

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РФ  
ФГБОУ ВО «БРЯНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ»

Крапивина Е. В. Менькова А.А.

## **ПИЩЕВАРЕНИЕ - ОСНОВА ГОМЕОСТАЗА**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ  
ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНЫХ И ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ  
ДЛЯ АСПИРАНТОВ 3 КУРСА НАПРАВЛЕНИЯ ПОДГОТОВКИ  
06.06.01 БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ ПРОФИЛЬ ФИЗИОЛОГИЯ  
(03.03.01)  
И СТУДЕНТОВ ИНСТИТУТА ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ  
И БИОТЕХНОЛОГИИ ПО СПЕЦИАЛЬНОСТИ  
36.05.01-«ВЕТЕРИНАРИЯ»

Брянск — 2018 г

УДК 636:611.3:575 (07)

ББК 28.67:28.64

К 78

Крапивина Е. В. Пищеварение - основа гомеостаза: учебное пособие для самостоятельных занятий аспирантов 3 курса направления подготовки 06.06.01 Биологические науки профиль физиология и студентов института ветеринарной медицины и биотехнологии по специальности 36.05.01 - «Ветеринария» / Е. В Крапивина, А. А. Менькова. - 2-е изд., доп. - Брянск: Изд-во Брянский ГАУ, 2018. – 115 с.

Учебное пособие составлено доктором биологических наук, профессором кафедры эпизоотологии, микробиологии, паразитологии и ветеринарно-санитарной экспертизы Крапивиной Е. В. и доктором биологических наук, профессором кафедры нормальной и патологической морфологии и анатомии животных Меньковой А.А.

Учебное пособие предназначено для самостоятельных и практических занятий аспирантов 3 курса направления подготовки 06.06.01 Биологические науки профиль Физиология 03.03.01 и студентов института ветеринарной медицины и биотехнологии по специальности 36.05.01 - «Ветеринария». Представленный в учебном пособии материал способствует формированию у аспирантов и студентов компетенций, предусмотренных учебными планами направления подготовки.

Рецензент: зав. кафедрой кормления животных и частной зоотехнии Брянского ГАУ, доктор сельскохозяйственных наук, профессор Л.Н. Гамко.

Одобрено и рекомендовано к изданию методической комиссией института ветеринарной медицины и биотехнологии Брянского государственного аграрного университета, протокол № 5 от 16.03 2018 г.

© Крапивина Е. В., 2018

© Менькова А.А., 2018

© Брянский ГАУ, 2018

## Введение

Саморегуляция физиологических функций - основной механизм поддержания жизнедеятельности организма на относительно постоянном уровне. Саморегуляция, возникнув в процессе эволюции как результат приспособления к воздействиям окружающей среды, присуща всем формам жизнедеятельности. В ходе естественного отбора в процессе приспособления к среде организмами были выработаны общие регуляторные механизмы различной физиологической природы (нейрогуморальные, эндокринные, иммунологические), направленные на достижение и поддержание относительного постоянства внутренней среды.

Способность поддерживать относительное постоянство внутренней среды появляется на сравнительно высоких ступенях развития мира животных. Так, уже у хрящевых рыб концентрация солей в крови и тканях независима от ее изменения во внешней водной среде. У ганоидных и костистых рыб также поддерживаются многие константы внутренней среды.

Учение об относительном постоянстве внутренней среды организма было создано в 1878 году Клодом Бернаром. В 1929 году Кеннон показал, что способность поддержания гомеостаза организма является следствием работы его систем регулирования и предложил термин – гомеостаз. Гомеостаз – постоянство внутренней среды (крови, лимфы, тканевой жидкости). Это устойчивость физиологических функций организма. Это основное свойство, отличающее живые организмы от неживого. Чем выше организация живого существа, тем более оно независимо от внешней среды. Внешняя среда – это комплекс факторов, определяющий экологический и технологический микроклимат, действующий на организм. Гомеокинез – комплекс физиологических процессов, обеспечивающий поддержание гомеостаза. Он осуществляется всеми тканями, органами и системами организма, включая функциональные системы. Параметры гомеостаза являются динамическими и в нормальных пределах изменяются под влиянием факторов внешней среды.

Множество отдельных механизмов, регулирующих внутри - и внесистемные взаимоотношения, оказывают в ряде

случаев взаимопротивоположные (антагонистические) воздействия, уравнивающие друг друга. Это приводит к установлению подвижного физиологического фона и позволяет живой системе поддерживать относительное динамическое постоянство, несмотря на изменения в окружающей среде и сдвиги, возникающие в процессе жизнедеятельности организма.

Среди целостных реакций организма, определяющих само его существование, поддержанию постоянства внутренней среды принадлежит особая роль. Основные параметры, характеризующие внутреннюю среду, были названы гомеостатическими константами. Они различаются по диапазону варьирования, то есть норме реакции, определяемой генотипом, и могут быть жесткими и пластичными, меняться в зависимости от индивидуальных, возрастных, половых и других условий. Чем уже диапазон варьирования константы, тем более жесткие её границы, более значимы ее изменения для гомеостаза и тем большее число физиологических систем участвует в ее регуляции. Гомеостатические константы с более широкой нормой реакции расширяют адаптивные возможности организма. Например, значительная вариабельность уровня кровяного давления, свойственная здоровому организму в норме, имеет определенный физиологический смысл. Так, повысившееся кровяное давление в результате физической нагрузки или эмоционального сдвига улучшает кровоснабжение многих органов и тканей. Вместе с тем длительное повышение кровяного давления приводит к нарушениям кровоснабжения - кровоизлияниям, таким как инфаркты и инсульты.

В каждый данный момент гомеостатическая регуляция направлена преимущественно на достижение оптимального уровня той константы, которая максимально отклонилась от своего среднего значения.

Любые физиологические, физические, химические или эмоциональные воздействия (температура воздуха, изменение атмосферного давления, обычная терапевтическая процедура или стресс) могут явиться поводом к выходу организма из состояния динамического равновесия, в котором он пребывает. Таким образом, любое воздействие может оказаться «отклоня-

ющим», или «возмущающим». Например, углеводы служат важнейшим источником энергии для организма. В результате распада и главным образом «сгорания» в кислороде молекулы углеводов, богатые энергией, постепенно превращаются в молекулы конечных продуктов - воды и двуокиси углерода, обладающих малым запасом энергии. Энергия, высвобождающаяся при этом, идет на покрытие энергетических потребностей клеток организма. Ни одна клетка, ни один орган не могут существовать даже кратковременно без расходования энергии и потребления «горючего» в виде углеводов.

Наиболее чувствительны к недостатку снабжения «горючим» нервные и мышечные клетки. Особенно нервные, так как они обладают незначительными запасами в виде гликогена и даже малое и кратковременное снижение уровня глюкозы в крови (гипогликемия) приводит к тяжелым функциональным расстройствам, вызывающим угрожающие явления в состоянии всего организма. Функции нервных образований всецело зависят от содержания глюкозы в крови.

Строгое постоянство уровня глюкозы в крови необходимо для правильного протекания процессов жизнедеятельности и обмена веществ. Оно обеспечивается благодаря очень точно поддерживаемому балансу между потреблением глюкозы и его поступлением в кровь. Существует не менее семи - восьми механизмов, поддерживающих этот баланс. Центральную роль в этих процессах играет печень.

Потребление глюкозы крови особенно возрастает при повышенной мышечной деятельности. Можно было бы ожидать, что при этом уровень глюкозы в крови резко понизится и наступит опасное состояние, называемое гипогликемией. Однако этого не происходит: в печени как в депо углеводов гликоген распадается до стадии глюкозы, которая и обеспечивает замену использованной глюкозы в крови. При этом прием пищи, богатой углеводами, не вызывает стойкого повышения уровня глюкозы в крови. Это обусловлено тем, что оттекающая от кишки, обогащенная глюкозой кровь поступает в общий кровоток не сразу, а проходит сначала по воротной вене через печень. В клетках печени глюкоза

венозной крови поглощается, в гепатоцитах образуется гликоген, так что содержание сахара в крови, поступающего из печени в общий кровоток, сохраняется приблизительно на нормальном уровне. При употреблении очень большого количества углеводов наблюдается лишь небольшое и кратковременное увеличение содержания его в крови, так называемая алиментарная гипергликемия. В этой ситуации вследствие превышения «почечного порога» для глюкозы ее избыток удаляется с мочой.

Такая регуляция объясняется тем, что рецепторы периферии (печени, поджелудочной железы), как и сахарочувствительные клетки центров (гипоталамуса), формируют афферентный поток сигналов, преобразуемый в промежуточном мозге и гипофизе в эфферентные сигналы, исходящие из центров и несущие импульсы исполнительным механизмам. Исключительно важную роль в регуляции уровня глюкозы в крови играют гормоны коры надпочечников (глюкокортикоиды), их мозгового вещества (адреналин), а также поджелудочной железы (инсулин и глюкагон) и щитовидной железы (тироксин).

Любое раздражение, особенно стресс, ведет к возникновению сложного комплекса реакций, основная цель которых приспособить организм к изменившимся условиям, предотвратить или сгладить возможный сдвиг во внутренней среде, в состоянии и деятельности органов, физиологических систем, организма в целом, то есть восстановить гомеостаз.

Для существования организма постоянно необходим приток энергии и пластических веществ, что обеспечивается процессами пищеварения в системе органов желудочно-кишечного тракта, регулируемых нейро-эндокринной системой.

Единственным источником питательных веществ, за счет которого поддерживается гомеостаз является экзогенное питание. Тем не менее, кишечник никогда не имеет дело только с теми веществами, которые съедены. Внутренняя среда организма, которая должна быть относительно постоянна, начинается не с крови, а с кишечника. Содержимое кишечника (химус) достаточно постоянен в составе за счет добавления эндогенных продуктов (трансудация плазмы, наличие пищеварительных соков).

## **Необходимость процессов пищеварения для существования организма**

Пищеварение - это физиологический процесс, заключающийся в превращении питательных веществ корма из сложных химических соединений в более простые, доступные для усвоения организмом. В процессе выполнения различной работы организм постоянно затрачивает энергию. Восстановление энергетических ресурсов обеспечивается поступлением в организм питательных веществ - белков, углеводов и жиров, а также воды, витаминов, минеральных солей и пр. Большинство белков, жиров и углеводов - высокомолекулярные соединения, которые без предварительной подготовки не могут всасываться из пищеварительного канала в кровь и лимфу, усваиваться клетками и тканями организма. В пищеварительном канале они подвергаются физическим, химическим, биологическим воздействиям и превращаются в низкомолекулярные, растворимые в воде, легко всасываемые вещества. Системой пищеварения называют исполнительные органы системы пищеварения: губы, язык, жевательные мышцы, челюсти, зубы, слюнные железы, глотка, пищевод, желудок с желудочными железами, тонкий и толстый кишечник с кишечными железами, печень, поджелудочная железа и механизмы регуляции процессов физико-химического превращения корма и всасывания конечных продуктов гидролиза, минеральных веществ, витаминов и воды.

Принятие пищи обуславливается особым чувством - чувством голода. Голод (пищевая депривация) как физиологическое состояние (в отличие от голода как патологического процесса) является выражением потребности организма в питательных веществах. Такое состояние возникает вследствие уменьшения содержания питательных веществ в депо и циркулирующей крови. В состоянии голода происходит сильное возбуждение пищеварительного тракта, усиливаются его секреторная и двигательная функции. Изменяется поведенческая реакция животных, направленная на поиск пищи. Пищевое поведение у голодных животных обусловлено возбуждением нейронов различ-

ных отделов центральной нервной системы. Совокупность этих нейронов И. П. Павлов назвал пищевым центром. Этот центр формирует и регулирует пищевое поведение, направленное на поиск пищи, определяет совокупность всех сложных рефлекторных реакций, обеспечивающих нахождение, добывание, опробование и захват пищи.

Пищевой центр — сложный гипоталамо-лимбико-ретикулокортикальный комплекс, ведущий отдел которого представлен латеральными ядрами гипоталамуса. При разрушении этих ядер возникает отказ от пищи (афагия), а их раздражение усиливает потребление пищи (гиперфагия).

У голодного животного, которому перелита кровь от сытого животного, происходит угнетение рефлексов на добывание и прием пищи. Известны разные вещества, вызывающие состояние «сытой» и «голодной» крови. В зависимости от вида и химической природы этих веществ предложено несколько теорий, объясняющих чувство голода. Согласно метаболической теории, промежуточные продукты цикла Кребса, образующиеся при расщеплении всех питательных веществ, циркулируя в крови, определяют степень пищевой возбудимости животных. Обнаружено биологически активное вещество, выделенное из слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки, — арентерин, которое регулирует аппетит. Угнетает аппетит цистокенин-панкреозимин. В регуляции специфического аппетита большую роль играют вкусовой анализатор и его высший отдел в коре полушарий мозга.

#### Контрольные вопросы.

1. В чём заключается процесс пищеварения?
2. Чем обусловлено пищевое поведение у голодных животных?
3. Какими структурами представлен «пищевой центр»?
4. В чём суть метаболической теории, определяющей степень пищевой возбудимости животных?



## Основные типы пищеварения

Различают три основных типа пищеварения: внутриклеточное, внеклеточное и мембранное. У малоорганизованных представителей животного мира, например простейших, осуществляется внутриклеточное пищеварение. На мембране клетки есть специальные участки, из которых формируются пиноцитозные пузырьки или так называемые фагоцитозные вакуоли. При помощи этих образований одноклеточный организм захватывает пищевой материал и переваривает его своими ферментами.

В организме млекопитающих внутриклеточное пищеварение свойственно только лейкоцитам - фагоцитам крови. У высших животных пищеварение происходит в системе органов, именуемой пищеварительным трактом, выполняющим сложную функцию — внеклеточное пищеварение. Переваривание питательных веществ ферментами, локализованными на структурах клеточной мембраны, слизистых оболочек желудка и кишок, пространственно занимающих промежуточное положение между внутриклеточным и внеклеточным пищеварением, называется мембранным или пристеночным пищеварением.

Основные функции органов пищеварения — секреторная, моторная (двигательная), всасывательная и экскреторная (выделительная). Секреторная функция заключается в том, что пищеварительные железы вырабатывают и выделяют в пищеварительный канал соки: слюнные железы — слюну, железы желудка — желудочный сок и слизь, поджелудочная железа — поджелудочный сок, кишечные железы — кишечный сок и слизь, печень — желчь. Пищеварительные соки, или, как их еще называют, секреты, смачивают корм и вследствие наличия в них ферментов способствуют химическому превращению белков, жиров и углеводов.

Моторная функция заключается в том, что мускулатура пищеварительных органов благодаря своим мощным сократительным свойствам способствует принятию пищи, передвижению ее по пищеварительному каналу и перемешиванию.

Всасывательную функцию выполняет слизистая оболочка отдельных участков пищеварительного канала: обеспечивает переход воды и расщепленных частей пищи в кровь и лимфу.

Слизистая оболочка желудочно-кишечного тракта, печень, поджелудочная и слюнные железы выполняют экскреторную функцию, выделяя свои секреты в полость пищеварительного канала. Через пищеварительный канал осуществляется связь внутренней среды организма с окружающей средой.

В составе секретов пищеварительных желёз имеются ферменты — это биологические катализаторы, ускорители переваривания пищевых веществ. По своей химической природе они относятся к белкам, по физической — к коллоидным веществам. Ферменты вырабатываются клетками пищеварительных желез большей частью в виде проферментов — предшественников ферментов, не обладающих активностью. Проферменты становятся активными только при воздействии ряда физических и химических активаторов, различных для каждого из них. Например, профермент пепсиноген, продуцируемый железами желудка, превращается в активную форму — пепсин — под влиянием хлористоводородной (соляной) кислоты желудочного сока.

Пищеварительные ферменты специфичны, то есть каждый из них оказывает катализирующее действие только на определенные вещества. Активность того или иного фермента проявляется при определенной реакции среды — кислой или нейтральной. И. П. Павлов установил, что фермент пепсин в щелочной среде теряет свое действие, а в кислой — восстанавливает его. Ферменты чувствительны и к изменениям температуры среды: при небольшом повышении температуры действие ферментов угнетается, а при нагревании свыше 60 °С совершенно теряется. Менее чувствительны они к пониженной температуре: действие их несколько ослабевает, но оно обратимо при восстановлении оптимальной температуры среды. Для биологического действия ферментов в животном организме оптимальная температура 36—40 °С. Активность ферментов зависит также от концентрации отдельных питательных веществ в субстра-

те. Ферменты пищеварительных соков относятся к гидролазам — они расщепляют химические вещества корма присоединением ионов водорода и гидроксильной группы. Ферменты, расщепляющие углеводы, называют амилалитическими ферментами, или амилазами; белки (протеины) — протеолитическими, или протеазами; жиры - липолитическими, или липазами.

#### Контрольные вопросы.

1. При помощи, каких образований одноклеточный организм захватывает пищевой материал и переваривает его?
2. Какое место в процессах пищеварения занимает мембранное (пристеночное) пищеварение?
3. В чём заключается секреторная функция органов пищеварения?
4. В чём заключается моторная функция органов пищеварения?
5. В чём заключается всасывательная функция органов пищеварения?
6. В чём заключается экскреторная функция органов пищеварения?
7. К какому классу биологических молекул относят ферменты?

