

591.1

Т 250

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

Объединенный ученый совет институтов зоологии
и экспериментальной биологии

К. Т. ТАШЕНОВ

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ У ЛАКТИРУЮЩИХ ЖИВОТНЫХ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

АЛМА-АТА — 1967 г.

5917
7 280

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР

Объединенный ученый совет институтов зоологии
и экспериментальной биологии

*Трудовой коллектив
Филологического
факультета*

К. Т. ТАШЕЦОВ

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ
У ЛАКТИРУЮЩИХ ЖИВОТНЫХ

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

18781

Научный консультант —
академик АН КазССР
Н. У. БАЗАНОВА

АЛМА-АТА — 1967 г.

Объединенный ученый Совет институтов зоологии и экспериментальной биологии АН КазССР направляет Вам для ознакомления автореферат диссертационной работы **К. Т. Ташенова**.

Работа выполнена в лаборатории физиологии с.-х. животных Института Физиологии АН КазССР (директор института академик **Н. У. Базанова**, зав. лабор. канд. биолог. наук **К. Т. Ташенов**).

Диссертация изложена на 406 страницах и состоит из введения, 6 глав, заключения и выводов. Содержит 46 таблиц, 46 кимограмм опытов, 28 фотодиаграмм и 13 фотоснимков. Список использованной литературы имеет 763 наименования, из них 138 иностранных авторов.

Официальные оппоненты:

1. Доктор биологических наук, профессор **И. И. Грачев**.
2. Доктор биологических наук, профессор **М. Ф. Авазбакиева**.
3. Доктор биологических наук, **Х. Ш. Хайрутдинов**.

Защита состоится 18/11 1967 года.

Автореферат разослан 1/11 1967 года.

Ваши отзывы и замечания просим направлять по адресу:
Алма-Ата, 72, проспект Абая, № 38, институт экспериментальной биологии.

Ученый секретарь совета,
доктор биологических наук
А. М. Мурзамадиев.

ВВЕДЕНИЕ

Классические труды И. П. Павлова открыли основные закономерности в деятельности пищеварительных органов. Павловское учение получило дальнейшее развитие в трудах многих его учеников и последователей. Неоценимый вклад в развитие физиологии пищеварения внесли своими исследованиями И. П. Разенков, К. М. Быков, Г. В. Фольборт, Г. П. Зеленый, В. В. Савич, Б. П. Бабкин, В. П. Черниговский, И. Т. Курцин, А. В. Соловьев, Я. П. Скляров, И. А. Булыгин, А. И. Бакурадзе, П. Г. Богач, и др. Наследие И. П. Павлова творчески развивалось и в области изучения физиологии сельскохозяйственных животных. Благодаря трудам Н. А. Попова, Н. Ф. Попова, Н. П. Тихомирова, Д. Я. Криницина, В. Н. Никитина, А. Д. Синещекова, П. Ф. Солдатенкова, Н. У. Базановой, П. И. Жеребцова, И. П. Салмина, С. С. Полтырева, Е. Н. Павловского, Е. Т. Хруцкого, Р. О. Файтельберга, А. Н. Чередковой, Н. С. Филкова, Н. В. Курилова, Д. К. Куимова, А. А. Алиева, Х. Ш. Хайрутдинова, П. Т. Тихонова и многих других установлены ряд особенностей в деятельности пищеварительной системы крупного и мелкого рогатого скота, свиней и лошадей. Изучены процессы пищеварения у животных с одно- и многокамерным желудком, выяснены закономерности функции пищеварительных желез при содержании животных на различных кормах, выявлены некоторые видовые и возрастные особенности пищеварения у сельскохозяйственных животных.

Однако мало исследованы вопросы взаимосвязи функций органов пищеварения и других вегетативных систем организма. В частности остаются недостаточно изученными влияние на функциональную активность пищеварительной системы

такого фактора, как лактация, и почти нет данных, характеризующих связи между пищеварительными и молочными железами при различном физиологическом состоянии животных. Это и побудило нас в течение последних десяти лет заняться исследованием деятельности околоушных, желудочных, поджелудочной железы и печени жвачных в период лактации в связи с уровнем молочной продуктивности. Интерес к проведению такого рода исследования вызван еще и тем, что лактация оказывает влияние не только на развитие деятельности молочной железы, но и вызывает значительную перестройку других функций лактирующего организма: изменяется деятельность сердечно-сосудистой, дыхательной, пищеварительной и выделительной систем (М. Ф. Архангельская, Е. Н. Баксева, В. В. Благовещенский, А. Д. Владимирова, Т. И. Данилова, А. Д. Синещков, В. А. Шаумян, И. С. Штейман, В. И. Якушев, М. Г. Алиев, Shaw и др.), меняется газонергетический обмен, перестраивает свою работу нервная система и эндокринные железы (А. А. Кудрявцев, М. В. Кудряшев, И. И. Хрепов, М. Г. Закс, Г. А. Цахаев, Г. Б. Тверской, Э. П. Кокорина, Folley, Turner и др.).

Исследованиями лаборатории Г. И. Азимова, И. И. Грачева, И. А. Барышникова, Д. Я. Крипичина, В. М. Коропова, С. С. Полтырева, Е. М. Федия и др., а также зарубежных ученых (Goto, Oshima, Joike, Andersson, Kitchell, Persson и др.) показана взаимосвязь между пищеварительной системой и молочной железой. При этом установлено, что механическое раздражение рецепторов молочной железы во время дойки, массажа вымени и т. д. вызывает жвачный рефлекс, усиливает сокращения преджелудков и увеличивает скорость прохождения химуса по кишечному каналу. Таким образом, выявлено наличие связи процессов лактации с деятельностью всего организма. Однако многие вопросы этой важной проблемы выявлены пока недостаточно, несмотря на то, что они в последние годы усиленно разрабатываются в разных лабораториях Советского Союза и за рубежом.

Задача настоящего исследования сводится к выяснению следующих вопросов:

1. Особенности в деятельности пищеварительных желез жвачных животных в период лактации;
2. Зависимость уровня молочной продуктивности от деятельности пищеварительных желез;
3. Взаимосвязь пищеварительных и молочных желез и механизм регуляции этой взаимосвязи.

МЕТОДИКА

Исследование проводилось в условиях хронического ошита на 55 овцематках, 28 козах и 2-х коровах с фистулами протоков околоушных слюнных, поджелудочной желез, желчного пузыря и изолированным малым желудочком из сычуга с сохраненной односторонней или двусторонней иннервацией. Некоторые животные имели по два изолированных желудка, выкроенных один из фундальной части, другой — из его пилорического участка. Все подопытные животные были оперированы по методике, разработанной в нашей лаборатории с учетом видовой особенности жвачных. Техника этих хирургических операций опубликована в печати (Ташенов, 1959, 1963, 1965), а потому ограничимся изложением основных их моментов.

Наложение слюнной фистулы производится таким образом: стенонов проток с папиллой отпрепаровывается и после выведения наружу вшивается в кожный лоскут длиной в 2—2,5 см. Во время опыта к кожному отростку со слюнным протоком подвешивается пробирка для сбора слюны, а для графической регистрации — специальный сосуд с электродами. Вне опыта слюна стекает на пол, не касаясь кожи животного, поэтому мацерация ее исключается.

Особенность наложения хронической фистулы на поджелудочную железу у мелких жвачных состоит в том, что каудальный конец двенадцатиперстной кишки, образовавшийся после получения изолированного мешочка из кишки с впадающим в него панкреатическим протоком, подтягивается несколько вперед и пришивается в верхушке желчного пузыря анастомозом. Для восстановления проходимости кишечника на расстоянии 25—30 см от желчно-кишечного анастомоза к двенадцатиперстной кишке подводится ~~вентральный~~ ~~концы~~ ~~кишки~~, идущего со стороны сычуга, и накладывается соустье (энтеростомоз). Желчь прежде чем попасть в двенадцатиперстную кишку и смешаться с химусом проходит изолированный отрезок (25—30 см) кишки между двумя анастомозами. Это расстояние вполне достаточно для того, чтобы предотвратить забрасывание химуса в случае антиперистальтики кишечника как в желчный пузырь, так и в мешочек с папиллой протока поджелудочной железы. Такая операция позволяет в хронических опытах получать чистый панкреатический сок.

Сущность операции выкраивания изолированного желудка из сычуга с сохраненной двусторонней иннервацией состоит в том, что разрез делается по середине сычуга вдоль его длины

и с двух сторон его оставляются перешейки, из которых затем образуются мостики, соединяющие малый желудочек с сычугом. В полость малого желудочка вставляется фистульная трубочка из органического стекла, конец которой через прокол стенки живота сбоку от основного разреза выводится наружу. Через эту трубочку сок из изолированного желудочка непрерывно поступает наружу, не вызывая мацерации кожи животного. При таком способе получения малого желудочка нервы, идущие со стороны пилорической и фундальной частей сычуга сохраняются. Таким образом, оперированные нами животные чувствовали себя вполне нормально, ежегодно давали приплод и длительное время использовались в опытах.

Для выяснения секреторной функции пищеварительных желез у лактирующих животных опыты ставились во время беременности, лактации и после запуска. В каждом опыте производилось определение количества выделившегося пищеварительного сока и молока с анализом состава их. В течение всего экспериментального периода поддерживалось однообразное условие кормления и содержания подопытных животных. В целях изучения влияния пищеварительных соков на молочную продуктивность и некоторые стороны обмена веществ исключалось из процесса пищеварения 50—70% поджелудочного сока и желчи. В данном случае исследовались количество молока, его жирность, кислотность, качественный состав молочного жира, щелочной резерв крови, концентрация сахара и кетоновых тел в крови, кислотный состав содержимого преджелудков. Рефлекторные влияния с молочной железы на секрецию пищеварительных желез осуществлялись путем раздражения экстеро- и интероцепторов вымени. В качестве раздражителя использовались обычные приемы, применяемые в практике — массаж вымени и доение, а также температурное воздействие на молочную железу. Последнее достигалось путем пропускания воды различной температуры через двусторонний полиэтиленовый мешок, прикрепленный к поверхности вымени. Интероцепторы раздражались введением в полость молочной железы определенного объема воздуха или молока под давлением 40, 60, 80 и в отдельных опытах 100 мм рт. ст. по методике, предложенной И. И. Грачевым (1949).

Для выяснения механизмов регуляции взаимосвязи между пищеварительными и молочными железами нами использованы различные приемы, связанные с раздражением и перерезкой отдельных нервов и экстирпацией некоторых желез внутренней секреции. При изучении роли рецепторов и афферентных

путей, по которым осуществляется передача импульсов возбуждения с молочной железы на деятельность пищеварительных желез производилось выключение рецепторного поля молочной железы 1% раствором новокаина по И. И. Грачеву (1952) и раздражение центрального конца перерезанного наружного семенного нерва с помощью погружных электродов по Г. Н. Павлову (1955) и Г. Б. Тверскому (1963). Для исследования эфферентной части рефлекторной дуги и участия гуморальных факторов проводились наддиафрагмальная ваготомия, спланхнотомия, раздражение чревных нервов, введения ацетилхолина, адреналина, окситоцина пилокарпина и атропина. Для выявления участия промежуточного мозга в указанных взаимоотношениях нами было применено раздражение гипоталамуса по методу Андерсона (Andersson, 1951). После окончания опыта животные забивались для определения места расположения электродов путем рентгенографии головы и гистологических исследований гипоталамуса.

Раздражение гипоталамуса, наружного семенного и чревных нервов проводилось с помощью электроимпульсатора ЭИ-1, дающего прямоугольные импульсы. Длительность импульса равнялась 0,5—1 мсек, частота 75 гц. Применялась такая сила тока, которая не вызывала видимого беспокойства животного и она составляла от 0,1 до 2,0 ма. Раздражение производилось биполярно.

