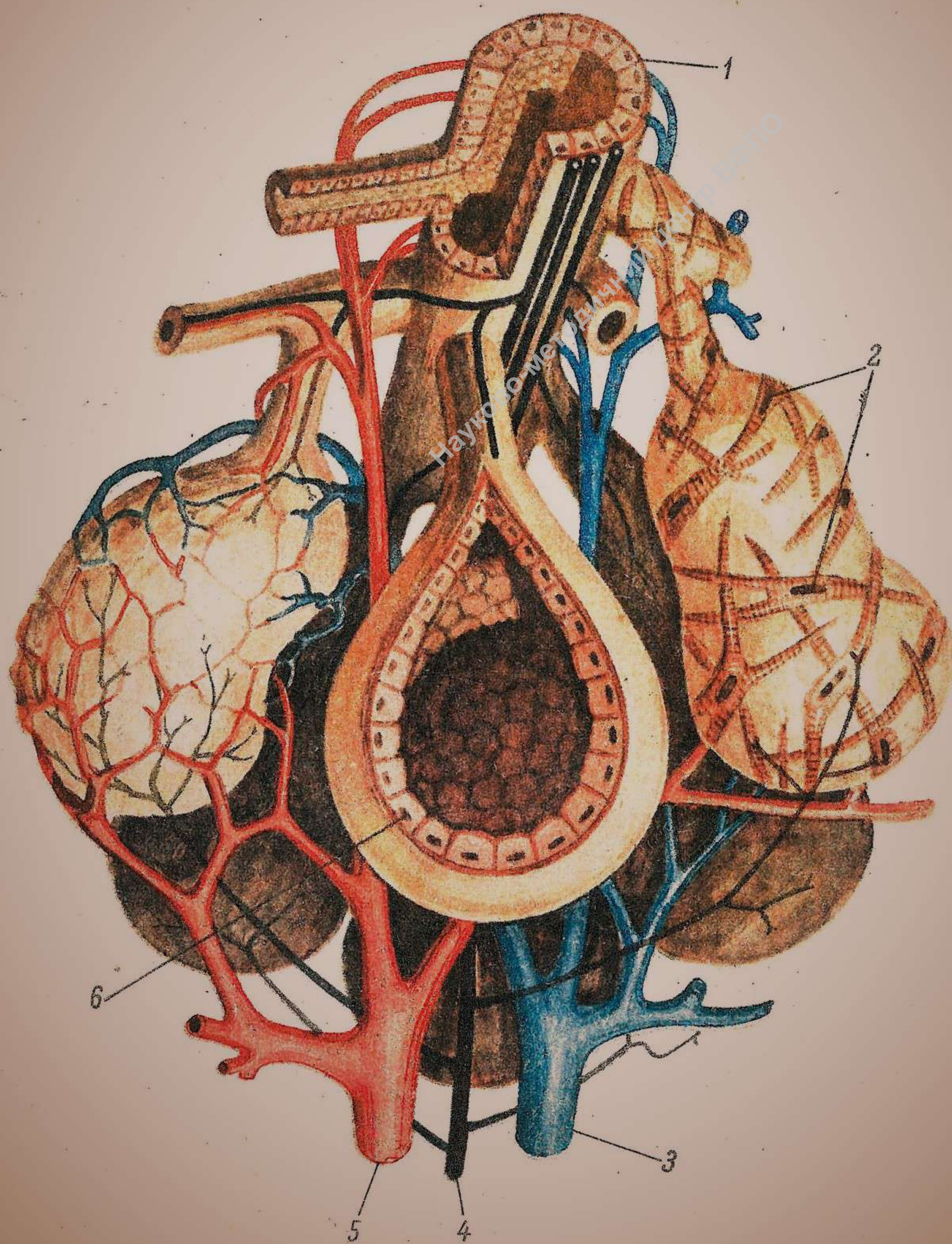


ФІЗІОЛОГІЯ ЛАКТАЦІЇ



КОСТЕНКО В.І., ХОМЕНКО Г.Г.

ФІЗІОЛОГІЯ ЛАКТАЦІЇ

Рекомендовано

**Вченою радою Національного університету біоресурсів
і природокористування України (протокол від 02. 12. 2015 №6)
як підручник для підготовки фахівців за спеціальністю 8.09010201 –
технологія виробництва і переробки продукції тваринництва,
ОКР «Магістр»**

**Київ
«Агроосвіта»
2015**

УДК 636:612.664
ББК 45.273Я73
К72

*Рекомендовано Вченою радою
Національного університету
біоресурсів і природокористування
України (протокол від 02. 12. 2015 №6)*

Рецензенти

А.Т. Цвігун – д. с.-г. н., член-кореспондент НААНУ, професор кафедри годівлі і технології кормів Подільського державного агротехнічного університету;

В.Г. Прудніков – д. с.-г. н., професор, завідувач кафедри технології переробки і стандартизації продуктів тваринництва Харківської державної зооветеринарної академії;

В.О. Трокоз – д. с.-г. н., професор кафедри фізіології, патфізіології та імунології тварин НУБіП України.

К72 **Костенко В.І.** Фізіологія лактації / В.І. Костенко, Г.Г. Хоменко. – К. : «Агроосвіта», 2015.– 132 с.
ISBN 978-617-7283-09-5

Підручник призначено для підготовки фахівців за спеціальністю 8.09010201 – технологія виробництва і переробки продукції тваринництва ОКР «Магістр».

УДК 636:612.664
ББК 45.273Я73

ISBN 978-617-7283-09-5

© Костенко В.І.,
Хоменко Г.Г. 2015

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	5
РОЗДІЛ 1. ПОХОДЖЕННЯ І ТИПИ МОЛОЧНИХ ЗАЛОЗ ССАВЦІВ	6
1.1. Походження молочних залоз.....	6
1.2. Кількість молочних залоз	9
1.3. Локалізація молочних залоз, додаткові залози і дійки.....	10
1.4. Еволюційні перетворення молочної залози у процесі доместикації	11
РОЗДІЛ 2. РОЗВИТОК МОЛОЧНИХ ЗАЛОЗ	15
2.1. Загальні закономірності розвитку молочних залоз.....	15
2.2. Роль гормонів у регулюванні розвитку молочної залози.....	20
2.3. Роль нервової системи у регулюванні маммогенезу	21
РОЗДІЛ 3. БУДОВА ТА ФУНКЦІЇ ТКАНИН МОЛОЧНОЇ ЗАЛОЗИ	23
3.1. Залозиста (секреторна, паренхіматозна) тканина	23
3.1.1. Система проток як основа формування залозистої тканини	26
3.2. М'язова (міоепітеліальна і гладенько-м'язова) тканина	27
3.3. Сполучна тканина (строма)	29
3.4. Жирова тканина	30
3.4. Кровоносна, лімфатична і нервова системи	32
РОЗДІЛ 4. БУДОВА І ФУНКЦІЇ СЕКРЕТОРНОЇ КЛІТИНИ МОЛОЧНОЇ ЗАЛОЗИ	36
4.1. Плазматична мембрана	36
4.2. Ендоплазматична сітка	38
4.3. Ядро.....	39
4.4. Мітохондрії (хондріосоми).....	40
4.5. Комплекс Гольджі	41
4.6. Лізосоми і внутрішньоклітинні каналці	42
4.7. Лактогенез і ультраструктура секреторних клітин	43
4.8. Зміни форми клітини у процесі секреції	43
4.9. Типи секреції і секреторний цикл альвеолярного епітелію	45
РОЗДІЛ 5. БІОСИНТЕЗ ОСНОВНИХ КОМПОНЕНТІВ МОЛОКА	49
5.1. Білки молока та їх синтез у молочній залозі	49
5.2. Ліпіди молока та їх синтез у молочній залозі.....	53
5.3. Вуглеводи молока та їх синтез у молочній залозі.....	56
5.4. Вітаміни молока.....	56
5.5. Мінеральні речовини та інші компоненти молока.....	60
РОЗДІЛ 6. РЕГУЛЮВАННЯ СЕКРЕЦІЇ МОЛОКА	62
6.1. Аферентна та еферентна імпульсації як фактор регулювання секреції молока	65

6.2. Гормони та їх роль у регулюванні секреції молока.....	68
6.2.1. Роль гормонів аденогіпофіза.....	68
6.2.2. Роль гормонів підшлункової залози (інсулін).....	72
6.2.3. Роль гормонів щитоподібної залози.....	73
6.2.4. Роль гормонів інших залоз внутрішньої секреції.....	75
РОЗДІЛ 7. РЕГУЛЮВАННЯ ВИВЕДЕННЯ МОЛОКА.....	79
7.1. Рефлекс виведення молока.....	79
7.2. Окситоцин та його роль у регулюванні виведення молока.....	83
7.3. Умовно-рефлекторне регулювання виведення молока.....	84
7.4. Гальмування рефлексу виведення молока.....	85
7.5. Типи нервової діяльності тварин і рефлекс виведення молока.....	87
РОЗДІЛ 8. МОЛОЧНА ЗАЛОЗА ТА ЇЇ ЗВ'ЯЗКИ З ІНШИМИ СИСТЕМАМИ ОРГАНІЗМУ.....	90
8.1. Молочна залоза і травна система.....	90
8.2. Молочна залоза та її зв'язки з серцево-судинною та системою дихання.....	94
8.3. Ендокринна система та її вплив на діяльність молочної залози... ..	97
8.4. Статева система і діяльність молочної залози.....	98
РОЗДІЛ 9. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ РЕГУЛЮВАННЯ ЛАКТАЦІЇ.....	101
9.1. Поняття про лактаційний центр.....	101
9.2. Загальна схема регулювання лактації.....	104
9.3. Функції молочної залози і практика доїння корів.....	110
РОЗДІЛ 10. МОРФОЛОГІЧНІ І ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИМ'Я ТА ЛАКТАЦІЇ У КОБИЛ, КІЗ І ОВЕЦЬ.....	114
РЕЗЮМЕ.....	119
Тестові завдання для контролю знань.....	120
Література.....	131
Предметний покажчик.....	133

ПЕРЕДМОВА

Фізіологія лактації – наука, що вивчає закономірності розвитку молочної залози, її взаємодію з іншими системами організму, утворення молока і його виведення під час ссання чи доїння.

Лактаційна функція притаманна лише одному найбільш досконалому класу хребетних – ссавцям. Її виконавчий орган – молочна залоза продукує складний біологічний секрет – молоко. Основна біологічна роль лактації в еволюційному плані – вигодовування потомства. Молочна залоза і здатність вигодовувати потомство молоком є одним із найпізніших філогенетичних здобутків і являє приклад найважливішого еволюційного стрибка. Вигодовування потомства молоком забезпечує організму новонародженого за найрізноманітніших умов середовища повноцінне харчування. Завдяки цьому організм на ранніх стадіях свого розвитку, тобто в найбільш критичний період життя, знаходиться в умовах, що мало залежать від несприятливих біотичних і абіотичних факторів зовнішнього середовища.

Функція лактації суперечить загальній функції організму – самозбереження, оскільки у період лактації, особливо за підвищення рівня секреції молока, що містить велику кількість поживних речовин, які виносяться з організму, відбувається його виснаження, оскільки включаються потужні нейрогуморальні механізми, котрі, стимулюючи секрецію молока, водночас придушують механізми, що підтримують функцію самозбереження організму. Під час лактації організм тварини перебуває в стані функціонального напруження, тому що підвищується тонус нервової системи, активізується ендокринна система, посилюються вегетативні функції організму.

Початок дослідженням у галузі фізіології лактації було покладено більш ніж 100 років тому. Особливої уваги викликало питання регулювання секреції і виведення молока.

Порівняльне вивчення молочної залози в аспекті історичного розвитку функції має вирішальне значення для розуміння еволюції органа, оскільки молочна залоза, як система клітин і тканин, що виконують специфічну функцію, проявляє спільність основних принципів організації і функціональних проявів для усіх ссавців. Тобто вона є органом з досить високовираженою еволюційною варіабельністю форми і функції.

РОЗДІЛ 1

ПОХОДЖЕННЯ І ТИПИ МОЛОЧНИХ ЗАЛОЗ ССАВЦІВ

1.1. Походження молочних залоз

Однією з морфологічних ознак ссавців є наявність великої кількості шкірних залоз. Це залози зовнішньої секреції, які за будовою можуть бути трубчастими, альвеолярними або змішаними. За будовою вони складаються із секреторного (кінцевого), де виробляється секрет і вивідного (протокового) відділу та можуть бути як простими, так і складними (розгалуженими). Основними типами шкірних залоз є:

а) потові – мають вигляд довгої трубки, стінка якої складається з одношарового епітелію, сліпий кінець скручений у клубочок або мішкоподібний. Вони відкриваються або на поверхні шкіри або у волосяну сумку. Основна їх функція – терморегуляція і підтримування постійної температури тіла.

б) сальні – за типом альвеолярні (гроноподібні), завжди зв'язані з волосяною сумкою

є куди і виділяють свій секрет. Стінки вистелені багатошаровим епітелієм. Секрет сальних залоз захищає шкіру від висихання, пошкодження і змащує волосяний покрив і шкіру.

в) пахучі – змінені потові і сальні залози або їх комбінація. Розміщуються, як правило, компактно в певних місцях. Досить часто це анальні, мускусні, хвостові тощо. Функціональне призначення різне: захист від ворогів, розпізнавання особин свого виду і т. інші. Досить часто пов'язані із статевою активністю тварин.

г) молочні залози – це також шкірні залози. Їх мають усі представники ссавців без винятку. У різних видів вони суттєво відрізняються формою, розміщенням, інтенсивністю процесу секреції і низкою інших відмінностей. Так, порівнюючи нижчих ссавців з плацентарними, зазначають особливо багато відмінностей. У клоачних, наприклад, відсутні дійки, а трубчаті молочні залози (в кількості 100-200) відкриваються кожна самостійно на залозистому полі черева в основі особливих «молочних волосин».

Альвеоли молочних залоз у ссавців схожі за будовою з альвеолами інших секреторних органів різниця лише в тому, що тут представлений лише один тип секреторних клітин. Ссавці відрізняються також кількістю молочних залоз і типом дійок, які у клоачних і сумчастих – еверсивного, а в плацентарних – поліферативного типу.

Отже, у ссавців у процесі еволюції виникло багато шкірних залоз, які різняться за формою, будовою, характером і типом секреції. Але у хребетних функція шкіри зазнає суттєвих змін. Так, функція

всмоктування і частково віддавання води і інших елементів, що в ній розчинені, у процесі еволюції редукується, а функція виділення продуктів кінцевого обміну набуває подальшого розвитку, що особливо чітко простежується у ссавців.

Питання походження молочних залоз й донині є дискусійним. На думку одних дослідників молочні залози мають **монофілетичне** походження оскільки за своєю структурою і функцією нагадують потові залози. Тобто вони утворилися за рахунок зміни функції потових залоз.

Інші вважають, що вони мають **дифілітичне** походження, оскільки за своєю структурою і функцією нагадують потові або сальні залози. Тобто, на їх думку, вони утворилися за рахунок зміни функції потових і сальних залоз.

Інші висловлюються за **поліфілетичне** походження, тобто за рахунок потових, сальних та інших шкірних залоз.

Проте нині ці ідеї про походження молочних залоз більшістю сучасних дослідників не підтримуються. Не зважаючи на те, що між молочними і потовими та сальними залозами є деяка подібність у будові і функції, стверджувати на цій основі про походження молочних залоз від потових і сальних неправомірно. Подібні твердження непереконливі ще й тому, що у плацентарних ссавців у ембріогенезі молочна лінія і закладання молочних залоз відбувається раніше, ніж розвиваються зачатки потових і сальних залоз. Тому навряд чи можливо розглядати потові чи сальні залози як основу для розвитку молочних залоз. На основі сучасних еволюційних поглядів природно стверджувати, що потові й сальні залози ніяким чином не могли бути вихідною структурою для утворення молочних залоз.

Вперше думку про те, що молочні залози розвинулися de novo за рахунок ектодерми і нижче розміщеної мезенхіми, було висловлене Rein G., (1882). Дійсно, важко уявити, щоб у предків ссавців (звіроподібних рептилій), які розмножувалися шляхом відкладання яєць, якісь шкірні залози виконували функцію подібну до функції молочної залози сучасних ссавців. Але можливо припустити, що з розвитком материнського інстинкту і турботи про потомство відповідні залозисті утворення шкіри звіроподібних рептилій могли поступово взяти на себе функцію забезпечення поживними речовинами новонароджене потомство. Напевно, що якісний склад секрету цих утворень суттєво відрізнявся від молока сучасних ссавців.

Отже, розвиток молочних й інших шкірних залоз міг відбуватися двома шляхами. **Перший** – усі шкірні залози ссавців розпочали свій розвиток від однієї групи неспеціалізованих шкірних залоз і в подальшому внаслідок диференціації і спеціалізації зазнали сильних морфофункціональних змін. **Другий** – першоджерелом для розвитку різних шкірних залоз могли бути не схожі за своєю природою шкірні

залози. Безумовно одне – молочні залози є одним із пізніх філогенетичних утворень і походять від примітивних **неспціалізованих** шкірних залоз широко представлених у предків ссавців. Їх формування у філогенезі відбувалося шляхом концентрації окремих трубчатих залозок в єдиний трубчато-альвеолярний орган. Розвиток інших шкірних залоз міг відбуватися таким самим чином, а на пізніших етапах філогенезу відбулася подальша спеціалізація залозистих органів з пристосуванням виділяти свій специфічний секрет.

Напевно, що спочатку виникли примітивні, неспеціалізовані шкірні залози, які не володіли усіма специфічними особливостями молочних залоз. Лише з часом, як результат тривалої еволюції і природного відбору вони перетворилися в системи більш високого порядку, характерного для сучасних форм. І безумовно **з'явилися** молочні залози у той період еволюції ссавців, коли зросла турбота батьків за нащадків (порівняно з звіроподібними рептиліями), як засіб збереження і підтримання життя виду. Враховуючи те, що в ембріогенезі закладання молочних залоз у плацентарних відбувається раніше, ніж потових і сальних, можна припустити, що для виживання і процвітання виду біологічне значення молочних залоз має бути вищим ніж потових і сальних. Наявність молочних залоз гарантувала нормальний розвиток потомства у найбільш критичний період його життя. Все це дозволяє вважати, що молочні залози у філогенезі утворилися раніше потових і сальних, а тим більше ніяким чином спеціалізовані потові (сальні) залози не могли дати початок молочним. Концентрація окремих залоз в орган з утворення молока є яскравим прикладом інтенсифікації функцій (Северцов А.Н., 1939).

У процесі еволюції проявляється тенденція до зменшення кількості молочних залоз (паралельно із зниженням плодючості), що очевидно можна пояснити «прагненням природного відбору постійно дотримуватися економії відносно усіх частин організації» (Дарвін Ч., 1859).

Які ж матеріальні основи походження молочних залоз? Матеріальними основами походження молочних залоз є:

а) утворення молочних залоз ссавців із шкірних залоз звіроподібних рептилій розпочалося із розширення їх функцій, тобто з'явилися додаткові функції не властиві їм (вигодовування дітей);

б) розширення функцій призвело у філогенезі до зміни функцій, оскільки зміна функцій відбувається на основі попереднього розширення функцій, тобто у процесі еволюції мультифункціональні шкірні залози змінили свою початкову функцію і повністю переключилися на секрецію продукту харчування для новонароджених.

Як стверджує І.І. Шмальгаузен (1969), еволюція органів завжди супроводжується зміною їх функції і, як правило, на початку розвитку функція органа виявляється більш простою або зовсім іншою.

Безумовно, що подібні морфофізіологічні перетворення секреторного органа в процесі еволюції були можливі лише на основі мінливості, яка є невід'ємною властивістю усіх організмів. Тобто основою змін, що відбулися під час утворення молочних залоз у ссавців є: мінливість (мутації, модифікації і комбінації) і відбір (природний або штучний).

1.2. Кількість молочних залоз

Молочні залози у більшості видів ссавців суттєво відрізняються як за кількістю залозистих груп, а відповідно і дійок, так і характером їх розміщення. Кількість дійок коливається від 2 до 22-27, а їх розміщення може не мати суворої локалізації і бути непарним. Дійки є як у самок, так і у самців (рідко відсутні). У процесі еволюції відбувається впорядкування розміщення органа, зменшення кількості молочних залоз та їх прогресивне гістологічне і функціональне диференціювання (олігомеризація).

Характер розміщення, кількість дійок і деякі особливості в їх будові у різних груп сучасних плацентарних можуть змінюватися в досить широких межах. У одних груп тварин молочні залози розміщуються групами у два ряди справа і зліва від середньої лінії черева (симетрія живих форм), у інших – зосереджуються в паховій або грудній його ділянці.

Кількість вивідних протоків у дійках різна. Наприклад, у свині – 2-3 вивідних протоки в кожному соску, водночас у собаки від 6 до 12. У процесі еволюції у багатьох видів відбувається концентрація окремих залоз у компактне вим'я з невеликою кількістю дійок (2-4) і 1-2 дійковими каналами та цистернами. Так, вим'я корови, кобили, вівці, кози складається з правої і лівої половин, кожна має по одній дійці. Крім того, кожна половина вим'я корови поділяються на передню і задню частки. У корів можуть бути 2-4 додаткові дійки, деякі з них можуть функціонувати. Вим'я кобили має по 2 дійкових канали і дві цистерни у кожній половині, водночас у вівці і кози – по одному каналу і цистерні.

Отже, як стверджує А.Н. Северцов (1934), концентрація анатомічних утворень є потужним явищем у розвитку органа, яке призводить до підвищення інтенсивності, різноманітності і складності їх функції. Звідси випливає, що концентрація молочних залоз і їх проток у корови, кобили, вівці, кози і деяких інших тварин є не лише ускладненням їх анатомічної будови, але й функції. Проте у природних умовах процеси ускладнення і удосконалення молочної залози відбуваються дуже повільно. А тому безумовно, що вим'я корови, яке досягло значно кращого розвитку, ніж у інших тварин є результатом діяльності людини. Тобто у цьому випадку можна говорити про свідоме управління процесом еволюції.

Відомо, що закладка молочних залоз в усіх ссавців розпочинається з молочної лінії на ранніх етапах ембріогенезу і проходить одні і ті самі етапи. Потім у процесі подальшого розвитку ембріона відбуваються зміни в розвитку молочних залоз, що називається **філембріогенезом**. Прикладом цього є суттєве зменшення кількості молочних залоз на різних стадіях онтогенезу проти того, що закладалося спочатку. Сьогодні, не зважаючи на різноманіття форм молочних залоз, усі вони мають єдиний план будови і загальні для усіх (особливо плацентарних) закономірності функціонування.

Кількість дійок прямо залежить від плодючості виду і деякою мірою відповідає кількості одночасно народжуваного потомства. Мінімальна кількість дійок (дві) характерна для малоплідних видів, які народжують, як правило, одного, рідко двох потомків. Максимальну кількість дійок спостерігаємо у багатоплідних тварин, які народжують за один раз більше десяти потомків. Як правило, для ссавців характерно, що на одну пару молочних залоз зазвичай припадає одна дитина, хоча бувають і винятки. Якими шляхами відбувалося зменшення молочних залоз, а відповідно і дійок, сьогодні сказати важко. Проте можна припустити два можливих шляхи зниження кількості дійок в міру зменшення потомства:

а) інволюція частини молочних залоз і дійок через відсутність подразнень ссанням;

б) об'єднання сусідніх молочних залоз вивідними протоками в одну дійку. Наприклад, коза і кобила мають по дві дійки, але у кобили на одну дійку припадає дві молочні залози із самостійними вивідними протоками.

1.3. Локалізація молочних залоз, додаткові залози і дійки

Незважаючи на те, що на ранніх стадіях ембріогенезу у плацентарних закладка молочних залоз у вигляді молочної лінії відбувається від передніх до задніх кінцівок. У подальшому в різних видів можуть розвиватися лише окремі ділянки цієї лінії. Так, наприклад, у жуйних розвивається лише задній відділ молочних ліній у зв'язку із чим молочні залози розміщуються в каудальній частині тіла, між стегнами. У окремих випадках розміщення молочних залоз можна пояснити біологічними особливостями виду (примати лазять на деревах – на грудях, копитні бігають – у здухвинній області).

За місцем розміщення молочні залози (дійки) розділяють на: грудні (**пекторальні**), черевні (**абдомінальні**) і здухвинні (**пахові, інгвінальні**).

Молочні залози на стадії раннього ембріогенезу закладаються як у самок, так і у самців. У дорослих особин самців вони не функціонують і залишаються недорозвиненими, що сьогодні трактують дією статевих

гормонів на пізніших етапах розвитку організму. Проте слід відзначити, що, незважаючи на недорозвиненість молочних залоз самців у більшості ссавців, у багатьох із них на певних етапах онтогенезу (особливо за умов експерименту) чоловічі молочні залози можуть проявляти ознаки активного росту і навіть секреції. Це пояснюється тим, що зачатки молочних залоз самців і самок **еквіпотентні**, оскільки в ембріогенезі формуванню молочних залоз обох статей сприяють статеві гормони матері. У новонароджених молочні залози обох статей функціонують (близько тижня) однаково як результат можливо отримувати із них секрет, так зване «відьмине молоко».

Для кожного виду ссавців характерна певна кількість молочних залоз, але є відхилення у той чи інший бік. Найчастіше у них зустрічаються додаткові молочні залози і дійки. У плацентарних особливо часто відхилення від норми спостерігаємо у тварин з множинним типом молочних залоз. Наприклад, значними відхиленнями в кількості молочних залоз характеризуються свині, в яких кількість сосків може коливатися від 8 до 18.

Якщо додаткові молочні залози не мають залозистої тканини і дійкових каналів, то таке явище має назву – **гіпертелії (політелії)**, якщо ж указані структури є – **гіпермастії (полімастії)**. Поширення цього явища у різних порід великої рогатої худоби виражена різною мірою і коливається від 19,5 до 38-44 %, хоча, як правило, вони не мають вивідних протоків. Наявність додаткових дійок не є ознакою високої молочної продуктивності. У бугаїв гіпертелія зустрічається рідше (до 15% випадків). У корів додаткові молочні залози розміщуються найчастіше ззаду нормальних, а у кіз – спереду. У свиней додаткові молочні залози і соски розміщуються між 3 і 4 парами нормальних.

Таким чином можна стверджувати, наявність додаткових молочних залоз і дійок вказує на те, що у мобілізаційному резерві мінливості видів, у еволюційній видовій „пам’яті” до цього часу збереглися можливості розвитку шляхами, які відрізняються від сучасних. За певних умов ці шляхи розвитку, характерні для далеких предкових форм і нібито відкинуті у ході еволюції, можуть бути знову реалізовані.

1.4. Еволюційні перетворення молочної залози у процесі доместикиції

Еволюційні зміни організму і окремих його органів слід розглядати з двох позицій:

- мінливості тварин у процесі історичного розвитку (філогенезу);
- спрямованої мінливості у процесі доместикиції (одомашнення).

Ефективні і швидкі зміни органів ссавців за одомашнення відбуваються як результат спрямованої селекції і штучного добору. Цей

факт стає особливо очевидним під час аналізу розвитку молочного скотарства, пов'язаного з прогресивними змінами форми і функції молочної залози.

Приручення великої рогатої худоби розпочате 8-12 тис. років, тому спочатку було не для одержання молока. Відомо, наприклад, що у стародавньому Єгипті молоко спочатку не використовувалося для харчування, а лише як принесення жертви. Це саме спостерігаємо і в стародавній Греції. І нині деякі африканські племена не використовують велику рогату худобу для одержання молока. Отже, на ранніх етапах одомашнювання вим'я великої рогатої худоби не привертало увагу людини, оскільки, напевно не відрізнялося за своїм розвитком від подібного в інших ссавців. У зв'язку із цим можна думати, що найсуттєвіші зміни будови молочної залози відбулися значно пізніше, і особливо напевно, в останні 3–4 століття.

Збільшення молочної продуктивності у процесі одомашнювання відбувалося за рахунок підвищення щоденного надою і збільшення лактаційного періоду, який в одомашненої худоби значно довший часу необхідного для вигодовування потомства. Так, якщо дикі корови давали 300-400 л молока (лише для вигодовування теляти), то примітивні домашні корови – 500-600 л, а сучасні майже 35 тис. літрів (корова голштинської породи Хартъє-Мейер 9792 за 365 днів лактації виробила 34533 кг молока із умістом 3,2 % жиру та 2,9 % білка, вищий добовий надій становить 125,9 кг за середньодобового за лактацію – 94,9 кг). При цьому маса вим'я малокультурних порід не перевищувала 1 кг, а культурних 10-25 кг, за обхвату вим'я – 1,5-2 м, та глибини – до 0,75 м.

Які ж фактори сприяли таким суттєвим змінам молочної залози великої рогатої худоби за порівняно короткий період domestикації?

Не відкидаючи ролі «тренування органів» слід зазначити, що велике значення при цьому відіграли індивідуальна мінливість і добір. Навіть незначні зміни умов існування, в яких перебуває тварина упродовж декількох поколінь, слугують важливою причиною індивідуальної мінливості. Весь досвід зоотехнічної роботи із створення високопродуктивних порід великої рогатої худоби свідчить, що це можливо виконати лише за умов правильної годівлі, догляду та утримання.

Отже, створення оптимальних умов годівлі, утримання і експлуатації відкривають широкі можливості в управлінні лактаційною функцією і молочною продуктивністю. Так, за повноцінної годівлі корів-матерів 93 % їх дочок виростають у високопродуктивних корів, а за неповноцінної – 42 % теличок виростають у малопродуктивних корів.

Таким чином, умови життя тварин, абіотичні і біотичні фактори зовнішнього середовища у поєднанні з штучним доббором і підбором є головними умовами у розвитку і зростанні продуктивності.

Історичні дані свідчать, що зміни молочної залози і зростання молочної продуктивності домашніх тварин було досягнуто лише дякуючи спрямованій дії на цей орган людини, як шляхом зміни умов середовища (утримання, поліпшена годівля, тренування, інтенсивне доїння), так і застосуванням методів штучного добору і спрямованої селекції. Молочна залоза корови досягла як результат цього не лише високого ступеня розвитку порівняно з іншими тваринами, але й набула високої здатності виробляти такий специфічний білок як **казеїн**.

Якщо простежити ступінь впливу людини на молочну залозу у сучасних видів сільськогосподарських тварин, то неважко переконатися, що в тих випадках, коли розвиткові молочної продуктивності того чи іншого виду тварин не надавалося, суттєвих змін, перетворення молочної залози не відбувалося. Так, наприклад, буйволиці у процесі одомашнення як молочні тварини, використовувалися мало, не застосовувалися прогресивні методи їх доїння і добору за молочною продуктивністю. Це призвело до того, що у буйволиць молочна залоза розвинута досить слабо. При цьому молочна цистерна вим'я і дійки у них, у проміжках між доїннями, не використовуються як резервуар для заповнення молоком, тонус сфінктера дійки вищий, ємкісна система менша, а молочна продуктивність значно нижча, ніж у корів.

У процесі domestикації в дійці корови відбулося підсилення м'язової тканини, суттєве потовщування епідермісу, втрата волосся, потових і сальних залоз, а також кращий розвиток кровоносних судин і нервів. На відміну від інших тварин, у дійках корів знаходяться дуже складні і великі чутливі нервові закінчення схожі з такими в руці людини.

Ємкісна система вим'я корів і кіз (цистерни і протоки) здатні під час заповнення молоком суттєво збільшувати свої розміри за рахунок розслаблення м'язових елементів залози без значного підвищення внутрішньовим'яного тиску та здатна вміщувати у проміжках між доїннями до 18-45 літрів молока.

І навпаки, у овець, кобил, верблюдиць та інших домашніх тварин на відміну від корів і кіз цистернальний відділ залози «не тренований» для розміщення значної кількості молока. У проміжках між доїннями основна маса молока разового надою міститься у них в альвеолярному відділі вим'я. У зв'язку із цим, наприклад, у овець спостерігаємо позитивний зв'язок між величиною внутрішньовим'яного тиску і кількістю накопиченого молока. За практично рівного значення внутрішньовим'яного тиску у овець і кіз величина цистернальної порції молока у овець була втричі з лишком меншою, ніж у кіз. Тобто, на відміну від кіз, цистернальний відділ овець не пристосований до розміщення великих порцій молока у проміжках між доїннями (ссанням). Проте, слід зазначити, що у порід овець, яких доять, спостерігається

більш повна реалізація рефлексу молоковиведення і незначне зростання внутрішньовим'яного тиску за відносно більших обсягів молока у цистерні. Крім того, у кобил, буйволиць і верблюдиць важливу роль у стимулюванні рефлексу виведення молока під час доїння відіграє присутність потомства, що свідчить про значно кращий розвиток інстинкту материнства, ніж у корів.

Все це переконливо свідчить, що у процесі одомашнення під впливом людини секреторна і ємкісна функції вим'я корів, кіз та овець одержали значні зміни у напрямі збільшення ємкісної системи і зростання секреторної функції у період між доїннями.

Отже, еволюція домашніх тварин відбувається відповідно до умов їх існування і контролюється штучним добром. Людина може спрямовано діяти на еволюційний процес і за допомогою спеціальних методів селекції і факторів еволюції (мінливість, успадковуваність та природний і штучний добір) створювати нові форми тварин, змінюючи цим напрями еволюційного процесу.

Доместикаційні ознаки можуть виявлятися вже в ембріогенезі або на ранніх стадіях постнатального онтогенезу. Тому, велика роль у процесах формоутворення молочної залози належить вихованню тварин, а простіше – спрямованому вирощуванню. Засобами виховання виступають умови створювані для тварини людиною (годівля, догляд, тренування і т. ін.). Так, щоб підвищити молочну продуктивність, недостатньо буде із покоління в покоління відбирати найбільш продуктивних тварин. Необхідно ще й вирощувати їх **із покоління в покоління** у таких умовах (вирощування здорового молодняку, раціональна годівля, утримання, масаж молочної залози, роздоювання), які сприяють розвиткові молочної продуктивності.

Сьогодні ступінь розвитку структури і функції вим'я і дійок у різних видів сільськогосподарських тварин відображують ступінь впливу на їх молочну залозу людини багатьох попередніх поколінь та свідчить про високу еволюційну пластичність цього органа.

Запитання для самоконтролю

1. Які шкірні залози мають ссавці?
2. Як розподіляють нині шкірні залози ссавців за походженням?
3. Яке сучасне трактування походження молочних залоз?
4. Які матеріальні основи походження молочних залоз у ссавців?
5. Кількісні зміни молочних залоз ссавців у процесі еволюції.
6. Локалізація молочних залоз у ссавців.
7. Еволюційні зміни молочних залоз домашніх ссавців у процесі доместикації.

РОЗДІЛ 2 РОЗВИТОК МОЛОЧНИХ ЗАЛОЗ

2.1. Загальні закономірності розвитку молочних залоз

Закладка і розвиток молочної залози розпочинається на початкових етапах ембріогенезу. У процесі розвитку та підготовці до секреції в будові і функціях тканин молочної залози відбуваються суттєві зміни. Слід зазначити, що впродовж усього життя організму, розпочинаючи з зародкового періоду, молочна залоза не має морфо-генетичного спокою. У регулюванні розвитку молочної залози важливу роль відіграють нервова система і гормони.

Незважаючи на те, що морфогенез молочної залози (маммогенез) варіює не лише залежно від видової належності тварини, але навіть у межах одного виду, можна виділити певні його етапи, властиві загалом для усіх плацентарних ссавців.

Закладка молочних залоз в усіх ссавців відбувається за загальною схемою:

- спочатку у ембріона по обидва боки на череві у вигляді вузьких довгих смужок потовщеного епітелію закладаються молочні лінії (рис.1);
- молочні лінії поступово стають коротшими, не суцільними і утворюють ряд ектодермальних потовщень або молочних горбочків (бугорків). Їх кількість і розміщення залежить від виду тварини (рис. 1);
- молочні горбочки розвиваються, опускаються у мезенхіму зародка і перетворюються у молочні бруньки (рис. 2) – первинну структуру майбутніх молочних залоз. Мезенхіма, розростаючись, дає початок майбутнім сполучній і жировій тканинам молочної залози. Слід зазначити, що вже на ранній стадії розвитку спостерігаємо різне співвідношення епітеліальної частини зародка і його мезенхіми. Так, у теличок зачатки майбутньої жирової тканини з'являються на другому місяці ембріонального розвитку, коли на інших частинах тіла вона ще відсутня. У бугайців вони з'являються значно пізніше і не досягають такого розвитку, як у теличок.

Спочатку молочні бруньки мають продовгувату форму, потім кулясту і в кінці – конічну. Брунька росте у довжину, при цьому її основа залишається прикріпленою до епідермісу. Дистальна частина проникає у мезенхіму, утворюючи первинний тяж епітеліальних клітин (рис. 3), із якого шляхом поділу і розгалуження на первинні і вторинні відростки формується першооснова протокової системи молочної залози (рис. 4). У середині первинного тяжа утворюється порожнина – майбутня цистерна молочної залози, яка у дорослих тварин досягає різного ступеня розвитку.

Система проток, яка складається з двох шарів кубоподібних клітин, закладається у прилеглій до епідермісу мезенхімі. Дійка (сосок) формується за рахунок розмноження клітин мезенхіми.

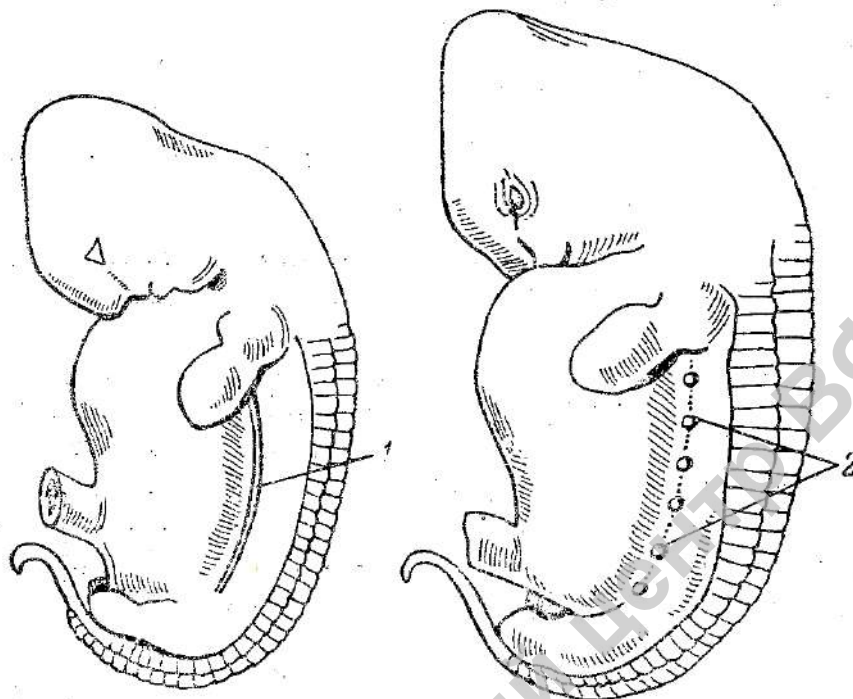


Рис. 1. Початкові стадії розвитку молочних залоз у ембріона
(за Грачев И.И. та Галанцев В.П., 1973).

