів і, отримавши позитивні результати, висловив ідею максимально використовувати сперму видатних плідників для швидкого поліпшення породних якостей тварин та їх продуктивності.

Його спостереження і спеціальні експерименти по збереженню сперми поза організмом при зниженій температурі з'явилися теоретичною і практичною основою сучасних методів збереження і транспортування сперми.

В процесі вдосконалення методу штучного запліднення було розроблено багато технічних прийомів. Винахід у 1931р. Н. В. Комісарова, В. І. Ліпатова і І. І. Родина штучної вагіни став найціннішим удосконаленням методу штучного запліднення сільськогосподарських тварин усіх видів. При штучному заплідненні плідник не має контакту з маточним поголів'ям. Сперму можна отримати без самки – на опудало.

Подальші дослідження вчених дозволили вирішити ряд нових проблем: оцінка та розведення сперми, збереження і транспортування її. Розроблено способи заморожування сперми. Розробка нових теоретичних положень і технічних прийомів дала можливість швидко розширити використання цього методу в скотарстві.

Штучне запліднення є найбільш досконалим методом. Перевага його полягає в тому, що воно дає можливість здійснювати підбір самок до плідників, навіть з різних господарств, шляхом перевезення сперми; широко використовувати найкращих плідників. Штучне запліднення запобігає поширенню різних захворювань і абсолютно виключає пошкодження тварин при паруванні, дозволяє контролювати сперму самця перед кожним осіменінням і осіменяти самок з порушеними статевими функціями.

Сучасна техніка кріоконсервації (заморожування) сперми дозволяє сім'ям одного бика осіменити за рік 30-50 тис. корів, а протягом життя він може дати 200-400 тис. нащадків.

На свинокомплексах штучне осіменіння забезпечує ритмічну роботу цеху відтворення, осіменіння великих партій свиней в жорсткі терміни, визначені циклограмою.

Використовуючи штучне осіменіння, можна зробити заміну низкопорідної худоби породистими тваринами в 7-8 разів швидше, ніж при природному заплідненні. У багато разів прискорюється робота з виведення нових порід.

Штучне запліднення використовується при гібридизації: отримання мулів, схрещування корів і яків і інших видів. При штучному заплідненні

виключається можливість зараження інфекційними та паразитарними захворюваннями, що передаються при статевому контакті. Штучне запліднення попереджає деякі різновиди безпліддя.

Фізіологічні основи штучного осіменіння сільськогосподарських тварин базуються на таких положеннях: 1) сперму від самців-плідників можна одержувати за допомогою штучної вагіни; 2) при створенні певних умов сперматозоїди тварин зберігають свою життєздатність поза організмом самця, не втрачаючи спадкових властивостей; 3) овуляція у самок сільськогосподарських тварин відбувається і без парування; 4) знаючи тривалість життя чоловічих і жіночих гамет у статевих шляхах самки, можна штучно осіменяти тварин у строки, що забезпечують найбільш імовірну зустріч і злиття сперматозоїдів і яйцеклітини.

8.3 Методи визначення вагітності

Методичні поради. Одним із важливих завдань у відтворенні сільськогосподарських тварин є експресна діагностика вагітності та неплідності на ранніх термінах після осіменіння, яка дозволяє вчасно виявляти вагітних і неплідних тварин, планувати утримання вагітних, організацію родів та проводити заходи щодо профілактики неплідності.

Визначення вагітності у тварин дозволяє здійснювати контроль за запліднюваністю тварин, планово вести роботу по відтворенню стада, готувати приміщення, встановлювати час запуску корів і планувати надої молока, вести підготовку самок до пологів, складати раціони згідно фізіологічного стану тварин, планувати точні терміни пологів, встановлювати причини безпліддя, вести боротьбу з прихованими абортами і, тим самим, збільшувати вихід тваринницької продукції.

Існуючі методи діагностики можна розподілити на 3 групи:

- Клінічні
- лабораторні
- біофізичні.

До клінічних відносять зовнішні і внутрішні методи. Зовнішніми методами діагностики вагітності вважають рефлексологічні дослідження, огляд, пальпація, аускультация. Внутрішні дослідження поділяють на вагінальний і ректальний методи.

З лабораторних методів діагностики вагітності розроблені гормональні, імунологічні і гістовагінальні, які вимагають спеціалізованої, добре оснащеної лабораторії.

В останні роки знаходять застосування біофізичні методи діагностики вагітності: рентгенографічний і ультразвукової (УЗД), особливо при дослідженні дрібних тварин.

Клінічні методи діагностики вагітності включають:

- збір анамнезу;

- рефлексологічне дослідження;
- зовнішнє дослідження (огляд, пальпація, аускультация);
- внутрішнє дослідження (вагінальне, ректальне);

Анамнез дозволяє виявити ймовірні ознаки вагітності:

1. Відсутність статевої циклічності протягом 30 і більше днів після чергового осіменіння.
2. Покращення апетиту та вгодованості тварини.
3. Підвищення стомлюваності та пітливість.
4. Іноді спостерігається спотворення апетиту.
5. Підвищення частоти дихання і пульсу.
6. Більш спокійна поведінка тварини.
7. Збільшення частоти акту дефекації та сечовиділення.
8. Зниження продуктивності, зміна смаку молока.
9. Набряки кінцівок і нижньої черевної стінки.

Цінними даними при зборі анамнезу є записи в журналі осіменінь.

Рефлексологічне дослідження проводять з використанням самця-пробника. Базується даний метод на оцінці реакції самки на самця: виявлення статевої охоти вважається істинною ознакою неплідності, а її відсутність – ймовірною ознакою вагітності.

Оглядом можна встановити ймовірні (зміна контурів живота, збільшення молочної залози, набряки) та істинну (рухи плода) ознаки вагітності.

Пальпація черевної стінки дозволяє встановити істинну ознаку вагітності – наявність плода.

Аускультациєю прослуховують серцебиття плоду. Пульс плода – 120-130 ударів/хв, а у корови – 50-80. Його можна прослухати тільки тоді, коли плід прилягає до стінки живота боком або спиною і між ними є невеликий шар плодових вод. В інших випадках серцебиття не прослуховується.

Вагінальним дослідженням можна виявити сухість та блідість слизової оболонки, наявність слизової пробки в каналі шийки матки, про пальпувати передлежачі частини плода. Але даний метод має малу практичну цінність.

Ректальний метод дозволяє не лише діагностувати вагітність та її терміни, а й встановити неплідність та гінекологічний діагноз. Метод базується на оцінці стану яєчників, рогів, тіла і шийки матки, маткових артерій і плода.

Використовується на крупних тваринах.

Лабораторні методи включають дослідження молока, сечі, крові, слизу з піхви і базуються на виявленні у вагітних тварин змін вмісту гормонів, фізико-хімічного складу секрету геніталій. Для діагностики вагітності розроблені методи: кип'ятіння цервікального слизу, питомої ваги цервікального слизу, крапельний, коагуляційна проба, гормональні, імуноферментний та радіоімунологічний аналіз, кристалізація шийкового

слизу, за електричним потенціалом біологічно-активних точок та ін.

Біофізичні методи дослідження.

Рентгенографія. Збільшення матки визначається, починаючи з 30 дня вагітності. На цьому етапі не можливо встановити збільшення матки пов'язане з вагітністю чи розвитком патологічних станів. Діагностику вагітності за допомогою рентгенографії проводять, починаючи з 45 дня, коли проходить мінералізація кісткової тканини плода. Іонізуюче опромінення не шкідливе для плоду після 45 днів вагітності, однак, анестезування несе в собі певний ризик.

Ультразвуковий метод (сонографія – sonos – звук, graphio – відображую) дозволяє об'єктивно (за наявності ембріональних рідин, ембріонів та плодів) діагностувати вагітність та її терміни. Крім того, даний метод дає змогу виявляти патології внутрішньоутробного розвитку і статеві системи.

Частота дослідження і вибір методу діагностики вагітності залежить від виду тварин та технологічних особливостей ведення тваринництва.

У домашніх умовах легко дізнатися про тільність корови по її молоку. Тут є два методи:

- у склянку з чистою прохолодною водою опускається крапля молока. Якщо вона хмаркою розпливається на поверхні, то корова не вагітна. Якщо ж розчинилася у воді безслідно, то корова – тільна. - 5 мл спирту необхідно перемішати з такою ж кількістю парного свіжого молока. Протягом декількох хвилин у тільної корови молоко згортається.

Питання для самоперевірки:

1. В чому полягає біологічна суть запліднення? 2. Чому вважають, що штучне запліднення – найбільше відкриття в галузі тваринництва після приручення і одомашнення тварин? 3. В чому полягає перевага штучного запліднення? 4. Які проблеми допомагає вирішити штучне запліднення? 5. Вкажіть положення, на яких базуються фізіологічні основи штучного осіменіння сільськогосподарських тварин? 6. В чому полягає значення ранньої діагностики вагітності сільськогосподарських тварин? 7. На які групи розподіляють методи діагностики вагітності тварин? 8. Які ймовірні ознаки вагітності дозволяє виявити анамнез? 9. Які методи визначення вагітності належать до лабораторних? 10. На чому засновані лабораторні методи визначення вагітності? 11. В чому полягає перевага біофізичних методів дослідження вагітності? 12. Які методи дослідження вагітності корів можна використовувати у домашніх умовах?

РОЗДІЛ ІХ ЛАКТАЦІЯ

Методичні поради. **Лактація** (від лат. Lactatio –молоковіддача, годівля молочною залозою) – це утворення і нагромадження молока у молочних залозах самки і періодичне його виведення при ссанні і доїнні.

Тривалість лактації, чи лактаційний період, протягом якого тварина продукує молоко, у диких тварин обмежується підсисним періодом, у сільськогосподарських тварин визначається також і господарськими потребами: корови – 305 діб; свині – до 60 діб; вівці – 120-150 діб; кобили – 180-210 діб.

Утворення молока. Секреторний процес здійснюється безпосередньо в клітинах епітелію альвеол і дрібних проток, причому кожна епітеліальна клітина утворює всі складові частини молока. Продукт, що створився, виділяється у порожнину альвеол. Переповнення альвеол молоком гальмує секрецію, а періодичне спорожнювання залоз стимулює її.

Етапи утворення молока:

- поглинання альвеолярними клітками попередників молока з крові і міжклітинної рідини;
- синтез специфічних складових частин молока (казеїногену, лактоглобуліну, лактоальбуміну, лактози, молочного жиру) в органелах клітин;
- внутрішньоклітинний транспорт компонентів молока, що утворюються чи дифундують;
- вихід складових частин молока у порожнину альвеол, або дрібних вивідних проток і формування секрету в цілому.

Синтез і секреція молочного жиру відбувається в ендоплазматичному ретикулумі і займає 4-6 годин. Білки молока також синтезуються в ендоплазматичному ретикулумі, потім надходять у комплекс Гольджі. Секреторний цикл утворення і виведення білкових молекул займає біля години. Велика частина цього часу приходить на процеси, що відбуваються у комплексі Гольджі. Лактоза синтезується з глюкози в структурах апарата Гольджі.

Лактогенез – початок секреції молока в заключний період вагітності і її розвиток у перші дні після отелення. Лактопоез – процес утворення молока у ході сталої лактації. Лактогенез (секреція молозива наприкінці вагітності) пов'язаний, у першу чергу, зі зменшенням у крові самки рівня прогестерону, що блокує активність пролактину і плацентарного лактогену, тобто є інгібітором лактогенезу. Плацента в цей період секретує збільшену кількість естрогенів, одна з функцій яких – стимуляція секреції пролактину, а у жуйних – соматотропіну.