#### Методы изучения функций органов пищеварения

Наиболее совершенным и объективным методом исследования функции пищеварительных органов считается павловский метод. В допавловские времена физиологию пищеварения изучали примитивными способами. Чтобы составить представление об изменениях пищи в пищеварительном тракте, необходимо брать содержимое из различных его участков. Р. А. Реомюр (XVII—XVIII вв.), для получения желудочного сока вводил животному через ротовую полость полые металлические трубочки с отверстиями, предварительно наполнив их питательным

материалом (у собак, птиц и овец). Затем через 14—30 ч животных убивали и извлекали металлические трубочки для изучения их содержимого. Л. Спаланцани такие же трубочки заполнял не пищевым материалом, а губками, из которых впоследствии отжимал жидкую массу. Нередко для изучения изменений пищи содержимое пищеварительного тракта убитых животных сравнивали с задаваемым кормом (В. Эллиенбергер и др.). В.А. Басов и Н. Блондию несколько позже осуществили операцию наложения фистулы желудка у собак, но они не могли выделить чистого секрета желудочных желез, так как содержимое желудка было смешано со слюной и принятой водой. Чистый секрет удалось получить в результате разработанной И. П. Павловым классической фистульной методики, что дало возможность установить основные закономерности в деятельности пищеварительных органов. Павлов и его сотрудники при помощи хирургических приемов на предварительно подготовленных здоровых животных (преимущественно на собаках) разработали методики выведения протока пищеварительных желез (слюнных, поджелудочной и др.), получения искусственного отверстия (фистулы) пищевода, кишечника. Оперированные животные после выздоровления долгое время служили объектами для изучения функции органов пищеварения. Павлов этот метод назвал методом хронических опытов. В настоящее время фистульная методика в значительной мере усовершенствована и широко применяется для изучения пищеварительных и обменных процессов у сельскохозяйственных животных. Кроме того, для исследования функций слизистой различных отделов используют гистохимическую методику, при помощи которой можно установить наличие определенных ферментов. Для регистрации различных сторон сократительной и электрической активности стенок пищеварительного канала применяют баллонографический, радиотелеметрический, электрофизиологический, рентгенологический и другие методы.

Контрольные вопросы.

1. Получение желудочного сока по методу Р. А. Реомюра.

2. Изучение желудочного сока по методу Л. Спаланцани.
3. Изучение желудочного сока по методу В. Эллиенбергера.
4. Изучение желудочного сока по методу В.А. Басова и Н. Блондло.
5. Изучение желудочного сока по методу И. П. Павлова (классической фистульной методикой).

## **Пищеварение в полости рта**

Пищеварение в полости рта состоит из трех этапов: приема корма, собственно ротового пищеварения, глотания.

*Прием корма и жидкости.* Прежде чем принять какой-либо корм, животное оценивает его при помощи зрения и обоняния. Затем с помощью рецепторов ротовой полости отбирает подходящий корм, оставляя несъедобные примеси.

При свободном выборе и оценке вкусовых качеств корма, растворов различных пищевых и отвергаемых веществ у животных возникают две последовательные фазы пищевого поведения: первая - фаза опробования качества корма и питья и вторая - фаза приема корма и питья или отказа от них. Молоко, глюкоза, растворы соляной и уксусной кислот в фазе опробования и, особенно, в фазе акта питья увеличивают количество актов глотания, амплитуду и частоту сокращений отделов сложного желудка. Растворы бикарбоната натрия и солей хлористого калия, кальция высокой концентрации тормозят проявление первой и второй фаз.

Животные захватывают корм губами, языком и зубами. Хорошо развитая мускулатура губ и языка позволяет совершать многообразные движения в различных направлениях.

Лошадь, овца, коза при поедании зерна захватывают его губами, траву подрезают резцами и при помощи языка направляют в ротовую полость. У коров и свиней губы менее подвижны, они берут корм языком. Коровы отрезают траву при боковом движении челюстей, когда резцы нижней челюсти соприкасаются с дентальной пластинкой межчелюстной кости. Плотноядные захватывают пищу зубами (острыми резцами и клыками).

Прием воды и жидкого корма у разных животных также неодинаков. Большинство травоядных пьют воду, как бы насывая ее через небольшую щель у середины губ. Отодвинутый назад язык, раздвинутые челюсти способствуют прохождению воды. Плотоядные лакают воду и жидкую пищу языком.

*Жевание.* Корм, попавший в ротовую полость, прежде всего, подвергается механической обработке в результате жевательных движений. Жевание осуществляется боковыми движениями нижней челюсти то на одной, то на другой стороне. У лошадей ротовая щель при жевании обычно закрыта. Лошади сразу тщательно жуют принятый корм. Жвачные лишь слегка разжевывают его и проглатывают. Свиньи тщательно жуют корм, раздавливая плотные части. Плотоядные разминают, раздробляют корм и быстро проглатывают, не пережевывая.

*Слюноотделение.* Слюна - это продукт секреции трех пар слюнных желез: подъязычных, подчелюстных и околоушных. Кроме того, в ротовую полость попадает секрет мелких желез, расположенных на слизистой оболочке боковых стенок языка и щек.

Жидкую слюну, без слизи, выделяют серозные железы, густую, содержащую большое количество глюкопротеида (муцин), - смешанные железы. К серозным относят околоушные железы. Смешанные железы - подъязычные и подчелюстные, так как в их паренхиме есть как серозные, так и слизистые клетки.

Для изучения деятельности слюнных желез, а также состава и свойств выделяемых ими секретов (слюны) И. П. Павлов и Д. Д. Глинский на собаках разработали методику наложения хронических фистул протоков слюнных желез. Суть этой методики заключается в следующем. Вырезают кусочек слизистой оболочки с выводным протоком, выводят его на поверхность щеки и пришивают к коже. Через несколько дней рана заживает и слюна выделяется не в ротовую полость, а наружу. Слюну собирают в цилиндрики, подвешенные к прикрепленной к щеке воронке.

У сельскохозяйственных животных выведение протока проводят следующим образом. Через кожный разрез в отпрепа-

рированный проток вставляют Т-образную канюлю. В этом случае слюна вне опыта попадает в ротовую полость. Но данный метод применим только для крупных животных. Для мелких же в большинстве случаев применяют метод выведения протока вместе с папиллой, которую вживляют в кожный лоскут.

Основные закономерности деятельности слюнных желез и их значение в процессе пищеварения исследовал И. П. Павлов.

Слюноотделение у собак происходит периодически только при попадании корма или каких-либо других раздражителей в ротовую полость. Количество и качество отделяемой слюны в основном зависят от вида и характера принимаемого корма и целого ряда иных факторов. Длительное потребление крахмалистых кормов обуславливает появление амилалитических ферментов в слюне. На количество отделяемой слюны, влияют степень влажности и консистенция корма: на мягкий хлеб у собак отделяется меньше слюны, чем на сухари; больше секретирется слюны при поедании мясного порошка, чем сырого мяса. Это связано с тем, что для смачивания сухого корма необходимо больше слюны. Это положение верно и в отношении крупного рогатого скота, овец и коз и подтверждено многочисленными опытами.

Слюноотделение у собак усиливается и при попадании в рот, так называемых, отвергаемых веществ (песок, горечи, кислоты, щелочи и другие непищевые вещества). Например, если смочить слизистую ротовой полости раствором соляной кислоты, секреция слюны усиливается (саливация).

Состав выделяемой слюны на пищевые и отвергаемые вещества неодинаков. На пищевые вещества выделяется слюна, богатая органическими веществами, особенно белком, а на отвергаемые - так называемая отмывная. Последнее надо рассматривать как защитную реакцию: посредством усиленного слюноотделения животное освобождается от инородных непищевых веществ.

Состав и свойства слюны. Слюна - вязкая жидкость слабощелочной реакции с плотностью 1,002 - 1,012, содержит 99 - 99,4% воды и 0,6 - 1% сухих веществ.

Органические вещества слюны представлены главным

образом белками, особенно муцином. Из неорганических веществ в слюне присутствуют хлориды, сульфаты, карбонаты кальция, натрия, калия, магния. Слюна содержит также некоторые продукты обмена веществ:  $\text{CO}_2$ , соли угольной кислоты, мочевины и др. Вместе со слюной могут выделяться и лекарственные вещества, краски, введенные в организм.

В слюне имеются ферменты  $\alpha$ -амилаза и  $\alpha$ -глюкозидаза.  $\alpha$ -Амилаза (птиалин) действует на полисахариды (крахмал), расщепляя их до декстринов и мальтозы. Фермент  $\alpha$ -глюкозидаза действует на мальтозу, превращая этот дисахарид в глюкозу. Ферменты слюны активны только при температуре 37 - 40 °С и в слабощелочной среде.

Слюна, смачивая корм, облегчает процесс жевания. Кроме того, она разжижает пищевую массу, извлекая из нее вкусовые вещества. Посредством муцина слюна склеивает и обволакивает пищевой корм и тем самым облегчает его проглатывание. Диастатические ферменты корма, растворяясь в слюне, расщепляют крахмал.

Слюна регулирует кислотно-щелочное равновесие, щелочными основаниями нейтрализует кислоты желудка. Она содержит вещества, обладающие бактерицидным действием (ингибан и лизоцим), принимает участие в терморегуляции организма. Посредством слюноотделения животное освобождается от излишней тепловой энергии. В слюне имеются калликреин (ключевой компонент калликреин-кининовой системы, является адаптогеном, повышает резистентность к стрессорным воздействиям) и паротин (участвует в фосфорно-кальциевом обмене в костной и хрящевой тканях), регулирующие кровоснабжение слюнных желез и изменяющие проницаемость клеточных мембран.

*Слюноотделение у животных различных видов.* Слюноотделение у лошади возникает периодически, только при приеме корма. Больше отделяется слюны на сухие корма, значительно меньше — на зеленую траву и увлажненные корма. Поскольку лошадь тщательно жует корм попеременно то на одной, то на другой стороне, то и слюна больше отделяется железами той стороны, где происходит жевание.



При каждом жевательном движении из фистулы протока околоушной железы выбрызгивается слюна на расстояние до 25 - 30 см. По-видимому, у лошади механическое раздражение кормом служит ведущим фактором, обуславливающим секрецию слюны. На деятельность слюнных желез влияют и вкусовые раздражители: при введении в ротовую полость растворов поваренной соли, соляной кислоты, соды, перца слюноотделение усиливается. Секреция повышается также при даче дробленых кормов, вкусовые качества которых более ощутимы, и при добавлении к кормам дрожжей. Секреция слюны у лошади вызывается не только кормовыми, но и отвергаемыми веществами, так же как и у собаки.

В течение суток у лошади отделяется до 40 л слюны. В слюне лошади на 989,2 части воды приходится 2,6 части органических веществ и 8,2 части неорганических; рН слюны 7,55.

В слюне лошади мало ферментов, но расщепление углеводов все же происходит, главным образом за счет ферментов корма, которые активны при слабощелочной реакции слюны. Действие ферментов слюны и корма может продолжаться и при поступлении кормовых масс в начальный и центральный отделы желудка, где пока еще поддерживается слабощелочная реакция.

Процесс слюноотделения у жвачных протекает несколько иначе, чем у лошадей, поскольку корм в ротовой полости тщательно не пережевывается. Роль слюны в данном случае сводится к смачиванию корма, что облегчает процесс глотания. Основное влияние на пищеварение в ротовой полости слюна оказывает во время жвачки. Околоушная железа обильно секретует как во время приема корма и жвачки, так и в периоды покоя, а подчелюстная отделяет слюну периодически.

На деятельность слюнных желез оказывает влияние целый ряд факторов со стороны преджелудков, особенно рубца. При повышении давления в рубце усиливается отделение секрета околоушной железой. На слюнные железы влияют и химические факторы. Например, введение в рубец уксусной и молочной кислот сначала угнетает, а затем усиливает слюноотделение.

У крупного рогатого скота в сутки продуцируется 90 - 190, у овец - 6 - 10 л слюны. Количество и состав продуцируемой слюны зависят от вида животных, корма и его консистенции. В слюне жвачных органические вещества составляют 0,3, неорганические - 0,7%; рН слюны 8 - 9. Высокая щелочность слюны, ее концентрация способствуют нормализации биотических процессов в преджелудках. Обильное количество слюны, поступающей в рубец, нейтрализует кислоты, образующиеся при брожении клетчатки.

Слюноотделение у свиней происходит периодически, при приеме корма. Степень секреторной деятельности слюнных желез у них зависит от характера корма. Так, при поедании жидких болтушек слюна почти не вырабатывается. Характер и способ приготовления корма влияют не только на количество отделяемой слюны, но и на ее качество. За сутки у свиньи выделяется до 15 л слюны и примерно половина ее секретируется околушной слюнной железой. Слюна содержит 0,42% сухого вещества, из которого 57,5 приходится на органические вещества, а 42,5% - на неорганические; рН 8,1 - 8,47. Слюна свиней обладает выраженной амилолитической активностью. Она содержит ферменты пتيالин (амилаза, расщепляет крахмал и некоторые другие полисахариды до стадии мальтозы) и мальтазу. Ферментативная активность слюны может сохраняться в отдельных порциях содержимого желудка до 5 - 6 ч.

Регуляция слюноотделения. Слюноотделение осуществляется под действием безусловного и условного рефлексов. Это сложная, рефлекторная реакция. Вначале в результате захватывания корма и поступления его в ротовую полость происходит возбуждение рецепторных аппаратов слизистой оболочки губ, языка. Корм раздражает нервные окончания волокон тройничного и языкоглоточного нервов, а также ветви (верхнегортанную) блуждающего нерва. По этим центростремительным путям импульсы из ротовой полости достигают продолговатого мозга, где расположен центр слюноотделения, затем поступают в таламус, гипоталамус и кору больших полушарий. Из слюноотделительного центра возбуждение передается к железам по симпа-

тическим и парасимпатическим нервам, которые проходят в составе языкоглоточного и лицевого нервов. Околоушная железа иннервируется ветвью языкоглоточного и ушно-височной ветвью тройничного нервов. Подчелюстная и подъязычная железы снабжены ветвью лицевого нерва, называемой барабанной струной. Раздражение барабанной струны вызывает активную секрецию жидкой слюны. При раздражении симпатического нерва выделяется небольшое количество густой, со слизью (симпатической) слюны.

Нервная регуляция мало влияет на функцию околоушной железы жвачных, так как непрерывность ее секреции обусловлена постоянным воздействием хемо- и механорецепторов преджелудков. Подъязычные и подчелюстные железы у них секреторируют периодически.

Условный сигнал, например звонок, сопровождался дачей собаке корма. После нескольких таких сочетаний на один только звонок у собаки выделялась слюна. Это слюноотделение Павлов назвал условно-рефлекторным. Условные слюноотделительные рефлексы вырабатываются и у лошадей, свиней, жвачных. Однако у последних условный натуральный раздражитель снижает секрецию околоушных желез. Это объясняется тем, что они постоянно возбуждены и непрерывно секреторируют.

На центр слюноотделения действуют множество различных раздражителей - рефлекторных и гуморальных. Раздражение рецепторов желудка и кишечника может возбуждать или тормозить слюноотделение.

Образование слюны - это секреторный процесс, осуществляемый клетками слюнных желез. Процесс секреции включает синтез клеткой составных частей секрета, формирование гранул секрета, выведение секрета из клетки и восстановление первоначальной ее структуры. Клетка покрыта мембраной, которая образует микроворсинки, внутри ее содержатся ядро, митохондрии, комплекс Гольджи, эндоплазматический ретикулум, поверхность канальцев которого усеяна рибосомами. Через мембрану в клетку избирательно поступают вода, минеральные соединения, аминокислоты, сахара и другие вещества.

Образование секрета происходит в канальцах эндоплазматического ретикулума. Через их стенку секрет переходит в вакуоли комплекса Гольджи, где и происходит окончательное его формирование. Во время покоя железы более зернисты из-за наличия множества гранул секрета, во время слюноотделения и после него количество гранул уменьшается. Слюна выводится из клетки 3 способами; микро- и макромерокриновой секрецией (из вакуолей) и апокриновым (отделением верхней части клетки).

Глотание. Это сложнорефлекторный акт. Пережеванный и увлажненный корм движением щек и языка подается в виде кома на спинку языка. Затем язык прижимает его к мягкому нёбу и проталкивает сначала к корню языка, затем в глотку. Корм, раздражая слизистую глотки, вызывает рефлекторное сокращение мышц, приподнимающих мягкое нёбо, а корень языка прижимает надгортанник к гортани, поэтому при глотании ком не попадает в верхние дыхательные пути. Сокращениями мышц глотки пищевой ком проталкивается дальше к воронке пищевода. Глотание может осуществляться только при непосредственном раздражении афферентных нервных окончаний слизистой глотки кормом или слюной. При сухости рта глотание затрудняется или отсутствует.

Рефлекс глотания осуществляется следующим образом. По чувствительным ветвям тройничного и языкоглоточного нервов возбуждение передается в продолговатый мозг, где расположен центр глотания. Из него возбуждение идет обратно по эфферентным (двигательным) волокнам тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов, что и обуславливает сокращение мышц. При потере чувствительности слизистой глотки (перерезка афферентных нервов или смазывание слизистой кокаином) глотания не происходит.

Продвижение пищевого кома из глотки по пищеводу происходит благодаря его перистальтическим движениям, которые вызываются блуждающим нервом, иннервирующим пищевод.

Перистальтика пищевода - это волнообразные сокращения, при которых происходит чередование сокращений и рас-

слаблений отдельных участков. Жидкая пища проходит по пищеводу быстро, непрерывной струей, плотная - отдельными порциями. Движение пищевода вызывает рефлекторное раскрытие входа в желудок.

#### Контрольные вопросы.

1. Перечислить последовательные фазы пищевого поведения при свободном выборе и оценке вкусовых качеств корма.
2. Какие особенности существуют у разных видов животных при захватывании в рот сухого корма, воды и жидкого корма?
3. Особенности пережёвывания корма у жвачных, лошадей, свиней и плотоядных.
4. Какие слюнные железы продуцируют слюну?
5. Суть методики И.П. Павлова и Д.Д. Глинского наложения хронических фистул протоков слюнных желез на собаках.
6. Какие ферменты имеются в слюне и механизм их действия.
7. Функции слюны в процессе пищеварения.
8. Особенности слюноотделения у животных различных видов.
9. Где находится центр слюноотделения?
10. Степень участия нервной системы в процессе слюноотделения разных слюнных желёз у жвачных животных.
11. Процесс синтеза слюны и способы выделения её из клеток.
12. Где расположен центр глотания?
13. В чём состоят особенности прохождения жидкого и плотного корма по пищеводу?
14. Каким нервом вызываются перистальтические движения пищевода?