1 – молочна лінія; 2 – молочні горбочки

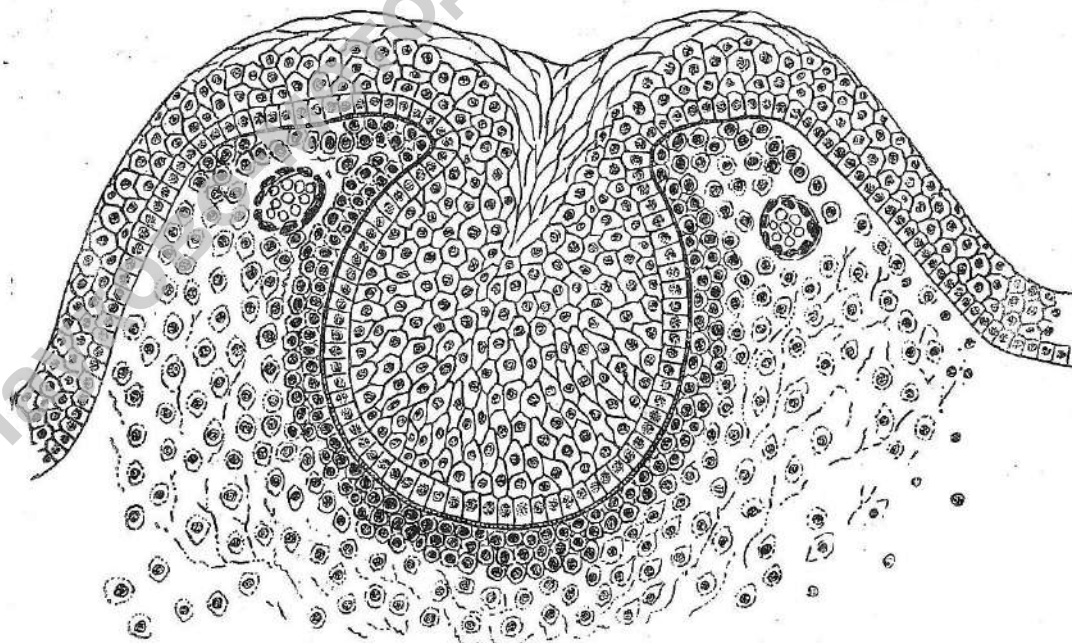


Рис. 2. Молочна брунька – первинна структура майбутньої молочної залози (за Грачев И.И. та Галанцев В.П., 1973)

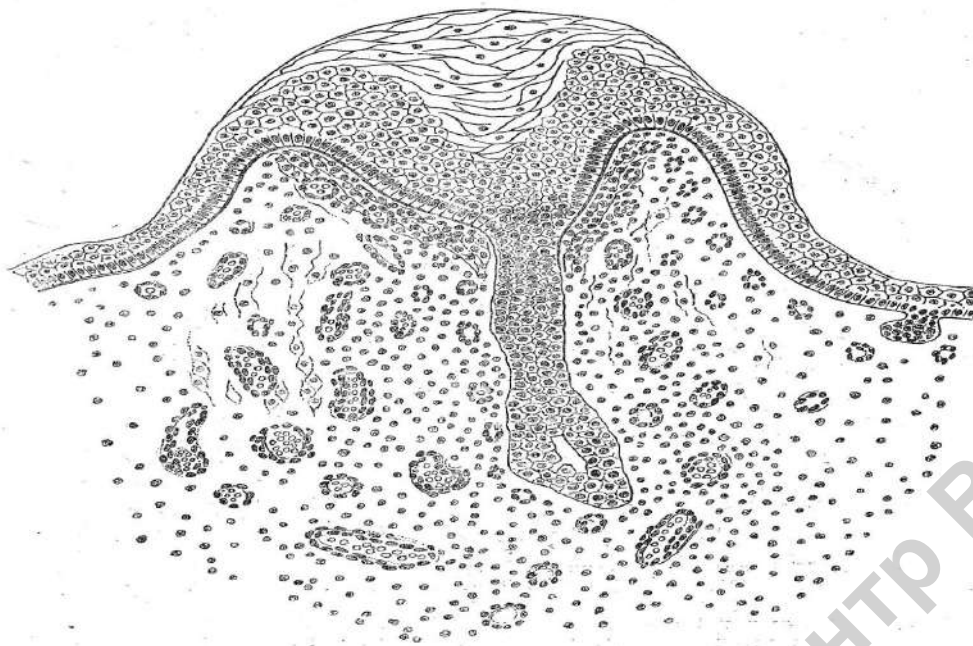


Рис. 3. Розвиток первинного епітеліального тяжа і початок утворення у ньому порожнини (за Грачев І.І. та Галанцев В.П., 1973)

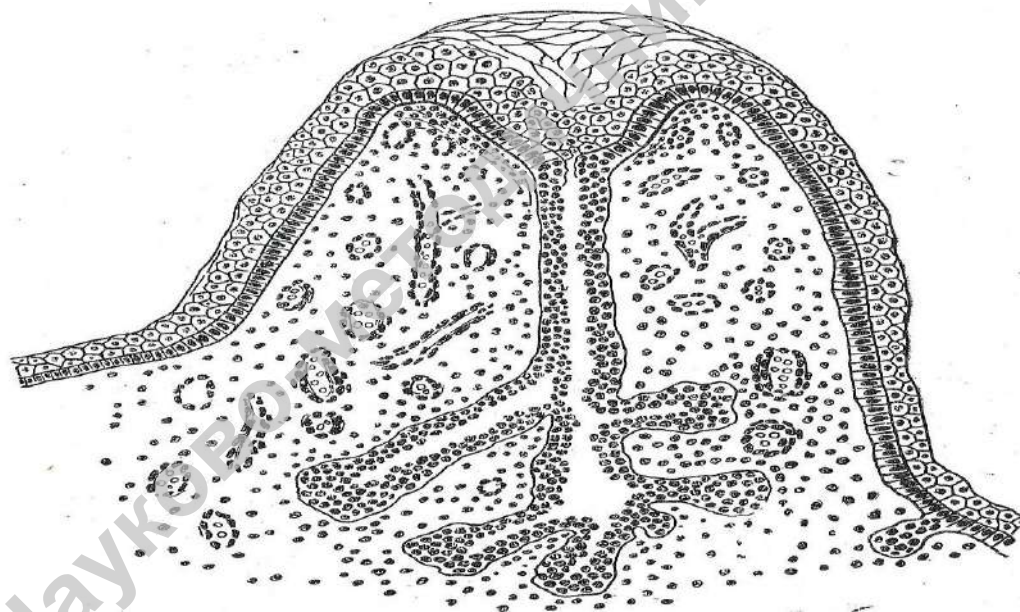


Рис. 4. Утворення первинних і вторинних відростків – першооснови системи проток молочної залози (за Грачев І.І. та Галанцев В.П., 1973)

У процесі росту молочної бруньки (мезодерми) мезенхіма диференціюється на 4 різних шари. Найближчий до молочної бруньки щільний шар мезенхіми пізніше утворює гладеньку мускулатуру дійки. Із

другого шару розвивається строма дійки. Третій шар врешті-решт утворює сполучну тканину часток і часточок, а четвертий – дає початок внутрішньочасточковим перегородкам. Тобто мезенхіма є не лише основою для розвитку опорного апарату молочної залози, але й відіграє важливу роль у диференціації первинної структури молочної залози.

На час народження у більшості видів тварин сформовані дійки, зв'язковий апарат і міжчасточкові перегородки. Основні ж структури паренхіми молочної залози мають рудиментарний характер, а на місці майбутньої паренхіми знаходиться жирова тканина, яка має важливе значення для процесів маммогенезу. Система протоків обмежена вузькою ділянкою, яка примикає до молочної цистерни.

Відразу після народження для молочної залози характерний стан відносного спокою. Інколи, у деяких видів обох статей, спостерігаємо тимчасовий прояв молочної активності, який зовні виражається в припуханні молочних залоз і виділенні із них молозивоподібної рідини («відьмине молоко»). Така секреторна активність може тривати до трьох тижнів і її пов'язують із гормональними змінами у плода наприкінці тільності. Потім залоза повертається до стану спокою, кінцеві пухирці і протоки регресують, а епітелій у протоках знову стає двошаровим.

Від народження і до статевої зрілості розвиток залози характеризується прогресуючим ростом системи проток. Так, у шестимісячному віці у теличок молочна залоза має вже цистерну з невеликою порожниною, в яку відкривається розгалужена система проток. У цей період розміри вим'я суттєво збільшуються в основному за рахунок росту сполучної і жирової тканин. Ріст цих тканин коливається залежно від виду і породи тварин. Так, у новонародженої кози, наприклад, вим'я складається зазвичай із сполучної тканини, що надає йому форму «зрілого» вим'я.

До статевої зрілості молочна залоза росте **ізометрично** (як увесь організм), а після – **алометрично** (швидше). Найінтенсивніший розвиток молочної залози розпочинається перед першою тічкою. У цей період епітелій проток складається з одного шару кубічних клітин у вузьких та із двох – у великих протоках. При цьому клітини верхнього шару мають циліндричну форму. У сполучній тканині все більше і більше з'являється еластичних волокон, а гладенькі м'язові волокна розміщуються поздовжньо та по колу. Розвиток вим'я у період статевої зрілості характеризується ростом строми, утворенням ніжної і добре васкуляризованої тканини навколо проток і їх епітеліальних бруньок. Власне з часу настання статевої зрілості розпочинається справжній розвиток молочної залози, хоча він може розпочатися й раніше. При цьому тимчасова активність розвитку молочних залоз під час кожного статевого циклу не супроводжується повним розвитком органа, оскільки

діяльність жовтого тіла (стимулює ріст альвеол) обмежена. Але навіть і в цей час у окремих альвеолах може відбуватися секреція.

До початку вагітності часточково-альвеолярний маммогенез проявляється досить слабо і у різних видів тварин залежить від тривалості лютеальної фази статевого циклу, оскільки розвиток альвеол стимулюється гормоном жовтого тіла, а ріст проток – естрогенами. І лише під час вагітності система протоків і часточково-альвеолярна система набувають свого максимального розвитку. Так, у кози це відбувається у першій половині або у другій третині кінності, у корови і вівці основний розвиток молочної залози відбувається у першій половині вагітності.

Вим'я нетеля наприкінці п'ятого місяця тільності має цілком сформовану паренхіматозну тканину, а диференціювання міоепітеліальних елементів альвеол і дрібних проток завершується лише до 6-8 міс. тільності. У цей період у паренхімі спостерігаємо найбільшу кількість мітозів. Секреторні явища у клітинах паренхіми молочної залози з'являються задовго до родів і супроводжуються синтезом специфічних компонентів молока.

Після родів, у період інтенсифікації секреторної активності залози (під час лактації), морфологічні зміни у молочній залозі не зупиняються. У цей період можна спостерігати як новоутворення додаткових секреторних елементів, так і інволюцію вже існуючих. Передчасний запуск призводить до швидкої інволюції альвеолярної системи.

Закінчення лактації (припинити доїти, вигодовувати теля) сприяє зворотному розвитку (інволюції) основних структур залози. При цьому альвеоли атрофуються, васкуляризація залози зменшується, жирова тканина розростаючись, заміщує атрофовані альвеоли. Наприкінці фази інволюції кожна залозиста частка скорочується до декількох проток, з'єднаних крихкотілою сполучною тканиною. Проте ніколи залоза повністю не повертається до свого попереднього стану, який був до тільності. У більшості випадків молочна залоза після інволюції розвинута краще, ніж до початку вагітності і дуже рідко часточкова структура зникає повністю. Слід підкреслити, що у випадках коли припинення лактації відбувається на фоні нової тільності, явища інволюції стикаються із зустрічними явищами прогресивного розвитку органа. Стареча інволюція молочних залоз відрізняється від постлактаційної більшою глибиною атрофії проток і альвеол. Крім того, у такому випадку, зазнають редукції і елементи стромы.

Детальні механізми інволюції молочних залоз, на жаль, до кінця не встановлені, але, напевно, як і за маммогенезу, тут велика роль належить нервовим і гормональним стимулам.

2.2. Роль гормонів у регулюванні розвитку молочної залози

Численними дослідженнями встановлено безпосередній вплив на ріст і розвиток молочних залоз гормонів яєчників і аденогіпофіза, а також статевих стероїдів плаценти і речовин подібних до аденогіпофізарних гормонів. Встановлено, що естрогени стимулюють ріст проток молочних залоз, а прогестерон разом з естрогеном відповідають за ріст альвеол. Це положення притаманне для всіх видів ссавців.

За характером реакції нерозвиненої молочної залози на введення **естрогену** лабораторних і сільськогосподарських тварин поділяють умовно на три групи:

- фізіологічні дози естрогену викликають у першу чергу ріст проток, якщо довго і у великих дозах – розвиваються альвеоли (миші, криси, кролики).

- фізіологічні дози забезпечують ріст часток, альвеол і частково проток, але для оптимального розвитку потрібний і прогестерон у відповідному співвідношенні (кози, корови).

- дія естрогену на розвиток молочних залоз малоефективна (собаки).

Установлено, що надходження до організму естрогенів або прогестерону сприяє зростанню кровозабезпечення молочної залози, а спільне введення естрогену і прогестерону або соматотропіну підвищує інтенсивність кровозабезпечення до рівня, який вони мають у другу половину тільності. При цьому також зростає кількість товстих пучків нервових волокон, більшість із яких є м'якотними.

Отже, як сама залозиста паренхіма молочної залози, так і її кровоносні судини і нервові елементи є місцем дії статевих гормонів. При цьому найкращого розвитку паренхіми молочної залози можна досягнути шляхом спільної дії естрогену і прогестерону. Проте їх дія на маммогенез відбувається значною мірою через гіпофіз.

Установлено, що яєчники, так само як і гіпофіз, беруть участь у регулюванні росту і розвитку молочної залози під час регулярних статевих циклів і вагітності, проте вони не відповідають за додатковий ріст залози після родів. Поряд із прямою дією на тканини молочної залози статеві стероїди викликають її ріст також шляхом стимуляції секреції пролактину, а можливо і самотрофного гормону (СТГ) передньою часткою гіпофіза, тобто мають синергичний вплив. Стимуляція секреції пролактину може відбуватися як шляхом прямого впливу на гіпоталамус чи гіпофіз, так і на обидва відділи водночас.

Установлено, що передня доля гіпофіза також виділяє гормони, які діють на молочну залозу як безпосередньо, так і через інші ендокринні залози. Видалення гіпофіза супроводжується, як правило, інволюцією

молочної залози. Установлено, що одні гормони аденогіпофіза, за відсутності статевих гормонів і гормонів наднирників, можуть стимулювати ріст молочної залози (часточково-альвеолярної структури). При цьому гормони аденогіпофіза і статеві гормони мають синергичний вплив на тканини молочної залози. Стосовно СТГ то є свідчення, що він має вплив не лише на ріст і розвиток молочних залоз у дорослих тварин, але й на диференціацію і ембріональний розвиток молочних залоз у плодів.

Поряд із пролактином і СТГ у регулюванні маммогенезу беруть участь аденокортикотрофний (АКТГ), тиреотрофний (ТТГ), лютеонізуючий (ЛГ) та фолікулостимулюючий (ФСГ) гормони. Основний їх вплив на ріст і розвиток молочної залози відбувається через контроль над залозами, які їх виробляють – гіпофіз, щитоподібна, статеві, наднирники.

Відомо, що корою наднирників виробляються статеві гормони – естрогени, андрогени і прогестерон, які впливають на молочну залозу. А тому вона відіграє відповідну роль у регулюванні маммогенезу. Проте, поки що важко сказати чи здатні гормони кори наднирників чинити прямий вплив на молочні залози, чи їх маммогенний ефект пов'язаний з впливом на обмінні процеси, що відбуваються в організмі.

Відносно ролі щитоподібної залози нині теж не має єдиної думки. Проте численними дослідженнями встановлено позитивний вплив тиреоїдних гормонів (тироксину) як на розвиток молочної залози, так і особливо на підвищення секреторної функції. Тироксин у поєднанні з гормонами яєчників може підсилювати ріст проток молочних залоз, а додавання ще й кортизону стимулювало утворення і диференціювання їх бічних бруньок.

Важливе значення для регуляції процесів маммогенезу має підшлункова залоза. Надходження **інсуліну** сприяє росту проток молочних залоз, а також деякому підвищенню їх секреторної активності.

Нині встановлено, що для росту молочних проток і розвитку часточково-альвеолярної структури молочної залози необхідні інсулін, естроген, прогестерон, СТГ і пролактин. Це свідчить про синергізм гормонів аденогіпофіза й інших ендокринних залоз у регулюванні маммогенезу, а також про можливість контролю росту молочної залози, розпочинаючи від стадії проток і закінчуючи стадією повного розвитку.

2.3. Роль нервової системи в регулюванні маммогенезу

На початкових етапах вивчення діяльності молочної залози існувала думка про її незалежне функціонування, зокрема маммогенезу, від центральної нервової системи (ЦНС). Ці твердження ґрунтувалися, як виявилось пізніше, на методичних помилках в експериментальних дослідженнях.

Сучасними дослідженнями встановлено, що денервація молочної залози у статеві незрілих тварин, коли вона ще повністю не розвинута, робить значно більший вплив на її подальший розвиток, ніж у вагітних, а особливо лактуючих самок. Зденерована залоза до початку вагітності не лише відстає у рості, але й має багато проток з нерозвинутими кінцевими бруньками та альвеол, що не мають просвітів, форма протоків часто неправильна, а строма переважає над паренхімою. Ці явища тісно пов'язані з порушеннями нервових зв'язків у молочній залозі, що розвивається.

Отже, нині можна стверджувати, що для онтогенетично незрілої молочної залози **нервовий контроль** має першочергове значення і гормональний вплив на орган замінити його не може. Денервація органа у тварини, що досягла статевої зрілості не викликає значних порушень маммогенезу лише тому, що у цей період ріст і розвиток залози наближається до закінчення, а функціональна діяльність може досить добре забезпечуватися гормональними факторами. При цьому гормони виступають як кінцева еферентна ланка, повністю підпорядкована нервовому контролю. На ранніх етапах розвитку молочної залози, напевне, слабо реагує на специфічні гормональні впливи. Невиключено, що різна реактивність залози на дію маммогенних гормонів залежить від ступеня зрілості окремих тканин молочної залози під час її розвитку.

Запитання для самоконтролю

1. Викладіть загальну схему закладки молочних залоз ссавців.
2. Як росте молочна залоза у різні періоди онтогенезу?
3. Які гормони впливають на ріст і розвиток проток молочної залози?
4. Які гормони впливають на ріст і розвиток альвеол молочної залози?
5. Що таке синергичний вплив гормонів на ріст і розвиток молочної залози?
6. Яка роль нервової системи у регулюванні маммогенезу?

РОЗДІЛ 3

БУДОВА ТА ФУНКЦІЇ ТКАНИН МОЛОЧНОЇ ЗАЛОЗИ

Молочна залоза – це складно організований орган, що складається з цілої низки тканин, серед яких виділяють: залозисту (секреторну, паренхіматозну), яка тісно пов'язана з системою проток; м'язову (міоепітеліальну і гладенько-м'язову); сполучну (строму); жирову та кровоносні і лімфатичні судини та нерви з їх закінченнями (рис. 5).

3.1. Залозиста (секреторна, паренхіматозна) тканина

Залозиста тканина – має вигляд гроноподібної пористої маси, яка складається із залозистих трубок з альвеолярними пухирцями. Її клітини виконують біосинтез основних компонентів молока і мають різну форму залежно від функціонального стану органа і місця їх локалізації. Так, у період наповнення секретом вони мають кубічну форму, а після виведення стають плоскими.

Секреторні клітини об'єднуються у молочні альвеоли – невеликі пухирці або мішечки, стінка яких вистелена одним шаром залозистих клітин, вільні кінці яких відкриваються у альвеолярну порожнину (рис. 6). Діаметр альвеол, навіть в одній і тій самій часточці, може коливатися у значних межах. Середній же діаметр становить – 0,1-0,3 мм. У кожній альвеолі, залежно від її розміру, знаходиться від 91 (великі) до 18 (дрібні) секреторних клітин. Залежно від рівня секреторної діяльності їх висота сягає 2,7-16,2 мк. У деяких видів (буйволиці) кількість секреторних клітин у великих альвеолах може досягати 200-370. Форма альвеол може бути різною – від кулеподібної до гілкоподібно розміщених трубок і значною мірою зумовлюється видом та породою тварин, періодом лактації, віком і низкою інших факторів.

Між собою альвеоли розділені сполучною тканиною (**інтерстицією**) і кожна оточена густою сіткою міоепітеліальних клітин, які мають здатність скорочуватися і регулювати її діаметр. На сліпому кінці вона заокруглюється, а з протилежного боку звужується і переходить у тонкий вивідний проток. Сполучнотканинна оболонка, або базальна мембрана альвеол, має товщину 600-650 Å і без різкої межі переходить у міжчасточкову інтерстиціальну сполучну тканину.

Отже, альвеоли, які разом утворюють часточково-альвеолярну систему складаються із шару секреторних клітин, базальної мембрани, шару міоепітеліальних клітин та кровоносних і лімфатичних судин.

Альвеоли об'єднуються в окремі групи – часточки кожна із яких має загальний вивідний проток (рис. 6, 7). Установлено, що довжина кожної часточки під час лактації становить 1,5 мм, ширина – 1 мм, висота – 0,5 мм, а об'єм – 0,7-0,8 мм³. У кожній часточці нараховують – 150-200 альвеол.

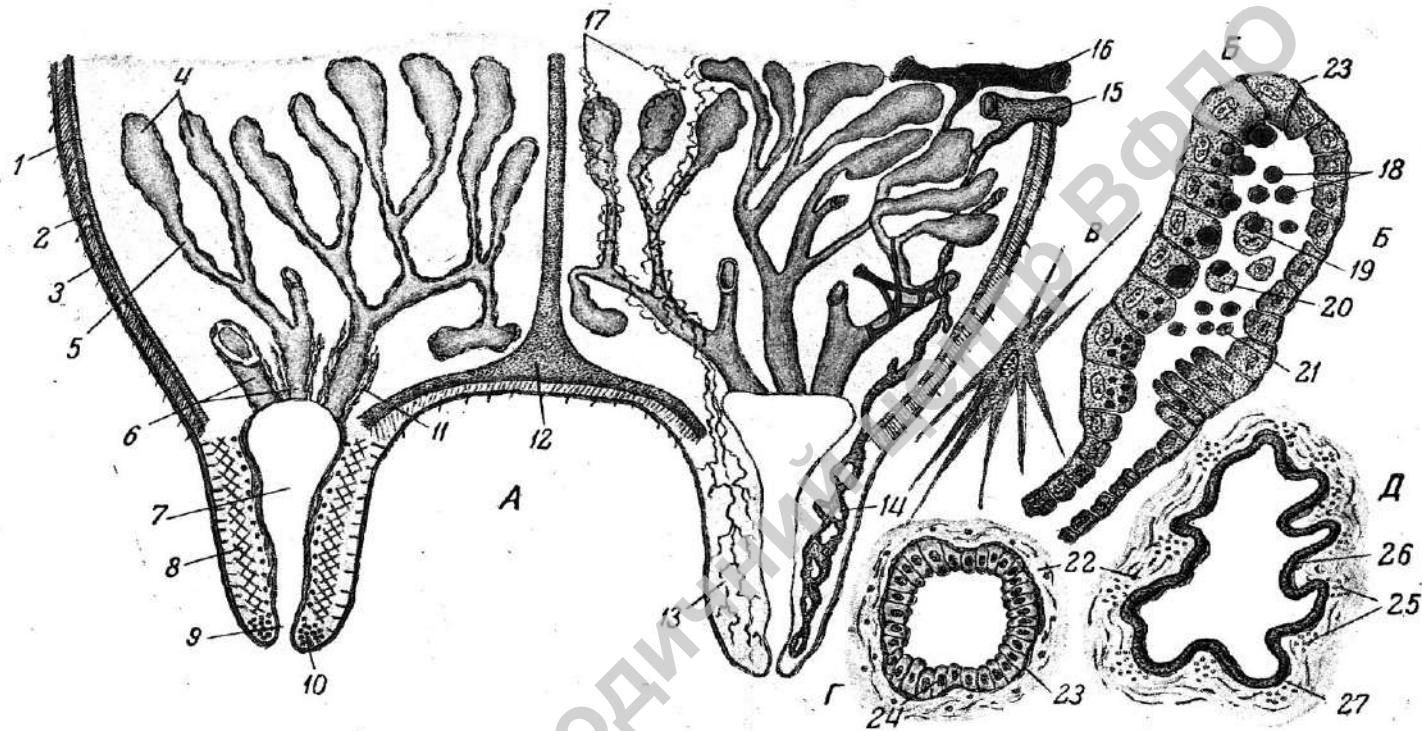
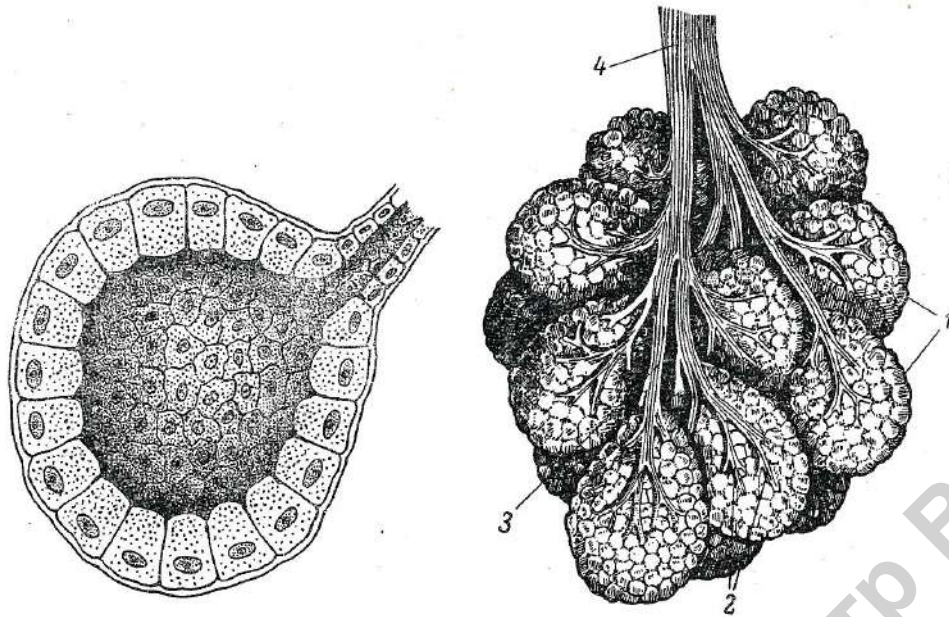


Рис. 5. Схема будови вим'я корови (за Немилов А.В., 1934).

А – поперечний розріз вим'я через передні дійки. **Б** – поперечний розріз трубчастої альвеоли (сильне збільшення). **В** – міоепітелій за сильного збільшення. **Г** – вивідна протока середнього діаметру (сильне збільшення). **Д** – крупна вивідна протока (мале збільшення). 1– глибока фасція вим'я; 2 – поверхнева фасція вим'я; 3 – шкіра; 4 – кінцеві відділи залоз; 5 – дрібні вивідні протоки; 6 – крупні вивідні протоки; 7 – молочна цистерна; 8 – гладенькі м'язи дійки; 9 – канал дійки; 10 – кільцевий шар гладеньких м'язів навколо каналу дійки; 11 – пучки гладеньких м'язів, які супроводжують великі вивідні протоки; 12 – підвішувальна зв'язка вим'я; 13 – кінцеві розгалуження нервів у дійці; 14 – венозні сплетіння дійки; 15 – вена; 16 – артерія; 17 – нерви; 18 – жирові кульки; 19 – протоплазматичні кульки; 20 – ковпачки; 21 – вільні ядра; 22 – сполучна тканина; 23 – шар міоепітелію; 24 – епітелій вивідної протоки; 25 – пучки гладеньких м'язів, які супроводжують великі вивідні протоки; 26 – міоепітелій; 27 – двошаровий епітелій великого вивідної протоки.



**Рис. 6. Будова альвеоли і частки молочної залози (бачимо зовнішню мембрану альвеоли і один шар залозистих клітин)
(за Грачев И.И. та Галанцев В.П., 1973).**

1 – часточки залози; 2 – внутрішньочасточкові протоки; 3 – міжчасточкові протоки; 4 – вивідна протока часточки

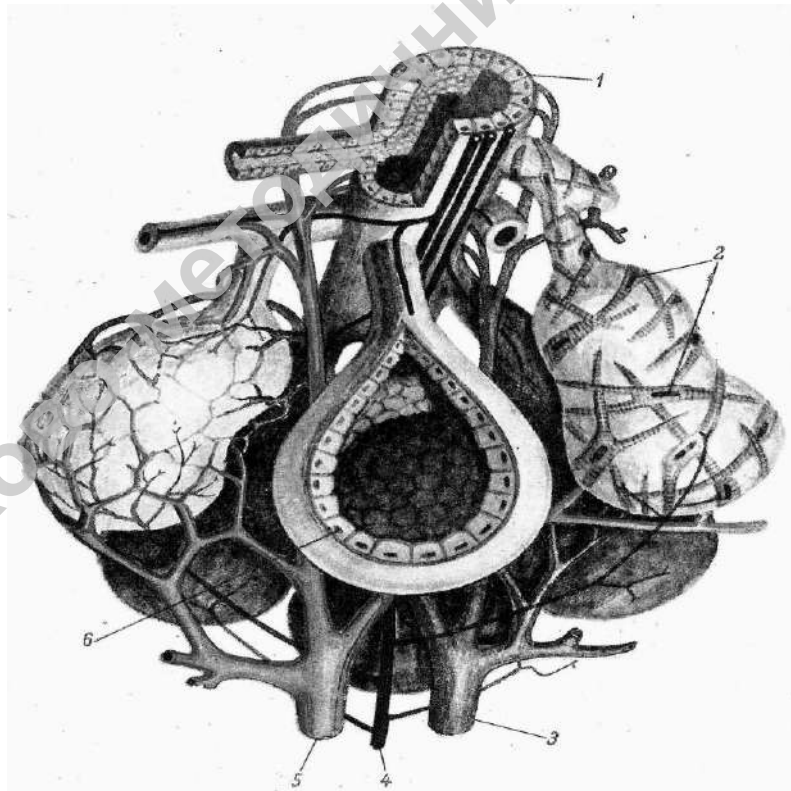


Рис. 7. Будова молочної часточки (за Грачев И.И. та Галанцев В.П., 1973):

1 – вивідна протока; 2 – міоепітеліальні клітини на альвеолі; 3 – вени;
4 – нерви; 5 – артерія; 6 – альвеола на розрізі

Часточки об'єднуються у більші утворення – частки, які мають свої більш широкі вивідні протоки. Діаметр часток, як правило, сягає 5-17 мм. На кожен дійку припадає у середньому від 5 до 20 окремих часток. У процесі інволюції розміри альвеол і часток поступово зменшуються, а секреторні клітини – дегенерують.

3.1.1. Система проток як основа формування залозистої тканини

Поряд із альвеолами до складу залозистої (паренхіматозної) тканини входить і система проток. Тонкі вивідні протоки, які розпочинаються від альвеол, спочатку мають майже таку будову, як і стінки альвеол і вистелені одношаровим епітелієм. Проте цей епітелій найчастіше досить плоский і може виробляти секрет лише у періоди найвищої активності молочної залози. Як і альвеоли, ці протоки оточені міоепітеліальними клітинами. Система проток розпочинається **тонкими трубочками альвеол**, які поступово об'єднуються у **внутрішньочасточкові протоки** округлого діаметра. Останні поступово перетворюються у **міжчасточкові протоки**, які більші за розмірами, і їх стінки, як правило, вистелені вже двошаровим циліндричним епітелієм (рис. 5). Їх просвіт має дещо неправильну форму. Міжчасточкові протоки, об'єднуючись, утворюють **внутрішньочасточкові протоки**, які, виходячи за межі частки, стають **міжчастковими протоками**. Останні, зливаючись, утворюють систему великих **збірних проток** з великим просвітом (діаметр 5-17 мм). Із них секрет надходить у спеціальні розширення – **молочні цистерни** (для тих видів, у яких вони є), а потім у **порожнину дійки**. Епітеліальний шар слизової крупних молочних проток укривий гладенькими м'язовими волокнами, які розміщуються циркулярно і впродовж проток, інколи утворюючи потовщення у вигляді сфінктерів, котрі реагують на стимули еферентних нервів молочної залози.

Секрет, що утворюється в альвеолах, системою проток надходить до молочної цистерни – резервуара, який за своєю будовою можна умовно поділити на **цистернальний відділ залози** і **цистерну дійки**. Тобто, молочна цистерна являє собою особливу порожнину в яку відкриваються великі молочні протоки, утворюючи разом з цистерною **ємкісну систему** залози. Що менший об'єм ємкісної системи, то частіше, для підтримання оптимальної секреції, потрібно виводити секрет, що накопичується. Проте її не можна розглядати лише як резервуар для тимчасового зберігання секрету. Вона, без сумніву, є важливою у функціональному аспекті частиною органа де відбуваються різноманітні фізіологічні і біохімічні процеси, які мають величезний вплив на секреторну діяльність залози і хімічний склад секрету (молока).

Не всі види ссавців мають добре розвинену цистерну, а в деяких вона відсутня зовсім. Найбільш розвинена цистерна у корів і кіз. У кобил на одну дійку припадає дві цистерни, а у деяких видів навіть більше. Круговою, сфінктероподібною складкою, яка найкраще розвинена у корів, порожнина молочної цистерни, на рівні основи дійки, поділяється на верхній залозистий і нижній – дійковий відділи. Вказане м'язове утворення інколи називають **внутрішнім сфінктером дійки**.

Порожнина цистерни вистелена двошаровим циліндричним епітелієм і має складчасту будову стінок добре пронизану кровоносними і лімфатичними судинами та нервовими закінченнями. У деяких видів (корова, коза тощо) в міру утворення секрету відбувається періодичне виведення (скидання) у нижні відділи ємкісної системи вим'я, які у цьому випадку виконують функцію резервуара.

Слизова оболонка дійкового каналу вкрита плоским багатошаровим епітелієм. Гладенькі м'язові волокна у стінці дійки розташовуються пучками у повздовжньому, циркулярному, радіальному і змішаному напрямках, між якими знаходяться велика кількість сполучної тканини багатой еластичними волокнами.

Розміри і форма дійок залежать від видової належності і індивідуальних особливостей. На дійці розрізняють основу, тіло і вершину на якій відкриваються вивідні канали. У більшості тварин, як правило, на кожну функціонуючу дійку припадає один, два, рідше три-чотири вивідних дійкових канали, проте у окремих видів може сягати до десяти. Сфінктер дійкового каналу у проміжках між ссанням чи доїнням закритий, що не дозволяє секрету самовільно витікати із цистерни.

Основу стінки дійки становить сполучна тканина, пронизана великою кількістю гладенько-м'язових волокон у декілька шарів, а також сітка кровоносних і лімфатичних судин, нервових волокон і великої кількості їх закінчень. Закривання каналу дійки досягається переважно за рахунок м'язового сфінктера. На шкіру дійок низки видів (коза, вівця, кобила і ін.) відкриваються вивідні канали потових і сальних залоз, а також росте волосся. На дійках корів цього не має.

3.2. М'язова (міоепітеліальна і гладенько-м'язова) тканина

До м'язової тканини (скорочувальних елементів) молочної залози відносять міоепітелій і гладенькі м'язи. Клітини міоепітелію знаходяться на альвеолярній оболонці і вкривають зовні шар залозистих клітин, що утворюють порожнину альвеол. На стінках дрібних внутрішньо-часточкових, а інколи і між часточкових проток міоепітелій розміщується впродовж них. У місцях з'єднання з альвеолою міоепітелій переходить на стінку альвеоли без видимої перерви. Клітини міоепітелію мають зіркову

структуру з великими овальними ядрами. Зіркову форму їм надають відростки, які утворюють навколо альвеоли щось на зразок сітки чи корзинки. Зубчатими відростками міоепітеліальні клітини зростаються один з одним і з базальною мембраною залозистих клітин. Розрізняють два типи міоепітеліальних клітин: зіркоподібні, які розміщуються навколо альвеол і веретеноподібні – впродовж поверхні проток. Обидва типи виконують скорочувальну функцію і сприяють виведенню секрету із залоз внаслідок стискування альвеол і розширення проток.

Цитоплазма міоепітеліальних клітин набагато світліша за цитоплазму епітеліальних клітин і містить дуже ніжні фібрилярні волокна. Жмутики цих міофібрил мають діаметр від 40 до 800 Å. За даними електронної мікроскопії ядро міоепітеліальних клітин завжди складається з багатьох часточок, а комплекс Гольджі і ергастоплазма малорозвинені порівняно з аналогічними клітинними структурами секреторних клітин. Все це дозволило Чумакову В.П. і Клембовському А.Н. (1963) дійти висновку, що морфологічна подібність міоепітеліальних і гладенько-м'язових клітин є вагомим аргументом спільного їх походження із мезенхіми зародка.

Фізіологи Леонтович А. та ін. (1932), Немилов А.В. (1934) та Рихтер И.Д. (1939) та інші стверджували, що міоепітелію належить важлива роль у виведенні молока із альвеол у протоки і цистерну. Нині не має сумніву, що міоепітеліальним клітинам належить важлива роль в активному виведенні молока із альвеолярної тканини. Проте, наші сучасні конкретні знання відносно функції міоепітелію залишаються недостатніми. Це питання не можна вважати остаточно вирішеним до того часу, поки не буде розроблено доступний метод який дозволить спостерігати експериментально викликані скорочення міоепітелію у живій тканині молочної залози.

Міоепітелій чітко реагує на фізіологічно активні речовини (окситоцин, вазопресин, ацетилхолін, пітуїтрин) і за ним признається роль ефекторного апарату у рефлексі виведення молока. Механічні подразнення дійок в результаті також призводить до скорочення міоепітеліальної тканини, що сприяє виведенню молока, яке накопилось в альвеолах і протоках. Не зважаючи на те, що на альвеолах міоепітелій розміщується нібито без якогось певного порядку встановлено, що орієнтація міоепітеліальних клітин залежить від складок альвеолярного епітелію молочної залози, а «зморщування» альвеолярної стінки після виведення секрету (молока) зумовлюється активним скороченням міоепітеліальних клітин. Скорочування впродовж розміщеного міоепітелію проток сприяє їх розширенню скороченню довжини, що зменшує опір проходженню секрету (молока) полегшує його виведення із альвеол і надходження до цистерни.

Гладенькі м'язові волокна також відіграють відповідну роль у механізмі молоковиведення. Розміщуючись між волокнами сполучної тканини вони ніколи не утворюють значного скупчення навколо альвеол, що характерно для міоепітеліальних клітин, а тому не відіграють головної ролі у процесі виведення молока із альвеол.

Найбільше їх знаходиться навколо великих проток, цистерни і в дійці молочної залози. На великих протоках добре розвинені кругові м'язові елементи. У місцях об'єднання протоків вони потовщуються і утворюють щось подібне на сфінктери, які можуть скорочуватися під впливом нервового збудження.

3.3. Сполучна тканина (строма)

Сполучна тканина (строма) у молочній залозі виконує механічну, підтримувальну і захисну функції. У ній проходять кровоносні і лімфатичні судини та нерви. Проте, дехто вважає, що роль сполучної тканини як опорної частини молочної залози напевно суто механічною функцією не обмежується, а через неї проходить потік рідин і обмін речовин між кровоносними судинами і секреторними клітинами молочної залози.

Сполучна тканина поділяє паренхіму на частки і часточки, що видно навіть неозброєним оком. За кольором, у великої рогатої худоби вона біла, водночас паренхіма має жовто-оранжеве забарвлення. Сполучнотканинна основа залози, як правило, є безпосереднім продовженням сполучнотканинного апарату черевної стінки і у жуйних переходить у ділянку основи вим'я по обидва боки білої лінії черева. У корів проходить між правими і лівими частками вим'я і називається підвішувальною (підтримувальною) зв'язкою вим'я. Ця зв'язка складається із двох тісно розміщених листків жовтої черевної фасції, багата на еластичні волокна та поділяє вим'я на праву і ліву половини. У нижній частині вим'я обидва листки підвішувальної зв'язки розходяться кожний на відповідну половину. Кровоносні судини і нерви обох половин вим'я через, цю зв'язку, мають численні анастомози.

Зовні вим'я підтримується поверхневою фасцією, яка є продовженням поверхневої черевної. Ця фасція, покриваючи кожну половину вим'я, виконує функцію бічної зв'язки. Вона білого кольору і бідна на еластичні волокна. Поверхнева фасція, без видимих меж, переходить у глибоку (власну) фасцію вим'я, яка покриває залозисту частину органа. Від неї у середину вим'я відходять численні перегородки – **трабекули**, які проникають між долями, дольками і альвеолами залози, утворюючи чарункову сполучнотканинну сітку. Таким чином бічна зв'язка сполучається з підвішувальною зв'язкою, що

дозволяє утримувати вим'я в певному положенні. Проте більшість ссавців такого зв'язкового апарату не мають. Різниця в еластичності бічних і підтримувальних зв'язок під час наповнення вим'я (корова, коза тощо) молоком сприяє більшому його розширенню у горизонтальному напрямі, ніж у вертикальному.

У процесі лактації співвідношення сполучної і залозистої тканин вим'я постійно змінюється. Так, під кінець лактації та під час інволюції органа кількість сполучної тканини зростає. Навколо часток і внутрішньочасточкових проток сполучна тканина має більш тонку структуру, ніж у міжчастковій області. Тут колагенові волокна тонші і менш щільні.

3.4. Жирова тканина

У молочній залозі всіх ссавців представлена дуже добре. Під час досліджень жирової тканини основну увагу вчених було спрямовано на вивчення її розвитку в ембріональний період, взаємовідносини з залозистою у постембріональному онтогенезі, кількісне співвідношення жирової і залозистої тканин під час лактації, питання обміну речовин і накопиченню жиру в жирових клітинах. Установлено, що вже у 2-3,5-місячних і навіть молодших ембріонів великої рогатої худоби спостерігається виділення жирової тканини із мезенхіми у вигляді кулеподібних скупчень, які поступово збільшуючись за розмірами утворюють жирові часточки розділені шарами волокнистої сполучної тканини. У віці 16-20 тижнів молочна залоза великої рогатої худоби відділена від прилеглих тканин жировими часточками. Закладання жирової тканини відбувається, розпочинаючи від основи вим'я до його центра. Остаточне формування жирової подушки молочної залози, за рахунок розростання жирових часток, завершується у другій половині тільності. Жирова тканина, яка заміщається у процесі підготовки вим'я до лактації залозистою паренхімою, резервує тим самим необхідний для неї простір, зумовлюючи значною мірою форму залози і морфологічне відгородження органа. При цьому існує чітка закономірність не лише у розвитку, але і у розподіленні в молочній залозі жирової тканини, яка утворюється заново. Як правило, у період інволюції залозистої тканини дрібновакуолисті жирові клітини з'являються навколо грона, а потім і між окремими альвеолами. Їх перетворення у великовакуолисті клітини відбувається спочатку у периферійній, а потім і в центральній зоні грона з утворенням жирового острівця. У міру росту жирових клітин такі жирові острівці об'єднуються і у межах колишньої залозистої часточки формується жирова часточка оточена сполучною тканиною. У міру росту жирової тканини у залозі в процесі її інволюції у деяких видів ссавців відбувається майже повна атрофія залозистої тканини і заміна її жирОВОЮ.

Кількість жирової тканини в залозі постійно змінюється залежно від виду, породи, віку, періоду лактації тощо. Так, у м'ясної худоби вона розвинена сильніше, ніж у молочної, а у буйволиць жирової тканини у вим'ї більше, ніж у корів. У корів молочних порід жирова тканина займає у середньому 43% усієї маси залози. Відкладання жиру у молочній залозі сільськогосподарських тварин більше всього спостерігається в основі вим'я, у передній і задній його частинах.

Розвиток жирової тканини молочної залози відбувається незалежно від розвитку підшкірної жирової клітковини, який відбувається на пізніших стадіях ембріогенезу. Це свідчить про особливу біологічну роль жирової тканини для молочної залози. У своєму розвитку вона тісно пов'язана з кровоносною системою. Напевно, що рясна і густа сітка капілярів у жирових острівцях є основним джерелом жирового матеріалу у зоні жирових часток вим'я. Поряд із високим ступенем васкуляризації у жировій тканині молочної залози спостерігається наявність багатой симпатичної і адренергічної іннервації, що безумовно має глибокий фізіологічний зміст. Оскільки у регулюванні жирового обміну велику роль відіграє периферичний адренергічний апарат жирової тканини, можна вважати, що під час підготовки молочної залози до лактації його функціональна активація сприяє швидкій мобілізації жирних кислот і сприятливо відбивається на процесах заміщення жирової тканини залозистою паренхімою органа. На думку деяких дослідників, катехоламіни можуть включатися у динаміку метаболізму клітин органа, беручи участь в енергетичному, клітинному і жировому обміні. Це дає основу вважати, що активація симпатoadреналової системи, викликана за відповідних умов зміщеннями функціонального стану організму під час підготовки до лактації, призводить до підвищення процесів метаболізму клітин молочної залози, що є дуже важливим у період інтенсивного розвитку секреторного апарату. Отже, роль нервової системи в процесах мобілізації жиру із жирової тканини молочної залози, особливо на ранніх етапах лактації досить значна.