Лактопоез. Що стосується регулювання процесу молокоутворення, то еферентні нерви на нього не впливають. А імпульсація аферентних нервів,

особливо в передродовий період, або під час роздою, впливає на процес молокоутворення, особливо у жуйних. У період сталої лактації їхня роль незначна і рівень секреторної активності залози визначається станом клітин альвеолярного епітелію (припинення періодичного спорожнювання вимені гальмує секрецію). Що стосується моногастричних тварин, то в них аферентна імпульсація стимулює не тільки виведення, але і секрецію молока.

Секреція молока та виведення його з молочної залози регулюються центральною нервовою системою та залозами внутрішньої секреції. Вперше висловив думку про нейрогуморальну регуляцію лактаційного процесу, Павлов І. П. Наступні дослідження цілком підтвердили його передбачення. В лабораторії Баришнікова І. А. встановлено факти рефлекторної стимуляції секреції молока і доведено участь у цьому процесі інтерорецепторів молочної залози, а саме; якщо козу не доїти, тобто не подразнювати інтерорецепторів вим'я, а тільки збирати молоко через фістульні трубки, вставлені в соски, то виділення молока значно знижується.

Нервова і нервово-гормональна фази виведення молока з залози здійснюються послідовно і періодично (під час доїння або ссання), а його утворення відбувається постійно.

Лактація підтримується декількома гормонами. У кролів – тільки пролактином, у мишей, пацюків, собак – пролактином і АКТГ, у жуйних - пролактином (у меншому ступені), соматотропіном (основний гормон), АКТГ і ТТГ. Останні (АКТГ і ТТГ) впливають на лактацію через контрольовані ними ендокринні органи – наднирники і щитовидну залозу.

Виведення молока. У проміжках між доїннями молоко, що секретується, накопичується в ємнісній системі вимені – альвеолах, дрібних вивідних протоках, середніх і великих молочних ходах і цистерні. Якщо молоко не виводиться, внутрішньовим'яний тиск поступово підвищується, що знижує швидкість секреції молока. Коли тиск досягає критичного рівня, близького до тиску в капілярах, він стає фактором, що лімітує молокоутворення.

Гальмування секреції обумовлене здавлюванням капілярної системи альвеол, зменшенням струму крові через вим'я. Білки і водорозчинні фракції при цьому виводяться через отвори у мембрані, а глобули жиру затримуються в клітинах. Тому загальний зміст жиру в добовому молоці знижується зі збільшенням інтервалу між доїннями.

У рефлексі молоковіддачі розрізняють дві фази.

Перша фаза – нервова – при подразненні рецепторів вимені, імпульси передаються до центрів попереково-крижового відділів спинного мозку, а відтіля частина нервових сигналів повертається до сфінктерів сосків, сфінктери розкриваються, і виділяється цистернальна порція молока, а частина сигналів по дорсальних стовпах спинного мозку піднімається до головного мозку, а відтіля через довгастий і спинний мозок до гладких м'язів

протоки, цистерни і сфінктера, вим'я набухає – це явище називається «скиданням» молока і не пов'язане з посиленням секреції молока, а обумовлене викидом його з альвеол і дрібних проток у молочні ходи та цистерни. Це переміщення молока пов'язане зі скороченням гладких м'язів альвеол і проток.

Друга фаза – нервово-гуморальна – імпульси від рецепторів вимені, що досягли проміжного мозку, передаються до гіпоталамусу, де утворюється гормон окситоцин, що надходить до задньої частки гіпофіза. Окситоцин з гіпофіза виділяється в кров і йде до вимені, де викликає скорочення міоепітелію альвеол та дрібних проток і виведення альвеолярної порції молока. Концентрація окситоцину в крові підтримується недовго – 2-7 хв. Однак, навіть після самого ретельного видоювання, у вимені завжди залишається деяка кількість молока, це залишкове молоко.

В обох фазах молоковіддачі доцентрова ланка представлена нервовими імпульсами, що надходять від рецепторів молочної залози, що подразнюється, а відцентрова ланка зв'язана зі спинномозковими нервами в першій фазі і з гіпоталамо-гіпофізарною системою – у другий. Причому швидкість і старанність видалення перших порцій молока обумовлює повноту видалення його наступного, основного, обсягу. Тому тільки при дотриманні правильного режиму доїння відбувається повноцінний рефлекс молоковіддачі, що дозволяє одержати максимальну кількість молока, накопиченого у вимені. Цьому ж сприяє і стереотип доїння, що виробляється в корів в умовах постійного розпорядку дня на фермі. Незвичайні подразники гальмують рефлекс молоковиведення. Це особливо важливо враховувати на фермах і молочних комплексах. Керівна роль у регуляції лактаційного процесу належить корі великих півкуль головного мозку. От чому потрібно пам'ятати, що порушення розпорядку дня на фермі, часта зміна доярок, грубе поводження з твариною тощо нерідко є причиною зменшення надоїв молока.

Підвищення молочної продуктивності корів вимагає глибокого знання процесу лактації. При вивченні цього розділу спочатку слід ознайомитись з хімічним складом молока та молозива, з будовою та розвитком молочної залози. Молоко – найцінніший продукт харчування. Воно має всі необхідні речовини для росту і розвитку організму. Засвоїти процес утворення молока, який відбувається в епітелії молочної, залози, а також у клітинах молочних ходів.

Запам'ятайте, що білок молока синтезується з амінокислот крові, молочний жир – з нейтрального жиру, жирних кислот плазми крові, а також з оцтової та інших летких кислот, які утворюються в передшлунках у процесі бродіння вуглеводів. Джерелом жиру можуть бути також безазотні рештки після дезамінування білків. Деякі складові частини молока (вітаміни, мінеральні речовини) переходять з крові в молоко без змін. Молоко утворюється безперервно, заповнюючи альвеоли, молочні ходи, протоки та

цистерни молочної залози.

Необхідно звернути увагу на те, що лактація тісно пов'язана з процесами травлення, дихання, кровообігу, обміну речовин. Так, наприклад, для утворення 1 л молока необхідно, щоб через вим'я пройшло 400-500 л крові. У лабораторії Азімова Г. І. доведено, що при згодовуванні кормів, багатих на клітковину, кількість оцтової кислоти в рубці значно збільшується, унаслідок чого рівень молочного жиру підвищується.

Так, згодовування коровам гранульованих кормів понад 30% від поживності раціону, висококонцентрований тип годівлі, а також споживання великої кількості здрібненого сіна і свіжої трави приводить до зміни бродильних процесів у рубці і співвідношення летких жирних кислот, що утворилися при цьому (зменшується частка оцтової кислоти і зростає відсоток пропіонової). У результаті знижується жирність молока. З іншого боку, використання тих самих кормів пов'язано з видовими особливостями травлення. Наприклад, у жуйних у передшлунках значна частина вуглеводів зброджується до летких жирних кислот, а частина ненасичених жирних кислот корму перетворюється в насичені. Тому за складом молока і його утворенню жуйні тварини відрізняються від нежуйних.

З'ясуйте фізіологію доїння, роль масажу вим'я, значення теплових компресів на вим'я, швидкості доїння та старанності видоювання для рівня продуктивності тварин.

Зверніть увагу на механізм молоковиділення: на початку доїння або сосання, коли сосок стискається, молоко витікає з цистерни та широких протоків (рефлекторна фаза), а потім внаслідок скорочення міоепітелію, виділяється альвеолярна порція молока (гуморальна фаза). Скорочення міоепітелію відбувається під впливом гормону задньої долі гіпофіза – окситоцину та ацетілхоліну.

На процес молоковіддачі впливає також і адреналін. Останній викликає підвищення тонуусу гладеньких м'язів протоків та соскового сфінктера, внаслідок чого виділення молока зменшується, а то і зовсім припиняється.

Запитання для самоперевірки:

1. Що таке лактація? 2. Як побудована молочна залоза? 3. В чому різниця складу молока та молозива? 4. Які речовини є попередниками утворення молока? 5. Як відбувається секреція молока? 6. Рефлекторна та гуморальна фази виділення молока. 7. Яке молоко називають альвеолярним, цистернальним та залишковим? 8. Які існують правила доїння? 9. Які гормони впливають на лактацію? 10. Фізіологічні основи машинного доїння. 11. Що таке іннервація вим'я? 12. Фактори, що гальмують виділення молока. 13. Які існують особливості лактації у корів та свиней? 14. Шляхи підвищення молочно продуктивності у корів.

РОЗДІЛ X ФІЗІОЛОГІЯ М'ЯЗІВ ТА НЕРВІВ

Методичні поради. Загальними властивостями живої тканини є подразливість, збудливість і збудження, розберіться в цьому. Майте на увазі, що характер відповіді на подразнення залежить від структури живої матерії. Нервова, м'язова та залозиста тканини при подразненні збуджуються, тобто приходять у діяльний стан. Процес збудження супроводжується не тільки специфічною реакцією, а і посиленням обміну речовин, зміною хімічного складу тканин, виникненням різних видів енергії – теплової, електричної, променевої та ін.

Ознайомтесь також з адекватними та неадекватними подразниками, з умовами виникнення збудження, з корисним часом, реобазою, хроноксією, з фазами розвитку збудження (абсолютна та відносна рефрактерна фази, екзальтаційна фаза, фази субнормальності та нормального збудження). При цьому зверніть особливу увагу на вчення Введенського М. Є. про лабільність, яка характеризує функціональний стан тканини.

Необхідно розібратись у біострумах спокою, пошкодження та дії, в механізмі їх виникнення (теорії Чаговця, Бернштейна, Ходжкіна-Хакслі).

Вивчаючи фізіологію м'язів згадайте гістологічну будову поперечно-смугастих і гладеньких м'язів. Далі слід засвоїти властивості м'язів – збудливість, провідність, скоротливість (поодинокі та тетанічні скорочення), еластичність, розтяжність, пластичність, тонічність. З'ясуйте, від чого залежить сила м'язів, як вимірюється робота м'язів. Ознайомтесь з хімічними процесами в м'язах під час їх скорочення. Особливу увагу зверніть на теорії м'язового скорочення та на теорії втоми м'язів.

При вивченні фізіології нервів спочатку ознайомтесь з основними фізіологічними властивостями нервового волокна та особливостями проведення збудження в нервах. Одночасно зверніть увагу на механізм передачі збудження з нерва на робочий орган, на особливості синапсів. Необхідно також ознайомитись з вченням Введенського М. Є. про парабіоз.

Запитання для самоперевірки:

1. Що таке подразнення, які бувають подразники? 2. Що називають подразливістю, збудливістю, збудженням? 3. Які існують специфічні та неспецифічні ознаки збудження? 4. Які існують фази збудження? 5. Дайте визначення струмам спокою, пошкодження та дії. 6. Які існують теорії виникнення біоелектричних явищ? 7. Назвіть властивості скелетних та гладеньких м'язів. 8. Яке скорочення м'язів називають ізотонічними та ізометричними? 9. Як визначається сила м'язів і від чого вона залежить? 10. Які існують теорії втоми м'язів? 11. Назвіть фізіологічні властивості нервового волокна. 12. Як відбувається передача збудження з нерва на робочий орган? 13. Фази парабіозу за Введенським М. Є. 14. Як побудовані, які функції та властивості мають синапси?

