
ОБЩИЕ ПРОБЛЕМЫ, ОБЗОРЫ

УДК 636.2.034:612.664

DOI:10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2024.2.5-30

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ АЛЬВЕОЛЯРНОЙ
МОЛОКООТДАЧИ И СКОРОСТИ ВЫДАИВАНИЯ МОЛОКА У КОРОВ**

Мещеряков В.П., Пимкина Т.Н., Овчаренко Э.В.

*Калужский филиал РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева,
Калуга, Российская Федерация*

Процессы перехода альвеолярного молока в нижележащие отделы молочной железы (альвеолярная молокоотдача, АМО) и длительность доения находятся под контролем симпатической нервной системы за счёт влияния на адренорецепторы гладких мышц молочных протоков, ходов, цистерны вымени и соска. Цель работы – систематизация современных литературных и собственных данных по изучению физиологических механизмов, участвующих в регуляции АМО, скорости и длительности выдаивания молока у коров при машинном доении. Основные разделы обзора: значение рецепторов вымени в генерации нервных импульсов; роль в процессе АМО; участие симпатической нервной системы и гуморальных факторов в регуляции АМО; индивидуальные особенности регуляции скорости выдаивания молока у коров. Существующие методы исследования дают определённую информацию по АМО только на её начальном этапе; для более полной оценки характера сократительной активности клеток альвеолярного комплекса авторами использован метод, основанный на регистрации параметров кровоснабжения вымени в процессе доения. Показано, что АМО, вызванная доением, сопровождается двухфазными сдвигами в сосудистом сопротивлении и кровоснабжении вымени вследствие сокращения миоэпителиальных клеток альвеолярного комплекса. Мышцы крупных молочных протоков вымени оказывают более выраженное влияние на скорость выдаивания молока, чем мышцы соска и его сфинктера. Для коров с низкой интенсивностью АМО (медленно выдаиваемые) характерными отличиями являются более позднее начало сокращения альвеол, увеличение продолжительности периодов от начала доения до достижения максимума сжатия альвеол, а также снижение величины максимальной амплитуды их сжатия. Увеличение продолжительности периода от момента начала доения до начала сжатия альвеол и снижение амплитуды их сжатия обуславливает раздельное выведение цистернальной и альвеолярной фракций молока (появление двухвершинной кривой скорости выдаивания молока) и увеличение общей продолжительности доения. Интенсивность АМО у коров в большей степени зависит от времени выхода окситоцина в циркуляцию, чем от концентрации его в крови. В процессе доения, наряду с окситоцином, у коров выделяются другие гормоны, в том числе гормоны желудочно-кишечного тракта. Показана вовлечённость окситоцина в регуляцию других физиологических функций у лактирующих коров, помимо индукции сокращения миоэпителиальных клеток альвеолярного комплекса.

Ключевые слова: коровы, молочные железы, альвеолярная молокоотдача, сократительная активность альвеол, машинное доение, скорость выдаивания.

Проблемы биологии продуктивных животных. 2024. 2: 5-30.

Введение

До начала двадцатого века физиологи не дифференцировали процесс синтеза и секреции молока от акта выведения молока из альвеол и протоков при сосании и доения. Считалось, что доение вызывает рефлекторное усиление секреции молока. Гейнс (Gaines, 1915) на основании ряда опытов высказал мнение, что образование, секреция и выведение молока из молочной железы являются двумя различными сторонами лактационного процесса. По мнению автора, сосание или доение вызывают рефлекторное сокращение мускулатуры железы и выведение из емкостной системы молока, образованного между доениями. В тот период ещё ничего не было известно о сократительных элементах альвеол. Поэтому предполагалось, что рост внутриальвеолярного давления при молокоотдаче обусловлен кровенаполнением вымени, т.е. молоко из альвеол вытесняется за счёт расширения кровеносных сосудов, окружающих альвеолы (Hammond, 1936). Гейнс (Gaines, 1915), проводя опыты на лактирующей собаке, обнаружил, что если животное находится под эфирным наркозом, то щенки не могут высосать молоко из молочных желез. Этот опыт показал, что нервной системе принадлежит важная роль в регуляции акта молокоотдачи.

Наряду с фактами, свидетельствующими о нервной регуляции деятельности молочной железы, стали накапливаться данные о роли гуморальных факторов в регуляции моторной функции этого органа. При введении вытяжки из задней доли гипофиза (питуитрина) лактирующей козе уже через минуту наблюдалось обильное выделение молока из катетеризованной молочной железы (Ott, Scott, 1910), однако механизм стимулирующего влияния питуитрина на функцию молочной железы объясняли по-разному. Одни исследователи считали, что питуитрин действует на секреторный эпителий, а Гейнс (Gaines, 1915), в эксперименте показал, что питуитрин действует на моторные элементы молочной железы. Автор отмечал существенное сходство эффектов, вызванных экстрактом задней доли гипофиза и доением.

Современная теория рефлекса молокоотдачи была сформулирована Эли и Петерсеном (Ely, Petersen, 1941). На основании проведенных опытов авторы заключили, что раздражение сосков и вымени вызывает центростремительную импульсацию в рецепторах и афферентных нервных волокнах молочной железы. Нервные импульсы по проводящим путям центральной нервной системы поступают в нейрогипофиз и вызывают выход в кровь гормона окситоцина, который с током крови поступает к молочной железе и вызывает сокращение её миоэпителиальных клеток. В результате сокращения миоэпителия происходит выдавливание молока из альвеол и мелких протоков в крупные молочные ходы и цистерны, откуда оно удаляется при сосании телёнком или при доении. Таким образом, Эли и Петерсен впервые дали представление о нейрогуморальной природе рефлекса альвеолярной молокоотдачи. Центральное место в теории Эли и Петерсена отведена рефлекторному освобождению из нейрогипофиза окситоцина под влиянием стимулов доения или сосания. Наличие гуморального фактора в реализации молокоотдачи получило подтверждение в дальнейших опытах Петерсена и Людвика (Petersen, Ludwick, 1942). Авторы установили, что кровь, взятая от коровы в момент доения, вызывает молокоотдачу из изолированного перфузируемого вымени; тогда как кровь коровы, которая не выдаивалась, не вызывала подобного эффекта.

Ряд исследователей (Закс, 1958; Грачев, 1964; Кокорина, 1983) выделяют нервную и гуморальную фазы рефлекса молокоотдачи. Важной составной частью этого рефлекса является переход молока, находящегося в альвеолах, в нижележащий отдел вымени. Этот процесс можно

назвать альвеолярной молокоотдачей. Для характеристики молокоотдачи используются: различные методы оценки сократительной активности альвеол и протоков, методы регистрации внутривыменного давления, определения уровня окситоцина в крови, изучение активности соска и его сфинктера. Более подробно указанные методы рассмотрены нами ранее (Мещеряков, 2023). С помощью современных методов определённую информацию по альвеолярной молокоотдаче можно получить только на её начальном этапе. Для более полной оценки характера сократительной активности альвеол при молокоотдаче нами предложены показатели кровоснабжения вымени. Было показано (Мещеряков и др., 2015), что молокоотдача, вызванная доением, сопровождается двухфазным изменением сосудистого сопротивления и уровня кровоснабжения вымени; при этом предполагалось, что сдвиги в сосудистом сопротивлении и кровоснабжении вымени вызваны изменением тонуса кровеносных сосудов вследствие деформации альвеол в процессе молокоотдачи. Физиологические процессы, вызывающие изменение кровоснабжения вымени коров в процессе альвеолярной молокоотдачи, рассмотрены в обзоре (Мещеряков, Черепанов, 2023). Проведено значительное количество исследований по изучению рефлекса молокоотдачи и её регуляции у коров. Однако, литературные данные по данной теме недостаточно систематизированы.

Цель работы – систематизация современных литературных и собственных данных по изучению физиологических механизмов регуляции процессов альвеолярной молокоотдачи и молоковыведения у коров.

Значение рецепторов вымени в генерации нервных импульсов

Начальным звеном рефлекса молокоотдачи является раздражение рецепторов сосков стимулами сосания или доения. Молочная железа обильно снабжена нервными окончаниями, которые делятся на две группы – свободные и несвободные. Наиболее обширную группу механорецепторов составляют свободные окончания в виде кустиков (Грачев, Алексеев, 1980). В сосках крыс (Грачев, Алексеев, 1980) были выявлены медленно и быстро адаптирующиеся механорецепторы.

Механорецепторы соска играют ведущую роль в трансформации доильных раздражений в нервные импульсы, поступающие в центральную нервную систему (Попова, 1976). С помощью электрофизиологических методов показано, что стимулы ручного и машинного доения вызывают генерацию нервных импульсов в рецепторах сосков (Тверской, Романов, 1981). Проведена сравнительная оценка воздействия доильных аппаратов АДС-1 и АДУ-1 на генерацию нервных импульсов в рецепторах сосков (Тверской и др., 1993). Был применен электрофизиологический метод регистрации биоэлектрической активности, возникающей в афферентных нервных волокнах, иннервирующих сосок. Показано, что машинное доение вызывает резкое усиление генерации нервных импульсов в рецепторах сосков. Установлено, что аппарат АДС-1 обеспечивает поступление в гипоталамо-гипофизарную область более мощного потока импульсов, и как следствие этого, освобождение в кровь больших количеств окситоцина.

Наряду с механорецепторами, определённую роль в генерации импульсов играют терморецепторы соска (Любин, Назаров, Тверской, 1987; Любин и др., 1987). В нашей работе (Мещеряков и др., 2014) установлено, что раздражение терморецепторов сосков коров при доении вызывает интенсификацию процессов молоковыведения и кровоснабжения вымени. Использование показателей кровоснабжения вымени для оценки сократительной активности альвеолярного комплекса показало, что раздражение терморецепторов сосков ускоряет начало молокоотдачи и увеличивает продолжительность периода сократительной активности альвеол.

Результаты проведенных экспериментов свидетельствуют о том, что раздражение терморепторов сосков в процессе доения активизирует как нервный, так и гуморальный компоненты рефлекса альвеолярной молокоотдачи.

Импульсы, генерируемые в рецепторах молочной железы, поступают, главным образом, к супраоптическому и паравентрикулярному ядрам гипоталамуса (Richard, 1972), в которых находятся нервные клетки, синтезирующие окситоцин (Crowley, Armstrong, 1992). В ядрах гипоталамуса заканчивается афферентное звено рефлекса молокоотдачи и начинается его эфферентный путь.

Установлено, что тип тактильной стимуляции сосков влияет на концентрацию в крови окситоцина и других гормонов у жвачных. Показано, что сосание вызывает более значительный выход окситоцина по сравнению с доением у коров (Akers, Lefcourt, 1982; Bar – Peled et al., 1995; Lupoli et al., 2001). У коров при ручном доении содержание окситоцина и пролактина в крови было выше, чем при машинном доении (Gorewit et al., 1990; Gorewit et al., 1992). Имеются данные, что сосание и ручное доение вызывают увеличение удоя у коров (Hamann, Tolle, 1980; Bar – Peled et al., 1995). Показано, что средняя скорость выделения молока при сосании телёнком выше средней скорости выдаивания машинным аппаратом (Лусис и др., 1973). В то же время в ряде работ (Tancin et al., 1993; De Passille et al., 1997) выявлено, что при сосании и машинном доении наблюдаются одинаковые эффекты в отношении продукции окситоцина.

В исследованиях, проведенных на козах, показано сходство реакций, регистрируемых в ответ на ручное доение и внутривенные инъекции окситоцина (Толкунов, 1993). У коз сосание приводит к увеличению в крови вазопрессина и окситоцина, но в процессе ручного доения их концентрация не изменяется (Olsson, Hogberg, 2009). Показано, что характер воздействия на соски определяет осуществление рефлекса молокоотдачи у крыс (Karyakin, Alekseev, 1992).

Тип тактильной стимуляции сосков, возможно, влияет на локальные механизмы в молочной железе. В тех опытах, когда на смежных четвертях вымени коров применялись различные типы стимулов (ручное или машинное доение), было отмечено различие в количестве выдоенного из них молока (Svennersten, Claesson, Nelson, 1990; Svennersten, Nelson, Claesson, 1991).

Роль гуморальных факторов в процессе альвеолярной молокоотдачи

Синтезированный в нейросекреторных клетках окситоцин в составе нейросекреторных гранул транспортируется в нейрогипофиз, где накапливается в терминальных и нетерминальных расширениях аксона – везикулах. Терминальные расширения граничат с базальной мембраной капилляров (Tindal, 1978). Потенциалы действия, достигая везикул, стимулируют транспорт в них ионов кальция, слияние нейросекреторных гранул с терминальной мембраной и освобождение окситоцина в сосудистое русло (Lincoln, Paisley, 1982; Crowley, Armstrong, 1992). У крыс была произведена регистрация импульсной активности окситоциновых нейронов в процессе молокоотдачи (Lincoln, Wakerley, 1975).