В целях изучения роли коры головного мозга в регуляции взаимосвязи между пищеварительными и молочными железами у животных вырабатывали условный соксоотделительный рефлекс на базе раздражения рецепторов молочной железы. После упрочения условного рефлекса на секрецию пищеварительных соков у одних животных производили удаление участка коры в лимбической области, у других — удаление производилось в теменной области. Кроме того как средство, возбуждающее кору головного мозга, вводили животным кофеин и в качестве тормозящего средства хлоралгидрат. На фоне введения животным указанных веществ изучалось влияние с рецепторов молочной железы на секрецию пищеварительных соков.

Участие эндокринной системы в регуляции деятельности пищеварительных желез у лактирующих животных выяснялось путем экстирпации щитовидной железы, мозгового слоя надпочечников и половых желез с последующим введением их гормонов. Для подавления функции щитовидной железы так же использовался 6-метилтиоурацил в дозах 180 мг/кг.

В период опыта сокоотделение и молоковыделение регистрировались на ленте кимографа с помощью электронного каплеиссика. Молоковыделение осуществлялось специальным катетером, вставленным в сосок. Кроме того на ленте кимографа записывались жевательные движения, сокращения сычуга с помощью капсулы Маррея и резинового баллончика. В слюне определялись: рН, сухой остаток, содержание карбонатов и бикарбонатов, а также общий и остаточный азот. В сычужном соке определялись переваривающая сила на белок по Метту, рН, сухое вещество, общая кислотность и свободная соляная кислота, общий и остаточный азот. В соке поджелудочной железы и желчи изучались переваривающая сила на белок, углеводы и жиры, рН, содержание сухого вещества. В молоке определялись жир и белок.

Всего поставлено 1540 опытов и проведено 60869 биохимических анализов пищеварительных соков и молока.

СЕКРЕТОРНАЯ ФУНКЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ В ПЕРИОД ЛАКТАЦИИ

Секретия околоушных слюнных желез

Исследования показали, что у лактирующих животных наиболее интенсивная секретия слюны наблюдается в первые два месяца лактации. Затем секреторная активность слюнных желез постепенно снижается до минимума в конце лактационного периода. С прекращением лактации кривая слюноотделения падает до уровня, характерного для сухостойного периода.

Весьма показательные данные получаются при сравнении количества слюны и ее состава отдельно по месяцам лактации (в процентах) у овец. Если принять данные первого месяца лактации за 100%, то во втором месяце количество слюны снижается на 3,4%, сухого вещества — на 0,7%, карбонатов — на 5,8%, общего азота — на 12,1% и остаточного азота — на 7,3%. В третьем месяце лактации секретия слюны снижается на 16,7%, сухого вещества — на 12,1%, карбонатов — на 19,4%; бикарбонатов — на 26,6%, общего азота — на 32% и остаточного азота — на 28%. Эти цифры показывают что в третьем месяце лактации происходит более заметное снижение количества выделяющейся слюны и ее составных частей. В четвертом месяце лактации отмечаемые снижения становятся более значительными и составляют: количество слюны — 40,7%, сухого вещества — 42,1%, карбонатов — 32,4%, бикарбонатов — 46,3%; общего азота — 43,4 и остаточного азота — 30,1%.

Таблица 1

Количество и состав слюны и молока в лактационный период у овец

Показатели	Месяцы лактации			
	1	2	3	4
Количество слюны, мл	679 ± 34,03	665 ± 25,39	566 ± 28,39	403 ± 30,92
РН слюны	8,21 ± 0,07	8,26 ± 0,04	8,36 ± 0,02	8,02 ± 0,01
Сухое вещество, %	1,00 ± 0,03	0,99 ± 0,02	1,02 ± 0,03	1,00 ± 0,01
г	6,60 ± 0,37	6,56 ± 0,29	5,81 ± 0,33	3,82 ± 0,36
Карбонаты слюны, %	0,34 ± 0,02	0,36 ± 0,02	0,34 ± 0,02	0,36 ± 0,01
г	2,41 ± 0,21	2,35 ± 0,17	1,94 ± 0,16	1,63 ± 0,11
Бикарбонаты слюны, %	0,95 ± 0,02	0,94 ± 0,01	0,88 ± 0,02	0,93 ± 0,03
г	6,59 ± 0,29	6,22 ± 0,29	4,85 ± 0,26	3,55 ± 0,34
Общий азот слюны, мг %	18,50 ± 1,42	19,60 ± 1,24	14,60 ± 1,46	19,57 ± 1,60
г	0,14 ± 0,01	0,11 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,08 ± 0,01
Остаточный азот слюны, мг %	9,54 ± 0,82	10,50 ± 0,88	11,40 ± 0,67	10,40 ± 0,76
г	0,07 ± 0,004	0,06 ± 0,009	0,05 ± 0,004	0,04 ± 0,002
Суточный удой, мл	1049 ± 117,03	945 ± 124,49	744 ± 121,60	627 ± 86,30
Молочный жир, %	5,93 ± 0,96	6,59 ± 0,55	6,56 ± 0,64	7,65 ± 0,86
г	62,206	62,276	50,774	47,967
Общий белок, %	3,96 ± 0,13	4,35 ± 0,14	4,89 ± 0,20	5,35 ± 0,24
г	41,540	41,107	36,381	33,544

В период лактации параллельно с изменением секреции слюны изменяется и молочная продуктивность (см. табл. 1).

Из таблицы видно, что во второй половине лактации параллельно снижению удоя уменьшается количество молочного жира и белка.

При сопоставлении характера секреции слюны с выделением молока по ходу лактации можно обнаружить между ними определенную взаимосвязь. Так, например, секреторная активность околушной слюнной железы и суточные удои у овцематок в первой половине лактационного периода с некоторыми колебаниями удерживаются на уровне исходных величин. Начиная со второй половины лактации как секреция слюны, так и выделение молока, постепенно снижаются. Более заметное уменьшение количества слюны и молока отмечается в последнем месяце лактации ($P < 0,001$).

Следовательно, в изменениях величины среднесуточного удоя и количества выделившейся слюны наблюдается параллелизм.

Определенная взаимосвязь отмечается между химическими компонентами слюны и составной частью молока. Так, во втором месяце лактации суточная продукция молочного жира и белка, как и химический состав слюны, снижается незначительно (на 0,2% и 1,1%). Более заметное уменьшение количества жира и белка наблюдается в третьем месяце лактации (на 19,4% и 12,5%). В этот период снижается и содержание основных компонентов слюны (сухой остаток, карбонаты, бикарбонаты, азотистые вещества). В последнем месяце лактации вышеуказанные изменения становятся более значительными и составляют: для компонентов молока — 19,3—41,2%, слюны — 30,1—46,3%.

Таким образом, по ходу лактации изменяется не только количество слюны, но и ее качество. Причем эти изменения связаны с уровнем молочной продуктивности. Наибольшее слюноотделение наблюдается в первой половине лактации, затем по мере уменьшения количества молока секреторная активность околоушных слюнных желез снижается.

Секрция сычуга. Секрция сычужного сока как и слюноотделение, изменяется по ходу лактации (табл. 2).

Так, в первом месяце лактации выделилось $41,8 \pm 5,12$ мл сока. Во втором месяце наблюдалось некоторое увеличение количества сычужного сока. В третьем месяце секреторная активность сычужных желез снизилась на 22,6% по сравнению с предыдущими месяцами. В последнем месяце лактации сычужное сокоотделение уменьшилось почти в 1,5—2 раза.

Таким образом, по ходу лактации секреторная активность сычужных желез постепенно снижается и достигает наименьшей величины в конце лактационного периода ($P < 0,05$).

Наряду с изменением секрции сока изменяется и его химический состав. В первом месяце лактации с сычужным соком за четыре часа выделилось (в граммах): плотного вещества — $0,540 \pm 0,063$, общего азота — $0,015 \pm 0,002$; остаточного азота — $0,007 \pm 0,001$; кислоты — $0,039 \pm 0,002$, фермента на белок — $428,0 \pm 2,02$ единиц. Во втором месяце лактации, несмотря на некоторое увеличение сокоотделения, количество плотного вещества и белкового фермента снизилось ($P < 0,05$). Величина остаточного азота, особенно, количество соляной кислоты, повысилось ($P < 0,001$). В третьем месяце лактации уровень химических показателей сычужного сока снизился по сравнению со вторым месяцем ($P < 0,001$). Наименьшее количество составных частей сока наблюдалось в последнем месяце лактации ($P < 0,001$). При сопоставлении сычужной секре-

Количество и состав сычужного сока и молока в лактационный период у овец.

Показатели	Месяцы лактации			
	1	2	3	4
Количество сока, мл	41,8±5,12	53,2±4,91	41,2±4,57	28,6±3,31
РН сока	4,2±0,14	3,5±0,08	3,7±0,12	4,0±0,08
Сухое вещество сока, %	1,35±0,17	0,77±0,08	0,85±0,06	0,99±0,06
Переваривающая сила сока, мм	3,2±0,22	2,8±0,14	3,0±0,12	3,0±0,15
Количество ферментных единиц	428,03±2,02	426,15±1,02	370,8±0,59	257,40±0,64
Общая кислотность, ед.	26,0±5,92	67,5±6,80	59,0±7,40	46,5±5,80
Общая кислотность в переводе на Нс], г	0,039±0,002	0,049±0,006	0,088±0,001	0,048±0,006
Свободная Нс], %	0,05±0,007	0,16±0,01	0,18±0,03	0,16±0,01
Общий азот сока, мг%	44±12	34±5	39±5	39±4
Остаточный азот сока, мг%	23,0±7,10	24,0±5,63	19,0±4,24	18,0±2,63
Суточный удой, мл	1045±88,04	850±105,91	572±102,86	310±82,88
Молочный жир, %	6,10±0,47	6,17±0,33	6,57±0,42	8,23±0,46
Общий белок молока, %	4,24±0,15	4,39±0,18	4,63±0,23	6,24±0,29

ции с суточными удоями на протяжении лактации между ними обнаруживается закономерная динамическая связь. Причем наибольшая активность секреторной деятельности сычужных желез совпадает с интенсивной лактацией животных.

Подобная связь отмечается и между химическими компонентами желудочного сока и молока. В первой половине лактации органических веществ и ферментов с сычужным соком выделяется больше чем во второй ее половине. Такие же изменения наблюдаются и в составе молока: в период интенсивной лактации жира и белка выделяется больше, чем к концу лактационного периода.

Учитывая, что различные участки железистой поверхности желудка на один и тот же раздражитель реагирует неодинаково и выделяют сок различного состава (Павлов, 1897; Разенков, 1948; Давыдов, 1950; Двинянинов, 1954; Скляров, 1961; Хрипкова, 1962 и др.), мы в своих исследованиях попытались выяснить состояние различных секреторных полей сычуга в период лактации. Наблюдения проводились на четырех овиематках и двух козах, имеющих каждая по два изолированных желудочка (один из фундальной, второй из пилорической части сычуга). Кроме того, некоторые животные имели комбинированный желудочек с сохраненной двусторонней нервной связью.

Проведение операции в различных вариантах позволило получить желудочный сок из разных полей сычуга.

Для сравнительной оценки секреции сычужного сока у лактирующих животных наблюдения проводились и в период их беременности. Так, из фундального желудочка во время сыяжности отделяется 801 мл сока с общей кислотностью 41 единица и свободной соляной кислотой 0,11 %. В связи с тем, что концентрация указанных кислот невысокая, рН сока в этот период составил 4,2. Переваривающая сила на белок составила 3,2 мм по Метту. Содержание плотного вещества—0,8—0,9%. С наступлением лактации количество сока из фундального желудочка увеличилось на 44%, что составило 1154 мл в сутки. Соответственно повысилась концентрация как общей кислотности (60 ед.), так и свободной соляной кислоты (0,19%). В связи с последним рН сока сместился в кислую сторону. Содержание белкового фермента и процент плотного вещества в желудочном соке несколько ниже, чем во время сыяжности. Однако, если учесть интенсивную секрецию желудочных желез, то заметим, что абсолютное число ферментных единиц, а также общее количество плотного вещества в период лактации выше, чем во время сыяжности.