## Пищеварение в однокамерном желудке и сычуге

В желудке пища подвергается механической обработке и химическим воздействиям желудочного сока. Механическая обработка - перемешивание, а затем и передвижение ее в кишечник - осуществляется сокращениями мышц желудка. Химические превращения пищи в желудке происходят под влиянием желудочного сока.

Процесс образования железами слизистой желудочного сока и его отделение в полость составляют секреторную функцию желудка. В однокамерном желудке и сычуге жвачных железы соответственно их расположению делят на: кардиальные, фундальные и пилорические.

Большинство желез расположено в области дна и малой кривизны желудка. Железы дна занимают  $\frac{2}{3}$  поверхности слизистой желудка и состоят из главных, обкладочных и добавочных клеток. Главные клетки вырабатывают проферменты, обкладочные - соляную кислоту, добавочные - слизь. Секреты главных и обкладочных клеток смешиваются. Кардиальные железы состоят из добавочных клеток, железы пилорической области - из главных и добавочных клеток.

Методы изучения желудочной секреции. Экспериментальное изучение желудочной секреции впервые было начато русским хирургом В. А. Басовым и итальянским ученым Блондло (1842), которые создали искусственную фистулу желудка у собак. Однако метод басовской фистулы не давал возможности получать чистый желудочный сок, так как он смешивался со слюной и пищевыми массами.

Методику получения чистого желудочного сока разработал И. П. Павлов с сотрудниками. У собаки делали фистулу желудка и перерезали пищевод. Концы перерезанного пищевода выводили наружу и подшивали к коже. Проглоченный корм не попадал в желудок, а вываливался наружу. Во время акта еды у собаки выделялся чистый желудочный сок, несмотря на то, что корм не попадал в желудок. Павлов этот метод назвал опытом «мнимого кормления». Этот способ дает

возможность получать чистый желудочный сок и доказывает наличие рефлекторных влияний со стороны полости рта. Однако с его помощью нельзя установить влияние корма непосредственно на железы желудка. Последнее удалось изучить методом изолированного желудочка. Один из вариантов операции изолированного желудочка предложил Р. Гейденгайн (1878). Но этот изолированный желудочек не имел нервной связи с большим желудком, его связь осуществлялась только через кровеносные сосуды. Этот опыт не отражал рефлекторные влияния на секреторную деятельность желудка.

И.П. Павлов (1894) предложил способ получения малого желудочка у собаки с сохраненной иннервацией. Павловский желудочек имеет связь с большим желудком посредством нервов и сосудов, что полностью отражает секреторную деятельность большого желудка.

Изолированный желудочек по Павлову можно создать в разных участках стенки желудка. Например, на овцах получают изолированный желудочек из донной части желудка в результате сохранения нервных связей с кардиальной и пилорической областями.

Состав и свойства желудочного сока. Желудочный сок — бесцветная, прозрачная жидкость кислой реакции, содержащая органические и неорганические вещества.

Неорганические вещества желудочного сока. Это соляная кислота, хлористые соли калия, натрия, кальция, аммония и магния; имеются также сульфаты и фосфаты. Соляная кислота находится в желудочном соке в свободном состоянии, но может вступать в химическое соединение со слизью и органическими веществами пищи и переходить в связанное состояние. Концентрация ее в желудочном соке зависит от вида пищи.

Желудочные железы обладают собой способностью образовывать хлористоводородную (соляную) кислоту в высоких концентрациях. Концентрация ионов водорода в желудочном соке может достигать 150 - 170 мэкв/л, в то время как концентрация ионов водорода в крови при рН 7,3 составляет всего 0,00005 мэкв/л. При таком концентрационном градиенте между

желудочным соком и кровью происходит образование хлористоводородной кислоты. В то же время концентрация ионов хлора, вставляющая в крови в среднем 100 мэкв/л, увеличивается в желудочном соке только до 170 мэкв/л.

В механизме образования хлористоводородной кислоты различают два относительно самостоятельных процесса: обменные процессы в секреторных клетках, доставляющие ионы водорода и хлора и добывающие энергию для обеспечения транспорта ионов; транспорт самих ионов через мембранные системы, отделяющие полость желудка от крови или внутриклеточного пространства.

Органические вещества желудочного сока. К ним относят белки, значительную часть которых составляют ферменты желудочного сока, молочная, фосфорная и аденозинтрифосфорная кислота. В желудочном соке встречаются и некоторые промежуточные продукты белкового обмена: аминокислоты, креатинин, мочевиная кислота.

В желудочном соке содержатся ферменты: протеазы, расщепляющие белки, и липаза, расщепляющая жиры. Пепсины, желатиназа и химозин (реннин) - это протеазы. Желудочные железы выделяют пепсиногены, служащие предшественниками пепсина. Их три: один из них образуется клетками всех отделов желудка, а два других - клетками желез дна желудка. Образование пепсиногена в главных клетках, подобно синтезу белков, связано с образованием и накоплением железистых гранул. При накоплении гранул тормозится синтез пепсиногена (пропепсина), а при их уменьшении возникает базальная секреция его. Образование пепсина из пепсиногена происходит по типу аутокаталитической реакции. Активация начинается при рН ниже 5,4 с наибольшей активностью при рН 2. При выделении пепсиногены неактивны, они активизируются лишь под влиянием соляной кислоты, превращаясь в активные ферменты — пепсины. Активация пепсинов происходит в результате отщепления полипептида, содержащего аргинин.

Пепсин активен только в кислой среде, создаваемой соляной кислотой, (рН 0,8 - 1). В результате гидролиза пепсин



расщепляет белки пищи до полипептидов и пептидов. В этом большую роль играет хлористоводородная (соляная) кислота, под влиянием которой белки набухают и становятся более доступными для воздействия указанного фермента. О содержании пепсина в желудочном соке судят по степени активности его действия, или по переваривающей силе сока. Пепсин действует не на все виды белков одинаково. Так, белки мяса и крови (фибрин) расщепляются быстрее, чем яичный белок, коллаген и пр. Пепсин получен в чистом виде в кристаллическом состоянии.

Химозин, или реннин (сычужный фермент), который образуется из проренина, действует на молочный белок казеиноген, превращая его в казеин, и тем самым створаживает молоко. Активность химозина проявляется в слабокислой, нейтральной и слабощелочной средах, и только в присутствии солей кальция. У молодых животных химозина больше, чем пепсина, что связано с их молочным питанием. У взрослых животных больше пепсина и соляной кислоты.

Желатиназа - фермент с протеолитическим свойством; выделен из экстракта слизистой оболочки желудка. Этот фермент разжижает желатин гораздо быстрее, чем кристаллический пепсин.

Липаза желудочного сока расщепляет нейтральные жиры на жирные кислоты и глицерин. Хорошо выражено ее действие на жир молока (эмульгированный жир).

Железы различных отделов желудка выделяют неодинаковый желудочный сок. Так, желудочный сок желез слизистой малой кривизны обладает большей протеолитической активностью, чем сок, выделенный железами большой кривизны.

Кроме сока, в желудке вырабатывается слизь. Слизистый секрет пилорических желез щелочной реакции с рН 7,8 - 8,4, он содержит пепсин, но последний при указанной реакции среды неактивен и белки расщеплять не может. Активность пепсина, полученного из слизи привратника, проявляется только при добавлении 0,2 - 0,5%-ного раствора соляной кислоты. Считают, что пепсина больше в самой слизи, чем в жидкой части пилорического секрета. Таким образом, слизь желудочных желез наря-

ду с предохранением желудочной стенки от различных повреждений (механических, химических и термических) участвует и в переваривании белков как носитель фермента. Переваривающая способность секрета пилорических желез значительно ниже, чем у сока фундальных желез.

Желудочный сок переваривает как растительные, так и животные белки, однако самопереваривания стенки желудка не происходит. По этому вопросу высказан ряд предположений. Одни ученые считают, что действию сока на стенку желудка препятствует слизь; другие полагают, что щелочная реакция крови, циркулирующей между железистыми клетками, подавляет действие пепсина; третьи предполагают наличие в стенке желудка особого фермента, оказывающего противодействие пепсину — антипепсина.

Кроме того, слизистая оболочка желудка вырабатывает вещество, так называемый фактор Кастла (антианемический, фермент, переводящий неактивную форму витамина В<sub>12</sub>, поступающую с пищей в активную усвояемую), по-видимому, гормональной природы, который имеет большое влияние на кроветворение.

Желудок выполняет также экскреторную функцию, выделяя углекислоту, мочевины, мочевую кислоту. В клинике в целях проверки экскреторной функции желудка вводят внутривенно или подкожно краску и контролируют скорость выбрасывания ее железами.

Закономерности секреторной деятельности желез желудка были выяснены исследованиями на собаках (Павловская школа). У голодных собак отделяется секрет щелочной реакции, состоящий в основном из слизи и небольшого количества пилорических желез. При поедании корма и поступлении его непосредственно в желудок, а также под влиянием зрительных, обонятельных и других раздражителей, связанных с приемом корма, отделяется уже кислый желудочный сок.

Весь период работы желудочных желез состоит из двух фаз: рефлекторной и гуморальной.

Рефлекторная фаза. Корм возбуждает рецепторы ротовой

полости, от которых импульс по афферентным нервам (язычный, языкоглоточный) передается в центр пищеварения, расположенный в продолговатом мозге. Далее по эфферентным волокнам, идущим в составе парасимпатического блуждающего нерва, возбуждение передается ганглиозным клеткам, расположенным в стенке желудка. Это вызывается нервными импульсами со стороны ротовой полости и глотки, приходящими к железистым клеткам желудка. Доказательством рефлекторного отделения желудочного сока служит опыт с «мнимым кормлением», когда желудочная секреция усиливается, несмотря на то, что корм из перерезанного пищевода вываливается, не попадая в желудок. Через 5 - 6 мин после кормления у эзофаготомированных собак начинает отделяться желудочный сок. Секреция его прекращается, если перерезать блуждающие нервы, идущие к желудку, а при раздражении периферического конца данного нерва секреция сока возобновляется. Это безусловный рефлекс желудочного сокоотделения, начало которого у всех животных связано с процессами приема корма.

Секреция желудочного сока начинается у животных обычно до начала приема корма благодаря действию раздражителей, извещающих о корме (вид, запах, звон посуды. Секрет, отделившийся таким путем, И. П. Павлов назвал аппетитным, или «запальным», соком. Аппетит, как проявление возбуждения корковых (психических) центров, вызывает секрецию желудочного сока. Это доказывает, что в регуляции деятельности желез желудка участвуют и центры, заложенные в коре больших полушарий головного мозга, в данном случае секреция желудочного сока является условно-рефлекторной. Условно-рефлекторная секреция желудочного сока аналогично слюноотделению проявляется как на натуральные, так и на индифферентные раздражители. Следовательно, рефлекторная фаза секреторной деятельности желудочных желез складывается из безусловных и условных рефлексов, поэтому данную фазу называют сложнорефлекторной.

Р. Гейденгайн, А. Айви и С. И. Чечулин в опытах на собаках установили действие механического раздражения на же-

лудочные железы. При перерезке блуждающих нервов механическое раздражение не вызывает секреции желудочного сока, что служит доказательством рефлекторной природы «механической секреции». Продолжительность рефлекторной фазы равна 1 - 2 ч, дальнейшая секреция сока происходит под влиянием гуморально-химических факторов.

Наряду с рефлекторным возбуждением деятельности желудочных желез существует и рефлекторное торможение. Например, сильное внешнее раздражение (световое и звуковое), эмоции, а также болевые раздражения тормозят желудочную секрецию. Тормозящие влияния желудочным железам передаются через симпатические нервы.

Таким образом, в регуляции деятельности желудочных желез участвуют как парасимпатические, так и симпатические нервы. В составе этих нервов имеются волокна, регулирующие секреторный процесс, - секреторные и волокна, регулирующие питание и обмен веществ клеток желудочных желез, - трофические.

Гуморальная, или нейрохимическая, фаза обуславливается действием на желудочные железы химических веществ корма и продуктов их расщепления, всосавшихся в кровь. Если незаметно для животного ввести корм в полость желудка через фистульное отверстие, исключая этим рефлекторное возбуждение, то отделение желудочного сока начинается не сразу, а через довольно продолжительный период (30 мин и более). В этом случае стимулятором секреции служат химические агенты, входящие в состав корма. Химические агенты - это продукты переваривания белков, экстрактивные вещества мяса (бульон), отвары из овощей, одним словом, все легко растворимые в воде составные части пищевых средств. Продукты расщепления корма, всасываясь в кровь, становятся химическими раздражителями для желудочных желез. Химическая природа этих раздражителей не совсем еще выяснена. Однако доказано наличие в крови веществ, всосавшихся из желудка, и их стимулирующее действие на желудочную секрецию. И. П. Разенков, вводя кровь от накормленной собаки в кровь голодной, наблюдал у последней обильную секрецию желудочного сока.

Местом наиболее активного всасывания таких гуморально-химических раздражителей в желудке считается привратник (пилорус). При раздражении привратника химическими агентами в его стенке вырабатывается особое вещество — гастрин, который, всасываясь в кровь, оказывает стимулирующее влияние на железы дна желудка. Указанное вещество вначале выделяется в неактивной форме (прогастрин) и только с участием соляной кислоты желудочного сока он переходит в активную форму (гастрин). Противоположное влияние оказывают гастрон, образующийся в пилорической части желудка, и энтерогастрон — в слизистой двенадцатиперстной кишки. Гастрон и энтерогастрон образуются под влиянием соляной кислоты. Под действием гастрина в железах дна желудка образуется гистамин, вызывающий секрецию обкладочных клеток, вырабатывающих соляную кислоту. Гистамин является производным аминокислоты — гистидина. Как гастрин, продуцируемый железами слизистой пилоруса, так и гистамин, выделяемый слизистой дна желудка, образуются не только под влиянием химических агентов, но и при раздражении блуждающего нерва.

Химические раздражители действуют на секреторный аппарат желудка через нервные образования, которые, в свою очередь, связаны с центральной нервной системой. Поэтому гуморально-химическую фазу называют еще нейрохимической, она протекает менее интенсивно, но продолжительно (10 ч и более). Желудочный сок, отделяющийся во время рефлекторной фазы под влиянием нервных импульсов, обладает большей кислотностью и большей силой, переваривающей белок, чем сок, образующийся во время нейро-химической фазы.

Моторика желудка. В желудке имеются гладкие мышцы, расположенные в три слоя: продольный, круговой и косой. Сокращения этих мышц вызывают движения, или моторику, желудка. У входа в желудок косой слой мышц формирует кардиальный сфинктер. В пилорическом отделе желудка круговой слой образует два сфинктера: препилорический, расположенный между фундальной и пилорической частями, и пилорический, закрывающий выходное отверстие.

Движения желудка изучают различными методами. Один из них - графическая регистрация при помощи введенного в желудок баллона из тонкой резины, наполненного воздухом или водой и соединенного через манометр с записывающим прибором. Другой метод - наблюдение за движениями желудка при помощи контрастных веществ и рентгеновских лучей. Моторику желудка изучают также регистрацией биотоков с мышц желудка при помощи вживленных электродов.

При экспериментальном и клиническом исследовании движений желудка используют радиотелеметрическую методику, так называемое, эндорадиозондирование. В желудок вводят миниатюрный и свободно передвигающийся в его полости радиопередатчик (радиокапсулу), который реагирует на давление со стороны стенок желудка и передает эту информацию в специальное радиоприемное устройство с регистрирующим самописцем.

Движения желудка носят сложный характер и зависят в основном от степени его наполнения и времени кормления животного. Пустой желудок не имеет полости, и его стенки соприкасаются одна с другой вследствие тонического сокращения мышц. Кардиальный сфинктер закрыт, а пилорический открыт. При приеме корма комок пищи, попадая в пищевод и раздражая его слизистую оболочку, вызывает рефлекторное раскрытие кардиального сфинктера и расслабление мышц желудка при каждом глотании. В результате этого первые порции ложатся на дно желудка, последующие — постепенно послойно заполняют всю его полость. Различают два вида сокращений мышц желудка: тонические и ритмические.

Ритмические сокращения. Гладкие мышцы периодически сокращаются и расслабляются. Эти сокращения начинаются обычно в кардиальной части желудка и распространяются по направлению к пилорической. В кардиальной и фундальной части мышцы сокращаются слабо, а в пилорической — сильно, образуя перетяжки, которые волнообразно распространяются к выходу из желудка. При прохождении волны сокращения круговые мышцы сокращаются на ограниченном участке, и полость

желудка в этом месте сжимается, а нижележащий участок расширяется. Ритмические сокращения способствуют перемешиванию пищи, пропитыванию ее желудочным соком и передвижению в сторону кишечника.

Тонические сокращения. Происходит длительное напряжение мускулатуры фундальной части желудка. Вследствие этого в желудке создается постоянное давление, которое не перемешивает содержимое, а отжимает продукты переваривания по направлению к пилорической части.

Сокращение косых мышц малой кривизны желудка при приеме воды или жидкой пищи сближает кардиальную и пилорическую части желудка. Образуется так называемая желудочная бороздка, по которой жидкие вещества могут поступать через расслабленный пилорический сфинктер прямо в кишечник.

Регуляция моторики желудка. Сокращения желудка возникают в результате раздражения его рецепторов, а также рецепторов двенадцатиперстной кишки пищей и хлористоводородной (соляной) кислотой желудочного сока. Регуляция моторики осуществляется блуждающим (парасимпатическим) и симпатическим нервами - рефлекторно и посредством влияния различных химических веществ, находящихся в пище и крови, - гуморально. Центростремительные импульсы от рецепторов желудка и двенадцатиперстной кишки идут по волокнам блуждающего и чревного симпатического нервов. Центробежные импульсы от центров поступают тоже по блуждающему и симпатическому нервам. Блуждающие нервы возбуждают сокращения мышц желудка, симпатические - тормозят. Центры, регулирующие движения желудка, расположены в продолговатом и среднем мозге; они, в свою очередь, подчинены центрам, которые лежат в высших отделах головного мозга, включительно до коры больших полушарий.