РОЗДІЛ XI ФІЗІОЛОГІЯ ЦЕНТРАЛЬНОЇ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ

11.1 Фізіологія центральної нервової системи

Методичні поради. Живий організм змушений постійно адаптуватися до мінливих умов довкілля при збереженні сталості внутрішнього середовища. Цей зв'язок організму з зовнішнім середовищем і погодженість дій різних органів і систем у ньому для підтримки гомеостазу (внутрішньої сталості) здійснюється за допомогою нервової системи. Основною формою діяльності нервової системи є рефлекс. Нервову систему умовно підрозділяють на центральну (ЦНС) і периферичну. До ЦНС відносяться спинний і головний мозок. Центральна нервова система (ЦНС) є основним відділом нервової системи тварин. ЦНС хребетних побудована з величезної кількості нейронів, які тісно пов'язані один з одним. Однак кожен нейрон відносно самостійний. Це пояснюється тим, що протоплазма однієї клітини та її відростків не проникає всередину іншої клітини. Аксон однієї нервової клітини, як правило, лише доторкується до дендриту або тіла іншої клітини. Місце контакту двох нейронів має назву синапс. У ЦНС є необмежена кількість синапсів.

Необхідно вивчити основні властивості нервових центрів, що обумовлені властивостями синапсів, а саме: про іррадіацію збудження, високу чутливість до нестачі кисню, трансформацію, післядію, сумачію, полегшення проведення збудження, проторення, тонус, про інертність нервових клітин та явище домінанти. Звернете особливу увагу на п'ять властивостей, що характеризують домінанту, тому що остання лежить в основі координаційної діяльності ЦНС і поведінки тварин.

Домінанта — тимчасове, досить стійке збудження, що поєднує ряд центрів різних відділів ЦНС, змінює і підкоряє собі роботу інших нервових центрів, і спрямоване на рішення у даний момент життєво важливої функції тварини. Домінанта характеризується наступними властивостями:

1. Підвищеною збудливістю – здатністю сприймати імпульси, що приходять з окремих областей ЦНС.
2. Стійкістю збудження – затяжним збудженням, що продовжується до виконання визначеної фізіологічної функції або до виникнення нової, ще більш важливої для організму домінуючої мотивації.
3. Здатністю до підсумовування збудження, тобто здатністю притягати імпульси, що приходять з центрів, що не відносяться до домінанти, підсумовувати (збирати) ці збудження зі збудженням домінуючих центрів, підсилюватися за рахунок сумачію.
4. Інерцією – тобто здатністю до тривалого утримання збудження.
5. Сполученим гальмуванням. Ця властивість характеризується тим, що домінуючі центри не тільки першими відповідають на імпульси,

що надходять, але і роблять сполучене гальмування на інші нервові центри, що не входять до складу домінанти і володіють більш низькою збудливістю.

Мати на увазі, що збудження і гальмування – найважливіші процеси, які відбуваються в нервових центрах.

Явище гальмування в ЦНС вперше було відкрите Сеченовим І. М. Треба з'ясувати механізм координації, завдяки чому можливі точні, погоджені рухи організму тварини, а також ознайомитися з *реципрокною* (взаємопогодженою) іннервацією м'язів-антагоністів, в онові якої лежить явище індукції (позитивної, негативної, одночасної, послідовної).

Вивчати фізіологію ЦНС рекомендуємо в такій послідовності: будівля і функції спинного мозку, довгастого, середнього, мозочка, проміжного, підкіркових ядер, ретикулярної формації. На подвійному листі папера з зошита намалуйте схему послідовного розташування усіх відділів ЦНС. При вивченні їхніх функцій коротко запишіть зведення про них.

При вивченні фізіології вегетативної системи перш за все чітко з'ясуйте відмінності між вегетативною та соматичною нервовою системою. Соматична нервова система іннервує скелетні м'язи. Вегетативний відділ нервової системи бере участь в регуляції діяльності внутрішніх органів (кровообігу, травлення, сечостатевої системи та ін.), а також в регуляції обміну речовин у тканинах взагалі і організму в цілому. Вегетативна нервова система складається з двох відділів - симпатичного та парасимпатичного. Волокна вегетативного відділу нервової системи, вийшовши з центральної нервової системи не доходять до іннервуючого органа, а закінчують у вегетативних вузлах (гангліях). Від вегетативних вузлів починається другий нейрон, волокна якого вже доходять до органа. Волокна же соматичної нервової системи досягають органа без перериву.

Ознайомтесь з функцією ретикулярної формації (сітчастим утворенням), яка являє собою нагромадження великих нервових клітин та значної кількості нервових волокон. Ретикулярна формація пов'язана з корою великих півкуль, мозочком та спинним мозком.

В ретикулярної формації розпізнають висхідні та низхідні шляхи. По висхідних шляхах передаються збуджуючі імпульси до кори великих півкуль. По низхідних шляхах ретикулярна формація посилає активуючі та гальмівні імпульси до скелетних м'язів. Сітчасте утворення впливає також на діяльність внутрішніх органів, на виявлення емоцій. Воно дуже чутливе до гормонів, наркотичних та снотворних речовин. Руйнування ретикулярної формації або порушення її функцій від дії наркотиків викликає у тварин глибокий сон.

Ознайомтесь з медіаторами – хімічними речовинами, які утворюються при збудженні парасимпатичної та симпатичної частин нервової системи. Згідно з хімічною теорією ці речовини беруть безпосередню участь в синаптичній передачі збудження.

Запитання для самоперевірки:

1. Яке значення має нервова система в організмі? 2. Як побудований нейрон? 3. Що таке рефлекс та їх види? 4. На які відділи поділяється нервова система? 5. Що називають рефлекторною дугою? 6. З яких елементів складається рефлекторна дуга? 7. Що таке умовний рефлекс? 8. Що таке нервові центри і які їх властивості? 9. Яку роль грають процеси збудження та гальмування відділів ЦНС? 10. Чим відрізняється вегетативна нервова система від соматичної? 11. В чому полягає фізіологічний вплив симпатичних і парасимпатичних нервів на роботу окремих органів? 12. Що таке ретикулярна формація та її функції?

11.2 Механізм передачі збудження та гальмування у синапсах

Методичні поради. Синапси складаються: 1) з пресинаптичної мембрани, що вкриває закінчення аксону; 2) синаптичної щілини, в якій міститься міжклітинна рідина; 3) постсинаптичної мембрани сусідньої нервової клітини. У пресинаптичній мембрані існує багато пухирців, в яких міститься медіатор – речовина, що забезпечує передачу імпульсу через синапс.

За функціональною ознакою розрізняють збуджуючі та гальмівні синапси. Вони мають і деякі структурні відмінності. Так, збуджуючі синапси в основному є аксондендритними, тобто синапс розташований між аксоном однієї нервової клітини і дендритом іншої. Синаптична щілина в них відносно широка (приблизно 300 Å), а постсинаптична мембрана – товста і щільна. Пухирці медіатора відносно крупні, округлої форми. Гальмівні синапси мають більш вузьку синаптичну щілину (1,5-2 рази вужчу, ніж збуджуючі); постсинаптична мембрана більш тонка; синаптичні пухирці овальної форми, а за розмірами менші. Хімічним передавачем збудження – медіатором у збуджуючих синапсах є ацетилхолін, у гальмівних синапсах – амінокислота гліцин і гама- аміномасляна кислота.

Механізм передачі збудження у синапсах полягає у наступному. Нервові імпульси, що надходять до закінчення аксону, викликають виділення ацетилхоліну з синаптичних пухирців. Він через пресинаптичну мембрану потрапляє у синаптичну щілину і з'єднується з хімічним рецептором постсинаптичної мембрани, що збільшує її проникність для іонів натрію. Іони натрію з синаптичної щілини потрапляють усередину дендриту і викликають зменшення заряду постсинаптичної мембрани, тобто її деполяризацію. Коли деполяризація досягає порогового рівня, між постсинаптичною мембраною і сусідньої позасинаптичною ділянкою дендриту, який зберігає попередній заряд, виникає рух струму по колу. Він викликає появу потенціалу дії, який збуджує дендрит. Ацетилхолін, що виділився, швидко руйнується, тому діє короткочасно і викликає лише один імпульс. Іони натрію, що надійшли до дендриту, швидко виводяться за допомогою іонного «натрій-калієвого

насосу» навпаки у синаптичну щілину, синапс знов готовий до проведення нового імпульсу.

У гальмівних синапсах із закінчення аксону виділяється гліцин або гама-аміномасляна кислота. Ці речовини збільшують проникність постсинаптичної мембрани для іонів калію і хлору. Калій виходить з клітини у синаптичну щілину, а хлор, навпаки, входить у клітину. Внаслідок цього збільшується позитивний заряд ззовні мембрани, а негативний – усередині, тобто здійснюється гіперполяризація постсинаптичної мембрани. Нервові імпульси, що надійшли від дендритів до тіла клітини, через цю гіперполяризовану ділянку мембрани не проходять, виникає гальмування.

11.3 Вегетативний відділ нервової системи

Методичні поради. Всі функції організму поділяються на соматичні і вегетативні. До соматичних належать сприйняття подразнення і рухові реакції, до вегетативних – функції внутрішніх органів та обмінні процеси. Відповідно і нервова система була поділена на соматичну і вегетативну.

Соматична нервова система забезпечує аферентний і еферентний зв'язок організму із зовнішнім середовищем, вегетативна нервова система – підтримує сталість внутрішнього середовища і реакції організму, завдяки яким він пристосовується. Ефектори соматичної нервової системи – це скелетні м'язи, а вегетативної нервової системи – гладенькі м'язи внутрішніх органів, серцевий м'яз і залози.

Вегетативний відділ нервової системи складається з симпатичної і парасимпатичної нервової системи. Ефекторами симпатичної нервової системи є гладенькі м'язи судин і внутрішніх органів, а також серце, травні залози, залози шкіри, клітини підшкірної клітковини.

Найбільша частина парасимпатичних волокон проходить у складі блукаючого нерва, який іннервує органи грудної і черевної порожнини – трахею, бронхи, серце (передсердя), шлунок, відділ тонких кишок, печінку.

Парасимпатичні волокна іннервують також слинні і слюзні залози, кровоносні судини, нирки, сечовий міхур, статеві органи, відділ товстих кишок. Не існує парасимпатичних нервів у гладеньких м'язах кровоносних судин (за виключенням артерій статевих органів і артерій мозку), потових залозах і наднирниках.

Як правило, внутрішні органи мають подвійну іннервацію – симпатичну і парасимпатичну. На окремі органи ці нерви мають протилежний вплив: розширення і звуження зіниці, прискорення і уповільнення серцевих скорочень, посилення і пригнічення секреції залоз тощо.

Симпатична нервова система більш розповсюджена в організмі і діє як єдине ціле. Імпульси, що проходять по симпатичних нервових волокнах, безпосередньо впливають на роботу органів. Це викликає одноманітні зміни в

органах, що іннервуються, в різних частинах тіла і при різній силі подразнення.

Парасимпатична нервова система здійснює на органи більш вибірково дію, не впливає на інші частини тіла. У цілому, діяльність симпатичного відділу спрямована на мобілізацію енергетичних ресурсів і захисних сил організму при фізичному або розумовому напруженні, подоланні труднощів, стресових ситуаціях (перерозподіл кровотоку, посилення серцевої діяльності, надходження цукру у кров, активація механізмів терморегуляції, імунний захист, підтримка емоційного напруження).

При цьому спостерігаються зміни гомеостазу: збільшується артеріальний тиск, підвищується вміст у крові енергетичних метаболітів, пригнічується діяльність кишечника і нирок.

Діяльність парасимпатичного відділу спрямована на поточну регуляцію фізіологічних процесів, що забезпечує підтримку гомеостазу, його відновлення при будь-яких порушеннях (гальмуючий вплив на серце, розширення судин, нормалізація моторики шлунково-кишкового тракту, зняття емоційного напруження). Тонічний вплив парасимпатичної нервової системи переважає під час сну, відпочинку, після прийняття їжі.