Звідси висновок – жирова тканина є не лише енергетичним матеріалом, але й обов'язковим компонентом у процесах формування клітинних структур паренхіми і біологічно важливих сполук молочної залози.

Жирова тканина відіграє важливу роль також і у секреції молочного жиру. Транспортування молочного жиру до клітин альвеол відбувається як безпосередньо – завдяки достатньо високій проникності клітин альвеол і проток для жирних кислот, так і за допомогою лейкоцитарних клітин – молозивних тілець, цитоплазма яких містить великі краплини жиру.

3.5. Кровоносна, лімфатична і нервова системи

Забезпечення кров'ю (васкуляризація) молочної залози у різних видів ссавців відбувається із різних відділів судинної системи. У корови, кози, вівці і кобили воно здійснюється через зовнішню статеву артерію. Залежно від виду тварини, продуктивності, віку, стадії лактації, розмірів і форми органа, індивідуальних особливостей характер розгалуження і поділу судин молочної залози може бути різним.

Перш за все слід відзначити, що у період лактації інтенсивність васкуляризації органа в усіх тварин суттєво зростає. У цей період кількість артеріальних судин на одиницю об'єму тканини збільшується. Артерії правої і лівої половин вим'я за своєю будовою, як правило, відрізняються. Артерії і вени обох половин вим'я з'єднуються між собою за допомогою великої кількості анастомозів. Їх кількість з віком зростає. Наявність указаних анастомозів має вирішальне значення для компенсації кровозабезпечення за умови його порушення в одній із половин вим'я. Як свідчать дослідження (Поспелов А.И., 1952; Богдашев Н.Ф., Елисеєв А.П., 1957) за формою вим'я можливо передбачати характер розгалуження і розвитку судин залози.

У високопродуктивних тварин васкуляризація залози вища, а ємність артеріальних судин у 4-5 разів більша ніж у малопродуктивних. Тобто між продуктивністю тварин і характером розвитку кровоносних судин існує тісний взаємозв'язок. Слід відзначити, що розвиток кровоносної системи вим'я відбувається впродовж всього лактаційного періоду.

За інволюції залозистої тканини значна кількість дрібних артеріальних віток запусіває, а діаметр магістральних судин звужується. У старих тварин поряд із прогресуючим зниженням надоїв суттєво знижується і васкуляризація органа.

Артерії молочної залози спочатку розміщуються у міжчасткових і міжчасточкових перегородках сполучної тканини, а потім утворюють капілярну сітку у внутрішньочасточковій сполучній тканині. Перехід артерій молочної залози у артеріоли супроводжується зменшенням кількості м'язових волокон у їх стінках. Артеріоли залози у багатьох місцях мають ділянки, які складаються лише із ендотелію, що свідчить про участь артеріол у обмінних процесах між кров'ю і прилеглими до них тканинами.

Кровоносні капіляри молочних залоз утворюють густу сітку навколо стінок молочних альвеол, а між окремими капілярами встановлюються анастомози. Вони густою тонкою сіткою оточують кожен альвеолу. Форма капілярів може сильно змінюватися залежно від стану альвеоли. Якщо альвеола заповнена секретом то капіляри, що її

оточують, являють собою, як правило, відносно прямі трубочки. Після виведення із неї секрету вони набувають більш звивистої форми. Діаметр капілярів залози не перевищує 8-14 мк.

Характер розгалуження, густота сітки і поширення капілярів секреторної тканини залози залежить від стадії лактації, секреторної активності органа і віку тварини. На початку і всередині лактації капіляри розвинуті найбільш інтенсивно. Інтенсивність капілярного кровообігу наприкінці лактації зменшуються у два і більше разів порівняно з початком лактаційного періоду.

За морфологічними ознаками виділяють три типи галуження капілярів; одиночна капілярна петля; численні поліморфні петлі; капілярна сітка. Артеріо-венозні анастомози, завдяки наявності у їх стінках м'язових елементів, можуть розширюватися та звужуватися. Оскільки стінки анастомозів мають більше нервових закінчень, ніж капіляри, то вважають, що зміна діаметра анастомозу забезпечується рефлекторно через нервові закінчення. На жаль, до цього часу залишається не вивченим питання можливих шляхів регулювання проникності стінок капілярів, що має дуже важливе значення для розуміння характеру обміну речовин у молочній залозі і її секреторної діяльності.

Вени залози супроводжують відповідні артерії, а тому мають спільні з ними назви. Вени мають велику кількість клапанів, що дозволяє стверджувати – венозна кров із вим'я корови, кози, кобили і вівці відтікає від залози зовнішньою статевою і підшкірною черевною венами.

У разі подразнення рецепторів дійки смоктальними чи доїльними стимулами виникає рефлекторне зростання кровозабезпечення молочної залози на початку і в середині лактації на 27, а наприкінці – на 64 %.

Лімфатична система разом з венозною є системою тканинного відтоку і складається із замкнутих лімфатичних капілярів, лімфатичних судин і лімфатичних вузлів. У ембріогенезі великої рогатої худоби закладка лімфатичних судин відбувається у віці майже 2,5 місяців. На початкових стадіях вони утворюються як невеликі щілини між клітинами мезенхіми, які заповнюються лімфатичною рідиною, на периферії якої, адсорбуючись, розміщуються фібробласти, котрі з часом перетворюються у плоскі епітеліальні клітини.

Лімфатичні судини розпочинаються капілярами в паренхімі, сполучній тканині і шкірі залози. Розрізняють глибокі і поверхневі лімфатичні судини, які з'єднуються між собою анастомозами. Від залози до серця лімфа відтікає лімфатичними капілярами і судинами, проходить через лімфатичні вузли і надходить в поперекову лімфатичну цистерну. Звідти грудною протокою надходить до передньої порожнистої вени і разом з кров'ю – до серця.

Найбільш важливим відділом лімфатичної системи є лімфатичні капіляри, де відбувається утворення лімфи. Вперше вони з'являються в міждольковій сполучній тканині. Стінки лімфатичних капілярів складаються з одношарового плоского епітелію – ендотелію, який безпосередньо прилягає до сполучнотканинних елементів відповідного органа. Лімфатичні капіляри мають багато синусоподібних розширень, що значно відрізняються від кровоносних капілярів.

Лімфатичні вузли у залозі виконують роль фільтрів і захисну функцію в разі запальних процесів. Через них відбувається видалення низки речовин і пошкоджених тканин. Діаметр лімфатичних судин і їх кількість залежить від функціонального стану залози. Із зростанням лактаційної функції кількість і діаметр лімфатичних судин збільшується.

Якщо судини закупорюються або мають велике навантаження – з'являються набряки тканин. Такі набряки часто спостерігаємо у високопродуктивних корів перед отеленням.

Нервова система молочної залози має вирішальне значення для розвитку її тканин і регулювання функціональної діяльності.

Молочна залоза у різних тварин іннервується різними спинномозковими нервами. Тварини, у яких молочна залоза розміщена у паховій ділянці (жуйні, непарнокопитні) мають подібні нерви попереково-крижового сплетіння, які беруть участь у іннервації залози. У жуйних молочна залоза іннервується зовнішнім (сіменним) статевим нервом та м'якотними і безм'якотними нервовими волокнами, які розміщуються разом з кровоносними судинами і незалежно. У тварин, що мають багато молочних залоз, іннервація відбувається за рахунок міжреберних і поперекових нервів. Поряд із міжвидовими відмінностями у іннервації молочних залоз спостерігаються й індивідуальні відхилення будови і топографії нервів. У залозі нервові волокна, поділяючись, утворюють нервові сплетення навколо окремих часток молочної залози.

Дослідженнями встановлено, що у молочній залозі зустрічаються нервові волокна різної товщини – товсті, середні і тонкі. При цьому товсті закінчуються тільцями Фаттер-Пачіні; 1-3 тонких волокна утворюють тільця Гольджи-Маццоні, а 3-5 м'якотних волокон – генітальні тільця. До молочних альвеол нервові волокна підходять від міжальвеолярних з'єднань і тих нервів, які супроводжують вивідні протоки. Проникаючи через оболонку молочних альвеол, нервові волокна підходять до її залозистих клітин і на їх поверхні закінчуються гудзикуватими і китцеподібними закінченнями. Вважають, що нервові закінчення на залозистих клітинах беруть участь у регулюванні секреторного процесу. Установлено, що у судинному руслі залози розміщуються рецептори, які здатні сприймати зміни складу крові, що надходить до залози, та коливання внутрішньосудинного тиску.

За морфологічною організацією кінцевих структур рецептори поділяються на інкапсульовані та неінкапсульовані. Перші представлені кущоподібними чутливими закінченнями з більшим чи меншим ступенем розгалуження, а також безкапсульними клубочками. Неінкапсульовані рецепторні утворення часто супроводжуються спеціальними клітинами і належать до групи невільних. Рецепторні апарати є закінченнями як м'якотних, так і безм'якотних нервових волокон. Від них відходять чутливі гілки, які забезпечують різні зони капілярної системи залози. Такі нервові структури характерні для чутливої іннервації кровоносних капілярів, які розміщені у шкірі залози і дійок. Прості інкапсульовані рецептори знаходяться у кровоносних судинах протоково-цистернального відділу. Такі рецептори утворені товстими м'якотними нервовими волокнами, які під час переходу у капсулу звільняються від мієлінової оболонки і поділяються на декілька більш тонких гілок та утворюють внутрішньокапсульний клубочок.

Рецептори цистерни молочної залози та її вивідних проток сприймають зміни рівня тиску у ємкісній системі залежно від кількості молока, що накопичується у проміжках між доїннями чи ссанням. Ці рецептори є джерелом рефлекторної сигналізації, яка має величезне значення в процесах утворення і виведення молока. Поверхня шкіри молочної залози і дійок має різні механорецептори, які сприймають зовнішні подразнення в процесі доїння чи ссання, викликаючи рефлекторне виведення молока чи його затримку, що також є однією з вирішальних умов діяльності залози.

У дійці також зустрічається велика кількість нервових закінчень характерних для шкіри, і які зустрічаються у зовнішніх статевих органах. Тут знаходяться як інкапсульовані, так і неінкапсульовані нервові закінчення, які розміщуються у епідермісі. Інкапсульовані закінчення частіше знаходяться в ділянці вершини і тіла дійки, а кущоподібні – у основи дійки, що зумовлено механічною дією на дійку під час доїння і ссання.

Запитання для самоконтролю

1. Які тканини формують молочну залозу?
2. Залозиста тканина та її функціональна роль у діяльності молочної залози.
3. Поясніть, що є основою формування залозистої тканини.
4. М'язова тканина і її роль у діяльності молочної залози.
5. Сполучна тканина та її значення для діяльності молочної залози.
6. Жирова тканина та її роль у функціональній діяльності молочної залози.
7. Кровоносна, лімфатична і нервова системи – функціональне значення для оптимізації діяльності молочної залози.

РОЗДІЛ 4

БУДОВА І ФУНКЦІЇ СЕКРЕТОРНОЇ КЛІТИНИ МОЛОЧНОЇ ЗАЛОЗИ

Секреторна клітина молочної залози являє собою досить складну систему, яка характеризується високим рівнем обміну речовин, складним хімічним складом і морфологічною будовою. У секреторних клітинах яскраво виражені полярність, секреторні гранули, мікроворсинки та розрізняють базальну і апікальну частини, які відрізняються за своєю будовою. До її складу входять: плазматична мембрана, ендоплазматична сітка (ергастоплазма), ядро, мітохондрії, комплекс Гольджі, лізосоми та внутрішньоклітинні каналі.

4.1. Плазматична мембрана

Секреторна клітина молочної залози покрита тонкою оболонкою – плазматичною мембраною або плазмолемою завтовшки 60-120 Å, яка являє собою утворення білково-ліпідного складу. Залозиста клітина має базальну (нижню, більш товщу, 500-1500 Å), бічні і апікальну мембрану. Базальна мембрана з'єднує секреторну клітину зі сполучною тканиною. Бічні поверхні клітин і базальна мембрана часто мають складчастість.

Апікальна поверхня залозистих клітин, як правило, вкрита субмікроскопічними виростами – мікроворсинками, які збільшують поверхню клітини. Кількість цих мікроворсинок може коливатися від 10 до 25 на 1 мк². Їх довжина становить від 0,8 до 1,0 мк, а товщина – від 70 до 100 Å. Під час лактації в апікальних відділах альвеолярного епітелію кількість мікроворсинок зростає, а за активного виділення секрету їх кількість, як і довжина, зменшуються. Встановлено, що під час виведення секрету з клітини окремі мікроворсинки можуть потрапляти разом з краплинами секрету в просвіт альвеол, тобто вони беруть участь в реабсорбції окремих компонентів молока.

Жирові краплини з часу утворення покриваються субмікроскопічною мембраною завтовшки 170-200 Å. Під час виходу жирової краплини з клітини плазмолема вкриває її і відривається разом з нею в момент виділення секрету. Зазвичай відділення жирової краплини не травмує поверхню клітини і секреторна краплина не захоплює з собою частину цитоплазми (рис. 8). Проте клітина при цьому стискується і стає нижчою. Після цього апікальна ділянка секреторної клітини реконструюється. Утворювані в секреторній клітині білкові компоненти молока проходять у просвіт альвеол через отвори, що утворюються в апікальній частині плазмолемами.

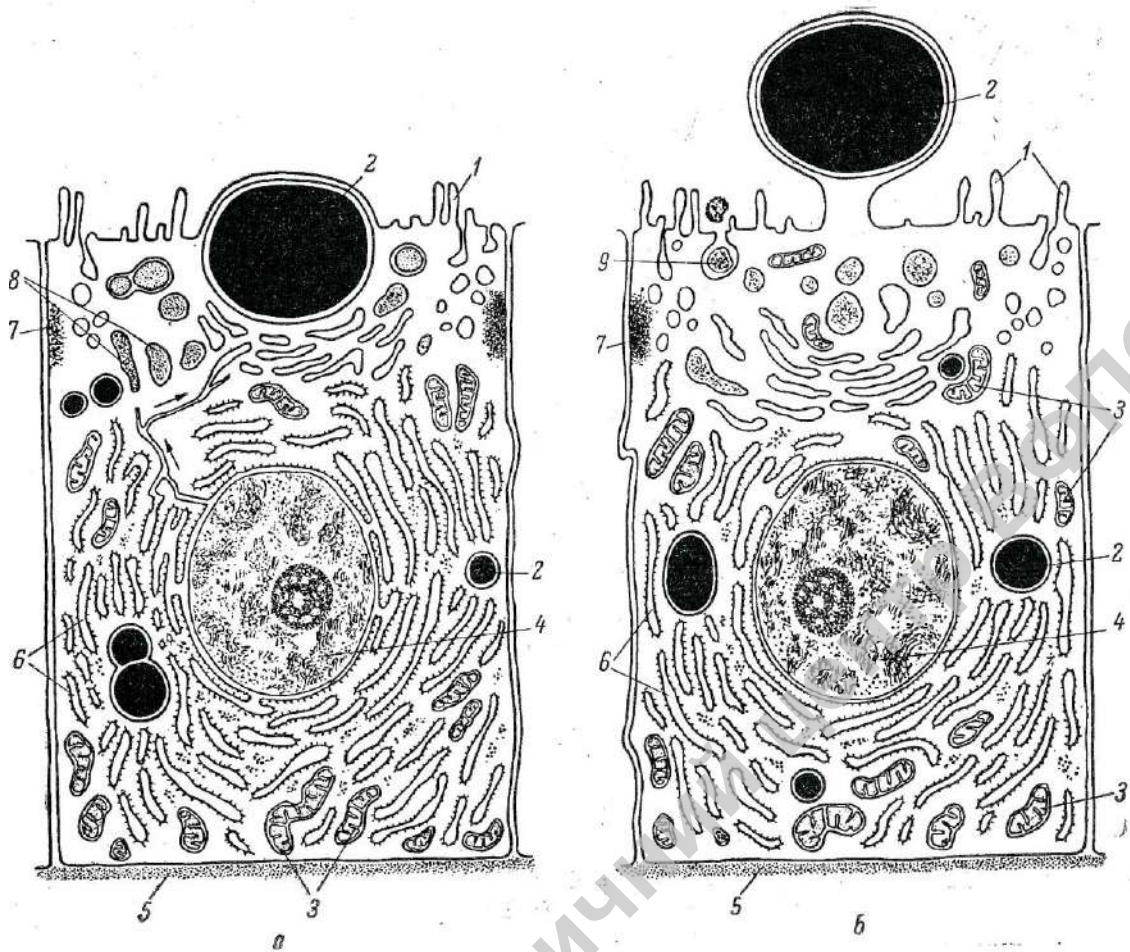


Рис. 8. Схема синтезу і виділення секрету в епітеліальних клітинах молочної залози (за Bargmann W., Кноор А., 1959). а і б – послідовні стадії:
 1 – мікроборсинки; 2 – краплини жиру; 3 – мітохондрії; 4 – ядро; 5 – базальна мембрана; 6 – гранулярна ендоплазматична сітка; 7 – десмосоми; 8 – лізосоми; 9 – гранули білка.

Компоненти секрету, який виділяється залозистими клітинами характеризується не лише особливим складом органічних речовин, але й концентрацією осмотично активних речовин і окремих іонів, що напевно зумовлюється роботою клітинних мембран. Дослідження механізму утворення водно-сольового складу молока показало, що цей процес відбувається в два етапи. Така схема утворення секрету в молочній залозі енергетично більш вірогідна, оскільки напевно, утворення іонного складу секрету за іонообмінного процесу економніше, ніж за первинного активного перенесення іонів проти електрохімічного градієнта у ізотонічний секрет. Хоча дослідження з визначення електричного потенціалу секреторних клітин свідчать і про можливість перебігу процесів активного транспорту деяких речовин проти градієнта концентрації.

4.2. Ендоплазматична сітка

Гіалоплазму секреторної клітини пронизує сітка із обмежених ліпопротеїдними мембранами пухирців, каналців і сплюснених порожнин, які в багатьох місцях з'єднуються один з одним. Це і є вакуолярна система клітини. До вакуолярної системи відносять ендоплазматичну сітку (ендоплазматичний ретикулум) з його гранулярною і агранулярною частинами та комплекс Гольджі.

До зовнішньої поверхні мембран гранулярного (шершавого) ретикулуму, який називають також ергастоплазмою, щільно прилягають дрібні гранули (рибосоми), котрі містять у своєму складі рибонуклеопротейди. Проте певна частина рибосом не зв'язана з мембранами ергастоплазми і знаходиться в гіалоплазмі. Агранулярний (гладенький) ендоплазматичний ретикулум позбавлений рибосом.

Під час секреції складників молока цитоплазма секреторних клітин багата на ергастоплазму та рибонуклеїновими зернами. Між мембранами ергастоплазми розміщуються численні мітохондрії та комплекс Гольджі. Ядро знаходиться в центрі клітини, як правило має складчасту поверхню, а ядерце розміщується у центрі. У фазі секреції спостерігається переміщення ядер від основи клітини до її вершини. Таке переміщення ядер відбувається як результат змін в цитоплазмі основи клітини. Дрібні краплини ліпідного походження, рухаючись від базальної частини клітини до апікальної і поступово зливаючись одна з одною, збільшуються в об'ємі і відтісняють цитоплазму і ядро до основи клітини.

Ендоплазматична сітка є характерним утворенням секреторного епітелію молочної залози. Еквівалентом ергастоплазми і вільних рибосом в секреторній клітині молочної залози є волокниста субстанція. Ергастоплазма є найбільш активною ділянкою цитоплазми секреторної клітини. Її мембрани, як правило, розміщуються чітко упорядковано, паралельно одна одній. Як свідчать дослідження, окремі її компоненти беруть участь в синтезі протеїнів, жиру та внутрішньоклітинному транспортуванні. Високий вміст РНК і фосфоліпідів підтверджують участь ергастоплазми в синтезі білкових секретів. У клітинах з високою секрецією ергастоплазма організована в систему каналців і мішкоподібних утворень з діаметром 120-250 Å. Ергастоплазма може заповнювати весь простір клітини або зосереджується в її базальній частині.

Вважають, що гладенький ендоплазматичний ретикулум є місцем, де утворюються секреторні жирові краплі, які в міру переміщення до апікальної зони клітини зливаються, збільшуючись у розмірах.

Особливо важливим компонентом ергастоплазми є РНК, яка знаходиться в клітині у таких різновидах: транспортна – т-РНК,

інформаційна – і-РНК, матрична – м-РНК і рибосома – р-РНК. У цитоплазмі клітин, які активно секретують, концентрація РНК знаходиться на вищому рівні порівняно з її вмістом в несекретуючих клітинах. Циклічні зміни вмісту РНК у цитоплазмі клітин залозистого епітелію відповідають основним стадіям білкового синтезу і можуть бути використані як показник секреторної активності клітин молочної залози і інтенсивності білкового синтезу.

На початку синтетичного процесу амінокислоти, активовані ферментативними системами і забезпечені за допомогою АТФ енергією, зв'язуються з т-РНК і переносяться до рибосом. Кількість модифікацій т-РНК відповідає кількості амінокислот. Інші різновиди РНК локалізовані в рибосомах. При цьому і-РНК синтезована в чіткій відповідності з ДНК, надходить у цитоплазму з ядра. Інформаційна РНК визначає порядок розміщення амінокислот і специфічність синтезованого білка. Рибосомна РНК зв'язує амінокислоти пептидними зв'язками, «зшиваючи» молекули білка.

Рибосоми (діаметр 40-50 Å) містять макромолекулу РНК і беруть участь в синтезі білків. Особливо їх багато в клітинах, що ростуть, а також у тих, які здійснюють активний синтез білків у розпал лактаційної діяльності. У клітинах, де відбувається синтез секрету, вони тісно пов'язані з ендоплазматичним ретикуломом.

4.3. Ядро

У молочної залозі нелактуючої тварини ядра округлої або овальної форми. З початком секреторної діяльності ядра стають більшими (від 69 до 125 мк³) і на їх поверхні з'являється складчастість, що зумовлено напевне збільшенням його робочої поверхні і можливим підсиленням ядерно-плазматичного обміну (рис. 9). У клітинах молочної залози можлива дво- і багатоядерність, що в періоди активної секреторної діяльності підсилює ядерно-плазматичний обмін. У період лактації в залозі зустрічаються ядра різної плоідності: ди-, тетра і октоплоідні. Дослідження засвідчили, що активізація секреторної діяльності клітини призводить до збільшення об'єму ядра, а саме ядро бере участь у секреції складників молока. Проте серед учених не має єдиної думки стосовно цього впливу. Одні вважають, що ядра виділяють нуклеопротейни й інші речовини, які використовуються під час утворення казеїну, інші доходять висновку, що ядра виробляють ліпіди.

Розглядається і можливість утворення в ядрах просекрету, кінцеве оброблення якого відбувається в цитоплазмі. Оскільки в ядрі містяться всі необхідні компоненти, то напевно за присутності ДНК, РНК, ферментів і амінокислот може проявлятися відповідна тенденція до утворення білкового секрету. Виділяючи в цитоплазму і-РНК, т-РНК і р-РНК, ядро

забезпечує утворення секреторного білка. Деякі автори провідну роль в утворенні секрету віддають хромосомно-ядерцевому апарату. Враховуючи ту обставину, що в ядерці синтезується р-РНК і і-РНК, цьому твердженню слід приділяти особливу увагу. Отже, ядро відіграє суттєву роль у синтезі білкового секрету.

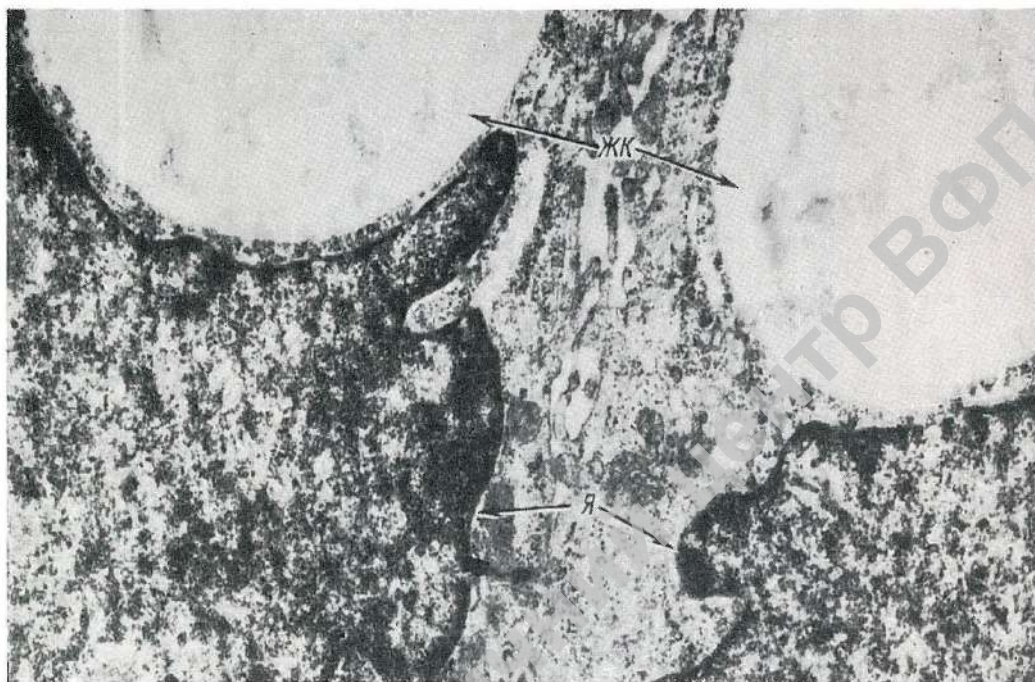


Рис. 9. Ділянка секреторних клітин молочної залози корови (збільшення у 17700 разів) (за Грачев И.И. та Галанцев В.П., 1973).

Видно два ядра (Я) з яскраво вираженою складчастістю ядерної оболонки. Жирова краплина, що формується (ЖК), відтісняє ядро, утворюючи у ньому глибоку борозну

Під час секреції ядро в клітині може переміщуватися, що напевно зумовлено змінами в базальній цитоплазмі, пов'язаними з підсиленням розвитку ергастоплазми і утворенням секрету. Під час секреції можливий вихід ядер і наступна їх дегенерація в просвітах альвеол і проток.

Підсумовуючи, можна стверджувати, що ядро бере участь у секреції компонентів молока, оскільки змінюється його форма і структура.

4.4. Мітохондрії (хондріосоми)

Сукупність всіх мітохондрій клітини часто називають хондріомом. Розміщуються мітохондрії в секреторній клітині нерівномірно, накопичуючись в тих місцях, де в цей час найбільш інтенсивно відбуваються окисно-відновні процеси.

Кількість і форма мітохондрій може слугувати показником секреторної діяльності клітини. Мітохондрії – це продовгуваті або округлі тіла вкриті подвійною мембраною, загальна товщина якої дорівнює 80-100 Å. Їх довжина становить від 0,3 до 2,2 мк, а ширина – від 0,2 до 0,75 мк. Всередині мітохондрій знаходиться зерниста або аморфна основа – **матрикс**, розділена перегородками, які складаються з подвійних мембран – **кріст**. Матрикс мітохондрій характеризується високою щільністю. Координований перебіг біохімічних процесів у мітохондріях пояснюється структурою цього органоїда, відповідним розміщенням ферментів у мембранних елементах.

У стані спокою секреторної клітини вони зернисті і розміщуються рідко, а в період секреції – щільні й волокнисті. Під час лактації мітохондрії розміщуються в ергастоплазмі нерівномірно, локалізуючись переважно біля вершини і основи клітини.

Мітохондрії досягають свого максимального розвитку в момент підготовки клітини до секреції. Збільшення кількості мітохондрій у секреторних клітинах лактуючої молочної залози пояснюється підвищенням потреб клітини у високоенергетичних сполуках для синтезу компонентів молока. Дослідженнями встановлено наявність у їх складі білків, ліпідів, РНК і великої кількості ферментів, які регулюють метаболічні процеси в клітині. Мітохондрії є морфологічним субстратом цитоплазматичної енергії. До складу мітохондрій залозистих клітин входять ферменти: цитохромоксидаза, сукцинатдегідрогеназа та інше.

Роль мітохондрій – участь у процесах внутрішньоклітинного дихання та окислювальному фосфорилуванні як результат якого вивільнена енергія використовується для утворення АТФ. Зв'язана з АТФ енергія використовується для ендотермічних процесів взаємоперетворення різних речовин: розпаду і синтезу амінокислот, вуглеводів та жирів. Наявні в мітохондріях оксидази жирних кислот беруть участь у жировому обміні. Існує думка, що мітохондрії не беруть участі в синтезі компонентів молока, а лише надають енергію яка необхідна для цього. Проте в дослідженнях останніх років показана здатність мітохондрій синтезувати деякі складники секрету (білок), оскільки в них виявлені відповідні ферменти і нуклеїнові кислоти.

4.5. Комплекс Гольджі

Комплекс або апарат Гольджі в клітинах секреторного епітелію молочної залози лактуючої тварини – це добре видима сітка між ядром і апікальною ділянкою клітини.

Цей органоїд складається з трьох субмікроскопічних елементів: великих вакуолей (розміри від 0,2 до декількох мікрон), сплюснутих

мішечків або подвійних мембран (60-70 Å) та дрібних пухирців (50-100 Å). Переважають, як правило, великі вакуолі, але інколи добре розвинені і мембранні форми – мішечки. Накопичуючи секрет, дрібні пухирці проходять стадію пластинчастих структур і перетворюються у великі вакуолі. Морфологічна будова структур апарату Гольджі має певні зв'язки із секреторною активністю клітин залозистого епітелію, а отже, і з секрецією молока. Прогресивна гіпертрофія цього органоїду проявляються, як правило, на початку становлення секреторного процесу. У клітинах молочної залози тільних тварин комплекс Гольджі стає більш тонко сітчастим і до кінця тільності являє собою об'ємну крихкотілу сітку. Під час лактації в ньому відбувається розширення вакуолей і заповнення їх тонкогранульованим секретом на різних стадіях формування. Вважають, що сам комплекс Гольджі безпосередньо у секрет не перетворюється, але змінює концентрацію речовин, що виробляються.

Основна його функція – накопичення і конденсація вироблюваних елементами ендоплазматичної сітки продуктів секреції. Під час лактації його вакуолі містять секреторні продукти у вигляді багаточисельних зерен білкової природи, які пізніше ущільнюються, як результат чого утворюються секреторні білкові гранули і переміщуються до апікального краю клітини. У апікальній поверхні відбувається ніби розчинення мембран і вміст вакуолей вільно виливається в просвіт альвеол. Вважають, що оболонка вакуолі заповнює зменшення матеріалу апікальної мембрани секреторної клітини під час екструзії білкової гранули.

Комплекс Гольджі разом з рибосомами бере участь у синтезі лактози. Вихід лактози з вакуолей відбувається одночасно з екструзією білкових гранул. Під час інволюції молочної залози комплекс Гольджі зменшується і поступово втрачає свій специфічний для лактації вигляд.

Поглиналина здатність комплексу Гольджі в секреторній клітині проявляється в накопиченні продуктів специфічного обміну.

4.6 Лізосоми і внутрішньоклітинні каналці

Лізосоми – це особливі цитоплазматичні гранули відмінні від мітохондрій й інших клітинних органоїдів і багаті на гідролітичні ферменти.

Ці гранули мають діаметр 0,1-0,5 мк, обмежені добре видимою мембраною і містять дрібнозернисту речовину, кислу фосфатазу, кислу рибонуклеазу і β-глюкуронідазу.

У нетільних самок активність фосфатази знаходиться на низькому рівні, а під час тільності вона суттєво зростає. Кількість лізосом, що містять фермент збільшується у п'ять разів.

У залозистій клітині є й особливі мікроскопічні і субмікроскопічні каналні, які утворюють єдиний комплекс клітини, що забезпечує переміщення речовин у клітині і транспортування за її межі. Їх можна розглядати як один із різновидів ендоплазматичного ретикулуму – його гладенько контурний варіант.

4.7. Лактогенез і ультраструктура секреторних клітин

Дослідженнями секреторних клітин молочної залози у лактуючих і нелактуючих самок ссавців встановлено суттєві перетворення в клітинній ультраструктурі в процесі лактогенезу і лактопоезу. У стані спокою ядро клітини займає більшу її частину. Кількість органодів незначна. Так, об'єм мітохондрій займає лише 4,4 % об'єму клітини, поверхня ергастоплазми становить $1,2 \text{ мк}^2/\text{мк}^3$, а комплекс Гольджі має несуттєвий розвиток.

У середині терміну тільності об'єм мітохондрій досягає $2/3$ його об'єму в клітині лактуючої залози, поверхня ергастоплазми – $1/3$, а комплексу Гольджі – $1/2$ значень своїх кінцевих величин.

Під час лактації об'єм мітохондрій займає майже 10%, вакуолей комплексу Гольджі – 7 % об'єму клітини, а поверхня ергастоплазми становить $6 \text{ мк}^2/\text{мк}^3$. Все це свідчить про те, що секреторні клітини молочної залози до початку лактації ще не є повністю диференційованими, оскільки в перші дні лактації відбувається посилений розвиток ергастоплазми і комплексу Гольджі. Клітини молочної залози розпочинають секреторну діяльність задовго до родів. Проте їх секреторна функція повністю проявляється лише за наявності відповідних стимулів (роди, гормональні впливи та ін.) і більшої кількості органодів, що відбувається через декілька днів від початку лактації. Отже, у молозивний період секреторні клітини ще не повністю диференційовані та забезпечені органодами, що є однією із причин своєрідного якісного складу молозива.

4.8. Зміни форми клітини у процесі секреції

Форма і розміри секреторних клітин залежать від стадії секреторного циклу, пов'язаного з утворенням, накопиченням і виведенням секрету та від функціонального стану залози. Кожна стадія секреторного циклу пов'язана не лише з відповідною формою і розмірами клітин, але й з відповідним морфологічним станом її основних субмікроскопічних компонентів, котрі тією чи іншою мірою беруть участь в утворенні секрету. Оскільки морфологічні зміни в молочній залозі відбуваються циклічно, то в кожному морфофункціональному

періоді можна виявити секреторні клітини, які перебувають на різних стадіях розвитку і функціонування та становлять абсолютно різні за якістю секреторно-моторні комплекси. Ці комплекси відрізняються один від одного за функціональною активністю, характером секреторних процесів і здатністю виводити молоко, що утворилося. Під час переповнення альвеол секретом висота секреторної клітини зменшується, а ядро набуває овальної форми. У періоди активної секреторної діяльності органа на початку фази секреторного циклу альвеолярного епітелію (у момент виведення молока із залози) або після нього апікальний кінець клітини, що виходить в пусті альвеолярні просвіти, стає нерівним, а поверхня ядра складчастою. У періоди накопичення секрету в залозистих клітинах навпаки ядро набуває округло-овальну форму, а складчастість його зменшується. У лактуючих тварин клітини залозистого епітелію, які входять до складу однієї альвеоли, і навіть у межах однієї часточки, як правило, знаходяться на одному рівні секреторного циклу.

У переповнених секретом альвеолах епітелій плоский з гомогенною цитоплазмою і рівним апікальним краєм, ядро має овальну форму. Висота таких клітин 2-3 мк. Збільшення висоти секреторних клітин відбувається як результат накопичення в цитоплазмі включень білкового і жирового характеру. У альвеолах, розтягнутих секретом, клітини сплющуються, їх ширина збільшується. Проте у малопродуктивних корів активна фаза секреції не супроводжується сплющуванням альвеолярного епітелію. Залозисті клітини зберігають кубічну форму навіть за повного наповнення вим'я молоком. При цьому, що менше часу пройшло від моменту молоковиведення, то менш сплющеним буде епітелій. Тобто, залежно від функціонального стану і накопичення в альвеолі молока залозисті клітини можуть бути плоским, кубічними чи призматичними (циліндричними). Ці зміни форми клітин можуть відбуватися досить швидко (швидше ніж за одну хвилину).

Під час інволюції молочної залози зростає кількість міжальвеолярної сполучної тканини та з'являються великі жирові клітини. Альвеоли зменшуються, набувають форми трубочок, клітини в межах альвеоли набувають кубічної форми, досить часто відбувається їх лізис. Клітини, що дегенерували, видавлюються у просвіт альвеол. Міоепітеліальні клітини не піддаються дегенерації, а створюють ніби «кістяк», який підтримує залозисті клітини, що залишилися. Зі зміною розмірів і форми клітин залозистого епітелію в процесі лактації змінюється і їх кількість.

4.9. Типи секреції і секреторний цикл альвеолярного епітелію

Особливості секреторного циклу в клітині молочної залози давно привертають увагу дослідників. Розпочинаючи з минулого століття, різні автори по-різному намагалися підійти до пояснення процесу утворення і виведення секрету епітеліальною клітиною молочної залози. Спочатку вважали, що джерелом утворення краплин молочного жиру є **дегенеровані ділянки секреторної клітини**. Пізніше було висунуто теорію, згідно з якою утворення секрету (молока) відбувається як результат інтенсивного поділу клітин молочної залози з наступною їх дегенерацією, тобто шляхом **голокринового типу секреції**. Цей тип секреції передбачає вироблення секрету як результат загибелі утворюючої його клітини і супроводжується масовим інтенсивним мітозом, який відновлює кількість цих клітин. Вважали, що внаслідок дво- і багатоядерності секреторних клітин ядро, розміщене найближче до апікального краю клітини, може виходити у просвіт альвеоли і дегенеруючись, перетворюється в секрет. Проте було підраховано, що для забезпечення такого типу секреції молочної залозі необхідно було б змінювати клітинний склад п'ять разів за добу, що принаймні не реально. Крім того, і бінуклеарність, і багатоядерність секреторного епітелію не настільки поширені, щоб належним чином забезпечити утворення молока.

Ще в позаминулому столітті деякі дослідники спостерігали поряд з голокриновим і **апокриновий тип секреції**. Механізм цього типу секреції передбачає перетворення дистального кінця клітини в секрет. Дистальний кінець клітини, який перетворюється в секрет за рахунок тоненької ніжки деякий час ще зберігає зв'язок з основною частиною клітини. Потім цей зв'язок розривається і секрет виділяється в просвіт альвеоли, а клітина, що його створила знову виростає до попередніх розмірів, після чого в ній може розпочатися новий цикл секреції. Деякі із учених розподіляють апокриновий тип на два різновиди: макро- і мікроапокриновий. Для першого характерним є виділення секреторного продукту з відриванням разом із секретом частини цитоплазми, для другого – відривання від клітини лише розширених мікроросинок. За результатами морфологічного аналізу секреторний цикл розподіляють на три стадії: перша – активна секреція – високі клітини з широкою основою і куполоподібним підвищенням апікальної ділянки; просвіт альвеоли дуже вузький; друга – виведення секрету (екструзія), при цьому втрачається апікальна ділянка клітини, вона стає нижчою, а альвеолярний просвіт ширшим; третя стадія – реконструкція клітини; клітина відновлює мембрану і цитоплазму та збільшується за висотою до того часу, поки не розпочнеться новий цикл.

У момент відривання апікальної частини клітина «віддає» у просвіт альвеоли і деякі інші свої компоненти: ділянки плазмолема, фрагменти цитоплазми.

Поряд з апокриновим типом секреції в молочній залозі встановлено і **мерокриновий тип**. Цей тип секреції не супроводжується знищенням чи відторгненням ділянки клітини і не спричиняє порушення їх життєдіяльності. За мерокринового типу секреції краплина секрету (жиру), рухаючись до апікальної частини клітини, відтісняє до базальної мембрани цитоплазму і ядро. Апікальна плазмолема обтікає жирову краплину і відривається разом з нею, не захоплюючи з собою фрагменти цитоплазми. Мерокринова секреція може відбуватися і через отвори в клітинній оболонці або через непошкоджену оболонку. За першого типу, який має місце під час виходу гранул білка, зовнішня плазматична мембрана зберігається, за винятком того місця, де виходить секрет. Там утворюється невеличкий отвір (пора). Під час виділення жиру із секреторної клітини жирові краплини надходять у просвіт альвеоли разом з частиною, яка повністю покриває її апікальну мембрану. Секреторну діяльність залозистої клітини за мерокринового типу секреції умовно можна розподілити на декілька етапів: надходження вихідного матеріалу до клітини → синтез специфічного секрету → його формування → виведення за межі клітини.

Дослідженнями встановлено, що у разі подразнення молочної залози ссанням або доїнням характер секреторної діяльності клітини суттєвим чином змінюється. Так, у разі виділення секрету у проміжках між доїннями (ссаннями) апікальні ділянки секреторних клітин не пошкоджуються. Стимуляція молочної залози доїнням (ссанням) викликає виділення секрету, яке супроводжується пошкодженням апікальної частини клітини. Що інтенсивніший процес спорожнення цистерни молочної залози, то сильніше проявляється це явище.

За відсутності стимуляції доїнням (ссанням) апікальна плазмолема вкриває краплину жиру, обтікає її і відривається в момент відділення краплі секрету. Під час ссання або доїння плазмолема обволікає краплину жиру, що відділяється разом з частинами цитоплазми. Залежно від зовнішніх і внутрішніх факторів у секреторній клітині в один і той самий час може відбуватися як апокриновий, так і мерокриновий та навіть голокриновий типи секреторного процесу.

Вважають, що у молозивний період можлива перевага апокринового типу секреції, у розпал лактації переважає мерокриновий, а на стадії інволюції залози можна спостерігати і голокриновий.

Нині виділяють **леммокриновий тип** секреції. Він займає проміжне місце між апокриновим і мерокриновим. За такого типу секреції не відбувається відривання цитоплазми в момент виділення секрету із

клітини, що зближує його з мерокриновим типом, але оскільки з краплиною секрету відділяється ділянка плазматичної мембрани – він подібний до апокринового.

Проте, як свідчать дослідження, розподіл на типи секреції в секреторній клітині молочної залози належать не до секреції взагалі, а до завершального її етапу – екструзії секрету.

Оскільки основний процес екструзії в залозистій клітині відбувається у проміжку між доїннями, то виділення секрету білкової природи відносять до типового мерокринового, а жиру – до леммокринового типу. Ці два типи можна вважати основними або домінуючими.