Из пилорического желудка в период сыяжности отделяется 233,4 мл сока в сутки, т. е. в два с половиной раза меньше по сравнению с фундальным желудочком. Общая кислотность составила 52 единицы, свободная соляная кислота—0,17%. Желудочный сок с рН—3,5 имел низкую переваривающую силу—1,9 мм по Метту, содержание плотного вещества—0,67%. С наступлением лактации количество выделяющегося сока увеличилось почти в два раза и достигло 436 мл в сутки. Повысилась концентрация как общей кислотности, так и свободной соляной кислоты соответственно до 71 единицы и 0,22%. В связи с возросшей кислотностью сока рН его сместился в кислую

сторону (1,4), содержание плотного остатка снизилось (0,61%). Переваривающая сила на белок значительно увеличилась, достигнув 2,9 мм по Метту.

Из комбинированного малого желудка с двусторонней связью с сычугом в период сытости отделяется 416 мл сока в сутки с общей кислотностью 71 единица и свободной соляной кислотой 0,22%. Переваривающая сила сока составила 2,2 мм по Метту, содержание плотного вещества—0,71%. С наступлением лактации количество желудочного сока увеличилось на 10—12%. Кислотность сока, наоборот, снизилась и составила: общая кислотность—44 единицы, свободная соляная кислота—0,10%. В связи с уменьшением кислотности сдвиг рН его сместился в менее кислую сторону—2,52. Повысилось количество плотного вещества и незначительно увеличилась концентрация белкового фермента.

Следовательно, с наступлением лактации наибольшему изменению подвергается секреторная функция пилорического желудка. Затем по характеру изменения секреции следует малый желудочек; выкроенный из фундальной части сычуга. Сокоотделение же из комбинированного желудка увеличилось незначительно.

Отмеченная нами особенность секреции малых желудочков объясняется, по-видимому, спецификой их морфо-физиологических структур. Так, например, иннервация желудка и распределение кровеносных сосудов по его поверхности, а следовательно, и кровоснабжение, неравномерны. Согласно исследованиям В. В. Беляева (1958), Ю. Х. Миндубаева (1960), Р. Х. Шакирова (1965) и др., пилорическая часть сычуга у жвачных обладает большей массой нервов по сравнению с остальной его частью. И. Т. Курцин с сотрудниками (1954, 1957) показал, что изменение в кровоснабжении в сосудах малой кривизны происходит раньше, чем в сосудах большой кривизны.

По данным К. Н. Кржишковского (1907), Г. П. Зеленого и В. В. Савича (1911), В. В. Савича (1921), Б. П. Бабкина (1961) и др. пилорическая часть желудка является важной областью, через которую распространяется процесс возбуждения на остальную поверхность желудка и которая оказывает влияние на химический состав желудочного сока.

Секреция поджелудочной железы и желчеотделение

Секреторная активность поджелудочной железы и желчеотделения меняются в зависимости от физиологического состояния животного (табл. 3).

Количество и состав желчно-панкреатического сока и молока в зависимости от физиологического состояния

Таблица 3

Показатели	Суягносьть				Лактация				После прекращения лактации
	3 месяц	4 месяц	5 месяц	1 месяц	2 месяц	3 месяц	4 месяц		
Сок, мл	1682±48	1759±49	1743±90	2525±93	2434±93	2103±104	1955±91	1981±83	
РН сока	7,04±0,11	6,98±0,06	6,95±0,06	6,82±0,13	6,87±0,08	7,05±0,06	7,04±0,07	7,00±0,10	
Сухое вещество сока, %	4,15±0,07	4,10±0,17	4,07±0,27	4,60±0,17	4,56±0,13	4,65±0,19	4,39±0,12	4,40±0,20	
г	70,90±2,93	72,54±3,08	73,76±5,79	118,±8,15	112,55±5,15	99,65±7,62	94,75±8,17	79,16±5,64	
Переваривающая сила трипсина, см ³	4,7±0,51	3,7±0,44	4,4±0,34	3,4±0,24	3,5±0,07	3,4±0,06	3,8±0,21	4,0±0,27	
Абсолютное число ферм. ед.	7575±806	6535±655	7667±499	8702±649	8690±470	7437±423	7429±4,2	7553±939	
Переваривающая сила амилазы, см ³	308±53	361±40	205±31	267±42	244±38	266±30	280±36	278±32	
Абсолютное число ферм. ед.	518101±73552	511318±12681	301174±85927	616118±89215	572779±70746	550242±52660	547400±50210	—	
Переваривающая сила липазы, см ³	3,5±0,91	7,1±0,99	5,7±0,90	6,2±1,11	5,2±0,65	5,4±0,76	5,0±0,67	4,8±0,56	
Абсолютное число ферм. ед.	4883±1272	10252±726	10054±2518	13705±2293	11357±2199	10741±2364	9775±1311	9508±1109	
Суточный удой мл	—	—	—	1126±71,503	964±68,557	758±80,342	508±71,260	—	
Молочный жир, %	—	—	—	5,53±0,393	6,40±0,332	6,72±0,524	7,72±0,516	—	
г	—	—	—	62,821	61,696	50,973	39,217	—	
Белок молока, %	—	—	—	4,15±0,112	4,38±0,115	4,73±0,257	5,70±0,154	—	
г	—	—	—	47,144	42,223	35,853	28,956	—	

Как видно из таблицы, по ходу суягности изменяется как количество, сока, так и его качество. Причем эти изменения становятся более заметными начиная со второй половины беременности животных.

С наступлением лактации секреторная деятельность поджелудочной железы и печени значительно повышалась. Так, наибольшее количество сока выделилось в первом месяце лактации. Во втором месяце сокоотделение незначительно снизилось. Заметное увеличение секреции желчно-панкреатического сока наблюдалось в третьем месяце лактации ($P < 0,02$). В последнем месяце количество сока уменьшилось почти в полтора раза по сравнению с начальным периодом лактации ($P < 0,001$).

После отъема ягнят секреция желчно-панкреатического сока на протяжении месяца оставалась на уровне последнего месяца лактации. Затем количество сока снижалось до величины, характерной для нелактирующих животных.

Если сравнить количество желчно-панкреатического сока, выделившегося в период лактации, с характером секреции его во время суягности и после отъема ягнят, то видно, что максимальная секреция сока падает на период лактации. При этом наибольшее количество желчно-панкреатического сока выделяется в первый ее период. Со второй половины лактации интенсивность отделения сока постепенно снижается. В процентном выражении нарастание количества сока по ходу лактации выглядит так: в первом месяце лактации объем сока увеличивается на 45% по сравнению с исходным уровнем; во втором месяце это повышение составляет 40%, в третьем — 20%. В последнем месяце лактации секреторная активность поджелудочной железы и печени превышает контрольную величину на 11%.

Из этих данных видно, что к концу лактационного периода секреция сока резко снижается, в то время как концентрация плотного вещества и ферментов колеблется в пределах исходных величин, а в большинстве случаев имеет тенденцию к увеличению. Однако, принимая во внимание обильную секрецию поджелудочного сока и желчи в начальный период лактации, можно заметить, что наибольшее количество плотного вещества и ферментов выделяется также в первой половине лактационного периода. Затем количество их постепенно снижается до минимума в конце лактации (см. табл. 3).

После отъема ягнят, в связи с прекращением лактации, количество протеолитического и липолитического ферментов сни-

жается, содержание же амиллитического фермента по сравнению с последним месяцем лактации, наоборот, повышается.

При сравнении секреции желчно-панкреатического сока с суточным удоем подопытных животных на протяжении всей лактации между ними обнаруживаются определенные взаимоотношения (см. табл. 3).

Так, интенсивная секреция поджелудочного сока и желчи наблюдается в первом месяце лактации и совпадает с наивысшим суточным удоем. Затем, по ходу лактации, по мере снижения молочности, отмечается уменьшение количества желчно-панкреатического сока. Наименьший объем сока и молока имеет место в последнем месяце лактации.

Определенные взаимосвязи существуют и между содержанием ферментов в соке и суточной продукцией жира и белка в молоке по ходу лактации.

Отмеченная нами связь между секреторной функцией пищеварительных желез, с одной стороны, и деятельностью молочной железы, с другой, у лактирующего животного возникла и развивалась постепенно, в ходе эволюции, и в своей основе имеет биологический смысл. Последний состоит, по-видимому, в том, что обильное количество пищеварительных соков с высокой переваривающей силой способствует быстрому расщеплению большого количества корма и последующему лучшему усвоению его, а в конечном итоге — продуцированию большого количества молока.

Указанное положение подтверждается последующими нашими экспериментами по выяснению влияния частичного удаления поджелудочного сока и желчи на процессы пищеварения и молокообразования, а также на отдельные стороны обмена веществ.

Наблюдения, проведенные на лактирующих коровах с хронической фистулой протока поджелудочной железы и отдельно с фистулой желчного протока, показали, что исключение из процессов пищеварения 50 и 70% общего количества поджелудочного сока, почти не отражаясь на состоянии животных, снижало жирность молока с 4,5 до 3,7%. При этом отмечалось незначительное уменьшение суточного удоя. Более глубокое изменение в организме подопытных животных происходило при исключении в течение суток 70% выделившейся желчи. В данном случае общее состояние животных было несколько уг-

нетено, нарушалось пищеварение в желудочно-кишечном канале. Удой молока уменьшился на 40—50% и восстановился только на 4—5-й день. Жирность молока снизилась с 4,5—5 до 3,3—3,4% и восстанавливалась в течение двух-четырех дней после окончания опыта. Пищеварение в рубце существенно не изменилось, изменилось лишь соотношение кислот. Так, концентрация уксусной кислоты на следующий день после опыта повысилась с 60 до 70 мэкв/л, а пропионовой — снизилась с 14 до 10 мэкв/л, но через два дня соотношение кислот восстановилось до исходного уровня. Концентрация сахара в крови упала с 42 до 30 мг%.

В следующей серии опытов из процессов пищеварения исключалось 50—70% смешанного желчно-панкреатического сока. При этом наступало более длительное и глубокое нарушение физиологических функций: удой снизился на 30—40% и удерживался на таком уровне в течение 5—6 дней. Жирность молока на следующий день после опыта упала с 4,5 до 2,8% и восстанавливалась до исходного уровня через 5—6 дней. Общее состояние животных — угнетенное, длилось оно в течение 2—3 дней после опыта. Через 16—20 часов после начала опыта у животных возникало беспокойство, а в конце его — полное расстройство желудочно-кишечного канала.

Таким образом, эти данные еще раз свидетельствуют о том, что поджелудочный сок и желчь имеют важное значение для процессов пищеварения и обмена веществ и в конечном итоге оказывают большое влияние на продуктивность животного.

Следует указать, что чем больше выделяется пищеварительных соков, тем выше молочная продуктивность. Так, например, у двух овцематок в период сухотности секреция желчно-панкреатического сока находилась на одном уровне с некоторым повышением по ходу беременности. С наступлением лактации секреторная активность поджелудочной железы и печени резко увеличилась у обеих животных. При этом количество сока у первой овцы, отличающейся повышенной лактационной деятельностью возросло на 42—69%, тогда как у второй — лишь на 16—34%. После отъема ягнят, в связи с прекращением лактации, секреция желчно-панкреатического сока у обеих овцематок снизилась до уровня, характерного для сухостойного периода. Такие же данные получены в опытах на лактирующих коровах с фистулами протоков поджелудочной железы и желчного пузыря.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗ И ФУНКЦИЕЙ МОЛОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ

Рефлекторные воздействия с молочной железы на секреторную деятельность околоушных слюнных желез

Наблюдения показали, что массаж вымени и доение животного усиливают секрецию слюны и вызывают жвачный рефлекс. Причем жвачный период появляется несколько позже, чем рефлекторное усиление отделения слюны. Так, латентный период усиления секреции слюны равняется 1—2 секундам, а жвачного рефлекса — 10—15 секундам. Через 5 секунд после прекращения раздражения молочной железы слюноотделение уменьшается, в то время как жвачные движения еще продолжают проявляться в течение некоторого времени. Такое неодновременное проявление слюноотделительного и жвачного рефлексов при воздействии со стороны молочной железы наблюдается почти во всех опытах.