Концентрация окситоцина в крови у коров повышается при нанесении доильных стимулов. Это показано с помощью биометода (Жестоканов, 1967; Lawson, Graf, 1968; Momongan, Schmidt, 1970; Randy, Graf, 1973; Кавешникова, 1974; Кокорина, 1986) и радиоиммунологического метода (Gorewit, 1979; Sagi et al., 1980; Mayer et al., 1984a,b; Bruckmaier, Blum, 1996; Tancin, Kraetzel, Schams, 2003). Уровень окситоцина в крови у коров был максимальным в момент надевания доильных стаканов и оставался высоким в течение первых

двух минут доения (Parkash, Anderson, 1972). В другой работе (Жестоканов, 1967) максимальный уровень окситоцина в крови у коров отмечен через одну минуту после начала доения.

В исследовании (Winblad von Walter et al., 2010) у коз в ходе сосания не было выявлено сдвигов в уровне окситоцина в крови; в то же время авторы зафиксировали в этот период увеличение в крови концентрации кортизола и β -эндорфина. В другом исследовании (Olsson, Hogberg, 2009) сосание у коз вызывало, наряду с окситоцином, одновременный выход в кровь вазопрессина и кортизола.

Пороговая концентрация окситоцина в крови, необходимая для запуска альвеолярной молокоотдачи у коров, составляет 11-65 мк. ед./мл (Gorewit et al., 1983). В ряде работ показано, что концентрация окситоцина в крови у коров не влияет на интенсивность молоковыведения (Schams et al., 1984) и на уровень внутривыменного давления (Mayer, Bruckmaier, Schams, 1991; Bruckmaier, Blum, 1996). Однако время выхода окситоцина может влиять на молокоотдачу (Gorewit et al., 1983). Предполагается, что полноценная молокоотдача зависит от времени выхода и пороговой дозы окситоцина (Gorewit et al., 1983; Schams et al., 1984; Bruckmaier, Blum, 1996).

Окситоцин переносится с током крови к молочной железе и взаимодействует с рецепторами миоэпителиальных клеток (Soloff, 1982), вызывая их сокращение. Впервые воздействие окситоцина на сократительные элементы молочной железы было показано у коз (Richardson, 1949). Позднее действие окситоцина на миоэпителиальные клетки было изучено у кошек, собак, крыс, кроликов и коров (Linzell, 1952, 1955; Soloff et al., 1980; Zavision, Politis, Gorewit, 1992).

Сокращения альвеол возникают в ответ на электрическое, механическое или фармакологическое воздействие; при этом сократительная активность альвеол быстро нарастает уже в первые секунды выведения молока в проток, объем альвеолы резко уменьшается, и она активно сокращается как функциональная единица по типу систолического сокращения при синхронном уменьшении размеров по всему периметру (Балакина и др., 20086).

Изучена структура и функция окситоциновых рецепторов миоэпителиальных клеток (Soloff, 1982). Установлено, что миоэпителиальные клетки содержат несколько видов сократительных белков (Deugnier et al., 1995; Sun et al., 2006), одним из которых является актин (ACTA2). Повышенное содержание этого белка в сократительных клетках усиливает их способность к сокращению (Hinz et al., 2001). Показаны функциональные различия между ACTA2 и другими изоформами актина (Haaksma et al., 2011).

Кроме альвеол, миоэпителиальные клетки окружают мелкие молочные протоки. При альвеолярной молокоотдаче одновременно с сокращением альвеол укорачиваются протоки, их диаметр увеличивается, и альвеолярное молоко под давлением перемещается в более крупные ходы и в цистернальный отдел молочной железы (Schams et al., 1984; Crowley, Armstrong, 1992; Bruckmaier et al., 1994; Bruckmaier, Blum, 1996). Альвеолярная молокоотдача вызывает быстрое увеличение давления в цистерне до максимального уровня (Mayer et al., 1991; Bruckmaier et al., 1994; Bruckmaier, Blum, 1996) и расширение объема цистернального пространства (Bruckmaier, Blum, 1992; Ayadi et al., 2003).

В процессе доения, наряду с окситоцином, у коров выделяется пролактин (Тараненко и др., 1974; Gorewit et al., 1990, 1992), кортикостероиды (Smith et al., 1972), кортизол (Gorewit et al., 1990, 1992; Tancin et al., 1995; Mc Fadden et al., 1997). Проллактин может влиять на секрецию молока и вместе с гормоном роста участвует в поддержании лактации (Knight, Flint, 1995). У овец в процессе машинного доения отмечено повышение уровня адреналина в крови (Barowicz, 1979).

У моногастричных животных сосание вызывает выход гормонов желудочно-кишечного тракта: гастрин, соматостатин, холецистокинин (Uvnas – Moberg, 1983). Вызванный сосанием выход гастрин и холецистокинин влияет на изменение вместимости желудочно-кишечного тракта в ходе лактации (Uvnas – Moberg, 1989). У лактирующих коров доение оказывает влияние на выход гормонов желудочно-кишечного тракта (Svennersten et al., 1989).

Выявлено, что у коров окситоцин выделяется из задней доли гипофиза в процессе кормления (Svennersten et al., 1990). Кормление в процессе доения увеличивает выход окситоцина в ответ на доение (Svennersten et al., 1995). Окситоцин и выдаивание молока необходимы для послеродовой пролиферации альвеол и нормального функционирования молочной железы (Lollivier et al., 2002).

Показано, что стимуляция генитального тракта вызывает у коров более интенсивный выход окситоцина, чем стимуляция молочной железы (Schams, Baumann, Leidl, 1982; Bruckmaier et al., 1992). Раздражение генитального тракта используется для устранения торможения молокоотдачи у некоторых коров.

Исследованы сдвиги в интенсивности альвеолярной молокоотдачи и скорости выдаивания у коров в ходе лактации. Установлено, что наименьшая концентрация окситоцина в крови отмечена в середине лактации, а величина максимальной концентрации окситоцина в процессе доения снижается к концу лактации (Gorewit et al., 1983). В другой работе (Bruckmaier et al., 1992) показано, что у коров концентрация окситоцина в крови не изменяется в ходе лактации, в то время как к концу лактации исходный уровень внутривыменного давления снижается на 60%, а максимальное внутривыменное давление в процессе доения уменьшается на 30%. По мнению авторов, указанные факты свидетельствуют о снижении чувствительности миоэпителиальных альвеол к окситоцину в ходе лактации.

Изучено влияние экзогенного окситоцина на рефлекс молокоотдачи. У коров установлена наименьшая доза экзогенного окситоцина, вызывающая молокоотдачу (Sagi et al., 1980). Введение окситоцина непосредственно перед доением вызывает у коров увеличение внутривыменного давления (Gorewit et al., 1983), скорости выдаивания молока (Belo, Bruckmaier, 2010) и уменьшение продолжительности доения (Gorewit et al., 1983). Введение коровам окситоцина за минуту до начала доения вызывало увеличение максимальной скорости выдаивания и уменьшение продолжительности доения (Sagi, Gorewit, Wilson, 1980). В то же время в другой работе (Gorewit, Sagi, 1984) окситоцин, введенный коровам за одну минуту до начала доения, приводил к увеличению удою, но не оказывал влияния на продолжительность доения, максимальную и среднюю скорость выдаивания молока.

Увеличение дозы экзогенного окситоцина приводит к увеличению скорости выдаивания молока у буйволиц (Maurya, Ludri, 1992). У коров высокая доза экзогенного окситоцина (50 МЕ) приводит к нарушению альвеолярной молокоотдачи (Bruckmaier, 2003), вызывая снижение скорости выдаивания молока на фоне повышенной концентрации окситоцина в крови в течение двух часов (Macuhova et al., 2004). Было предположено (Macuhova et al., 2004), что снижение скорости выдаивания молока, наблюдавшееся после введения высоких доз окситоцина, вызвано снижением сократительной способности миоэпителиальных клеток. Другие исследователи (Knight, 1994) предполагают, что окситоцин в высоких дозах усиливает альвеолярную молокоотдачу; при этом более полное выведение молока из альвеол способствует удалению «ингибитора секреции молока» (Wilde, Peaker, 1990).

У коз при введении окситоцина в дозах 0,01-0,05 МЕ в молочной железе происходит подъём внутривыменного давления в течение 10-15 сек. Увеличение дозы гормона в диапазоне

до 1 ME приводит к устойчивому подъёму давления в вымени (Балакина и др., 2008a). Внутривенные введения окситоцина козам вызывали двухфазные изменения трансэпителиальной разности потенциалов и сопровождались возрастанием давления в молочной железе (Марков, 2000). Введение овцам окситоцина исключало двухфазность процесса выдаивания молока (Labussiere et al., 1969).

На пяти коровах, находившихся под эндотрахеальным наркозом, проведено два эксперимента с введением экзогенного окситоцина (Мещеряков и др., 2015). В первом эксперименте изучали влияние экзогенного окситоцина на показатели объёмной скорости кровотока в вымени и его сосудистого сопротивления. В другом эксперименте определяли реакцию показателей объёмной скорости кровотока и внутривыменного давления в ответ на экзогенный окситоцин. Установлено, что молокоотдача, вызванная экзогенным окситоцином, сопровождается двухфазным изменением показателей объёмной скорости кровотока и сосудистого сопротивления вымени. Предполагается, что наличие фаз быстрого нарастания и медленного снижения кровоснабжения вымени в ответ на экзогенный окситоцин обусловлено изменением сосудистого сопротивления органа вследствие процесса сжатия и расширения альвеол, вызванного воздействием окситоцина на миоэпителиальные клетки.

Окситоцинергические нейроны гипоталамуса имеют обширные связи со структурами обонятельного мозга, ствола и спинного мозга (Чернышова, 1993). Поэтому окситоцин, выделившийся при молокоотдаче, может быть вовлечён в регуляцию других физиологических функций. Показано участие окситоцина и функционально связанных с ним медиаторов, а также пептидных и стероидных гормонов в регуляции соматических и висцеральных функций (Чернышова, Ноздрачев, 2009). Установлено, что окситоцин может оказывать прямое влияние на эпителиальные клетки молочной железы (Lollivier et al., 2001, 2002).

Окситоцин может влиять на поведенческие взаимосвязи между животными (Uvnäs – Moberg et al., 2001). Коровы с повышенным уровнем окситоцина показали более высокую степень поведенческих взаимосвязей (Johansson et al., 1999).

В головном мозге имеется несколько нейронных систем, регулирующих выход окситоцина и активность окситоциновых нейронов в паравентрикулярном и супраоптическом ядрах (Crowley, Armstrong, 1992). Значительное внимание при изучении механизмов регуляции молокоотдачи уделяется эндогенной опиоидной системе. Опиоидная система регулирует выход окситоцина на трёх уровнях: в нейронных терминалях нейрогипофиза, в супраоптическом и паравентрикулярном ядрах гипоталамуса и на входе к окситоциновым нейронам. Предполагается, что эндогенные опиоиды могут влиять на выход окситоцина в ходе доения у лактирующих коров так же, как это наблюдали у крыс (Kraetzl et al., 2001a,b).

На выход окситоцина могут оказывать влияние норадренергические и допаминергические системы. Группы норадренергических клеток в медуллярных структурах и допаминергических клеток гипоталамуса непосредственно влияют на гипоталамус (Crowley, Armstrong, 1992). Норадреналин, синтезируемый секреторными клетками, оказывает влияние на окситоциновые нейроны (Crowley, Armstrong, 1992). Возбуждающий эффект норадреналина передаётся через α_1 -адренергические рецепторы в паравентрикулярном и супраоптическом ядрах гипоталамуса. Активация β -адренергических рецепторов оказывает тормозное влияние на выход окситоцина у крыс (Song et al., 1988); β -адренергические рецепторы активируются адреналином, выделяемым надпочечниками (Song et al., 1988).

Наряду с окситоцином, адреналин и ацетилхолин принимают непосредственное участие в регуляции моторной активности миоэпителиальных и гладкомышечных клеток молочной

железы (Балакина и др., 2008а). Показано, что сократительная реакция миоэпителиальных клеток альвеол молочной железы стимулируется действием ацетилхолина и тормозится катехоламинами (Скопичев, 1994).

Участие симпатической нервной системы в регуляции альвеолярной молокоотдачи и скорости выдаивания молока

Гистологические исследования показали, что молочная железа у жвачных иннервирована симпатическими адренергическими нервными волокнами (Peeters et al., 1949). У коров показано отсутствие в вымени парасимпатических нервных волокон (Peeters et al., 1949). Симпатическая иннервация вымени коровы представлена постганглионарными симпатическими волокнами второго, третьего и четвертого крестцовых симпатических узлов.