Мышцы желудка могут сокращаться и при перерезке всех нервов; даже вырезанный желудок при орошении его физиологическим раствором сокращается, то есть обладает автоматией, что обусловлено наличием в стенке желудка интрамуральных нервных образований.

К гуморальным раздражителям, вызывающим сокращения мускулатуры желудка, относят гастрин, гистаминахолин, ацетилхолин, ионы калия. Тормозят движения желудка энтерогастрон, адреналин, норадреналин, ионы кальция.

Переход содержимого желудка в кишечник, или эвакуация, вызывается чередующимися открытием и закрытием пилорического сфинктера. Этот процесс получил название пилорический или пилорный рефлекс. Механизм его состоит в следующем. Когда содержимое желудка, пропитанное желудочным соком, поступает в его пилорическую часть, рецепторы в этом месте раздражаются хлористоводородной (соляной) кислотой и сфинктер открывается. Часть содержимого в результате сокращения мышц желудка переходит в двенадцатиперстную кишку. Реакция в кишечнике становится кислой вместо щелочной, и теперь та же соляная кислота, действуя на рецепторы слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки, рефлекторно вызывает закрытие пилорического сфинктера. Когда под влиянием щелочных соков (поджелудочный и кишечный соки, желчь) соляная кислота нейтрализуется, а большая часть поступившей массы переместится дальше по кишечнику, весь процесс повторяется снова. Наряду с соляной кислотой закрытие сфинктера вызывает поступление жира в двенадцатиперстную кишку, поэтому жирная пища долго задерживается в желудке.

Скорость эвакуации пищи из желудка в двенадцатиперстную кишку зависит от ряда факторов: консистенции и реакции желудочного содержимого, его осмотического давления и степени наполнения двенадцатиперстной кишки. Содержимое желудка начинает переходить в двенадцатиперстную кишку, когда оно становится полужидким или жидким. Вода и жидкая пища поступают в кишечник быстро, полужидкая масса находится в желудке плотоядных 3 - 5, грубая – 8 - 10 ч. Углеводистая пища эвакуируется быстрее белковой, и особенно, жирной, щелочная - быстрее кислой. Гипертонические растворы задерживают эвакуацию и переходят в кишечник после разбавления их желудочным соком до изотонической концентрации. Растяжение двенадцатиперстной кишки тормозит эвакуацию.



У лошадей обычным является частичное забрасывание щелочного содержимого из двенадцатиперстной кишки в желудок, что способствует ускорению перехода содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку.

Защитной реакцией организма, при которой животное освобождается от вредных веществ, попавших в желудочно-кишечный тракт, является рвота. Это - сложнорефлекторный акт. Она наступает в результате раздражения слизистой корня языка, зева, глотки, желудка и кишечника или брюшины, а также при непосредственном раздражении центра рвоты химическими веществами, всосавшимися в кровь. Такими веществами могут быть бактериальные токсины, различные яды, некоторые промежуточные продукты обмена веществ. Рвота начинается с антиперистальтических сокращений мускулатуры кишечника, что вызывает передвижение содержимого из кишечника в желудок. Затем в результате сокращения мышц желудка, брюшной стенки, грудной клетки, диафрагмы и открытия кардиального сфинктера содержимое желудка проходит в пищевод, по которому его антиперистальтическими сокращениями выбрасывается через рот наружу. Носоглотка и гортань в этот момент закрываются, рот открывается, язык опускается книзу.

Центростремительные нервные волокна, по которым идут импульсы в центр рвоты, проходят в составе блуждающего, языкоглоточного и некоторых других нервов. Центр рвоты находится в продолговатом мозге на дне IV желудочка. Центробежными нервами, вызывающими рвоту, являются блуждающие и чревные симпатические нервы, иннервирующие кишечник, желудок, пищевод, а также нервы, которые иннервируют диафрагму и мышцы грудной и брюшной стенки.

Наряду с возбуждением центра рвоты во время акта рвоты возбуждаются также и другие центры: дыхательный, сердечно-сосудистый и слюноотделительный. Рвота может быть и условно-рефлекторной.

У лошадей обычно рвоты не бывает, ее наблюдают очень редко даже в патологических случаях. Это связано с особенностями анатомического строения кардиальной части желудка —

конца пищевода. У лошади при входе пищевода в желудок имеется мощный кардиальный сфинктер, рвотный центр слабо развит, желудок имеет слепой мешок и расположен глубоко в брюшной полости.

#### Контрольные вопросы.

1. Какие железы находятся в однокамерном желудке и сычуге?
2. В чём состоит метод «многого кормления» и изолированного желудочка?
3. Из каких компонентов состоит желудочный сок?
4. В какой среде отмечается наибольшая активность пепсина и химозина?
5. Железы большой или малой кривизны желудка выделяют секрет большей протеолитической активностью?
6. В чём состоит функция слизи желудочных желез?
7. Какая рН желудочного сока у голодного и сытого животного?
8. В чём состоит безусловный рефлекс желудочного сокоотделения?
9. Методы изучения моторики желудка.
10. Где начинаются и как распространяются ритмические сокращения мышц желудка?
11. За счёт чего образуется желудочная бороздка и в чём её функция?
12. . Как действуют на сократительную функцию мышц желудка блуждающие нервы и симпатические нервы?
13. В чём состоит автоматия желудка, и чем она обусловлена?
14. В чём состоит механизм эвакуации содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку?
15. Особенности эвакуации содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку у лошадей?
16. Механизм развития рвотного процесса.
17. В чём состоят особенности рвотного процесса у лошадей?

## Особенности желудочного пищеварения у лошадей

Желудок лошади однокамерный, имеет форму продолговатого изогнутого мешка. В нем различают также кардиальную, фундальную и пилорическую части. Но кардиальная часть желудка имеет расширенный куполообразный слепой мешок, выстланный плоским эпителием не содержащем желез. Фундальная и пилорическая части желудка выстланы железистой оболочкой, в которой заложены железы трех типов, образующие зону кардиальных, фундальных и пилорических желез. Зона кардиальных желез занимает небольшую площадь в виде узкой полоски между слепым мешком и фундальной зоной. В пилорической части желудка у входа в двенадцатиперстную кишку расположен участок, отделенный двумя круговыми пережатками, - пилорический мешок. Объем желудка – 7 - 15 л, что зависит от породы, величины и возраста лошади.

Корм, поступивший в желудок, располагается послойно и в таком положении сохраняется в течение нескольких часов. Первые порции хорошо пропитываются желудочным соком и, продвигаясь к выходу из желудка, освобождают место для последующих порций, обильно смоченных щелочной слюной в процессе поедания корма. Слюна способствует сохранению щелочной реакции содержимого желудка в его кардиальной и центральной частях. Здесь создаются благоприятные условия для развития бактериальных процессов и активизации ферментов корма.

Под действием бактерий происходят бродильные процессы с образованием молочной, уксусной, масляной кислот, метана, двуокиси углерода. Слизистая слепого мешка обладает довольно высокой амилазной активностью. Содержимое, прилегающее к стенкам желудка, особенно в фундальной и пилорической частях, пропитывается желудочным соком. В нем содержатся ферменты: пепсины и липазы. Таким образом, во всех частях желудка лошади идет одновременное переваривание крахмала, белка и жира. Переваривание углеводов под влиянием ферментов корма и бактерий продолжается до тех пор, пока содержимое желудка не пропитается кислым желудочным соком. После этого в желудке перевариваются только белок и жир.

Переваривание корма в желудке и переход его в двенадцатиперстную кишку происходят медленно. Поэтому при регулярном кормлении (2 - 3 раза в сутки) желудок у лошади всегда бывает заполнен, и только через 36 ч голодания в нем остаются следы корма, а через 48 ч сохраняется небольшое количество (1 - 1,5 л) мутной жидкости щелочной реакции. Кислотность желудочного сока лошади составляет 0,24 %, из которых 0,14 % приходится на свободную соляную кислоту.

Железы желудка лошади секретируют непрерывно. Даже в условиях голодания сокоотделение не прекращается до трех и более суток, лишь несколько падает уровень его секреции и снижаются ферментативная активность и кислотность. Каждый прием корма усиливает деятельность желез желудка. В часы кормления и при голодании происходит повышение секреции. Это так называемый условный рефлекс на время. Он свидетельствует о наличии рефлекторной фазы в желудочном сокоотделении.

Количество, кислотность и активность ферментов желудочного сока зависят от характера и вида принимаемого корма. Например, сильными возбудителями желудочной секреции являются зеленая трава, клеверное сено, морковь, капустный сок. Отруби секрецию сока усиливают незначительно, но повышают его кислотность. Овес повышает как секрецию сока, так и кислотность. Добавка к овсу или сену поваренной соли, отрубей, растительных горечей, кормов животного происхождения (сухого мяса, мясного бульона), а также дача технологически обработанного корма усиливают секрецию желудочного сока.

У лошадей выявлены рефлекторная и нейрохимическая фазы секреции, а также установлена возможность выработки условных рефлексов на отделение желудочного сока.

Моторика желудка лошади зависит от особенностей его строения, степени наполненности кормом и времени кормления. В слепом мешке и фундальной части в основном происходят тонические сокращения и корм не перемешивается. В пилорической части наряду с тоническими совершаются и ритмические (перистальтические) сокращения, образование сильных перетяжек не отмечается, в результате этого корм почти не перемешивается.

вается. Скорость перехода содержимого желудка в кишечник зависит от вида корма. Эвакуация овса из желудка лошади начинается через 7 - 9 мин после кормления, а через 4 - 4,5 ч он весь переходит в кишечник.

Вследствие близкого расположения входного и выходного отверстий вода из желудка по его малой кривизне переходит в кишечник с первыми глотками, лишь слегка смачивая содержимое и не разжижая его. Эвакуация воды из желудка осуществляется настолько быстро, что первые ее порции через 2 - 6 мин оказываются в кишечнике.

### Контрольные вопросы.

1. В чём особенность строения желудка у лошади?
2. В чём особенность распределения желудочных желёз у лошади?
3. Как располагается в желудке, поступивший туда корм?
4. Какие процессы идут в слепом мешке желудка лошади?
5. Через сколько часов голодания в желудке лошади остаются следы корма?
6. Какие корма усиливают секрецию желудочного сока у лошади?
7. Особенности эвакуации воды через кишечник у лошади.

### Особенности желудочного пищеварения у свиней

У свиньи желудок однокамерный, смешанного типа. У входа в желудок расположен довольно большой куполообразный выступ — слепой мешок. По строению слизистой оболочки в желудке различают следующие зоны: пищеводную, кардиальную, слепого мешка, дна желудка и пилорическую. Пищеводная зона не имеет желез. В слизистой слепого мешка и кардиальной зоны железы есть. Они вырабатывают слизистый секрет, в кото-

ром нет пепсина и соляной кислоты. Железы фундальной и пилорической зон устроены так же, как у плотоядных, и вырабатывают те же ферменты.

Секреторную деятельность желудочных желез и пищеварение в желудке свиней изучали с помощью фистульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Павлову. А. В. Квасницкий предложил методику пилозонда, позволяющую исследовать процессы переваривания в различных слоях содержимого желудка свиней.

Желудочный сок свиней содержит ферменты пепсиноген (пепсин) и химозин, наличия липазы и амилазы точно не установлено. Пепсин обладает хорошей протеолитической активностью. Химозин быстро створаживает молоко, он присутствует в желудочном соке у поросят и взрослых животных. В желудке свиней перевариваются также углеводы при помощи ферментов слюны и растительных кормов. Наиболее благоприятные условия для переваривания углеводов имеются в кардиальной зоне и слепом мешке, где происходит и молочнокислое брожение, но молочной кислоты образуется незначительное количество — не более 0,1 %.

Ферментативная активность и кислотность желудочного содержимого неодинаковы в различных слоях желудка. Белок быстрее переваривается в нижних слоях желудочного содержимого, так как в этих слоях кислотность выше. Кислотность желудочного содержимого колеблется в пределах 0,35 - 0,45 %; она в основном зависит от наличия соляной кислоты.

У свиней, как и у других сельскохозяйственных животных, желудочный сок выделяется непрерывно. Прием корма вызывает усиление этой секреции. У свиней хорошо выражена также и рефлексорная фаза деятельности желудочных желез. Интенсивность секреции при приеме корма зависит от аппетита животного. Она повышается при виде и запахе корма, то есть условно-рефлексорно.

На секрецию желудочного сока различные корма влияют неодинаково. Например, силосованные корма увеличивают желудочную секрецию, повышают кислотность и переваривают

щую силу сока. Технологическая обработка корма также влияет на секрецию: на размолотый или поджаренный ячмень выделяется больше сока, чем на немолотый или сырой.

Корм в желудке свиней располагается послойно, горизонтально. Вначале заполняется область привратника и дна, а затем кардиальная. Поение водой после кормления мало влияет на смешивание кормов в желудке, так как она сразу же переходит в кишечник. Скармливание жидких болтушек непосредственно одна за другой вызывает частичное их смешивание. Желудочный сок пропитывает корм в направлении снизу вверх. Так, через час после кормления желудочный сок хорошо пропитывает лишь нижние слои корма, а через 5ч - уже все слои. В результате этого в нижних слоях сразу же после кормления начинается переваривание белков пепсином желудочного сока, а в средних и верхних слоях продолжается переваривание углеводов ферментами слюны и самого корма; когда эти слои пропитываются желудочным соком, то переваривание углеводов прекращается, и начинают перевариваться белки.

Переход корма из желудка в кишечник свиней изучали с помощью фистул желудка по Басову и методики внешнего дуоденального анастомоза (внешнего мостика) двенадцатиперстной кишки, который разобщает желудок с кишечником. Методика внешнего анастомоза разработана А.Д. Синещековым, она дает возможность изучить динамику эвакуации и определить общее количество содержимого, поступающего в кишечник. Корм в желудке свиней долго не задерживается и начинает переходить в кишечник во время кормления или сразу же после него, хотя основная масса покидает желудок в зависимости от состава рациона в течение 6 - 8, а иногда 12 ч после кормления.

Содержимое желудка в кишечник поступает волнообразно отдельными порциями объемом от 5 до 160 мл. Интервал между ними колеблется от 10 с до 15 - 29 мин. В первые часы после кормления эвакуация идет быстро, но к 4 - 6 ч начинает постепенно замедляться, и к 7 - 8 ч в кишечник переходит уже небольшое количество желудочного содержимого. На скорость

эвакуации влияет степень наполнения желудка: чем больше в желудке корма, тем больше его уходит за единицу времени.

#### Контрольные вопросы.

1. На какие зоны делят желудок свиньи по строению слизистой оболочки?
2. Особенности переваривания углеводов в желудке свиньи.
3. В каких слоях содержимого желудка быстрее переваривается белок?
4. Какие виды корма усиливают секрецию желудочного сока у свиней?

#### **Особенности желудочного пищеварения у жвачных животных**

Желудок жвачных сложный, многокамерный. Он состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Первые три отдела называют преджелудками, и только последний отдел - сычуг - является истинным желудочком. У крупного рогатого скота, овец и коз желудок четырехкамерный, а у верблюдов - трехкамерный (отсутствует книжка).

Рубец - самая большая начальная камера желудка жвачных. Емкость его у крупного рогатого скота составляет 100 - 300, у овец и коз 13 - 23 л. Рубец занимает почти всю левую половину, а сзади - часть правой половины брюшной полости. Слизистая оболочка рубца не имеет желез, она выстлана плоским ороговевшим с поверхности многослойным эпителием и формирует множество различной величины сосочков до 1 см длиной (у мелких жвачных - до 0,5 см).

Сетка это небольшой округлый мешок. Слизистая оболочка ее не имеет желез, она выступает внутрь сетки в виде пластинчатых складок высотой до 12 мм. Складки пересекаются, формируя ячейки в виде сетки. Сетка сообщается с рубцом и



книжкой через отверстие, а с пищеводом — посредством особого анатомического образования - пищеводажного желоба.

Пищеводный желоб - это полузамкнутая трубка, идущая от пищевода по дну сетки до входа в книжку. Он образован складками слизистой оболочки, называемыми губами, в которых расположены мышцы и нервы. У телят в молочный период пищеводный желоб обеспечивает поступление молока через канал книжки в сычуг, минуя сетку и рубец. У взрослых животных он участвует в эвакуации содержимого из сетки в книжку и сычуг.

Книжка лежит в правом подреберье, имеет округлую форму. С одной стороны она служит продолжением сетки, а с другой — переходит в сычуг. Слизистая оболочка книжки образует различной длины складки, называемые листочками или пластинками. Стороны и края листочков усажены грубыми короткими сосочками.

Сычуг представляет собой истинный желудок. Он вытянут в длину в форме изогнутой груши, утолщенным основанием соединяется с книжкой, а суживающейся, изогнутой на конце частью - пилорусом - переходит в двенадцатиперстную кишку. Слизистая оболочка сычуга имеет железы; в зависимости от их вида в сычуге различают зону кардиальных, фундальных и пилорических желез.

Рубец рассматривают как большую бродильную камеру с подвижными стенками. Съеденный корм находится в рубце до тех пор, пока не достигнет определенной консистенции измельчения, и только тогда переходит в последующие отделы пищеварительного тракта. Измельчается корм в результате периодически повторяющейся жвачки, при которой корм из рубца отрыгивается в ротовую полость, пережевывается, смешивается со слюной и вновь проглатывается.

В рубце переваривается до 70 % сухого вещества рациона без участия пищеварительных ферментов. Расщепление клетчатки и других веществ корма осуществляется ферментами микроорганизмов, содержащихся в преджелудке. В нем протекают сложные микробиологические и биохимические процессы. Корм в рубце задерживается длительное время.

Например, при скармливании сена в рубце через 24 ч остается еще половина этой порции. Мелкие частицы корма проходят из рубца быстрее крупных. Задержка корма в рубце способствует созданию постоянных благоприятных условий для рубцовых процессов и сбраживания трудноперевариваемых компонентов рациона.

Реакция содержимого рубца постоянно поддерживается в пределах рН 6,5—7,4 и смещается в кислую сторону в период наиболее интенсивного сбраживания корма. В этот момент образование кислот брожения превалирует над их всасыванием и нейтрализацией.