Сочетание массажа вымени с доением вызывает значительное усиление секреции слюны. При массаже вымени слюны выделялись больше, чем во время дойки. Это, по-видимому, связано с тем, что при доении раздражаются рецепторы только сосков, в то время как при массаже раздражение наносится на всю поверхность молочной железы, т. е. расширяется поле раздражения.

В следующей серии опытов мы применили термическое воздействие на молочную железу. При охлаждении поверхности молочной железы путем снижения температуры пропускаемой через навывенник воды до 6° секреция слюны уменьшается по сравнению с исходной величиной ($2,2 \pm 0,25$ мл). Повышение температуры до $39—45^{\circ}\text{C}$ усиливает секрецию слюны и вызывает рефлекс жвачки. После прекращения температурного воздействия секреторная активность околоушных слюнных желез снижается до исходной величины. Дальнейшее повышение температуры (выше 50°C) оказывает тормозящее влияние на секреторную деятельность околоушных слюнных желез. В данном случае количество слюны в фоновом периоде $2,4 \pm 0,22$ мл, при нанесении раздражения оно уменьшилось до $1,6 \pm 0,23$ мл. После прекращения термического воздействия слюноотделение снова возрастало до $2,2 \pm 0,21$ мл ($P < 0,001$). Раздражение молочной железы температурой выше 50°C не только снижает секрецию слюны, но и прекращает ранее возникший

жвачный рефлекс. При этом слюноотделение после прекращения раздражения постепенно восстанавливается, в то время как жвачные движения не появляются в течение продолжительного периода. Следовательно, такие неадекватные раздражители, как холод и чрезмерно высокая температура, вызывают торможение слюноотделения.

Раздражение интероцепторов молочной железы путем введения в ее полость воздуха под давлением 40 мм рт. ст. в наших экспериментах сопровождалось усилением секреции слюны и появлением жвачного рефлекса. Наибольший эффект оказало введение молока в молочную железу под давлением 40 мм рт. ст., что, видимо, является более адекватным раздражителем для животного.

Следует отметить, что после прекращения раздражения интероцепторов молочной железы усиленная секреция слюны и жвачный рефлекс продолжают проявляться в течение длительного периода. Это, очевидно, связано с тем, что после окончания раздражения освобождение полости вымени от введенного воздуха, особенно молока, осуществляется медленно. Надо полагать, что после полного выпуска воздуха или молока все же остается какая-то часть их, в молочной железе и продолжает оказывать свое действие.

Повышение давления до 60 мм рт. ст. при введении в молочную железу молока или воздуха еще больше увеличивает рефлекторное отделение слюны. Увеличение внутривыменного давления до 80 мм рт. ст. затормаживает секреторную функцию околушных слюнных желез. Секреторная функция слюнных желез восстанавливается через 3—4 минуты после прекращения раздражения, а жвачный рефлекс появляется несколько позднее.

При раздражении рецепторов молочной железы в слюне увеличивается количество органических и минеральных веществ, повышается содержание карбонатов и бикарбонатов. РН смещается в щелочную сторону.

Таким образом, изложенный нами экспериментальный материал позволяет признать, что при раздражении экстеро- и интероцепторов молочной железы возникают импульсы, усиливающие или тормозящие рефлекс слюноотделения.

Рефлекторные воздействия с молочной железы на секреторную функцию желез сычуга

Доение животного усиливает сокращения сычуга и увеличивает количество отделяющегося сока из фундального желу-

дочка. При этом вначале возникает усиление моторики сычуга, а затем повышается его секреция. Параллельно с повышением секреции желудочного сока увеличивалось выделение молока из катетеризованного соска.

Рефлекторная реакция со стороны желез сычуга на раздражение рецепторов молочной железы у наших подопытных животных возникало с неодинаковой силой и с различным латентным периодом. Так, при доении овцематок в 60,4% случаев увеличивалась секреция желудочных желез, в 26,3% снижалась сокоотделение, а в остальных 13,3% случаев реакция на раздражение отсутствовала. В то время как у коз с подобным изолированным желудочком доение в 87% случаев увеличивало секрецию желудочного сока, в 6,9% — уменьшало и в 6,1% — не оказывало заметного влияния.

Следует отметить, что у коз рефлекторное отделение желудочного сока при механическом раздражении соска возникает быстрее, чем у овцематок.

Возникновение указанного рефлекса связано в определенной степени с периодом лактации. В опытах, проведенных в период разгара лактационной деятельности, эффекты раздражения были более отчетливыми, чем в конце лактации. Причем секреторная активность желудочных желез у коз после прекращения раздражения молочной железой резко снижалась и в течение продолжительного времени не восстанавливалась до исходной величины.

Степень проявления рефлекса со стороны желудочных желез в ответ на раздражение рецепторов молочной железы зависит также и от числа повторений раздражения в течение опыта. Так, при четырехкратном раздражении молочной железы путем доения наибольшее количество желудочного сока отделялось при первом и втором раздражениях. На следующие раздражения (третье, четвертое) желудочные железы реагировали слабее. При массажировании молочной железы в 66,6% случаев секреторная функция сычуга увеличивалась в 22,2% — отмечалось ее снижение, а в 11,2% — отсутствие реакции. Интересно отметить, что и после прекращения массажа вымени секреция желудочного сока продолжала усиливаться в течение 3—4 минут.

В следующих опытах вместо массажа проводилось температурное воздействие на молочную железу. Результаты опытов показали, что при раздражении молочной железы температурой 45°C в 75,6% случаев желудочное сокоотделение по-

вышалось, в 13,2% — снижалось, а в 11,2% — реакция не проявлялась.

Механическое раздражение рецепторов молочной железы оказывает влияние и на химический состав желудочного сока. Так, у коз количество желудочного сока до доения составляло $0,7 \pm 0,04$ мл/млн., с содержанием сухого вещества $0,6 \pm 0,06\%$, с общей кислотностью $66,0 \pm 2,36$ единицы и свободной соляной кислоты $0,19 \pm 0,01$, переваривающая сила равна $3,2 \pm 0,09$ мм. Во время доения секреция сока увеличилась до 1,1 мл. содержание сухого вещества, переваривающая сила и общая кислотность несколько снизились и составили соответственно $0,5 \pm 0,04$, $3,1 \pm 0,07$ и $65,0 \pm 2,87$. Свободная соляная кислота, наоборот, повысилась до $0,23 \pm 0,01\%$. После прекращения доения количество желудочного сока снизилось до $0,6 \pm 0,03$ мл. В связи с уменьшением сока повысилась концентрация химического состава. Такие же данные получены в экспериментах на овцематках.

Таким образом, при доении животных заметных изменений со стороны химического состава сычужного сока не отмечается. Однако, если концентрацию сухого вещества, содержание общей и свободной соляной кислот и переваривающую силу сока перевести на абсолютную их величину, то заметим, что количество указанных веществ при раздражении молочной железы будет значительно большими, нежели до и после раздражения.

Заметное влияние как на количество, так и на состав желудочного сока оказало раздражение interoцепторов молочной железы.

При введении в полость молочной железы воздуха под давлением 40 мм рт. ст. усиливается сокращение сычуга и увеличивается количество сока, выделяющегося из фундального желудочка.

Однако, одними показателями деятельности фундального желудочка, видимо, невозможно дать полную характеристику реактивной способности желез всего сычуга. Поэтому определенный интерес представляет выяснение рефлекторной реакции пилорического его отдела. С этой целью были проведены опыты на животных с двумя изолированными малыми желудочками, выкроенными один из фундальной, другой — из пилорической части сычуга. Условия эксперимента были такие же, как и в предыдущих исследованиях.

Наблюдения показали, что из изолированных малых желу-

дочков, полученных из различных участков сычуга, выделяется неодинаковое количество сока.

Если количество сока и его химические показатели до раздражения молочной железы принять за 100%, то при раздражении секреция фундального желудка повышается на 3%, сухое вещество на 20%, кислотность на 18% и переваривающая сила на белок на— 9%. В то время как количество сока из пилорического желудка увеличивается на 14%, сухое вещество на 57%, кислотность на 34% и протосолитическая активность на 7%. Из этих данных видно, что железы различных отделов сычуга у жвачных по-разному реагируют на раздражение экстеро- и интероцепторов молочной железы. При этом наибольшему изменению подвергается сок, выделившийся из пилорического желудка.

Рефлекторные воздействия с молочной железы на секрецию желчно-панкреатического сока

При доении в 72% случаев на фоне ускоренного молоковыведения из катетеризованного соска происходило усиление сокоотделения. В остальных 28% случаев, изменений со стороны поджелудочной железы и печени не наблюдалось. Акт сосания ягненок во всех опытах сопровождался повышением как секреции желчно-панкреатического сока, так и выведения молока. Безусловно это связано с тем, что сосание ягненка для овец является более адекватным раздражителем, чем доение или массаж вымени. Так, при сосании ягненок латентный период интенсивной секреции панкреатической железы и печени был значительно короче и составил 10—16 секунд, в то время как при доении или массаже вымени он равнялся 66—110 секундам. В некоторых случаях одно лишь прикосновение ягненка к вымени вызывало усиление желчно-панкреатического сока. Полученные данные, несомненно, указывают на существование рефлекторной связи деятельности поджелудочной железы и печени с функцией молочной железы у жвачных животных. Наблюдения показали также, что эта связь проявляется с большей силой только при соответствующем физиологическом состоянии животного—с наступлением лактации.

Раздражение рецепторов молочной железы у нелактирующих овцематок вызывало их беспокойство: они начинали переступать ногами, прыгать, производить частое мочеиспускание. Со стороны поджелудочной железы и печени положительных реакций получить не удалось; наоборот, в большинстве

случаев имело место торможение сокоотделения. Аналогичную реакцию на раздражение механорецепторов вымени мы наблюдали у овцематок, раньше не доившихся. Овцематки, для которых дойка была обычной процедурой, на доение и массаж вымени всегда реагировали отделением поджелудочного сока и желчи.

Следует отметить, что у коз рефлекс на секрецию желчно-панкреатического сока при механическом раздражении рецепторов молочной железы возникал быстрее, чем у овцематок. У последних он был несколько замедлен и менее отчетлив. В отдельных случаях отмечалось торможение сокоотделения.

Возникновение указанного рефлекса в определенной степени зависит от поведения животного; у более спокойных животных сравнительно легко получается рефлекс с молочной железы на секрецию поджелудочного сока и желчи. Доение спокойных животных в возбужденном состоянии вызывает торможение сокоотделения. Исследование химического состава желчно-панкреатического сока показало, что в большинстве случаев доение вызывает повышение ферментативной активности и содержания сухого вещества ~~сока~~ в нем.

В следующей серии опытов изучалось влияние с интероцепторов молочной железы на секрецию желчно-панкреатического сока. Наблюдения показали, что до раздражения интероцепторов молочной железы количество желчно-панкреатического сока составляет $1,3 \pm 0,14$ мл, переваривающая сила его равна: на белок— $5,3 \pm 0,54$ единицам, углеводы— $72,3 \pm 5,53$ см³ и жиры— $10,6 \pm 3,66$ см³. При введении в молочную железу воздуха под давлением 40 мм рт.ст. секреция сока увеличивается до $1,7 \pm 0,12$ мл, протеолитическая активность повышается до $5,6 \pm 0,72$ единиц, амилолитическая—до $75,6 \pm 6,20$ см³ и липолитическая—до $14,6 \pm 2,95$ см³. После прекращения раздражения снижается как количество сока, так и его химический состав. При повышении внутривыменного давления до 60 мм рт.ст. количество желчно-панкреатического сока увеличивается.