Наличие холинергической иннервации тканей молочной железы показано в работе (Галанцев и др., 1972). Известно, что ацетилхолин является вазодилататором для молочной железы (Dhondt et al. 1973); об этом свидетельствует наличие рецепторов ацетилхолина в молочной железе. Фермент холинэстераза обнаружен в миоэпителиальных клетках и на базальной мембране секреторных клеток (Скопичев, 1994). Показано, что передача влияний с миоэпителиальных клеток на секреторные может осуществляться с участием физиологически активных веществ холинергической природы (Скопичев, 1994). Показано, что холинергические и адренергические механизмы имеют существенное значение для функционирования клеток альвеолярного комплекса (Толкунов, Марков, 2005).

Изучена роль эфферентной иннервации молочной железы в регуляции альвеолярной молокоотдачи и скорости выдаивания молока. Показано, что электростимуляция пахового нерва приводит у коров к сокращению мышечных элементов сосков и небольшому уменьшению внутривыменного давления (Peeters et al., 1949). Позднее при стимуляции перерезанного наружного семенного 5 нерва у коров не было обнаружено снижения внутривыменного давления; на этом основании было сделано заключение, что усиленное поступление эфферентной импульсации к вымени не приводит к выраженному перемещению молока из альвеолярного отдела в цистернальный (Боков, 1988б). Эфферентная иннервация вымени коровы оказывает тормозное влияние на ритмическую активность соска (Боков, 1987б) и стимулирующее влияние на его тонус (Боков, 1988а) и на мускулатуру выводных протоков ёмкостной системы вымени (Боков и др., 1989). Денервация половины вымени не вызывает выпадения рефлекса молокоотдачи (Боков, 1987а) и не приводит к изменениям в процессах, вызванных экзогенным окситоцином (Боков, Назаров, Тверской, 1989). Холинергические и адренергические влияния эфферентной нервной системы органа могут существенно модифицировать действие окситоцина в молочной железе (Попов, 1989).

Показано снижение симпатического тонуса молочной железы в процессе доения и его увеличение в период между доениями (Lefcourt, 1982а). Изменения в симпатическом тонусе вызывают ритмические сокращения соска (Lefcourt, 1982б).

У коров α - и β -адренорецепторы были обнаружены в соске (Bernabe, Peeters, 1980; Roets et al., 1986; Hammon et al., 1994; Wellnitz et al., 2001) и крупных молочных протоках вымени (Hammon et al., 1994; Wellnitz et al., 2001). В мышцах соска у крупного рогатого скота были установлены подтипы α_1 (Roets, Peeters, 1985), α_2 (Roets, Peeters, 1986) и β – адренорецепторов (Roets et al., 1985). Наличие α_1 , α_2 и β_2 – адренорецепторов продемонстрировано не только в мышцах соска коров, но и в ткани вокруг цистерны железы, где имеются крупные молочные ходы (Hammon et al., 1994). Наибольшее количество α_1 - и α_2 -адренорецепторов было найдено в

стенке соска, в то время как в паренхиме адренергические субстанции не были обнаружены. Плотность β -адренорецепторов была одинаковой в стенке соска и в крупных молочных ходах, но в паренхиме их было значительно меньше (Hammon et al., 1994). В вымени лактирующих коров наибольшая концентрация α_{1c} - и β_2 -адренорецепторов обнаружена в мышцах соска, а наименьшая – в паренхиме (Wellnitz et al., 2001).

Изучены механизмы, регулирующие интенсивность перемещения молока по системе протоков молочной железы. Установлено снижение сократительной реакции мышц сфинктера соска коров при ручной стимуляции вымени и высказано предположение, что изменение тонуса симпатической нервной системы молочной железы играет роль в процессе выдаивания (Lefcourt, 1982a). Эта гипотеза подтверждена экспериментальными исследованиями.

Общая скорость выведения молока из молочной железы регулируется симпатической нервной системой посредством влияния на адренорецепторы гладких мышц молочных протоков, ходов, цистерны вымени и соска. Стимуляция α -адренорецепторов вымени вызывает сокращение мышц соска (Bernabe, Peeters, 1980) и выводных протоков молочной железы (Inderwies et al., 2003), что приводит к снижению скорости выдаивания молока (milk flow rate) (Марков, Мильке, 1989; Inderwies et al., 2003; Inderwies et al., 2003).

Показано, что α -адреноагонист фенилэфрин тормозит скорость выдаивания молока, тогда как β -адреноагонист изопротеренол способствует у коров более эффективному удалению молока (Bruckmaier, Mayer, Schams, 1991). У коз фенилэфрин вызывает кратковременное увеличение внутривыменного давления (Alekseev et al., 1992). У коров α -адреномиметик мезатон снижает «окситоциновую порцию» молока (Марков, 2000). Блокада α -адренорецепторов вымени с помощью празозина предотвращает сокращение соска и вызывает релаксацию мышц его сфинктера (Vandeputte-Van Messom et al., 1984).

В ответ на введение β -адреномиметиков у коров выявлена релаксация мышц сфинктера соска (Bernabe, Peeters, 1980) и установлено повышение скорости потока молока в процессе машинного доения (Inderwies et al., 2003; Inderwies et al., 2003). Изопротеренол вызывает у коров выведение добавочного количества молока (Марков, Мильке, 1990). У коз изопротеренол не оказывает влияние на внутривыменное давление (Alekseev et al., 1992). Одним из возможных эффектов изопротеренола, по мнению авторов, является развитие сократительной реакции миоэпителиальных клеток альвеол. В то же время у коз изопротеренол вызывает значительно меньшие по продолжительности изменения трансэпителиальной разности потенциалов (ТЭРП) в альвеолах молочной железы, чем окситоцин (Толкунов, 1993). Новодрин (β -адреномиметик) вызывает у коров молоковыведение (Марков, 2000). Введение катехоламинов в низких дозах снижает удой и максимальную скорость выдаивания молока с помощью периферических механизмов, но не влияет на выход окситоцина (Lefcourt, Akers, 1984). В опытах на лактирующих белых мышах показано, что катехоламины снижают чувствительность секреторных и миоэпителиальных клеток альвеол к действию окситоцина и ацетилхолина (Марков, 2000).

Предполагается, что гладкие мышцы крупных молочных протоков вымени оказывают более выраженное влияние на скорость выдаивания молока, чем мышцы соска и его сфинктера (Inderwies et al., 2003; Inderwies et al., 2003). В паренхиме молочной железы у коров обнаружены небольшие концентрации адренорецепторов, поэтому вероятность влияния симпатической адренергической системы на альвеолярный комплекс незначительная (Hammon et al., 1994; Wellnitz et al., 2001).

У коров с использованием УЗИ определена длина соскового канала (Naumann, Fahr, 2000; Weiss et al., 2004). Длина соскового канала у коров находится в обратной зависимости от

максимальной и средней интенсивности молоковыведения (Weiss, Weinfurter, Bruckmaier, 2004). Показано, что максимальная и средняя скорость выдаивания молока зависят от формы кончика соска (Naumann, Fahr, 2000). Установлена взаимосвязь между параметрами молоковыведения и морфологическими свойствами вымени у коров (Blake, McDaniel, 1979; Rogers, Spencer, 1991).

На интенсивность молоковыведения оказывает влияние функциональная активность соска. Показано, что мышцы соска коров имеют только адренергическую иннервацию (Isaksson, Sjostrand, 1984). Ритмические сокращения мышц сфинктера вызывают изменение скорости потока молока (Delwiche et al., 1980). У коров спонтанные ритмические сокращения соска блокируются изопротеренолом, адреналином, но активируются фенилэфрином (Peeters, De Bruycker, 1975). Инъекции адреналина в яремную вену или наружную срамную артерию увеличивают скорость выдаивания молока у коров (Vandeputte-Van Messom et al., 1984). Показано (Vandeputte-Van Messom et al., 1987), что по влиянию на расслабление сфинктера соска адреналин является более эффективным, чем норадреналин. По мнению авторов, главную роль в расслаблении сфинктера соска играют β_2 -адренорецепторы. Введение коровам блокатора α -адренорецепторов празозина вызывало значительное усиление молоковыведения из соска (Vandeputte-Van Messom et al., 1984), а инъекции серотонина, наоборот, активировали тонус мышц соска и снижали скорость молоковыведения (Vandeputte-Van Messom et al., 1985). У коров α -адреноагонисты вызывают сокращение соска, а β -адреноагонисты - его релаксацию (Bernabe, Peeters, 1980; Bruckmaier, Blum, 1992; Bruckmaier et al., 1997). Показано, что у мелких жвачных адренергический тонус соска играет значительную роль в регуляции молоковыведения (Marnet, Mc Kusick, 2001).

По данным ряда исследователей (Грачев, 1964; Проничев, 1997), от состояния мышечного сфинктера зависит тугодойность коров. Установлено (Bruckmaier, Mayer, Schams, 1991), что распределение α и β -адренорецепторов в соске у коров влияет на интенсивность выведения молока. По мнению (Bruckmaier, 2005), скорость выдаивания молока у коров определяется плотностью адренорецепторов в вымени, концентрацией в крови катехоламинов и активностью симпатической нервной системы.

Присутствие телёнка влияет на процессы лактации у коровы. В одной из работ (Williams et al., 1993) показано, что у мясных коров с денервированной молочной железой сосание вызывает выход окситоцина и альвеолярную молокоотдачу. Показан выход окситоцина в кровь в ответ на условные стимулы у лактирующих (Lawson, Graf, 1968; Momongan, Schmidt, 1970) и не лактирующих (Gorewit et al., 1983) коров. Было показано, что истечение молока из сосков перед доением у некоторых коров не является результатом условно-рефлекторного выделения окситоцина (Rovai et al., 2007).

Величина разового удоя у коров оказывает влияние на интенсивность альвеолярной молокоотдачи и молока. Выявлена положительная корреляция величины удоя с показателями длительности машинного доения (Göft et al., 1994) и молоковыведения (Кокорина, 1986; Göft et al., 1994; Овчаренко и др., 2023). Установлено увеличение показателей интенсивности и продолжительности доения при возрастании величины разового удоя ((Tancin et al., 2006; Sandrucci et al., 2007). Выявлена положительная взаимосвязь между величиной внутривыменного давления и количеством выдоенного молока из каждой четверти вымени (Graf, Lawson, 1968), а также показано, что при повышении наполняемости вымени молоком увеличивается максимальная величина внутривыменного давления при доении (Bruckmaier, Hilger, 2001).

По параметрам внутривыменного давления и скорости выдаивания можно приблизительно оценить динамику альвеолярной молокоотдачи в её начальной стадии, но нельзя объективно оценить интенсивность сократительной реакции миоэпителия и альвеол. На коровах был проведен эксперимент (Мещеряков, 2021), целью которого было изучение сократительной реакции альвеолярного комплекса у коров при повышенных уровнях разового удоя. Для оценки интенсивности сократительной реакции альвеолярного комплекса использовали показатели кровоснабжения вымени; по продолжительности интервала времени от начала раздражения вымени до момента резкого увеличения кровоснабжения определяли латентный период альвеолярной молокоотдачи. Установлено, что величина разового удоя оказывает влияние на параметры кровоснабжения вымени. Повышение разового удоя привело к сокращению периода выведения первой порции молока, увеличению средней и максимальной скорости выдаивания молока, а также длительности доения. Выведение из вымени повышенного количества молока сопровождалось также усилением кровоснабжения вымени, заключавшимся в сокращении периода от начала доения до резкого повышения объёмной скорости кровотока (ОСК), увеличении средней и максимальной ОСК за период доения, а также периода повышенного кровоснабжения вымени. Усиление кровоснабжения вымени в опытный период было следствием повышения сократительной реакции миоэпителия и альвеол. Интенсификация процесса сокращения альвеол характеризуется сокращением латентного периода альвеолярной молокоотдачи, повышением амплитуды и продолжительности сокращения альвеол.

Регуляция процесса альвеолярной молокоотдачи и скорости выдаивания молока осуществляется с помощью симпатической нервной системы. Вероятно, тонус симпатической нервной системы вымени изменяется в зависимости от количества накопленного молока. Тонус вымени при альвеолярной молокоотдаче определяет как сократительную реакцию альвеолярного комплекса, так и интенсивность перемещения молока по системе молочных протоков и его выведения через сосок. Повышенный тонус вымени при низкой заполненности молоком приводит к задержке альвеолярной молокоотдачи и выведения первой порции молока, снижению интенсивности сократительной реакции альвеолярного комплекса и скорости выдаивания молока. При повышении количества молока в вымени его тонус снижается, обеспечивая сокращение латентного периода альвеолярной молокоотдачи и выведения первой порции молока, усиление сократительной реакции альвеол и повышение скорости выдаивания молока. Для характеристики изменения тонуса симпатической нервной системы молочной железы следует использовать величину латентного периода выведения первой порции молока.