Отже, під секрецією молока слід розуміти внутрішньоклітинний процес утворення основних його компонентів і їх виведення. Як результат синтетичних процесів із простих вихідних речовин, які надходять у клітину, утворюється складний за своїм вмістом секреторний продукт. Швидкість секреції становить в середньому 1-2 мл/г тканини за добу.

Основними фазами секреторного циклу епітеліальних клітин молочної залози є:

- поглинання (сорбція) клітиною і накопичення попередників молока, які надходять із крові і тканинної рідини;
- внутрішньоклітинний синтез складних молекул секрету в результаті внутрішньоклітинного метаболізму;
- формування синтезованого продукту в гранули або краплини секрету;
- переміщення їх до апікальної ділянки клітин (внутрішньоклітинне транспортування);
- виведення (екструзія) секрету із клітини у порожнину альвеоли.

Після цього відбувається відновлення вихідної структури клітини і початок нового циклу.

При цьому слід пам'ятати, що із завершенням секреторного циклу в клітині формування остаточного складу молока не закінчується. Відбувається і реабсорбція деяких складових частин молока. Тобто секреція і реабсорбція – два взаємопов'язаних процеси, які залежать від багатьох регулюючих факторів.

Секреторний цикл пов'язаний з послідовними змінами структури і хімізму секреторних клітин. Процес екструзії вимагає великих витрат енергії, що підтверджується скупченням великої кількості мітохондрій в апікальній частині секреторної клітини. Чільне місце в екструзії надається фосфатазам. Молекула секрету, проходячи через апікальну плазмолему, фосфорилується і з допомогою фосфатаз вивільнена енергія надходить для скорочення білків клітини, які беруть участь у виведенні секрету. Деякі фосфатази напевно беруть участь і в процесах активного

транспортування речовин, що виробляються (складників секрету) проти градієнта концентрації. Дослідженнями встановлено також вплив концентрацій іонів кальцію всередині і зовні клітини на виведення секреторного продукту.

Запитання для самоконтролю

1. Плазматична мембрана та її функціональна роль у діяльності секреторної клітини.
2. Роль ендоплазматичної сітки у діяльності секреторної клітини.
3. Ядро і його роль у виробленні секрету молочної залози.
4. Мітохондрії секреторної клітини, їх роль у її діяльності.
5. Комплекс Гольджі, його функціональна роль у діяльності секреторної клітини.
6. Значення лізосом і внутрішньоклітинних каналців у діяльності секреторної клітини молочної залози.
7. Лактогенез і його вплив на ультраструктуру секреторної клітини.
8. Зміни форми і розмірів секреторних клітин у процесі діяльності.
9. Які існують типи секреції і що таке секреторний цикл клітини?

РОЗДІЛ 5

БІОСИНТЕЗ ОСНОВНИХ КОМПОНЕНТІВ МОЛОКА

Молоко має складний хімічний склад, а за біологічною цінністю не має собі рівних серед усіх інших продуктів що зустрічаються в природі. Воно містить більше 100 різних речовин, у т. ч. більше 30 жирних кислот, 20 амінокислот, 40 різних мінеральних речовин, 17 вітамінів, десятки ферментів, різні вуглеводи, гази і т. інше. Такі його основні компоненти, як лактоза і казеїн ні в яких інших природних продуктах не зустрічаються.

Утворення молока – це складний біологічний процес, який регулюється нервовою системою та ендокринними залозами. Більшість компонентів молока утворюються із речовин, які надходять до залози з кров'ю. Вони не просто переходять із крові в молоко, а піддаються в клітинах молочної залози складним хімічним перетворенням. Поряд із цим в утворенні складових молока беруть участь і ті його інгредієнти, котрі реабсорбуються із вимені у кров. Тобто реабсорбція не лише сприяє секреції, але й сам процес секреції потребує реабсорбції.

Розглядаючи питання утворення молока необхідно постійно пам'ятати, що ефективне виведення молока, яке забезпечує найбільш повне спорожнення альвеолярного відділу залози, є важливою умовою для підтримання високого рівня секреторної активності молочної залози.

Особливо слід звернути увагу на водну складову молока, яка маючи без сумніву самостійне значення, як основне джерело води для новонародженого, поряд із цим створює середовище для формування справжніх і колоїдних розчинів решти компонентів молока, перетворюючи їх таким чином у зручні для засвоєння форми.

До сухого залишку молока входять білок, лактоза, жир, мінеральні солі і деякі інші речовини. Із небілкових азотних сполук знаходять вільні амінокислоти, сечовину, креатин та інше. Кількісний склад практично усіх компонентів молока зазнає змін залежно від умов годівлі і утримання, стадії лактації, функціонального стану організму тварини, рівня молочної продуктивності, спадковості, породи, віку, часу отелення, пори року тощо. Суттєвий вплив на склад молока роблять гормони гіпофіза й інших ендокринних залоз, холінергічні і адренергічні речовини та інші фактори.

5.1. Білки молока та їх синтез у молочній залозі

Молоко різних видів ссавців відрізняється не лише загальним вмістом білка, але і його фракційним складом. Варіабельність складу білків молока в окремих видів тварин напевно зумовлена різною поглинальною (сорбційною) і секреторною здатністю молочної залози, а

також генотипом, який характеризує не лише вид, але й породу, лінію чи родину тварин. Білки молока містять усі незамінні амінокислоти, необхідні як для пластичних, так і енергетичних функцій організму новонародженого. Вміст незамінних амінокислот у білкові молока залежить від виду тварини, породи і інших факторів. Серед білків класично виділяють казеїн і групу сироваткових білків.

Казеїн – займає 76-86 % загального білка плазми молока. Це гетерогенна група фосфопротейнів, які осаджуються із плазми (знежирене молоко) молока кислотами за рН 4,6. Його можна одержати також шляхом осаджування сульфатами натрію, амонію або методом ультрацентрифугування.

Казеїн коров'ячого молока містить 0,8-0,9 % фосфору, що суттєво відрізняється від інших тварин. У казеїні представлено декілька типів фосфатних зв'язків: моноефірний, диефірний, пірофосфатний та фосфоамідний.

Казеїн характеризується високою гетерогенністю – нині виділяють від 16 до 20 його фракцій. Під час визначення номенклатури казеїнових фракцій враховують, як правило, розчинність окремих фракцій у розчинах сечовини різної концентрації. При цьому виділяють: α -казеїновий комплекс; β -казеїновий комплекс; γ -казеїновий комплекс.

1) α -казеїновий комплекс одержуємо після розчинення казеїну в 6,6 М (молярній) сечовині та зниження її концентрації до 4,6 М. Він поводить себе як гомогенна фракція. Під час електрофорезу розподіляється на три фракції: α_1 -, α_2 -, α_3 -казеїн. Останній повністю розчиняється в 0,2М CaCl_2 . У α -казеїновому комплексі виділяють: Ca -чутливу (випадає в осад за присутності 0,03-0,4 М CaCl_2) (α_s -казеїн) частину та Ca -не чутливу частину (розчинну в CaCl_2) – це каппа-казеїн, λ -казеїн та m -казеїн. У складі α_s -казеїну виділено фракцію α_{s1} розподілену на А, В, С, D і групу α_s - подібних казеїнів. Їх різне поєднання в молоці характеризує генотип породи тварин.

У Ca -нечутливій частині α -казеїнового комплексу найбільш вивченою є фракція каппа-казеїну. Каппа-казеїн розчиняється сичужним ферментом (ренін) і виступає стабілізатором казеїнової міцели від дії іонів Ca . Під дією реніну відбувається розщеплення каппа-казеїну на дисульфід-пара-каппа-казеїн і глюкомакропептид. При цьому стабілізуючі властивості каппа-казеїну втрачаються і казеїн коагулюється іонами Ca .

Фракції λ - та m -казеїну, на відміну від каппа-казеїну, містять у своєму складі майже 1,2% фосфору і захищають α_s -казеїн від осадження його Ca^{++} .

2) β -казеїновий комплекс містить 0,48-0,6% фосфору і 0,86% сірки, осаджується із розчину казеїну в 4,6 М сечовині за зниження її

концентрації до 3,3 М (за рН 4,6). Його можна осаджувати й іонами Са за температури 35 °С. Встановлено гетерогенність β-казеїну, як результат виділено п'ять генетично розрізнених модифікацій: А, В, С, Д і Е.

3) γ-казеїновий комплекс містить 0,1-0,14% фосфору та 1,03% сірки, осаджується із розчиненого казеїну у 3,3М сечовині за зниження її концентрації до 1,7 М за рН 4,7 і додавання (NH₄)₂SO₄.

Окремі фракції казеїну напевно утворюють у молоці складні комплекси, що підтверджується введенням сечовини, яка руйнує гідрофобні зв'язки в комплексах і останні розпадаються.

Природні молекули казеїну утворюють особливим чином структуровані комплекси – міцели, розміри яких коливаються в межах 50-800 нм. До їх складу також входять іони кальцію, неорганічного фосфору та цитрату. Доведено залежність їх розмірів від концентрації неорганічних іонів.

Сироваткові білки – займають 14-24 % загальної кількості білків молока. Їх розподіляють на: термолабільні і термостійкі.

Термолабільні – це група білків, які після 30 хв кип'ятіння денатуруються і осаджуються кислотою за рН 4,6-4,7. Вони становлять 80 % від усіх сироваткових білків. Із них виділяють лактоальбумінову і лактоглобулінову фракції.

Лактоальбумінову фракцію розподіляють на 4 фракції: β-лактоглобулін А, β-лактоглобулін В, α-лактоальбумін і альбумін сироватки крові. Встановлено, що корови одних порід великої рогатої худоби виробляють лише β-лактоглобулін А, інші – лише β-лактоглобулін В, а деякі – обидві фракції.

α-лактоальбумін становить основну частину сироваткових білків. Ця фракція цікава тим, що виступає джерелом сульфгідрильних груп і містить майже 7 % триптофану.

Альбумін сироватки крові молока практично однаковий з альбуміном сироватки крові, а питання про його зміни під час переходу в молоко на сьогодні залишається відкритим.

Лактоглобуліни поділяються на дві фракції – еґглобулін – не розчинний та псевдоглобулін – розчинний у воді. До складу еґглобуліну входять гексози та гексозамін і в деяких випадках він проявляє гетерогенність. До складу псевдоглобуліну входять вуглеводи і він гетерогенний. Лактоглобуліни є імунними глобулінами і вони переходять у молоко із крові, проте не є ідентичними γ-глобулінам крові.

Термостійкі – група низькомолекулярних білків, пептидів. Вони становлять близько 24 % усіх сироваткових білків. Після кип'ятіння за рН 4,6-4,7 не випадають в осад, але осаджуються фосфорно-вольфрамовою та трихлороцтовою кислотами. У молозиві їх кількість більша ніж у молоці. Чітка роль пептидів у процесах синтезу білків не встановлена.

Ферменти молока (білкового походження) включають лактопероксидазу, каталазу, ліпазу, протеазу і деякі інші. Більшість ферментів надходять у молоко з крові або з клітинними структурами як результат відторгнення секреторного епітелію в порожнину альвеоли. В оболонках жирових кульок знаходять ензими (ксантіноксидазу, фосфатазу тощо). Лужна ж фосфатаза, яка знаходиться на поверхні жирових кульок дуже тісно зв'язана з ліпопротеїном.

Синтез білків. На сьогодні найбільш обґрунтованою є думка, що синтез білків відбувається на рибосомах із активованих амінокислот. Поряд із цим необхідно зазначити роль ДНК, РНК, АТФ і ГТФ та низки інших специфічних ферментів за синтезу більшості фракцій білків (α - і β -казеїн, β -лактоглобулін, α -лактоальбумін). На користь цього твердження свідчить поєднане з секреторною активністю підвищення вмісту нуклеїнових кислот у тканині молочної залози. Поряд із цим максимальному синтезу білків молока передують зростання синтезу РНК та встановлена кореляція між відносною кількістю деяких амінокислот, зв'язаних з інформаційною РНК (і-РНК), та відносним вмістом цих самих амінокислот у молекулі казеїну.

Нині є низка досліджень, які свідчать, що синтез білків відбувається також у ядрі, мітохондріях клітини та вакуолях апарату Гольджі під контролем гормонів секреторної клітини. Це зумовлює міжвидову різницю білків. На характер такого синтезу мають вплив і медіатори.

Стосовно попередників синтезованих у залозі білків молока питання до кінця не з'ясоване. Одні вважають, що білки молока синтезуються із вільних амінокислот, які надходять з крові. Проте розрахунки свідчать, що вільні амінокислоти не здатні створити необхідний амінокислотний фонд для синтезу білків. Більше того, вважають, що γ -казеїн і альбумін молочної сироватки походять безпосередньо із крові. Встановлено, що молочна залоза, за умови надходження у достатній кількості α -аміноазоту та незамінних амінокислот, має достатній метаболічний апарат, щоб забезпечити формування необхідного фонду амінокислот для синтезу білків молока.

Висловлюється також думка стосовно того, що поряд із синтезом білків із окремих амінокислот, в утворенні білків молока (особливо казеїну) беруть участь безпосередньо і окремі пептиди, тобто без їх попереднього розщеплення до амінокислот. Проте, напевно, мова не може йти про утворення між ними пептидних зв'язків, а лише про їх «зшивання» іншими, наприклад ефірними зв'язками, оскільки показано, що казеїнові молекули побудовані із окремих поліпептидних ланцюжків, зв'язаних фосфатними містками. Тут маються на увазі перш за усе транспептидазні реакції і нуклеопептиди, хоча така точка зору і викликає серйозні заперечення. Поряд із цим виділена ферментативна система, яка

фосфорилує фосфопептиди як із тканини молочної залози, так із інших органів де відбувається синтез фосфопротейнів.

Таким чином, викладені матеріали переконливо свідчать про складність і багатоступеневість синтезу білків молока в молочній залозі.

5.2. Ліпіди молока та їх синтез у молочній залозі

Молочний жир – одна із найбільш цінних за енергетичною цінністю складових частин молока. З моменту утворення в цитоплазмі секреторних клітин він має свій особливий подальший шлях. Він не розчиняється у плазмі молока і осмотично нейтральний, а тому є найбільш «незалежним» компонентом. Через це його вміст коливається як у різних видів, так і у одної і тієї самої тварини у більш широких межах ніж інші компоненти. Більше того, у цистернальній порції молока концентрація жиру, як правило, суттєво менша ніж у альвеолярній. Молочний жир цистернального молока відрізняється від жиру залишкового молока меншим вмістом летких, розчинних у воді жирних кислот, але більшим вмістом ненасичених жирних кислот. За збільшення інтервалу між доїннями вміст жиру зменшується.

Слід зазначити, що у диких ссавців молоко, на відміну від великої рогатої худоби, відрізняється більш високим вмістом жиру у ньому. Так, у антилопи канна, лося і північного оленя вміст жиру в молоці сягає 14-20 % і більше. Рекордсменами за вмістом жиру в молоці (до 50 %) є деякі види ластоногих і китоподібних.

Склад молочного жиру досить складний. На сьогодні в ньому крім тригліцеридів, які становлять 98-99 % загального вмісту ліпідів молока, виділяють: лецитин, кефалін, сфінгомелін, холестерин, ергостерин, цереброзиди, вільні жирні кислоти, жиророзчинні вітаміни, каротиноїди і деякі інші жироподібні речовини. Жир у молоці знаходиться у формі дрібних жирових кульок діаметром від 0,1 до 10,0 мікрон покритих ліпопротеїдною мембраною з гідрофільною поверхнею. Оболонка цих кульок являє собою складну суміш з фосфоліпиду, протеїну, вітаміну А, каротину, холестеролу, гліцерину і різних ферментів. Послідовність їх розміщення у цій оболонці напевно така: жир → фосфоліпід → протеїн → вода.

Теоретично у складі молочного жиру міститься не менше 4913 гліцеридів. Вони суттєво відрізняються від гліцеридів жирових депо організму, і в першу чергу тим, що містять у своєму складі велику кількість насичених низькомолекулярних жирних кислот. Молекули тригліцеридів молока не одно кислотні, а різнокислотні, що підтверджується їх різними фізико-хімічними константами: температурою плавлення, йодним числом тощо. За жирнокислотним складом молочний жир різних ссавців надзвичайно відрізняється (табл. 1)

Таблиця 1

Вміст жирних кислот (%) у молочному жири деяких сільськогосподарських тварин (за Яковлев В.Г., 1962)

Жирні кислоти	Корова	Вівця	Коза	Верблюдиця	Буйволиця	Свиня	Кобила
Масляна	4,0	2,8	3,0	2,1	5,1	-	0,4
Капронова	2,3	2,6	2,5	0,9	0,2	-	0,9
Капрілова	0,8	2,2	2,8	0,6	0,3	1,3	2,6
Капрінова	1,9	4,8	10,0	1,4	0,7	-	5,5
Лаурінова	2,2	3,9	6,0	4,6	2,0	-	5,6
Мірістінова	9,3	9,7	12,3	7,3	11,9	1,5	7,9
Пальмітинова	25,5	23,9	27,9	29,3	34,2	6,9	16,1
Стеаринова	11,8	12,6	6,0	11,1	12,2	6,5	2,9
Арахінова	0,8	1,1	0,6	-	-	-	0,3
Деканова	0,2	0,1	0,3	-	0,1	-	0,9
Додеканова	0,2	0,1	0,3	-	-	-	1,0
Тетрадеканова	0,9	0,6	0,8	-	1,0	-	1,8
Гексадеканова	2,3	2,2	2,6	-	3,2	8,3	7,5
Олеїнова	34,3	26,3	21,1	38,8	27,5	6,7	18,7
Октодекадієнова	2,1	5,2	3,6	3,8	0,5	4,6	7,6
Октодекатрієнова	-	-	-	-	-	-	16,1
C ₂₀ –C ₂₂	1,4	1,9	0,2	-	1,0	4,2	5,1

На сьогодні встановлено, що до складу жиру молока входить понад 20 ненасичених та насичених жирних кислот, серед яких виявлено кислоти з непарним числом вуглецевих атомів. Головний компонент – пальметинова і олеїнова кислоти.

Синтез молочного жиру відбувається в два етапи: 1) утворення жирних кислот і гліцерину; 2) утворення тригліцеридів молока. Попередниками жирних кислот молочного жиру (високомолекулярних) є кислоти ліпідів крові. Частина їх синтезується у самій молочній залозі, оскільки встановлено, що вона поглинає тригліцериди крові, які входять до складу хіломікронів (ліпопротеїдів низької молекулярної маси). Установлено, що у жуйних джерелом високомолекулярних жирних кислот виступає метаболічно рухлива фракція тригліцеридів, яка знаходиться у складі ліпопротеїдів низької молекулярної маси (β-ліпопротеїдів) плазми крові.

У синтезі молочного жиру бере участь також фракція неестерифікованих (вільних) жирних кислот крові. Ця кількісно дуже маленька фракція має важливе функціональне значення, оскільки має високу метаболічну активність. Установлено, що молочна залоза володіє активною ферментною системою біосинтезу ненасичених жирних кислот із насичених. Так, одна із найбільш представлених жирних кислот

пальметинова має dvojake походження: частково синтезується із низькомолекулярних попередників в клітинах молочної залози, а частково із тригліцеридів крові. Рівень же жиру і жирних кислот у крові і плазмі залежить від кількості і якості спожитих кормів, а співвідношення вказаних джерел – від функціонального стану і рівня годівлі тварин. Встановлено кореляційну залежність між кількістю рубцевих метаболітів (леткі жирні кислоти) і синтезом молочного жиру.

Попередниками низькомолекулярних жирних кислот молочного жиру є ацетат (оцтова кислота) і β -оксібутират хоча в кожній конкретній момент ступінь їх відносної участі в біосинтезі молока може суттєво різнитися. Їх велике витрачання молочною залозою пояснюється інтенсивним утворенням у рубці і високою концентрацією у крові жуйних. Проте у нежуйних вказані попередники суттєвого значення у біосинтезі жиру не мають.

Синтез жирних кислот і його регулювання у тварин з однокамерним і багатокамерним шлунком відбувається по-різному внаслідок видмынності у перетравленні вуглеводів корму.

У жуйних глюкоза не бере участі в процесах синтезу жирних кислот, а використовується для біосинтезу лактози і інших потреб організму тварини, що виробляє молоко. З іншого боку у цитоплазмі клітин молочної залози жуйних міститься активна ацетил-КоА-синтетаза, що пояснює формування ацетил-КоА безпосередньо із ацетату. Отже, головний шлях синтезу жирних кислот у молочній залозі лежить через утворення і конденсацію малоніл-КоА (малоніл-коензиму А) (із ацетил-КоА і CO_2) на мікросомах.

Друга складова молочного жиру – гліцерин – надходить у залозу із циркулюючої крові або синтезується із глюкози безпосередньо в молочній залозі. Із жирних кислот і гліцерину утворюються тригліцериди молочного жиру, при цьому гліцерин попередньо перетворюється у гліцерофосфат.

Нині також висловлюють думку, що синтез жирних кислот молочного жиру може відбуватися у жировій міжальвеолярній тканині вим'я з наступним переходом до альвеолярного епітелію, де й відбувається синтез тригліцеридів і утворення жирових кульок.

Як бачимо, дехто вважає, що молочний жир синтезується у мітохондріях, а інші допускають включення жирних кислот за межами секреторної клітини у молоці, оскільки в процесі секреції до молока надходить низка ферментів, необхідних для синтезу тригліцеридів.

Крім тригліцеридів, до складу молочного жиру у незначних кількостях входять: фосфатиди, фосфоліпіди, стерини, холестерин і його ефіри, цереброзиди, кетоніві сполуки, вільні жирні кислоти, жиророзчинні вітаміни і каротиноїди. Як правило, ці складники або розчинені в жирові, або знаходяться на поверхні жирових кульок.

5.3. Вуглеводи молока та їх синтез у молочній залозі

Основним вуглеводом молока є лактоза, яку як результат того, що вона синтезується винятково у тканинах молочної залози, називають також молочним цукром. Концентрація лактози в молоці залежить від виду тварини, стадії лактації, умов годівлі і деяких інших факторів.

Лактоза (поряд із натрієм і калієм) – один з основних осмотично-активних компонентів молока. У перші години після родів вміст її у молозиві незначний, а потім поступово зростає. Лактоза – дисахарид, який під дією ферменту лактази гідролізується на глюкозу і галактозу ($C_{12}H_{22}O_{11}$). У молоці цей дисахарид, за впливу молочнокислих бактерій, досить легко зброджується і перетворюється у молочну кислоту.

Осмотичний тиск молока такий самий як і крові. Він підтримується на відповідному рівні завдяки рівновазі між концентрацією лактози і розчинених у крові мінеральних речовин.

Як відомо, синтез лактози розпочинається лише наприкінці тільності і триває впродовж лактаційного періоду. Його швидкість залежить від концентрації синтезованої лактози у епітеліальних клітинах (секреторних) молочної залози, а також і від інтенсивності синтезу молочних білків (протеїнів).

Основним попередником обох складових частин лактози є глюкоза, яка надходить у секреторну клітину молочної залози з крові. Так, наприклад, у кіз молочна залоза поглинає із 100 мл. крові в середньому 19,4 мг глюкози. Попередниками лактози можуть слугувати також: крохмаль, пропіонат, карбонат, капрілат, гліцерин тощо. Їх включення у лактозу відбувається, напевно, після того, як вони перетворюються в печінці у глюкозу або ж у самій молочній залозі. Якщо питання стосовно того із чого синтезується лактоза вивчено, то, на жаль, механізм перетворення глюкози і галактози та утворення лактози у процесі секреції молока до кінця не вивчено.

Поряд із лактозою молоко може містити сліди моносахаридів і невелику кількість олігосахаридів та гексозамінів.

5.4. Вітаміни молока

У молоці знаходять 17 із 20 відомих сьогодні вітамінів: жиророзчинні – А, Д, Е, К та водорозчинні – аскорбінова, фолієва, п-амінобензойна, нікотинова та пантотенова кислоти, біотин, інозит, піридоксин, рибофлавін, тіамін, B_{12} . На їх уміст у молоці мають вплив фактори як внутрішнього, так і зовнішнього середовища.

Вітамін А (ретинол) – регулює діяльність нервової системи, бере участь у білковому, вуглеводному і мінеральному обміні, біосинтезі

гормонів та окисно-відновних процесах в організмі. Джерело утворення вітаміну А – пігмент каротин, який синтезується рослинами.

У крові корови знаходиться переважно каротин, з переважанням β -каротину. У молоці корови і кобили знаходиться і каротин і вітамін А, а у молоці кози, свині і буйвола – лише вітамін А. Молоко корови містить, 0,05-0,60 мг/кг – каротину і 0,04 – 1,0 мг/кг вітаміну А.

У молозиві вітаміну А і каротину в 10 разів більше ніж у звичайному молоці.

Вітамін Д – бере участь у мінеральному, вуглеводному і білковому обміні. У молоці представлений вітамінами D_2 , D_3 і рідше D_4 . Вітамін Д тварини отримують з кормами. Крім того, під впливом сонячного світла (ультрафіолетового проміння) у значній кількості він утворюється із провітаміну D у підшкірній жировій тканині. У зв'язку із цим велике значення має утримання дійних корів на відкритих кормо-вигульних майданчиках або на пасовищі для їх опромінення ультрафіолетовими променями. Для підвищення вмісту вітаміну у молоці у стійловий період бажано опромінювати корів, згідно з існуючими інструкціями, ультрафіолетовими лампами. Депо вітаміну D є печінка, хоча деяка його кількість накопичується у мозку, нирках, шкірі, кишківнику та еритроцитах.

Отже, концентрація вітаміну D у молоці залежить від його вмісту у кормах та рівня ультрафіолетового опромінення тварин. Залежно від пори року вміст вітаміну D в молоці коливається від 0,343 до 1,5 мкг/кг. У молозиві вітаміну D у 2-3 рази більше ніж у молоці.

Вітамін Е (токоферол) – має величезне фізіологічне значення оскільки бере участь майже у всіх обмінних процесах в організмі. Впливає на плодючість і лактаційну діяльність. Відомо 7 типів токоферолів, які відрізняються за біологічною активністю. У молоці корів він представлений α -токоферолом. Токоферолі синтезуються лише у рослинах і надходять у організм тварини **лише з кормом**, а тому концентрація вітаміну Е в молоці значною мірою залежить від його вмісту у кормах. У середньому в молоці корів міститься майже 850 мкг/кг вітаміну Е з коливаннями від 1050 мкг/кг – влітку до 640 мкг/кг – взимку. Між вмістом вітамінів Е і А у молоці корів існує певна залежність. За високої концентрації вітаміну Е спостерігається низька А-вітамінна активність і навпаки. Накопичується, як правило, у печінці, а також у жировій, м'язовій і інших тканинах.

Вітамін К – знаходиться у 2 формах – філлохінон (K_1) і фарнохінон (K_2). Молоко – відносно бідне джерело вітаміну К. Його кількість не пов'язана із вмістом у кормах, тобто він синтезується в організмі тварини.

Вітамін В₁ (тіамін) – бере участь у синтезі нуклеїнових кислот і білка. Синтезується тіамін рослинами і численними мікроорганізмами. У

жуйних синтез вітаміну В₁ здійснюється мікрофлорою рубця, а тому вони не потребують надходження цього вітаміну з кормом. У молоці В₁ знаходиться у вільному вигляді, а також входить до складу монофосфатів. Близько 10 % тіаміну знаходиться у сполуках з протеїном.

У молоці корови міститься у середньому 450 мкг/кг, кобили – 291, вівці – 874, кози – 356 мкг/кг тіаміну.

Вводячи до раціону корів деякі білкові і вуглеводневі добавки, каротин і вітамін А, солі кальцію і фосфору, мікроелементи Cu, Mn, Co, Fe можна підвищити вміст тіаміну на 15-20 %. При маститах вміст тіаміну у молоці зменшується.

Вітамін В₆ (рибофлавін) – належить до широковідомих у природі пігментів – флавінів. У тканинах тварини відбувається утворення рибофлавінфосфорної кислоти, або флавінмононуклеотиду та флавінаденіндинуклеотиду, які й виступають як простетична група низки ферментів – флавопротеїдів, котрі відіграють досить важливу роль у окисно-відновних реакціях організму. У жуйних рибофлавін утворюється мікрофлорою рубця, а тому вони не потребують його надходження з кормом. Телятам у перші місяці життя рибофлавін має надходити з кормом, оскільки у них ще не сформовано рубцеве травлення, тому молоко для них є одним із основних джерел рибофлавіну. Концентрація рибофлавіну в молоці корів коливається від 1100 до 2800 мкг/кг, що залежить від пори року та породи корів. У молозиві корови його концентрація у 3-4 рази більша.

Порівняно з молоком корови концентрація рибофлавіну у молоці овець більша у 2,2, а кіз – у 1,3 рази, а кобили – втричі менша.

Вітамін В₃ (пантотенова кислота) – входить до складу кофермента-А, який бере участь у синтезі пептидних зв'язків, ліпоїдів і холестерину. Нестача пантотенової кислоти в організмі обмежує реакції ацетилювання великої кількості сполук та викликає дерматити, ураження наднирників, зупинку росту, розлади травлення, ушкодження нервової системи, розлади координації руху і т. інше.

Вітамін В₃ синтезується зеленими рослинами, дріжджами і більшістю бактерій, які знаходяться, в тім числі, і у передшлунках жуйних. У молоці його знаходиться 2,9-4,0 мкг/кг, а у молозиві значно менше. На початку лактації (3-4-й місяць) концентрація В₃ різко зростає, а у подальшому поступово зменшується і перед запуском становить лише 1,0-2,0 мкг/кг. Молоко вівці містить 5,9 мкг/кг, кози – 2,9 та кобили – 1,6 мкг/кг вітаміну В₃.

Вітамін В₆ (піридоксин) – піридоксин і його похідні піридоксаль та піридоксамін у тканинах тварини фосфорилуються і входять до складу ферментів трансаміназ, які беруть участь у перетвореннях амінокислот. Піридоксин синтезується рослинами і мікроорганізмами. У жуйних основна частина потреби у вітаміні В₆ забезпечується за рахунок його синтезу

мікрофлорою рубця. У свіжовидоєному молоці корови вітамін В₆ знаходиться переважно у формі піридоксаля та піридоксаміна. На початку лактації (3-5-й місяць) концентрація В₆ різко зростає, а у подальшому поступово зменшується. Вміст В₆ коливається у досить широких межах – 0,22-1,7 мг/кг, що залежить як від породи тварин, так і від пори року. У молоці овець його міститься 31-547 мкг/кг, кіз – 200-430, а буйволиць – 3250 мкг/кг.

Вітамін В₁₂ (кабаламін) – єдиний у природі вітамін до складу якого входить метал кобальт. Кобаламін бере участь у синтезі металевих груп, біосинтезі білка, відновленню сульфідних груп у сульфгідрильні, синтезі дезоксирибозидів та у реакціях ізомеризації. Нестача вітаміну В₁₂ викликає низку фізіологічних порушень, злоякісну анемію, зниження функції утворення крові, розлади нервової системи. У жуйних вітамін В₁₂ синтезується мікрофлорою рубця. Оскільки до складу вітаміну входить кобальт, то його нестача у кормах може затримувати синтез кобаломіну у травному каналі тварини. Концентрація кобаломіну у молоці корів і буйволиць становить 3,5-4,5 мкг/кг, вівці – 7,0-8,0, кобили – 1,5-1,7 мкг/кг молока.

Вітамін В_с (фолієва кислота) – тісно пов'язана з процесами утворення крові. Фолієва кислота синтезується рослинами, бактеріями і кишковою мікрофлорою. У жуйних основна потреба у цьому вітаміні задовольняється за рахунок його синтезу мікрофлорою рубця і лише незначна частина надходить із зеленими кормами. Середня концентрація вітаміну В_с у молоці корів складає 529-539 мкг/кг, вівці – 1348, кози – 1043, кобили – 595 та буйволиць – 5500 мкг/кг і залежить від породи тварини та пори року.

Вітамін РР (нікотинова кислота) – в організмі тварин знаходиться у формі нікотинаміду і бере участь у вуглеводневому, білковому та мінеральному обміні. За нестачі нікотинової кислоти не відбувається синтез низки дегідраз, що спонукає порушення окиснювальних процесів в організмі тварини. У жуйних синтезується мікрофлорою рубця та усмоктується у кров'яне русло. Само собою молоко – слабе джерело нікотинової кислоти, проте наявні у ньому протеїни виправляють цей недолік, оскільки із них і за їх участі у тілі тварини утворюється нікотинова кислота. Середня концентрація вітаміну РР у молоці корови становить 8350 мкг/кг, вівці – 3930 та кобили – 580 мкг/кг.

Вітамін Н (біотин) – широко представлений у природі як у вільному стані, так і вигляді сполук. Бере активну участь у білковому, жировому та вуглеводному обміні. Нестача викликає розлади нервової системи, затримку росту і дерматити. Середня концентрація вітаміну Н у молоці корови коливається у досить широких межах – 16,0-50,0 мкг/кг, вівці – 57,0, кози – 48,0 та кобили – 10,0 мкг/кг. Максимальна кількість вітаміну Н спостерігається на другому місяці лактації з поступовим зниженням до її закінчення. У молозиві вітаміну Н у 5-10 разів менше, ніж у молоці.

Вітамін С (аскорбінова кислота) – бере участь в усіх окисно-відновних процесах організму та активує ферменти, які розщеплюють білки. Вважають, що кількість аскорбінової кислоти у молоці залежить не стільки від вмісту його у кормах, скільки від його синтезу мікрофлорою у травному каналі. Вітамін С, який синтезується мікрофлорою у рубці, усмоктується потім у кров і розноситься по організму, потрапляючи таким чином до молочної залози. Установлено, що у молочній залозі із кожного літра такої крові затримується біля 0,3 мг вітаміну С. За даними деяких джерел вміст аскорбінової кислоти у молоці корів складає 3,0-75,0 мг/кг, а у молозиві – 56,0 мг/кг. Мінімальну його кількість знаходять у літні місяці, при суттєвому підвищенні взимку. Різна концентрація вітаміну спостерігається і впродовж доби: вона максимальна увечері і мінімальна – у вранішніх надоях. У молоці інших тварин (кобила, свиня) вітаміну С у декілька разів більше.

Холін – основна фізіологічна роль полягає у ліпотропному впливі на жировий обмін у печінці. Нестача холіну викликає жирову інфільтрацію печінки дегенеративні зміни у нирках, судинах і інших органах. У жуйних синтезується мікрофлорою рубця, тобто ендогенно. Рівень біосинтезу залежить від забезпечення організму тварини метіоніном. Концентрація холіну у молоці корів становить у середньому 260,0-280,0 мг/кг, овець – 347,0, кіз – 287,0 та кобил – 160,0 мк/кг. У молозиві холіну у 2-5 разів більше ніж у молоці. Ось чому, оскільки у телят на початку онтогенезу холіну не вистачає, важливо якомога раніше напоїти їх молозивом.

5.5. Мінеральні речовини та інші компоненти молока

Вміст мінеральних речовин у молоці різних видів тварин неоднаковий (табл. 2). Проте існує загальна модель їх розподілу між колоїдною і розчинною фазами. Так, кальцій і магній знаходиться в обох фазах і зв'язаний з казеїном, фосфорною та лимонною кислотами. Від загальної кількості кальцію молока 2/3 знаходяться у колоїдній формі у вигляді кальцієвого казеїнату, фосфату і цитрату. Із третини, що залишилася – 55% зв'язано з лимонною та 10% – фосфорною кислотами і 35% – знаходиться у вигляді іонів. Цим напевно пояснюється висока концентрація кальцію у молоці, яка визначає його осмотичний тиск. Із фосфорної кислоти орієнтовно лише половина знаходиться у колоїдному стані. Окрім поданих у таблиці мінеральних речовин у молоці ссавців знаходять мінімальні кількості (сліди), так званих мікроелементів: Со, Zn, Al, Pb, Mn, Cr, Ti, W, Li, Ni і деякі інші. Значна частина мікроелементів зв'язана з протеїнами оболонки жирових кульок. Деякі із них входять, як складова частина, до складу ферментів: залізо до пероксидази, кобальт –

до вітаміну В₁₂ і т. інше. Вміст макро- і мікроелементів у молоці залежить від їх надходження з кормами або мінеральними добавками.

Таблиця 2

Середні показники вмісту макроелементів у молоці, г/100 г

Тварини	K	Na	Ca	Mg	Cl	P
Корова	0,14	0,04	0,13	0,01	0,08	0,12
Американський бізон	–	–	0,18	–	0,06	0,12
Буйволиця	0,15	0,05	0,12	0,01	0,11	0,10
Вівця	0,19	–	0,19	–	0,14	0,15
Коза	0,17	–	0,14	0,02	0,15	0,12
Кобила	0,17	–	0,10	0,01	0,02	0,06
Свиня	–	–	0,27	–	0,09	0,16

Окрім указаних компонентів до його складу входять: небілкові азотисті сполуки, газів, вода, солі, ферменти і пігменти. Небілкових азотистих сполук (сечовина, креатин, сечова кислота, пуринові основи, аміак, гіппурова кислота, вільні амінокислоти і пептони) в молоці міститься майже 0,05–0,2%. В одному літрі молока міститься також 50-80 мл. газів, у тому числі вуглекислого –50-70%, кисню – 5-10 та азоту – 20-30%.

Із ферментів у молоці знаходять: окисно-відновні або дегідрози (редуктази) – пероксидаза і каталаза; трансферази (ферменти переносу); гідролази (протеолітичні ферменти, лактаза, амілаза, фосфатаза); ліпази; ізомерази та лігази.

Від пігментів, які містяться у молоці, залежить його колір. Так, жовтуватий відтінок молока зумовлений яскраво-жовтим пігментом, який є у його складі. Вода також є обов'язковим компонентом молока. Її міститься у його складі майже 87 %.

Сольовий склад молока зумовлений солями як неорганічних, так і органічних кислот (фосфорнокислі, казеїновокислі та лимоннокислі).

Запитання для самоконтролю

1. Білки молока і їх синтез у молочній залозі.
2. Що таке казеїновий комплекс, його представники у молоці.
3. Сироваткові білки і їх представники у молоці.
4. Ліпіди молока.
5. Синтез ліпідів у молочній залозі.
6. Вуглеводи молока.
7. Синтез вуглеводів молока у молочній залозі.
8. Вітаміни молока і їх надходження до секрету.
9. Мінеральні і інші речовини молока.

РОЗДІЛ 6

РЕГУЛЮВАННЯ СЕКРЕЦІЇ МОЛОКА

Секреція молока у молочній залозі у проміжках між доїння, а також упродовж усього лактаційного періоду має свої закономірності. Ще в 1924 році С.А. Ragsdale et al. було встановлено, що секреція молока поступово знижується за кожен наступну годину після доїння і становить 95% від рівня секреції молока попередньої години. Bailey L. (1955) зробив висновок, що секреція молока зменшується зі збільшенням інтервалу між доїннями. Автори визнають поступове зниження секреції молока у проміжку між доїннями. Головною причиною такого зниження вважають підвищення внутрішньовименного тиску у міру накопичення молока у вимені – у разі заповнення системи на 80-85 % тиск досягає 25 мм. ртутного стовпчика. При цьому альвеоли розтягуються, залозистий епітелій ущільнюється, і створюються несприятливі умови для молокоутворення. Нікітін В.І. (1953) у своїх дослідженнях установив, що внутрішньовим'яний тиск упродовж 9 годин після доїння не змінюється. Це зумовлено тим, що у міру накопичення молока у вимені рефлекторно знижується тонус м'язових елементів, при цьому збільшується його ємність, а тому тиск не зростає. На жаль, питання про закономірності секреції молока у проміжках між доїння й донині недостатньо з'ясоване. Це пояснюється різними методичними підходами, а також труднощами пов'язаними з морфологічними і функціональними особливостями молочної залози.

Рахманов І.В. (1993) виконав дослідження на лактуючих коровах, у яких було проведено повну денервацію вим'я. У дослідний період з вимені виводили тільки цистернальне молоко, а альвеолярне впродовж 10 діб не виводилося, оскільки було відключено аферентну імпульсацію з рецепторів молочних залоз. До кінця дослідного періоду секреція молока знизилася на 20 %, зменшилася кількість жиру, білка та лактози. Відбулося вимкнення аферентної імпульсації з рецепторів молочних залоз, а механізми, які стимулюють процеси молокоутворення не вимикалися. Дослідженнями доведено, що стимули доїння впливають на підвищення виділення лактогенних гормонів аденогіпофізом, які впливають на інтенсивність обміну речовин в організмі, підвищують абсорбування метаболітів крові молочною залозою і секрецію молока у перші години після доїння. За вимкнення стимулів доїння секреція молока значно знижується.

Молочна залоза секретує молоко з нерівномірною швидкістю. У перші 3-4 години спостерігається підвищення секреції молока, потім вона знижується до певного рівня, в середньому до 580 гр/год і на такому рівні зберігається впродовж 10 годин.

Секреція молока складається з двох фаз: 1 - фаза безперервної щодо рівномірності швидкості секреції молока; 2 - фаза періодично підвищеної секреції молока. Вона включається оптимальними стимулами доїння у перші 3 години і нашаровується на фазу безперервної секреції молока. Кожна фаза має свій, дещо особливий, механізм регулювання. Фаза безперервної секреції регулюється гуморально-гормональним механізмом за принципом морального зв'язку (Д. Вундер, 1965). Гормон пролактин, який надходить з аденогіпофіза у кров, пройшовши тканинами молочної залози, інактивується. Лактогенні гормони, пройшовши з кров'ю організмом і молочною залозою, втрачають свою активність, а, отже, зменшується їх вміст. Така кров, поступаючи до гіпоталамуса, слугує збудником хеморецепторів ядер гіпоталамуса, у якому утворюються нейрогормони **ліберіни**, які надходять до крові, і портальною судинною системою доставляються до аденогіпофіза, у якому стимулюється виділення нової порції лактогенних гормонів.

Ці гормони, потрапляючи у кров, стимулюють в організмі обмін речовин, як результат утворюються попередники молока, використовувані молочною залозою для синтезу основних компонентів молока, підвищують проникність мембран секретуючих клітин молочної залози для попередників молока, активізують ферментні системи у самих секреторних клітинах, що забезпечує синтез жиру, білка, лактози та інших компонентів.