Таким образом, между пищеварением и лактацией имеется определенная взаимосвязь. Причем связь эта осуществляется с помощью рефлекторного механизма. Так, раздражение экстероцепторов молочной железы во время дойки животного, массажа вымени, обмывание ее теплой водой, а также наложение на молочную железу компресса температурой 43—45° усиливают секрецию слюнных, желудочных и поджелудочной желез. Повышается сократительная деятельность желудка и появляется жвачный рефлекс. Следует отметить, что среди ис-

пользованных нами раздражителей наибольший эффект дало сосание ягненок, затем — термическое воздействие при температуре 42—44°C. Дальнейшее повышение температуры (с 45 до 50; и выше) сопровождалось снижением активности пищеварительных желез. Уменьшение сокращения наблюдалось и при охлаждении поверхности молочной железы температурой 5—6°.

Таким образом, раздражение рецепторов молочной железы при доении, массаже вымени и т. д. рефлекторно повышает моторную и секреторную деятельность пищеварительной системы. Неадекватные раздражители (высокие и низкие температуры) вызывают торможение работы органов пищеварения. Следовательно, импульсы, возникающие при раздражении рецепторов молочной железы, не только усиливают лактационную функцию животного организма, но и активизируют деятельность пищеварительной системы.

РОЛЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В РЕГУЛЯЦИИ ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫМИ И МОЛОЧНЫМИ ЖЕЛЕЗАМИ

При раздражении экстеро- и интероцепторов молочной железы усиливается секреция слюны, желудочного и желчно-панкреатического соков, а также изменяется их химический состав. Однако механизм регуляции указанной взаимосвязи не выяснен. Исходя из этого, нами сделана попытка проанализировать рефлекторный путь импульсов с рецептора молочной железы до эффектора пищеварительной системы, включая некоторые отделы центральной нервной системы.

Влияние раздражения афферентных нервов молочной железы на секреторную функцию пищеварительных желез

По современным представлениям импульсы, возникающие в молочной железе при раздражении рецепторов сосков доением или сосанием, передаются в центральную нервную систему (Азимов, 1936; Барышников с сотрудниками, 1953; Грачев, 1949, 1953; Павлов, 1955; Тверской, 1955; Цахаев, 1955; Ely, Petterson, 1941; Folley, 1947 и др.). По всей вероятности, в наших экспериментах импульсы с рецепторного аппарата молочной железы по ее афферентным нервам поступают в центральную нервную систему, а оттуда по эфферентным нервам достигают пищеварительных желез. Для подтверждения

первой части вышеуказанной рефлекторной дуги нами были поставлены опыты по выяснению влияния раздражения наружного семенного нерва на секрецию пищеварительных желез. Результаты исследований показали, что раздражение центрального конца перерезанного наружного семенного нерва электрическим током у всех подопытных животных вызывало значительное повышение секреции слюны. Латентный период усиления непрерывного слюноотделения в данном случае равнялся 15—20 секундам. Причем повышение секреции слюны наблюдалось в течение некоторого времени и после прекращения раздражения. Наибольшая сила тока, вызывающая усиление отделения слюны, составила 2 ма. Дальнейшее повышение силы тока до 4—5 ма в большинстве случаев сопровождалось снижением секреторной активности слюнных желез. При этом отмечалось беспокойство животного, вызванное болевой реакцией.

Раздражение наружного семенного нерва электрическим током силой 1,5—2 ма усиливает секрецию желчно-панкреатического сока. Повышение сокоотделения наступает через 20—30 секунд после начала раздражения и остается на достигнутом уровне в течение 1,5 минут после прекращения раздражения. При увеличении силы тока до 4 ма наблюдается снижение секреции смешанного сока.

Раздражение наружного семенного нерва оказало влияние и на химический состав пищеварительных соков: в слюне увеличилось количество плотного вещества, карбонатов и бикарбонатов; в желчно-панкреатическом соке повысилось содержание ферментов и сухого вещества.

Таким образом, приведенный материал позволяет признать, что раздражение афферентных нервов молочной железы вызывает усиление секреции пищеварительных желез. При этом изменяется не только количество, но и качество пищеварительных соков. Причем ответная реакция со стороны слюнной и поджелудочной желез на раздражение наружного семенного нерва такая же, как при доении и массаже вымени. Это дает основание считать, что в передаче импульсов возбуждения с рецепторного аппарата вымени на органы пищеварения участвуют афферентные нервы молочной железы. О том, что нервные импульсы, возникающие при доении или сосании, поступают по афферентным нервам молочной железы в центральную нервную систему, включая ее высший отдел — кору головного мозга, установлено исследованиями лаборатории И. П. Павлова, И. А. Барышникова, И. И. Грачева, Г. Н. Павлова,

Г. А. Сахаева, а также зарубежными авторами (Ely a. Petersen, 1941; Folley, 1947; Andersson, 1951 и др.).

Таким образом, на основании собственного экспериментального материала и литературных данных можно прийти к выводу, что афферентные нервы молочной железы играют важную роль не только в регуляции лактации, но и принимают активное участие в проведении импульсов возбуждения на другие органы и системы целостного организма лактирующих животных. В пользу сказанного можно привести ряд работ, посвященных вопросу влияния с молочной железы на другие, более отдаленные в функциональном отношении органы и системы. Так, при раздражении рецепторов молочной железы повышается функция сердечно-сосудистой и дыхательной систем. (Грачев, 1949; Владимирова, 1954; Белугина, 1959; Андриянен, Пшедецкая и Цегельницкая, 1959), усиливается лимфоотделение (Грачев, 1962), увеличивается сократительная способность матки (Грачев, 1949, 1964; Лебедева, 1957) и возрастает газообмен (Стояновский, 1957; Бреслав, 1957).

Эти факты еще раз свидетельствуют о том, что у лактирующих животных с молочной железы по ее афферентным нервам постоянно поступают импульсы, усиливающие или ослабляющие функцию отдельных органов и систем организма, в том числе деятельность органов пищеварения.

Участие блуждающего и симпатического нервов в рефлексах с молочной железы на секрецию пищеварительных соков

Результаты наблюдений на животных, имеющих по два изолированных желудка, выкроенных один — из фундальной, другой — из пилорической части сычуга, показали, что в контрольный период пятиминутный объем сока из фундального желудка составил $1,7 \pm 0,10$ мл, из пилорического — $0,65 \pm 0,05$ мл. При раздражении рецепторов молочной железы количество сока из фундального желудка увеличилось до $1,75 \pm 0,10$ мл, из пилорического — до $0,75 \pm 0,09$ мл, что составило в процентах соответственно 3 и 15. Следовательно, рефлекторная реакция в ответ на раздражение молочной железы сильнее с пилорического желудка, чем с фундального. Однако в данном случае общее количество сока за период эксперимента было больше из фундального желудка.

Таким образом, приведенные данные позволяют думать, что в передаче импульсов с молочной железы к органам пи-

цеварения принимает участие как симпатическая, так и парасимпатическая нервная система.

Следующая серия опытов проводилась на животных с малым изолированным желудочком с двусторонней иннервацией. По активности секреции сока такой желудочек занимает промежуточное положение между фундальным и пилорическим желудочками. Раздражение рецепторов молочной железы секрецию сока из названного желудочка увеличивает незначительно, а в некоторых случаях наблюдалось и уменьшение сокращения. При этом отмечалось увеличение содержания в соке плотного вещества и повышение его переваривающей силы на белок. Указанный факт, по-видимому, можно объяснить взаимодействиями блуждающего и симпатического нервов. Если на основании этих данных считать, что между блуждающими и симпатическим нервами существует взаимосвязь, то как же отразится на желудочной секреции выключение обоих нервов?

Для выяснения этого вопроса нами были поставлены опыты на овцах с изолированными малым желудочком по Гейденгайну и фистулой сычуга. Во время опыта регистрировали моторную функцию сычуга, секрецию сока из малого изолированного желудочка. Раздражение рецепторов молочной железы вызывало учащение сокращения сычуга и почти не оказывало влияния на секрецию сока из малого желудочка. Это объясняется, видимо, тем, что в интактном сычуге деятельность как блуждающего, так и симпатического нерва, а также их взаимоотношения полностью сохраняются, и желудок реагирует на раздражение. В изолированном же желудочке по Гейденгайну все нервы, за исключением нервных волокон, идущих со стороны брыжейки, перерезаны, а нервы, сопровождающие кровеносные сосуды, по всей вероятности, не в состоянии вызывать процесс возбуждения в секреторной функции желудка.

В пользу сказанного можно привести данные С. И. Чечулина (1937), И. Т. Курцина (1939, 1935), полученные в экспериментах на собаках с изолированным желудочком по Павлову и Гейденгайну и фистулой желудка по Басову. Согласно их исследованиям механическое раздражение большого желудка не оказывает влияния на денервированный изолированный желудочек по Гейденгайну. В то время как у собак с павловским желудочком раздражение большого желудка вызвало усиление сокращения. На основании полученных результатов авторы приходят к выводу, что возникновение секреции изолированного желудка по Павлову при механическом раздра-

жении большого желудка обусловлено рефлекторной передачей возбуждения с рецепторов последнего на секреторные клетки малого желудка. У изолированного желудка по Гейденгайну такая возможность отсутствует.

Следует отметить, что до сих пор роль блуждающего и симпатического нервов в регуляции взаимосвязи между пищеварительными и молочными железами изучалась нами путем выкраивания желудочков из разных полей сычуга. При этом исходили из того, что фундальная часть сычуга иннервируется в основном блуждающим нервом, а пилорическая часть — как блуждающим, так и симпатическим. Однако еще не ясно, как идут волокна блуждающего нерва в самой стенке желудка. Согласно А. Ш. Шакирову (1938), веточки блуждающего нерва, иннервирующие желудок, идут не вдоль малой и большой кривизны, а по желудочной стенке косо вправо и косо влево. По Б. И. Лаврентьеву (1939, 1946, 1948) блуждающий нерв иннервирует вначале малую кривизну, а затем направляется в сторону большой. И тем более нет ясности в отношении расположения симпатических волокон в стенке желудка. Следовательно, полное выключение тех или других нервов желудка путем выкраивания желудочков из разных полей сычуга без дополнительных исследований, связанных с выключением отдельных стволов, навряд ли возможно.

Учитывая это, в следующей серии опытов мы попытались произвести денервацию пищеварительных желез путем перерезки нервов за пределами органов пищеварения. Осуществлялась она путем двусторонней наддиафрагмальной ваготомии и двусторонней спланхнотомии. На этом фоне изучался рефлекс с молочной железы на секрецию пищеварительного сока.

После перерезки блуждающего нерва над диафрагмой рефлекторное отделение желчно-панкреатического сока в большинстве опытов снижалось и увеличивался его латентный период. Снижалось содержание сухого вещества, уменьшалась переваривающая сила сока на белок, углеводы и жиры. РН сока смещался в щелочную сторону.

Таким образом, после двусторонней ваготомии рефлекс на секрецию желчно-панкреатического сока в ответ на воздействие с молочной железы сохранился, но при этом увеличилось количество случаев, не сопровождающихся усилением сокоотделения. Причем рефлекторная реакция была очень слабой.

После спланхнотомии рефлекторное отделение желчно-панкреатического сока на раздражение рецепторов молочной железы усиливалось. Наряду с увеличением количества сока

повышалось содержание сухого вещества, возрастало содержание ферментов, РН сока смещался в кислую сторону.

Сравнивая данные, полученные при перерезке блуждающего и чревных нервов, мы видим, что во втором случае раздражение рецепторов молочной железы значительно увеличивает секрецию желчно-панкреатического сока. Наряду с этим повышается протеолитическая, амилалитическая и липолитическая активность сока.