Индивидуальные особенности регуляции скорости выдаивания молока при машинном доении.

Каждая корова имеет характерную кривую скорости выдаивания молока (скорости потока молока при машинном доении, milk flow rate), незначительно изменяющуюся на протяжении лактации. У коров по форме кривой потока молока было выделено пять типов (Roets, Vandeputte-Van Messom, Peeters, 1986; Gof, 1990). Два типа коров имеют выраженную двухвершинность этой кривой (Gof, 1990). В зависимости от средней (Бадертдинов, 2010) и максимальной величины потока молока выделены коровы с разной интенсивностью выдаивания (Tancin et al., 2003, 2006; Sandrucci et al., 2007). У коров выявлена высокая повторяемость (Roets, Vandeputte-Van Messom, Peeters, 1986; Gof et al., 1994; Tancin et al., 2003) и наследуемость параметров скорости выпаживания (Gof et al., 1994).

Для оценки индивидуальных параметров машинного доения у коров часто используют показатель скорости потока молока в первую минуту доения и продолжительность периода до достижения его максимальной величины (Roets et al., 1986), показатель выдоенности за первые две минуты доения (Мещеряков, 2013; Мещеряков и др., 2017), величину максимальной скорости потока (Tancin et al., 2003, 2006; Sandrucci et al., 2007; Мещеряков и др., 2019).

По данным ряда авторов (Tancin et al., 2003, 2006; Sandrucci et al., 2007) максимальная скорость потока молока является наиболее значимым показателем, характеризующим индивидуальную меру извлечения молока из вымени. По мере увеличения у коров максимальной скорости потока молока снижается продолжительность доения (Sandrucci et al., 2007). При автоматическом доении для оценки индивидуальных различий коров по характеру динамики выдаивания молока предложен латентный период выведения первой порции молока (Мещеряков и др., 2021).

Значительное влияние на индивидуальные различия по скорости выдаивания молока оказывает генотип (Goft et al., 1994; Bruckmaier et al., 1995). Обнаружено, что у коров голштинской породы наблюдается более быстрый выход окситоцина из нейрогипофиза по сравнению с её помесями с зебу (Negrao, Marnet, 2006).

Было показано, что скорость выдаивания молока зависит от типологических особенностей высшей нервной деятельности (Кокорина, 1986) и исходного вегетативного тонуса регуляторных систем организма (Туников, Емельянова, 2009). Параметры выдаивания молока у коров зависят от типа конституции (Комарова, 2007). В частности, автором показано, что средняя скорость выдаивания молока у коров широкотелого типа на 17% выше, чем у коров узкотелого типа. Форма кривой скорости потока молока у коров может зависеть от концентрации в крови окситоцина (Жестоканов, 1967; Mayer et al., 1984b). У коров с низкой скоростью выдаивания молока предполагается пониженный выход окситоцина в процессе доения (Minoia et al., 1991).

Утвердилось мнение, что у жвачных наибольшее влияние на динамику молоковыведения оказывает выводной канал соска (Грачев и др., 1984; Скраманис, Лиекна, 1991; Проничев, 1997). По степени тугодойности выделено четыре типа коров (Доровских, Доровских, Аتكешов, 2014). Показано, что форма кончика соска у коров оказывает влияние на скорость выдаивания молока (Naumann, Fahr, 2000). Разработаны оценочные показатели тугодойности сосков коровы (Проничев, 1997).

В ряде исследований (Inderwies et al., 2003; Weiss et al., 2004) показано, что анатомические и функциональные характеристики соска и его сфинктера могут частично определять индивидуальные различия по скорости выдаивания молока у коров. Основное влияние на характер кривой скорости потока молока оказывает мышечный тонус крупных молочных ходов (Inderwies et al., 2003). Установлено, что максимальная скорость потока молока отрицательно коррелирует с количеством α_2 -адренорецепторов в вымени коров (Inderwies et al., 2003). У первотелок хорошая способность к интенсивному выдаиванию молока связана с различным соотношением α - и β -адренорецепторов в тканях соска (Roets et al., 1986; Vandeputte-Van Messom et al., 1986) и клетках крови (Roets et al., 1989). Предложено использовать оценку α_2 -адренорецепторов в эритроцитах быков для прогнозирования параметров кривой выдаиваемости молока у их дочерей (Roets et al., 1995). Показано, что индивидуальная способность коров к интенсивному выдаиванию молока обусловлена определённым соотношением α - и β -адренорецепторов в соске (Roets et al., 1986).

На форму кривой потока молока у коров может влиять уровень удоя (Lefcourt, Akers, 1984; Tancin et al., 2003; Sandrucci et al., 2007). В частности, у низко- и высокопродуктивных

коров отмечен один пик на этой кривой, а у коров со средней продуктивностью наблюдалась двухвершинная кривая (Lefcourt, Akers, 1984). Установлено различие между высоко- и низкопродуктивными коровами по интенсивности выдаивания молока в начальный период доения (Wellnitz et al., 1999). Однако позднее (Rovai et al., 2007) показано, что характер кривой скорости выдаивания не зависит от уровня продуктивности коров. По данным других авторов (Roets et al., 1986; Tancin et al., 2006) характер кривых скорости выдаивания не зависит от уровня молочной продуктивности

По показателю выдоенности за первые две минуты доения были выделены быстро- и медленно выдаиваемые коровы; выявлены индивидуальные особенности коров по параметрам и динамике выдаивания молока (Мещеряков и др., 2017). У быстро выдаиваемых коров по сравнению с медленно выдаиваемыми выявлен более короткий период выведения цистернальной порции молока и более высокая скорость выдаивания за первые минуты доения. У быстро выдаиваемых коров средняя была выше, чем у медленно выдаиваемых на 15%, а максимальная интенсивность выведения – на 19%. Задержка и низкая интенсивность выведения молока у медленно выдаиваемых коров привели к увеличению продолжительности периодов доения - всего доения на 20%, машинного доения на 26%, достижения максимальной скорости выдаивания на 40%. Для медленно выдаиваемых коров характерна задержка выведения молока и более низкая интенсивность выведения по сравнению с быстро выдаиваемыми. Более длительный период выведения первой порции цистернального молока и пониженная скорость потока молока у медленно выдаиваемых коров приводят к удлинению общей продолжительности доения.

Динамика скорости выдаивания у быстро выдаиваемых коров описывается одновершинной кривой с выраженным периодом машинного додаивания у некоторых коров. Наличие двухвершинной кривой выведения молока, свидетельствующей о раздельном выведении цистернальной и альвеолярной фракций молока, характерно только для медленно выдаиваемых коров. Причиной появления двухвершинной кривой у медленно выдаиваемых коров является более низкая скорость потока молока и наличие длительного латентного периода альвеолярной молокоотдачи.

Предполагается, что индивидуальные различия по скорости выдаивания обусловлены тонусом симпатической нервной системы молочной железы. У медленно выдаиваемых коров тонус сфинктера соска повышен по сравнению с быстро выдаиваемыми. Пониженный тонус молочной железы у быстро выдаиваемых коров приводит к более эффективному раскрытию канала соска и обеспечивает наибольшую скорость выведения молока при доении.

Индивидуальные особенности динамики молоковыведения у быстро и медленно выдаиваемых коров могут быть также обусловлены различной скоростью перемещения молока из альвеол в нижележащий отдел вымени. Для исследования данной гипотезы на 12 коровах проведен эксперимент с целью определения индивидуальных различий по интенсивности сократительной реакции альвеолярного комплекса у коров в процессе доения (Мещеряков, 2013). В качестве критерия оценки сократительной активности альвеол использованы показатели кровоснабжения вымени. По продолжительности периода повышенного кровоснабжения вымени оценивали величину периода от начала сжатия альвеол до окончания процесса их расширения. Продолжительность фазы сжатия альвеол определяли по длительности периода от начала резкого увеличения ОСК до достижения её максимума. Длительность фазы расширения альвеол оценивали по продолжительности интервала от момента достижения максимального значения ОСК до точки, когда уровень кровоснабжения снижался до значений, наблюдаемых в

момент начала резкого его увеличения. По величине прироста ОСК относительно исходного уровня определяли амплитуду сокращения альвеол. С помощью показателя максимального увеличения ОСК оценивали максимальную амплитуду сокращения альвеол.

У коров, различающихся по скорости выдаивания молока, выявлены отличия по продолжительности периодов от начала доения до начала сокращения альвеол и достижения максимальной амплитуды их сжатия, по величине максимальной амплитуды сжатия альвеол, а также по общей длительности сократительной реакции альвеол. Продолжительность периода сжатия альвеол до своего максимума не зависит от интенсивности альвеолярной молокоотдачи. Поскольку длительность фазы сжатия альвеол была постоянной величиной, то различия по общей продолжительности сократительной реакции альвеол были обусловлены разной продолжительностью фазы расширения альвеол. Следует отметить, что продолжительность данного периода не зависит от максимальной амплитуды сокращения альвеол. При более высокой величине амплитуды сокращения альвеол у быстро выдаиваемых коров длительность данной фазы была короче, чем у медленно выдаиваемых коров.

У коров с высокой интенсивностью альвеолярной молокоотдачи (быстро выдаиваемые) наблюдаются короткие интервалы от начала доения до начала альвеолярной молокоотдачи и момента достижения максимума сжатия альвеол, наиболее высокая амплитуда сжатия альвеол и наименьшая продолжительность периода сократительной активности альвеол. Быстрое и интенсивное поступление альвеолярного молока в цистернальный отдел позволяет быстрее достичь уровень максимальной скорости выдаивания молока, и сократить продолжительность доения.

Для коров с низкой интенсивностью альвеолярной молокоотдачи (медленно выдаиваемые) характерными отличиями являются более позднее начало сокращения альвеол, увеличение продолжительности периодов достижения максимума сжатия альвеол и сократительной реакции альвеол, а также снижение величины максимальной амплитуды их сжатия. Увеличение продолжительности периода от момента начала доения до начала сжатия альвеол и снижение амплитуды их сжатия обуславливает раздельное выведение цистернальной и альвеолярной фракций молока (появление двухвершинной кривой скорости выдаивания молока) и увеличение общей продолжительности доения.

Заключение

Процессы перехода альвеолярного молока в нижележащие отделы молочной железы (альвеолярная молокоотдача) и длительность доения находятся под контролем симпатической нервной системы за счёт влияния на адренорецепторы гладких мышц молочных протоков, ходов, цистерны вымени и соска. Обнаружены различные типы адренорецепторов в молочной железе коров и определена их концентрация в различных отделах этого органа. При изучении роли рецепторов вымени в генерации нервных импульсов показано, что начальным звеном рефлекс молока выведения является раздражение механорецепторов сосков стимулами сосания или доения. С помощью электрофизиологического метода регистрации биоэлектрической активности, возникающей в афферентных нервных волокнах, иннервирующих сосок, можно проводить сравнительную оценку доильных аппаратов.

Для развития физиологических основ машинного доения первостепенное значение имеет изучение системных механизмов, участвующих в регуляции интенсивности альвеолярной молокоотдачи, скорости и длительности выдаивания молока у коров при разных условиях содержания, кормления и воспроизводства. Для оценки параметров сократительной активности

клеток альвеолярного комплекса целесообразно использовать метод, основанный на регистрации показателей кровоснабжения вымени в процессе доения. Показано, что альвеолярная молокоотдача, вызванная доением, сопровождается двухфазными сдвигами в сосудистом сопротивлении и кровоснабжении вымени вследствие сокращения миоэпителиальных клеток альвеолярного комплекса. Мышцы крупных молочных протоков вымени оказывают более выраженное влияние на скорость выдаивания молока, чем мышцы соска и его сфинктера. Для коров с низкой интенсивностью альвеолярной молокоотдачи (медленно выдаиваемые) характерными отличиями являются более позднее начало сокращения альвеол, увеличение продолжительности периодов от начала доения до достижения максимума сжатия альвеол, а также снижение величины максимальной амплитуды их сжатия.