Непрерывное выделение слюны и поступление ее в рубец необходимы для осуществления биотических процессов в преджелудках. Образование щелочной слюны обусловлено и регулируется процессами, протекающими в рубце (кислотность, давление и др.). В свою очередь, пищеварение в рубце во многом зависит от поступления в него слюны. Буферные свойства секрета слюнных желез, особенно наличие карбонатов и фосфатов, способствуют нейтрализации кислот брожения и образованию солей жирных кислот. Эти кислоты так же, как и свободные кислоты, являются конечным продуктом ферментации в преджелудках и легко всасываются.

Температура в рубце в течение суток колеблется в пределах 38 - 41 °С (днем 38 - 39, ночью 39 - 41 °С) независимо от приема корма; в то время как у лошади и свиньи температура в желудке может резко меняться в зависимости от температуры принимаемого корма и воды.

Периодическое поступление в рубец корма, оптимальная реакция среды и постоянная температура, непрерывное поступление слюны из ротовой полости и ионов из стенки преджелудка, перемешивание и продвижение пищевых масс, всасывание конечных продуктов обмена микроорганизмов в кровь и лимфу — все это создает благоприятные условия для жизнедеятельности, размножения и роста микрофауны рубца. Микроорганизмы способствуют усвоению клетчатки и простых небелковых азотистых веществ корма.

В преджелудках жвачных развиваются в основном анаэробные микроорганизмы: простейшие (инфузории) и бактерии. В каждую из этих групп входит большое число видов. Видовой состав зависит от того, какой корм превалирует в рационе. При смене рациона меняется и популяция микроорганизмов. Поэтому для жвачных важное значение имеет постепенный переход от одного рациона к другому.

В содержимом рубца общее количество бактерий; может достигать  $10^{10}$  в 1 г. Рост и размножение одних микроорганизмов сопровождаются автолизом и отмиранием других, поэтому в рубце всегда присутствуют живые, разрушающиеся и мертвые микроорганизмы. В преджелудках содержатся кокки, стрептококки, молочнокислые, целлюлозолитические и другие бактерии, которые попадают в рубец с кормом и водой и благодаря оптимальным условиям активно размножаются. Самые важные микроорганизмы рубца - целлюлозолитические, количество которых может доходить до  $10^9$  на 1 г содержимого. Эти бактерии расщепляют и переваривают клетчатку, что имеет большое значение для питания жвачных.

Амилолитические бактерии, в основном стрептококки, представлены в рубце многочисленной группой. Они находятся в рубце при даче различных рационов, их количество особенно возрастает при использовании зерновых, крахмалистых и сахаристых кормов.

Молочнокислые бактерии в преджелудках играют важную роль при сбраживании простых углеводов (глюкоза, мальтоза, галактоза, лактоза и сахароза) и имеют особенно большое значение для телят при молочном и смешанном кормлении.

Между всеми видами микроорганизмов существует симбиотическая связь: активное развитие одних видов может стимулировать или тормозить размножение других. Так, развитие стрептококков сдерживает рост молочнокислых бактерий, и наоборот, активное размножение молочнокислых бактерий создает неблагоприятную среду для жизнедеятельности стрептококков.

Простейшие рубца относятся к подтипу инфузорий, классу ресничных инфузорий, состоящему из десятка родов и

множества (около 100) видов. Они попадают в преджелудки, как и многие другие микроорганизмы, с кормом и очень быстро размножаются (до 4 - 5 поколений в день). В 1 г содержимого рубца находится до 1 млн инфузорий, размеры их колеблются от 20 до 200 мкм. Инфузории играют важную биологическую роль в рубцовом пищеварении. Они подвергают корм механической обработке, используют для своего питания трудноперевариваемую клетчатку и благодаря активному движению создают своеобразную микроциркуляцию среды. Внутри инфузорий можно увидеть мельчайшие частицы корма, съеденного животным. Инфузории разрыхляют, измельчают корм, в результате чего увеличивается его поверхность, он становится более доступным для действия бактериальных ферментов. Инфузории, переваривая белки, крахмал, сахара и частично клетчатку, накапливают в своем теле полисахариды. Белок их тела имеет высокую биологическую ценность. Однако значение инфузорий для рубцового пищеварения изучено еще недостаточно, так как их трудно изучать вне организма.

Значение микроорганизмов не ограничивается только расщеплением корма в преджелудке. В процессе жизнедеятельности микроорганизмы синтезируют белки своего тела. Продвигаясь вместе с кормовой массой по пищеварительному тракту, они перевариваются и используются организмом животного, доставляя ему более полноценный белок по сравнению с тем, который был получен с кормом. Микробный белок - это белок животного происхождения, он является полноценным, так как содержит незаменимые аминокислоты. За счет микроорганизмов жвачные получают за сутки около 100 г полноценного белка. Это очень важный биотехнологический процесс.

Клетчатка - сложный полисахарид. Она составляет основную массу корма у сельскохозяйственных животных. В растительных кормах ее содержится до 40 - 50%. В пищеварительных соках животных нет ферментов, переваривающих клетчатку, однако в преджелудках жвачных расщепляется 60 - 70 % переваримой клетчатки под действием целлюлозолитических бактерий.

Клетчатка имеет большое физиологическое значение для жвачных не только как источник энергии, но и как фактор, обеспечивающий нормальную моторику преджелудков. При малом количестве кормов, богатых клетчаткой, ее переваримость понижается из-за более быстрого перехода содержимого преджелудков в кишечник. Переваривание клетчатки в рубце уменьшается и в том случае, когда в рацион добавляют легкопереваримые углеводы, например крахмал, сахарозу. Это объясняется тем, что целлюлозолитические бактерии используют более простые формы углеводов, вследствие чего расщепление клетчатки снижается.

Ферменты бактерий расщепляют клетчатку (сложный полисахарид) до более простых форм: вначале до дисахарида целлобиозы (основная структурная единица целлюлозы, дисахарид, состоящий из двух остатков глюкозы, соединённых  $\beta$ -глюкозидной связью), а затем до моносахарида глюкозы. Продукты расщепления клетчатки в рубце подвергаются различным видам брожений.

В рубце жвачных крахмал легко сбраживается с образованием летучих и нелетучих жирных кислот. Расщепляют крахмал бактерии и инфузории. Последние переваривают крахмал, захватывая его зерна. Бактерии воздействуют на крахмал с поверхности.

Бактерии и инфузории, расщепляя крахмал, накапливают внутриклеточный полисахарид гликоген, а также амилопектин (разветвленный полисахарид, образованный остатками глюкозы. Входит в состав крахмала (обычно 70-90%). Образован разветвлёнными цепочками остатков глюкозы, соединённых гликозидными связями  $\alpha$ -(1 $\rightarrow$ 4) и  $\alpha$ -(1 $\rightarrow$ 6). По структуре молекул подобен амилозе и гликогену, но у амилопектина цепочки ветвятся чаще, чем у амилозы, и реже, чем у гликогена.), который медленно и длительно сбраживается, что способствует сохранению постоянства биохимических условий в рубце и предупреждает возникновение интенсивного брожения при поступлении свежего корма.

Простые сахара (дисахариды и моносахариды) всегда содержатся в траве и других кормах, а также образуются в рубце

как промежуточный продукт ферментации при расщеплении клетчатки и гемицеллюлозы. При сбраживании сахаров появляются летучие жирные кислоты (ЛЖК): молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты.

Интенсивность бродильных процессов очень велика, за сутки в рубце коровы образуется до 4 л летучих жирных кислот (ЛЖК). Образование кислот с более длинной углеродной цепью, таких, как валериановая, капроновая и других, незначительно. В небольшом количестве ЛЖК могут образовываться в рубце и в результате расщепления белка (изомасляная, изовалериановая и 2-метилмасляная кислоты).

Общее количество ЛЖК и соотношение отдельных кислот зависят от рациона. В большинстве случаев в рубце преобладает уксусная кислота. Наибольшее количество ее образуется при рационе, содержащем много клетчатки. Использование рационов, богатых крахмалом и сахаристыми кормами, благоприятствует образованию пропионовой кислоты. При употреблении концентратных зерновых рационов и отсутствии грубых волокнистых кормов уровень уксусной кислоты в рубце снижается, а концентрация пропионовой и масляной кислот повышается. При недостатке углеводистых кормов в рационе использование кислых силосованных кормов способствует уменьшению концентрации пропионовой и увеличению уксусной и масляной кислот, что нередко приводит к заболеваниям типа ацидозов и кетозов.

Летучие жирные кислоты, образующиеся в рубце, почти полностью всасываются в преджелудках. В свободном состоянии они усваиваются лучше, чем их соли. Всосавшиеся ЛЖК используются организмом жвачных в качестве главного источника энергии и как исходные компоненты в различных ассимиляторных процессах. ЛЖК, как конечный продукт ферментации рубца, необходимы для синтеза глюкозы, как источника энергии, лактозы в молочной железе и жирных кислот для производства молочного жира и жира тела. Пропионаты – основной субстрат для глюконеогенеза а, следовательно, они являются предшественниками глюкозы, но также в процессе лактации они используются для производства лактозы. В начале лактации, когда

потребность в ЛЖК превышает их доступность, пропионаты преимущественно используются для синтеза лактозы, а уксусная и масляная кислоты наоборот встраиваются в жир тела, но они также используются для синтеза молочного жира.

В рубце жвачных под действием протеолитических ферментов микроорганизмов растительные белки корма расщепляются до пептидов, аминокислот, а затем до аммиака. Микроорганизмы рубца могут использовать не только белок, но и небелковые азотистые вещества. Поэтому часть белка в рационе жвачных можно заменять синтетической мочевиной (карбамидом). Карбамид содержит 45 % азота, добавлять его в корм целесообразно как для экономии белка, так и в качестве азотистого источника для микроорганизмов. В рубце карбамид расщепляется ферментом уреазой, выделяемой микроорганизмами, до аммиака и двуокси углерода. Из аммиака и продуктов расщепления углеводов корма микроорганизмы синтезируют более полноценный белок своего тела, в состав которого входят многие независимые аминокислоты.

В рацион коров карбамид можно добавлять в количестве 25 - 30 % от суточной потребности в переваримом протеине, то есть 80 - 150 г на голову. Овцам дают 30 - 35 % карбамида, то есть 13 - 18 г в сутки. Скармливают карбамид в 2 - 3 дачи, тщательно перемешивая с кормом. При использовании карбамида рацион должен содержать достаточное количество легкопереваримых углеводов. Если рацион беден легкопереваримыми углеводами и дают большое количество карбамида, то в рубце образуется очень много аммиака, который всасывается в кровь. Печень не в состоянии перевести весь аммиак в мочевины, количество его в крови возрастает, и наступает отравление организма. Вместо карбамида жвачным можно также скармливать аммонийные соли уксусной и пропионовой кислот. Эти вещества обогащают рацион азотом и углеводами, служат хорошей подкормкой для микроорганизмов и стимулируют их рост и развитие.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмы рубца синтезируют и витамины группы В: рибофлавин, тиамин, никотиновую, фолиевую и пантотеновую кислоты, биотин, пиридок-

син, цианкобаламин, а также жирорастворимый витамин К (филлохинон). Поэтому взрослые жвачные при сбалансированном кормлении не нуждаются в добавлении этих витаминов в рацион, но телята, у которых рубец еще не функционирует, должны получать их с кормом.

Установлена следующая закономерность синтеза витаминов. Если увеличивают количество витаминов в корме, то объем синтеза их в рубце уменьшается. Синтез витаминов зависит также от наличия необходимых предшественников, например кобальта для синтеза цианкобаламина.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмов в рубце образуются газы. Они являются важными продуктами микробиологических процессов и необходимы для дальнейших реакций, протекающих в преджелудках, в результате которых формируется ряд ценных питательных веществ. Количество и состав газов зависят от вида корма и уровня ферментативных процессов в рубце. Максимальное количество газов образуется через 2 - 3 ч после кормления и у крупного рогатого скота достигает 25 - 35 л в 1 ч; за сутки может образоваться до 100 л газов в зависимости от вида корма. Наибольшее газообразование происходит при скармливании сочных кормов, особенно бобовых. В рубце образуются двуокись углерода (углекислый газ, до 60 - 70%), метан (до 40 - 50%), азот, небольшое количество водорода, сероводорода и кислорода.

Избыток газов рубца, не используемых микроорганизмами, в основном удаляется при отрыжке, и только небольшое количество их всасывается в кровь, а затем выделяется через легкие при дыхании. Образование очень большого количества газов нежелательно; потеря значительной части газов ведет к тому, что снижается использование питательных веществ рациона.

Функция сетки. Сетку рассматривают как сортировочный орган. Из рубца в сетку поступает корм, в значительной степени обработанный и переваренный. Между сеткой и преддверием имеется складка, которая во время сокращения рубца частично закрывает отверстие между ними. Через это отверстие проникает только измельченная разжиженная масса, а грубые крупные частицы



остаются в рубце для дальнейшего переваривания. При сокращении сетки поступившая в нее масса переходит в книжку. Сетка так же, как рубец, способствует отрыгиванию жвачки.

Функция книжки. Книжка служит фильтром, между ее листочками задерживаются недостаточно измельченные частицы корма, прошедшие через сетку. При сокращении книжка обеспечивает дальнейшее измельчение задержанных частиц корма. В книжке переваривается до 20 % клетчатки, всасывается до 70 % поступивших в нее кислот, кроме того, происходит интенсивное всасывание воды.

Порция содержимого сетки из области большего давления переходит в книжку, в область меньшего давления (внутрисетковое давление у крупного рогатого скота 284 мм вод. ст. и превосходит внутрикнижковое в 2,4 раза). В этом смысле книжка выполняет роль «приспосабливающей-выжимающей помпы»; при ее сокращении жидкая масса выжимается, а при расслаблении впитывается.

В сычуг из книжки содержимое переходит отдельными порциями через всегда открытое книжкосычужное отверстие. Переход обусловлен тонически-перистальтическими сокращениями тела, листочков книжки и разностью внутриполостного давления. Из книжки, области большего давления (116 мм вод. ст.), содержимое переходит в сычуг - область меньшего давления (46 мм вод. ст.).

В книжке содержимое не перемешивается. Книжка выполняет четко выраженную транзитную функцию.

Моторика преджелудков. Сокращения преджелудков изучают с помощью тех же методов, что и сокращения однокамерного желудка. Кроме того, для исследования рубца применяют метод пальпации, то есть прощупывают рубец рукой в области голодной ямки. Движения рубца можно записать специальным прибором - руминографом, укрепляемым в области голодной ямки.

Сокращения отдельных частей преджелудков координированы между собой и происходят последовательно в таком порядке: сетка, преддверие рубца, дорсальный мешок и вентральный мешок рубца. Каждый отдел при сокращении уменьшается и частично

выжимает содержимое в соседние отделы, которые в этот момент находятся в расслабленном состоянии. Во время отпрыгивания жвачки происходит дополнительное, третье сокращение сетки. При сокращении сетки грубые крупные частицы содержимого выталкиваются обратно в рубец, а измельченная и полужидкая пищевая масса поступает в книжку, а затем в сычуг. Во время сокращения сетки расширяется сычуг и в нем создается отрицательное давление, что способствует переходу пищевой массы из книжки в сычуг. В результате этого жидкая масса насасывается из книжки в сычуг, а грубые частицы этой массы сокращениями книжки вводятся в межлисточковые пространства и измельчаются.

Сокращение преджелудков регулирует находящийся в продолговатом мозге нервный центр через блуждающие и симпатические нервы. Блуждающие нервы усиливают, а симпатические тормозят сокращения преджелудков.

Возбуждение центра происходит при раздражении рецепторов, расположенных в различных отделах пищеварительного тракта. Например, раздражение рецепторов ротовой полости при пережевывании корма учащает и усиливает сокращение преджелудков. Раздражение рецепторов двенадцатиперстной кишки тормозит сокращение преджелудков. Отделы преджелудков рефлекторно влияют на сокращения друг друга. Например, переполнение сычуга тормозит сокращения книжки, а переполнение книжки тормозит сокращения рубца и сетки.

На сокращения преджелудков влияет кора больших полушарий головного мозга. Это подтверждается опытами по выработке условных рефлексов, изменяющих сокращения рубца, а также опытами, в которых только показ корма вызывает учащение и усиление сокращений преджелудков.

Преджелудки могут сокращаться и при нарушении их связи с центральной нервной системой. Если перерезать оба блуждающих нерва, то первое время сокращений преджелудков не возникает. Затем сокращения восстанавливаются, но при этом различные отделы сокращаются асинхронно. Эти движения связаны с функцией интрамуральных нервных образований в стенках преджелудков. В нормальных условиях ритм работы предже-

лудков подчинен центральной и вегетативной нервной системе.

**Жвачный процесс.** Жвачные животные, захватывая корм, проглатывают его, почти не пережевывая. Затем в перерыве между приемами корма он отрыгивается в ротовую полость, тщательно пережевывается и снова проглатывается. Отрыгивание принятого корма, пережевывание и обратное проглатывание называют жвачным процессом. Время, в течение которого происходит пережевывание многократно отрыгиваемой рубцовой массы, называют жвачным периодом.

Жвачный процесс начинается не сразу после приема корма, а через некоторое время: у крупного рогатого скота — через 30 - 70, у овец - 20 - 45 мин, - за это время корм в рубце набухает и размягчается, что облегчает его пережевывание. Время наступления жвачного периода зависит от характера корма и внешних условий. Грубый сухой корм задерживает появление жвачного процесса, вода, разжижающая содержимое рубца, ускоряет. Жвачка начинается быстрее при полном покое животного в лежачем положении. Различного рода раздражители, вызывающие беспокойство животного, высокая температура окружающей среды, нахождение на солнцепеке задерживают наступление жвачного периода на 2 ч и более. В ночное время жвачные периоды наступают чаще, чем днем. В сутки бывает 6 - 8 жвачных периодов, каждый из которых длится 40 - 50 мин. При даче грубых кормов эти периоды более продолжительны, чем при скармливании концентратов. Коровы пережевывают до 100 кг содержимого рубца в течение суток.