Функції симпатичної і парасимпатичної нервової системи не є антагоністичними, хоча їх вплив протилежний. Обидва відділи забезпечують підтримку сталості внутрішнього середовища організму.

Діяльність вегетативної нервової системи регулюють:

- кора півкуль здійснює координацію вегетативних і соматичних функцій у складних поведінкових реакціях організму;
- центри спинного мозку і стовбура мозку впливають на функції внутрішніх органів і регулюють діяльність серцево-судинної та дихальної системи;
- периферичні центри вегетативної нервової системи, що розташовані поза органами контролюють діяльність певних органів;
- нижчі нервові центри вегетативної системи, які володіють певною автономністю відповідають за внутрішньоорганні рефлекси.

Деякі вегетативні рефлекси використовують у практичній ветеринарії для оцінки стану вегетативної нервової системи. До них належать: око-серцевий, вухо-серцевий і губо-серцевий рефлекси. Вони виявляються у короткочасному уповільненні пульсу при натисканні на очі, стискуванні закруткою вуха або губи. Ступінь реакції свідчить про тонус симпатичної і парасимпатичної систем.

Питання для самоперевірки:

1. Яким чином побудовані синапси? 2. Які речовини грають роль медіаторів у процесах передачі збудження і гальмування? 3. Як здійснюється передача імпульсів у збудливих синапсах? 4. Як здійснюється передача

гальмування у синапсах? 5. Які ефектори притаманні для соматичної і вегетативної нервової системи? 6. Які процеси в організмі підтримує симпатична нервова система? 7. Які процеси в організмі підтримує парасимпатична нервова система? 8. Як здійснюється регулювання діяльності вегетативної нервової системи?

РОЗДІЛ XII ВИЩА НЕРВОВА ДІЯЛЬНІСТЬ

Методичні поради. Фізіологія вищої нервової діяльності – наука про функції кори великих півкуль і підкіркових утворень.

У світлі вчення Павлова І. П., вища нервова діяльність забезпечує зв'язок організму з навколишнім середовищем і проявляється в поведінці тварини. Нижча нервова діяльність спрямована на регуляцію і об'єднання функцій внутрішніх органів і проявляється в їх роботі.

Переходячи до вивчення фізіології великих півкуль головного мозку, слід пам'ятати, що останні є найвищим відділом центральної нервової системи. Ознайомтесь з павловськими принципами вивчення вищої нервової діяльності – детермінізмом, аналізом і синтезом, структурністю головного мозку, а також з локалізацією функцій в корі великих півкуль, з тим, які центри є в корі, та де вони знаходяться. Зверніть увагу на коркові центри аналізаторів, розберіться, що таке головна, або ядерна, і периферична, або розсіяна, частина аналізатора та яку роль вони відіграють у процесах аналітичної діяльності кори великих півкуль головного мозку.

Запам'ятайте, що головним методом вивчення функції кори великих півкуль є метод умовних рефлексів.

Геніальне вчення Павлова І. П. про вищу нервову діяльність тварини і людини побудовано саме на цьому методі.

Умовні рефлекси порівняно з безумовними мають ряд відмінностей, які потрібно чітко знати. Безумовні рефлекси видові, природжені і передаються по спадковості. Так, наприклад, каченята плавають на воді з моменту вилуплення з яйця. Умовні рефлекси індивідуальні і утворюються в процесі життя тварини за участю кори великих півкуль головного мозку. Прикладом умовного рефлексу є виділення слини на дзвінок або на світло електричної лампочки. Ознайомтесь з правилами та загальними закономірностями утворення умовних рефлексів, з їх біологічним значенням, з методиками вироблення умовних рефлексів (класична методика слиновиділення, рухово-харчова, рухово-оборонна).

Необхідно добре засвоїти, що основним правилом утворення умовного рефлексу є збіг у часі стороннього подразника з безумовним рефлексом. Якщо супроводжувати акт прийняття корму звучанням дзвоника, то через деякий час лише один дзвоник буде викликати у тварини слиновиділення. Сторонній подразник повинен на кілька секунд передувати безумовному рефлексу. Велике значення в утворенні умовних рефлексів має ступінь збудливості центра безумовного рефлексу. Дуже важко виробити умовний рефлекс у нагодованої тварини, у якої збудливість харчового центра значно понижена.

Ознайомтесь також з фізіологічним механізмом та локалізацією тимчасових умовнорефлекторних зв'язків.

В аналітичній та синтетичній діяльності кори першочергове значення мають процеси гальмування. Необхідно розібратись з видами коркового гальмування – безумовним (зовнішнє, позамежне) та умовним, або внутрішнім (згасання, диференціювання, умовне, запізнювань), а також з явищами іррадіації, концентрації та індукції збудження і гальмування, з вищою формою синтезу – динамічним стереотипом.

Ознайомтесь з теоріями сну, зокрема з корковою теорією Павлова І. П. Вивчаючи коркове гальмування, Павлов дійшов до висновку, що сон є результат розлитого гальмування в корі великих півкуль, а гіпноз – частковий сон, викликаний штучним шляхом.

Необхідно мати чітке уявлення про першу та другу сигнальні системи, про їх особливості.

Перша сигнальна система – діяльність великих півкуль обумовлена сприйняттям різних подразників, пов'язаних з предметами та явищами навколишнього світу.

Друга сигнальна система – діяльність великих півкуль, яка пов'язана з людською мовою, усною чи письмовою.

Перша сигнальна система властива тварині і людині, друга – тільки людині.

На основі вивчення умовних рефлексів у тварин Павлов І. П. створив вчення про типи вищої нервової діяльності. В основу розподілу тварин за типами нервової діяльності покладені такі три показники: сила процесів збудження і гальмування, зрівноваженість і рухливість цих процесів.

Необхідно знати Павловську класифікацію типів нервової діяльності, пов'язавши її з продуктивністю сільськогосподарських тварин.

Під кінець вивчення цього розділу потрібно звернути увагу на застосування вчення Павлова І. П. про вищу нервову діяльність для керування поведінкою тварин і підвищення їх продуктивності.

Запитання для самоперевірки:

1. Що таке нижча нервова діяльність? 2. Що таке вища нервова діяльність? 3. Яких принципів дотримувався Павлов І. П., вивчаючи вищу нервову діяльність? 4. В чому суть методу умовних рефлексів? 5. Чим відрізняються умовні рефлекси від безумовних? 6. Які існують правила та загальні закономірності утворення умовних рефлексів? 7. Який фізіологічний механізм полягає в основі утворення умовнорефлекторних зв'язків? 8. В чому полягає біологічне значення умовних рефлексів? 9. Охарактеризуйте методики вивчення умовних рефлексів. 10. В чому полягає аналітична та синтетична діяльність кори великих півкуль? 11. Що таке сон, які існують теорії сну? 12. Чим відрізняється гіпноз від сну? 13. Що лежить в основі поділу тварин за типами вищої нервової діяльності? 14. Які ви знаєте типи вищої нервової діяльності? 15. Надайте приклади зв'язків типу вищої нервової діяльності з продуктивністю тварин.

РОЗДІЛ XIII СТРЕС І ПРОДУКТИВНІСТЬ

13.1 Роль стресу у тваринництві. Адаптація тварин

Методичні поради. При взаємозв'язках з навколишнім середовищем на організм впливають різні за властивостями та інтенсивністю подразники. Відповідь залежить від сили зовнішніх подразників і чутливості до них організму. Слабкі подразнення можуть викликати локальну відповідь, більш значні за інтенсивністю або тривалістю викликають в організмі ті чи інші, характерні для даного впливу ефекти (специфічні реакції) і одночасно створюють ряд загальних реакцій з боку організму, які мають стереотипний характер незалежно від якісних особливостей подразника, і спрямованих на пристосування до існуючих умов, на запобігання їх несприятливого впливу (неспецифічної реакції).

Термін стрес, який був вперше введений канадським дослідником Г. Сальє, визначає виникнення в організмі реакції загального адаптаційного синдрому, тобто комплексу неспецифічних змін, які утворюються під впливом зовнішніх подразників – стресорів – для захисту організму.

Стан стресу під час розвитку проходить три стадії:

- фаза тривоги – мобілізація захисних сил організму;
- фаза резистентності – рівновага на новому підвищеному рівні;
- фаза виснаження

Якщо фізіологічний механізм захисту підкорюється силі діючого агенту, то може відбутися перехід до патологічного стану і навіть летальний кінець.

Фаза тривоги – це короткочасна реакція, яка виникає при дії стрес-факторів нетривалий час, коли відбувається виділення адреналіну і мобілізація енергетичних ресурсів. Знижується м'язовий тонус, температура тіла і тиск крові. У кров надходить більша кількість еритроцитів, для підвищення використання кисню і покращання процесів дихання, кількість лімфоцитів і еозинофілів зменшується. Кровоносні судини звужуються, шкіра бліднішає, дихання і серцебиття прискорюються. У подальшому в організмі зменшується маса і розміри тимусу, печінки, селезінки, лімфатичних вузлів, посилюються процеси дисиміляції органічних речовин, спостерігається втрата живої маси.

Фаза резистентності настає, коли стійкість організму до інших подразників значно збільшується, в тому випадку, коли стрес-фактор діє тривалий час і досить сильно. У цю фазу стресового стану в організмі нормалізується обмін речовин, він пристосовується (адаптується) до тривалої дії подразника, починають посилено функціонувати наднирники, вони збільшуються у розмірах. Ця стадія триває від декількох годин до декількох днів. При припиненні дії подразника розвиток стресу може закінчитися на

стадії резистентності.

Фаза виснаження захисно-адаптаційних резервів настає при тривалій дії стрес-факторів, коли захисні сили організму не здатні протидіяти впливу шкідливого фактору. Тривала дія несприятливого фактору на організм викликає пригнічення діяльності наднирників, різке зниження стійкості організму до негативних впливів. Процеси дисиміляції органічних речовин переважають над процесами асиміляції, при цьому в організмі виснажуються запаси глюкози і глікогену, збільшується кількість молочної кислоти і капілярна проникність кровоносних судин, відбувається порушення обміну речовин, збільшується кількість лімфовузлів. В крові підвищується кількість еозинофілів і лімфоцитів, у шлунково-кишковому тракті виникають ураження і крововиливи.

Фактори зовнішнього середовища, які здатні викликати у тварин стрес, можна групувати таким чином:

1. Фізичні – збільшення або зменшення температури повітря, підвищення його вологості при низьких температурах, сонячна радіація, сильні шуми, іонізуюча радіація.

2. Хімічні – підвищення концентрації у повітрі приміщення різних хімічних речовин і сполук (аміак, сірководень, вуглекислий газ, окис азоту та ін.)

3. Харчові – недостатня годівля і перегодування тварин, годування неякісними кормами, незбалансовані раціони, різка зміна раціону, нестача питної води.

4. Травматичні – удари, кастрація, таврування та ін.

5. Транспортні – завантаження, транспортування і розвантаження тварин.

6. Технічні – зважування тварин, відлучення нащадків від матерів, щільність утримання, недостатній фронт годівлі, сумісне утримання тварин різної статі або живої маси.

7. Біологічні – різні інфекційні та інвазійні захворювання, профілактична вакцинація.

8. Експериментальні – подразнення тварин електричним струмом, тривале фіксування в одній позі тощо.

9. Рангові – боротьба тварин за лідерство у групі.