Увеличение продолжительности периода от момента начала доения до начала сжатия альвеол и снижения амплитуды их сжатия обуславливает отдельное выведение цистернальной и альвеолярной фракций молока (появление двухвершинной кривой скорости выдаивания молока) и увеличение общей продолжительности доения. Интенсивность альвеолярной молокоотдачи у коров в большей степени зависит от времени выхода окситоцина в циркуляцию, чем от концентрации его в крови. В процессе доения, наряду с окситоцином, у коров выделяются другие гормоны, в том числе гормоны желудочно-кишечного тракта. Показана вовлечённость окситоцина в регуляцию других физиологических функций у лактирующих коров, помимо индукции сокращения миоэпителиальных клеток альвеолярного комплекса.

Список литературы

1. Бадерудинов Р.Ш. Оценка и отбор коров по интенсивности выдаивания. // Учёные записки Казанской государственной академии ветеринарной медицины. 2010. № 202. С. 41-46.
2. Балакина Г.Б., Попов С.М., Шерешков В.И. Влияние окситоцина и медиаторов на сократительную активность гладкомышечных клеток молочной железы. // Альманах современной науки и образования. 2008а. № 11. С. 8-10.
3. Балакина Г.Б., Попов С.М., Шерешков В. И. Фармакологический анализ сократительной активности миоэпителиальных клеток молочной железы. // Альманах современной науки и образования. 2008б. № 5. С. 10-11.
4. Боков Е.В. Влияние денервации половины вымени коровы на динамику внутрицистернального давления во время реализации рефлекса молокоотдачи. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1987а. Вып. 4. С. 40-43.
5. Боков Е.В. Влияние денервации половины вымени коровы на сократительную активность стенки соска. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1987б. Вып. 3. С. 36-38.
6. Боков Е.В. Значение иннервации вымени коровы в регуляции двигательной активности сфинктера соска. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1988а. Вып. 1. С. 43-46.
7. Боков Е.В. Моторная функция вымени коровы при электрораздражении периферического конца перерезанного наружного семенного нерва. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1988б. Вып. 3. С. 11-14.
8. Боков Е.В., Назаров А.В., Тверской Г.Б. Влияние денервации половины вымени коровы на торможение молокоотдачи, вызванной экзогенным окситоцином. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1989. Вып. 1. С. 23-27.
9. Боков Е.В., Попова Р.Ю., Тверской Г.Б. Значение эфферентной иннервации вымени коровы в регуляции тонуса мускулатуры емкостной системы. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1989. Вып. 1. С. 56-58.
10. Галанцев В.П., Попов С.М., Скопичев В.Г. В кн.: Нервная система. Л.: Наука. 1972. С. 68.
11. Грачев И.И., Алексеев Н.П. Роль рецепторов в регуляции лактации. Л.: Наука. 1980. 219 с.
12. Грачев И.И. Рефлекторная регуляция лактации. Л.: изд. Ленингр. ун-в., 1964. 279 с.

13. Грачев И.И., Шерешков В.И., Узбеков В.В., Беззубцев В.С., Алексеев Н.П. Особенности емкостной системы молочной железы коров и коз и скорость выведения молока. // Сельскохозяйственная биология. 1984. № 12. С. 8-10.
14. Доровских В.И., Доровских Д.В., Аتكешов А.О. Результаты исследования влияния режимов доения на процесс молоковыведения у коров. // Наука в центральной России. 2014. – № 3. С. 59-64.
15. Жестоканов О.П. Значение окситоцина в физиологии молокоотдачи при машинном доении коров: автореф. дисс...к.б.н. Москва, 1967.
25. Закс М.Г. Физиология двигательного аппарата молочной железы сельскохозяйственных животных. М.-Л. 1958. 66 с.
26. Кавешникова К.И. Окситотическая активность крови коров при стимуляции перед доением. // Биологические науки. 1974. № 11. С. 38-42.
27. Кокорина Э.П. Условные рефлексы и продуктивность животных. М.: Агропромиздат, 1986. 335 с.
28. Кокорина Э.П. Рефлекс молокоотдачи и физиологические основы машинного доения. // Сельскохозяйственная биология. 1983. № 3. С. 10-16.
29. Комарова Н.К. Продуктивные качества коров разного типа телосложения при лазерном облучении БАТ вымени. // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2007. Т. 1. № 13. С. 84-86.
30. Лусис М.Э., Келпис Э.А., Межале З.А. Скорость выдаивания молока и динамика жиротдачи при доении коров доильным аппаратом и сосании теленком. // Новое в методах испытаний тракторов и сельскохозяйственных машин. М. 1973. Вып. XII. Ч. 1. С. 181-183.
31. Любин Н.А., Назаров А.В., Тверской Г.Б. Влияние доения электрически обогреваемыми доильными стаканами коров черно-пестрой породы в первую половину лактации на процесс молоковыведения и молочную продуктивность. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1987. № 1. С. 51-56.
32. Любин Н.А., Новикова Р.И., Назаров А.В., Тверской Г.Б. Влияние доения электрически обогреваемыми доильными стаканами коров черно-пестрой породы во вторую половину лактации на процесс молоковыведения и молочную продуктивность. // Бюллетень ВНИИФБиП. 1987. Вып. 4. С. 43-47.
33. Марков А.Г. Механизмы образования секрета в молочной железе: автореф. дисс...д.б.н. Санкт-Петербургский государственный университет. 2000. 32 с.
34. Марков А.Г., Мильке Г.О. механизме действия катехоламинов на процесс выведения молока у коров. // Сельскохозяйственная биология. 1990. № 6. С. 79-84.
35. Марков А.Г., Мильке Г. Физиологический эффект α -адреномиметика мезатона на молоковыделительную реакцию у коров. // Сельскохозяйственная биология. 1989. № 2. С. 127-129.
36. Мещеряков В.П., Иванов Ю.Г., Пимкина Т.Н., Ермошина Е.В. Способ оценки индивидуальных особенностей молокоотдачи коров при разных технологиях доения. // Известия ТСХА. 2021. Вып. 3. С. 66-78.
37. Мещеряков В.П. Изучение процессов молокоотдачи и выведения молока у коров: методы неинвазивного измерения, оценки параметров и их взаимосвязей с удоем. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2023. № 3. С. 37-57.
38. Мещеряков В.П. Кровоснабжение вымени коров в зависимости от индивидуальной интенсивности молокоотдачи. // Известия ТСХА. 2013. № 5. С. 115-124.
39. Мещеряков В.П., Макара З.Н., Мещеряков Д.В. Влияние окситоцина на показатели гемодинамики и величину внутривыменного давления у коров. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2015. № 4. С. 42-51.
40. Мещеряков В.П., Макарец Н.Г., Макара З.Н., Пимкина Т.Н., Королёва С.С. Исследование кровоснабжения вымени в процессе доения у коров. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2015. № 3. С. 28-38.
41. Мещеряков В.П., Макара З.Н., Мещеряков Д.В., Пимкина Т.Н. Параметры молоковыведения у быстро- и медленно выдаиваемых коров. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2017. № 3. С. 26-36.
42. Мещеряков В.П., Макара З.Н., Мещеряков Д.В., Скорняков А.В., Орлова О.К. Оценка индивидуальных особенностей молокоотдачи у коров-первотелок при роботизированном доении. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2019. № 1. С. 40-49.

- 43 Мещеряков В.П. О механизме молокоотдачи у коров при повышении разового удоя. // Сельскохозяйственная биология. 2021. Т. 56. № 2. С. 347-355.
- 44 Мещеряков В.П., Черепанов Г.Г. Физиологические механизмы регуляции кровоснабжения молочной железы у жвачных. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2023. № 4. С. 5-28.
- 45 Мещеряков В.П., Шевелёв Н.С., Мещеряков Д.В. Молоковыведение и кровоснабжение вымени коров при стимуляции терморепрепторов сосков в процессе доения. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2014. № 2. С. 32-40.
- 46 Овчаренко Э.В., Санова З.С., Королев В.В., Лапкин А.Г., Соловьева О.И. Изучение влияния технологических параметров на физиологические характеристики доения у высокопродуктивных коров при использовании доильных роботов. // Проблемы биологии продуктивных животных. 2023. № 4. С. 29-44.
- 47 Попова А.А. Рефлексы молокоотдачи и параметры молоковыведения при раздражении различных рецептивных зон молочной железы. // Бюллетень ВНИИРГЖ. 1976. Вып 17. С. 32-34.
- 48 Попов С.М. Клеточные механизмы регуляции секреторного процесса в молочной железе. Л.: Наука, 1989. 200 с.
- 49 Проничев Н.П. Методы и технические средства повышения эффективности машинного доения коров: автореф. дисс. ... д.с.-х.н. ВИЖ. 1997. 37 с.
- 50 Скопичев В.Г. Механизмы интеграции клеток в альвеолярном отделе молочной железы: автореф. дисс.... д.б.н. Санкт-Петербургский государственный университет. 1994. 30 с.
- 51 Скраманис А.А., Лиекна В.В. Зависимости по уточнению показателей процесса молоковыведения. // Усовершенствование технологии и техники в сельском хозяйстве. Елгава. 1991. С. 14-19.
- 52 Тараненко А.Г., Касимов З.Н., Федосимов В.А. Характер выделения пролактина из аденогипофиза при различных способах молоковыведения. // Бюллетень ВНИИРГЖ. 1974. Вып 7. С. 3-7.
- 53 Тверской Г.Б., Романов Б.К. Электрофизиологический анализ рецептивной функции вымени. // В кн.: Современные достижения физиологии и биохимии лактации. Л: Наука, 1981. С. 18-26.
- 54 Тверской Г.Б., Корнеева Р.И., Любин Н.А., Макар З.Н., Мещеряков В.П., Филь А.П., Келпис Э.А., Лаурс А.Р., Лусис М.Э. Физиологическая характеристика доильного аппарата АДС-1. // Сельскохозяйственная биология. 1993. № 6. С. 127-133.
- 55 Толкунов Ю.А. Механизмы регуляции функций альвеолярного отдела молочной железы: автореф. дисс.... д.б.н. Санкт-Петербургский государственный университет. 1993. 33 с.
- 56 Толкунов Ю.А., Марков А.Г. Физиология альвеолы молочной железы. СПб: Наука, 2005. 219 с.
- 57 Туников Г.М., Емельянова А.С. Анализ уровня молочной продуктивности и скорости молокоотдачи у коров с различным исходным вегетативным тонусом регуляторных систем организма. // Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета. 2009. № 4. С. 6 -8.
- 58 Чернышева М.П., Ноздрачев А.Д. Нонапептид окситоцин: соматические и висцеральные функции при некоторых психопатологиях. // Психофармакология и биологическая наркология. 2009. Т. 9. № 3-4. С. 2574-2590.
- 59 Чернышева М.П. Эфферентные связи нейросекреторных клеток гипоталамуса. В кн.: Нейроэндокринология. Кн. 2. Ч. 1. СПб: Наука, 1993. С. 230-270.
- 60 Alekseev N.P., Markov A.G., Tolkunov Y.A. Transepithelial potential difference in the goat mammary gland and its change during hand milking, and administration of oxytocin and catecholamines. *J. Dairy Res.* 1992. 59(4): 469-478.
- 61 Akers R.M., Lefcourt A.M. Milking and suckling induced secretion of oxytocin and prolactin in parturient dairy cows. *Horm. Behav.* 1982. 16: 87-93.
- 62 Ayadi M., Caja G., Such X., Knight C.H. Use of ultrasonography to estimate cistern size and milk storage at different milking intervals in the udder of dairy cows. *J. Dairy Res.* 2003. 70 : 1-7.
- 63 Barowicz T. Changes of blood catecholamine levels in the sheep during machine milking. *J. Dairy Res.* 1979. 46(3): 555-557.