Фаза підвищеної секреції молока включається періодично тільки стимулами доїння чи ссання. Механізм регуляції цієї фази нейро-рефлекторно-гуморальний. Сутність його полягає у тому, що під час акту доїння (ссання) подразнюються рецептори молочної залози, головним чином механорецептори дійок, двома механічними впливами: оптимальною силою тиску за стискання дійок і частотою ритму їх стиснення. За цих умов нервові імпульси аферентними нервовими шляхами надходять у спинний мозок, потім у довгастий мозок і гіпоталамус, стимулюючи виділення у кров підвищеної дози лактогенних гормонів, які впродовж трьох годин стимулюють у молочній залозі підвищену секрецію молока.

Фази секреції молока та механізми їх регулювання є важливим фізіологічним обґрунтуванням сутності процесу доїння, що забезпечують не лише включення механізму рефлексу молоковіддачі і виведення молока, накопиченого у ємкісній системі вимені, а й включення механізмів, які стимулюють подальший процес підвищення швидкості утворення молока. Звідси випливає, що роздоювання корів здійснюватиметься лише у тому випадку, якщо після кожного доїння більш ефективно включатиметься фаза підвищеної швидкості секреції молока. Якщо техніка доїння за своїми принципами і параметрами не забезпечує включення фази підвищеної секреції, роздоювання корів за цих умов не буде, одночасно відбудеться і згасання фази 1, що підсумку

призведе до передчасного припинення лактації. Згасання секреції молока впродовж лактаційного періоду – закономірне явище. Проте в одних випадках лактаційна крива впродовж усього лактаційного періоду підтримується на більш високому рівні, а у інших вона швидше згасає, і лактація передчасно припиняється.

Основним інгібітором лактаційної функції організму є гормон прогестерон, який утворюється під час вагітності у жовтому тілі яєчників. Гормон прогестерон надходить з жовтого тіла до крові, потім у гіпоталамус, через який робить гальмуючий вплив на виділення лактогенних гормонів. При цьому знижуються метаболічні процеси як в організмі загалом, так і у молочній залозі, що призводить зокрема до зниження рівня секреції молока. Дослідженнями встановлено, що ручний спосіб доїння є більш адекватним і завдає сильніші подразнення на рецептори дійок за рахунок сили тиску за стискання дійок і частоти ритму їх стискання (55-80 кПа) порівняно з машинним способом доїння (3-8 кПа). Також були проведені дослідження впливу ручного і машинного способів доїння на ефективність використання поживних речовин корму споживаного і секрецію молока. Результати дослідів показали, що ручне доїння підвищує ефективність дії на включення механізмів, стимулюючих лактацію, сприяє підвищенню обміну речовин як в самому організмі, так і в молочній залозі. За цих умов поживні речовини корму більше використовуються молочною залозою на процес утворення молока і менше на відкладення в тілі організму.

Отже, сила тиску на дійку є головним чинником у механічній дії на рецептори дійок, генеруючих ці подразнення в імпульси, які стимулюють через гіпоталамо-гіпофізарну систему виділення лактогенних гормонів, а це зумовлює більше підвищення рівня лактаційної кривої впродовж усього лактаційного періоду. При цьому у фазі безперервної секреції концентрація пролактину у крові вища, ніж у фазі підвищеної секреції (Протасова Б.І., 1988). У другій фазі знижується інтенсивність окисно-відновних процесів у молочній залозі і у самому організмі – активність ферменту каталази під час вивчення артеріовенозної різниці вища у першій фазі, отже, молочна залоза активно утилізує кисень у першій фазі. Крім того, у другій фазі знижується чутливість провідних нервових шляхів до стимулів доїння. Більш високий рівень секреції молока у перші місяці лактації, після отелення, зумовлений відсутністю інгібуючого фактора – гормону прогестерону. У останні місяці лактації, з настанням тільності і до кінця лактаційного періоду відбувається поступове зниження лактаційної кривої під впливом поступового надходження до крові прогестерону з жовтого тіла яєчників. У цей період лактаційна крива підтримується на відповідному рівні під впливом стимулів доїння, які протидіють гальмівному впливу гормону.

У регулюванні секреції молочної залози відразу після родів (лактогенез) і впродовж лактації (лактопоез) беруть участь різні, тісно пов'язані між собою, регуляторні механізми.

На початку секреції, у молозивний період, секрет так само, як і морфологічні та функціональні властивості молочної залози і активність її ферментативних систем суттєво відрізняється від такого у період, коли лактація встановилася. У регулюванні діяльності залозистого епітелію молочної залози беруть участь: нервова система, медіатори і гормони.

6.1. Аферентна та еферентна імпульсації як фактор регулювання секреції молока

У молочній залозі добре представлені різноманітні зовнішні і внутрішні рецептори (механо-, термо-, баро-, хеморецептори). Кількість і діяльність рецепторів в міру розвитку залози, а особливо у період секреторної активності органа значно змінюється.

Більшість дослідників вважають, що стимули з дійок і паренхіми залози викликають рефлекторне виділення пролактину й інших лактогенних гормонів хоча дехто із учених не надає їм провідного значення у регулюванні секреції молока. Досліди з реєстрацією біопотенціалів з периферичного кінця зовнішнього статевого нерва, який іннервує молочну залозу, показали суттєву зміну електричної активності нерва за дії на залозу стимулів смоктання, тактильних, хімічних, термічних і механічних подразнень.

Експериментально доведено вирішальне значення імпульсації з молочної залози в інтенсифікації її секреції. Подразнення аферентних нервових волокон викликає зростання секреції, і що довше подразнення, то вища інтенсивність секреторного процесу.

Установлено, що аферентна імпульсація від молочної залози має велике значення в регулюванні не лише сумарного утворення молока, але й фракційного складу його білків. Подразненнями рецепторів молочної залози навіть у статево незрілих самок можна викликати секрецію молока. Експериментальними дослідженнями доведено, що одне тільки механічне подразнення рецепторів молочної залози (без вагітності і родів) може стимулювати діяльність секреторного апарату молочної залози. Стимулювання дійок ссанням або доїнням сприяє швидшому виділенню пролактину, АКТГ і окситоцину з гіпофіза. Подразнення залози (ссання), діючи через центральну нервову систему, викликає виділення окситоцину із нейрогіпофіза, а регулярне ссання може не лише суттєво продовжити термін лактації, але й запобігати інволюції молочної залози, підтримуючи її секреторну активність.

Дехто з дослідників більш суттєве значення надає спорожненню молочної залози. Але напевно обидва фактори і ссання, і спорожнення молочної залози важливі для підтримання лактації і за звичайних умов діють спільно.

Роль гіпоталамуса в регулюванні лактації відома давно. Матеріали про особливості аферентного представництва молочної залози у структурах гіпоталамуса і миндалика свідчать про суттєвий вплив аферентної імпульсації з органа на електричну активність указаних утворень. Шлях, яким аферентна імпульсація від залози надходить до гіпоталамуса, може бути прямим, дорсальним повздожнім пучком, або непрямим, до якого слід в першу чергу віднести спиноталамічну систему, провідники якої входять в ділянку заднього гіпоталамуса. Отже, аференти молочної залози мають широке представництво у гіпоталамічних структурах, а аферентна імпульсація може надходити до гіпоталамуса від молочної залози як спиноталамічною провідниковою системою, так і дорсальним повздожнім пучком.

Існує думка, що утворення і виділення лактогенного гормону гіпофізом може гальмуватися впливами з відповідних гіпоталамічних центрів, а підсилення цих процесів може здійснюватися як результат послаблення гальмівної дії цих центрів під впливом імпульсів з периферії (залози). Так, резерпін за певних умов може активувати секрецію і виділення молока.

Отже, діючи на відповідні утворення гіпоталамуса, можна підсилювати лактогенну функцію гіпофіза.

Результати досліджень дають основу стверджувати наявність у ділянці гіпоталамуса (паравентрикулярне, аркуатне і вентромедіальне ядра) центральних механізмів, які регулюють лактогенну функцію. Яким чином ці впливи передаються до гіпофіза, достеменно не відомо. Хоча напевно, що гальмування лактогенної активності аденогіпофіза відбувається як результат передавання через гіпофізарно-портальну систему спеціального гормонального агента, оскільки встановлено факти, які свідчать, що для підтримання секреції молока на високому рівні першочергове значення мають нервово-рефлекторні зв'язки гіпофіза з центральною нервовою системою. При цьому суттєву роль відіграє гіпофізарно-портальна система судин, якою надходять нейрон-секреторні продукти з гіпоталамуса до аденогіпофіза.

Встановлено, що гіпоталамус виробляє низку речовин (факторів), які гальмують або стимулюють секрецію і виділення гормонів аденогіпофіза – перші називаються рилізінг-фактори, а другі – інгібуючі фактори. Доведено наявність пролактин-рилізінг-фактора (PRF) і пролактин – інгібуючого фактора (PIF).

Дослідженнями встановлено, що рівень пролактину у плазмі крові корів швидко зростає перед доїнням, наприкінці та після його закінчення. Максимальний уміст пролактину спостерігають перед закінченням доїння, що свідчить про рефлекторне регулювання секреції і виведення пролактину, а отже, і про суттєву роль кори великих півкуль у цих процесах.

Оцінюючи роль центральної нервової системи у контролі і регулюванні діяльності другого гормону аденогіпофіза – адренотропного гормону (АКТГ), який відіграє суттєву роль у лактації, слід зазначити, що значне місце у цьому процесі відіграє гіпоталамічний кортико-тропін-релізинг-фактор (CRF). Висловлюються припущення і про пряму дію нервовими провідниками із гіпоталамуса до клітини аденогіпофіза, але, на жаль, роль структур центральної нервової системи в регулюванні секреції і виділення АКТГ до цього часу детально не зрозуміла.

Питання нервової регуляції секреції і виведення гормону росту – соматотропного гормону (СТГ), який відіграє важливу роль у лактації, детально невідоме. Роль гіпофіза полягає в тому, що тут виробляється СТГ-релізинг-фактор (GRF) і СТГ – інгібуючий фактор (GIF), яким відводять головну роль у подвійному регулюванні секреції СТГ в аденогіпофізі. Поряд із цим існують припущення про наявність прямих нервових провідників з гіпоталамуса до аденогіпофіза. Розглядаючи питання нервового регулювання секреції і виведення СТГ, напевно слід брати до уваги, що ми маємо справу з численною рецепцією, яка забезпечує надходження до центральної нервової системи аферентної сигналізації від багатьох тканин і органів, будь-то м'язова чи альвеолярна система або залозиста тканина молочної залози.

Роль нервової системи в регулюванні секреції і виділення тиреотропного гормону (ТТГ) також детально не вивчена. У гіпоталамусі виділений тиротропін-релізинг-фактор (TRF), який впливає як на виділення ТТГ з передньої долі гіпофіза, так і на його синтез.

У регулюванні секреції молока бере участь і ретикулярна формація, як функціональна структура центральної нервової системи. Зміни функціонального стану ретикулярної формації викликають найбільші зміни вмісту у молоці сироваткових альбумінів, імунних глобулінів і γ -фракції казеїну.

Еферентна ланка рефлекторного регулювання лактації представлена безпосередньо еферентними нервами. Результати досліджень впливу еферентних нервів молочної залози на її секреторну діяльність неоднозначні, а тому вимагають подальших детальних досліджень. Проте уже сьогодні можна стверджувати, що еферентними нервовими шляхами відбувається регулювання секреторної діяльності молочної залози.

Важливим є питання про характер еферентної іннервації. Нині доведено, що молочна залоза іннервується як симпатичними, так і парасимпатичними (холінергічна іннервація) нервовими волокнами. Це підтверджується впливом ацетилхоліну і його аналогів на секреторний процес у молочній залозі. Так, карбохолін підвищує, а атропін – знижує секрецію молока. Ацетилхолін же викликає зростання секреторної функції молочної залози, впливаючи як на якісний склад молока, так і на його кількість залежно від стадії лактації. Він також впливає на процеси окислювального фосфорилування казеїну.

Отже, можна стверджувати, що нерви молочної залози представлені як адренергічними, так і холінергічними волокнами.

6.2. Гормони та їх роль у регулюванні секреції молока

Під впливом нейрогуморального механізму, з настанням лактації, підвищується тонус нервової системи, активізується ендокринна система, посилюються вегетативні функції організму, підвищується інтенсивність абсорбування метаболітів молочною залозою, активізуються ферментативні системи молочної залози, які беруть участь у синтезі складових частин молока. У регуляції лактації бере участь водночас цілий комплекс гормонів, майже всієї гами залоз внутрішньої секреції.

6.2.1. Роль гормонів аденогіпофіза

Суттєве значення в лактаційній діяльності мають ефекторні гуморальні (гормональні) впливи. Стосовно аденогіпофізарних гормонів то відомо, що для початку і підтримування секреції в залозі з розвинутою альвеолярною і протоковою системами необхідна адекватна кількість пролактину, СТГ, ТТГ і АКТГ. Також для початку і підтримування секреції молочної залози певну роль відіграє і окситоцин. Контроль цих гормональних впливів здійснюється центральною нервовою системою (ЦНС), яка одержує інформацію з рецепторів молочної залози про стимули сосання чи доїння, зміни тиску в емкісній системі, про коливання швидкості протікання і складу крові в судинному руслі органа і інших факторах, пов'язаних з діяльністю молочної залози. Важливе значення має сигналізація з рецепторів загального кола кровообігу, різних відділів ЦНС, особливо гіпоталамуса, у якому знайдено різні види рецепторів, котрі сприймають самі несуттєві зміни складу крові. Відповідно до цих змін ЦНС перебудовує рівень функціонування гіпоталамо-гіпофізарної системи і багатьох ендокринних залоз.

Стимулюючий вплив секрету передньої долі гіпофіза **пролактину** відомий давно. Доведено, що пролактин є обов'язковим компонентом у комплексі гормонів, які забезпечують стимулювання утворення молока.

Гормон утворюється у передній долі гіпофіза і являє собою білок з одиничним пептидним ланцюгом. Його утворення перебуває у зворотній залежності від вмісту у гіпоталамусі дофаліну і утворення наднирниками гормону кортизолу. Стимули доїння (ссання) сприяють підвищенню інтенсивності виведення пролактину з аденогіпофіза, що зумовлює підвищення рівня секреції молока у перші години після доїння. Пролактин володіє поліфункціональною дією на процеси у лактуючому організмі: гальмує у гіпофізі виділення фолікулостимулюючого гормону, впливає на активність залозистого епітелію у молочній залозі, обмежує надходження глюкози з крові до тканин, збільшує концентрацію вільних жирних кислот, підвищує синтез ДНК, активність ферменту рибонуклеази, синтез РНК, безпосередньо впливає на секреторні клітини молочних залоз, активізує фермент ліпопротеїніпазу. Також встановлено його зв'язки з мітохондріями і мікосомами секретуючих клітин – відбувається зміна активності ферментів, зв'язування з білками, що зумовлюють секретуючу активність молочної залози. Пролактин підвищує чутливість секреторного епітелію молочної залози до дії цього гормону. Вміст пролактину у крові у перший період лактації вищий (близько 95-100 нг / мл), ніж у другий (близько 30нг/мл) (Протасова Б. І., 1988). Можна вважати, що пролактин стимулює абсорбування молочною залозою чотирьох фракцій глікопротеїнів – альбумінової, α_1 - α_2 - β -глобулінової. Представники фракції глікопротеїнів у молочній залозі, гідролізуючись, слугують джерелами білкових структур, які використовуються для синтезу білків молока, а також вуглеводів у вигляді глюкози і галактози для синтезу лактози і молочного жиру. Фракція α -ліпопротеїнів синтезується молочною залозою, а β -ліпопротеїни використовуються нею як джерело високомолекулярних жирних кислот для синтезу молочного жиру. При цьому фермент ліпопротеїніпаза здійснює гідроліз ліпопротеїнів на білкові структури, тригліцериди з вивільненням високомолекулярних жирних кислот. Пролактин діє стимулююче на процеси у самому організмі та на біохімічні – у молочній залозі: підвищує проникність мембран секретуючих клітин (Яковлев І. та ін., 1973), активізує ліпопротеїніпазу і лактазну синтетазу, обмін вуглеводів, фракції гліко- і ліпопротеїнів, їх абсорбування молочною залозою.

Дослідженнями встановлено, що введення коровам частково очищеного пролактину у високих дозах супроводжується незначним збільшенням кількості молока. Водночас неочищені екстракти аденогіпофіза, які мали значно меншу пролактинову активність, мали

значно більший галактопоезний (молокоутворюючий) ефект. Була висловлена думка про існування комплексного лактогенного гормону, ефект від якого виступає як сума від дії декількох гормонів аденогіпофіза. Отже, пролактин разом з АКТГ мають як лактогенний, так і лактопоезний ефект, при цьому вказаний ефект не корелює із кількістю пролактину, що міститься в суміші.

Встановлено зростання рівня пролактину у крові корів і кіз у перші 2-15 хв. після початку доїння. Це свідчить про те, що подразнення дійок пов'язані із стимулами ссання або доїння сприяють швидкому вивільненню пролактину і інших аденогіпофізарних гормонів та зростанню їх галактопоезної дії. Це забезпечує не лише збереження структури молочної залози, але й сприяє зростанню процесу утворення молока. Секреція пролактину може здійснюватися і умовно-рефлекторним шляхом, як результат подразнення рецепторів зору, нюху і слуху за контакту з потомством, тобто завдяки дії кортикального механізму.

Побічними фактами участі пролактину у регулюванні секреції молока є те, що у гіпофізі корів молочних порід, як правило, пролактину більше ніж у м'ясних. Поряд із цим, його кількість суттєво зростає перед родами, тобто перед початком лактації.

Пролактин також стимулює біосинтез і надходження лактози в молоко, сприяючи збільшенню споживання глюкози молочними залозами, стимулюючи ферментні системи молока і секреторних клітин молочної залози, які беруть участь у синтезі лактози.

Отже, пролактин має більш сильну лактогенну дію у період зниження інтенсивності утворення молока, зумовленого, напевно, зменшенням синтезу і виділення пролактину аденогіпофізом.

Пролактин не єдиний гормон, який бере участь у регулюванні секреції молока. Установлено, що інтенсивність секреції молока залежить не лише від оптимального рівня пролактину в організмі, але й від концентрації інших гормонів. Так, максимальний ефект (зростання виділення молока на 84-93%) було одержано за спільної дії соматотропіну, тироксину, пролактину і окситоцину або ж комбінації цих самих гормонів, але замість пролактину використали паратиреоїдний гормон. При цьому у лактуючих корів він дає значно менший лактогенний ефект ніж СТГ або неочищений екстракт аденогіпофіза. Спільна ж дія пролактину і СТГ більш ефективна, ніж вплив одного СТГ.

Гормон соматотропін (СТГ) – поліпептид, що має видову специфічність. У клітинах він підвищує синтез рибосомальної і транспортної РНК, регулює жировий обмін, стимулює виділення гормону глюкагону у підшлунковій залозі, впливає на утилізацію глюкози жировими тканинами, де вона використовується як енергетичний матеріал і джерело для синтезу жиру, підвищує концентрацію летких жирних

кислот у рубці (особливо оцтової), збільшує вміст у плазмі крові глюкози, фосфатидів і нейтрального жиру (Willimsonet C., 1963), стимулює утворення у печінці та нирках **соматомедину**, котрий впливає на білковий обмін, прискорює ріст і розвиток молочних залоз (Li P., 1969), посилює перетворення речовин корму у молоко, тобто підвищує коефіцієнт корисної дії корму (Mashin J., 1973). Тобто соматотропін впливає на різні сторони білкового, жирового і вуглеводного обміну, що призводить до посиленого утворення молока. Ришков Ф.Ю. (1988) під час дослідження аденогіпофіза виявив, що цей гормон має подвійну дію – соматотропну і лактогенну, і назвав його лактосоматотропін. Соматотропін активізує і гальмує ферментні системи, змінює проникність клітинних мембран, активізує генетичні процеси у ядрі, знижує виділення з сечею солей K, Na, Mg, Cl, P і підвищує виділення солей Ca. Встановлено, що він виділяється більше вночі, ніж вдень, до 90% його розщеплюється у печінці, а решта – у нирках і інших паренхіматозних органах. Він робить сильніший вплив на метаболічні процеси в організмі лактуючих тварин і безпосередньо на функцію лактації порівняно з дією пролактину.

Соматотропін, з одного боку, підвищує вміст фракцій глікопротеїнів (альбумінова, α_1 - α_2 - β -глобулінова) та їх абсорбцію молочною залозою, а з іншого – стимулює утворення γ -глобулінової фракції у молочній залозі, яка, надходячи у кров'яне русло, сприяє підвищенню імунного статусу організму. У першій фазі лактації, навіть за підвищення гормонального статусу, соматотропний гормон надає стимулюючу дію на ліпопротеїновий обмін, у другу – ще більшу стимулюючу дію на цей обмін та підвищує активність абсорбування молочною залозою фракції β -ліпопротеїнів, водночас підвищуючи синтетичні процеси у молочній залозі і виведення до венозної крові фракції α -ліпопротеїнів. Таким чином, соматотропний гормон є одним з важливих лактогенних гормонів, які беруть участь у лактації.

Вивчення впливу СТГ на лактацію у корів засвідчило, що із зростанням кількості гормону у крові лактогенний ефект має логарифмічну залежність. Поряд із цим СТГ сприяє підвищенню ефективності перетворення поживних речовин у складові частини молока, впливає на процеси метаболізму і синтез у молочній залозі, прискорює процес мобілізації жирів із жирової тканини, всмоктування жирних кислот у травному каналі і їх транспортування до печінки, а потім до молочної залози.

СТГ у оптимальних дозах не лише збільшує кількість молока, але й підвищує абсолютний вміст у ньому жиру, білка і лактози. Крім того характерним для СТГ є період тривалої післядії – підвищення після введення СТГ секреторна активність залози продовжує залишатися на досягнутому рівні тривалий час і після відміни введення гормону, а також

здатність підвищувати вміст жиру в молоці. Ця властивість СТГ залишається і за комплексного його надходження до організму разом з іншими гормонами – пролактином, АКТГ та ТТГ.

Стосовно ролі АКТГ зустрічаються різні думки. Одні стверджують, що він не має значення у секреції молока, інші навпаки. Встановлено його ефективну дію у складі пролактину та СТГ. Як результат секреторна діяльність молочної залози зростала на 147 % і продовжувалася післядія ще 20-25 днів, а у підсумку секреторна діяльність залози зростала у 2,5-3 рази. Отже АКТГ, як і пролактин, відіграє суттєву роль у процесах утворення молока.

Отже, під час контролювання секреції молока, беруть участь більшою чи меншою мірою усі гормони аденогіпофіза. Проте основну роль у регулюванні лактаційного процесу відіграють – пролактин, СТГ, АКТГ і ТТГ.

6.2.2. Роль гормонів підшлункової залози (інсулін)

Гормон інсулін утворюється β -клітинами острівців Лангерганса підшлункової залози. Стимулювання синтезу інсуліну відбувається в основному за підвищеної концентрації глюкози у крові. Він стимулює синтез ферментів гексокінази та глюкокінази, які фосфорилують глюкозу, як результат чого утворюється глюкозо-6-фосфат, що надходить до печінки і використовується для синтезу глікогену. Інсулін стимулює синтез інформаційної РНК, активізує цикл Кребса, посилює утилізацію глюкози з утворенням жиру. Інсулін пригнічує секрецію молока і лактози, але підвищує секрецію молочного жиру та казеїну, робить істотний вплив на рівень метаболізму в організмі. Як результат досліджень було встановлено, що введення підвищеної дози інсуліну не робило суттєвого впливу на секрецію молока. Середньодобовий надій зберігався практично на вихідному рівні, проте, підвищилася секреція молочного жиру і молочного білка. Це пояснюється тим, що підвищена доза інсуліну за принципом зворотного зв'язку має стимулюючу дію на збільшення виділення соматотропних гормонів, які стимулюють синтез білків (Балаболкин И., 1969). Проте інсулін є необхідним компонентом комплексу, який стимулює секреторну активність молочної залози. Недостатній рівень інсуліну у крові призводить не лише до зниження секреторної активності молочної залози, але й до зміни якісного складу секрету. При цьому знижується синтез загального білка, казеїну, альбумінів та глобулінів, а також молочного жиру. Оптимальні дози надходження інсуліну викликають зростання секреції молока і підвищують вміст жиру у ньому. Великі ж дози інсуліну навпаки, пригнічують секреторну діяльність молочної залози.

Інсулін необхідний також для прояву маммогенного і галактогенного ефекту іншими гормонами. Так, для забезпечення оптимального впливу на ріст і розвиток молочних залоз естрогену і прогестерону необхідна обов'язкова наявність у крові і інсуліну.

На сьогодні детальний механізм дії інсуліну на молочну залозу залишається не зовсім встановленим, проте інсулін підвищує дихальний коефіцієнт, підсилює синтез жирних кислот із ацетату (оцтова кислота) і глюкози тканинами молочної залози, стимулює утворення α -лактоальбуміну і лактоглобуліну.

За відповідних умов інсулін може впливати на синтез білка органелами секреторних клітин молочної залози. Проте механізм впливу інсуліну на біосинтез білка ядрами, мітохондріями і мікросомами неоднаковий, що зумовлено зміною проникності мембран вказаних органел, а також зниженням або підсиленням пригнічуючої чи стимулюючої дії аденінтрифосфорної або гуанідинтрифосфорної кислот.

Установлено, що інсулін стимулює виділення пролактину тканинного гіпофіза. Поряд із цим, впливаючи на обмін речовин або на функції систем і органів лактуючого організму, інсулін змінює склад крові, що відбивається на швидкості і характері секреторних процесів у молочній залозі. Він сприяє підвищенню апетиту лактуючими тваринами, знижує вміст цукру у крові та підвищує кількість молочної кислоти. При цьому вміст неорганічного фосфору і глікогену зростає, а концентрація амінокислот і кетонових тіл зменшується.

Інсулін сприяє переходу глюкози і деяких як утилізованих, так і не утилізованих амінокислот, а також жирних кислот з довгим ланцюгом та катіонів калію через клітинні мембрани.

6.2.3. Роль гормонів щитовидної залози

На сьогодні встановлено суттєву роль гормонів щитоподібної залози на секрецію молока. Це підтверджується більшою активністю щитоподібної залози у лактуючих тварин порівняно з не лактуючими. При цьому у високопродуктивних тварин ця активність вища порівняно з низькопродуктивними.

Ін'єкції тироксину сприяють деякому збільшенню кількості молока у корів. Гормони щитоподібної залози впливають не лише на рівень утворення молока, але й на синтез окремих його компонентів (жиру), оскільки тироксин сприяє мобілізації жиру з жирових депо, а також поглинанню із крові жирних і вільних амінокислот.

Тироксин – основний гормон, що утворюється у щитоподібній залозі, який входить до комплексної сполуки – тиреоглобуліну, який накопичується у порожнинах фолікул щитоподібної залози. Під дією

тиреотропного гормону передньої долі гіпофіза, що надходить із кров'ю до щитоподібної залози, активізуються ферменти пептидази і протеази, які гідролізують тиреоглобулін і звільняють з нього гормони тироксин (ТТГ) і трийодтиронін. Ці гормони з фолікулярних порожнин абсорбуються за допомогою мікроворсинок на апікальному боці епітеліальних клітин і виводяться у кров через базальний бік клітин. Надійшовши до крові, гормони зв'язуються з білками альбуміном, і α -глобулінами плазми крові, утворюючи зв'язаний з білком крові йод (СБЙ). У складі СБЙ тироксин становить 80-90% його вмісту в крові, після його надходження в клітини тканин він перетворюється у трийодтиронін, який в 5-6 разів активніший тироксину. Місцем застосування гормонів щитоподібної залози є мітохондрії клітин, у яких вони стимулюють процеси окиснення за рахунок підвищення реактивної здатності дисульфідних груп. Вони підвищують проникність мембран мітохондрій і входження до них субстратів циклу трикарбонових кислот, посилюють витрати АТФ, викликають розеднання окисного фосфорилування, при цьому відбувається окислення фосфогена і молочної кислоти з утворенням тепла.

Тироксин має поліфункціональну дію: метаболічна – стимулює інтенсивність білкового, жирового і вуглеводного обмінів та впливає на водно-сольовий; морфогенетична – регулює формоутворюючий процес, впливає на генетичні структури; всмоктувальна – змінює проникність клітинних мембран, підсилює або пригнічує процес всмоктування і реабсорбції. У період лактації спостерігається гіперфункція щитоподібної залози, особливо у високопродуктивних тварин, що призводить до напруження ЦНС. Дія гормону тироксину на вміст різних глікопротеїнових фракцій близька до дії на їх вміст гормону соматотропіну, тобто відбувається підвищення вмісту альбумінів, α_1 - α_2 - β -глобулінів, водночас γ -глобуліни виявляються у венозній крові, що відтікає від молочної залози. Також після введення тироксину підвищується вміст у артеріальній крові фракцій α -ліпопротеїнів, β -ліпопротеїнів і хіломікронів, які відіграють важливу роль у лактації як джерела високомолекулярних жирних кислот і амінокислот.

Галактопоезний ефект ТТГ встановлено на коровах. ТТГ має на секрецію молока стимулюючу дію як у першу, так і другу половину лактації. У дослідах введення ТТГ збільшувало кількість молока на 14 %, а загального білка на 27 %. Має значну післядію – кількість молока зростала на 28 %, а загального білка – на 82 %. Стимули ссання поєднані із спорожненням ємкісної системи молочної залози сприяли зростанню секреції ТТГ аденогіпофізом.

Тироксин може стимулювати синтез молочної білка. При цьому поряд із зростанням абсолютного виходу загального білка (на 136,7-224,6%)

підвищується і його концентрація у молоці. У дослідах на козах встановлено, що тироксин у комбінації з пролактином підвищував рівень утворення молока у першу половину лактації на 12,4%, а у другу на 33,4%. Встановлено, що позитивний вплив тироксину на біосинтез білків молока є наслідком зміни проникності мембран і активності ферментів, які беруть участь у синтезі білкової молекули. Відбувається активація ферментів і коферментів ферментативних систем: катепсину, дегідрози янтарної кислоти, гексокінази, АТФ, оксидази, α -амінокислот, цитохром оксидази, цитохрому С, коензиму А. Все це сприяє підвищенню основного обміну, підсилює розпад і синтез білків, жирів і вуглеводів. Водночас підвищувалася концентрація лактози і білка у молоці. Тироксин збільшує період поглинання і виділення білка тканинами молочної залози, сприяючи тим самим його накопиченню у крові. У окремих видів тироксин і тиреоїдин впливають на фракційний склад молока.

Отже, хоч гормони щитоподібної залози і не є необхідними для підтримання лактаційної діяльності вони активно беруть участь у регулюванні рівня утворення молока. Їх галактопоезна дія проявляється не завжди, а лише за певних умов, що залежить від віку тварин, рівня їх продуктивності, періоду лактації, пори року, умов годівлі й утримання. Роль тиреоїдних гормонів не тільки регулювання рівня утворення молока, а й у тому, що вони мають суттєвий вплив на характер синтетичних процесів у секреторних клітинах молочної залози.

Поряд із цим гормони щитоподібної залози мають значний вплив на органи і системи функціонально поєднані з молочною залозою, сприяючи тим самим зміні кількості попередників молока і швидкості доставляння їх до вим'я. Так, тироксин викликає прискорення дихання і скорочень серця, підвищення температури тіла і обміну речовин, споживання організмом кисню, кількості і складу шлункового соку, зниження у печінці глікогену, зростання розпаду жиру і білка, мінерального обміну, а також гідрофільності колоїдів тканин і крові, як результат із організму виводиться велика кількість мінеральних солей, особливо кальцію.

Гормони щитоподібної залози мають вплив і на інші залози внутрішньої секреції, особливо аденогіпофіза. Проте, оцінюючи вплив гормонів щитоподібної залози на лактаційну функцію, слід враховувати, що її діяльність регулюється центральною нервовою системою, особлива роль у цьому процесі належить гіпоталамо-гіпофізарній системі.

6.2.4. Роль гормонів інших залоз внутрішньої секреції

Гормони наднирників. Дослідженнями встановлено, що адренкортикотрофний гормон і гормони кори наднирників відіграють суттєву роль у підтриманні лактації, хоча на цей рахунок у вчених не має єдиної думки. Так, щоденне введення альдостерону або кортикостерону

сприяло відновленню лактаційної діяльності. Існує думка, що вплив гормонів кори наднирників на процес утворення молока відбувається шляхом регулювання рівня електролітів і води в організмі. Поряд із цим окрім безпосередньої дії гормони наднирників можуть мати вплив на діяльність молочної залози і опосередковано, тобто шляхом стимулювання секреції пролактину аденогіпофізом.

Гормони статевих залоз. Вплив на секрецію молока **гонадотрофних** гормонів вивчено недостатньо, хоча є думки, що вони відіграють у цьому важливу роль. Статеві гормони за хімічною природою належать до стероїдів. Основним джерелом їх утворення є холестерин. До статевих гормонів самки належать естрадіол і його похідні – естрон і естріол, які утворюються в яєчниках; прогестерон і релаксан – у жовтому тілі яєчників; лактотропін і хоріогонін – у плаценті. Естрогени за своєю дією є поліфункціональними гормонами. Вони стимулюють ріст і розвиток статевої системи самки, підвищують синтез білків у організмі та окислення жирів і вуглеводів. Водночас знижується рівень холестерину і β -ліпопротеїнів.

Естрогени, що циркулюють у крові, перебувають у вільному і зв'язаному з білками стані. У печінці вони інактивуються і руйнуються. Вони гальмують секрецію фолікулостимулюючого гормону і стимулюють секрецію лютеїнізуючого і лактотропного гормонів. Під час тільності підвищена доза естрогенів гальмує секрецію цих гормонів. У молочній залозі естрогени впливають на ріст і формування протокової системи. За тривалого впливу вони мають гальмівну дію на гіпоталамус і аденогіпофіз, гальмують виділення лактогенних гормонів – пролактину, соматотропіну і тиреотропіну. Таким чином вони є інгібіторами функції лактації (Hutton G., 1958).

Стероїдні гормони мають відносно невисоку молекулярну масу, а тому легко проникають через мембрану клітин до цитоплазми, а потім і в ядро, і там реалізують свій ефект. Встановлено, що подразнення молочної залози шляхом ссання або доїння викликають пригнічення секреції фолікулостимулюючого і лютеїнізуючого гормонів. Існує пряма залежність між інтенсивністю подразнень залози ссанням або доїнням і рівнем пригнічення секреції цих гормонів. Тобто, між секрецією гонадотрофних гормонів і лактаційною функцією існує зворотний зв'язок.

Установлено, що естрогени в невеликих дозах стимулюють суттєве підвищення вмісту жиру в молоці. Так, щоденне згодовування коровам 10 мг діетилстильбестролу впродовж чотирьох тижнів мало стимулюючий вплив на лактацію. Дослідники вважають, що низькі рівні концентрації естрогену мають здатність запобігати зниженню рівня секреції лактогенного гормону гіпофізом. Поряд із цим, застосовуючи у телиць прогестерон і стилбестрол разом з проланом, можна штучно викликати

лактацію, оскільки вказані гормони мають стимулюючий вплив на розвиток паренхіми молочної залози. Вказані гормони сприяють росту молочної залози і початку лактації дякуючи безпосередньому впливу на молочну залозу і центральну нервову систему через стимуляцію виділення лактогенного гормону і окситоцину з гіпофіза та статевих стероїдів із наднирників.

Синестрол і прогестерон роблять стимулюючий вплив на розвиток паренхіми вим'я телиць, а у поєднанні з пролактином підвищують рівень утворення молока і вміст у ньому жиру, білка та лактози.

Прогестерон і диетилстільбестрол безпосередньо впливають на процеси обміну в тканинах молочної залози, що проявляється в порушенні режиму поглинання залозою і виділення нею в кров білків, жирів і вільних амінокислот. При цьому вони діють на молочну залозу не лише через гіпофіз, але й здатні впливати безпосередньо (гальмування процесу переходу речовин із крові до залози і зворотно). Крім того естрогени підвищують рівень білкового обміну в організмі, синтез білка у тканинах молочної залози, а також жирової фракції молока.

Поряд із цим встановлено, що диетилстільбестрол може мати як стимулюючий, так і гальмуючий вплив на біосинтез білка ядрами, мітохондріями, рибосомами і мікросомами клітин залози.

Епіфіз. На сьогодні справжня роль епіфізу в регулюванні секреції молока не відома, але дослідженнями встановлено його зв'язок з діяльністю гіпоталамуса, аденогіпофіза, щитоподібної, підшлункової, статевих залоз і наднирників, тобто з тими ендокринними залозами, гормони яких є необхідними для оптимального функціонування молочних залоз. Все це може свідчити лише про наявність прямого функціонального зв'язку між епіфізом і молочною залозою.

З епіфізу виділені і ідентифіковані низькомолекулярні активні субстанції – мелатонін, серотонін, адреногломерулотропін, вазотоцин тощо, які можуть мати різнобічний вплив на діяльність більшості ендокринних залоз і обмін речовин в організмі. Так, встановлено вплив мелатоніну і серотоніну на секрецію пролактину, ФСГ, ЛГ, СТГ гіпофізом – вона або зростає або зменшується. При цьому епіфізарний вплив на гіпофіз відбувається через гіпоталамічні ядра, у яких відбувається зміна секреції відповідних стимулюючих або гальмівних факторів.

Гормон паращитоподібної залози (паратгормон) поряд із СТГ, ТТГ і інсуліном необхідний для стимулювання максимальної продукції молока.

Запитання для самоконтролю

1. Роль аферентної та еферентної імпульсації у регулюванні секреції молока.
2. Гормони, як регулятори секреторної діяльності молочної залози.
3. Гормони аденогіпофіза та їх значення у регулювання секреції молока.
4. Гормони підшлункової залози як регулятори секреції молока.
5. Роль гормонів щитоподібної залози у регулювання секреції молока.
6. Гормони інших залоз внутрішньої секреції та їх значення у регулювання секреції молока.

Науково-методичний центр ВОПО

РОЗДІЛ 7 РЕГУЛЮВАННЯ ВИВЕДЕННЯ МОЛОКА З МОЛОЧНОЇ ЗАЛОЗИ

7.1. Рефлекс виведення молока

Поняття виведення молока, а не «молоковіддача» трактується за А. Леонтовичем таким чином: «Реалізується виведення молока через діяльність гладеньких м'язів і міоепітелію молочних залоз, які утворюють скорочувальний апарат від дійки і до кінцевих відділів молочних залоз, робота якого регулюється як центральною і симпатичною нервовою системою, так і нервовими елементами самої молочної залози, а рівним чином, можна думати і іншими гуморально-хімічними впливами» (1932 рік).

Характерною особливістю діяльності молочної залози є те, що вироблюваний у ній секрет виводиться назовні за звичайних умов, не спонтанно, як це ми маємо в інших залоз зовнішньої секреції, а лише за наявності відповідних специфічних впливів на залозу – ссання або доїння.

Указаний рефлекс можна розглядати як складний акт, пов'язаний із виведенням із залози молока котрий супроводжується низкою функціональних зміщень стану тканин молочної залози. Як результат прояву рефлексу виведення молока, перш за все, відбувається зміна тонуусу гладеньких м'язів проток і цистерни молочної залози, зміна тонуусу кровоносних судин, скорочення міоепітелію альвеол, і насамкінець розслаблення сфінктера дійки. Всі ці реакції тісно взаємопов'язані і порушення якоїсь із них може суттєво впливати на характер перебігу рефлексу виведення молока.

Як параметри, які характеризують цей рефлекс, найчастіше приймають тривалість латентного періоду та залежність величини рефлекторного виведення молока від частоти доїльних стимулів і тривалості подразнення за переддоїльного масажу молочної залози.

Під час вивчення рефлексу виведення молока, як правило, у дійку вставляють спеціальний «молочний катетр». Під дією сили тяжіння і тиску секрету, який вироблений у залозі, молоко струменем витікає назовні, де його збирають і вимірюють. Це витікає те молоко, яке скупчилося в цистерні і великих вивідних протоках залози, а тому його називають цистернальною порцією. Після того як молоко починає виводитися окремими краплинами, проводять («подразнення») доїння симетричної частки вим'я. Через певний, **латентний період**, молоко із катетеризованої частки знову починає витікати струменем. Молоко одержане як результат рефлекторного акту – називається рефлекторною порцією. Обліковуючи час до появи струменя, встановлюють тривалість латентного періоду рефлексу виведення молока, а, враховуючи його

кількість і склад, – характер і ступінь його проявлення. Після повного виведення рефлекторної порції проводять додоювання катетиризованої частки. Молоко, одержане як результат додоювання, називається третьою або додатковою порцією. Безумовно, такий розподіл є умовним, оскільки рефлекторна реакція настає дещо раніше, а тому величина латентного періоду завжди дещо завищена. Латентний період – величина не постійна як впродовж лактації, так і в однієї і тієї самої тварини. Найменше значення латентного періоду спостерігаємо на початку, а найбільше – наприкінці лактації. Різною є величина латентного періоду і впродовж доби. Величина латентного періоду суттєво залежить від рівня секреції молока, чим він вищий, тим менший латентний період. Кількість накопиченого молока викликає розтягування міоепітелію альвеол, гладеньких м'язів цистерни і вивідних протоків молочної залози і не може не викликати підсилену сигналізацію від внутрішніх рецепторів органа, сприяючи тим самим підвищенню збудливості центру молоковиведення. Це одна із причин того, що у відповідь на одні і ті самі подразнення рефлекторна реакція молоковиведення настає значно швидше.

Роль функціонального стану ЦНС для прояву рефлексу виведення молока засвідчується значним його скороченням за статевого збудження. Поряд із цим різке збільшення латентного періоду спостерігаємо за раптової дії будь-яких нових подразнень (крик, шум, стук, удар) за рахунок механізмів зовнішнього гальмування.

Тривалість латентного періоду у великої рогатої худоби коливається за різними джерелами від 30 до 69, у кіз – від 30 до 180 секунд.

Рефлекс виведення молока залежить від характеру подразнень, які наносяться на рецептори молочної залози. При зростанні або зменшенні частоти механічних подразнень від оптимуму тривалість латентного періоду зростає. Поряд із цим, якщо частота подразнень 80-130 раз за 1 хв. є оптимальною в середині лактації, то цей оптимум розширюється на початку і зменшується у кінці лактаційного періоду. Численні дослідження свідчать про можливість «засвоєння» рефлекторними апаратами, що беруть участь у реалізації рефлексу виведення молока тварини, заданого ритму подразнень. Слід пам'ятати, що оптимум частоти подразнень значною мірою змінюється залежно від збудливості центральної нервової системи.