Интенсивное сокоотделение после перерезки чревных нервов и удаления солнечного сплетения, возможно, связано с устранением тормозного влияния на деятельность пищеварительных желез со стороны симпатической нервной системы. В пользу сказанного говорят наблюдения проведенные на протяжении всего эксперимента до и после перерезки блуждающих и чревных нервов. Так, у интактных подопытных животных в течение 30 дней (контрольный период) выделяется почти одинаковое количество желчно-панкреатического сока.

После двусторонней ваготомии количество сока значительно уменьшилось (175—206 мл за два часа) по сравнению и с исходным уровнем (227—310 мл). Двусторонняя спланхнотомия, наоборот, вызвала усиление секреции желчно-панкреатического сока. Если у интактных подопытных животных за 2 часа выделилось 211—319 мл сока, то после перерезки чревных нервов и удаления солнечного сплетения его выделилось 283—383 мл.

Таким образом, блуждающий нерв усиливает секреторную деятельность пищеварительных желез, а симпатическая нервная система оказывает тормозящее влияние. Эти данные вполне согласуются с исследованиями авторов (Савич, 1925; Скулов, 1938; Сафаров, 1952; Лысов, 1954; Хрипкова, 1962 и др.), сказавших в опытах на собаках, что выключение симпатической иннервации желудочных желез снимает ее тормозящее влияние на блуждающий нерв, и секреция сока усиливается.

Для подтверждения этого предположения нами поставлены опыты с хроническим раздражением чревного нерва электрическим током до и после выключения блуждающего нерва.

Результаты показали, что раздражение чревного нерва усиливает секрецию желчно-панкреатического сока как до, так и после перерезки блуждающего нерва. Однако после перерезки блуждающего нерва активность сокоотделения снизилась: до операции она в 76,4% случаев увеличилась, а после нее — 58,8%. Изменился и химический состав сока. До перерезки блуждающего нерва в ответ на раздражение чревного увеличивалось содержание плотного вещества, повышалась

переваривающая сила сока на белок и жиры. После ваготомии концентрация ферментов увеличивалась за счет снижения секреции сока.

Таким образом, полученные факты свидетельствуют о том, что в образовании эфферентной части рефлекторной дуги, наряду с блуждающим нервом, принимают участие и чревные нервы. Если это так, то как же сопоставить тогда возбуждающее действие симпатического нерва, отмеченное нами, с общепризнанной точкой зрения о ее тормозящем влиянии на деятельность пищеварительных желез?

Объяснение на этот вопрос вытекает из ряда работ, в которых исследуется роль симпатической нервной системы в регуляции органов пищеварения.

Еще в 1890 году в лаборатории И. П. Павлова В. В. Кудрявцевым было установлено наличие секреторных волокон в составе симпатического нерва. Согласно его данным раздражение чревного нерва, после его перерезки, индукционным током вызывает секрецию панкреатического сока. При этом увеличивается не только количество сока, но и повышается содержание в нем плотного вещества и протеолитического фермента. На основании результатов наблюдения автор заключил, что в симпатическом нерве наряду с секреторным имеются трофические волокна. Последнее нашло свое подтверждение в исследованиях В. В. Савича (1908), И. П. Разенкова (1939), М. М. Губергриц (1948, 1949) и др.

Г. В. Фольборт и Н. Н. Кудрявцев (1925) в полухронических опытах на собаках путем раздражения периферического конца перерезанного чревного нерва показали, что в составе его находятся секреторные волокна. О том, что симпатические нервы содержат в своем стволе парасимпатические волокна, показано исследованиями Б. А. Долго-Сабурова (1934), Я. Я. Кен-Куре (1935), В. И. Ильиной (1946) и др. К этому же мнению присоединяется Е. Б. Бабский (1935), по которому возбуждение желудочных желез при раздражении чревных нервов есть результат раздражения спинальных парасимпатических волокон. Более убедительные данные получены в экспериментах Д. К. Скуловым (1938, 1939). Им обнаружены в чревных нервах два рода волокон, идущих к желудку с перерывом и без перерыва в солнечном сплетении. Раздражение периферических концов перерезанных чревных нервов на фоне покоя желудочных желез влияния на желудочную секрецию не оказывало. Раздражение же на фоне гистаминовой секреции вызывало торможение этой секреции. На фоне никотини-

зации солнечного сплетения раздражение периферических концов перерезанных чревных нервов вызывало секрецию кислого желудочного сока. В этих же условиях никогда не наблюдалось тормозящего действия на секрецию желез желудка, вызванного гистамином. Результаты наблюдения позволили автору сделать заключение о том, что симпатические волокна чревных нервов оказывают тормозящее влияние на секрецию желудка. Волокна, возбуждающие желудочную секрецию, должны быть отнесены к спинальным парасимпатическим волокнам. Эту точку зрения разделяет И. Т. Курцин (1952), считая, что по симпатическим нервам к желудку могут направляться как возбуждающие, так и тормозящие импульсы. Он признает наличие в составе симпатического нерва парасимпатических волокон. В последнее время в лаборатории А. Н. Бакурадзе (Датешидзе, 1955; Бакурадзе, Датешидзе, Николаева, 1957) было экспериментально показано, что симпатический нерв можно рассматривать по отношению к желудку как секреторный нерв, по которому к железам желудка поступают и возбуждающие и тормозящие импульсы.

Следовательно, наличие рефлекторных влияний с молочной железы на секрецию желчно-панкреатического сока в условиях двусторонней наддиафрагмальной ваготомии можно отнести за счет возбуждающих волокон, идущих в составе чревных нервов. Подтверждением последнего является повышение секреции желчно-панкреатического сока в ответ на раздражение чревных нервов после двусторонней перерезки блуждающего нерва.

Не исключена возможность, что в передаче импульсов возбуждения с рецепторов молочной железы на отделение пищеварительного сока, кроме блуждающих и чревных нервов, принимает участие наддиафрагмальный нерв. Известно, что он относится к нервам, регулирующим секреторную деятельность желудка (Kawana, 1935). По данным Г. Т. Чукмасовой (1949) в составе наддиафрагмального нерва имеются волокна парасимпатического и симпатического нервов. Перерезка их приводит к изменениям моторной и секреторной функций желудка.

Для полноты исследования роли вегетативной нервной системы во взаимоотношениях между пищеварительными и молочными железами в следующей серии опытов мы применили химические медиаторы нервного возбуждения (ацетилхолин, адреналин) и некоторые нейротропные вещества (атропин, пилокарпин). Результаты наблюдения показали, что во всех опытах введение ацетилхолина сопровождалось усилением отде-

ления желудочного сока, особенно повышенной секреции слюны. При этом латентный период усиления секреции желудочного сока составил 80—140 секунд, тогда как для слюноотделения он равен 6—15 секундам. До введения ацетилхолина за 10 минут выделилось 5 мл желудочного сока и 22 мл слюны, после введения эти цифры соответственно составили 12 и 116.

Следовательно, усиление секреции слюнных и желудочных желез в наших опытах следует объяснить возбуждающим действием ацетилхолина на холинреактивные системы, а последние стимулируют деятельность секреторного аппарата указанных желез. Подобные данные получены и при введении животным пилокарпина. Однако действие пилокарпина на секрецию пищеварительных желез оказалось более длительным, чем действие ацетилхолина. Воспользовавшись этим, в последующем эксперименте раздражение рецепторов молочной железы мы производили на фоне введения пилокарпина. Введение животным пилокарпина в дозах 0,7 мг/кг усиливает отделение слюны и желудочного сока по сравнению с исходной величиной. Раздражение рецепторов молочной железы после введения пилокарпина усиливает «пилокарпиновую секрецию» околушных слюнных и желудочных желез.

Затем вместо пилокарпина был использован атропин, являющийся сильным блокаторм М-холинреактивных систем. По С. В. Аничкову и М. Л. Беленькому (1954) атропин делает эти системы нечувствительными к ацетилхолину и тем самым препятствует передаче импульсов с парасимпатических нервов. Атропина вводили подопытным животным в дозах 0,2—0,6 мг/кг. Малые дозы (0,2 мг/кг) не оказывали существенного влияния на секрецию пищеварительных желез. Атропин в дозе 0,6 мг/кг значительно снижал количество слюны и желудочного сока. Раздражение рецепторов молочной железы на фоне атропинизации в большинстве опытов не вызывало усиления секреторной функции околушных слюнных и желудочных желез, наоборот, наблюдалось снижение сокоотделения. По-видимому, в данном случае большие дозы атропина полностью блокировали холинреактивные системы слюнных и желудочных желез, в результате чего рефлекторное отделение слюны и желудочного сока в ответ на раздражение молочной железы прекратилось.

В следующей серии опытов мы вводили животным адреналин в дозах 0,03 мг/кг, обнаружив при этом двоякое действие его. На фоне повышенной секреции желудочных желез адреналин снижал сокоотделение. При слабой же секреции слюны

и желудочного сока введение адреналина стимулировало деятельность пищеварительных желез. При этом отмечалось некоторое увеличение выделения молока через катетеризованные соски.

Таким образом, опыты с введением животным ацетилхолина, адреналина и атропина свидетельствуют о наличии гуморального звена в рефлекторной дуге с молочной железы к пищеварительной системе.

Влияние раздражения гипоталамуса на деятельность пищеварительной системы и молочной железы.

По предположению И. И. Грачева (1963, 1964) замыкание рефлекторных дуг пищевых реакций, возникающих при раздражении рецепторов молочной железы, могут происходить на разных уровнях центральной нервной системы, включая промежуточный мозг. В этом отношении особый интерес представляет гипоталамус, являющийся по Н. И. Грачеву (1964) центром, осуществляющим единство нервных и гуморальных приспособительных механизмов. Установлено, что гипоталамус играет большую роль в регуляции деятельности молочной железы (Andersson, 1951, 1955; Попович, 1958).

18781
Согласно исследованиям ряда авторов раздражение гипоталамуса оказывает влияние на деятельность пищеварительной системы (Beattil a. Sheehan, 1934; Cushing, 1937; Heslop, 1938; Sheehan, 1940; Hess, 1948; Andersson, 1951; Богач, Томиленко, Губкин, 1957; Косенко, 1958; Богач, 1960; Косенко, 1961, 1963; Мещеряков, 1965; Тулбасев, 1966 и др.). Что касается экспериментальных данных, указывающих на роль гипоталамуса в регуляции деятельности пищеварительных желез у сельскохозяйственных животных, то они отсутствуют. Это побудило нас исследовать участие гипоталамуса в регуляции взаимосвязи между пищеварительной системой и молочной железой.

Результаты наблюдений показали, что раздражение гипоталамуса электрическим током (1—2 ма) усиливало сокращение рубца и сычуга, повышало секрецию поджелудочного сока и желчи, а также увеличивало выделение молока. Увеличение силы тока выше 2 ма сопровождалось снижением моторной и секреторной функции пищеварительной системы и торможением молоковыведения. После прекращения раздражения сокращения многокамерного желудка восстанавливались до исходной формы. Причем к концу раздражения и в первые секун-

ды после снатия его отмечалось учащение сокращений рубца и сычуга. При увеличении силы раздражения подобные реакции наблюдались и со стороны секреторной деятельности поджелудочной железы и желчеотделительной функции печени. Так, через 20 секунд после начала раздражения наступило значительное замедление поджелудочного сокоотделения. После прекращения раздражения секреторная функция поджелудочной железы восстановилась.

Раздражение гипоталамуса оказывало влияние и на химический состав сока. Раздражение передних и средних участков гипоталамуса наряду с повышением секреции сока увеличивало переваривающую силу его на белок, углеводы и жиры. Некоторое увеличение ферментативной активности желчно-панкреатического сока наблюдается и при раздражении задних отделов гипоталамуса, но в меньшей степени по сравнению с передними и средними участками. Заметных изменений в концентрации сухого вещества сока в ответ на раздражение гипоталамуса не отмечалось.