- 64 Bar – Peled U., Maltz E., Bruckental I., Folman Y., Kali Y., Gacitua H., Lehrer A. R., Knight C. H., Robinson B., Voet H., Tagar H. Relationship between frequent milking or suckling in early lactation and milk production of high producing dairy cows. *J. Dairy Sci* 1995. 78: 2726-2736.
- 65 Belo C.J., Bruckmaier R.M. Suitability of low-dosage oxytocin treatment to induce milk ejection in dairy cows. *J. Dairy Sci*. 2010. 93(1): 63-69.
- 66 Bernabe J., Peeters G. Studies on the motility of smooth muscles of the teats in lactating cows. *J. Dairy Res*. 1980. 47(3): 259-275.
67. Blake R.W., Mc Daniel B.T. Relationships of udder conformation with labor and machine inputs to milk harvest in dairy cattle. *J. Dairy Sci*. 1979. 62(3): 475-483.
68. Bruckmaier R.M., Blum J.W. B-mode ultrasonography of mammary glands of cows, goats and sheep during α - and β -adrenergic agonist and oxytocin administration. *J. Dairy Res*. 1992. 59(2): 151-159.
69. Bruckmaier R.M., Blum J.W. Simultaneous recording of oxytocin release, milk ejection and milk flow during milking of dairy cows with and without prestimulation. *J. Dairy Res*. 1996. 63(2): 201-208.
70. Bruckmaier R.M. Chronic oxytocin treatment causes reduced milk ejection in dairy cows. *J. Dairy Res*. 2003. 70: 123-132.
71. Bruckmaier R.M., Hilger M. Milk ejection in dairy cows at different degrees of udder filling. *J. Dairy Res*. 2001. 68(3): 369-376.
72. Bruckmaier R.M., Mayer H., Schams D. Effects of alpha and beta adrenergic agonists on intramammary pressure and milk flow in dairy cows. *J. Dairy. Res*. 1991. 58(4): 411-419.
73. Bruckmaier R.M., Rothenanger E, Blum J.W. Milking characteristics in dairy cows of different breeds from different farms and during the course of lactation. *J. Anim. Breed. Genet*. 1995. 122: 293-302.
74. Bruckmaier R.M., Schams D., Blum J. . Continuously elevated concentrations of oxytocin during milking are necessary for complete milk removal in dairy cows. *J. Dairy Res*. 1994. 61(3): 323-334.
75. Bruckmaier R.M., Schams D., Mayer H. Stimulation, oxytocin release, intramammary pressure and milk secretion in cattle as a function of stage of lactation. In: *Beiträge zum Internationalen Kolloquium "Stimulation und Melken"* 5-7 Mai. 1992 in Grimma bei Leipzig.
76. Bruckmaier R.M. The importance of adrenergic receptors in the bovine udder for milk removal. In: *Physiological and technical: aspects of machine milking*, (Eds: Tancin V., Mihina S., Uhrincat M.): Nitra. Slovak Republic, 2005. P. 9-14.
77. Bruckmaier R.M., Wellnitz O., Blum J.W. Inhibition of milk ejection in cows by oxytocin receptor blockade, α -adrenergic receptor stimulation and unfamiliar surroundings. *J. Dairy Res*. 1997. 64: 315-325.
78. Crowley W.R., Armstrong W.E. Neurochemical regulation of oxytocin secretion in the lactation. *Endocrin. Rev*. 1992. 13: 33-65.
79. Delwiche M.J., Scott N.R., Drost C.J. Ultrasonic measurement of teat milk flow. *Trans. ASAE*. 1980. 23(3): 746-752.
80. De Passille A.M., Rushen J., Marnet P.G. Effects of nursing a calf on milk ejection and milk yield during milking. *J. Dairy Sci*. 1997. 80(Sup. 1). P. 203.
81. Deugnier M.A., Moiseyeva E.P., Thiery J.P., Glukhova M. Myoepithelial cell differentiation in the developing mammary gland: progressive acquisition of smooth muscle phenotype. *Dev. Dyn*. 1995. 204: 107-117.
82. Dhondt G., Houvenaghel A., Peeters G., Verschooten F. Influence of vasoactive hormones on blood flow through the mammary artery in lactating cows. *Arch. Int. Pharmac*. 1973. 204: 89-104.
83. Ely F., Petersen W.F. Factors involved in the ejection of milk. *J. Dairy Sci*. 1941. 24(3): 211-223.
84. Gaines W. A contribution of the physiology of lactation. *Am. J. Physiol*. 1915. 38: 285-312.
85. Göft H., Duda J., Dethlefsen A., Worstorff H. Untersuchungen zur züchterischen Verwendung der Melkbarkeit beim Rind unter Berücksichtigung von Milchflußkurven. *Zuchtungskunde*. 1994. 66(1): 23-37.
86. Göft H. Melkbarkeit automatisch erfassen. *Der Tierzüchter*. 1990. 42(6): 248-250.
87. Gorewit R.C. Method for determining oxytocin concentrations in unextracted sera; characterisation in lactating cattle. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med*. 1979. 160(1): 80-87.
88. Gorewit R.C., Sagi R. Effects of exogenous oxytocin on production and milking variables of cows. *J. Dairy Sci*. 1984. 67(9): 2050-2054.

89. Gorewit R.C., Svennersten K., Butler W.R., Uvnas – Moberg K. Endocrine responses in cows milked by hand and machine. *J. Dairy Sci.* 1992. 75: 443-448.
90. Gorewit R.C., Svennersten K., Uvnas – Moberg K., Butler W. R. Endocrine profiles and milk composition for cows milked by hand versus machine. *J. Dairy Sci.* 1990. Vol. 73(Suppl.). P. 54.
91. Gorewit R.C., Wachs E.A., Sagi R., Merrill W.G. Current concepts on the role of oxytocin in milk ejection. *J. Dairy Sci.* 1983. 66: 2236-2250.
92. Graf G.C., Lawson D.M. Factors affecting intramammary pressure. *J. Dairy Sci.* 1968. 51(10): 1672-1675.
93. Haaksma C.J., Schwartz R.J., Tomasek J.J. Myoepithelial cell contraction and milk ejection are impaired in mammary glands of mice lacking smooth muscle α -action. *The Society for the Study of Reproduction*. Copyright 2011
94. Hamann J., Tolle A. Comparison between manual and mechanical stimulation. *Milchwissenschaft*. 1980. 35: 271-273.
95. Hammond J. The physiology of milk and butter fat secretion. *The Vet. Rec.* 1936. 16(17): 519-527.
96. Hammon H.M., Bruckmaier R.M., Honegger U.E., Blum J.W. Distribution and density of α - and β -adrenergic binding sites in the bovine mammary gland. *J. Dairy Res.* 1994. 61: 47-57.
97. Hinz B., Celetta G., Tomasek J.J., Gabbiani G., Chaponnier C. Alfa – smooth muscle action expression upregulates fibroblast contractile activity. *Mol. Biol. Cell.* 2001. 12: 2730-2741.
98. Inderwies T., Pfaffl M.W., Bruckmaier R.M. Milking characteristics and their relation to adrenergic receptor mRNA expression and ligand binding in the mammary gland of dairy cows. *Dom. Anim. Endocrin.* 2003. 25(2): 75-86.
99. Inderwies T., Riedl J., Kiossis E., Bruckmaier R.M. Effects of α - and β -adrenergic receptor stimulation and oxytocin receptor blockade on milking characteristics in dairy cows before and after removal of the teat sphincter. *J. Dairy Res.* 2003. 70: 289-292.
100. Isaksson A., Sjostrand N.O. Neurogenic and myogenic responses in isolated smooth muscle of the bovine teat. *Acta Vet. Scand.* 1984. 25(3): 385-402.
101. Johansson B., Uvnas-Moberg K., Knight C. H., Svennersten-Sjaunja K. Effect of feeding before, during and after milking on milk production and the hormones oxytocin, prolactin, gastrin and somatostatin. *J. Dairy Res.* 1999. 66: 151-163.
102. Karyakin M.G., Alekseev N.P. The influence of tactile stimulation of nipples on the milk ejection reflex in the rat. *J. Comp. Physiol. A. Sensory, Neural and Behavioral Physiology.* 1992. 170(5): 645-650.
103. Knight C.H., Short –term oxytocin treatment increases bovine milk yield by enhancing milk removal without any direct action on mammary metabolism. *J. Endocr.* 1994. 142: 471-473.
104. Kraetzl W.D., Tancin V., Schams D. Inhibition of oxytocin release and milk let-down in postpartum primiparous cows is not abolished by naloxone. *J. Dairy Res.* 2001a. 68(4): 559-568.
105. Kraetzl W. D., Tancin V., Schams D. Significance of opioids for the inhibition of oxytocin (OT) release and milk letdown in primiparous fresh lactating dairy cows. *Livest. Prod. Sci.* 2001b. 70(1-2): 180.
106. Labussiere J., Martinet J., Denamur R. The influence of the milk ejection reflex on the flow rate during the milking of ewes. *J. Dairy Res.* 1969. 36(2): 191-201.
107. Lawson D.M., Graf G.C. Plasma oxytocin activity and intramammary pressure in lactating dairy cows. *J. Dairy Sci.* 1968. 51(10): 1676-1679.
108. Lefcourt A.M., Akers R.M. Small increases in peripheral noradrenalin inhibit the milk-ejection response by means of peripheral mechanism. *J. Endocr.* 1984. 100: 337-344.
109. Lefcourt A.M. Effect of teat stimulation on sympathetic tone in bovine mammary gland. *J. Dairy Sci.* 1982a. 65(12): 2317-2322.
110. Lefcourt A.M. Rhythmic contractions of the teat sphincter in bovines: an expulsion mechanism. *Am. J. Physiol.* 1982b. 242: 181-184.
111. Lincoln D.W., Paisley A.C. Neuroendocrine control of milk ejection. *J. Reprod. Fertil.* 1982. 65(2): 571-586.
112. Lincoln D.W., Wakerley J.B. Factors governing the periodic activation of supraoptic and paraventricular neurosecretory cells during suckling in the rat. *J. Physiol.* 1975. 250(2): 442- 461.

113. Linzell J. L. Some observations on the contractile tissue of the mammary gland. *J. Physiol.* 1955. 130(2): 257-267.
114. Linzell J.L. The silver staining of myoepithelial cells, particularly in the mammary gland and their relation to the ejection of milk. *J. Anat.* 1952. 86(1): 49-57.
115. Lolliver V., Guinard-Flament J., Ollivier-Bousquet M., Marnet P.G. Oxytocin and milk removal: two important sources of variation on milk production and milk quality during and between milkings. *Reprod. Nutr. Dev.* 2002. 42: 173-186.
116. Lolliver V., Rainteau D., Marnet P. G., Letort S., Delpal S., Ollivier-Bousquet M. Early oxytocin effects on secretory events in rabbit and cow mammary cells. *Livest. Prod. Sci.* 2001. 70(1-2): 180.
117. Lupoli B., Johansson B., Uvnas-Moberg K., Svennersten-Sjaunja K. Effect of suckling on the release of oxytocin, prolactin, cortisol, gastrin, cholecystokinin, somatostatin and insulin in dairy cows and their calves. *J. Dairy Res.* 2001. 68: 175-187.
118. Macuhova J., Tancin V., Bruckmaier R. M. Effects of oxytocin administration on oxytocin release and milk ejection. *J. Dairy Sci.* 2004. 87(5): 236-244.
119. Marnet P.G., Mc Kusick B.C. Regulation of milk ejection and milkability in small ruminants, *Livest. Prod. Sci.* 2001. 70(1-2): 125-133.
120. Maurya V.P., Ludri R.S. Effect of oxytocin administration on milk let-down time, milking rate and composition of milk in buffaloes. *Ind. J. Anim. Sci.* 1992. 62(3): 210 -214.
121. Mayer H., Bruckmaier R.M., Schams D. Lactational changes in oxytocin release, intramammary pressure and milking characteristics in dairy cows. *J. Dairy Res.* 1991. 58: 159-169.
122. Mayer H., Schams D., Prokopp A., Worstorff H. Effects of manual stimulation and delayed milking on secretion of oxytocin and milking characteristics in dairy cows. *Milchwissenschaft.* 1984a. 39(11): 666-670.
123. Mayer H., Schams D., Worstorff H., Prokopp A. Secretion of oxytocin and milk removal as affected by milking cows with and without manual stimulation. *J. Endoc.* 1984b. 103: 355-361.
124. Mc Fadden T.B., Akers R.M., Smith J.J., Kalnitsky J. Endocrine response to milking among cows milked under three different conditions. *J. Dairy Sci.* 1997. 70(Suppl 1). P. 226.
125. Minoia P., Zarrilli A., Lacalandra G., Sciorci R.L., Schams D. Blood levels of oxytocin during machine milking, observation in normal cows and in cows with abnormal "milk let down syndrome". *Atti IX Congresso Nazionale ASPA. Tavola Rotonda.* 1991. 2: 1215-1222.
126. Momongan V.G., Schmidt G.H. Oxytocin levels in the plasma of Holstein-friesian cows during milking with and without a premilking stimulus. *J. Dairy Sci.* 1970. 53(6): 747-751.
127. Naumann I., Fahr R.D. Untersuchungen zum Milchfluss aus Eutervierteln. *Arch. Tierz.* 2000. 43(5): 431-440.
128. Negrao J.A., Marnet P.G. Milk yield, residual milk, oxytocin and cortisol release during machine milking in Gir, Gir x Holstein and Holstein cows. *Reprod. Nutr. Dev.* 2006. 46: 77-85.
129. Olsson K., Hogberg M. Plasma vasopressin and oxytocin concentrations increase simultaneously during suckling in goats. *J. Dairy Res.* 2009. 76: 15-19.
130. Ott P., Scott F. The action of infundibulum upon the mammary secretion. *Proc. Soc. Exp. Biol. A Med.* 1910. 8: 48-49.
131. Parkash V., Anderson R.R. Pituitary and blood plasma oxytocic activity and oxytocin disappearance rates in cattle. *J. Dairy Sci.* 1972. 55(1): 75-79.
132. Peeters G., Coussenes R., Sierens G. Physiology of the nerves in the bovine mammary gland. *Arch. Intern. Pharm. Ther.* 1949. 79(1): 75-82.
133. Peeters G., De Bruycker R. Influence of sympathomimetic drugs on the motility of bovine teat muscles. *J. Dairy Res.* 1975. 42(1): 11-19.
134. Petersen W., Ludwick T. The humoral nature of the factor causing the let down of milk. *Feder. Proc. Fed Amer. Soc. Exp. Biol.* 1942. 1: 66-67.
135. Randy H. A., Graf G.C. Factors affecting endogenous plasma oxytocic activity in lactating Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 1973. 56(4): 446-450.