Основа теплового стресу полягає у чисельних порушеннях фізіологічних і біохімічних процесів, стійкої зміні фізіологічних констант. Після 20-годинного утримання дорослої тварини при температурі +30°C і 75% вологості частота дихання збільшується, порушується динаміка серцевих скорочень, зменшується вміст білків плазми крові і загальний вміст калію в організмі. Внаслідок гіпертонії відбуваються зміни осмотичного тиску слини і сечі, підвищується рН сечі, посилюється сечо- і слиновиділення, внаслідок чого загальне зневоднення організму може скласти 32,3 мл/кг живої маси.

Стрес від холоду відбивається на обміні речовин в організмі. При низьких температурах тварини більше споживають кормів, внаслідок чого їх перетравність зменшується. Якщо при нестачі корму споживання його не збільшується, то стрес від холоду через підвищення теплопродукції викликає зниженню засвоєння енергії. Із-за зменшення випарування вологи і виділення сечі суттєво пригнічується споживання води тваринами. Для профілактики в цих випадках рекомендується використовувати корми, які багато містять клітковини. Коли поверхня тіла остиває, починається тремтіння. Для збереження біля шкіри шару теплого повітря у тварин підіймаються волосся, що зменшує втрати тепла. Для тварин, які мешкають на півночі, дія холоду нейтралізується лише товстою шкірою і значним шаром підшкірного жиру; метаболічні механізми регуляції включаються лише при дуже низьких температурах.

Однією з причин несталого рівня продуктивності тварин на відгодівлі і раптових різких знижень приростів є метеорологічні стреси, що обумовлені змінами погоди. На організм тварин діє комплекс фізичних факторів. Розвиток стрес-реакції організму, пов'язаний з коливанням температури, барометричного тиску, сонячної радіації, вологості, і швидкості руху повітря.

Стан стресу може виникати і при певному рівні інтенсивності шуму. У приміщеннях з низьким рівнем акустичного тиску вже при силі шуму 40-60 дБ спостерігається неспокій тварин, знижується споживання кормів, скорочується час відпочинку. В тому випадку, коли тварина звикла до шуму 60 дБ, це не відбивається на її продуктивності. Однак, перебільшення цього рівня шуму знижує продуктивність тварин.

Друга група стрес-факторів пов'язана із збільшеним вмістом у повітрі приміщення різних газів, які є шкідливими для тварин. Висока загазованість повітря приміщень оказує токсичну дію на організм. У тварин подразнюються слизові оболонки очей і дихальних шляхів, погіршується переніс кисню кров'ю до життєво важливих органів і тканин, послаблюється опірність організму проти несприятливих факторів та інфекційних хвороб. Наявність аміаку знижує здатність тварин очищувати легені від бактерій, що викликає інфікування дихальних шляхів. Збільшена загазованість повітряного середовища оказує шкідливий вплив на нервову систему, викликає підвищену збудливість і агресивність.

Виникненню харчових стресів сприяють помилки у годівлі (різкий перехід від одного типу годівлі до іншого, незбалансованість раціонів за вмістом поживних речовин, холодні рідкі корми та ін.). Зменшення кількості білку в раціоні нижче норми є причиною гальмування імунобіологічної реактивності. Від надлишкової годівлі виникають і розвиваються набряки, змінюється мікрофлора кишечника. Як правило, небезпека цієї хвороби збільшується при дії на організм інших стрес-факторів.

Травматичні стреси. Больові і стресові реакції є близькими

фізіологічними процесами. Біль викликає стрес, але має специфічні особливості: вона супроводжується прискореними скороченнями серця, звужуванням зіниці, потінням. При пальпації пошкодженої ділянки тварини виявляють захисні рефлекси. Вони можуть лизати або гризти це місце, безперервно переступати ногами, стогнати. Тварини з неврівноваженим типом нервової системи сильніше реагують на больові реакції. Біль порушує обмін речовин та сон, збільшує збудливість тварин, що негативно впливає на продуктивність.

Вважають, що велика рогата худоба менш чутлива до болю, ніж інші види сільськогосподарських тварин.

Особливе місце серед різноманітних стрес-факторів займає транспортний стрес. Під час перевезення на тварин впливає одразу декілька подразників. Для деяких особин ці подразники є настільки сильними, що настає стадія виснаження. У свиней, наприклад, виникає, так звана, транспортна лихоманка. При цьому спостерігаються депресія, пронос, пригнічення апетиту, збільшення температури тіла. Негативному впливу транспортного стресу в найбільшому ступені підлягає молодняк. Тварини стають без спокійними, розвивається тахікардія, гіпотонія. Різко знижується резистентність організму і бар'єрні функції печінки і селезінки, при цьому активізується патогенна мікрофлора органів дихання і травного тракту, пригнічується секреторна і ферментативна діяльність. Збитки від транспортних стресів пов'язані не тільки безпосередньо із загибеллю тварин, а й зі зниженням маси тіла, погіршенням якості м'яса, необхідністю тривалого відновлення відтворних функцій тварин. Критичні моменти транспортування – вантаж і розвантаж, коли стрес-фактор діє найсильніше.

Технологічні стреси починають діяти на організм тварин з моменту відлучення нащадків від матерів і далі при їх переміщенні та формуванні в нові групи. Дослідження взаємозв'язку технологічних стресів і продуктивності виявило, що одиничній стрес-фактор майже не впливає на неї. Комбінована двофакторна дія знижує продуктивність на 3-5, а трифакторна – на 7-10%. Що стосується поросят, то досвіди підтверджують, що недоцільно сполучати відлучених поросят з переміщенням їх у нове приміщення. Краще відділяти свиноматок в інше приміщення і вирощувати поросят у попередньому гнізді до 4 місяців. Перегрупування тварин після відлучення стає небезпечним із-за прояву психічного стресу, підвищеної агресивності, збільшення кількості бійок і травматичних пошкоджень шкіри. Під час стресу посилюється виділення адреналіну і кортикостероїдних гормонів при одночасному зниженні кількості натрію, що викликає травні розлади і виникнення диспепсії.

Однією з причин стресу у тваринництві стають планові профілактичні заходи. Насамперед це ін'єкції, кастрація, вакцинація поголів'я та ін. Тільки після дворазової вакцинації проти чуми маса кожної свині зменшується на

2,0- 2,5 кг. Обробка племінних тварин проти ящуру на 3 місяці порушує якість спермопродукції, що виявляється в зменшенні відсотка живих і збільшенні кількості ненормальних сперматозоїдів, пригніченні їх рухливості, зниженні кількості сперми.

Суттєвий вплив на продуктивність тварин оказують стреси, що пов'язані з стадним рефлексом. У дорослих тварин виникнення таких стресів спостерігається частіше. Стадний стрес – це система взаємовідношень, що складається між окремими тваринами у певної групі під впливом дискомфорту утримання. Боротьба за домінування, як правило, спостерігається у період формування групи. Причому, стресовому впливу частіше підлягають тварини нижчих рангів. При низькому рівні годівлі, недостатніх параметрах фронту годівлі і площі утримання прояв рангової субординації буває підвищеним. В цих випадках спостерігається і значна різниця в приростах різно-рангових тварин. При кращих умовах годівлі і утримання міжрангова боротьба майже не спостерігається, хоча різниця у приростах тварин різної рангової належності зберігається. Можливо, в цьому випадку перевага тварин вищого рангу у приростах обумовлена не різницею у кількості кормів, які спожили, а всім тим, що ставить їх у ранг домінуючих.

13.2 Адаптація тварин

Відповідно до сучасних уявлень, стрес, або стрес-синдром, є важливим компонентом адаптації. Головна його суть полягає у значному збудженні нервових центрів і, як наслідок, ендокринних систем зі збільшенням у крові концентрації адреналіну і глюкокортикоїдів, які мобілізують енергетичні і структурні ресурси організму. Адреналін збільшує хвилинний об'єм серця, мобілізує глікогенні резерви печінки, викликає гіперглікемію, лі поліз (розщеплення жирів), підвищує вміст жирних кислот у крові і покращує приток кисню та субстратів окислення до тканин. Глюкокортикоїди, діють на генетичному рівні, активують глюконеогенез (утворення глюкози з продуктів розпаду жирів і безазотистих залишків амінокислот) і реакції трансамінування, і, таким чином, перетворюють структурний резерв в енергетичний.

Суть стрес-синдрому полягає не просто у мобілізації енергетичних і структурних ресурсів організму, а в їх перерозподілі, тобто передачі з систем організму, які не беруть участь в адаптації до даного конкретного фактору, у системи, які специфічно відповідають за цю адаптацію.

Таким чином, стрес-синдром як неспецифічний компонент адаптації не тільки попереджає розвиток, але і грає важливу роль у формуванні стійкої специфічної адаптації. Це забезпечується, по-перше, шляхом мобілізації енергетичних і структурних ресурсів організму та їх спрямованого перерозподілу у бік забезпечення систем, які відповідають за адаптацію до

даного фактору, а по-друге, шляхом безпосереднього впливу гормонів на метаболізм і функцію клітин системи, де формується пам'ять адаптації. По мірі формування стійкої адаптації, порушення гомеостазу, які складають основу стрес-синдрому, поступово зникають, а сам стрес-синдром, виконавши певну роль у становленні адаптації, поступово ліквідується. Важливим є то, що в будь-якому випадку при здійсненні стрес-синдрому, внаслідок перерозподілу ресурсів організму при мобілізації, пригнічуються функції, які безпосередньо не пов'язані із забезпеченням життєдіяльності, тобто процесами росту і репродуктивні функції, що у сільськогосподарських тварин призводить до значних втрат продуктивності.

Здійснення адаптації характеризується наявністю системної пам'яті адаптації, відсутністю стрес-синдрому і досконалим пристосуванням до певного фактору або ситуації. Якщо розглядати процес адаптації організму у цілому, то можна відділити ряд стадій. При малій інтенсивності діючого фактору явні реакції організму можуть бути відсутні, але здійснюється тренування до наступних високих доз.

При збільшенні інтенсивності впливу відбувається активація функцій, і лише після цього виникає стрес-синдром та порушення функцій, що обумовлено зрушеннями гомеостазу. Якщо на перших двох стадіях стрес-синдрому активізація синтезу нуклеїнових кислот і білків у клітинах системи, що відповідають за адаптацію і збільшення потужності цієї домінуючої системи, достатня для здійснення адаптації, за цим настає поступове зменшення стрес-синдрому. В тому випадку, коли реакція пристосування неможлива, на цій стадії стрес-синдром з інструменту адаптації може перетворитися в інструмент пошкодження.

Однак той факт, що більшість тварин, які пройшли через тяжкі стресові впливи, не гинуть, а так чи інакше адаптуються до стресових ситуацій, дозволяють вважати, що в організмі існують системи, що обмежують стрес-синдром і попереджають стресові пошкодження. Такі системи можуть функціонувати на рівні головного мозку і обмежувати збудження систем, що реалізують стрес, та попереджати надмірне й тривале збільшення концентрації адреналіну і глюкокортикоїдів. Вони також можуть функціонувати на рівні тканин, і обмежувати ефект гормонів на клітину.

Центральна нервова система керує механізмом загальної адаптації. В структурах кори півкуль головного мозку відбувається збір і обробка інформації про здійснення реакцій гомеостазу, зрушуванні констант внутрішнього середовища і необхідності включення механізму загальної адаптації. У центральній нервовій системі утворюються і функціональні системи, що контролюють константи гомеостазу у певному випадку, а також домінантні вогнища, за рахунок яких переважають ті, чи інші функції, залежно від ситуації.