Відомо, що під час проведення доїння застосовують, як правило, переддоїльний масаж вим'я. При цьому рефлекс виведення молока відбувається найбільш повно за умови певної оптимальної його тривалості. Такою оптимальною величиною є проведення масажу впродовж тривалості латентного періоду. Якщо масаж відсутній або триває довше чи менше часу кількість виведеного молока суттєво зменшується.

Процес виведення молока під час ссання або доїння відбувається рефлекторним шляхом і його умовно розподіляють на дві фази. Перша – **нервова** і пов'язана з подразненням рецепторів молочної залози і передачею імпульсів нервовими шляхами до центральної нервової системи. Як результат відбувається розслаблення сфінктера дійки і активується рухова реакція гладеньком'язових елементів проток і цистерн. У цю фазу виводиться молоко, яке знаходиться у цистерні молочної залози та її великих вивідних протоках (цистернальна порція). Друга фаза є продовженням першої, але відрізняється від неї тим, що вона включає гормональну ланку. Нервові імпульси із центру рефлексу виведення молока передаються до гіпофіза, який виділяє **окситоцин** котрий з кров'ю надходить до молочної залози і викликає скорочення міоепітеліальних клітин альвеол. Як результат відбувається виведення тієї частини молока, яка знаходиться у альвеолах. Тобто перша фаза виникає безпосередньо відразу після механічного подразнення молочної залози (через 2-6 сек.) і триває перші 25-30 сек. Друга виникає через 25-50 сек. і триває впродовж декількох хвилин. Обидві фази носять складний рефлекторний характер і складаються як із безумовних, так і умовних рефлексів. За звичайних умов ці фази взаємопов'язані, тісно переплетені і одна без одної існувати не можуть.

Наявність першої, нервової фази рефлексу виведення молока має дуже важливе біологічне значення. Оскільки відразу як тільки теля захоплює дійку (через 1-2 сек.) молоко, яке знаходиться у цистерні надходить у ротову порожнину і воно його споживає. Доки виводиться цистернальна порція молока (через 25-50 сек.) виникає друга нейрон-гормональна фаза і розпочинається виведення молока із альвеолярного відділу. Цистернальна порція молока за вмістом відрізняється від альвеолярної (жиру у 2-4 рази менше), більше фосфору і менше кальцію, як результат воно звертається вдвічі повільніше, ніж альвеолярне. Все це сприяє тому, що воно виступає «збудником» травних залоз, воно є «запальним» для кишкового травлення теляти.

Суттєва роль у реалізації першої фази виведення молока належить руховим реакціям мускулатури сфінктера дійки. Для розкриття сфінктера дійки у період між доїннями потрібний вакуум у 300 мм ртутного стовпчика, з приходом доярки за 20 хв. до доїння – вже лише 75-100 мм ртутного стовпчика або у 3-4 рази менше, а під час доїння лише 20-60 мм ртутного стовпчика. Цей період активного розслаблення сфінктера дійки триває у різних тварин різний час, від 105 до 450 сек., а у середньому 245 сек. При цьому сила стискування сфінктера дійки обернено пропорційна внутрішньоцистернальному тиску.

Дослідженнями доведено, що тону сфінктера дійки регулюється центральною нервовою системою і її вищим відділом – корою головного мозку.

Значна роль у рефлексі виведення молока, поряд із скороченнями клітин міоепітелію і гладеньком'язевих волокон проток, цистерни і сфінктера дійки, належить судинним реакціям молочної залози, які виникають рефлексорним шляхом у відповідь на подразнення дійки. Отже, під час доїння зростає потік крові через молочну залозу, підвищується кров'яний тиск у сонній і молочній артеріях, змінюється плетизмограма органа та зростає температура як поверхні молочної залози, так і у цистерні. Ці реакції змінюються паралельно і мають найбільше значення у момент подразнення. Наявність цих реакцій і відносно невеликий їх латентний період свідчать про те, що перша фаза рефлексу виведення молока не є пасивною, само витікання молока є достатнім подразником для внутрішньоцистернальних рецепторів, щоб викликати судинний рефлекс. Тобто внутрішні рецептори у цистерні молочної залози являють собою одне із рецептивних полів рефлексу виведення молока. Встановлено, що одне лише подразнення внутрішніх рецепторів молочної залози, яке має місце під час витікання молока через катетер, здатне викликати скидання секрету з вище розміщених відділів вим'я у цистерну.

Доведено, що посилений приплив крові до молочної залози сприяє швидкому транспортуванню гормонів від гіпофіза до залози, а розширення судин, особливо у альвеолярній зоні, забезпечує найповнішу їх дію на скорочувальні елементи органа і цим створює найліпші умови для здійснення функції скорочення.

Розглядаючи це питання, не можна залишити поза увагою шляхи якими відбувається реалізація рефлексу виведення молока. Сприймаючою частиною рефлексу виведення молока є рецепторний апарат молочної залози до складу якого входять як екстеро-, так і інтерорецептори органа. Під час звичайного доїння відбувається подразнення різноманітних рецепторів: 1) тактильних рецепторів шкіри дійки і залози; 2) рецепторів, розміщених глибоко у тканинах дійки за стискування і розтягування апарату дійки; 3) рецепторів слизової оболонки цистерни дійки за витискування молока, особливо доїння «кулаком», що створює високий тиск у цистерні дійки; 4) рецепторів каналу дійки, яке відбувається за витискування молока із цистерни дійки; 5) терморецепторів дійки і зовнішньої поверхні шкіри молочної залози. Дослідженнями встановлено, що якщо «виключити» вказані рецептори за допомогою новокаїнової анестезії або перерізуванням нервів, котрі забезпечують іннервацію залози, то рефлекс виведення молока не проявляється. Нервові провідники, якими аферентні сигнали надходять від рецепторів молочної залози, входять у спинний мозок на сегментарному рівні. Відносно локалізації у спинному мозку шляхів, якими проходять сигнали аферентної ланки рефлексу виведення молока на сьогодні чітких даних не

має. Суттєва роль у проведенні аферентної імпульсації від рецепторів молочної залози до центральної нервової системи належить спиноталамічній системі мозку.

У підсумку схема безумовного рефлексу виведення молока діє таким чином. У разі подразнення рецепторів дійки імпульси аферентними нервами надходять до центральної нервової системи. Її рефлекторний центр складається із трьох груп клітин: тих, що сприймають аферентні імпульси; сполучних, контактних тих, що передають імпульси на аферентні нейрони; виконавчих, тих, що передають імпульси до робочого органа. Центральна ж нервова система для здійснення акту рефлексу виведення молока використовує два еферентних шляхи. Перший – прямий, який приводить у дію гладеньком'язеві волокна судин, проток, цистерни і сфінктера дійки. Ним відбувається регулювання першої фази рефлексу виведення молока. Другий шлях – більш складний, здійснюється через гіпофіз. Гормон окситоцин, який виділяється нейрогіпофізом, доноситься кров'ю до міоепітеліальних клітин альвеол і викликає їх скорочення. Тобто, зв'язок між гіпофізом і міоепітелієм альвеол здійснюється через кров і вона може бути визнана як гуморальна ланка рефлексу виведення молока. Ось цим, другим шляхом і здійснюється друга фаза рефлексу виведення молока.

7.2. Окситоцин та його роль у регулюванні виведення молока

Нині переконливо доведено, що у процесі виведення молока важлива роль належить окситоцину, який, виділяючись із задньої долі гіпофіза, у відповідь на стимули ссання і доїння з кров'ю надходить до залози і тут, діючи на скорочувальні клітини молочної залози, викликає виведення молока з альвеол і дрібних проток. Пізніше було доведено роль великоклітинних ядер гіпоталамуса, а також подразнення паравентрикулярних і супраоптичних ядер у секреції окситоцину та виведенні молока. Проте довгий час прямих фактів наявності цього гормону у крові під час доїння або ссання не було, що пов'язано з його дуже малими кількостями і швидким розпадом. Відомими дослідженнями встановлено, що у вівці під час ссання відбувається виділення окситоцину у кількостях, які не перевищують 114 мікроодиниць на 1 мл плазми крові, кози – 7-142, свиноматки – 5-132, корови від 9-889 до 15-2000 мікроодиниць на 1 мл плазми крові. Слід зазначити, що наведені величини вмісту окситоцину у крові під час доїння чи ссання досить незначні. Напевно така його кількість не лімітується нейрогіпофізарною системою, яка здатна виділяти у декілька десятків разів більші обсяги гормону при відповідних потребах організму.

7.3. Умовно-рефлекторне регулювання виведення молока

Умовно-рефлекторне виведення молока у звичайних для тварин умовах, що передує доїнню, за постійного підкріплення набуває сигнального значення. У тварини утворюється умовний рефлекс на умови під час доїння, створюється стійкий стереотип, порушення якого сильно впливає на ефективність доїння. Подразники, які порушують звичні умови доїння, значно знижують кількість одержуваного від тварини молока.

Підтвердженням умовно-рефлекторного регулювання виведення молока є те, що 1) формування такого зв'язку відбувається поступово; 2) цей зв'язок зазнає згасального гальмування; 3) після згасання за підкріплення умовного подразника безумовним цей зв'язок відновлюється; 4) до позитивного рефлексу виведення молока можна утворити негативну диференційовану реакцію. Оскільки умови під час доїння швидко перетворюються на умовний подразник апарату виведення молока її незмінності необхідно надавати великого значення.

Результати дослідів із вироблення умовних рефлексів виведення молока вказують на кортикальну (нервову) регуляцію виведення молока не лише в протоках, але і в альвеолах. Тобто мова йде про можливість утворення умовного рефлексу на діяльність гіпофіза, який під дією коркових стимулів виділяє окситоцин.

Таким чином функція виведення молока залозою, зокрема і скорочувальна функція міоепітелію альвеол регулюється корою головного мозку, оскільки майже все молоко (92-98 % від усього одержуваного під час доїння) можна одержати за дії умовних сигналів.

Тобто поверхня дійки лактуючої тварини є первинною основною сприймаючою поверхнею, звідки перш за все й виникає безумовний рефлекс на виведення молока із залози, який має своє представництво у корі головного мозку.

За збігу подразнень рецепторів дійки з подразненнями інших рецепторних поверхонь утворюється тимчасовий умовний зв'язок. Тобто можна говорити про безумовні і умовні рефлекси у видільній функції молочної залози як про тонкий фізіологічний механізм, який регулює виведення молока.

Яким же є механізм утворення умовних рефлексів виведення молока? За умови коли відбувається механічне подразнення дійки під час ссання чи доїння, то воно рецепторами молочної залози трансформується у нервові імпульси, які еферентними нервами передаються до головного мозку. Ці імпульси викликають збудження центра безумовного рефлексу виведення молока, який розміщений не лише у гіпоталамусі і нижче розміщених відділах центральної нервової системи, але і у корі головного мозку. Відділ кори великих півкуль, який сприймає імпульси, що

виникають за механічного подразнення рецепторів дійки, можна назвати корковим представництвом безумовного рефлексу виведення молока. Збудження коркового відділу передається на еферентні нейрони і впливає через гіпоталамус, гіпофіз і еферентні нерви на інтенсивність й характер прояву реакції молоковиведення.

7.4. Гальмування рефлексу виведення молока

Залежно від характеру діючих подразнень у корі головного мозку можуть утворюватися як позитивні тимчасові зв'язки, так і негативні реакції, які гальмують виведення молока.

Установлено два види коркового гальмування рефлексу виведення молока: зовнішнє і внутрішнє. Під дією зовнішніх подразників умовна реакція виведення молока гальмується досить швидко. Так, заміна доярки знижує надій на 20-30%, тобто кортикальні імпульси можуть гальмувати не тільки умовні, але й безумовні рефлекси виведення молока.

Під час ссання або доїння тварин виробляються тимчасові зв'язки на звукові, зорові, нюхові, тактильно-механічні подразники, які надходять від теляти чи доярки. Ці сигнали тонко диференціюються і у випадку появи нових подразників відбувається гальмування рефлексу виведення молока, яке через деякий час відновлюється. У разі появи нового подразника гальмування повторюється. Таке гальмування рефлексу виведення молока може бути викликане будь-яким зовнішнім подразником, а тому під час доїння у сучасних доїльних залах часто використовують музику, особливо класичну, що суттєво зменшує дію зовнішніх звукових подразників та сприяє рефлексу виведення молока.

Зовнішнє гальмування умовного рефлексу виведення молока може виникати і у разі дії внутрішніх подразників і в такому випадку воно може тривати досить довго, в усякому разі, доки не буде усунуто джерело вказаних подразнень. Переляк тварини викликає особливо різке гальмування рефлексу виведення молока.

Поряд із зовнішнім корковим гальмуванням реакції виведення молока, яке проходить відносно швидко у тварин виникає внутрішнє умовне гальмування. Воно розвивається у тих випадках, коли умовний сигнал не підкріплюється безумовним подразником, який викликає виведення молока. Воно розвивається в центрі рефлексу виведення молока. Внутрішнє умовне гальмування виробляється поступово, але зберігається тривалий час. Воно має дві форми: згасаюче і диференційоване. Завдяки останньому відбувається розмежування сигналів на сигнали зовнішнього і внутрішнього середовища. Ті із них, що передують реалізації безумовного рефлексу виведення молока стають

позитивними сигналами, інші набувають властивості гальмівних, негативних подразників.

Зовнішнє і внутрішнє гальмування умовних рефлексів виведення молока різняться між собою напевно не лише механізмом свого виникнення у корі головного мозку, але й механізмом реалізації реакцій на подальшому шляху рефлекторної дуги – від кори до молочної залози. Вважають, що внутрішнє гальмування пов'язано із затримкою вивільнення окситоцину гіпофізом. Можливо, що за дії диференційованого подразника у корковому представництві рефлексу виведення молока настільки розвивається гальмування, що воно впливає на діяльність супраоптичних і паравентрикулярних ядер гіпоталамуса і затримує секрецію окситоцину або обмежує його надходження у кров із гіпофіза.

Що ж стосується зовнішнього гальмування, то у механізмі його дії виявлено деякі особливості. Так, встановлено, що за зовнішнього гальмування має місце не лише затримка виділення окситоцину гіпофізом, але й підвищене виділення наднирниками адреналіну. Останній доставляється кров'ю до молочної залози і викликає звуження кровоносних судин, тим самим обмежуючи дію окситоцину. Як результат, рефлекс виведення молока проявляється не повністю.

Важливе значення для розроблення заходів із запобігання і усунення негативного впливу на молочну продуктивність сільськогосподарських тварин має і вивчення природи гальмування безумовного рефлексу виведення молока. Існує декілька шляхів такої дії. Встановлено, що одним із шляхів гальмування безумовного рефлексу виведення молока є гальмування через центральну затримку виведення окситоцину із нейрогіпофіза. Також давно встановлено гальмування рефлексу виведення молока, яке спостерігається у тварин у разі порушення стереотипу доїння. Воно супроводжується суттєвим зменшенням кількості видоєного молока. Відомо, що за дії стресорних подразників відбувається активізація адренал-симпатичної системи і в організм надходить у значній кількості адреналін і норадреналін. Гальмування рефлексу виведення молока за цих умов відбувається як результат звужування кровоносних судин молочної залози, що припиняє надходження окситоцину до міоепітеліальних клітин. Тобто гальмування відбувається через кору наднирників. Поряд із цим дослідженнями встановлено, що подразнення (стреси) можуть передаватися і безпосередньо нервовими шляхами. Передача імпульсів від гіпоталамуса до молочної залози може відбуватися і безпосередньо симпатичними нервами і викликати відповідні судинно-рухові реакції у залозі, які беруть участь у гальмуванні виведення молока.

7.5. Типи нервової діяльності тварин і рефлекс виведення молока

Серед корів виявлені представники усіх чотирьох типів нервової системи: сильний зрівноважений рухливий (26 %), сильний незрівноважений (36 %), сильний зрівноважений інертний (17 %) та слабкий (21 %). Для корів сильного зрівноваженого рухливого типу характерні висока сила, зрівноваженість та рухливість нервових процесів. Корови другого типу за силою і зрівноваженістю нервових процесів близькі до попереднього типу. Характерна риса тварин цього типу – інертність нервових процесів. Тварини третього типу нервової системи загалом відзначаються найбільшою силою процесу збудження і найбільшою слабкістю процесу гальмування. Поєднання сильного процесу збудження і слабого процесу гальмування визначає незрівноваженість з переважанням збудження у тварин цього типу. Більшість корів (67 %) сильного незрівноваженого типу нервової системи мають низьку рухливість нервових процесів внаслідок інертності процесу збудження. Характерною особливістю корів слабого типу нервової системи є слабкість процесу збудження поряд із дещо високою силою процесу гальмування. Для них притаманна також низька рухливість нервових процесів.

Установлено відмінність у кортикальному регулюванні функції виведення молока залежно від характеристик вищої нервової діяльності: сили, рухливості і зрівноваженості нервових процесів. Нові умовні рефлекс виведення молока утворюються швидше у тварин з високою рухливістю нервових процесів і повільно – з низькою. Тварини різняться також і за силою нервових процесів. Найменші коливання у виведенні молока за порушення стереотипу зовнішніх подразників мають тварини сильного зрівноваженого типу нервової діяльності. Тобто вони найбільш придатні для використання у молочному скотарстві.

Зміна стереотипу подразнень, пов'язаних з доїнням призводить до гальмування умовно-рефлекторної реакції виведення молока. Інтенсивність і тривалість такої реакції залежить від властивостей нервових процесів. Найбільш сильне гальмування умовного рефлекс виведення молока спостерігаємо у корів сильного зрівноваженого інертного типу, найслабше – у корів слабого типу. Зменшення кількості молока супроводжується зниженням у ньому вмісту жиру, при цьому більш значимо, ніж надою.

У корів сильного типу гальмівні подразники діють не тільки на умовно, але й на безумовно рефлекторне виведення молока.

У тварин з більш сильними корковими процесами гальмування, затримка умовно-рефлекторного виведення молока виникає скоріше і може бути сильнішою, ніж у тварин з більш слабким процесом гальмування.

У корів з більш високою рухливістю нервових процесів максимальне гальмування умовно-рефлекторної реакції виведення молока відбувається в день дії подразника і зникає через 3-5 днів, а з низькою рухливістю, найбільше гальмування спостерігається на 3-5-й день від застосування подразника і тримається до двох тижнів. Зовнішні ознаки гальмування виведення молока у корів слабого типу проявляється менш чітко, водночас повторна дія гальмівних факторів призводить до глибоких і незворотних змін секреторної діяльності молочної залози, які призводять до значного зниження молочної продуктивності.

Визначення ступеня залежності величини молочної продуктивності від властивостей нервових процесів і їх поєднання засвідчило, що найбільш тісно молочна продуктивність пов'язана з поєднанням сили процесу збудження і рухливістю нервових процесів ($r=0,60$). Тобто, найвищу молочну продуктивність можливо очікувати від корів, які мають сильний процес збудження і високу його рухливість, отже, від тварин сильного зрівноваженого рухливого типу нервової системи.

Тварини різних типів нервової діяльності по-різному реагують на комплекс безумовних подразників пов'язаних з доїнням залежно від інтервалів між доїннями. При цьому збільшення цистернальної порції молока, в міру зростання часу після попереднього доїння, відбувається не лише за рахунок кількості молока, яке перебуває у цистернальному відділі вим'я, але й за рахунок підвищення реактивності молочної залози і всього організму до подразників, пов'язаних з доїнням. Ці подразники викликають додаткове до «справжньої» цистернальної порції виділення молока під час самого доїння або в період, який безпосередньо передує йому. Така здатність утримувати у альвеолярно-протоковому відділі молочних залоз велику кількість молока до початку доїння характерна для корів із зрівноваженими нервовими процесами.

Поділ молока під час реалізації рефлексу виведення на цистернальну, рефлекторну і додаткову порції використовується у фізіології лактації як методичний засіб, за допомогою якого можна вирішувати теоретичні і практичні питання регулювання секреторної і видільної функцій молочної залози. Тобто питання величини цистернальної порції молока цікаве як для практиків тваринництва, так і науковців. Проте такий поділ умовний, а від того змінюється чи ні величина цистернальної порції, за рахунок чого і за який час, будуть по-різному інтерпретуватися одержані факти. Цистерна молочної залози виконує не лише функцію накопичення молока між доїннями, але є й

важливим апаратом для більш повного спорожнення залози під час самого доїння. При цьому кора головного мозку може як підсилювати, так і гальмувати рухову функцію молочної залози.

Запитання для самоконтролю

1. Що ви розумієте під рефлексом виведення молока?
2. Роль окситоцину у регулюванні виведення молока.
3. Як ви розумієте умовно-рефлекторне регулювання виведення молока?
4. Як відбувається гальмування рефлексу виведення молока?
5. Поясніть вплив типу нервової системи тварини на рефлекс виведення молока.

Науково-методичний центр ВФПО

РОЗДІЛ 8

МОЛОЧНА ЗАЛОЗА ТА ЇЇ ЗВ'ЯЗКИ З ІНШИМИ СИСТЕМАМИ ОРГАНІЗМУ

Оскільки функціональна діяльність молочної залози регулюється центральною нервовою системою та ендокринними залозами, лактацію слід розглядати як функцію всього організму з усіма складними взаємозв'язками окремих його органів і систем між собою з умовами зовнішнього середовища. Між молочною залозою й іншими системами організму встановлюються міцні рефлекторні взаємовідносини на принципах зворотного зв'язку. Тобто, з одного боку, діяльність молочної залози здійснює відповідний вплив на функціональний стан деяких систем і органів усього організму, а з іншого – окремі органи впливають на інтенсивність функціональної діяльності залози.

Систематичне подразнення рецепторів молочної залози самок у період найбільш інтенсивного їх росту викликає глибоку морфологічну перебудову не лише самої залози, але й інших органів, систем і організму загалом. Тобто, такі подразнення рецепторів залози слід оцінювати як пусковий механізм, який змінює біоелектричну активність аферентних волокон нервів молочної залози і призводить до зміни функціонального стану організму і окремих його систем.

8.1 Молочна залоза і травна система

Існування безпосереднього зв'язку між молочною залозою і травною системою відоме давно. Так, під час доїння спостерігається відригування порції жуйки і розпочинається повторне пережовування їжі, тобто виникає рефлекс жуйки на механічні подразнення дійки. Реакція жуйки настає, як правило, через 3-25 сек. від початку дії подразника на рецептивну поверхню дійки. При цьому рефлекс жуйки може гальмуватися під дією нових (слухових, зорових, шкірних і ін.) для тварини зовнішніх подразників.

Рефлекс на механічне подразнення дійки стійкий, навіть за 75 повторних (через 3-5 хв.) подразнень у відповідь безвідмовно наступала реакція жуйки. Все це свідчить, що поверхня молочної залози насичена периферичними нервовими закінченнями, які трансформують механічні подразнення у нервові імпульси. Останні аферентними шляхами передаються до центральної нервової системи, а звідти еферентними нервами до травного апарату, викликаючи відригування і повторне пережовування корму.

Отже, акт доїння чи ссання виступає не лише стимулом для підсилення роботи молочної залози, але й сигналом для підсилення процесів травлення, а можливо й важливіших хімічних змін в організмі, пов'язаних з утворенням і виведенням молока. Ці зміни в діяльності травного апарату реєструються за появою рефлексу жуйки. Зрозуміло, що початок секреторного процесу залежить від діяльності травного апарату, від рівня готовності поживних речовин, які могли б бути використані для утворення секрету. Механічні подразнення дійки виступають сигналом про виведення із організму молока, яке містить значну кількість поживних речовин. Останні мають бути поповнені за рахунок посиленої роботи травного апарату. Зрозуміло, що сигнал про виведення із організму відповідної кількості поживних речовин і необхідності їх відновлення для утворення нових порцій молока, секреція якого після попереднього виведення (видоювання) починає відбуватися посилено, пов'язується з діяльністю харчового центру, який регулює хімічну рівновагу організму. Діючи із дня на день, упродовж багатьох поколінь, цей спочатку, можна думати, умовний сигнал перетворюється у безумовний. І тепер вже лише механічне подразнення дійки без виведення молока викликає збудження харчового центру, яке проявляється у вигляді рефлексу жуйки. З'являється він дуже рано, вже на 130-140-й день після народження, подразнюючи дійку, його можна викликати. Проте він залежить від складу раціону, відсутність у ньому грубих кормів (клітковини) затримує його проявлення.

Рефлекс жуйки з дійки – це спадково закріплена реакція викликана впливом факторів зовнішнього середовища під час акту доїння. Тобто, цей рефлекс являє собою постійний безумовний зв'язок подразника з харчовою реакцією тварини і є виразом видового пристосування організму до факторів зовнішнього середовища, які безперервно змінюються.

Рефлекс жуйки виникає і за тактильного подразнення, тобто за одного лише доторкування до дійки без подальшого стискування чи здавлювання, яке проводиться за звичайного доїння. Отже, тактильні подразнення можна вважати умовним сигналом безумовного механічного подразнення. Тобто, рефлекс жуйки на тактильні подразнення рецепторів молочної залози можна натуральним умовним рефлексом.

Рефлекс жуйки можна викликати не лише дією безумовного подразника у вигляді механічного подразнення дійки, але і дією умовних подразників, які на перший погляд, не мають ніякого відношення до відригування і пережовування корму, але певною мірою пов'язаних з актом доїння. Це свідчить про те, що зв'язок між молочною залозою і травним апаратом за нормальних умов відбувається через кору головного мозку.

Встановлено, що за подразнення рецепторів молочної залози через 10-20 сек. зростає скорочувальна діяльність всіх відділів багатокамерного шлунка. При цьому зростає як частота, так і сила скорочень. Особливо різко зростає характер скорочень сітки: із двофазних вони стають три і чотирифазними.

У період лактації також змінюється діяльність шлункових залоз і перетравлювальна сила шлункового соку. Подразнення рецепторів молочної залози не лише змінює моторику шлунка, але й викликає зростання секреторної активності шлункових залоз та зміну хімічного складу соку. Зниження надоїв під час лактації взаємопов'язано зі зниженням секреторної активності шлункових залоз, яке досягає свого максимуму на момент запуску.

Особливо тісно взаємодіють молочна залоза та печінка, оскільки остання виконує важливу роль як у процесах травлення, так і у проміжному обміні речовин. За механічного подразнення дієки суттєво зростає частота і сила скорочень жовчного міхура та виділення жовчі, що безумовно сприяє зростанню процесу травлення та утворення молока, оскільки доведено, що видалення із організму жовчі (на 50-70%) знижує на 30-40 % процеси утворення молока.

Під час доїння спостерігаємо також рефлекторне збільшення виділення панкреатичного соку. Скорочення його надходження до організму на (50-70 %) знижує вміст жиру в молоці на 10-15 %. Під час лактації суттєво (у 1,5 рази) зростає секреція підшлункового соку та жовчі й зберігається на такому рівні тривалий час.

За подразнення рецепторів молочної залози або зовнішнього статевого нерва зростає рівень виділення слини та змінюється її хімічний склад. Тобто на характер виділення слини впливає лактація. Так, у кіз під час доїння виділення слини зростає майже вдвічі, а у овець – лише на 12 %. Вплив же на молочну залозу неадекватних подразників викликає гальмування виділення слини. Тобто, за відповідних впливів на екстеро- і інтерорецептори вим'я можна спостерігати як підсилення, так і гальмування виділення слини у тварин.

Подразнення рецепторів молочної залози сприяє також видимому зростанню частоти і сили скорочень (1,5-2 рази) сліпої кишки. Припинення подразнень повертає скорочувальну функцію до вихідного рівня. Поряд із цим доведено, що доїння і масаж молочної залози підвищують тонус і збільшують частоту скорочень усіх відділів складного шлунка і кишківника у жуйних, сприяють зростанню евакуації хімусу травним каналом.

Отже, подразнення рецепторів молочної залози (доїння, ссання, масаж тощо) рефлекторно підвищують моторну і секреторну діяльність усіх відділів травної системи. Неадекватні впливи гальмують роботу органів травлення.

Поряд із цим встановлено існування зворотного зв'язку – з травної системи на молочну залозу. Існує тісний функціональний зв'язок між травленням і секрецією молока. При цьому зміни у секретії молока можуть бути пов'язані не лише з безпосереднім надходженням поживних речовин в організм тварини, але і з імпульсами, які супроводжують акт споживання корму, його пережовуванням і ковтанням. Тобто, сам акт споживання корму є сигналом, який змінює рівень хімічних процесів, пов'язаних із секреторною діяльністю молочної залози. Цей складний рефлекторний акт споживання, пережовування і проковтування корму спочатку стимулює проміжні ланки обміну речовин, підсилює підготовку попередників молока і тим самим впливає на кінцеву ланку діяльності лактуючого організму – процес секреції молока.

Отже, якщо лише акт прийому корму викликає рефлекторний вплив на секрецію молока, то ще важливішими є імпульси, які виникають під час виконання подальших етапів травлення, наприклад з рецепторів багатокамерного шлунка.

Відомо, що гіпоталамуса належить найважливіша роль у регулюванні і інтеграції вегетативних функцій організму. Будучи частиною головного мозку, гіпоталамус має аферентні і еферентні зв'язки з різними відділами центральної нервової системи і водночас являє собою вихідну ланку гормонального регулювання, яке контролює діяльність ендокринних залоз і інших органів. У гіпоталамусі і інших підкоркових утвореннях головного мозку знаходяться особливі центри, які регулюють моторику сичуга, книжки, рубця, сітки та жувальні рухи тварин. З повним правом можна стверджувати, що різні впливи розміщених вище відділів мозку на ті чи інші функції організму, зокрема і на травну та лактаційну, можуть відбуватися як нервовими, так і гормональними шляхами.

Біологічне значення харчових рефлекторних реакцій, які виникають за подразнення рецепторів молочної залози полягає напевно у тому, що вони сприяють швидшому пристосуванню лактуючих тварин до споживання більшої кількості кормів, кращому їх засвоєнню і секретії більшої кількості молока. Провідне значення у рефлекторних взаємовідносинах молочної залози і травної системи мають рецептори діжки та зовнішні і внутрішні рецептори молочної залози. Ефект подразнення у кожному конкретному випадку визначається стереотипом дії подразників, пов'язаних із функціонуванням молочної залози. До цього стереотипу належить не лише сила, тривалість і частота подразнень, але й послідовність дії відповідних подразників. Рефлекторні реакції залежать від функціонального стану травної і центральної нервової систем.

Таким чином, за подразнення рецепторів молочної залози виникає ціла система рефлекторних реакцій: рефлекс жуйки, підсилення

скорочень усіх відділів багатокамерного шлунка, кишківника, жовчного міхура, зростання секреторної діяльності печінки і підшлункової залози. Проте характер реакцій, які виникають з боку травної системи у разі подразнення рецепторів молочної залози, залежить від функціонального стану лактаційного і харчового центрів. Залежно від рівня їх збудження можна одержати або підсилювальні або гальмівні реакції.

8.2 Молочна залоза та її зв'язки з серцево-судинною та системою дихання

Напевно важко було б зрозуміти діяльність секреторних клітин і скорочувальних елементів молочної залози без урахування середовища, в якому вони функціонують, тобто без урахування судинного русла, яке їх оточує і доставляє поживні речовини, кисень і попередники молока та забирає від них продукти обміну. Відомо, що для утворення одного літра молока через судини вим'я перетікає 400-500 літрів крові. Уже одне це свідчить про те, що процес утворення молока ставить досить високі вимоги до серцево-судинної і системи дихання.

Встановлено, що під час доїння спостерігається зростання частоти пульсу, пульсового тиску, швидкості руху крові та зміна інших гемодинамічних показників. У разі подразнення рецепторів судин молочної залози виникають видимі зміни з боку серцево-судинної системи та дихання, а їх рівень залежать від функціонального стану молочної залози. Залежно від рівня продуктивності у корів відбуваються зміни дихання, газообміну та кровообігу. Під час роздоювання спостерігається підвищення діяльності серця та легень і що вища продуктивність корови, то вища функціональна потужність серця.

Найнижчий рівень кровообігу, газообміну і дихання спостерігаємо у корів під час запуску і в перші дні після отелення, найвищий – збігається з серединою лактаційної кривої і максимальним споживанням кормів.

Хімічні передавачі (ацетилхолін, адреналін, нікотин, глюкоза, NaCl, CaCl₂, MgCl₂) нервового збудження, потрапляючи у кров'яне русло, можуть викликати не лише місцеву реакцію, але й рефлекторні зміни системного кровообігу і дихання. При цьому чутливість хеморецепторів залози не поступається такій чутливості рецепторів інших органів. Рефлекторні зміни кров'яного тиску і дихання спостерігаються і у разі подразненні механорецепторів судин молочної залози. Тобто, можна вважати, що від рецепторів кровоносної системи молочної залози постійно надходять імпульси до центральної нервової системи, інформуючи її про стан кровообігу в апараті утворення молока. Відповідно до цих сигналів центральні нервові утворення перебудовують ступінь і рівень функціонування серцево-судинної і системи дихання організму.

Установлено, що за механічних подразнень рецепторів порожнин вивідних проток і цистерни молочної залози змінюється збудливість вазомоторного і дихального центрів, як результат виникають рефлекторні зміни кров'яного тиску і дихання. Усе це дозволяє дійти висновку, що звичайне накопичення в залозі у проміжках між доїннями чи ссаннями відповідної кількості молока, тобто здійснення функції накопичення, є джерелом рефлекторної сигналізації, яка впливає на функцію серцево-судинної і дихальної систем. Зміни реакції з боку вказаних систем спостерігаються також за подразнення рецепторів порожнини молочної залози різними хімічними речовинами. Це дозволяє припустити, що й ті зміни, які відбуваються зі складом секрету, котрий накопичується у залозі, можуть слугувати джерелом рефлекторної сигналізації і робити вплив на функцію судинорухового і дихального центрів. Особливе значення має це явище наприкінці лактації, коли склад молока починає змінюватися, оскільки у ньому суттєво зростає вміст хлоридів. Такі сигнали від рецепторів порожнини молочної залози і їх вплив на серцево-судинну і систему дихання особливо загострюються за патологічних станів (мастит тощо) та виведення фармакологічних речовин, які застосовуються під час лікування.

Оскільки виведення молока за звичайних умов здійснюється під впливом зовнішніх подразників у вигляді доїння чи ссання, то особливого розвитку досягли естерорецептори молочної залози, які розміщені на її поверхні. Подразнення цих рецепторів (дійка, вим'я) викликає не лише акт виведення молока, але й впливає на функцію серцево-судинної і дихальної систем. Так, у високопродуктивних корів газообмін після видоювання зростає до 20 %, у тварин із середньою продуктивністю – до 10 %, а у малопродуктивних практично не змінюється.

Механічні подразнення рецепторів залози (доїння, ссання) викликають збільшення кількості крові, яка перетікає через молочну залозу у 2-9 разів, змінюють плетизмограму і підвищують її температуру. Тобто, виведення молока зв'язано з підвищенням забезпечення кров'ю молочної залози. При цьому судинна реакція то більша, що вища інтенсивність виведення молока, більший об'єм виведеного молока і вища його жирність. Навіть наближення дояра у корів уже викликає зростання температури вим'я на 0,1-1,4 °С, а під час доїння вона підвищується ще більше.

При цьому у високопродуктивних корів, порівняно з малопродуктивними збільшення кров'яного тиску під час доїння відбувається за незначного зростання пульсу, а за рахунок збільшення сили скорочень серця, венозного припливу та вазомоторних реакцій. Це свідчить не лише про більш високу функціональну силу серця високопродуктивних тварин, але й про більш досконалий характер пристосувальних реакцій їх серцево-судинної системи.

Установлено, що латентний період реакції серця у разі подразнення дійки становить 5-15 сек. Це свідчить, що передача імпульсів з рецепторів молочної залози до серця відбувається нервовими провідниками.

Зміни респіраційної і гемодинамічної функцій у період лактації (під час доїння) збільшують активність газообміну на третину і більше. Реакція суттєво залежить від віку тварини.

Термічні подразнення вим'я перед доїнням (підмивання водою температурою 42-52 °С) також викликають зміни енергетичного обміну і серцевої діяльності. Рефлекторне підвищення газоенергетичного обміну, як і шкірно-судинні реакції вим'я під час доїння більш яскраво виражені у тварин з високою продуктивністю. Так, під час лактації основний обмін у корів молочних порід зростає на 30-60 %, а у м'ясних – лише на 26-28 %. Зростання енергетичного обміну є віддзеркаленням всієї суми складних зміщень обмінних процесів, які виникають в організмі під час лактації.

Інтенсивність обмінних реакцій лактуючого організму залежить не лише від загального рівня молочної продуктивності, але й від якісного складу молока. Доведено, що корови, які мають відносно високий вміст жиру у молоці (джерсейська порода), мають більш високий, порівняно із рідкомолочними, рівень загального обміну. Викладене свідчить про те, що секреторна діяльність молочної залози пов'язана із значним зростанням витрат енергії. Так, на утворення молока витрачається 25-28 % енергії одержуваної кормами, а для секреції 1 мл молока потрібно в середньому 83 кал/хв. енергії. Зростання газообміну під час доїння відбувається здебільшого за рахунок більш повної утилізації кисню повітря, яке вдихається. Кров як показник інтенсивності перебігу окисно-відновних процесів у організмі тварини також пов'язана з інтенсивністю утворення молока. Так, за зростання надою корів спостерігається суттєве зростання вмісту гемоглобіну і еритроцитів у їх крові. У процесі лактації змінюється не лише вміст формених елементів крові, але й білковий склад її сироватки. Слід відзначити, що картина крові може суттєво змінюватися і як результат доїння (ссання), а також за різних подразнень рецепторів молочної залози.

Лактація має відповідний вплив і на характер лімфообігу у вим'ї та стан лімфатичних вузлів. Доведено, що лімфа молочної залози за хімічним складом суттєво відрізняється від загальної лімфи організму, яка надходить із грудного протоку. Об'єм лімфи, яка витікає із лімфатичних судин молочної залози за одиницю часу на одиницю маси органа, наближається до такого у печінці і значно більший, ніж у інших внутрішніх органах. Все це свідчить про досить інтенсивний лімфообіг в апараті утворення молока. Кількість лімфи, яка циркулює у вим'ї, суттєво зростає за декілька днів перед отеленням та залежить від рівня продуктивності особини.

За подразнення рецепторів молочної залози відбувається зростання виділення лімфи, але не відразу, а з відповідним латентним періодом. При цьому спостерігається двофазний характер реакції: незначне зростання виділення лімфи спостерігається вже через декілька секунд і значне посилення лімфообігу – лише через 40-80 сек. Після припинення подразнення до вихідного рівня воно повертається через 10-20 хв.

Існує тісний зв'язок функціонального стану залози із ступенем збудження екстеро- і інтерорецепторів апарату утворення молока. Це свідчить про значення зовнішньої і внутрішньої сигналізації у процесі місцевого лімфообігу. За подразнення аферентних нервів залози спостерігається зменшення утворення лімфи, тобто виникає судинозвужувальна реакція. Тривалий характер реакції вказує на участь у ній гуморальних факторів. Напевно, аферентні імпульси, потрапляючи до центральної нервової системи, і конкретно до гіпоталамуса, можуть перемикатися на еферентні нейрони, які викликають секрецію вазопресину. Останній нейрогіпофізом виділяється у кров і, досягаючи молочної залози, викликає звуження судин, зокрема лімфатичних.

Отже, за механічного подразнення рецепторів ділки кровообіг у залозі збільшується: збільшується лінійна і об'ємна швидкість потоку крові, підвищується об'ємний пульс та температура органа; зростає також потік лімфи (у середньому у 4,3 рази) у виносній протоці молочної залози.

8.3. Ендокринна система та її вплив на діяльність молочної залози

Нині існує велика кількість досліджень, які доводять вплив подразнень рецепторів молочної залози на діяльність ендокринних залоз і перш за все гіпофіза. Установлено, що стимули ссання або доїння (подразнення рецепторів ділки) впливають на діяльність задньої долі гіпофіза, яка виділяє у кров'яне русло окситоцин, останній з кров'ю надходить до молочної залози і викликає виведення молока із альвеол у протоки і цистерну. Стосовно передньої долі гіпофіза доведено, що за подразнення рецепторів ділки із аденогіпофіза виділяється пролактин, котрий стимулює секрецію молока і тим самим затримує інволюцію молочних залоз. Звідси інволюція залози відбувається внаслідок недостатнього виділення пролактину. Постулат про рефлекторний вплив рецепторів молочної залози на діяльність аденогіпофіза отримав підтвердження у багатьох дослідженнях. Установлено, що подразнення рецепторів залози (під час ссання або доїння) викликає дегрануляцію ацедофільних клітин аденогіпофіза, які пов'язані з секрецією пролактину.

Установлено зв'язок між діяльністю молочної залози і щитоподібною залозою, функціональна активність і маса якої в період

лактації зростала на 53 % порівняно з контролем. При цьому серед лактуючих тварин більш високу активність щитоподібної залози мали найбільш жирномолочні особини. Отже, тиреоїдині гормони сприяють значному підвищенню вмісту жиру у молоці. А введення в організм гормону щитоподібної залози (тиреоїдину) підсилює розвиток альвеолярного апарату залози під час тільності і лактації.

Щитоподібна залоза не лише впливає на секрецію молока, але й бере участь у взаємодії між діяльністю молочної і секреторною функцією шлункових залоз, на утворення у рубці летких жирних кислот (оцтової і масляної) високий рівень яких у його вмістимому тісно пов'язаний із жирномолочністю корів.

Отже, щитоподібна залоза відіграє велику роль у регулювання лактації і в свою чергу реагує на подразнення рецепторів молочної залози. Тобто, процес доїння (ссання) через щитоподібну залозу має різнобічний вплив на обмін речовин в організмі лактуючої тварини і підтримує секрецію молока не лише через спорожнення альвеолярної системи, але й рефлекторним виведенням у кров тиреоїдних гормонів.

Під час лактації змінюються розміри не лише щитоподібної залози, але й наднирників. Їх маса зростає у середньому на 11 %.

Установлено також вплив на лактацію, а конкретно на склад молока гормону паращитоподібної залози.

У разі подразнення дійок у яєчниках самок віднаходили велику кількість зрілих або дозріваючих фолікулів, а маса їх збільшується на 42 % порівняно з тваринами, яким подразнень не робили.