136. Richard P. The reticulo – hypothalamo pathway controlling the release of oxytocin in the ewe .*J. Endocr.* 1972. 53: 71-83.
137. Richardson K. Contractile tissues in the mammary gland with special reference to myoepithelium in the goat. *Proc. Roy. Soc.* 1949. 136(82): 30-45. .
138. Roets E., Burvenich C., Hamann J. Relationship between numbers of α_2 and β_2 -adrenoceptors on blood cells of bulls and milkability of their daughters. *J. Dairy Res.* 1995. 62: 567-575.
139. Roets E., Peeters G.A. Comparison of the binding characteristics of the α_2 – adrenoceptor antagonists ^3H – Yohimbine and ^3H – Rauwolscine in bovine teat muscles. *Arch. Int. Pharmacodyn. Ther.* 1986. 279: 212-222.
140. Roets E., Peeters G., Identification and characterization of ^3H Prazozin binding to α_1 -adrenoceptors in bovine teat muscles. *Arch. Int. Pharmacodyn Ther.* 1985. 275: 189-198.
141. Roets E., Vandeputte-Van Messom G., Burvenich C., Peeters G. Relationship between numbers of α_2 and β_2 -adrenoceptors in teat tissue and blood cells and milkability of primiparous cows. *J. Dairy Sci.* 1989. 72(12): 3304-3313.
142. Roets E., Vandeputte-Van Messom G., Peeters G. Relationship between milkability and adrenoceptor concentration in teat tissue in primiparous cows. *J. Dairy Sci.* 1986. 69(12): 3120-3130.
143. Roets E., Vanquelin G., Peeters G., Braeckman R. Homogeneity of β – adrenoceptors on bovine teat muscles. *Arch. Int. Pharmacodyn. Ther.* 1985. 276: 44-49.
144. Rogers G. W., Spencer S. B. Relationships among udder and teat morphology and milking characteristics. *J. Dairy Sci.* 1991. 749(12): 4189-4194.
145. Rovai M., Kollmann M.T., Bruckmaier R.M. Incontinentia lactis: physiology and anatomy conducive to milk leakage in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 2007. 90(): 682-690.
146. Sagi R., Gorewit R.C., Merrill W.G., Wilson D.B. Premilking stimulation effects on milking performance and oxytocin and prolactin release in cows. *J. Dairy Sci.* 1980. 63(5): 800-806.
147. Sagi R., Gorewit R.C., Wilson D.B. Role of exogenous oxytocin in eliciting milk ejection in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 1980. 63(12): 2006-2011.
148. Sandrucci A., Tamburini A., Bava L., Zucali M. Factors affecting milk flow traits in dairy cows: results of a field study. *J. Dairy Sci.* 2007. 90(3): 1159-1167.
149. Schams D., Baumann G., Leidl W. Oxytocin determination by radioimmunoassay in cattle. II Effect of mating and stimulation of the genital tract in bulls, cows and heifers. *Acta Endocrin.* 1982. 99: 218-223.
150. Schams D., Mayer H. Prokopp A., Worstorff H. Oxytocin secretion during milking in the dairy cows with regard to the variation and importance of a threshold level for milk removal. *J. Endocr.* 1984. 102: 337-347.
151. Smith V.G., Covney E.M., Edgerton L.A. Bovine serum corticoid response to milking and exteroceptive stimuli. *J. Dairy Sci.* 1972. 55(8) 1170-1173.
152. Soloff M.S., Chakraborty J., Sadhukhan P., Senitzer D., Wiede M., Fernstrom M. J., Iweet P. Purification and characterization of mammary myoepithelial and secretory cells from the lactating rat. *Endocrinology.* 1980. 106: 887-899.
153. Soloff M.S. Oxytocin receptors and mammary myoepithelial cells. *J. Dairy Sci.* 1982. 65(2) : 326-337.
154. Song S.L., Crowley W.R., Grosvenor C.E. Evidence for the involvement of an adrenal catecholamine in the β -adrenergic inhibition of oxytocin release in lactating rat. *Brain Res.* 1988. 457: 303-309.
155. Sun Y., Boyd K., Xu W. et al. Acute myeloid leukemia-associated Mk11 (Mrtf-a) is a key regulator of mammary gland function. *Mol. Cell. Biol.* 2006. 26: 5809-5826.
156. Svennersten K., Claesson C. O., Nelson L. Effect of local stimulation of one udder quarter on milk production and milk components. *J. Dairy Sci.* 1990. 73: 970-974.
157. Svennersten K., Gorewit R.C., Sjaunja L. O., Uvnas-Moberg K. Feeding during milking enhances milking-related oxytocin secretion and milk production in dairy cows whereas food deprivation decreases it. *Acta Physiol. Scand.* 1995. 153: 309-310.
158. Svennersten K., Nelson L., Arvinder K., Uvnas-Moberg K. Milking and feeding – induced release of the gastrointestinal hormones gastrin and somatostatin in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 1989. 72: 2276-2282.
159. Svennersten K., Nelson L., Claesson C.O. Effect of local stimulation on one udder quarter on fat production, fat distribution and residual milk in cows milked at equal intervals. *Milchwissenschaft.* 1991. 46: 157.

160. Svennersten K., Nelson L., Uvnas-Moberg K. Feeding – induced oxytocin release in dairy cows. *Acta Physiol. Scand.* 1990. 140: 295-296.
161. Tancin V., Harsek L., Brousek J., Uhrincat M., Mihina S. Effect of suckling during early lactation and changeover to machine milking on plasma oxytocin and cortisol levels and milking characteristics in Holstein cows. *J. Dairy Res.* 1995. 62(2): 249 -256.
162. Tancin V., Harsek L., Brousek J., Uhrincat M., Mihina S. Variation of oxytocin and cortisol concentration in first-calvers after their transition to machine milking following 21 day calf suckling. *Vet. Med. Czech.* 1993. 38: 449-458.
163. Tancin V., Ipema B., Hogewerf P., Macuhova I. Sources of variation in milk flow characteristics at udder and quarter levels. *J. Dairy Sci.* 2006. 89(3): 978-988.
164. Tancin V., Ipema B., Peskovicova D., Hogewerf P.H., Macuhova J. Quarter milk flow patterns in dairy cows: factors involved and repeatability. *Vet. Med.-Czech.* 2003. 48(10): 275-282.
165. Tancin V., Kraetzel W. D., Schams D. The effect of α_2 -adrenoceptor agonists and antagonist on oxytocin release and milk removal in cows. *Milchwissenschaft.* 2003. 58(7/8): 351-355.
166. Tindal J.S. Neuroendocrine control of lactation. In: *Lactation a comprehensive treatise* (Ed. R. Larson). New York and London: Academic Press. 1978. 4: 67-114.
167. Uvnas – Moberg K., Johansson B., Lupoli B., Svennersten-Sjaunja K. Oxytocin facilitates behavioural, metabolic and physiological adaptation during lactation. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2001. 72: 225-234.
168. Uvnas – Moberg K. Release of the gastrointestinal peptides in response to vagal activation induced by electrical stimulation, feeding and suckling. *J. Auton. Nerv. Syst.* 1983. 9: 141-155.
169. Uvnas – Moberg K. The gastrointestinal tract in growth and reproduction. *Scientific American.* 1989. 261: 60-65.
170. Vandeputte-Van Messom G., Bernabe J., Burvenich C., Peeters G. Effect of prazosin on the function of the teat sphincter in lactating cows. *J. Dairy Res.* 1984. 51(2): 219-226.
171. Vandeputte-Van Messom G., Burvenich C., Peeters G. Action of epinephrine on the function of the teat sphincter in the lactating cow. *Vet. Res.* 1984. 45(10): 2145-2149.
172. Vandeputte-Van Messom G., Burvenich C., Peeters G. Comparison of the milk leakage potencies of adrenergic agonists in lactating cows. *Arch. Inter. Pharm. Therapie.* 1987. 289: 177-188.
173. Vandeputte-Van Messom G., Burvenich C., Peeters G. Effect of serotonin on the motility of smooth muscles in teats of lactating cows. *J. Dairy Res.* 1985. 52(3): 347-353.
174. Vandeputte-Van Messom G., Roets E., Peeters G. Is milk flow rate associated with specific adrenoceptor pattern in the cow's teat. *Arch. Int. Physiol. Biochim.* 1986. 94: 33.
175. Weiss D., Weinfurter M., Bruckmaier R.M. Teat anatomy and its relationship with quarter and udder milk flow characteristics in dairy cows. *J. Dairy Sci.* 2004. 87(10): 3280-3289.
176. Wellnitz O., Bruckmaier R.M. Blum J.W. Milk ejection and milk removal of single quarters in high yielding dairy cows. *Milchwissenschaft.* 1999. 54: 303-306.
177. Wellnitz O., Zurbriggen A., Friis R. R., Blum J.W., Bruckmaier R.M. α_{1c} – and β_2 – adrenergic receptor mRNA distribution in the bovine mammary gland detected by competitive RT-PCR. *J. Dairy Res.* 2001. 68(4): 699-704.
178. Wilde C., Peaker M. Autocrine control in milk secretion. *J. Agric. Sci.* 1990. 114: 235-238.
179. Williams G.L., Mc Vey W.R., Hunter J.F. Mammary somatosensory pathways are not required for suckling – mediated inhibition of luteinizing hormones secretion and delay of ovulation in cows. *Biol. Reprod.* 1993. 49: 1328-1337.
180. Winblad von Walter L., Lidfors L., Madej A., Dahlborn K., Hydbring-Sandberg E. Cardiovascular, endocrine and behavioural responses to suckling and permanent separation in goats. *Acta Veter. Scand.* 2010. 52 : 51-59.
181. Zavizion B., Politis I., Gorewit R.C. Bovine mammary myoepithelial cells. 1. Isolation, culture and characterization. *J. Dairy Sci.* 1992. 75: 3367-3380.

References (for publications in Russian)