Можлива активація власних захисних механізмів організму шляхом

тренування, навчання, а також за рахунок ліків, внаслідок чого підвищується опірність до стресу.

Питання до самоперевірки:

1. Що таке стрес? 2. Які існують фази розвитку стресу? 3. Які існують види стрес-факторів? 4. Які прояви стану стресу існують? 5. Як відбивається стан стресу на продуктивність тварин? 6. Що таке адаптація? 7. Які гормони беруть участь в процесі здійснення стрес-синдрому? 8. Як здійснюється розвиток стрес-синдрому? 9. Чому стрес-синдром вважають важливим компонентом адаптації? 10. Як відбувається регулювання механізмом загальної адаптації?

РОЗДІЛ XIV ЕТОЛОГІЯ

Основи етології сільськогосподарських тварин

Методичні поради. Етологія – наука про поведінку домашніх і диких тварин. Під поведінкою етологи розуміють усі прояви зовнішньої, переважно рухової активності тварини, за допомогою якої вона пристосовується до умов навколишнього світу. Етологія вивчає цілісну поведінку тварин, що включає як уроджені (інстинктивні), так і придбані в процесі індивідуального життя елементи поведінки. Історично ж склалося так, що етологи зосередили свою увагу головним чином на уроджених, інстинктивних формах поведінки тварин, у той час як для фізіологічної школи І. П. Павлова найбільший інтерес представляли закономірності і нервові механізми вивчення, придбання індивідуального досвіду у формі умовних рефлексів різного ступеня складності.

Спостерігаючи за тваринами в природних умовах середовища і на скотарні або в домашній обстановці, приходиться бачити такі акти їхньої поведінки, що неможливо пояснити з погляду умовнорефлекторної теорії і тим більше навчання про інстинкт. Тому І. П. Павлов не заперечував у тварин наявності елементарної розумової діяльності. Це питання в нашій країні плідно вивчає лабораторія Л. В. Крушинського.

Для вивчення поведінки тварин у природних умовах і в штучному середовищі (тваринницька ферма, комплекс, птахофабрика) етологи застосовують різні методи. Найбільш доступним є метод візуального спостереження за поведінковими реакціями тварин. Вивчення поведінки окремої тварини неможливо поза взаємозв'язком її із собі подібними особинами. Лише в тісному контакті з особинами свого виду формується поведінка кожної тварини. Тому основна увага етологів спрямована на вивчення групових взаємин, формування елементів поведінки в онтогенезі, починаючи з контактів, установлюваних між матір'ю і нащадками, між статевими партнерами, між дорослими родичами, що входять в одне стадо, зграю, сімейну групу.

У залежності від мети досліджу, застосовують хронометраж з індивідуальною або груповою реєстрацією поведінки тварин.

Для вивчення рухової активності тварин використовують телеметрію, спортивні крокоміри, кіноапаратуру.

Щоб провести грань між уродженими і придбаними елементами поведінки, застосовують метод ізоляції новонародженого від родичів і визначених факторів зовнішнього середовища. Цим методом було з'ясовано, наприклад, що курчата до 3-добового віку не можуть безпомилково відрізнити корм від домішки гравію. Споживати корм вони учаться в результаті проб і помилок.

Домашні тварини зберегли деякі особливості поведінки диких тварин:

стадність, розподіл по рангах (формування ієрархічної структури стада, групи), домінування самців над самками, специфічні видотипичні рухи і пози в період парування і т.д.

Ознайомтеся з особливостями групової поведінки великої рогатої худоби, овець, свиней і курей. Дуже важливо при цьому усвідомити роль придбаних елементів поведінки в життєдіяльності тварин, сутність вчення І. П. Павлова про вищу нервову діяльність.

Запитання для самоперевірки:

1. Що вивчає етологія і якими методами? 2. Чому неможливо вивчати поведінку тварини поза її зв'язку з іншими тваринами? 3. Які засоби використовують при вивченні поведінки тварин? 4. Для чого використовують метод ізолювання новонародженого? 5. Які існують загальні особливості поведінки диких та домашніх тварин? 6. Які існують особливості групової поведінки сільськогосподарських тварин?

РОЗДІЛ XV АНАЛІЗАТОРИ

Методичні поради. Термін «аналізатор», введений у науку було запропоновано Павловим І. П.

Аналізатор – це складна анатомо-фізіологічна система, що складається з трьох відділів:

1. Периферичного, що представлений сприймаючими апаратами (органами почуттів); відповідно до виду сприйнятої енергії в них знаходяться фото- (зорові), хемо- (нюхові і смакові) і механо- (слухові, вестибулярні, рухові) – рецептори.
2. Провідникового – у виді нервових волокон, об'єднаних у відповідні нерви; зорові, слухові та ін.
3. Мозкового, що представляє собою проміжні (позакоркові) і кінцеві (коркові) центри; одним із проміжних центрів є таламус проміжного мозку, через який на шляху до кори проходять імпульси від усіх рецепторів, крім нюхових

Кожна з рецепторних клітин (або їхня однорідна група) сприймає окремі характеристики предмета або явища (наприклад, елементарні смаки і запахи, звукові хвилі різної довжини й амплітуди, деталі і колірні відтінки предмета та ін.). Відображення різних сигналів зовнішнього світу полягає в аналізі і синтезі в мозку імпульсів, що приходять по нервових волокнах від рецепторів. У результаті створюються копії, образи зовнішніх предметів, явищ: приблизні – у проміжних і точні – у коркових центрах.

У ході вивчення фізіології аналізаторів (сенсорних систем) в робочому зошиті заповнити таблицю 5 по приведеному зразку.

У тваринних різних видів, як правило, мається ведучий (головний) аналізатор: у птахів – зоровий (у сов і пугачів – слуховий), у представників псових і ведмедів – нюховий, у бобрів – слуховий і т.і.

При вивченні зорового аналізатора необхідно насамперед ознайомитися з роботою ока, його оптичної і рецепторної системою. Зокрема, усвідомите роль зіниці і кристалика в сприйнятті предметів, що розрізняються по ступені освітленості, довжині і далекості. Треба пам'ятати, що палички (відповідальні за чорно-біле зображення) більш чутливі до світла, чим колбочки (відповідальні за кольорове зображення). Причому кількість перших зростає від центра сітківки до периферії, другі в основному сконцентровані в центрі, а в цілому щільність клітин обох видів зменшується від центра до периферії сітківки.

Таблиця 4

Основні відділи аналізаторів (сенсорних систем)

Аналізатори	Рецепторний апарат	Провідниковий шлях аналізатора	Мозковий відділ аналізатора
-------------	--------------------	--------------------------------	-----------------------------

1. Зоровий	Палички і колбочки сітківки	Зорові нерви	Передня частина чотирьоххолмія, зовнішнє колінчате тіло (таламус), зорова зона кори великих півкуль
2. Слуховий	Слухові клітини кортиева органа (у равлику)	Слухові нерви	Задня частина чотирьоххолмія, внутрішнє колінчате тіло (таламус), Скронева зона кори великих півкуль
3. Нюховий	Нюхові клітини нюхового епітелію	Нюхові нерви	Нюхова луковиця, амонів ріг у скориневій зоні кори великих півкуль
і т.п.			

Отже, загальне й особливо кольоровий зір буде найкращим при достатньому висвітленні предмета і попаданні його зображення в центр сітківки. У тварин, що ведуть переважно денний спосіб життя (білки), переважають колбочки, у нічних тварин (миші, пацюка) переважають палички.

За сучасними уявленнями, кольоровий зір здійснюється в наслідок вибіркового порушення колбочок світлом визначеної довжини хвилі з наступним аналізом і синтезом виниклих у них нервових імпульсів на всьому шляху від найближчих до них, гангліозних, клітин до нейронів зорової зони кори великих півкуль. Наприклад, у приматів виявлені червоно-, зелене- і синечутливі, у білок і ховрашків – зелене- і синечутливі приймачі кольору, у бджіл виявлені зелено-, сине- і ультрафіолетовочутливі приймачі кольору.

При вивченні процесів світловідчуття важливо враховувати, що рецепторні клітини звернені світлочутливими кінцями убік від світла до пігментного шару сітківки, що захищає їх від надлишкового висвітлення. У цьому кінці паличок і колбочок знаходиться пігмент (родопсин і йодопсин, відповідно), що складається з білка опсину й альдегідної форми вітаміну А. Під дією світла пігмент розпадається на свої складові, а енергія, що виділяється при цьому, перетворюється в енергію нервового імпульсу. У темряві зоровий пігмент відновлюється, і рецепторні клітини знову здатні до сприйняття світла.

При ознайомленні з питаннями зорового сприйняття необхідно також розібратися в ролі передніх холмів чотирьоххолмія, зовнішнього колінчатого тіла (таламус), відповідного центра кори великих півкуль.

Найбільш важливим для багатьох видів тварин є нюховий аналізатор, що у більшості представників ссавців добре розвинений.

Нюхові клітини зосереджені в нюховому епітелію. Чим більше його площа і чим більше в ньому зосереджено нюхових клітин, тим гострота нюху вище.

Деякі приклади наведені в таблиці 5.

Таблиця 5

**Площа нюхового епітелію і кількість нюхових клітин
у деяких видів тварин**

Вид тварини	Площа нюхового епітелію (см ²)	Загальна кількість нюхових клітин (млн.)
Німецька вівчарка	196	225-250
Козулі	90	297
Вівця	183	300
Кролик	7-10	50-100
Сріблиста чайка	71 мм ²	3

Щоб успішно вивчити фізіологію слухового аналізатора, згадайте в першу чергу будівлю зовнішнього, середнього і внутрішнього вуха, звернувши особливу увагу на равлика і розташований у ньому кортів орган.

Передача інформації від рецепторів до центрального кінця аналізатора здійснюється двояким шляхом.

При дії звуків низької частоти (від 800 до 1000 герців) у коливальний процес утягується весь стовп рідини равлика, а виходить, і вся мембрана, на якій розташований кортів орган. Тому частота коливань відповідає частоті звукової хвилі.

При частоті звукових коливань понад 1000 герців коливається не вся основна мембрана, а якась її ділянка, починаючи від овального вікна равлика. Чим вище частота коливань, тим менша по довжині ділянка мембрани, починаючи від овального вікна равлика приходить у коливання і тим менше число волосових (слухових) клітин збуджується.

Таким чином, відчуття тієї або іншої висоти звуку залежить від довжини коливної ділянки основної мембрани, від числа розташованих на ній слухових клітин і від місця їхнього розташування.

Сила звуку визначається амплітудою звукової хвилі. Відчуття

інтенсивності звуку пов'язано з різним співвідношенням числа збуджених внутрішніх і зовнішніх слухових клітин кортієва органа. Оскільки внутрішні клітини менш збудливі, чим зовнішні, порушення великого числа їх виникає тільки при дії на тварину сильних звуків.

Починаючи вивчати фізіологію смакового аналізатора, необхідно враховувати, що рецепторні клітини розрізняються за характером сприйманого елементарного смаку: солоного, гіркого, кислого, солодкого і смаку води. Одночасно відбуваються механічні подразнювання кормом рецепторів ротової порожнини і хімічний вплив його запахових речовин на рецептори нюхового епітелію. Надалі здійснюються аналіз і синтез імпульсів, що виникли в рецепторних клітинах, на всьому шляху через проміжні центри до коркового. У результаті поступово створюється точний, цільний образ спожитого твариною корму.

При вивченні фізіології шкірного аналізатора зверніть увагу на його терморегуляції, у захисних реакціях організму та ін. Які відчуття сприймаються шкірою і яке їхнє значення для життя тварин?