Установлено рефлекторні зв'язки між молочною залозою і видільною системою. Зниження діурезу впродовж півгодини після доїння здійснюється за рахунок рефлекторного виділення антидіуретичного гормону із нейрогіпофіза. Глибина гальмування діурезу знаходиться у прямій залежності від тривалості подразнення рецепторів молочної залози. Тобто, початковою ланкою рефлекторної дуги цієї реакції є рецептори молочної залози.

8.4. Статева система і діяльність молочної залози

Розвиток і діяльність молочної залози тісно пов'язані з функцією статевих органів самок, хоча механізми цих зв'язків не були відомі. Дослідженнями встановлено, що за подразнення рецепторів і нервів молочної залози відбувається суттєве підвищення скорочувальної функції матки, що вказує на наявність рефлекторного зв'язку між цими органами. Скорочувальна діяльність матки зростає і в період тички, тільності та під час родів. При цьому рефлекторні впливи з молочної залози на скорочувальну активність матки залежать від її стану. Так, у фазу

розслабленого стану (після родів) подразнення дійки доїнням або ссанням викликає повільне тонічне скорочення, яке триває до 4-5 хв. Ці скорочення, поступово зменшуючись, тривають до 30 хв. після припинення подразнення. У фазу активної скорочувальної діяльності матки подразнення рецепторів залози призводить до зростання тонічних скорочень з дуже коротким латентним періодом.

Відповідь матки на подразнення рецепторів молочної залози являє собою спеціалізований рефлекторний акт, для реалізації якого потрібні: 1) адекватність подразнення; 2) оптимальна сила подразнення; 3) наявність відповідного рецептивного поля. Цей спеціалізований рефлекс виникає лише за подразнень рецепторів дійки і вим'я і не проявляється у разі подразнень інших ділянок шкіри молочної залози. Крім того, він виникає лише у певні періоди життя тварини. Передавання імпульсів від молочної залози до матки відбувається крижово-промежинними нервами і реакції, за відповідних умов, можуть реалізовуватися короткими рефлекторними дугами. Разом із тим, продовження скорочень матки після закінчення подразнень залози, яке відбувається, свідчить про участь гуморального компонента у передаванні рефлекторних впливів з молочної залози на скорочувальну діяльність матки.

Нині встановлено також існування рефлекторних впливів із статевої системи на молочну залозу. Встановлено зростання внутрішньовим'яного тиску за безпосереднього подразнення вульви чи шийки матки інструментами для осіменіння або під час масажу. Такі подразнення статевих органів корови під час лактації призводять до виділення у кров окситоцину.

Доведено також і зворотні впливи. Так, подразнення вагіни призводить до виведення молока. При цьому цей процес відбувається у дві фази, що вказує на нейрогормональний характер реакції, де гормональним компонентом є окситоцин. Реакції молочної залози, які виникають за подразнення різних ділянок статевої системи свідчать про те, що чуттєві рецептори знаходяться головним чином у вульві, шийці і особливо в зоні зовнішньої частини шийки матки. Відомо, що еферентною ланкою рефлексу виведення молока є не лише окситоцин, але й еферентні нерви молочної залози. Про нейрогормональний характер реакції свідчить той факт, що виведення молока відбувається у дві фази: перша – нервова, друга – нейрогормональна.

За механічного подразнення рецепторів вагіни у першій половині лактації спостерігається підвищення внутрішньоцистернального тиску і рефлекторне виведення молока. Характер реакції залежить від сили подразнення. Зміна тиску у порожнині молочної залози за подразнення статевої системи відбувається у дві фази. Спочатку, через короткий

латентний період (2-10 сек.) відбувається незначне підвищення внутрішньоцистернального тиску, яке потім (через 30-65 сек.) суттєво зростає. Наприкінці лактації подразнення рецепторів статевої системи викликало слабо виражені реакції молочної залози.

Подразнення рецепторів статевої системи рефлексорно може викликати скорочення м'якої альвеол і гладеньком'язевих елементів проток, у результаті чого відбувається виведення молока. За таких механічних подразнень рецепторів вагіни можна одержати до 70 % всієї кількості молока, одержуваного за звичайного доїння. Таким чином, передавання імпульсів під час першої фази відбувається нервовими шляхами, а друга фаза передбачає участь як нервових, так і нерво-гормональних механізмів.

Подразнення рецепторів статевої системи відбивається також і на діяльності гладеньких м'язів сфінктера дійки. За стимулювання статевої системи знижується (послаблюється) його тонус і молоко виводиться назовні.

Таким чином, взаємовідносини між статевими органами і молочною залозою відбуваються рефлексорним шляхом. Під час реалізації реакції між цими органами беруть участь нервові і нерво-гормональні механізми. Поряд із центральними механізмами, реалізація реакцій може відбуватися і шляхом замикання коротких рефлексорних дуг.

Запитання для самоконтролю

1. Взаємозв'язки молочної залози і системи травлення тварини.
2. Молочна залоза і система дихання.
3. Зв'язки молочної залози і серцево-судинної системи.
4. Вплив ендокринної системи на діяльність молочної залози.
5. Вплив статевої системи на діяльність молочної залози.

РОЗДІЛ 9

ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ РЕГУЛЮВАННЯ ЛАКТАЦІЇ

Якщо під регулюванням лактації розуміти фізіологічний процес, який забезпечує пристосування функцій окремих органів і всього організму до умов зовнішнього середовища, котрі постійно змінюються, то у ссавців воно здійснюється за допомогою рефлекторних механізмів, оскільки за І.П. Павловим (1887) «рефлекс есть существеннейшее и наиболее частое явление при помощи которого устанавливается постоянное и точное соотношение частей организма между собой и отношение целого организма к окружающим условиям». Рефлекторний механізм об'єднує в єдине ціле анімальну і вісцеральну діяльність організму з умовами його існування. Ось чому стосовно лактації можна говорити про рефлекторне регулювання. Говорячи про рефлекс як основне явище в діяльності молочної залози, який здійснюється за відповідною рефлекторною дугою, котра складається із різних структурних утворень, ми підкреслюємо його залежність від функціонального стану кожного елемента рефлекторної дуги і його велику варіабельність під впливом подразнень зовнішнього і внутрішнього середовища. Ця рефлекторна дуга об'єднує як центри регулювання, так і нервові та гормональні шляхи.

Враховуючи сказане, можна стверджувати, що поняття рефлекторного регулювання лактації має відомі переваги порівняно з терміном «нервово-гормональне регулювання», оскільки воно підкреслює провідну роль центральної нервової системи і включає гормональну ланку цілісної рефлекторної реакції.

9.1. Поняття про лактаційний центр

Існуючі матеріали досліджень свідчать про велику складність механізму рефлекторного регулювання функцій молочної залози. Особливість цього механізму полягає у тому, що кожне подразнення рецепторів органа викликає не одну, а цілий ланцюг рефлекторних реакцій не лише молочної залози, але й інших функціональних систем. Так, подразнення, яке відбувається під час ссання або доїння, викликає як безумовно-рефлекторне виведення молока, так і зміни діяльності серцево-судинної і системи дихання. Механічні подразнення діють впливають на функції ендокринної і статевої систем, що проявляється у зміні рівня секреції гормонів гіпофіза, щитоподібної і статевих залоз та скорочувальної діяльності матки і інших статевих органів. Змінюється при цьому також і діяльність системи травлення, що легко спостерігати за виникненням рефлексу жуїки, сили і частоти хвиль скорочення

передшлунків, сичуга, кишківника, підшлункової і шлункових залоз. Рефлекси з молочної залози на діяльність апарату травлення і рефлекторні реакції від рецепторів апарату травлення на функції молочної залози взаємно підсилюють одні інших.

Передавання аферентних імпульсів від рецепторів молочної залози може відбуватися як соматичними, так і вегетативними нервовими шляхами. Замикання рефлекторних дуг, якими відбуваються реакції, може бути як на різних рівнях центральної нервової системи, так і у вегетативних гангліях оскільки молочна залоза має досить складну систему іннервації.

Висновки про те, що імпульси з рецепторів молочної залози можуть досягати кори головного мозку не означають, що рефлекторна дуга кожної реакції обов'язково повинна замикатися у корі великих півкуль. Напевно, як і відносно інших рефлекторних актів, переключення аферентних імпульсів на еферентні нейрони може відбуватися і у підкоркових утвореннях, у проміжному, середньому, продовгуватому чи спинному мозку, а за певних умов і не у центральній нервовій системі – у вегетативних гангліях і навіть у межах нервової системи молочної залози. На жаль, багато фізіологів не надають належного значення ролі цим місцевим рефлекторним реакціям у діяльності молочної залози, хоча це й доведено численними дослідженнями. У зв'язку з особливостями локалізації молочної залози, вона більше піддається безпосереднім впливам подразників навколишнього середовища порівняно із внутрішніми органами. І зрозуміло, що значна частина відповідей на подразнення може реалізовуватися у межах нервової системи самої залози. Ці реакції можуть відбуватися двома шляхами: по-перше, за допомогою аксонрефлекторного механізму, оскільки доведено, що одне нервове волокно має декілька чутливих закінчень – на судинах, у залозистій тканині та гладеньком'язевих елементах. І по-друге, шляхом здійснення місцевих периферійних реакцій. Місцеві ж рефлекторні реакції можуть здійснюватися ланцюгами нейронів, які не входять до складу центральної нервової системи, пограничного симпатичного стовбура і гангліїв черевної порожнини.

Установлено, що умовні сигнали із зовнішніх і внутрішніх рецепторів молочної залози знаходяться у постійній взаємодії і від поєднання цих сигналів залежить формування коркових процесів, які регулюють її діяльність.

Отже, переключення імпульсів, які йдуть від рецепторів молочної залози, на еферентні шляхи може здійснюватися як на різних рівнях центральної нервової системи, так і у вегетативних гангліях, і напевно у межах нервової системи самого апарату утворення молока. Звідси стає зрозумілою вся складність і різноманіття рефлекторних реакцій, пов'язаних із регулюванням функції молочної залози.

Результати досліджень з вивчення сигналізації від рецепторів молочної залози засвідчили, що умовно-рефлекторна реакція, утворена за

подразненні однієї дійки, майже повністю відтворюється за подразнення інших. Це дозволяє стверджувати про спільну діяльність великих півкуль, завдяки якій декілька молочних залоз (у корови 4) можуть функціонувати як єдиний орган. Проте різні чверті і половини вим'я мають свої коркові представництва у центральній нервовій системі, а тому за відповідних умов регулювання діяльності кожної залози може в деякою мірою здійснюватися окремо. Попарна робота коркових пунктів молочних залоз напевно має важливе значення для компенсаторної функції молочної залози. Так, якщо одна частка з якихось причин зменшує свою секреторну діяльність, то інша збільшує, що простежується як у кількості, так і якості вироблюваного нею молока. Крім того, якщо секреція у одній частці припиняється, то вона значно зростає у іншій, хоча повної компенсації не відбувається.

Таким чином, коркові представництва молочних залоз у центральній нервовій системі можуть здійснювати як спільну, так і індивідуальну діяльність, що напевно має важливе значення у тонкому регулюванні процесів секреції і виділення молока. Установлено наявність тонкого аналізу сигналізації від рецепторів молочної залози і виявлено різні форми взаємодії зовнішніх і внутрішніх сигналів. До центральної нервової системи аферентними нервами надходить потік імпульсів від різних рецепторів: від рецепторів дійки і зовнішньої поверхні залози; від рецепторів порожнини органа уразі накопичення молока, розтягування тканин залози, скорочування і розслаблення альвеол, рухових елементів проток і цистерни; від рецепторів судин і тканин залози за зміни швидкості потоку крові, коливання кров'яного тиску, зміни хімічного складу тканинної рідини, зростання або зниження рівня секреції. Все це забезпечує надходження до центральної нервової системи найбільш повної інформації про лактаційну функцію і тим самим забезпечує узгодження діяльності молочної залози з іншими системами організму та умовами зовнішнього середовища.

Отже, все викладене вище і сучасний рівень досліджень з фізіології лактації свідчить про те, що регулювання секреції і виведення молока відбувається за участю цілої низки відділів центральної нервової системи, чітко погоджених у своїй діяльності і які утворюють єдину морфо-функціональну структуру, котру можна назвати центром, який регулює секрецію і виведення молока або лактаційним центром.

Говорячи про лактаційний центр, необхідно розуміти під цим поняттям складну систему, інтеграцію мозкових структур, які знаходяться на різних рівнях центральної нервової системи. Цей центр зумовлює підготовку молочної залози до лактації, запуск і перебіг секреторного процесу, періодичне виконання акту виведення молока, підтримання розпочатої секреції на відповідному рівні та інволюцію органа.

Інформацію про стан процесів секреції і виведення молока центр одержує від трьох груп рецепторів: 1) периферичних рецепторів молочної залози; 2) центральних рецепторів або рецепторних утворень мозкових структур лактаційного центру та 3) рецепторів, розміщених на окремих ділянках судинного русла між залозою і лактаційним центром, які умовно можна назвати міжсистемними. Без сумніву, діяльність лактаційного центру проявляється найбільш повно тільки у разі взаємодії сигналів із різних рецепторних систем, об'єднаних цим центром.

Слід завжди пам'ятати, що лактаційний центр постійно знаходиться у взаємодії з харчовим, дихальним, судиноруховим, статевим і іншими центрами. Дякуючи наявності коркового представництва центру лактації і його умовно рефлекторній діяльності найбільш віддалені і на перший погляд такі, що не мають відношення до лактації як зовнішні, так і внутрішні подразнення можуть стати найважливішими сигналами, які мають вплив на секрецію і виведення молока.

Кожний із відділів лактаційного центру напевно виконують свою функцію. Так, на рівні **спинного мозку** відбувається грубе регулювання руховою функцією молочної залози. У **довгастому мозку** напевно відбувається регулювання забезпечення різних частин молочного апарату кров'ю, що не може не впливати на секреторну діяльність і виведення молока. Більш досконале регулювання цього процесу проводиться **проміжним мозком**. **Супраоптичні, паравентрикулярні і інші ядра** гіпоталамуса за збудження виділяють нейросекрет, який надходить до задньої і передньої частки гіпофіза. **Нейрогіпофіз** виділяє у кров окситоцин і вазопресин, котрі сприяють виведенню молока. **Аденогіпофіз** виробляє різні трофічні гормони, які здійснюють суттєвий вплив на секреторну функцію молочної залози. **Гіпоталамус** здійснює координацію діяльності молочної залози з іншими системами організму. І насамкінець, у **корі головного мозку** регулювання секреції і виведення молока координується із найбільш складними етологічними реакціями організму, який виробляє молоко залежно від умов навколишнього середовища.

Таким чином, мова йде не про різні центри із різним рівнем розміщення у центральній нервовій системі, а про компоненти єдиного центру. Іншими словами, лактаційний центр слід уявляти собі у вигляді сузір'я мозкових структур, розміщених на значній відстані одна від одної, але об'єднаних не стільки морфологічно постійними нервовими шляхами, скільки спільною (однією) діяльністю і відповідною спрямованістю нервових процесів.

9.2. Загальна схема регулювання лактації

Загальна схема регулювання лактації містить висхідні і спадні шляхи молочної залози, взаємовідносини різних структур, що входять до

складу лактаційного центру, і зв'язки з різними вісцеральними системами організму (рис. 10).

Вищим апаратом регулювання секреції і виведення молока є кора головного мозку, яка здійснює тонкий аналіз і синтез подразнень зовнішнього і внутрішнього середовища. Згідно із зміною умов, попереднім досвідом і сучасним станом організму вона безперервно утворює екстероцептивні та інтероцептивні тимчасові зв'язки, які беруть участь у регулюванні діяльності молочної залози і функціонально пов'язаних з нею органів. Кора великих півкуль через підкоркові і стовбурові мозкові утворення тісно пов'язані з гіпоталамусом, середнім, продовгуватим, спинним мозком і вегетативною нервовою системами. Слід постійно пам'ятати, що в еферентному відділі рефлекторних шляхів, які беруть участь у регулюванні і виведенні молока, важливе значення має гіпоталамічна нейросекреторна ланка, через посередництво якої нервові імпульси здійснюють вплив на функцію гіпофіза, а через нього – практично на всі ендокринні і інші вегетативні органи.

Щоб зрозуміти роль гіпоталамо-гіпофізарної системи у механізмі передавання впливів центральної нервової системи на діяльність молочної залози, розглянемо схему еферентних і нейрогуморальних шляхів регулювання лактації (рис. 11). Під впливом нервових імпульсів з молочної залози клітини супраоптичних і паравентрикулярних ядер гіпоталамуса виробляють окситоцин і вазопресин. Туберальні ядра, або ядра сірого горба (інфундибулярне, дорсомедіальне, вентромедіальне, латеральне), виробляють особливі речовини пептидного характеру, які здійснюють вплив на секреторну функцію аденогіпофіза. Нейросекрет виконує двояку функцію. По-перше, окситоцин, спускаючись аксонами гіпоталамо-гіпофізарного пучка, накопичується у нейрогіпофізі, потім виділяється у крові здійснює безпосередній вплив на молочну залозу. Напевно, нейросекрет може також надходити у капіляри гіпоталамуса, а далі до загального кола кровообігу і таким шляхом здійснювати прямий вплив на діяльність залози. По-друге, нейросекрет, спускаючись аксонами, досягає вазонейрональних синапсів, розміщених у порталній системі гіпофізарного кровообігу, і з потоком крові у концентрованому вигляді надходить до передньої долі гіпофіза, де стимулює залозисту тканину, яка виробляє різні гормони. Одні із них (пролактин, соматотропний гормон) діють безпосередньо на секреторну функцію молочної залози, інші (гонадотрофний, вплив на інші залози внутрішньої секреції, які у свою чергу виробляють гормони, котрі також діють на молочну залозу і різні системи організму пов'язані із секрецією молока.

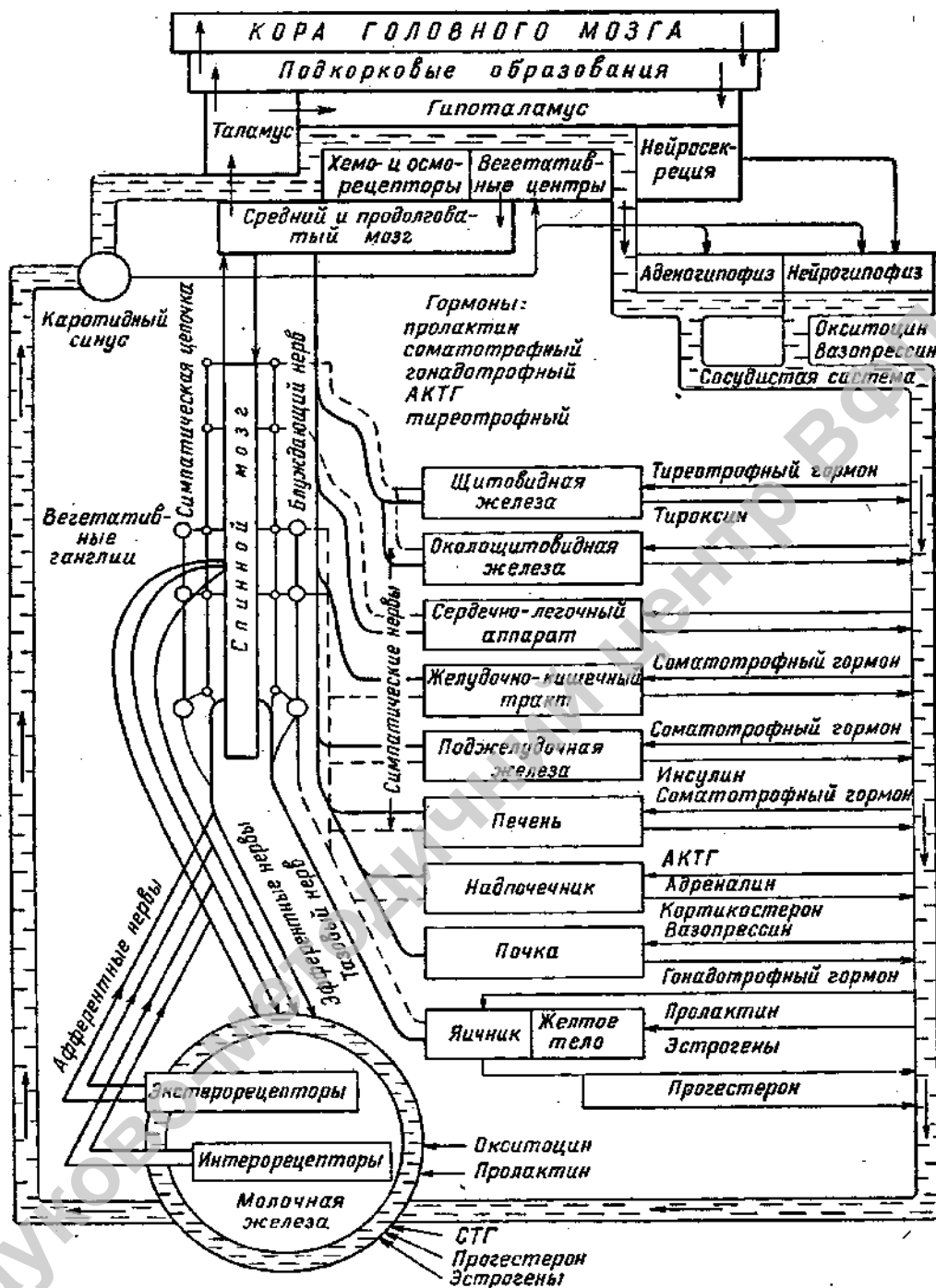


Рис. 10. Схема рефлекторного регулирования лактации (за И.И. Грачев, 1964)

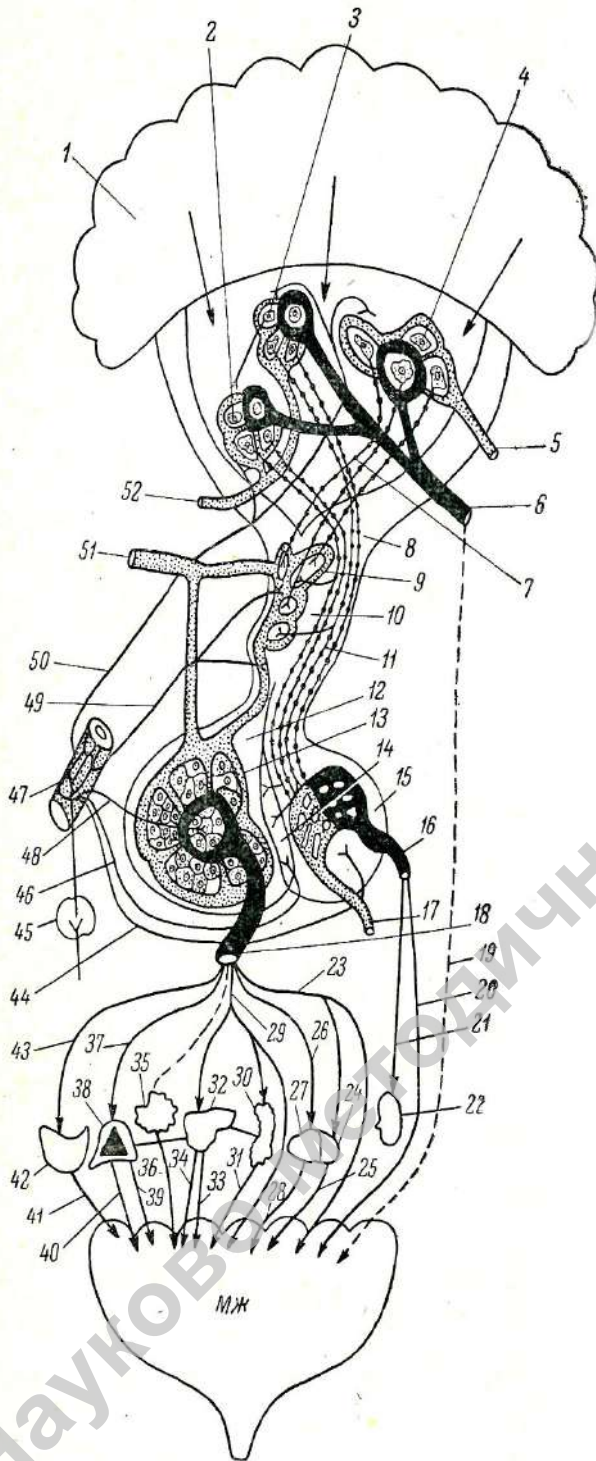


Рис. 11. Схема еферентних нейрогуморальних шляхів, які беруть участь у регулюванні функцій молочної залози (за Грачев І.І. та Галанцев В.П., 1973):

1 – кора головного мозку; 2 – супраоптичне ядро гіпоталамуса; 3 – паравентрикулярне ядро гіпоталамуса; 4 – туберальні ядра гіпоталамуса; 5 – артерії туберальних ядер; 6 – накопичувальна вена гіпоталамуса; 7 – нервові волокна; 8 – воронка; 9 – первинна капілярна сітка або портальна судинна система гіпофіза; 10 – ніжка гіпофіза; 11 – гіпоталамо-гіпофізарний пучок; 12 – передня частина гіпофіза; 13 – вторинна капілярна сітка передньої частки гіпофіза; 14 – середня частина гіпофіза; 15 – задня частина гіпофіза; 16 – вена задньої частки гіпофіза; 17 – артерія задньої частки гіпофіза; 18 – накопичувальна вена передньої частки гіпофіза; 19 – нейросекрет (гіпотетично) гіпоталамічних ядер; 20 – окситоцин; 21 – вазопресин; 22 – нирка; 23 – пролактин; 24 – жовте тіло; 25 – прогестерон; 26 – гонадотрофні гормони; 27 – яєчник; 28 – естрогени; 29 – соматотрофний гормон; 30 – підшлункова залоза; 31 – інсулін; 32 – печінка; 33 – глюкоза; 34 – жирні кислоти; 35 – паразитоподібна залоза; 36 – гормон паразитоподібної залози; 37 – АКТГ; 38 – наднирник; 39 – кортикостероїди; 40 – адреналін; 41 – тироксин; 42 – щитоподібна залоза; 43 – тиреотрофний гормон; 44 – симпатичний нерв задньої частки гіпофіза; 45 – верхній шийний симпатичний вузол; 46 – симпатичний нерв середньої частки гіпофіза; 47 – каротидне сплетіння; 48 – симпатичний нерв передньої частки гіпофіза; 49 – симпатичні волокна портальної системи гіпофіза; 50 – симпатичний нерв гіпоталамічних ядер; 51 – верхня артерія гіпофіза; 52 – супраоптична артерія; МЖ – молочна залоза

Гіпофіз є виконавчим органом центральної нервової системи. Внесення його до механізму рефлекторного регулювання складних процесів секреції і виведення молока має велике значення. Через гіпофіз окремі імпульси поширюються на інші залози внутрішньої секреції, а через них – на багато вегетативних функцій. Завдяки діяльності гіпофізарного апарату відбувається не лише генералізація первинного імпульсу, але і надзвичайне подовження його дії у часі. Задня доля гіпофіза накопичує значну кількість окситоцину і за першим сигналом терміново виділяє його у кров. З потоком крові окситоцин надходить до міоепітеліальних клітин молочної залози і викликає їх скорочення, внаслідок чого здійснюється виведення молока із альвеол у протоки і цистерну залози. У цій реакції важлива роль належить руховим нервовим волокнам, які іннервують гладенькі м'язи судин, проток і цистерни залози. Завдяки участі судинорухових нервів відбувається більш сильне наповнення кров'ю судинної системи залози та її апарату виведення. Дійка дещо напружується, збільшуються її розміри і таким чином поліпшується її захоплення телям під час ссання чи апаратом – під час доїння. Посилений приплив крові до залози сприяє швидкій доставці гормонів, а розширення судин, особливо біля альвеолярної системи, забезпечує найбільш повну їх дію на скорочувальні елементи органа. Виведення молока із цистерн залози назовні відбувається завдяки рефлекторним реакціям, які здійснюються нервовими шляхами і забезпечують швидке розслаблення сфінктера дійки, внаслідок чого настає перша фаза рефлексу виведення молока. Нейрогіпофіз виділяє також вазопресин, який впливає на кров'яний тиск і діяльність нирок, а тим самим змінюючи обмін води у організмі.

Передня доля гіпофіза виробляє 6 основних гормонів: пролактин, СТГ, ФСГ, ЛГ, АКТГ і ТТГ. Проллактин і СТГ безпосередньо стимулюють секреторну діяльність молочної залози. Крім того, пролактин здійснює вплив на функцію жовтого тіла і секрецію ним прогестерону. Гонадотрофні гормони діють на яєчники і стимулюють секрецію естрогенів. Естроген і прогестерон здійснюють вплив на ріст і розвиток молочної залози. СТГ, поряд із прямою дією на секреторну тканину молочної залози, здійснює вплив на печінку і підшлункову залозу, яка виробляє інсулін і глюкагон. Інсулін підсилює споживання глюкози тканинами молочної залози і стимулює синтез глікогену у печінці. Глюкагон підвищує вміст глюкози у крові шляхом зростання метаболізму глікогену печінки. СТГ прискорює процес вивільнення жирів із жирових депо, всмоктування жирних кислот у травному каналі та транспортування їх до печінки, а потім до молочної залози. Під дією речовин, що виробляються гіпофізом, змінює свою секреторну функцію і парацитоподібна залоза, впливаючи на рівень вмісту кальцію у крові.

Аденокортикотрофний гормон, діючи на кору наднирників, викликає секрецію стероїдних гормонів, які підвищують обмін вуглеводів і білків як у молочній залозі, так і в усьому організмі. Мозкова речовина наднирників виділяє адреналін, який може діяти як безпосередньо на молочну залозу, так і через впливи на печінку, стимулюючи розщеплення глікогену, як результат зростає вміст цукру у крові.

Тиреотрофний гормон діє на щитоподібну залозу, яка підсилює секрецію тироксину та трийодтироніну, як результат зростає інтенсивність обмінних процесів у молочній залозі і в усьому організмі.

Поряд із цим, слід зазначити, що регуляторні впливи гіпоталамуса і інших відділів центральної нервової системи на функцію молочної залози можуть здійснюватися не лише через гіпофіз, але й нервовими шляхами, які проходять у нижче розміщених відділах стовбура мозку, тобто спінальними і вегетативними волокнами. Так, нервовий механізм забезпечує, наприклад, регулювання тонуусу сфінктера діжки, гладеньких м'язів цистерни, протоків і кровоносних судин залози. Одним із потужних шляхів нервових впливів є блукаючий нерв, через який підсилюється діяльність травного апарату, зростає підготовка попередників молока, що не може не впливати на секреторний процес у залозі. Не менш важливий провідник – тазовий нерв. Через нього проходить передача імпульсів із центральної нервової системи на статеві залози й інші органи, функціонально пов'язані з діяльністю молочної залози. Через посередництво симпатичних нервів здійснюється регулювання багатьох внутрішніх органів. Так, вони, впливаючи на мозкову речовину наднирників, які змінюють секрецію адреналіну, можуть чинити різнобічний вплив на секрецію і виведення молока.

Таким чином, поряд із нервовим компонентом в еферентних впливах центральної нервової системи значна роль належить гормональній ланці. Що стосується аферентної сигналізації, то вона може надходити до центральної нервової системи не лише за подразнення механорецепторів залози, але і за стимуляції хеморецептивних утворень як органа, так і каротидного синусу і гіпоталамуса. Останнє може бути зумовлено впливами компонентів молока, лактогенними гормонами і продуктами їх інактивації, що являє собою початкову ланку зворотного зв'язку у нейрогормональному регулюванні функцій молочної залози.

Наведена схема рефлекторного регулювання лактації досить громіздка, але й вона не вичерпує усієї складності фізіологічних процесів, які регулюють діяльність молочної залози і її взаємовідносини з іншими органами організму тварини.

Слід для себе чітко уявити, що лактаційний центр можна збуджувати стимулюванням різних аферентних систем, але виведення молока відбувається за допомогою одних і тих самих скорочувальних

елементів залози. Тобто різні подразнення можуть приводити до одного і того самого результату – виведення молока, оскільки виконавчий елемент в усіх випадках буде один і той самий. У цьому проявляється принцип загального кінцевого шляху Шерінгтона. Стосовно лактації цей принцип означає, що секреція і виведення молока зумовлюється не простим замиканням окремих рефлекторних дуг, якими здійснюються секреторні і рухові реакції залози, а утворенням складного функціонального комплексу взаємодіючих систем.

Усі зміни функціональної діяльності молочної залози у різні періоди маммогенезу, лактогенезу і лактопоезу охоплюють зміни тканинних реакцій молочної залози, інтенсивності діяльності секреторного епітелію, окремих клітинних структур, перебудову кровообігу і інтенсивності васкуляризації, удосконалення рецепторних структур, утворення умовних рефлексів, зміни безумовних рефлексів, формування гормональних відносин і низки інших структурних, функціональних і біохімічних перетворень органа. А тому регуляторні механізми лактації мають розрізнятися за рівнем їх утворення – клітинний, субклітинний, тканинний, органний та організменний. Слід пам'ятати, що регуляторні механізми на різних рівнях ні в якому разі не підміняють один одного, вони лише доповнюють і розширюють уявлення про складність і багатогранність функціональних взаємовідносин цілісного організму, взаємовідносин і взаємодії його окремих систем і загалом усього організму з навколишнім середовищем. Тобто, різні рівні інтеграції фізіологічних функцій передбачають різні рівні регуляторних механізмів.

9.3. Функції молочної залози і практика доїння

Тепер розглянемо питання, яким же чином можуть бути використані знання з фізіології лактації у виробничих умовах одержання молока.

Розглядаючи питання одержання молока від великої рогатої худоби слід зазначити, що головне завдання під час експлуатації корови полягає в тому, щоб максимально повно видоїти корову, а проведене доїння найкращим чином стимулювало подальше утворення молока. Доїння має відбуватися в момент, коли готовність корови до молоковиведення найвища.

Рефлекторний акт виведення молока під час доїння або ссання є складною руховою реакцією молочної залози, яка супроводжується скороченням міоепітеліальних елементів альвеол і проток, розслабленням сфінктера дійки та цистерни, і нарешті, зміною тонуусу кровоносних судин вим'я. Все це відбувається після подразнення тактильних, термо- і

барорецепторів, розміщених на поверхні шкіри та слизових оболонок і у глибоких тканинах дійок і цистерни залози.

Молоковиведення – це узгоджені рефлекторні реакції міоепітелію та гладенької мускулатури вим'я, стінок і сфінктера дійок у відповідь на подразнення шкіри дійок і вим'я. Тобто, стимулювання повноцінного рефлексу молоковіддачі є вирішальним фактором найбільш повного і швидкого видоювання корови. Недооцінення вказаного фактора призводить до значних втрат молока і молочного жиру, зниження інтенсивності молоковиведення та зростання затрат часу і праці на видоювання корови. Поряд із цим величезний вплив на секрецію молока і молоковиведення має правильне виконання підготовчих і основних елементів операції доїння, котра може відрізнятися способом, кількістю і інтервалом доїнь упродовж доби, способом і тривалістю стимуляції молоковіддачі, але багато в чому залежить від майстерності оператора.

Підготовка корів до доїння. Умови, що передують доїнню, набувають для корови сигнального значення. Важливе сигнальне значення має час початку доїння і послідовність видоювання окремих корів у групі: раптова їх зміна призводить до часткового або повного гальмування молоковиведення.

Особливо незадовільно рефлекс молоковіддачі реалізується за порушень правил підготовки корови до доїння та самого доїння, або коли воно проводиться у нових нестереотипних умовах. Це призводить не лише до зменшення кількості окситоцину, який виділяє гіпофіз, але й не сприяє повному виведенню молока з вим'я.

Для повноцінного прояву рефлексу молоковіддачі велике значення має правильне виконання окремих елементів переддоїльної стимуляції молочної залози корови, а особливо дійок. Рецепторний апарат молочної залози сприймає тактильні, теплові і інші подразнення, під впливом яких утворюються безумовно-рефлекторні зв'язки, котрі відповідним чином впливають на молоковидільну функцію вим'я.

Корів доять у чітко визначений (розпорядком дня або графіком) час, порушення якого призводить до гальмування рефлексу молоковіддачі. Для стимуляції рефлексу молоковіддачі і санітарної підготовки вим'я, перед надіванням доїльних стаканів здоюють з кожної дійки у спеціальний кухоль з контрольною сіткою або на темну пластину дві-три цівки молока (5-6 с), із розбрикувача або кухля дійки (вим'я) обмивають чистою теплою 40-45 °С водою (тривалість операції 10-15 с), витирають чистим рушником або серветкою (6-8 с) та проводять підготовчий масаж. Зрозуміло, що тривалість підготовки вим'я для реалізації повноцінного рефлексу молоковіддачі залежатиме від віку, стадії лактації, рівня продуктивності, дотримання стереотипу доїння корів та ступеня виявлення умовно-рефлекторної складової припуску. У новотільних

корів тривалість підготовчих операцій не має перевищувати 30-40 с, у тварин другої половини лактації може сягати однієї хвилини. Велике значення має зведення до мінімуму часу від підготовки вим'я до доїння до одягання доїльних стаканів на вим'я. Проте, в усіх випадках доїльні стакани потрібно надівати на дійки тільки тоді, коли корова припустила молоко, оскільки за неповноцінного рефлексу молоковіддачі втрачається до 10-25 % надою.

Закінчення доїння визначається припиненням надходження молока, а також станом вим'я (стає м'яке й обвисле). Дуже важливо своєчасно знімати доїльні стакани з дійок вим'я. Перетримка апарата викликає у корови больові відчуття, гальмування молоковиведення, збільшується тривалість доїння і знижується повнота видоювання, травмуються дійки, що викликає захворювання корів маститом.

Категорично забороняється під час доїння виконувати інші операції (роздавати корми, вносити підстилку, чистити корів, стійла і годівниці тощо).

Кратність доїння визначають залежно від умов господарства, продуктивності корів, стадії лактації та економічної доцільності. Проте, в усіх випадках інтервали між доїннями мають бути не меншими 5 і не більшими 12 годин. Доведено, що дворазове доїння на 33% знижує затрати праці на цю операцію і дозволяє найбільш раціонально організувати весь розпорядок ферми.

Проти дворазового доїння висувують три основних аргументи:

- у більшості корів місткість вим'я недостатня, щоб розмістити молоко, яке накопичується за 12 годин або за нерівних проміжків за більший термін, при цьому в останні години ефективність утворення молока знижується;
- акт доїння стимулює лактогенну функцію аденогіпофіза;
- у багатьох випадках запровадження додаткового доїння може збільшувати надій молока.

Сучасні дослідження і практика свідчать, що у тренуваних до дворазового доїння корів інтенсивність утворення молока не знижується навіть за збільшення тривалості проміжку між доїннями понад 16 годин.

Третє заперечення слід розглядати перш за все з економічної точки зору, ніж з фізіологічної. Багатьма дослідниками встановлено, що добавка молока від третього доїння становить в середньому від 3 до 10 %. Проте є цікава деталь, упродовж перших трьох місяців лактації третє доїння мало впливає на величину надою і лише з 5-го місяця його значення є видимим. Тобто, додаткове доїння потрібне у другій половині лактації, коли його ефект пов'язаний не скільки з механічним розвантаженням вим'я, скільки з рефлекторним стимулюванням секреції пролактином.

Підбиваючи підсумок можна стверджувати, що третє доїння забезпечує деяку добавку надоїв, проте у кожному конкретному випадку слід визначати, наскільки вона значима економічно. Так, за даними фермерів США, триразове доїння збільшує собівартість молока на 50 %, при цьому ці витрати не покриваються додатково одержаним молоком.

Запитання для самоконтролю

1. Що ви розумієте під поняттям «лактаційний центр»?
2. Наведіть загальну схему регулювання лактації.
3. Як слід враховувати особливості функціонування молочної залози у практиці доїння корів?
4. Чи впливає частота видоювання на продуктивність корови?
5. Як впливає характер підготовки вим'я до доїння на виведення молока та надій?

РОЗДІЛ 10

МОРФОЛОГІЧНІ І ФУНКЦІОНАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ВИМ'Я ТА ЛАКТАЦІЇ У КОБИЛ, КІЗ ТА ОВЕЦЬ

Молочна залоза кобили знаходиться у паховій ділянці і являє собою утворення округло-овальної форми, яке складається із двох половин. У нормі є лише дві дійки (на кожную половину по одній). Інколи зустрічаються додаткові дійки (1 чи 2), які, як правило, не функціонують. Обхват вим'я кобили у середньому становить майже 54 см, а маса – 1600 грамів. Розміри молочної залози залежать від рівня продуктивності кобили. У середині обидві половини вим'я розділяються сполучно-тканинною перегородкою, котра виконує роль підтримувальної зв'язки. Форма дійки конічна, дещо сплюснута з боків, а довжина 3-5 см. На вершині дійки відкриваються 2-3, рідше 4 отвори дійкових каналів різного діаметру і завдовжки 5-12 мм. Ці канали сполучаються із слабо розвиненими цистернами, де накопичується лише невелика (до 10%) кількість молока. Передні і задні частки кожної половини вим'я розвинуті однаково, або передні, як правило, розвинуті краще.

У тих випадках, коли у молочній залозі розвинено 3 або 4 частки у кожній половині, то у дійках відкривається 3-4 дійкових отвори. Дійки у кобили мають значно тоншу стінку ніж, наприклад, у корови. У середині дійкові канали вистелені багатошаровим епітелієм і досить часто пігментовані. У кожную молочну цистерну відкривається 10 – 20 крупних і велика кількість дрібних проток вистелених двошаровим епітелієм і оточених пучками гладеньком'язевих волокон.

Лактація у кобил триває досить довго, майже до відлучення лошат, яке за пасовищно-конюшенного утримання проводиться у 5-7 місяців, а за табунного – у 10-11 місячному віці. За даними Сайгіна І.А., у більшості кобил (70-80 %) лактація триває 6-8 місяців, у 10-15% – 4-5 і у 10-15% – понад 8 місяців. Як правило, у високопродуктивних кобил лактація триває довше, ніж у малопродуктивних. У більшості кобил лактація припиняється під час переходу жеребності на другу половину, тобто на кінець шостого місяця.