Следует отметить, что ответная реакция со стороны пищеварительной системы возникла сразу же после начала раздражения гипоталамуса, тогда как ответная реакция со стороны молочной железы наступает несколько позднее. На основании анализа полученного материала полагаем, что указанное различие связано со спецификой регуляции деятельности этих органов.

Из литературы известно, что нейро-гуморальная фаза выделения молока осуществляется преимущественно с участием гормона окситоцина, выделяемого задней долей гипофиза, что и удлиняет латентный период молоковыведения.

Эфферентный путь пищеварительных рефлексов является нервным, поэтому и латентный период их короткий. Последнее подтверждается серией опытов, поставленных с проведением наддиафрагмальной ваготомии. Так, например, раздражение гипоталамуса на фоне перерезанного блуждающего нерва в большинстве случаев не усиливало секреции поджелудочного сока и отделения желчи. Подобные данные были получены А. Ф. Косенко (1964) на собаках при изучении характера влияния раздражения гипоталамуса на секреторную деятельность желудка после ваготомии.

После окончания экспериментов были проведены рентгеновские снимки головного мозга животных для определения места расположения электродов. Анализ снимков показал, что все электроды находились в гипоталамической области.

Затем место расположения электродов подвергалось гистологическому исследованию. Согласно гистологическим данным у большинства животных с фистулой поджелудочной железы и общего желчно-панкреатического протока первый и второй электроды находились в передних и средних гипоталамических ядрах. Третий электрод располагался в дорсальных ядрах гипоталамуса. Раздражение передних и особенно средних ядер вызывало усиление сокращения многокамерного желудка и секреции пищеварительных соков, а также выделения молока. При раздражении задних ядер в большинстве опытов заметных изменений со стороны пищеварительной системы не наблюдалось.

Участие коры головного мозга в осуществлении рефлекса с молочной железы на секрецию пищеварительных соков

После того как была выяснена роль гипоталамуса в регуляции взаимоотношений пищеварительных и молочных желез, мы приступили к исследованию участия в этом процессе коры головного мозга.

Так, условнорефлекторная реакция на секрецию поджелудочного сока и повышение выделения молока у коз образовалась после 20—25 сочетаний условного раздражителя с безусловным. Если в период доения животных выделялось $1,08 \pm 0,081$ мл поджелудочного сока, то при действии одного только условного раздражителя (без доения) количество сока увеличилось до $1,38 \pm 0,279$ мл.; латентный период усиления секреции сока составил 5—6 секунд; объем выделившегося молока через катетеризованный сосок увеличился до $0,80 \pm 0,092$ мл по сравнению с исходной величиной ($0,36 \pm 0,061$ мл).

Образование условного рефлекса у овец связано с некоторыми затруднениями и потребовалось до 30 сочетаний звука с доением. В данном случае латентный период условнорефлекторного слюноотделения составил 6 секунд, желудочного сокоотделения 8—10 секунд.

В контрольном опыте в период покоя за 1 минуту у овец выделилось $2,98 \pm 0,429$ мл слюны и $0,44 \pm 0,055$ мл желудочного сока. При раздражении рецепторов молочной железы в сочетании со звуком электрического звонка количество слюны увеличилось до $3,84 \pm 0,675$ мл, желудочного сока — до $0,74 \pm 0,062$ мл. Если это увеличение выразить в процентах, то оно составит: для околоушных слюнных желез — 28%, для желудочных — 67%.

При действии одного только условного раздражителя (без раздражения рецепторов молочной железы) количество слюны увеличилось на 30%, желудочного сока — на 52%, т. е. на величину, характерную для безусловного раздражителя. Иначе можно сказать, что по силе действия условный раздражитель не уступал безусловному, а в некотором отношении даже превосходил его. Об этом же свидетельствует и тот факт, что при условнорефлекторном отделении пищеварительных соков длительность латентного периода была короче, чем при рефлексе непосредственно с рецепторов молочной железы.

После образования условного рефлекса с рецепторов молочной железы на секрецию пищеварительных соков мы приступили к выяснению локализации в коре головного мозга центров, участвующих в регуляции взаимоотношений между пищеварительными и молочными железами.

Результаты наблюдений показали, что после удаления участка коры в лимбической области условнорефлекторные влияния на секрецию пищеварительных желез сохранились, но в сравнении с нормой увеличивается количество случаев, не сопровождающихся эффектом усиления сокоотделения. Причем рефлекс отмечался очень слабый и с более длинным латентным периодом. Так, например, у интактных животных в период фона выделилось $3,22 \pm 0,314$ мл слюны и $0,46 \pm 0,408$ мл желудочного сока, при действии условного раздражителя количество слюны увеличилось до $4,2 \pm 0,610$ мл и желудочного сока до $0,70 \pm 0,140$ мл. После удаления лимбической коры количество слюны в период покоя составило $2,56 \pm 0,509$ мл, желудочного сока $0,36 \pm 0,036$ мл. Условнорефлекторное отделение слюны равно $2,62 \pm 0,393$ мл, желудочного сока $0,40 \pm 0,038$ мл.

Условнорефлекторные реакции слабо проявились у животных и после экстирпации зоны коры в теменной области. При этом увеличился латентный период и изменился характер секреции соков. Так, например, у интактных животных в период фона выделилось за одну минуту $1,72 \pm 0,217$ мл слюны и $0,44 \pm 0,038$ мл желудочного сока. При действии условного раздражителя количество слюны увеличивалось до $2,12 \pm 0,0311$ мл, желудочного сока — до $0,68 \pm 0,088$ мл. После удаления теменного участка коры больших полушарий в фоновый период выделилось за 1 минуту $2,84 \pm 0,448$ мл слюны и $0,36 \pm 0,021$ мл желудочного сока. При действии условного раздражителя количество слюны увеличилось до $3,04 \pm 0,494$ мл, желудочного сока — до $0,36 \pm 0,042$ мл.

Таким образом, из приведенного фактического материала видно, что удаление как лимбической, так и теменной зон коры больших полушарий головного мозга не исключает условно-рефлекторную регуляцию секреции слюны и желудочного сока, но значительно ее снижает.

Эти данные указывают на отсутствие строго узкой локализации в коре головного мозга центров, регулирующих взаимосвязь между пищеварительной системой и молочной железой. Это вполне согласуется с концепцией об отсутствии строгой локализации в коре центров, регулирующих работу внутренних органов. Последней придерживались И. П. Павлов с сорудниками (Тихомиров, 1906; Орбели, 1907—1908), которые показали условно-рефлекторное слюноотделение и желудочное сокоотделение после удаления коры. На отсутствие строгой локализации указывает К. М. Быков (1947). Согласно исследованиям И. А. Булыгина (1949) у собак после экстирпации премоторных зон действия пищевых и кислотных условных раздражителей на двигательную функцию желудка сохраняются, но эти действия бывают слабые и с продолжительным латентным периодом. Автор приходит к выводу, что корковый анализатор, связанный с рецепторами желудка, выходит за пределы премоторных зон.

Нам было отмечено, что после мозговой операции характер секреции пищеварительных желез у подопытных овец изменился. Причем изменения эти неодинаковы и зависят от того, на какой участок коры наносилась травма. Так, после удаления участка коры в лимбической области секреция слюны и желудочного сока снизилась. Причем наибольшим изменениям подвергается секреторная деятельность околоушных слюнных желез и в меньшей степени — желудочных.

Иные результаты получены при экстирпации участка коры в теменной области больших полушарий. В данном случае количество слюны увеличилось по сравнению с исходной величиной, в то время как желудочная секреция значительно снизилась.

Подобные данные мы наблюдали и при внутривенном введении 10% раствора хлоралгидрата в дозах 0,65 мл/кг. Так, до инъекции хлоралгидрата за 15 минут выделилось 23,6 мл слюны и 11 мл желудочного сока, после его введения количество слюны увеличилось до 43,6 мл, а объем желудочного сока снизился до 7,9 мл. Следовательно, хлоралгидрат оказывает на сокоотделение такое же влияние, как и экстирпация участ-

ка коры в теменной области больших полушарий головного мозга.

Известно, что хлоралгидрат относится к спотворным средствам и в первую очередь оказывает влияние на корковые процессы, вызывая их торможение. Степень торможения зависит от дозы хлоралгидрата (Булыгин, 1952). По-видимому, введение хлоралгидрата и удаление отдельных участков коры головного мозга выключает корригирующие влияния ее на работу пищеварительных желез. Что касается различных реакций последних в ответ на нарушения корковой регуляции, то это, видимо, объясняется особенностями иннервации их. Однако вопрос этот требует дальнейшего исследования.

После мозговой операции изменился и химический состав пищеварительных соков. Так, у интактных животных в слюне содержится: сухого вещества — $1,1 \pm 0,290\%$, бикарбонатов — $0,881 \pm 0,028$ и карбонатов — $0,490 \pm 0,040\%$. В желудочном соке количество сухого вещества составило $0,70 \pm 0,042\%$, общая кислотность равна $123 \pm 4,974$ ед, свободная соляная кислота — $0,44 \pm 0,010\%$ и переваривающая сила на белок $2,5 \pm 0,216$ мм. После экстирпации лимбической коры в связи с уменьшением объема слюны и желудочного сока увеличилась концентрация сухого вещества, карбонатов, общей кислоты и повысилась содержание фермента. То же самое наблюдается после удаления участка коры в теменной области. Однако все эти изменения восстанавливались через 6—8 месяцев после операции. Восстановление через определенный срок нарушенной коры головного мозга отмечают Э. Ш. Айранетьяни (1966), И. Т. Курцин (1967), Н. А. Моисеева (1967) и другие.

Таким образом, полученный нами экспериментальный материал свидетельствует о том, что коре больших полушарий принадлежит важная роль в регуляции взаимоотношений между пищеварительными и молочными железами у лактирующих животных.

Участие некоторых эндокринных желез в регуляции секреторной деятельности пищеварительной системы и молочной железы

Результаты исследований показали, что в механизме регуляции деятельности органов пищеварения лактирующих животных участвует эндокринная система, в частности, щитовидная железа, надпочечники и половые железы.

Так, в первые 4 дня после введения животным метилтиоу-

рацила (МТУ) секреция сока и его химические показатели находились в пределах контрольных величин. С 6-го дня количество желудочного сока несколько уменьшилось, одновременно отмечалось снижение его качества. На 10-й день секреция сока снизилась почти в полтора раза, а через 20 дней — в два с лишним раза. Понижилась и кислотность сока, в связи с чем рН его несколько сместился в щелочную сторону. Переваривающая сила сока снизилась, снижение это стало еще большим, когда содержание ферментов перевели на абсолютное число ферментных единиц. Процент сухого вещества и количество азотистых соединений в желудочном соке несколько увеличились.

Через 2—3 дня после прекращения скармливания животным метилтиоурацила секреция желудочного сока резко возросла и достигла уровня, характерного для контроля. Через 10 дней количество сока увеличилось в 1,5 раза и больше по сравнению с нормой.

В период гипофункции щитовидной железы у лактирующих животных наблюдалось изменение со стороны молочной продуктивности. Так, через 2 недели после введения метилтиоурацила среднесуточный удой уменьшился на 30—40%, снизилась жирность молока, содержание казеина и сухого остатка.

У тиреоидэктомированных животных указанные изменения в количестве и составе пищеварительного сока и молока были более значительными. После введения тиреоидина наблюдалось постепенное увеличение секреции сока и содержание в нем сухого вещества. Наряду с повышением сокоотделения отмечалось снижение кислотности; рН сместился в щелочную сторону; несколько снизилась переваривающая сила сока. Однако абсолютное число ферментных единиц при тиреоидизации намного выше по сравнению с контрольным.

У некоторых подопытных животных при введении им тиреоидина отмечалось вначале нарастание сокоотделения, а затем резкое его снижение. Однако к концу эксперимента секреторная кривая выравнивалась и достигала исходной величины. После отмены тиреоидина секреторная активность желудочных желез снижалась. И только на 20-й день секреция сока достигла уровня, характерного для контрольных опытов. У отдельных животных после прекращения введения тиреоидина секреторная активность желудочных желез продолжала находиться на высоком уровне.