1. Badertdinov R.Sh. [Assessment and selection of cows based on milking intensity]. *Uchenye zapiski Kazanskoi gosudarstvennoi akademii veterinarnoi meditsiny* (Scientific notes of the Kazan State Academy of Veterinary Medicine). 2010. 202: 41-46.
2. Balakina G.B., Popov S.M., Shereshkov V.I. [The influence of oxytocin and mediators on the contractile activity of smooth muscle cells of the mammary gland]. *Al'manakh sovremennoi nauki i obrazovaniya* (Almanac of modern science and education). 2008a. 11: 8-10.
3. Balakina G.B., Popov S.M., Shereshkov V.I. [Pharmacological analysis of contractile activity of myoepithelial cells of the mammary gland]. *Al'manakh sovremennoi nauki i obrazovaniya* (Almanac of modern science and education). 2008b. 5: 10-11.
4. Bokov E.V. [The influence of denervation of half a cow's udder on the dynamics of intracisternal pressure during the implementation of the milk ejection reflex]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1987a. 4: 40-43.
5. Bokov E.V. [The influence of denervation of half a cow's udder on the contractile activity of the teat wall]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1987b. 3: 36-38.
6. Bokov E.V. [The importance of innervation of the cow's udder in the regulation of motor activity of the teat sphincter]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1988a. 1: 43-46.
7. Bokov E.V. [Motor function of the cow's udder during electrical stimulation of the peripheral end of the cut external spermatic nerve]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1988b. 3: 11-14.
8. Bokov E.V., Nazarov A.V., Tverskoi G.B. [The influence of denervation of half of the cow's udder on the inhibition of milk production caused by exogenous oxytocin]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1989. 1: 23-27.
9. Bokov E.V., Popova R.Yu., Tverskoi G.B. [The importance of efferent innervation of the cow's udder in the regulation of muscle tone of the capacitive system]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1989. 1: 56-58.
10. Chernysheva M.P., Nozdrachev A.D. [Nonapeptide oxytocin: somatic and visceral functions in some psychopathologies]. *Psikhofarmakologiya i biologicheskaya narkologiya* (Psychopharmacology and biological narcology) 2009. 9(3-4): 2574-2590.
11. Chernysheva M.P. [Efferent connections of neurosecretory cells of the hypothalamus]. In: *Neuroendokrinologiya. Kn. 2. Ch. 1.* (Neuroendocrinology. Book 2. Part 1). St. Petersburg: Nauka Publ., 1993. P. 230-270.
12. Dorovskikh V.I., Dorovskikh D.V., Atkeshov A.O. [Results of a study of the influence of milking regimes on the process of lactation in cows]. *Nauka v tsentral'noi Rossii* (Science in Central Russia). 2014. 3: 59- 64.
13. Galantsev V.P., Popov S.M., Skopichev V.G. In: *Nervnaya sistema.* (Nervous system). Leningrad. 1972. P. 68.
14. Grachev I. I., Alekseev N. P. *Rol' retseptorov v regulyatsii laktatsii.* (The role of receptors in the regulation of lactation). Leningrad: Nauka Publ., 1980. 219 pp.
15. Grachev I.I. *Reflektornaya regulyatsiya laktatsii* (Reflex regulation of lactation). Leningrad University, 1964. 279 pp.
16. Grachev I.I., Shereshkov V.I., Uzbekov V.V., Bezzubtsev V.S., Alekseev N.P. [Features of the capacitive system of the mammary gland of cows and goats and the rate of milk removal]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* (Agricultural biology). 1984. 12: 8-10.
17. Kaveshnikova K.I. [Oxytotic activity of the blood of cows during stimulation before milking]. *Biologicheskie nauki* (Biological Sciences). 1974. 11: 38- 42.
18. Kokorina E.P. *Uslovnye refleksy i produktivnost' zhivotnykh* (Conditioned reflexes and productivity of animals). Moscow: Agropromizdat, 1986. 335 pp..
19. Kokorina E.P. [Milk ejection reflex and physiological basis of machine milking]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* (Agricultural biology). 1983. 3:10-16.
20. Komarova N.K. [Productive qualities of cows of different body types during laser irradiation of udder biological active points]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* (News of the Orenburg State Agrarian University). 2007. 1(13): 84-86.

21. Lusi M.E., Kelpis E.A., Mezha Z.A. [The rate of milking and the dynamics of fat release when milking cows with a milking machine and suckling by a calf]. In: *Novoe v metodakh ispytaniy traktorov i sel'skokhozyaystvennykh mashin* (New in testing methods for tractors and agricultural machines). Moscow, 1973. Issue XII. Part 1: 181-183.
22. Lyubin N.A., Nazarov A.V., Tverskoi G.B. [The influence of milking with electrically heated teat cups of black-and-white cows in the first half of lactation on the process of lactation and milk productivity]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1987. 1: 51-56.
23. Lyubin N.A., Novikova R.I., Nazarov A.V., Tverskoi G.B. [The influence of milking with electrically heated teat cups of Black-and-White cows in the second half of lactation on the process of lactation and milk productivity]. *Byulleten' VNIIFBiP* (Bulletin of VNIIFBiP). 1987. 4: 43-47.
24. Markov A.G. *Mekhanizmy obrazovaniya sekreta v molochnoi zheleze* (Mechanisms of secretion formation in the mammary gland). Extended Abstract of Diss. Dr. Biol. Sci. Sankt-Peterburgsk State University. 2000. 32 p.
25. Markov A.G., Mil'ke G. [On the mechanism of action of catecholamines on the process of milk excretion in cows]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* (Agricultural biology). 1990. 6: 79-84.
26. Markov A.G., Mil'ke G. [Physiological effect of the α -adrenergic agonist mezatone on the milk excretory reaction in cows]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* (Agricultural biology). 1989. 2: 127-129.
27. Meshcheryakov V.P., Ivanov Yu.G., Pimkina T.N., Ermoshina E.V. [A method for assessing the individual characteristics of milk production of cows using different milking technologies]. *Izvestiya TSKhA* (Bulletin of TSKhA). 2021. 3: 66-78.
28. Meshcheryakov V.P. [Study of the processes of milk production and milk excretion in cows: methods of non-invasive measurement, evaluation of parameters and their relationships with milk yield]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh*. (Productive Animals Biology). 2023. 3: 37-57.
29. Meshcheryakov V.P. [Blood supply to the udder of cows depending on the individual intensity of milk production]. *Izvestiya TSKhA* (Bulletin of Timiryazev Agrarian Academy). 2013. 5: 115-124.
30. Meshcheryakov V.P., Makar Z.N., Meshcheryakov D.V. [The influence of oxytocin on hemodynamic parameters and intraudder pressure in cows]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Problems of productive animal biology). 2015. 4: 42-51.
31. Meshcheryakov V.P., Makartsev N.G., Makar Z.N., Pimkina T.N., Koroleva S.S. [Study of blood supply to the udder during milking of cows]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Problems of productive animal biology). 2015. 3: 28-38.
32. Meshcheryakov V.P., Makar Z.N., Meshcheryakov D.V., Pimkina T.N. [Parameters of lactation in fast- and slow-milking cows]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Problems of productive animal biology). 2017. 3: 26-36.
33. Meshcheryakov V.P., Makar Z.N., Meshcheryakov D.V., Skornyakov A.V., Orlova O.K. [Assessment of individual characteristics of milk production in first-calf cows during robotic milking]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Problems of productive animal biology). 2019. 1: 40-49.
34. Meshcheryakov V.P. [On the mechanism of milk yield in cows with an increase in single milk yield]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* (Agricultural Biology). 2021. 56(2): 347-355.
35. Meshcheryakov V.P., Cherepanov G.G. [Physiological mechanisms of regulation of blood supply to the mammary gland in ruminants]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Productive animal biology). 2023. 4: 5-28.
36. Meshcheryakov V.P., Shevelev N.S., Meshcheryakov D.V. [Milk excretion and blood supply to the udder of cows during stimulation of teat thermoreceptors during milking]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Productive animal biology). 2014. 2: 32-40.
37. Ovcharenko E.V., Sanova Z.S., Korolev V.V., Lapkin A.G., Solov'eva O.I. [Study of the influence of technological parameters on the physiological characteristics of milking in highly productive cows using milking robots]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Productive animal biology). 2023. 4: 29-44.
38. Popova A. A. [Milk ejection reflexes and parameters of milk excretion during irritation of various receptive zones of the mammary gland]. *Byulleten' VNIIRGZh* (Bulletin of the Animal Breeding and Genetics Institute). 1976. 17: 32-34.

39. Popov S.M. *Kletochnye mekhanizmy regulyatsii sekretornogo protsessa v molochnoi zheleze* (Cellular mechanisms of regulation of the secretory process in the mammary gland). Leningrad: Nauka Publ., 1989. 200 p.
40. Pronichev N.P. *Metody i tekhnicheskie sredstva povysheniya effektivnosti mashinnogo doeniya korov* (Methods and technical means of increasing the efficiency of machine milking of cows). Extended Abstract of Diss. Dr. Agr. Sci.: VIZh, 1997. 37 pp.
41. Skopichev V.G. *Mekhanizmy integratsii kletok v al'veolyarnom otdele molochnoi zhelezy* (Mechanisms of cell integration in the alveolar part of the mammary gland). Extended Abstract of Diss. Dr. Biol. Sci.: Sankt Petersburg State University, 1994. 30 pp.
42. Skromanis A.A., Liekna V.V. [Dependencies for clarifying indicators of the lactation process]. *Usovershenstvovanie tekhnologii i tekhniki v sel'skom khozyaistve* (Improvements of technology and equipment in agriculture). Elgava, 1991. P. 14-19.
43. Taranenko A.G., Kasimov Z.N., Fedosimov V.A. [The nature of the release of prolactin from the adenohypophysis during various methods of milk ejection]. *Byulleten' VNIIRGZh* (Bulletin of Selection and Genetics). 1974. 7: 3-7.
44. Tverskoi G.B., Romanov B.K. [Electrophysiological analysis of the receptive function of the udder]. In: *Sovremennye dostizheniya fiziologii i biokhimii laktatsii*. (Modern achievements in physiology and biochemistry of lactation). Leningrad: Nauka Publ., 1981: 18-26.
45. Tverskoi G.B., Korneeva R.I., Lyubin N.A. et al. [Physiological characteristics of the milking machine ADS-1]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* (Agricultural biology). 1993. 6: 127-133.
46. Tolkunov Yu.A. *Mekhanizmy regulyatsii funktsii al'veolyarnogo otdela molochnoi zhelezy* (Mechanisms of regulation of the functions of the alveolar part of the mammary gland). Extended Abstract of Diss. Dr. Biol. Sci. St. Petersburg State University, 1993. 33 pp.
47. Tolkunov Yu.A., Markov A.G. *Fiziologiya al'veoly molochnoi zhelezy* (Physiology of the mammary gland alveoli). St. Petersburg: Nauka Publ., 2005. 219 pp.
48. Tunikov G.M., Emel'yanova A.S. [Analysis of the level of milk productivity and milk production rate in cows with different initial vegetative tone of the body's regulatory systems]. *Vestnik Ryazanskogo gosudarstvennogo agrotekhnologicheskogo universiteta*. (Bulletin of the Ryazan State Agrotechnological University). 2009. 4: 6-8.
49. Zhestokanov O.P. *Znachenie oksitotsina v fiziologii molokootdachi pri mashinnom doenii korov* (The importance of oxytocin in the physiology of milk production during machine milking of cows). Extended Abstract of Diss. Dr. Sci. Biol. Moscow. 1967.
50. Zaks M.G. *Fiziologiya dvigatel'nogo apparata molochnoi zhelezy sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh*. (Physiology of the musculoskeletal system of the mammary gland of farm animals). Moscow-Leningrad, 1958. 66 pp.

UDC 636.2.034:612.664

**Physiological mechanisms of alveolar milk ejection
and milk flow rate in cows machine milking**

Meshcheryakov V.P., Pimkina T.N., Ovcharenko E.V.

*Kaluga branch of Russian State Agrarian University,
Kaluga, Russian Federation*

ABSTRACT. The processes of alveolar milk transition to the underlying parts of the mammary gland (alveolar milk ejection, AME) and the duration of milking are under the control of the sympathetic nervous system due to the influence on the adrenergic receptors of the smooth muscles of the milk ducts, udder cistern and nipple. The purpose of the work is to systematize modern literature and our own data on the study of physiological mechanisms involved in the regulation of the intensity of AME, the rate and duration of milking in cows during machine milking. Main sections of the review: the importance of udder receptors in the generation of nerve impulses; the role of humoral factors in the process of AME; participation of the sympathetic nervous system in the regulation of AME; individual features of the control of milk flow rate during machine milking. Existing research methods provide certain information on alveolar milk flow only at its initial stage; for a more complete assessment of the nature of the contractile activity of the cells of the alveolar complex, the authors used a method based on recording the parameters of the blood supply to the udder during the milking process. It has been shown that alveolar milk ejection caused by milking is accompanied by biphasic shifts in vascular resistance and blood supply to the udder due to contraction of myoepithelial cells of the alveolar complex. The muscles of the large milk ducts of the udder have a more pronounced effect on the rate of milking than the muscles of the nipple and its sphincter. For cows with a low intensity of AME (slowly milked), characteristic differences are a later onset of alveolar contraction, an increase in the duration of periods from the start of milking to the achievement of maximum compression of the alveoli, as well as a decrease in the maximum amplitude of their compression. An increase in the duration of the period from the start of milking to the beginning of compression of the alveoli and a decrease in the amplitude of their compression determines the separate excretion of the cisternal and alveolar milk fractions (the appearance of a two-peak curve of milk flow rate) and an increase in the total duration of milking. The intensity of AME in cows depends to a greater extent on the time at which oxytocin enters the circulation than on its concentration in the blood. During the milking process, along with oxytocin, in cows other hormones have been released, including gastrointestinal hormones. The involvement of oxytocin in the regulation of other physiological functions has been shown in addition to AME induction.

Keywords: cows, mammary glands, alveoli, contractile activity; machine milking, milk flow.

Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh (Productive Animal Biology), 2024. 2: 5-30.

Поступило в редакцию: 25.04.2024

Получено после доработки: 01.06.2024

Сведения об авторах:

Мещеряков Виктор Петрович, к.б.н., 8(919)036-07-59, vpmeshcheryakov@mail.ru;

Пимкина Татьяна Николаевна, к.с.-х.н., 8(910)911-23-84;

Овчаренко Эдуард Васильевич, д.б.н., проф., ovcharenko.ev@list.ru