Аналізатори постійно взаємодіють один з одним, забезпечуючи тонку інформацію про навколишнє середовище і сприяють тим найкращому пристосуванню тварини до постійно мінливих умов зовнішнього середовища. Так, величезне значення для розселення й існування тварин має ландшафт, що сприймається тваринним зоровим, слуховим, нюховим і іншими аналізаторами. Взаємодія аналізаторів допомагає тварині орієнтуватися в просторі.

Запитання для самоперевірки:

1. Які загальні принципи будови і функції аналізаторів? 2. У чому розрізняються функції позакоркових і коркових центрів у створенні образу зовнішнього сигналу? 3. Як здійснюється функція сітківки ока? 4. Яким чином сприймаються предмети в залежності від їхньої освітленості, довжини, далекості? 5. Як здійснюється колірний зір? 6. Яким чином сприймаються звукові сигнали? 7. Як розрізняються звуки по частоті і по силі? 8. Яким чином сприймаються смакові і запахові сигнали? 9. Як створюється цільний смаковий і запаховий образ корму, що поїдається? 10. Яка роль феромонів у поведінки тварин? 11. Які функції шкірного аналізатора? 12. Як здійснюється терморегулююча роль шкірного покриву? 13. Які функції вестибулярного і рухового аналізаторів?

ЗАВДАННЯ ДЛЯ САМОСТІЙНОЇ РОБОТИ

1. Які функції виконує шлунково-кишковий тракт? Опишіть процес травлення в ротовій порожнині, шлунку і 12-палої кишці свині.
2. В чому полягає суть і значення травлення? Опишіть особливості ротового і шлункового травлення у жуйних тварин.
3. Значення досліджень І. П. Павлова для розвитку фізіології травлення? Опишіть особливості ротового і шлункового травлення у коня.
4. У чому суть порожнинного і пристінкового травлення? Покажіть це на прикладі ротового, шлункового і кишкового травлення у курей.
5. Яким чином відбувається перетравлення поживних речовин корму у передшлунках і сичугу жуйних? Яку роль грають ферменти сичугу і соляна кислота?
6. Опишіть роль ферментів та інших компонентів шлункового і підшлункового соків у гідролізі поживних речовин корму у свині. Яка роль товстого кишечника в коней і птахів у системі травлення?
7. Опишіть сутність порожнинного і пристінкового травлення і механізм всмоктування продуктів гідролізу білків, жирів і вуглеводів. Як відіб'ється на процесах перетравлення й всмоктування нестача у кормах каротину і вітаміну А?
8. Якими методами вивчають секрецію шлункового, підшлункового соків і жовчі? Опишіть ферменти й інші компоненти цих соків та їх роль у гідролізі поживних речовин корму.
9. Які механізми забезпечують утворення і виділення підшлункового соку і жовчі? Яка їх роль у травленні і які продукти гідролізу поживних речовин при цьому утворюються?
10. У чому полягає суть і значення травлення? Яку роль грає тонкий і товстий кишечник у травленні у коня, свині, жуйних тварин і птахів?
- И. Опишіть основні функції травної системи і дайте їм коротку характеристику. Складіть таблицю ферментів усіх травних соків і дайте їм характеристику за зразком, наведеним в таблиці 3.
12. Опишіть особливості шлункового травлення в дорослих тварин і молодняку жуйних у молочний і перехідний періоди. Як відбувається процес відригування корму в жуйні періоди?
13. Що таке гомеостаз і в чому його значення? Яке відношення до нього мають травна система і кров? Опишіть, як і під впливом чого відбувається процес травлення в ротовій порожнині, шлунку і 12-палої кишці у тварин, з якими ви працюєте.
14. Що вивчає наука фізіологія? Якими методами фізіологи вивчають діяльність слинних і шлункових залоз, жовчеутворювальну і жовчевидільну функції печінки?
15. Що розуміють у фізіології під нервово-гуморальною регуляцією?

Покажіть її роль на прикладі регуляції секреції шлункового і підшлункового соків.

16. Опишіть процес травлення в тонкому і товстому відділах кишечника, а також види, значення і регуляцію їх рухової активності.

17. Які функції виконує шлунок жуйних тварин і птахів? Чому в раціон жуйних тварин можна включити сечовину й інші небілкові джерела азоту, а в птахів вони викликають отруєння?

18. Що таке система крові? Дайте характеристику всім її компонентам. Яке відношення має кров до підтримки гомеостазу?

19. Що таке кров, тканинна рідина і лімфа? Опишіть їх функції.

20. Що таке гомеостаз? Покажіть це з відповідним обґрунтуванням на прикладі крові (рН, осмотичний, онкотичний і артеріальний тиск та ін.).

21. Опишіть утворення, будову, тривалість життя і функції еритроцитів, лейкоцитів і тромбоцитів.

22. З яких компонентів складається кров і які функції вона виконує? Що таке група і система груп крові? Скільки антигенів і систем груп крові встановлено в сільськогосподарських тварин?

23. У чому полягають фізіологічні функції еритроцитів і лейкоцитів? Опишіть механізм зсідання крові? Що таке антизсідуюча система і які в неї функції?

24. Опишіть найважливіші фізико-хімічні властивості крові (осмотичний і онкотичний тиск, рН, буферні системи, лужний резерв) та їх значення для підтримки гомеостазу.

25. Дайте розгорнуту характеристику основних функцій крові. Опишіть процес кровотворення і роль у ньому вітамінів, кобальту, заліза, міді і еритропоетинів.

26. Склад і функції крові і тканинної рідини. Що таке гемоглобін і міоглобін, які ролі вони виконують? Розрахуйте кількість гемоглобіну в крові корови з масою тіла 600 кг при змісті його в 100 мл крові 11,5 г.

27. Особливості кровообігу в серце, легенях, печінці і нирках?

28. З яких відділів складається серце і які в них функції? Що таке провідна система серця і яке відношення вона має до його автоматії і фаз діяльності?

29. З яких фаз складається серцевий цикл і яким чином відбувається регуляція діяльності серця? Що таке пульс і тони серця?

30. Які фізіологічні закономірності визначають рух крові по судинах? Якими судинами представлена ланка мікроциркуляції і які функції вона виконує?

31. Опишіть основні внутрішньосерцеві і судинні рефлексогенні («сторожові») зони і як вони здійснюють свій вплив на діяльність серця і тонус судин?

32. Які фактори обумовлюють кров'яний тиск і яким чином він

підтримується на відносно постійному рівні (у випадку його падіння або підйому)?

33. Від чого залежить величина кров'яного тиску і як здійснюється його саморегуляція? Покажіть роль рефлексогенних зон серця і кровоносних судин у цьому процесі.

34. Як здійснюється нервово-гуморальна регуляція роботи серця? У чому особливості серцевого кровообігу і яку роль грає міоглобін у серцевому м'язі?

35. Що розуміють під автоматією серця? В чому її причини? Як зміниться ритм серця, якщо його позбавити парасимпатичної іннервації?

36. Що таке пульс, серцевий поштовх і тони серця? Як і чому змінюється крово- і лімфообіг при фізичному навантаженні? Яка роль гормонів у регуляції роботи серця?

37. Фізіологічні властивості серцевого м'яза. Що таке автоматія серця і яку роль в неї грає провідна система серця?

38. Значення дихання для організму? З яких елементів складається дихальний цикл і який в нього механізм?

39. Опишіть функції повітряних шляхів і легень. Що таке життєва ємкість легень? Як регулюється процес дихання?

40. Як здійснюються зв'язування і транспорт O_2 і CO_2 кров'ю? Що таке киснева ємкість крові? У чому виявляється зв'язок між серцево-судинною і дихальною системами?

41. Де знаходяться різні відділи дихального центра в центральній нервовій системі? Як здійснюються вдих і видих і саморегуляція дихального процесу?

42. Що таке легенева вентиляція? Який механізм обміну газів між альвеолярним повітрям і кров'ю, між кров'ю і тканинами?

43. Опишіть механізм виникнення першого вдиху і видиху в новонародженої тварини. Як здійснюється нервово-гуморальна регуляція дихання?

44. Що таке дихання, в чому суть цього процесу? Які етапи можна виділити в процесі транспорту O_2 і CO_2 ? Опишіть їх суть.

45. Опишіть біомеханіку зовнішнього дихання. Що таке внутрішньоплевральний тиск? Чому він нижче атмосферного тиску і яке це має значення для здійснення вдиху і видиху?

46. Основні етапи дихання. Опишіть особливості будови дихальної системи і процесу дихання в птахів.

47. Що таке життєва і загальна ємність легень? З яких об'ємів повітря вони складаються? Чим відрізняється за складом газів альвеолярне повітря від вдихуваного і видихуваного повітря?

48. Що таке загальний і проміжний обмін? Яку роль виконують в організмі вуглеводи? Опишіть вуглеводний обмін у жуйних і його регуляцію.

Укажіть конкретну роль вітамінів у вуглеводному обміні?

49. У чому полягає біологічна роль білків і нуклеїнових кислот? Опишіть особливості білкового обміну в жуйних тварин (або в птахів). Яка роль вітамінів у білковому обміні?

50. Яка роль жирів і вуглеводів в організмі? Які особливості обміну цих речовин у жуйних тварин? Яка роль вітамінів і печінки в обміні вуглеводів і жирів?

51. Яка роль печінки і нирок в обміні білків, жирів і вуглеводів? Яка участь в обміні цих речовин приймають вітаміни і гормони?

52. Як утворюється енергія в організмі? Як вимірюють витрати енергії у тварин? Яка енергетична цінність 1 г поживних речовин?

53. Для чого і яким методом вимірюють витрати енергії організмом тварин? Яким чином нервова система і гормони регулюють утворення енергії? Підрахуйте витрату енергії в бичка в положенні лежачи, якщо він за одну годину витратив 169 л O_2 і виділив 145 л CO_2 .

54. Яке значення мають вуглеводи для організму тварин? Вкажіть основні етапи проміжного обміну вуглеводів у жуйних тварин і нервово-гуморальний механізм його регуляції. Яку конкретну участь в обміні вуглеводів беруть вітаміни і гормони (адреналін, глюкагон, інсулін і глюкокортикоїди)?

55. Яка роль води, кальцію, фосфору, натрію, калію, кобальту, міді і заліза в організмі? Як здійснюється нервово-гуморальна регуляція водно-сольового обміну?

56. Що таке хімічна і фізична терморегуляція? Роль шкіри в цих процесах. Яка температура тіла в ссавців і птахів?

57. Опишіть будову нефрону і процес утворення в ньому сечі. Як регулюється діяльність нирок? Яким чином компенсується недолік питної води у тварин?

58. Яку роль грають видільні органи у підтримці гомеостазу? Опишіть фази утворення сечі і механізми регуляції сечоутворення.

59. Які органи в організмі тварин виконують видільну функцію? Яка роль кожного з них у підтриманні гомеостазу? Опишіть процес сечоутворення і його регуляцію.

60. Які функції виконує шкіра? Опишіть її роль у терморегуляції і як видільного органа. Намалюйте схему.

61. Опишіть значення білків і жирів в організмі. Від чого залежить їх біологічна цінність? Як здійснюється нервово-гуморальна регуляція їх обміну в організмі ссавців і птахів? Відзначте конкретну роль вітамінів в обміні білків і жирів.

62. Які функції виконують жири, стерини, фосфоліпіди в організмі? Які жирні кислоти відносяться до незамінних? Як регулюється ліпідний обмін? Роль вітамінів в обміні жирів.

63. Яку участь в обміні речовин приймають вітаміни С, В₁, В₂, В₃, В₆, А, D і мікроелементи -селен, йод, кобальт і мідь?