В период тиреоидизации животных суточный удой повышался незначительно, но заметное увеличение (до 1 единицы)

отмечалось в содержании процента жира. Количество казеина увеличилось на 0,4%, а сухого остатка — на 0,2%.

Итак, результаты исследований показывают, что при гипофункции щитовидной железы, вызванной введением животным МТУ, происходит снижение секреции желудочного сока, а при повышении концентрации гормона в организме введением изменению наблюдается повышение сокоотделения. Одновременно изменяется суточный удой и химический состав молока.

В дальнейших экспериментах нами изучалось влияние надпочечников на секрецию поджелудочной железы у лактирующих животных.

Наблюдения показали, что после экстирпации одного надпочечника и денервации другого секреция сока увеличилась на 13%. При полном удалении мозгового слоя у оставшегося надпочечника количество сока возросло на 15%.

Введение адреналина в дозе 0,03 мл/кг на фоне адреналэктомии незначительно усиливало секрецию сока, однако повышение дозы адреналина до 0,1 мл/кг вызывало торможение секреторной активности поджелудочного сока и отделения желчи (на 43%).

Адреналэктомия оказывает влияние и на химический состав сока. Так, после выключения хромафиной ткани надпочечников переваривающая сила сока на белок и жиры, а также содержание в нем сухого вещества снижались. Введение адреналина повышало ферментативную активность сока и содержание сухого вещества. После прекращения введения адреналина адреналэктомизированным животным с увеличением количества сока его химические показатели снижались.

Адреналэктомия оказывала влияние и на продуктивность подопытных животных: уменьшался суточный удой, снижалось содержание жира в молоке. Введение адреналина несколько увеличивало удой и количество жира в молоке.

Затем было исследовано влияние половых желез на секрецию пищеварительных соков. После удаления яичников секреция желчно-панкреатического сока несколько снизилась, содержание сухого вещества в нем уменьшилось незначительно. Протеолитическая и липолитическая активность сока повысилась. Через 60 дней после овариоэктомии количество желчно-панкреатического сока достигло величины, характерной для интактных животных.

То же самое наблюдалось со стороны желудочных желез. После овариоэктомии секреция желудочного сока снизилась, а переваривающая сила его и кислотность повышались.

Слудует отметить, что в наших исследованиях ни в одном случае не наблюдалось послекастрационного увеличения секреции пищеварительных желез. В отличие от собак, у овец и коз ослабления тормозных процессов, связанных с кастрацией, также не обларужили.

Таким образом, результаты исследований показывают, что в регуляции деятельности пищеварительной системы у сельскохозяйственных животных принимают участие гормоны желез внутренней секреции, которые влияют не только на деятельность органов пищеварения, но и на молочную продуктивность животных.

ВЫВОДЫ

1. С наступлением лактации секреция слюнных, желудочных, поджелудочной желез и печени повышается, достигая максимума в первой половине лактации. Затем, по мере угасания лактации, сокоотделение постепенно снижается и в конце лактационной деятельности сокращается до уровня сухостойного периода. Чем больше выделяется пищеварительных соков, тем выше молочная продуктивность животных.

2. Во время лактации в пищеварительных соках увеличивается содержание органических и минеральных веществ. Повышается абсолютное число ферментных единиц, особенно возрастает липолитическая активность желчно-панкреатического сока. Отмечается связь между выделением ферментов пищеварительными железами и суточной продукцией жира и белка в молоке по ходу лактации.

3. Путем изменения количества секретируемых пищеварительных соков можно влиять на молочную продуктивность. Исключение у животного 50— и 70% выделившейся желчи снижает удой на 30—40% и продукцию молочного жира — на 25—30%. Исключение такого же количества поджелудочного сока уменьшает содержание жира в молоке на 10—15%. При одновременном же лишении животного желчи и поджелудочного сока наблюдалось стойкое нарушение лактации и процесса пищеварения.

4. Раздражение экстеро- и интероцепторов молочной железы усиливает отделение слюны, желудочного и желчно-панкреатического соков. В этих случаях латентный период рефлекса слюноотделения значительно короче и составляет 2—3 секунды, а желудочной и поджелудочной секреции — 10—60 секунд.

5. Раздражение рецепторов молочной железы оказывает влияние на химический состав пищеварительных соков. Так, в слюне увеличивается количество бикарбонатов и карбонатов, изменяется рН; в желудочном и желчно-панкреатическом соках повышается содержание ферментов и плотного остатка.

6. Степень проявления рефлекса с молочной железы на секреторную деятельность пищеварительных желез зависит от вида и индивидуальной особенности животных, от состояния пищеварительной системы и молочной железы. У спокойных животных сравнительно легко получается рефлекс с молочной железы на секрецию пищеварительных соков. Досие этих животных при возбужденном состоянии вызывает торможение сокоотделения. Реакция с молочной железы более выражена в разгаре лактационной деятельности, чем в конце ее.

7. Неадекватные раздражители, такие, как воздействие на молочную железу чрезмерно высокой температурой (50° и выше), холод, большое внутривывменное давление (80 мм рт. ст.), вызывают торможение секреции пищеварительных соков.

8. Различные секреторные поля желудка поразному реагируют на раздражение рецепторов молочной железы. Наибольший эффект получен с желудочка, выкроенного из пилорического участка.

9. Раздражение электрическим током центрального конца перерезанного наружного семенного нерва вызывает усиление секреции пищеварительных соков. Это свидетельствует о том, что в составе наружного семенного нерва проходит афферентные волокна, по которым импульсы, возникающие при раздражении молочной железы, передаются в центральную нервную систему.

10. Эфферентными нервами пищеварительных желез, по которым импульсы поступают из центральной нервной системы при раздражении молочной железы и вызывает сокоотделение, являются блуждающий нерв и секреторные волокна чревных нервов.

11. Переключение с афферентного пути на эфферентный происходит в передних и средних ядрах гипоталамуса. Раздражение указанных ядер электрическим током (0,5—2 ма) вызывает усиление секреции пищеварительных соков и повышение выделения молока. Раздражение заднего участка гипоталамуса в большинстве случаев снижало сокоотделение и молоковыделение.

12. В регуляции взаимоотношений между пищеварительными и молочными железами важная роль принадлежит коре больших полушарий. Опыты с экстирпацией лимбической и темешной зон коры головного мозга показали, что корковые представительства, условнорефлекторно регулирующие взаимосвязи пищеварительных и молочных желез, выходят за пределы указанных зон.

13. В осуществлении функциональной связи между пищеварительными и молочными железами у лактирующих животных принимает участие эндокринная система, в частности, щитовидная железа, надпочечники и половые железы.

Гипофункция щитовидной железы, вызванная с помощью 6-метилтиоурацила, снижает секрецию пищеварительных соков и уменьшает суточный удой, особенно содержание жира в молоке. Введение тиреоидина нормализует деятельность пищеварительных и молочных желез.

14. Адреналэктомия увеличивает секрецию желчно-панкреатического сока, но значительно снижает передаривающую силу его. При этом отмечается уменьшение удоя и содержания жира в молоке. Введение адреналина адреналэктомизированным животным восстанавливает сокоотделение и молоковыведение до нормы.

15. Овариоэктомия кратковременно снижает секрецию пищеварительных желез. Послекастрационное увеличение сокоотделения, характерное для собак, у овец и коз не происходит.

Список научных работ, опубликованных автором по материалам диссертации

1. Секреторная и ферментативная активность поджелудочной железы у овец. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 2, 1959.

2. Об участии пищеварительных желез жвачных животных в междуточном обмене. Тр. VIII съезда физиолог., фармаколог. и биохим. Минск, 1958.

3. Работа некоторых пищеварительных желез у овец при скормливании им различных кормов. Тр. научн. конферен. Алма-Атинск. зоветиштитута, 1960.

4. Влияние некоторых физиологических состояний организма овец на секреторную функцию поджелудочной железы. Материалы конферен. физиол. Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1961.

5. Некоторые особенности секреции поджелудочной железы и желчеотделительной функции печени овец в период сухости и лактации. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 5, 1963.

6. К механизму сычужного сокоотделения у овец во время суягности и лактации. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 5, 1963.

7. О рефлекторных взаимоотношениях деятельности пищеварительной системы и молочной железы у лактирующих животных. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 5, 1963.

8. Материалы по изучению деятельности пищеварительной системы и молочной железы у сельскохозяйственных животных. Тезисы докладов Всесоюз. совеща. по физиолог. и биохим. с.-х. животных. М., 1963.

9. Влияние механического и термического раздражения молочной железы на секреторную функцию сычуга у жвачных. Извест. АН КазССР, серия биолог., т. 4, 1964.

10. Рефлекторные влияния с молочной железы на деятельность пищеварительных желез у жвачных. Тезисы научн. сообщ. X съезда физиол. Всесоюз. об-ства им. И. П. Павлова, т. 2, в. 2, 1964.

11. К методике получения поджелудочного сока у овец и коз. Физиол. журн. СССР, № 8, 1965.

12. Функциональные взаимоотношения органов пищеварения и молочной железы у сельскохозяйственных животных. Тезисы докладов Всесоюз. совеща. по физиол. и биохим. с.-х. животных. Боровск, 1965.

13. Взаимосвязь процессов пищеварения и лактации у сельскохозяйственных животных. Материалы III конферен. физиол. Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1966.

14. Интероцептивные влияния с молочной железы на секреторную функцию желудка у лактирующих животных. Известия АН КазССР, серия биолог., № 3, 1966.

15. Роль некоторых эндокринных желез в регуляции деятельности пищеварительной системы у жвачных. Тр. Института физиологии АН КазССР т. 10, 1966.

16. Влияние частичного удаления желчи и поджелудочного сока на молочную продуктивность у коров. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 10, 1966.

17. Влияние хронического раздражения наружного семенного нерва на секрецию околоушной слюнной железы. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 10, 1966.

18. О взаимосвязи между деятельностью пищеварительной системы и функцией некоторых желез внутренней секреции у лактирующих животных. Материалы IV Всесоюз. конферен. по физиологии и биохимии продукт. с.-х. животных. Боровск, 1966.

19. К методике изучения слюноотделения у жвачных животных. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 10, 1966.

20. К механизму рефлекторного влияния с молочной железы на секрецию желчно-панкреатического сока у животных. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 10, 1966.

21. Участие пситовидной железы в регуляции взаимосвязи между секреторной деятельностью желудка и молочной железой у лактирующих животных. Тр. Института физиологии АН КазССР, т. 10, 1966.

22. Роль симпатических и парасимпатических нервов в секреторной деятельности поджелудочной железы и отделения желчи у лактирующих животных. Материалы III конферен. физиологов Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1966.

23. Роль гипоталамуса во взаимоотношениях между пищеварительной системой и молочной железой у лактирующих животных. Материалы конферен. по кортико-висцеральн. взаимоотношения в физиологии, медицине и биологии, посвящен. 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции. Целиноград, 1967.

24. Участие коры головного мозга во взаимоотношениях между молочными и пищеварительными железами у лактирующих животных. Материалы научн. конферен. по кортико-висцеральн. взаимоотношен. в физиологии, медицине и биологии, посвящен. 50-летию Великой Октябрьской социалистической революции. в. 1, Л., 1967.

25. Участие гипоталамуса во взаимоотношениях между пищеварительной системой и молочной железой у лактирующих жвачных животных. Известия АН КазССР, серия биолог., № 5, 1967.



Сдано в набор 30/X — 1967 г. Подписано к печати 2/X — 1967 г.
Формат бумаги $60 \times 84 \frac{1}{16}$ физ. печ. лист 3. Зак. № 1146. УГ09445. Тир. 300.

Типография при Госплане, Алма-Ата, Мира, 113. ҚазССР.