Молочна залоза кобили здатна виробляти від 10 до 30 літрів молока за добу, або від 1000 до 3300 літрів за лактацію. Рекордну молочну продуктивність мала кобила радянської ваговозної породи Рябіна, від якої одержали 6173 літра молока. У більшості кобил упродовж перших 20-25 днів після вижереблення секреція молока зростає, потім на деякий час стабілізується, а далі починає зменшуватися. У кобил молочного типу цей процес відбувається повільніше. Рівень молочної продуктивності кобил суттєво залежить від умов годівлі, утримання, породи та часу вижереблення. Так, у найсприятливіших умовах лактують кобили,

вижереблення яких відбулося у березні та квітні, а наймолочнішими вважаються казахські, киргизькі та башкирські породи коней. Добові надої башкирських кобил часто сягають 18-20, а киргизьких – до 30 літрів (Каштанов Л.В.).

Висока молочна продуктивність кобил, за відносно невеликих розмірів вим'я, свідчить про інтенсивність діяльності альвеолярного епітелію в утворенні секрету. Проте, ця діяльність суттєво залежить від ступеня заповнення молоком різних відділів ємкісної системи вим'я. У першу чергу молоко накопичується у альвеолярному відділі залози, а потім поступово ритмічно переходить до цистернального відділу. У кобил, як правило, розрізняють оптимальне і максимальне заповнення ємкісної системи вим'я молоком. Тиск у молочній залозі на рівні 40-50 мм рт. ст. характеризує оптимальне заповнення системи, до досягнення якого процес утворення і накопичення секрету не порушується. Після цього утворення секрету продовжується, але його інтенсивність суттєво знижується і може наступити реакція самовільного виведення молока. За даними Дюсембина Х.Д. і Сайгіна И.А., місткість молочної залози кобил у середньому становить від 1000 до 2600 мл і залежить від віку та кількості лактацій. Так, кобили молодого і старшого віку мають значно меншу місткість вим'я порівняно з кобилами середнього віку.

Виведення молока у кобил відбувається у дві фази, розділених невеличкою (майже 30 сек.) паузою. У першу фазу (під час доїння) молоко виділяється тоненькою цівочкою. У цю фазу виводиться біля 30-200 г (або 5-10%) разового надою молока. Цю порцію називають цистернальною, оскільки її одержують із дійкової та наддійкової частини цистерни. На її виведення витрачається від 2 до 50 сек. Потім виведення молока зупиняється, не зважаючи на те, що доїння продовжується. Тривалість паузи як у різних кобил, так і у однієї і тієї самої не постійна. Інколи її взагалі не буває. Через 15-30 сек. дійки вим'я кобил знову починають наповнюватися молоком і розпочинається друга фаза – фаза активного виведення молока. Основна порція молока, майже 90% від середньодобового надою видається у період активної фази виведення молока.

Слід пам'ятати, що у кобил виведення молока викликається не лише безпосередньою стимуляцією рецепторів дійок, але й демонстрацією або підпусканням до вим'я лоша. За звичайних умов кобила розпізнає своє лоша візуально, за голосом та запахом, і лише воно здатне викликати у своїй матері фізіологічно повноцінний рефлекс молоковіддачі, який сприяє максимально повному молоковиведенню. Тому, щоб стимулювати молоковіддачу як за ручного, так і машинного доїння, до кобил підпускають її або спеціально навчене «чергове» лоша, яке ссанням викликає рефлекс молоковіддачі. Після 2-3 ковтків виссаного молока лоша відлучають від

кобили і продовжують інтенсивно її видоювати. Під час видоювання дояр має робити 110-160 стискань дійки за хвилину, оскільки кількість видоєного молока залежить від темпу (швидкості) доїння. У середньому для видоювання однієї кобили вручну витрачається 70-90 секунд.

Молочна залоза (вим'я) у кіз розміщена в паховій ділянці і складається із двох поздовжніх половин з однією дійкою на кожній із них. Досить часто у кіз зустрічається друга пара рудиментарних дійок. За формою вим'я у кіз молочних порід, як правило, кулясте або грушеподібне з великим запасом і добре розвиненими дійками. Вим'я кіз має добре розвинену молочну цистерну, яка являє собою об'ємну порожнину, у якій депонується молоко, котре надходить із вищерозміщених відділів.

До досягнення статевої зрілості розвиток молочної залози відбувається повільно, потім розпочинається ріст строми, утворення ніжної і добре васкуляризованої тканини навколо проток, розвиток проток і їх епітеліальних бруньок. Тимчасова активація розвитку молочної залози під час кожного статевого циклу не супроводжується повним розвитком органа, оскільки існування жовтого тіла обмежене. Тобто до настання кітності розвиток альвеолярного апарату відбувається досить слабо. Тільки під час кітності молочна залоза досягає максимуму свого розвитку. Так, швидкий розвиток дольчато-альвеолярної системи відбувається у першій половині або у другій третині кітності. Явища секреції у клітинах паренхіми залози з'являються задовго до окоту і супроводжуються синтезом специфічних компонентів молока (молозиво).

Під час інтенсифікації секреторної діяльності залози після родів (під час лактації) морфологічні процеси у ній не зупиняються. У цей період можна спостерігати новоутворення додаткових секреторних елементів і поряд відбувається інволюція окремих елементів паренхіми. Тобто із збільшенням часу лактації відбувається поступове зниження секреторної активності залози.

Лактаційний період у кіз (залежно від напрямку продуктивності) триває від 4 до 11 місяців. Некітних маток інколи доять без перерви впродовж декількох років. Молочна продуктивність коливається у досить широких межах – від 250 до 1000 і більше кг молока за лактацію. Рекордні надої сягають понад 2950 кг.

Молоко кіз споживають як у натуральному вигляді, так і у вигляді різних молочних продуктів. Воно належить до казеїнової групи, оскільки у його білку міститься не менше 75% казеїну. На відміну від коров'ячого, воно більш калорійне і містить більше сухої речовини, жиру, білків і мінеральних речовин. Воно значно багатше на кальцій, фосфор, кобальт і низку вітамінів (В₁, В₂, С), які мають сильні антиінфекційні, антианемічні та антигеморагічні властивості. За багатьма властивостями козине молоко

близьке до кобилячого, і тому його з успіхом застосовують для згодовування дітям грудного віку за відсутності материнського молока. Поряд із цим козине молоко має і низку фізичних особливостей. Так, його жирові кульки у більшості випадків дрібніші від таких у коров'ячому молоці, дякуючи цьому вони легше засмоктуються стінками кишківника. Завдяки меншим розмірам казеїнових міцел, білки козиного молока, під дією шлункового соку звертаються у ніжні пластівці, подібно до білків жіночого молока, і легко засвоюються шлунком. Це ж стосується і глюкози та лактози, які входять до складу козиного молока. А тому молочнокислі продукти і сири, одержані з козиного молока відзначаються високою харчовою цінністю.

Молочна залоза (вим'я) у овець так само, як і у кіз та корів розміщене у паховій ділянці і складається із двох поздовжніх половин, кожна із яких має відносно містку молочну цистерну з однією дійкою на кожній із них. Вище молочних цистерн розміщена паренхіматозна (секреторна) тканина з масою альвеол, у яких і відбувається секреція молока. За багатьма параметрами воно схоже із козиним, але має і суттєві відміни. Його поділяють на: 1) недостатньо розділене на праву і ліву половинки, дуже відвисле з горизонтально розміщеними дійками. За машинного доїння для такого вимені використовують спеціальні пристрої-підтримувачі, які сприяють кращому закріпленню на дійках доїльних стаканів; 2) вим'я має незначне, але видиме розділення на праву і ліву половини, дійки розміщені горизонтально і під час машинного доїння необхідні спеціальні пристрої-підтримувачі; 3) козина форма вим'я, зручна як для ручного, так і машинного доїння. Дійки, як правило, конічної або циліндричної форми.

Принципи виведення молока в овець, багато у чому схожі із такими у корів. Так, виведення молока із залози у овець також відбувається у дві фази. У першу фазу виводиться цистернальна порція молока і відбувається це досить швидко. А ось друга фаза можлива лише за умови застосування правильної стимуляції молоковиведення. Впродовж перших днів лактації виводиться лише цистернальна порція молока і тільки через 4-5 днів, в міру надходження до цистерни альвеолярного молока, розпочнеться реалізація другої фази молоковиведення. Альвеолярна порція молока вже через 3 тижні має становити більшу частину добового надою. Проте, якщо відповідний нервовий шлях реалізації рефлексу молоковиведення у тварини не сформовано і відбувається лише гормональне регулювання окситоцином, то другої фази у такої вівці не буде. Тому необхідно виробляти у вівці потребу доїтися і забезпечувати повне молоковиведення. Найкращими вчителями у цій справі є їх ягнята, а тому переводити маток на доїння слід після того, як вони деякий час погодували ягнят на повному підсисі.

Пік молочної продуктивності у овець припадає на 20-30 день лактації. За постійного і правильного доїння та забезпечення потреб у поживних речовинах на підтримання життя і секрецію молока, зниження надоїв після досягнення піку лактації може бути суттєво знижене. Лактація у овець може тривати від 90 до 240 днів і за цей період від матки одержують від 100-140 до 1000 літрів молока. Середньодобові надої суттєво залежать від багатьох чинників (породи, віку, вгодованості, племінної цінності, умов годівлі і утримання, здоров'я, кількості народжених ягнят, стадії лактації, пори року) і коливаються у межах від 0,5 до 4,0 літрів. Тривалість доїння – 60-90 секунд. Молоко овець досить цінний продукт харчування. За хімічним складом і фізичними властивостями овече молоко, як і козине, має переваги перед коров'ячим. У ньому більше (у 1,4 рази) сухої речовини, жиру (1,8 рази) і вища (в 1,5 рази) калорійність.

Запитання для самоконтролю

1. Чим відрізняється будова молочної залози кобили та корови?
2. У чому проявляються особливості лактації у кобили?
3. Поясніть особливості молоковиведення у кобили.
4. У чому відмінність будови молочної залози кози і вівці?
5. Чим відрізняється молоковиведення у кози і вівці від такого у корови?

РЕЗЮМЕ

Підбиваючи підсумок викладеному, можна стверджувати – незважаючи на те, що молоко утворюється одним органом – молочною залозою, у його формуванні, як специфічного секрету, бере участь увесь організм, тобто лактація є функцією усього організму. Утворення молока епітеліальними клітинами у молочній залозі забезпечується участю практично усіх систем організму: травної, дихальної, статевої, видільної, ендокринної, нервової, газоенергетичного обміну і кровоносної. Єдність усіх систем організму забезпечується діяльністю нервової системи, її вищого відділу – головного мозку.

Спираючись на оцінювання типів нервової діяльності тварин можна судити про лактогенні функції молочної залози. Так, корови сильного зрівноваженого рухливого типу ЦНС мають більш високі адаптаційні, захисні та компенсаційні властивості. У них формуються потужні системи умовно-безумовних рефлексів молоковіддачі, здатні протистояти гальмівним діям навколишнього середовища. Це забезпечує високу сталість надоїв упродовж лактації, менші добові коливання надою, більш раціональний розподіл енергії корму. Для корів слабкого типу ЦНС характерна слабка збудливість і низька рухливість нервових процесів. Нарощування молочної продуктивності проходить у них повільніше, яскраво виражені добові коливання надою, оскільки будь-які гальмівні впливи знижують надій, а відновлення його проходить повільно.

Ще у минулому столітті в науці про лактацію існували численні докази важливої ролі аденогіпофіза, і перш за все пролактину – основного лактогенного гормону у регуляції лактаційної функції організму, включаючи маммогенез, лактогенез і лактопоез. Під час доїння (ссання) відбувається різке збільшення рівня пролактину у крові, він стимулює абсорбування молочною залозою вуглеводів і білків. Схоже діють на молочну залозу соматотропін і тироксин. Водночас гормон інсулін пригнічує секрецію молока, а естрогенні гормони гальмують виділення лактогенних гормонів.

Створивши у процесі еволюції апарат молочної залози, здатний виробляти специфічний продукт для вигодовування потомства, ссавці набули величезної переваги у еволюційному процесі у порівнянні з іншими видами. Вони отримали можливість вигодовувати потомство молоком – дуже цінним і корисним продуктом для зростаючого організму, котрий можна одержувати у будь-який час, незалежно від умов зовнішнього середовища, стресових впливів, нестачі їжі. У молоці містяться усі речовини, потрібні для повноцінного розвитку новонародженого організму. Як результат ссавці зайняли найвищу гілку еволюційного дерева.

ТЕСТОВІ ЗАВДАННЯ ДЛЯ КОНТРОЛЮ ЗНАНЬ

1. Основними типами шкірних залоз ссавців є такі:
 - 1) молочні; 2) жирові; 3) потові;
 - 3) духмяні; 4) сальні; 5) пахучі.
2. За будовою шкірні залози поділяються на:
 - 1) трубчасті; 2) альвеолярні; 3) мішкоподібні;
 - 4) секреторні; 5) веретеноподібні; 6) змішані.
3. Походження молочних залоз визначають як:
 - 1) монофілітичне; 2) поліфілітичне; 3) дифілітичне;
 - 4) неспецифічних шкірних залоз; 5) тетрафілітичне.
4. Філогенетично молочні залози утворилися:
 - 1) пізніше потових; 2) одночасно з потовими;
 - 3) раніше потових; 4) одночасно з сальними.
5. Зменшення кількості молочних залоз у процесі еволюції зумовлено зниженням _____.
6. У ссавців молочних залоз може бути:
 - 1) 1; 2) 2; 3) 5;
 - 4) 20; 5) 27; 6) 30.
7. Кожна дійка свині має вивідних протоків:
 - 1) 1; 2) 2; 3) 3; 4) 5; 5) 6-12.
8. Концентрація молочних залоз та їх проток у корови, кобили, вівці і кози є ускладненням їх:
 - 1) гістологічної структури; 2) анатомічної будови;
 - 3) місця розміщення; 4) функції.
9. Як правило, у ссавців на одну пару молочних залоз народжується потомків:
 - 1) 1; 2) 2; 3) 3; 4) 4; 5) 5.
10. За місцем розміщення молочні залози розділяють на:
 - 1) головні; 2) черевні; 3) ножні; 4) здухвинні; 5) грудні.
11. У ембріогенезі формуванню молочних залоз як самок, так і самців сприяють гормони _____.
12. Явище, коли додаткові дійки мають залозисту тканину має назву _____, а не мають – _____.

13. У процесі доместикації відбувалися зміни спрямовані на:

- 1) зростання секреторної функції залози;
- 2) частіше спорожнення молочної залози;
- 3) збільшення ємкісної системи залози;
- 4) підвищення тонуусу сфінктера дійки

14. У ембріональний період формування молочної залози відбувається в такій послідовності:

- 1) молочна цистерна залози;
- 2) молочні бугорки;
- 3) первинний тяж;
- 4) молочна брунька;
- 5) молочна лінія.

15. Основи жирової тканини молочної залози закладаються в ембріональний період на місяці:

- 1) першому; 2) другому; 3) третьому; 4) четвертому; 5) п'ятому.

16. Від народження до статевої зрілості розвиток залози характеризується прогресивним ростом системи _____.

17. Система проток і дольчато-альвеолярна система набирають свого максимального розвитку у корів:

- 1) на початку тільності;
- 2) у першій половині тільності;
- 3) у другу половину тільності;
- 4) наприкінці тільності.

18. Закінчення лактації (припинення доїння, ссання) сприяє:

- 1) стимулюванню розвитку паренхіми;
- 2) стимулюванню розвитку строми;
- 3) зворотному розвитку основних структур залози.

19. Ріст проток молочної залози стимулюють такі гормони:

- 1) окситоцин; 2) прогестерон; 3) соматотропін;
- 4) естроген; 5) тироксин.

20. Ріст альвеол молочної залози стимулюють такі гормони:

- 1) прогестерон і естроген; 2) окситоцин і прогестерон;
- 3) естроген і тироксин; 4) прогестерон і соматотропін.

21. Оптимальний розвиток альвеолярного апарату молочної залози забезпечують комбінація таких гормонів:

- 1) тестостерон; 2) тироксин; 3) пролактин; 4) прогестерон;
- 5) естроген; 6) окситоцин; 7) соматотропін;
- 8) адепкортикотрофний гормон.

22. Гормони щитоподібної залози більшою мірою впливають на:

- 1) розвиток молочної залози; 2) секреторну функцію залози;
- 3) ріст, розвиток та секреторну функцію залози.

23. Інсулін у комбінації з іншими гормонами впливає на:

- 1) росток проток залоз;
- 2) секреторну діяльність молочної залози;
- 3) ріст альвеол залози;
- 4) ріст, розвиток та секреторну функцію залози.

24. Для онтогенетично незрілої молочної залози контроль за її ростом і розвитком з боку нервової системи має:

- 1) другорядне значення; 2) першочергове значення;
- 3) немає ніякого значення;
- 4) першочергове значення має гормональний контроль.

25. Молочна залоза складається з таких тканин:

- 1) секреторної; 2) залозистої; 3) міоепіталіальної;
- 4) гладенько-м'язевої; 5) сполучної; 6) строми;
- 7) жирової; 8) хрящової; 9) колагенової.

26. Кожна альвеола містить секреторних клітин:

- 1) 3-5; 2) 10-15; 3) 18-30; 4) 15-55; 5) 18-70; 6) 20-100; 7) 18-91;

27. До складу альвеоли входять:

- 1) секреторні клітини; 2) м'язеві волокна; 3) базальна мембрана;
- 4) міоепітеліальні клітини; 5) кровоносні судини;
- 6) лімфатичні судини; 7) сполучна тканина.

28. До складу молочної дольки входить у середньому альвеол:

- 1) 30-50; 2) 60-100; 3) 110-150; 4) 155-300; 5) 150-200; 6) 10-20;

29. На кожную дійку в середньому припадає часток:

- 1) 3-5; 2) 30-50; 3) 10-40; 4) 100-150; 5) 5-20; 6) 1-5;

30. Протокова система молочної залози формується в такому порядку:

- 1) дійкова порожнина; 2) міжчасточкові протоки;
- 3) трубочки альвеол; 4) збірні протоки;
- 5) внутрішньочасткові протоки; 6) молочні цистерни;
- 7) внутрішньочасточкові протоки; 8) міжчасткові протоки.

31. Розрізняють такі типи міоепітеліальних клітин:

- 1) грушеподібні; 2) веретеноподібні;
- 3) бутилкоподібні; 4) зіркоподібні; 5) чашеподібні.

32. Міоепітелій добре реагує на фізіологічно активні речовини:

- 1) окситоцин; 2) резернін; 3) вазопресин;
- 4) соматотропін; 5) ацетилхолін; 6) пітуїтрин.

33. Молочна залоза великої рогатої худоби підтримується і захищається такими фасціями:

- 1) обгоротальна; 2) підвішувальна; 3) внутрішня;
- 4) глибока поверхнева;

34. Під кінець лактації і в процесі інволюції молочної залози кількість сполучної тканини

35. У корів жирова тканина в середньому займає від маси залози:

- 1) 15 %; 2) 23 %; 3) 77 %; 4) 43 %; 5) 37 %; 6) 55 %.

36. Жирова тканина молочної залози є:

- 1) енергетичним матеріалом; 2) механічною основою залози;
- 3) компонентом під час формування клітинних структур;
- 4) компонентом біологічно важливих сполук.

37. Нервова система молочної залози має:

- 1) вирішальне значення у розвитку її тканини;
- 2) посереднє значення за секреції молока;
- 3) вирішальне значення в регулюванні функціональної діяльності;
- 4) не має суттєвого значення для діяльності.

38. У шкірі і дійках молочної залози є:

- 1) хеморецептори; 2) барорецептори;
- 3) терморецептори; 4) механорецептори; 5) фоторецептори.

39. Кровозабезпечення молочної залози корови залежить від:

- 1) продуктивності; 2) віку; 3) стадії лактації;
- 4) пори року; 5) норову; 6) розміру і форми; 7) характеру підстилки.

40. За подразнення рецепторів дійки кровозабезпечення вим'я:

- 1) зростає; 2) зменшується; 3) залишається без змін;
- 4) циклічно змінюється.

41. За морфологічними ознаками виділяють такі типи галуження капілярів:

- 1) капілярна книжка; 2) капілярна сітка;
- 3) одинарна капілярна петля; 4) багаточисельні поліморфні петлі;
- 5) анастомозні петлі.

42. Лімфатична система молочної залози складається з:

- 1) лімфатичних синусів; 2) лімфатичних судин;
- 3) лімфатичних вузлів; 4) замкнутих лімфатичних капілярів;
- 5) лімфатичних вен.

43. Лімфатичні вузли в залозі виконують роль _____.

44. Секреторна клітина має таку будову:

- 1) плазматична мембрана; 2) сполучна мембрана;
- 3) ендоплазматична сітка; 4) ядро; 5) комплекс Гольджі;
- 6) матрикс; 7) вакуоля; 8) мітохондрії;
- 9) лізосоми; 10) внутрішньоклітинні каналці.

45. Залозиста клітина має такі мембрани:

- 1) поверхневу; 2) бокові; 3) верхні; 4) базальну; 5) апікальну.

46. Найбільш активно ділянкою цитоплазми секреторної клітини є _____.

47. Роль мітохондрії полягає у:

- 1) підсиленні мінерального обміну;
- 2) забезпеченні внутрішньоклітинного дихання;
- 3) жировому обміні; 4) окиснювальному фосфорилуванні;
- 5) утворенні ДНК.

48. Комплекс Гольджі у секреторній клітині:

- 1) накопичує продукти специфічного обміну;
- 2) бере участь у синтезі білка;
- 3) бере участь у синтезі жиру;
- 4) бере участь у синтезі лактози;
- 5) підвищує активність фосфатаз.

49. Відомі такі типи секреції залозистої клітини:

- 1) голокриновий; 2) базокриновий;
- 3) апокриновий; 4) мерокриновий;
- 5) перокриновий; 6) леммокриновий.

50. Фази секреторного циклу складових молока у клітині відбувається у такому порядку:

- 1) внутрішньоклітинне транспортування;
- 2) внутріклітинний синтез;
- 3) сорбція і накопичення попередників молока;
- 4) формування синтезованого продукту у гранули або краплини;
- 5) еструзія секрету у порожнину альвеоли.

51. Казеїн молока розподіляють на такі фракції:

- 1) α ; 2) β ; 3) γ ; 4) λ ; 5) ρ -казеїн.

52. α -казеїновий комплекс поділяють на такі фракції:

- 1) α_4 ; 2) α_1 ; 3) α_3 ; 4) α_5 ; 5) α_2 -казеїн.

53. Фракція α -казеїн, що розчиняється в CaCl_2 поділяється на такі підфракції:

- 1) α_5 -казеїн; 2) каппа-казеїн; 3) α -казеїн; 4) α_m -казеїн;

54. У кислій зоні рН одержано такі фракції β -казеїну:

- 1) А; 2) С; 3) Ж; 4) Д; 5) G; 6) В; 7) Е.

55. Практично весь казеїн випадає в осад за величини рН:

- 1) 5,0; 2) 4,2; 3) 4,5; 4) 5,2; 5) 4,6; 6) 4,3.

56. Сироваткові білки за реакцією на температуру поділяють на:

- 1) термолабільні; 2) нейтральні; 3) термостійкі; 4) денатуровані.

57. Синтез білків відбувається на:

- 1) лізосомах; 2) комплексі Гольджі;
- 3) мітохондріях; 4) рибосомах; 5) ядрі.

58. Попередниками білків виступають:

- 1) вільні амінокислоти; 2) пептиди;
- 3) білки крові; 4) білки секреторної клітини.

59. Молочний жир це – лецитин, кефалін, сфінгомієлін, холестерин, ергостерин, цереброзіди, вільні жирні кислоти, жиророзчинні вітаміни, каротиноїди і _____.

60. Молочний жир утворюється такими органоїдами секреторної клітини:

- 1) ядром; 2) мітохондріями;
- 3) рибосомами; 4) комплексом Гольджі;
- 5) ендоплазматичним ретикулумом; 6) плазмолемою.

61. Попередниками молочного жиру корів виступають:

- 1) жирні кислоти ліпідів крові; 2) вільні жирні кислоти крові;
- 3) глюкоза; 4) ацетат крові; 5) β -оксібутират;
- 6) γ -монопропіонат; 7) гліцерин.

62. Молочний цукор синтезується такими органоїдами:

- 1) плазмолемою; 2) мітохондріями; 3) рибосомами;
- 4) ядром; 5) комплексом Гольджі.

63. Попередниками молочного цукру у залозистій клітині корів є:

- 1) крохмаль; 2) пропіонат; 3) карбонат; 4) глюкоза;
- 5) капрілат; 6) гліцерин.

64. Лактоза поряд з калієм і натрієм є одним із основних _____ активних компонентів молока.

65. Вітаміни молока – це складники, які:

- 1) синтезуються секреторними клітинами молочної залози;
- 2) надходять у молоко з крові; 3) надходять у молоко з лімфи;
- 4) синтезуються відповідними структурами організму корови і адсорбуються в секрет у процесі синтезу.

66. У регулюванні діяльності залозистого епітелію беруть участь:

- 1) ферменти; 2) гормони; 3) вітаміни;
- 4) медіатори; 5) нервова система.

67. Вирішальне значення в інтенсифікації секреції молочної залози мають:

- 1) аферентна імпульсація з молочної залози;
- 2) еферентні стимули нервової системи;
- 3) опорожнення ємкісної системи молочної залози;
- 4) стимуляція пролактином.

68. Аферентна імпульсація надходить до гіпоталамуса через:

- 1) вентральний поперечний пучок;
- 2) спиноталамічну провідникову систему;
- 3) медіальний поздовжній пучок;
- 4) дорсальний поздовжній пучок.

69. Для початку і підтримування секреції молока в залозі з розвинутою альвеолярною і протоковою системами необхідна адекватна кількість:

- 1) фолікулостимулюючого гормону; 2) СТГ; 3) АКТГ;
- 4) лютеонізуючого гормону; 5) пролактину;
- 6) ТТГ; 7) окситоцину; 8) вазопресину.

70. Між секрецією гонадотропних гормонів і лактаційною функцією існує _____ зв'язок.

71. У регулюванні секреції молока беруть участь такі рецептори залози:

- 1) механорецептори; 2) терморецептори;
- 3) базорецептори; 4) барорецептори;
- 5) хеморецептори; 6) фенорецептори.

72. Шлях аферентації від залози до гіпоталамуса може бути:

- 1) прямим; 2) зворотним; 3) непрямим; 4) коротким; 5) довгим.

73. Стимулюють секрецію гормонів аденогіпофіза _____ фактори.

74. Гальмують секрецію і виведення гормонів аденогіпофіза _____ фактори.

75. Для початку і підтримання секреції в молочній залозі з розвинутою альвеолярною і протоковою системами необхідна адекватна кількість таких гормонів:

- 1) ЛГ; 2) пролактину; 3) СТГ; 4) вазопресину; 5) ТТГ; 6) АКТГ.

76. Пролактин стимулює біосинтез і надходження в молоко:

- 1) білка; 2) жиру; 3) лактози; 4) мінеральних речовин; 5) вітамінів.

77. Соматотрофний гормон у молочній залозі виконує такі функції:

- 1) збільшує секреторну активність;
- 2) підвищує вміст у молоці мінеральних речовин;
- 3) підвищує вміст у молоці жиру і білка;
- 4) знижує у молоці вміст лактози.

78. Найкраще СТГ діє у комплексі з такими гормонами:
1) вазопресин; 2) пролактин; 3) АКТГ; 4) ТТГ; 5) ЛГ.
79. Для гормонів АКТГ і ТТГ характерна тривала _____.
80. Між секрецією гонадотропних гормонів і лактаційною діяльністю існує _____ зв'язок.
81. Введення інсуліну корові сприяє:
1) підвищенню вмісту жиру у молоці;
2) підвищенню вмісту лактози у молоці;
3) зростанню секреції молока;
4) зниженню секреції молока;
5) підвищенню вмісту білка у молоці.
82. Інсулін підвищує:
1) апетит лактуючих тварин;
2) кількість молочної кислоти у крові;
3) кількість кетонових тіл;
4) кількість неорганічного фосфору;
5) кількість глікогену.
83. Тироксин сприяє:
1) мобілізації жиру з жирових депо;
2) виведенню жирних кислот;
3) поглинанню вільних амінокислот з крові;
4) поглинанню жирних кислот з крові;
5) поглинання глікогену.
84. Гормони щитоподібної залози викликають:
1) збільшенню глікогену у печінці;
2) збільшенню розпаду жиру і білка;
3) зростанню мінерального обміну;
4) зниженню гідрофільності колоїдів тканин і крові.
85. Молоко, що виводиться з молочної залози, умовно поділяють на такі порції:
1) середня; 2) цистернальна; 3) додаткова;
4) заключна; 5) рефлекторна.
86. Рефлекс виведення молока оцінюють за тривалістю _____ періоду.

87. За оптимальних умов доїння тривалість латентного періоду рефлексу молоковиведення становить, сек.:

1) 30-70; 2) 15-30; 3) 80-115; 4) 50-60; 5) 40-60.

88. Для оптимального прояву рефлексу виведення молока частота стискань дійки за одну хвилину має бути, разів:

1) 30-40; 2) 60-100; 3) 80-130; 4) 150-200; 5) 200-240.

89. Рефлекс виведення молока відбувається у фазі:

1) 1; 2) 2; 3) 3; 4) 4; 5) 5; 6) 8.

90. Перша фаза рефлексу виведення молока триває, с.:

1) 10-15; 2) 20-30; 3) 35-40; 4) 60-100; 5) 25-50; 5) 45-60.

91. Період активного розслаблення дійки під час доїння або ссання складає у корів у середньому, с.:

1) 150; 2) 200; 3) 230; 4) 245; 5) 260; 6) 450.

92. Виведення молока із молочної залози забезпечують такі гормони:

1) вазоприсин; 2) пролактин; 3) АКГГ; 4) окситоцин; 5) тироксин.

93. Функція виведення молока із залози регулюється:

1) гормональною системою; 2) корою головного мозку;
3) аферентними нервами; 4) еферентними нервами;
5) аденогіпофізарною системою.

94. Існують такі види коркового гальмування рефлексу виведення молока:

1) зовнішнє; 2) середнє; 3) внутрішнє; 4) специфічне;
5) умовне; 6) згасальне; 7) диференційоване.

95. Найбільш сильне гальмування умовного рефлексу виведення молока спостерігається у корів:

1) слабкого типу; 2) сильного зрівноваженого рухливого типу;
3) сильного зрівноваженого інертного типу;
4) сильного незрівноваженого типу.

96. Подразнення рецепторної поверхні дійки викликає:

1) секрецію молока; 2) зростання рівня споживання корму;
3) спрагу; 4) рефлекс ремігання; 5) потовиділення.

97. Як результат подразнення рецепторів дійки скорочувальна діяльність багатокамерного шлунка:

- 1) зростає; 2) залишається без змін; 3) скорочується;
- 4) набуває імпульсного стану.

98. Подразнення рецепторів молочної залози рефлекторно моторну і секреторну діяльність усіх відділів травної системи.

99. Під час доїння частота пульсу, пульсового тиску, швидкість протікання крові:

- 1) знижується; 2) залишається без змін;
- 3) носить імпульсивний характер; 4) зростає;
- 5) має вигляд синусоїди.

100. Газообмін після доїння у високопродуктивних корів зростає на, %:

- 1) 5; 2) 10; 3) 15; 4) 20; 5) 25; 6) 40.

101. Під час лактації основний обмін у молочних корів зростає на, %:

- 1) 15-20; 2) 25-30; 3) 30-60; 4) 40-70; 5) 35-55; 6) 50-60.

102. У молочних корів на утворення молока витрачається енергії кормів, %:

- 1) 13-18; 2) 19-25; 3) 12-28; 4) 22-34; 5) 25-28; 6) 8-15.

103. За подразнення рецепторів молочної залози зростання виділення лімфи має характер:

- 1) однофазний; 2) двофазний; 3) трифазний; 4) чотирифазний.

104. За подразнення статевої системи корови діяльність молочної залози:

- 1) зростає; 2) згасає; 3) не змінюється;
- 4) носить імпульсивний характер; 5) носить двофазний характер.

105. Вищим апаратом регулювання секреції і виведення молока є _____ мозку.

ЛІТЕРАТУРА

1. Биологические основы высокой продуктивности сельскохозяйственных животных: матер. междунар. конф. (Боровск, 3-7 сент. 1990 г.) / [Отв. ред. Б.Д. Кальницкий]. – Боровск, ВНИИФБИП с.-х. животных, 1991. – 256 с.
2. Вальдман Э.К. Физиология машинного доения коров/ Э.К. Вальдман. – Л. : Колос, 1977. – 191 с.
3. Велиток И.Г. Машинное доение и раздой коров/ И.Г Велиток. – К. : Урожай, 1967. – 168 с.
4. Галанцев В.П. Эволюция лактации/ В.П. Галанцев, Е.П. Гуляева. – Л. : Наука, Ленингр. отд., 1987. – 248 с.
5. Гопка Б.М., Нетрадиційне конярство : навч. посіб. / Гопка Б.М., Судай В.Д., Скоцик В.Є. – К. : Вища освіта, 2008. – 191 с.
6. Горбатенко Ю.І. Біологія продуктивності сільськогосподарських тварин/ Ю.І. Горбатенко, М.І. Гіль. – Миколаїв, 2006. – 218 с.
7. Грачев И.И. Клеточные механизмы регуляции секреции молока / И.И Грачев. – М. : Элиста, 1985. – 95 с.
8. Грачев И.И. Современные достижения физиологии и биохимии лактации/ И.И Грачев. – Л. : Наука, 1991. – 123 с.
9. Грачев И.И. Физиология лактации, общая и сравнительная / И.И. Грачев, В.П. Галанцев. – Л. : Наука, 1973. – 590 с.
10. Грачев И.И. Цитофизиология секреции молока / Грачев И.И., Попов С.М., Скопичев В.Т. – Л., 1976. – 242 с.
11. Закс М.Г. Физиология двигательного аппарата молочной железы сельскохозяйственных животных/ М.Г. Закс. – М.–Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1958. – 184 с.
12. Зеленский Г.Г. Козоводство / Г.Г. Зеленский. – 2-е изд., перераб. и доп. – М. : Колос, 1981. – 175 с.
13. Дюсембин Х.Д. Вопросы физиологии сельскохозяйственных животных/ Х.Д. Дюсембин. – М.–Л. : Изд-во Академии наук СССР, 1957. – 310 с.
14. Закс М.Г. Молочная железа. Нервная и гормональная регуляция ее развития и функции / М.Г. Закс. – М.–Л. : Изд-во Наука, 1964. – 276 с.
15. Кокорина Э.П. Условные рефлексы и продуктивность животных/ Э.П. Кокорина. – М.: Агропромиздат, 1986. – 335 с.
16. Кобянов Л.С. Уровень инсулина у лактирующих коз / Л.С. Кобянов). – Алма-Ата., 1986. – Т 29. – 171 с. – (Физиология пищеварения и лактации).
17. Макар З.Н. Взаимосвязь органного кровотока активности транспорта в секреторирующие клетки молочной железы и образование компонентов молока у коров / З.Н. Макар, Г.Г. Черепанов. // Рос. физиол. журн. им. Сеченова. – Л. : Наука. – 2005. – Т.89. – №8.

18. Миллз О. Молочное овцеводство/ О. Миллз ; пер. с англ. М.Н. Барабанщикова, Е.Н. Комаровой ; под ред. и с предсл. Н.В. Барабанщикова. – М.: Агропромиздат, 1985.– 244 с.

19. Погодюк П.З. Повышение молокообразования при введении коровам гормона роста / П.З. Погодюк // Вести с.-х. науки. – 1990. – №7.

20. Протасов Б.И. Исследование гипоталамической регуляции секреции молока у жвачных : автореф. дис. на соискание науч. степени д. биол. н. / Б.И. Протасов. – Боровск, 1987. – 40 с.

21. Современные достижения физиологии и биохимии лактации. – Л.: Наука, 1981.–232 с.

22. Тараненко А.Г. Пролактин и лактация/ А.Г. Тараненко. – М. : Агропромиздат, 1987.–128 с.

23. Тараненко А.Г. Физиологические основы повышения молочной продуктивности / А.Г. Тараненко. – М. : Россельхозиздат, 1986.– 202 с.

24. Тверской Г.Б. Регуляция секреции молока / Г.Б. Тверской. – Л., 1972. – 356 с.

25. Физиолого-биохимические основы высокой продуктивности сельскохозяйственных животных.– Л. : Наука, 1983. – 207 с.

26. Федосимов В.А. Исследования по физиологии и биохимии лактации коров/ В.А. Федосимов, Э.П. Кокорина. – Зоотехния. – 2000. – №8.

ПРЕДМЕТНИЙ ПОКАЖЧИК

- Аденогіпофіз – 20,21
Аденогіпофізарні гормони – 20,68
Адреналін – 86,107
Аденокортикотрофний гормон (АКТГ) – 21, 65,108
Алометрия росту молочної залози – 18
Альбуміни молока – 51
Альвеоли молочної залози – 6,23
Анастомози
кровоносних судин – 29,32
Андрогени – 21
Апокриновий тип секреції – 45
Артерії молочної залози – 24,25,32
Аферентна імпульсація – 62
Ацетил-Коензим А – 55
Базальна мембрана – 23,28
Білки молока – 49
Безм'якотні нервові волокна – 34
Вазопресин – 34,133
Васкуляризація
молочної залози – 19,31,110
«Відьмине молоко» – 11
Вітаміни молока – 56
Внутрішньоклітинний транспорт секрету – 38
Внутрішньоклітинні каналці – 42
Вуглеводи молока – 56
Гальмування рефлексу виведення молока – 85
Генітальні нервові закінчення – 34
Гіпермастія – 11
Гіпертелія – 11
Гіпоталамус – 20,63
Гіпофіз – 20
Гладенькі м'язи альвеол і дійки – 17,24
Глобуліни молока – 51
Глюкоза молока – 55
Голокриновий тип секреції – 45
Гормон росту (СТГ) – 21,67
Дифілітичне походження залози – 7
Дійки – 9,10,11
Дезоксирибонуклеїнова кислота (ДНК) – 39,52
Доместикаційні зміни залози – 11
Екструзія – 42,45
Ендоплазматична сітка – 38
Ендокринна система – 68,97
Ергастоплазма – 29,36
Естрогени – 19,76
Жувальний рефлекс – 93,97
Жирова тканина залози – 13,30
Залозиста паренхіма – 30
Залозисте поле – 6
Ізометрія росту залоз – 18
Інволюція залози – 19,30
Інкапсульовані нервові закінчення – 35
Інсулін – 21,72
Інформаційна і-РНК – 39
Казеїн молока – 13,50
Капіляри молочної залози – 32
Катетиризація дійки – 82
Комплекс Гольджі – 41
Крісти – 41
Кровоносна система залози – 32
Кущоподібні нервові закінчення – 35
Лактаційний період – 12
Лактаційний центр – 104
Лактація – 19,30
Лактоальбуміни – 51
Лактоглобуліни – 51
Лактогенез – 43
Лактоза – 49,56
Латентний період – 79
Лімфатична система – 32
Лізосоми – 42
Ліпіди молока – 53
Лютеїнізуючий гормон – 76
Маммогенез – 15
Масаж залози – 79
Матрикс – 41
Міжчасткові протоки – 25
Міжчасточкові протоки – 26
Мезенхіма – 15
Мелатонін – 77
Мембрани клітинні – 28,36
Мерокриновий тип секреції – 46
Механорецептори – 63
Мікроворсинки клітини – 36
Міоепітелій залози – 24
Мітохондрії – 40
Молочна лінія – 15
Молочні горбочки – 15
Молочна цистерна – 13,26
Молочні бруньки – 15
Молоко – 5,49
Молочні залози – 6
Монофілітичне походження – 7
М'якотні нервові волокна – 20,34

М'язова тканина – 27
Наднирники – 21
Нейрогіпофіз – 104
Нервова система – 32
Нервові закінчення – 13
Окситоцин – 28,68,83
Олігомеризація – 9
Пахучі залози – 6
Поліфілітичне походження – 7
Паратгормон – 77
Паренхіма залози – 18,20,33
Пероксидаза – 60
Плазматична мембрана – 36
Плазмолема – 36
Підвішувальна зв'язка вим'я – 24
Підшлункова залоза – 21
Полімастія – 11
Політелія – 11
Потові залози – 6
Порції молока – 88
Попередники молочного жиру – 47
Прогестерон – 20
Пролактин – 20
Протокова система – 15
Реабсорбція – 36,47
Регулювання виведення молока – 78
Регулювання секреції молока – 62
Рефлекс виведення молока – 63
Рефлекторна порція молока – 80
Рибонуклеаза – 42,69
Рибосоми – 38
Рецептори – 33,62,80
Сальні залози – 6
Секреторна клітина – 36
Секреція – 19,45
Серцево-судинна система – 94
Синестрол – 77
Синтез білків – 77
Слиновиділення – 92
Соматотрофний гормон (СТГ) – 21,108
Сосок – 16
Стільбестрол – 76
Строма – 29
Сфінктер дійки – 13,27
Тиреотрофний гормон (ТТГ) – 20
Тироксин – 21
Тканини молочної залози – 20
Тонус сфінктера дійки – 81
Транспортна т-РНК – 38
Тригліцериди молока – 53
Трабекули – 29
Фази виведення молока – 81
Фази секреторного циклу – 43
Фази секреції молока – 63
Ферменти молока – 52
Філеmbріогенез – 10
Фолікулостимулюючий гормон – 21
Фосфатаза – 42,52
Цистерна молочної залози – 26
Цереброзиди – 53
Цитохромоксидаза – 41
Частки молочної залози – 9,25
Часточки молочної залози – 25
Шкірні залози – 6
Щитоподібна залоза – 21,73
Ядро секреторної клітини – 37,38

Навчальне видання

КОСТЕНКО Василь Іванович
ХОМЕНКО Галина Григорівна

ФІЗІОЛОГІЯ ЛАКТАЦІЇ
Підручник

Підписано до друку 10.12.2015 Формат 60x84/16.
Папір офсет. №1. Гарнітура Palatino Linotype. Друк офс.
Наклад 100 примірників, Зам. № 94

ДУ «НМЦ «Агроосвіта»
Київ-151, вул. Смілянська,11
тел. 249-94-04

Фірма «Інтас