64. Яким чином підтримується температурний гомеостаз в організмі ссавців і птахів у випадку підвищення або зниження температури зовнішнього середовища? Як впливає вологість повітря на теплообмін організму?

65. На чому заснована методика вивчення обміну енергії тварин по газообміні? Що таке дихальний і калоричний коефіцієнти? Як зміниться терморегуляція у тварин при різкому зниженні або підвищенні температури зовнішнього середовища (зобразить це у вигляді схеми)?

66. У чому полягає видільна функція нирок, шкіри, травного тракту і легень? При яких умовах переважає той або інший шлях виділення? Наведіть конкретні приклади.

67. Які органи відносять до залоз внутрішньої, змішаної і зовнішньої секреції? У чому вони розрізняються? Опишіть роль гормону росту і пролактину в організмі самки.

68. Яким чином гіпоталамус керує функціями передньої частки гіпофіза? Значення гормонів гіпоталамуса і гіпофіза для функції розмноження і лактації.

69. Що таке гіпоталамо-гіпофізарна система? Яка роль її гормонів у регуляції секреції молока і його виведення при доїнні (ссанні)?

70. Яким чином гіпоталамус керує функціями середньої і задньої часткою гіпофіза? Опишіть роль окситоцину й антидіуретину (вазопрессина).

71. Що таке стрес? Як протікає адаптаційна реакція при стресі? Чому вона називається неспецифічної? Значення адаптаційної реакції при стресі для здоров'я і продуктивності тварин. Значення типу вищої нервової діяльності для їх стресостійкості.

72. Опишіть будову і функції щитовидної і парашитовидних (колощитовидних) залоз. Яким чином нервова і гуморальна системи регулюють їх діяльність?

73. Які гормони виробляють наднирники і в чому їх роль в організмі? Зобразите у виді схеми регуляцію діяльності коркового і мозкового шарів наднирників.

74. Які гормони виробляє підшлункова залоза і яку роль вони грають у регуляції обміну речовин? Опишіть нервову і гуморальну регуляцію гормональної функції підшлункової залози.

75. Що таке гормони і які їх властивості? Яким чином здійснюються прямі і зворотні зв'язки між гіпоталамо-гіпофізарною системою і периферичними залозами внутрішньої секреції? Приведіть конкретні приклади.

76. Яка роль води, натрію і калію, кальцію і фосфору в організмі? Опишіть механізм нервово-гуморальної регуляції рівня цих речовин.

77. Яким чином концентрація цукру в крові підтримується на відносно постійному рівні? Яка роль нервових і гуморальної (гормональної) систем у цьому процесі?

78. Які функції виконує шкіра? Вікові і сезонні зміни пір'яного і шерстного покривів у тварин. Яким чином і для чого викликають штучне линяння в птахів (або хутрових звірів)?

79. Що таке статевий цикл? Які зміни відбуваються в організмі самки протягом статевого циклу? Які гормони і яким чином обумовлюють окремі стадії статевого циклу?

80. Опишіть типи овуляції і природного запліднення в свійських тваринних. Які фізіологічні основи застосування штучного запліднення ссавців і птахів?

81. Опишіть будову спермія і яйцеклітини і процеси їхнього дозрівання. Яким чином відбувається запліднення? Яке значення має капацитація (дозрівання) сперміїв? Скільки годин вона продовжується в статевих шляхах самки у тварин різних видів?

82. Чим розрізняються статеві і загальна зрілість у ссавців і птахів? Приведіть конкретні приклади. Як впливають умови годівлі і утримання тварин на ці процеси? Які гормони обумовлюють статеву зрілість у свійських тварин?

83. У чому полягає сезонність розмноження свійських тварин? Що таке тічка, охота і овуляція? Чим вони викликаються і як співвідносяться в часі? Проілюструйте це конкретними прикладами.

84. Механізми вагітності і пологів? Роль плоду, жовтого тіла і плаценти в підтримці вагітності. Які гормони беруть участь в акті пологів?

85. Особливості розмноження птахів. Опишіть функції яєчника і яйцепроводу для яйцетворення і яйцекладки і гормональну регуляцію цих процесів.

86. Що таке лактація і з яких процесів вона складається? В чому призначення сухостійного періоду, його тривалість? Що при цьому відбувається у вимені корови?

87. Як побудоване вим'я корови? Які зміни відбуваються в ньому до і після настання статевої зрілості, під час вагітності, сухостою і лактації? Відзначте конкретну роль нервової системи і гормонів на різних етапах розвитку молочної залози.

88. Що таке молозиво і чим воно відрізняється за своїм складом від молока? Яке значення має молозиво для новонародженого? Що є попередниками (вихідним матеріалом) для синтезу білків, жиру і лактози молока?

89. Що відбувається з вуглеводами, білками і жирами кормів у передшлунках жуйних і як це відбиває на складі молока? Чому при різкому перекладі корів із зимових раціонів на зелений корм у них знижується

жирність молока?

90. Що таке ємкісна система вимені? З яких елементів складається дуга рефлексу молоковіддачі? Яка роль нервової і гормональної систем у механізмі молоковіддачі і її гальмування? Наведіть приклад з особистих спостережень.

91. Які фізіологічні основи машинного доїння? Як відбивають на удої корів перебої в постачанні ферми електроенергією і частою зміною доярок? В чому полягає механізм цього явища?

92. Які функції виконує кора головного мозку? У чому полягає аналітична і синтетична діяльність центральної нервової системи в ссавців (птахів або бджіл)?

93. Що таке подразнення і подразливість, збудження і збудливість? Яким чином вимірюють збудливість тканин? Яке значення має кожна міра збудливості?

94. Опишіть послідовність проникності мембрани нервового волокна для іонів натрію і калію в процесі виникнення потенціалу дії. Яка роль деполаризації мембрани в цьому процесі? Як відбувається відновлення зарядів і концентрацій іонів натрію і калію усередині і поза нервовим волокном при завершенні потенціалу дії?

95. Що таке синапс і з яких елементів він складається? Яка існує морфологічна і функціональна різниця між збудливими і гальмуючими синапсами?

96. Що таке нервовий центр і які він має основні властивості? Чим пояснюється постійний тонус нервової і м'язової тканин?

97. Які існують закономірності проведення збудження по м'язотних і безм'язотних нервових волокнах і через синапси?

98. У чому полягають подібності і розходження між процесами збудження і гальмування? Яким чином здійснюються пресинаптичне і постсинаптичне гальмування? В чому полягає його роль у координації рухів?

99. Що таке рефлекс? З яких елементів складається рефлекторна дуга? Намалюйте схему дуги будь-якого спинномозкового рефлексу і рефлексу молоковіддачі. Чим вони відрізняються один від одного?

100. Що таке умовний і безумовний рефлекс? Які елементи дуг загальні для умовних і безумовних рефлексом, а які — різні? Наведіть конкретні приклади рефлексів у тварин, з якими ви працюєте.

101. Як утворюються умовні рефлекси у тварин в умовах ферми? Правила вироблення умовних рефлексів. Наведіть конкретні приклади, що пояснюють значення кожного з цих правил.

102. Чим відрізняються умовні рефлекси від безумовних? Як вироблюються умовні рефлекси першого і другого порядків? Наведіть конкретні приклади цих рефлексів у свійських тварин (птахів).

103. Що таке поведінка і вища нервова діяльність, у чому їх різниця?

Якими методами їх вивчають?

104. Що вивчає наука етологія? Значення робіт І. П. Павлова про функції нервової системи для етології. Наведіть конкретні приклади використання етологічних знань в організації промислової технології утримання тварин.

105. Що розуміють під типом вищої нервової діяльності (ВНД)? Які властивості нервових процесів лежать в основі розподілу тварин по типах ВНД? Як реагують тварини різного типу ВНД на дію стресорів, на зміни умов змісту на тваринницьких комплексах?

106. У чому виявляються подібності і розходження між безумовним і умовним гальмуваннями в корі головного мозку? Наведіть конкретні приклади на тваринах, з якими ви працюєте.

107. Що таке зворотна аферентація (зворотній зв'язок)? Наведіть конкретні приклади її значення у формуванні поведінки.

108. Що таке аналізатори і на які види їх підрозділяють? Опишіть їх загальні властивості. Чим розрізняються поняття «орган почуттів» і «аналізатор»? Наведіть конкретні приклади. Докладно опишіть фізіологію шкірного аналізатора.

109. З яких відділів складається зоровий аналізатор і які функції виконує кожний з них? Яким чином сприймається і відтворюється чорно-біле і кольорове зображення? Як регулюються функції ока в залежності від інтенсивності освітлення і далекість предмета?

110. З яких відділів складається слуховий аналізатор і які функції виконує кожний з них? Будова зовнішнього, середнього і внутрішнього вуха. Яким чином розрізняються звуки за частотою (швидкістю) і силою?

111. З яких відділів складається нюховий аналізатор і які функції виконує кожний з них? Що таке елементарні запахи і чим вони сприймаються? Яким чином і де створюється цільний нюховий образ зовнішнього сигналу?

112. З яких відділів складається смаковий аналізатор і яка функція кожного з них? Що таке елементарні смаки і чим вони сприймаються? Яким чином і де створюється цільний смаковий образ зовнішнього сигналу?

113. З яких відділів складається шкірний аналізатор і які функції кожного з них? Види рецепції шкіри та їх значення в житті тварини.

114. Що таке акомодация ока, її механізм? В чому полягає суть кольорового зору? Які тварини його мають?

ЛІТЕРАТУРА

Базова:

1. Мазуркевич А. Й., Трокоз В. О., Карповський В. І. Фізіологія сільськогосподарських тварин : практикум. Київ : Центр учбової літератури, 2016. 240 с.
2. Мазуркевич А. Й., Трокоз В. О., Карповський В. І. Фізіологія сільськогосподарських тварин: практикум. Київ : Центр учбової літератури, 2020. 240 с.
3. Кучковський О. М., Малько М. М. Практикум з фізіології людини і тварин. Запоріжжя: ЗНУ, 2016. 159 с.
4. Науменко В.В., Дячинський А.С., Демченко В. Ю., Дерев'янка І.Д. Фізіологія сільськогосподарських тварин: підручник. Київ : Центр навчальної літератури, 2019. 832 с.
5. Пасічніченко О. М., Макарчук М. Ю. Фізіологія нервів і м'язів : навчальний посібник. Київ, 2020. 157с.

Додаткова:

1. Антоняк Г. Л., Влізло В. В., Іскра Р. Я., Панас Н. Є., Коцюмбас І. Я. Кальцій в організмі людини і тварин. Київ: Аграрна наука, 2019. 224 с.
2. Березовський А. В., Харенко М. І., Хомин С.П. Фізіологія та патологія розмноження дрібних тварин : навчальний посібник. Суми : Полісся, 2017. 392 с.
3. Пасічніченко О. М., Воробйова А. П. Методичні рекомендації до лабораторного практикуму з фізіології людини і тварин. Фізіологія вегетативної нервової системи. Київ, 2020. 38 с.

Навчальне видання

ФІЗІОЛОГІЯ ТВАРИН

Методичні рекомендації

Укладачі: **Юлевич** Олена Іванівна
Крамаренко Сергій Сергійович
Пшиченко Вікторія Вікторівна

Формат 60x84,1/16. Ум.друк.арк.3,5
Тираж 20 прим. Зам.№ _____

Надруковано у видавничому відділі
Миколаївського національного аграрного університету
54020, м. Миколаїв, вул. Г. Гонгадзе, 9

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4490 від 20.02.2013 р.