Отрыгивание жвачки происходит следующим образом. Вначале возникает дополнительное сокращение сетки и пищевого желоба, в результате этого содержимое сетки поднимается к кардиальному отверстию пищевода. Одновременно с сокращением сетки происходит остановка дыхания на фазе выдоха, а затем вдох при закрытой гортани, так называемый холостой вдох. Давление в грудной полости понижается, грудная часть пищевода растягивается, и в нем возникает разрежение. В результате этого происходит насасывание кормовых масс из рубца и сетки в пищевод. Затем животное делает выдох, давление в грудной поло-

сти повышается и давит на грудную часть пищевода. Вследствие такого давления и антиперистальтического сокращения пищевода находящаяся в нем масса продвигается в рот.

При искусственно созданном препятствии насасывания кормовых масс животное делает повторные попытки вдоха при закрытой гортани. Следовательно, глубина вдоха и выдоха и их повторение регулируют насасывание кормовых масс в пищевод.

Жидкую часть поступившей в рот кормовой массы животное проглатывает мелкими глотками, а плотную пережевывает в течение 20 - 60 с. Пережеванный корм проглатывается и в рубце смешивается со всей массой содержимого.

Отрыгивание жвачки - сложнорефлекторный акт. Отрыгивание возникает при раздражении грубыми частями корма механорецепторов преддверия рубца, пищеводного желоба и сетки. Это было доказано в опытах с раздражением через фистулу рубца различных отделов преджелудков. При раздражении указанных рецепторов возникает отрыгивание, при раздражении книжки и сычуга оно прекращается.

Раздражение от рецепторов передается по центростремительным нервам в продолговатый мозг, где находится центр отрыгивания. Из центра возбуждение по центробежным нервам передается к мышцам, принимающим участие в отрыгивании. Из всех центробежных нервов, участвующих в регуляции отрыгивания, основная роль принадлежит блуждающим нервам, иннервирующим преджелудки. После перерезки блуждающих нервов жвачные периоды прекращаются.

Физиологические особенности пищеварения в преджелудках жвачных необходимо учитывать при составлении рационов. В состав рационов следует подбирать такие корма, чтобы количество и сочетание их обеспечивало создание наиболее благоприятных условий для жизнедеятельности микроорганизмов рубца. От активности последних зависит интенсивность процессов переваривания и усвоения питательных веществ в преджелудках и последующих отделах пищеварительного тракта, что в конечном итоге влияет на продуктивность и физиологическое состояние животного.

*Пищеварение в сычуге.* Сычуг — это истинный желудок, слизистая оболочка которого имеет железы, вырабатывающие сычужный сок. Секреторная функция сычужных желез изучена с применением фистульной методики и изолированных желудочков по Гейденгайну и Павлову.

Сычужные железы секретируют непрерывно, выделяя в течение суток большое количество сока. Непрерывность секреции вызвана постоянным поступлением содержимого преджелудков в сычуг. На уровень секреции влияет прием корма. В этот момент она усиливается в результате рефлекторного влияния корма на железы сычуга. В сычужном соке содержатся ферменты пепсин, химозин и липаза. Количество соляной кислоты меняется в зависимости от возраста животного в пределах 0,12 - 0,46%. Сычужный сок у крупного рогатого скота имеет рН 2,17 - 3,14, у телят - 2,5 - 3,4.

В регуляции секреции сычуга участвуют нервная система и химические факторы. Различают рефлекторную и нейрохимическую фазы секреции.

Желудочное пищеварение у молодняка жвачных в молочный и переходный периоды отличается от такового у взрослых животных. Телята и ягнята рождаются с недостаточно развитыми в морфологическом и функциональном отношении органами пищеварения. В ранний молочный период, особенно в первые дни после рождения, когда в пищеварительных соках новорожденного еще содержится мало ферментов, в молоке матери присутствуют ферменты, способные переваривать питательные вещества молока.

В первое время после рождения у молодняка жвачных желудочное пищеварение мало отличается от пищеварения у животных с однокамерным желудком. У новорожденного теленка рубец, сетка и книжка, вместе взятые, по размеру меньше половины сычуга. В первые месяцы жизни теленка эти отделы растут быстро, и к 3-месячному возрасту они уже примерно в 4 раза больше сычуга; размеры различных отделов сложного желудка по отношению друг к другу становятся почти такими же, как у взрослых животных. Этот период переходный. К 6-

месячному возрасту у телят устанавливается тип пищеварения, свойственный взрослым жвачным.

У телят-молочников питательные вещества корма перевариваются в сычуге и кишечнике в результате действия ферментов пищеварительных соков. Особенность пищеварения в сычуге у телят заключается в том, что сычужный сок содержит много фермента химозина. У телят, питающихся только молоком, рубец не функционирует и в отрыгиваемых газах нет метана. Он появляется с переходом на растительные корма как продукт брожения в рубце.

В переходный период развиваются не только преджелудки, но и все другие органы пищеварения. Поступление растительных кормов требует более усиленной деятельности органов пищеварения, чем при молочном кормлении. На развитие органов пищеварения влияет структура рациона соотношение различных кормов: молока, концентратов, сочных и грубых кормов. В переходный период около 10—20% питательных веществ корма усваивается уже в преджелудках. По мере роста теленка в преджелудках переваривается 40—50 % корма, а усвоение клетчатки увеличивается в 3 раза, что соответствует уровню, характерному для взрослых животных. Приучение телят в раннем молочном и переходном периодах к растительным кормам стимулирует развитие преджелудков.

Особенность желудочного пищеварения у новорожденных телят состоит также в том, что у них нет жвачного периода. Он наступает у телят примерно на третьей неделе жизни и связан с началом приема грубого корма. В рубце появляются микроорганизмы, и перестраивается деятельность околоушных слюнных желез. Наступление жвачного периода можно ускорить. Для этого телятам нужно скармливать комки жвачки, отрыгнутые коровой. В таких случаях в рубец попадают микроорганизмы, и жвачный период начинается с 8 — 10-го дней жизни.

У молодняка жвачных в молочный период рубец недоразвит и во время приема корма важная роль принадлежит пищеводному желобу. Во время питья молока и воды или акта сосания сокращаются мышцы губ пищеводного желоба;

губы смыкаются и образуют «трубку», составляющую как бы продолжение пищевода. Смыкание губ пищевого желоба — это рефлекторный акт, возникающий при раздражении рецепторов языка и глотки в момент глотания. Центр рефлекса пищевого желоба находится в продолговатом мозге. Центробежные импульсы передаются по блуждающим нервам (после перерезки последних рефлекс исчезает). Рефлекторная природа смыкания губ пищевого желоба подтверждается опытом «мнимого кормления» у эзофаготомированных телят. У них также регистрируют рефлекс пищевого желоба при выпойке молока, несмотря на то, что молоко выливается наружу через перерезанный пищевод. Емкость пищевого желоба очень мала, поэтому молоко может проходить по нему в сычуг только небольшими порциями. При выпойке из ведра телята делают большие глотки, и большие порции молока раздвигают губы пищевого желоба, в результате значительная часть молока выливается в рубец. В этом возрасте у телят рубец еще не функционирует, попавшее в него молоко загнивает, и развивается заболевание желудочно-кишечного тракта. Чтобы не допустить подобных случаев, необходимо поить телят молоком из специальных поилок.

С ростом телят значение пищевого желоба уменьшается, губы его грубеют и смыкаются не полностью. В результате этого у взрослых животных жидкость при питье лишь частично поступает в сычуг, а основное ее количество попадает в рубец.

Хотя у телят и ягнят в раннем возрасте преджелудки еще анатомически недоразвиты, но у них уже присутствует амилазная, сахаразная и фосфатазная активность.

Контрольные вопросы.

1. Какие особенности строения преджелудков у верблюдов?
2. Имеются ли железы в слизистой оболочке рубца, сетки
3. В чём функция пищевого желоба у телят и взрослых?

лых животных?

4. Роль непрерывного выделения слюны и поступления ее в рубец.

5. Какие микроорганизмы в основном развиваются в преджелудках жвачных.

6. Почему нельзя резко менять состав рациона у жвачных?

7. В чём состоит функция целлюлозолитических бактерий в рубце?

8. В чём состоит функция амилолитических бактерий в рубце?

9. В чём состоит функция молочнокислых бактерий в рубце?

10. В чём состоит функция инфузорий в рубце?

11. В чём состоит физиологическое значение клетчатки для жвачных?

12. При сбраживании каких веществ в рубце появляются летучие жирные кислоты (ЛЖК): молочная, уксусная, пропионовая и масляная?

13. При каком рационе в рубце преобладает уксусная кислота?

14. Какая ЛЖК является основным субстратом для глюконеогенеза?

15. Какая ЛЖК является основным субстратом для образования жира?

16. Как расщепляются в рубце жвачных растительные белки корма под действием протеолитических ферментов микроорганизмов?

17. На чём основано применение жвачным карбамида?

18. Какие требования предъявляют к рациону жвачных при внесении в него карбамида?

19. Как используются газы, образующиеся в процессе жизнедеятельности микроорганизмов в рубце?

20. В чём состоит функция сетки и книжки?

21. Какую функцию желудочно-кишечного тракта можно исследовать с помощью руминографа?



22. В каком порядке происходят сокращения отдельных частей преджелудков?

23. Как влияют симпатические и парасимпатические нервы на сокращения преджелудков?

24. От каких факторов зависит время наступления жвачного периода?

25. В чём состоит механизм отрыгивания жвачки.

26. В чём особенности пищеварения телят и ягнят в ранний молочный период, особенно в первые дни после рождения?

### **Пищеварение в тонком кишечнике**

Тонкий отдел кишечника у животных очень длинный: у коров он достигает 40—49 м, у овец и коз — 24—26, у лошадей и свиней — до 20 м. Функциями тонкого кишечника является не только пищеварительная, но и всасывательная, моторно-эвакуаторная, секреторная, экскреторная, эндокринная и барьерно-защитная.

Пищеварительная функция заключается в ферментативном расщеплении компонентов химуса, осуществляется ферментами поджелудочной железы и вырабатываемыми в определенном количестве собственными ферментами дипептидазами. Белки расщепляются энтерокиназой, трипсином, эрепсином; липазы ферментируют жиры; амилазы, мальтаза, сахараза, лактаза - углеводы; нуклеаза — нуклеопротеиды. В тонкой кишке происходит как полостное, так и пристеночное пищеварение. Всасывательная функция тонкого кишечника заключается во всасывании расщепленных питательных веществ, а также воды, солей и витаминов. Моторно-эвакуаторная (механическая) функция заключается в обеспечении прохождения химуса по кишечнику. Секреторная функция тонкого кишечника заключается в выделении в просвет кишечника разнообразных ферментов. Экскреторная функция заключается в выведении из крови в просвет кишечника некоторых вредных метаболитов обмена веществ (индол, скатол, мочевины, мочевая кислота, креатинин),

а также солей. Эндокринная функция тонкого кишечника заключается в регуляции местных функций при помощи гормонов одиночных клеток, продуцирующих гормоны, в составе эпителия кишечника. Барьерно-защитная функция – в иммунной защите благодаря наличию одиночных и группированных лимфоидных фолликулов, а также неспецифической защите за счет секретов эпителиальных клеток.

Тонкий кишечник состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок. Все они - органы слоистого типа и состоят из четырех оболочек: слизистой, подслизистой, мышечной и серозной. Наряду с общим планом строения и большим сходством эти три отдела имеют и различия, заключающиеся в: различной высоте ворсинок (нарастает от двенадцатиперстной кишки к подвздошной), их ширине (более широкие — в двенадцатиперстной кишке), количестве (наибольшее количество в двенадцатиперстной кишке); в наличии групповых лимфоидных фолликулов (пейеровых бляшек), которые преимущественно находятся в подвздошной кишке, однако, иногда могут обнаруживаться в двенадцатиперстной и тощей кишках; в наличии дуоденальных желез (в двенадцатиперстной кишке).

Слизистая оболочка состоит из эпителиального слоя, собственной (базальной) пластинки и мышечной пластинки. Под слизистой оболочкой кишки находится подслизистая, мышечная и серозная оболочки.

Слизистая оболочка формирует рельеф: ворсинки, крипты и циркулярные складки Керкрина, которые увеличивают рабочую поверхность кишки. Ворсинки - пальцевидные выпячивания слизистой оболочки в просвет кишечника, в которых находятся кровеносные и лимфатические капилляры. Ворсинки способны активно сокращаться за счет компонентов мышечной пластинки. Это способствует всасыванию химуса (насосная функция ворсинок). Крипты - это углубления эпителия в собственную пластинку слизистой. Их часто расценивают как железы (железы Либеркюна). Складки Керкрина образуются за счет выпячивания слизистой и подслизистой оболочек в просвет кишки.

Эпителиальный слой слизистой оболочки представлен однослойным цилиндрическим каемчатым эпителием, но соотношение разновидностей клеток этого эпителия различно. В ворсинках и криптах он представлен: каемчатыми энтероцитами, бокаловидными клетками, М-клетками, клетками Панета, эндокриноцитами, камбиальными клетками. Основным видом клеток эпителия ворсинок - каемчатые энтероциты. При большом увеличении электронного микроскопа видны отходящие от внешней поверхности мембраны многочисленные извитые нити. Последние, растущие из мембраны микроворсинок, образуют дополнительный примембранный слой (фузз-слой, или гликокаликс). Количество микроворсинок на каждой клетке очень велико (до 4000), а на 1 мм<sup>2</sup> поверхности кишечного эпителия их около 200 000 000. Каждая микроворсинка состоит из «протоплазматической стромы» и собственно мембраны, имеющей трехслойную структуру. Толщина слоя гликокаликса довольно значительна и достигает 1000 А. Гликокаликс адсорбирует ферменты, участвующие в пристеночном пищеварении.

За счет микроворсинок поверхность всасывания увеличивается в 40 раз. В микроворсинках обнаруживаются пучки актиновых филаментов, идущие в цитоплазму, а под микроворсинками формируется богатый микрофиламентами терминальный слой. Своим проксимальным концом актиновые филаменты вплетаются в терминальный слой. Благодаря этому опорно-сократительному каркасу микроворсинки могут изменять свой размер, исчезать или вновь появляться, что определяется функциональными запросами.

В световом микроскопе микроворсинки можно увидеть как щеточную каемку, которая содержит большое количество щелочной фосфатазы, необходимой для транспортных процессов.

Гликокаликс выполняет ряд важнейших физиологических процессов. Он предупреждает проникновение на поверхность липопротеиновой мембраны энтероцитов крупных пищевых частиц и бактерий и существенно влияет на протекание процессов мембранного гидролиза и транспорта. Гликокаликс образует своеобразный автономный слой жидкости между ки-

шечной средой и поверхностью липопротеиновой мембраны. Предложено называть указанный автономный слой жидкости, образуемый гликокаликсом, прецеллюлярным слоем или прецеллюлярной средой. Гликокаликс, благодаря его быстрому росту, полностью обновляется в течение нескольких часов, что обеспечивает очистку пор от загрязнения и придает известную жесткость структуре щеточной каймы.

Латеральная мембрана каемчатых энтероцитов образует глубокие инвагинации и интердигитации с цитолеммой соседних энтероцитов, на апикальной поверхности связь между клетками осуществляется при помощи опоясывающих десмосом и зон замыкания. Эти контакты препятствуют проникновению через эпителий макромолекул химуса и участвуют в формировании так называемого кишечного барьера. Нарушение этого барьера является одной из причин пищевой аллергии. Напротив, ниже зоны опоясывающих десмосом контакты между эпителиоцитами менее плотные, что способствует выходу некоторых мономеров (в частности, жиров) в межклеточное пространство и транспорту их по этому пространству в лимфатические капилляры собственной пластинки.

Мембранное пищеварение неразрывно завершается транспортом расщепленных питательных веществ через клеточную оболочку в цитоплазму каемчатых эпителиоцитов. В цитоплазме каемчатых эпителиоцитов питательные вещества расщепляются до мономеров в лизосомах (внутриклеточное пищеварение) и далее поступают в кровь и лимфу. Каемчатые эпителиоциты локализуются как на поверхности ворсинок, так и в криптах. Относительное содержание этих клеток уменьшается в направлении от 12-перстной кишки к прямой кишке.

В участках эпителия, расположенных над лимфоидными фолликулами, встречаются М-клетки (с микроскладками на апикальной поверхности) — своеобразная модификация каемчатых эпителиоцитов. М-клетки эндоцитозом захватывают из просвета кишечника антигены, перерабатывают и передают их лимфоцитам для последующего синтеза антител.

Бокаловидные энтероциты - разновидность клеток эпи-

теля ворсинок. Это одноклеточные слизистые железы, в цитоплазме имеют комплекс Гольджи, митохондрии и секреторные гранулы с муцином. Функция бокаловидных энтероцитов — выработка слизи, необходимой для формирования флоккул, комочков плотного геля из пристеночной слизи которые адсорбируют в большом количестве пищеварительные ферменты, увеличивающие эффективность пристеночного пищеварения, облегчения продвижения кишечного содержимого, склеивания непереваренных частиц и формирования каловых масс. Количество бокаловидных клеток увеличивается в направлении от 12-перстной к прямой кишке, локализуются на поверхности ворсинок и в криптах.

Клетки Панета — призматические клетки с гранулами в апикальной части. Функция — выработка антибактериального белка лизоцима и пищеварительных ферментов — дипептидаз, локализуются только на дне крипт.

Эндокриноциты — относятся к АПУД-системе (диффузной эндокринной системе), в большей степени локализуются в криптах, синтезируют серотонин, вещество Р, энтероглюкогон, секретин, холецистокинин и панкреазимин, гастрин, соматостатин и ВИП (вазоактивный интестинальный полипептид).

Камбиальные клетки — низкопризмаические клетки, в которых слабо выражены органоиды, но часто наблюдаются фигуры митоза, располагаются на дне крипт. Функция - регенерация эпителия кишечника (дифференцируются во все остальные виды клеток). Дифференцирующиеся из камбиальных клеток эндокриноциты и клетки Панета остаются и функционируют в области дна крипт, а каёмчатые эпителиоциты и бокаловидные экзокриноциты по мере созревания постепенно поднимаются по стенке крипт к просвету кишки и там заканчивают свой жизненный цикл и сливаются.

Собственная (базальная) пластинка слизистой оболочки представлена рыхлой волокнистой соединительной тканью, содержит большое количество ретикулярных волокон, эозинофилов, плазмоцитов. В ней находятся также одиночные и групповые лимфоидные фолликулы (пейеровы бляшки). Мышечная

пластинка слизистой оболочки состоит из двух слоев гладкой мышечной ткани: внутреннего циркулярного и наружного продольного. От циркулярного слоя скопления клеток идут в ворсинку и в подслизистую основу.

Подслизистая оболочка тонкого кишечника образована рыхлой волокнистой соединительной тканью и содержит жировую ткань. В ней находятся сосудистое и нервное сплетения. Корнями лимфатических сосудов слизистой оболочки тонкой кишки являются центральные млечные синусы ворсинок, которые у их основания переходят в сеть лимфатических капилляров слизистой, расположенных под основанием Люберкюновых крипт. Капиллярная сеть слизистой, соединяясь с капиллярами подслизистого слоя, проникает через мышечную оболочку, вступает в подсерозный слой и идет к брыжеечному краю кишки, сливаясь с капиллярами мышечного слоя. В лимфатических сосудах, расположенных в подслизистой, имеются специальные клапаны, благодаря которым продвижение лимфы осуществляется только в одном направлении — к лимфатическим узлам.

Мышечная оболочка тонкого кишечника состоит из 2 слоев гладкой мышечной ткани. Направление пучков в слоях не строго продольное и циркулярное, а спиральное. Между слоями находится рыхлой волокнистой соединительной ткани, в которой залегают межмышечное сосудистое и нервное сплетения. Функция мышечной оболочки - обеспечение перистальтических движений стенки кишки и продвижение химуса в каудальном направлении.

Серозная оболочка тонкого кишечника образована рыхлой волокнистой соединительной тканью и слоем мезотелия (однослойный плоский эпителий с микроворсинками).

Кормовые массы, частично переваренные в желудке, постепенно, отдельными порциями поступают в кишечник, где они смачиваются поджелудочным, кишечным соками и желчью.

Сок поджелудочной железы имеет очень важное значение в пищеварении. Секретию поджелудочной железы изучают с помощью острых и хронических опытов. При острых опытах в проток поджелудочной железы вводят канюлю, соединенную с

регистратором, позволяющим определить величину секреции. Результаты острых опытов не дают возможности всесторонне изучить секреторную деятельность поджелудочной железы. Хронические опыты на собаках проводят с фистулой протока поджелудочной железы по способу И.П. Павлова. У животного вырезают кусочек стенки двенадцатиперстной кишки вместе с впадающим в него протоком поджелудочной железы. Стенку кишки зашивают, а вырезанный кусочек вшивают в кожу. Однако из протока сок все время выделяется наружу, поэтому очень трудно сохранить длительно таких животных здоровыми.

Фистулу протока поджелудочной железы у крупного рогатого скота получают следующим образом. Вырезают небольшой участок двенадцатиперстной кишки с впадающим в нее протоком поджелудочной железы. Оба конца изолированного отрезка кишки зашивают и в нее вставляют фистульную трубку. Концы перерезанной кишки сшивают и тоже вставляют вторую фистульную трубку. Обе фистульные трубки выводят наружу и соединяют между собой трубкой, образуя внешний мостик - анастомоз. Во время опыта резиновую трубку снимают и собирают поджелудочный сок).

Сок поджелудочной железы - это прозрачная, бесцветная жидкость щелочной реакции. Плотность сока 1,008 - 1,010; рН 7,2 - 8,0 (у лошадей - 7,3—7,58, у крупного рогатого скота - около 8). В поджелудочном соке 90 % воды и 10 % плотного остатка. В состав плотного остатка входят белковые вещества и минеральные соединения: двууглекислый натрий, хлористый натрий, хлористый кальций, фосфорнокислый натрий и др. Из минеральных веществ больше всего в нем двууглекислого натрия (до 0,7%). Поджелудочный сок содержит ферменты: трипсин, химотрипсин, карбоксило-липептидазы А и В, эластазу,  $\alpha$ -амилазу, мальтазу, лактазу, инвертазу, липазу, нуклеазы (рибонуклеазу, дезоксирибонуклеазу).

Трипсин расщепляет белки до пептидов и аминокислот. Выделяется в виде неактивного трипсиногена, который активируется ферментом кишечного сока энтерокиназой. Химотрипсин выделяется в форме неактивного химотрипсиногена, активиру-

ется трипсином. Химотрипсин расщепляет белки и полипептиды до аминокислот. Карбоксиполипептидазы действуют на полипептиды и отщепляют от них аминокислоты со стороны свободной карбоксильной группы. Дипептидаза расщепляет дипептиды на свободные аминокислоты. Эластаза действует на белки соединительной ткани — эластин, коллаген; протаминаза расщепляет протамины (низкомолекулярные белки, отличающиеся высоким содержанием щелочных аминокислот, особенно аргинина); нуклеазы - нуклеиновые кислоты на мононуклеотиды и фосфорную кислоту;  $\alpha$ -амилаза - крахмал и гликоген до мальтозы; мальтаза - мальтозу до глюкозы. Лактаза расщепляет молочный сахар на глюкозу и галактозу; она имеет существенное значение в пищеварении молодняка; инвертаза - сахарозу на глюкозу и фруктозу; липаза - жиры на глицерин и жирные кислоты (действие липазы значительно усиливается под влиянием желчи).

При изучении механизма выделения поджелудочного сока И.П. Павлов установил, что на секреторную деятельность поджелудочной железы влияет блуждающий нерв. Он обратил внимание на высокую чувствительность поджелудочной железы к всякого рода рефлекторным раздражениям, которые тормозят ее секрецию. Чтобы исключить эти влияния, у собаки под наркозом путем перерезки отделяли спинной мозг от продолговатого, в котором находится центр поджелудочной секреции, и животное переводили на искусственное дыхание. После этого отпрепаровывали и перерезали блуждающий нерв, а в проток поджелудочной железы вставляли канюлю. Раздражение периферического конца блуждающего нерва вызывало активную секрецию поджелудочного сока, повышало содержание в нем органических веществ. Следовательно, блуждающий нерв играет определенную роль в регуляции ферментообразования поджелудочной железой. Секреторные волокна обнаружены также в составе симпатических нервов, иннервирующих поджелудочную железу.

При стимуляции отдельных волокон блуждающего нерва наряду с усилением сокоотделения происходит и его торможение. Отделение поджелудочного сока начинается при виде кор-



ма или раздражении рецепторов полости рта и глотки. Таким образом, секреторная деятельность поджелудочной железы вызывается условными и безусловнорефлекторными воздействиями, то есть наблюдается нервная или сложнорефлекторная регуляция секреции поджелудочного сока. Установлено участие гипоталамуса и структур лимбической системы - миндалевидного комплекса и гипокампа в регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы у коз.

Наряду с нервной существует и гуморальная регуляция. Проникновение соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку вызывает секрецию поджелудочного сока даже после перерезки блуждающих и чревных (симпатических) нервов и разрушения продолговатого мозга. При введении ее непосредственно в кровь секреция не наступает. Под влиянием соляной кислоты желудочного сока, поступающего в кишечник, из клеток слизистой оболочки двенадцатиперстной и верхней трети тонкой кишки выделяется просекретин. Соляная кислота активирует просекретин, превращая его в секретин. Всасываясь в кровь, секретин действует на поджелудочную железу, усиливая выделение ею сока; одновременно он тормозит функцию обкладочных желез, чем препятствует чрезмерно интенсивной секреции соляной кислоты железами желудка. Секретин — это полипептид, состоящий из 27 аминокислотных остатков, с молекулярной массой около 5 тыс., в физиологическом отношении является гормоном. Под влиянием секретина образуется большое количество поджелудочного сока, бедного ферментами и богатого щелочами.

В слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки наряду с секретинном образуется еще один гормон - панкреозимин. Он усиливает образование ферментов в поджелудочном соке. Секрецию поджелудочного сока усиливают также гастрин, образующийся в пилорической части желудка, секретин, инсулин, бомбизин, субстанция П, соли желчных кислот. Тормозящее влияние на секрецию панкреатического сока оказывают такие нейропептиды, как гастроингибирующий полипептид (ГИП), панкреатический полипептид (ПП), вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП) и соматостатин.

Гуморальная регуляция поджелудочной секреции не является самостоятельной и обособленной. Секретин действует на секреторные клетки поджелудочной железы не непосредственно, а через симпатическую нервную систему. Блокирование симпатической нервной системы эрготоксином значительно снижает секрецию, возникающую при введении соляной кислоты в двенадцатиперстную кишку. Следовательно, гуморальную регуляцию секреторной деятельности поджелудочной железы надо рассматривать как нейро-химическую регуляцию.

Характер секреции сока зависит от вида пищевых веществ. При кормлении собаки хлебом секреция длится до девяти часов и выделяется большое количество сока. На молоко и на мясо секреция заканчивается быстро (к пятому часу); на молоко выделяется мало сока, на мясо - много, но меньше, чем на хлеб. При кормлении мясом образуется много трипсина, при кормлении молоком — много липазы и трипсина.

В процессах пищеварения большую роль играет желчь. Желчь - секрет печени, выделяющийся в просвет двенадцатиперстной кишки. Образование и выделение желчи у животных изучают обычно в хронических опытах, применяя методику наложения фистулы на желчный пузырь или на желчный проток.

Желчеобразование в клетках печени происходит непрерывно. Желчь собирается в печеночный проток, который после слияния с пузырным протоком образует общий желчный проток, впадающий в двенадцатиперстную кишку. Вне периода пищеварения желчный проток бывает закрыт и желчь по пузырному протоку направляется в желчный пузырь. Во время пищеварения в двенадцатиперстную кишку поступает желчь как из печени, так и из пузыря.

Желчеобразование — это не только секреторный, но и экскреторный процесс, в результате которого из организма выводятся желчные пигменты, холестерин, мочевины, пуриновые основания, фосфорные соединения. Образование желчи усиливают некоторые химические вещества, действующие гуморально (гастрин, соляная, желчная и другие кислоты, экстрактивные

вещества корма и сама желчь). Секретция желчи зависит от функции больших полушарий мозга.

Различают два вида желчи: печеночную и пузырную. Печеночная желчь жидкая, прозрачная, светло-желтого или светло-зеленого цвета; плотность ее 1,009 - 1,013, рН 7,5; воды в ней 96 - 99%. Пузырная желчь вследствие всасывания воды стенками желчного пузыря густая, темного цвета; плотность 1,026 - 1,048, рН 6,8; количество воды 80 - 86%. Пузырная желчь содержит слизь, которая выделяется слизистыми железами стенок пузыря. Цвет желчи у травоядных темно-зеленый, у плотоядных красно-желтый. Окраска желчи зависит от наличия в ней желчных пигментов.

К специфическим органическим веществам, входящим в состав желчи, относят желчные пигментные и желчные кислоты. Желчные пигменты - это билирубин и биливердин. Билирубин образуется из гемоглобина при разрушении эритроцитов и обычно содержится в желчи в виде солей щелочных металлов. Биливердин получается при окислении билирубина. Он темно-зеленого цвета и всегда присутствует в желчи травоядных.

В желчи млекопитающих есть холевая, гликохолевая, хенодезоксихолевая, таурохолевая кислоты. В состав желчи, кроме желчных кислот и пигментов, входят холестерин, фосфатиды, омыленные и свободные жиры, продукты распада белков (мочевина, мочевая кислота, пуриновые основания), натриевые, калиевые, кальциевые соли угольной, фосфорной и других кислот.

Значение желчи в процессах пищеварения многообразно. Она понижает поверхностное натяжение растворов и облегчает превращение жиров в тонкую эмульсию, в виде которой они легче перевариваются липазой. Благодаря своей щелочности желчь способствует нейтрализации кислого содержимого, поступающего в кишечник из желудка, и прекращает действие пепсина, разрушающего трипсин. Под влиянием желчи усиливается действие липазы, амилазы и протеолитических ферментов поджелудочного и кишечного соков. Желчные кислоты легко образуют комплексные соединения с жирными кислотами, это

облегчает их всасывание в кишечнике. Желчь обладает бактерицидным и дезодорирующим свойствами.

Вне периодов пищеварения желчь в кишечник не поступает. Выход из желчного протока закрыт специальным сфинктером, и желчь собирается в желчном пузыре. У лошади, верблюда, оленя, крыс и голубей желчного пузыря нет, его функцию выполняют желчные ходы больших размеров (расширение общего печёночного протока), поэтому желчь может поступать в кишечник непрерывно.

В двенадцатиперстную кишку желчь начинает поступать через 5 - 10 мин после приема корма, и выделение ее продолжается 6 - 8 ч. Первые порции поступающей желчи более темные и более густые, так как вначале выделяется желчь из желчного пузыря, затем поступает более светлая печеночная желчь.

Из желчного пузыря желчь выделяется вследствие сокращения его стенок. Одновременно с этим происходит расслабление сфинктера, закрывающего желчный проток у входа в двенадцатиперстную кишку. Секреция и выделение желчи у сельскохозяйственных животных имеют те же закономерности, что и у собак. Выделение желчи в кишку регулируется рефлекторным и гуморальным путем. Рефлекторное выделение желчи начинается при поступлении корма в желудок и кишечник или при показе корма, то есть условно-рефлекторно. Корм в желудке механически раздражает его рецепторы, что вызывает рефлекторное сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока. Рефлекторное воздействие на процесс выделения желчи осуществляется через блуждающие и симпатические нервы. Раздражение блуждающих нервов усиливает выделение желчи, а симпатических — тормозит. Это происходит потому, что блуждающие нервы вызывают сокращение стенок пузыря и расслабление сфинктера, а симпатические нервы, наоборот, осуществляют сокращение сфинктера и расслабление пузыря. Центральная регуляция желчевыделительной функции печени у животных происходит с помощью гипоталамолимбических образований мозга. К ним относят латеральные, вентромедиальные ядра гипоталамуса, базальные и латеральные ядра миндаины.

Гуморальным раздражителем, вызывающим сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера желчного протока, служит гормон холецистокинин. Он образуется в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки под влиянием соляной и жирных кислот и некоторых других веществ.

Выделение желчи зависит от характера принимаемой пищи. Наибольшее количество желчи у собак выделяется на молоко, так как оно содержит жир, наименьшее - на хлеб. Общее количество выделяющейся желчи в сутки составляет: у лошадей – 6 - 7,2 л, у крупного рогатого скота – 7 - 9,5 л, у овец и коз - 1 - 1,5 л, у свиней - 2,4 - 3,8 л. При содержании животных на пастбище или при включении в зимний рацион концентратов (овес, жмых) образование и выделение желчи усиливаются.

Собственно кишечный сок является продуктом бруннеровых, либеркюнновых желез и энтероцитов тонкого кишечника. Железы вырабатывают жидкую часть сока, содержащую минеральные вещества и муцин. Ферменты сока выделяются распадающимися энтероцитами, которые образуют его плотную часть в виде мелких комочков. Регуляция секреции жидкой части сока осуществляется нервными и гуморальными механизмами. Причем нервная регуляция преимущественно обеспечивается интрамуральными нервными сплетениями кишечника – мейснеровым и ауэрбаховым. При поступлении химуса в кишечник он раздражает его механорецепторы. Нервные импульсы от них идут к нейронам сплетений, а затем к кишечным железам. Выделяется большое количество сока богатого муцином. Ферментов в нем мало, так как на слушивание и распад энтероцитов нервные механизмы и гуморальные факторы не влияют. Усиливают выделение сока продукты переваривания белков и жиров, панкреатический сок, желудочный ингибирующий пептид, вазоактивный интестинальный пептид, мотилин. Тормозит соматостатин. Процесс пищеварения в тонком кишечнике состоит из трех последовательных этапов (периодов): полостное пищеварение - пристеночное пищеварение - всасывание (мембранное пищеварение неразрывно завершается транспортом расщепленных

питательных веществ через клеточную оболочку в цитоплазму каёмчатых эпителиоцитов).

А. Д. Синещев предложил изучать кишечное пищеварение при помощи методики внешних анастомозов. Хирургическим путем разобщают в том или ином участке кишечник и создают здесь обходной путь (внешний анастомоз) для перехода содержимого из вышележащего отдела в нижележащий. Для одновременного изучения процессов пищеварения в двенадцатиперстной или других кишках и секреции поджелудочного сока применяют методику «тройника». Принцип этой методики заключается в наложении хронической фистулы на поджелудочную железу и внешнего анастомоза на двенадцатиперстную кишку и другие участки тонкого кишечника. Методика внешних анастомозов дает возможность расчленять кишечник на отдельные части и изучать процесс пищеварения в каждом отделе. Секреция сока у сельскохозяйственных животных происходит непрерывно, механизм образования и состав сока такие же, как и у собак.

В результате переваривания питательных веществ корма и смешивания его с пищеварительными соками содержимое тонкого кишечника приобретает вид однородной жидкой массы, которую называют химусом. Общее количество химуса очень велико: у овец оно составляет 15 - 20 л, у свиней - 50, у лошадей - 190, у верблюда - 124 - 146 л. В химусе тонкого кишечника около  $\frac{3}{4}$  содержимого приходится на долю пищеварительных соков. Например, у верблюда — представителя пустынных животных - химус тонкого отдела кишечника намного жиже, чем у других видов животных, хотя он и потребляет меньше воды.

Выделение в кишечник с пищеварительными соками большого количества воды, органических и минеральных веществ способствует созданию устойчивого состава химуса. Это имеет важное значение для процессов пищеварения и обмена веществ. При значительной потере химуса изменяется состав крови - в ней увеличивается содержание гемоглобина и эритроцитов. В результате выведения с химусом большого количества воды происходят снижение содержания минеральных веществ и

сдвиг кислотно-щелочного равновесия в организме, что может привести к гибели животного.

Движение тонкого кишечника осуществляется в результате сокращения продольных и круговых (поперечных) гладких мышц.

Для изучения движения кишечника используют различные методики: 1) наблюдение за животным со вскрытой брюшной полостью (исследуют движение кишок, погруженных в теплую ванну с физиологическим раствором); 2) наблюдение за движением кишечника через целлулоидное окошечко, вживленное в брюшную стенку животного; 3) графическая регистрация движения кишечника с помощью резинового баллончика, введенного через фистулу в кишку; 4) наблюдение или фотографирование кишечника при помощи рентгеновых лучей после наполнения кишки контрастной массой (например, сернокислым барием); 5) запись движения изолированного отрезка кишки, помещенного в раствор Рингера.

Различают следующие виды движений кишечника: маятникообразные, ритмические (сегментированные) и перистальтические.

Маятникообразные движения - на концах короткого участка кишечника образуются узкие перехваты вследствие сокращения кольцевой мускулатуры. В участке, ограниченном этими перехватами, сокращаются продольные мышцы - кишка укорачивается и расширяется, при расслаблении этих мышц она удлиняется и суживается. В результате таких движений химус передвигается то краниально, то каудально и перемешивается с пищеварительными соками.

Ритмические, или сегментированные, движения - в результате сокращения круговых мышц на кишечнике образуются перетяжки, разделяющие кишку на множество сегментов. В следующие несколько секунд в расширенной части каждого сегмента также образуется перетяжка, и она разделяется пополам, а половины двух соседних сегментов преобразуются затем в один новый сегмент. Такие сокращения повторяются многократно. Они не вызывают продвижения химуса вдоль кишечника, но спо-

собствуют, как и маятникообразные движения, перемешиванию содержимого и тесному соприкосновению его со стенкой кишки.

Перистальтические движения вызывают поступательное продвижение химуса по кишечнику. Сокращаются круговые мышцы, образуя кольцевой перехват, впереди него полость кишки расширяется. Благодаря таким сокращениям содержимое кишки выжимается из суженного участка и передвигается в расширенный. Затем сокращение круговых мышц распространяется на следующий участок.

Когда по длине кишки проходит несколько таких волнообразных сокращений, то движения кишки принимают сходство с движением дождевого червя. Поэтому такие движения и получили название червеобразных, или перистальтических.

Перистальтические сокращения следуют одно за другим с определенным ритмом и скоростью, при этом химус продвигается только в одном направлении.

Характерная особенность двигательной функции кишечника - автоматия - способность кишечника ритмически сокращаться при нарушении нервных связей с центральной нервной системой или же после полного изолирования его от организма. Так, изолированный отрезок тонкой кишки, помещенный в раствор Рингера, сокращается длительное время. Автоматия обусловлена ганглиозными клетками ауэрбахова сплетения, она присуща и мышечным элементам кишечника. Роль ганглиозных нервных клеток заключается в координации сокращений продольных и круговых мышц кишечника.

На сокращения кишечной мускулатуры влияют центральная нервная система, механические и химические раздражения, а также состояние других отделов пищеварительного тракта и всего организма в целом. Импульсы из центральной нервной системы по блуждающим и симпатическим нервам идут к мышцам кишечника. Действие этих нервов изучено в опытах с раздражением их индукционным электрическим током. Раздражение блуждающего нерва усиливает мышечные сокращения и повышает их тонус, а симпатического — снижает тонус. В зависимости от силы раздражения и тонуса кишечной



мускулатуры эффект от раздражения нервов может быть противоположным. Так, раздражение блуждающего нерва в момент возбужденного состояния кишечника (повышенный тонус) обуславливает ослабление его сокращений. При сильном раздражении симпатического нерва сокращения наблюдают в том случае, когда тонус кишки ослаблен и она находится в покое.

На движения кишечника влияют и различные эмоциональные состояния, например, гнев, страх, боль приводят обычно к угнетению кишечных сокращений. При некоторых сильных эмоциях (страх и др.) иногда возникает бурная перистальтика, вызывающая так называемый нервный понос.

Движения кишечника изменяются и под влиянием механического раздражения рецепторов слизистой оболочки. При растяжении стенки кишки химусом, поступающим из желудка, начинаются перистальтические и маятникообразные движения. Сильным раздражителем кишечных движений служит грубый корм, содержащий трудноперевариваемое вещество - клетчатку.

К химическим раздражителям, возбуждающим движения кишечника, относят холин, энтерокринин, серотонин. Эти вещества образуются в слизистой кишок во время пищеварения, всасываются и поступают в кровь, действуя гуморально. Энтерокринин и серотонин рассматривают как специфические гормоны - возбудители движений кишок.

На движения кишечника влияют и химические передатчики нервного импульса - медиаторы. Они образуются в окончаниях вегетативных нервов, иннервирующих кишечник. При раздражении блуждающего нерва выделяется ацетилхолин, симпатического - норадреналин (симпатин). Они действуют местно, так как быстро разрушаются ферментами: ацетилхолин - холинэстеразой, а норадреналин - аминоксидазой, присутствующими в крови и в клетках тела. Если в опыте на собаках с перекрестным кровообращением воспрепятствовать разрушению ацетилхолина холинэстеразой и раздражать у одной из собак блуждающий нерв, то можно наблюдать усиление сокращения кишок у обеих собак. Это можно объяснить тем, что ацетилхо-

лин, образующийся в окончаниях блуждающего нерва, поступает в кровь и возбуждает мышцы кишки другой собаки.

Движения кишечника усиливают желчь, экстрактивные вещества, кислоты, щелочи, растворы солей и продукты переваривания белка - полипептиды. Механизм влияния этих химических, а также механических раздражителей, действующих на слизистую кишечника, весьма сложен. Они могут или влиять рефлекторно, возбуждая хеморецепторы слизистой, или стимулировать образование химических веществ, которые, всасываясь в кровь, гуморально действуют на движения кишечника. В движении кишечника сельскохозяйственных животных и его регуляции отмечают те же закономерности, что у собак и других животных.

Для ферментативного расщепления пищи важное значение имеет соприкосновение (контакт) ее со слизистой оболочкой кишечника. Переваривание питательных веществ на поверхности слизистой тонкого кишечника получило название пристеночного (мембранного) или контактного пищеварения.

В результате движений кишечника происходит непрерывное перемешивание химуса и его соприкосновение со щеточной каймой. Пищевые частицы, размеры которых меньше расстояния между микроворсинками, поступают в щеточную кайму и здесь подвергаются пристеночному перевариванию. Более крупные частицы не могут проникнуть в зону пристеночного пищеварения и, оставаясь в полости кишечника, подвергаются расщеплению ферментами химуса до более мелких размеров.

Отличие пристеночного пищеварения от полостного заключается в следующем. Полостное пищеварение осуществляется под действием ферментов, выделяемых в полость пищеварительного тракта. Эти ферменты перемещаются вместе с химусом и участвуют в первоначальных стадиях пищеварения. Пристеночное пищеварение происходит под влиянием как ферментов, адсорбированных из химуса, так и ферментов, структурно связанных с мембраной кишечных клеток.

Пристеночное пищеварение свойственно не только ки-

щечнику сельскохозяйственных животных; слизистые желудка лошади, свиньи, сычуга и преджелудков жвачных тоже обладают гидролитической активностью. Опыты с инкубированием субстрата в присутствии кусочков рубца, сетки, книжки, сычуга и тонкого кишечника показали, что гидролиз крахмала до сахарозы и дипептида глициллейцина протекает значительно интенсивнее, чем без них. Пристеночный гидролиз крахмала наиболее активно протекает с участием слизистой книжки, а гидролиз сахарозы - слизистой сетки. Кроме того, в слизистой оболочке присутствуют щелочная и кислая фосфатазы, сукцинатдегидрогеназа. Наличие данных ферментов и определяет высокую резорбирующую и гидролизующую способность преджелудков, особенно рубца; поэтому 70 - 80 % углеводов (легкопереваримых) гидролизуются и всасываются в преджелудках. Указанное подтверждается и гистохимическими исследованиями. Так, щелочную, кислую фосфатазу и сукцинатдегидрогеназу гистохимически обнаруживают даже в роговом слое.

Электронно-микроскопическими исследованиями слизистой преджелудков установлено наличие в ней множества межклеточных щелей, а также своеобразное несплошное расположение ее рогового слоя. В межклеточных пространствах происходит адсорбция ферментов, участвующих в гидролизе.

На свободной поверхности слизистой сычуга овец находятся цитоплазматические выпячивания (микроворсинки), которые имеют меньшие размеры и расположены реже по сравнению с таковыми тонкого кишечника. На поверхности одной клетки слизистой пилорической части насчитывается до 290 - 360 микроворсинок, в области дна желудка - 200 - 220, а в кардиальной части число их уменьшается почти в 2 раза. Количество микроворсинок варьирует в зависимости от функционального состояния железистых клеток.

#### Контрольные вопросы.

1. Какие функции имеются у тонкого кишечника и в чём они заключаются?
2. Из каких слоёв состоит стенка тонкого кишечника?

3. Из каких слоёв состоит слизистая оболочка?
4. Какими клетками представлен эпителиальный слой слизистой оболочки?
5. Из каких структур состоит гликокаликс, и какую физиологическую роль выполняет?
6. Какими методами исследуют секреторную деятельность поджелудочной железы?
7. Что входит в состав сока поджелудочной железы?
8. В чём состоит функция трипсина и химотрипсина?
9. В чём состоит функция карбоксиполипептидазы?
10. В чём состоит функция дипептидазы?
11. В чём состоит функция эластазы и протаминазы?
12. В чём состоит функция  $\alpha$ -амилазы, мальтазы, лактазы и инвертазы?
13. В чём состоит функция липазы?
14. Какими методами была доказана сложнорефлекторная регуляция секреции поджелудочного сока?
15. Как связана гуморальная регуляция секреции поджелудочного сока с образованием просекретина?
16. Как действуют на уровень секреции сока поджелудочной железы панкреозимин, гастрин, инсулин, бомбизин, субстанция П, соли желчных кислот?
17. Как действует на уровень секреции сока поджелудочной железы соматостатин?
18. Как зависит характер секреции сока поджелудочной железы собаки от вида пищевых веществ?
19. Методы изучения образования и выделения желчи у животных.
20. Какие факторы усиливают образование желчи?
21. В чём заключается роль желчи в процессах пищеварения?
22. В чём особенность желчных ходов у лошади, верблюда, оленя, крыс и голубей?
23. С помощью каких образований мозга происходит центральная регуляция желчевыделительной функции печени у животных?

24. Как действует на процесс выделения желчи гормон холецистокинин, который образуется в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки под влиянием соляной и жирных кислот?
25. Как зависит выделение желчи у собак от характера принимаемой пищи.
26. На какие 3 этапа делится процесс пищеварения в тонком кишечнике?
27. Как влияет количество воды в химусе на состав крови животного?
28. Какие методы используют для изучения движения кишечника?
29. В чём отличие маятникообразных, ритмических и перистальтических движений кишечника?
30. Чем обусловлена автоматия кишечника?
31. Как действует раздражение блуждающего нерва и симпатической нервной системы на интенсивность мышечных сокращений тонкого кишечника?
32. Как действуют энтерокринин и серотонин на интенсивность мышечных сокращений тонкого кишечника?
33. В чём отличие пристеночного пищеварения в тонком кишечнике от полостного?
34. В каких структурах желудочно-кишечного тракта, кроме тонкого кишечника, происходит пристеночное пищеварение?

### **Пищеварение в толстом кишечнике**

Невсосавшаяся часть химуса из тонких кишок переходит в начальный участок толстого кишечника через илеоцекальный сфинктер. Он пропускает содержимое только в одном направлении. Сфинктер открывается периодически, и химус небольшими порциями поступает в слепую кишку. Раскрытие сфинктера - это рефлекторный процесс, происходящий в результате раздражения рецепторов в вышележащих отделах пищеварительного тракта. При наполнении слепой кишки и ее растяжении сфинктер плотно закрывается и не допускает выхода содержимого из тонких кишок.

Толстый кишечник является заключительным отделом пищеварительного тракта, где заканчивается переваривание пищи и всасывание питательных веществ. Это также место, где временно скапливаются непереваренные остатки пищи - фекальные массы, от которых организм готовится очиститься. Стенка толстой кишки состоит из четырех слоев.

1. Слизистая оболочка состоит из эпителиального слоя, базальной мембраны (собственный слой слизистой оболочки) и мышечного слоя. Эпителиальный слой, выстилающий внутреннюю поверхность толстой кишки, состоит из цилиндрического эпителия, который вырабатывает слизь и всасывает жидкость. Слизистая оболочка в отличие от слизистой тонких кишок, лишена круговых складок, ворсинки - сглажены, а лимфоидная ткань образует в ней лишь одиночные фолликулы. Однако кишечные крипты глубже, а среди клеток однослойного цилиндрического эпителия очень много бокаловидных клеток, количество которых увеличивается по направлению к прямой кишке. Поэтому в толстых кишках выделяется много лишней ферментов слизи, которая облегчает продвижение непереваренных остатков пищи. Поверхность клеток покровного эпителия, как и в тонкой кишке, покрыта микроворсинками, но менее выраженными. Кроме того, в эпителии встречаются энтероэндокринные клетки. Миграция клеток из глубины крипт к поверхности эпителия происходит также, как и в тонкой кишке. Собственный слой слизистой оболочки толстого кишечника состоит из рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани, в ней часто находятся эозинофилы, которые могут проникать в эпителий крипт. В собственном слое слизистой оболочки толстого кишечника часто встречаются солитарные лимфоидные фолликулы, лимфоциты из которых эмигрируют в окружающую соединительную ткань и проникают в эпителий. Мышечный слой слизистой оболочки толстой кишки сильнее выражен, чем в тонком кишечнике, и состоит из двух слоев. Внутренний его слой более плотный, образован преимущественно циркулярно расположенными пучками гладких мышечных клеток. Наружный слой представлен пучками гладких мышечных клеток, ори-

ентированных частично продольно, частично косо по отношению к оси кишки. Мышечные клетки в этом слое расположены более рыхло, чем во внутреннем. Иногда пучки гладких мышечных клеток проникают из этого слоя в подслизистую оболочку, где они с помощью эластических волокон оказываются связанными с оболочками сосудов. Местами мышечный слой слизистой оболочки пронизан скоплениями лимфоидной ткани. В собственном слое мышечной оболочки встречаются мелкие кровеносные сосуды. Часть прямой кишки, примыкающая к анальному отверстию (аноректальный отдел), лишена крипт и покрыта многослойным плоским эпителием. Он плавно переходит в эпидермис кожи. Слизистая оболочка аноректального канала образует продольные складки или колонки. В этом участке постепенно исчезает мышечная пластинка слизистой. Здесь хорошо развито венозное сплетение.

2 Подслизистая оболочка толстой кишки состоит из рыхлой волокнистой неоформленной соединительной ткани, в которой находится много жировых клеток. Здесь располагаются сосудистые, а также нервные подслизистые сплетения. В подслизистой оболочке ободочной кишки всегда очень много лимфоидных фолликулов, они заходят сюда из собственного слоя слизистой оболочки.

3 Мышечная оболочка толстой кишки представлена двумя слоями гладкой мышечной ткани: внутренним — циркулярным и наружным — продольным. Наружный слой мышечной оболочки в толстой (ободочной) кишке имеет особое строение. Этот слой не сплошной, а пучки гладких мышечных клеток в нем собраны в три ленты, тянущиеся вдоль всей кишки. В участках кишки, лежащих между лентами, располагается лишь тонкий слой, состоящий из незначительного количества продольно расположенных пучков гладких мышечных клеток. Эти участки образуют вздутия, выбухающие наружу. Продольно идущие пучки мышечных клеток, расположенные в этих выбуханиях, часто соединяются с пучками мышечных клеток циркулярного слоя. Между двумя слоями мышечной оболочки располагается прослойка рыхлой волокнистой неоформленной соеди-

нительной ткани, в которой проходят сосуды и находится межмышечное нервное сплетение.

4 Серозная оболочка покрывает толстую кишку снаружи, состоит из тонкого слоя фиброзной эластичной ткани, иногда она имеет пальцеобразные выросты. Эти выросты представляют собой скопления жировой ткани, покрытые слоем мезотелия. Серозная оболочка толстого отдела кишечника в целом такая же, как в других отделах, но в конечном участке прямой кишки она замещается адвентицией - соединительной тканью, не одетой мезотелием.

Железы толстых кишок выделяют небольшое количество сока. В нем содержатся такие же ферменты, что и в соке тонких кишок, но их мало и переваривающая сила у них небольшая. В слизистой оболочке толстых кишок много бокаловидных клеток, выделяющих слизь. Реакция содержимого в передней и средней части толстого кишечника щелочная, а в задней части, ближе к прямой кишке, становится кислой. Секретция сока в толстых кишках обусловлена в основном механическим раздражением стенок кишечника. Пищеварение в толстом кишечнике осуществляется главным образом за счет ферментов, принесенных с химусом из тонких кишок. У плотоядных переваривание питательных веществ корма в толстом кишечнике имеет большое значение, так как он почти полностью переваривается и всасывается в тонком кишечнике.

В толстом кишечнике находится огромное количество бактерий (до 15 млрд. в 1 г содержимого), которые вызывают сбраживание углеводов и гниение белков. Под влиянием бактерий из остатков питательных веществ химуса образуются кислоты и различные газообразные вещества: сероводород, двуокись углерода, метан, водород. При гнилостном разрушении белка и невсосавшихся его продуктов образуются ядовитые для организма соединения: крезол, фенол, скатол, индол, меркаптан и другие, которые всасываются в кровь и обезвреживаются в печени. В толстом кишечнике происходит изменение некоторых веществ. Так, за счет сероводорода образуются сульфиды, билирубин превращается в стеркобилин, холестерин - в копростерин.



Для процессов пищеварения в толстом кишечнике важное значение имеют бактерии, расщепляющие клетчатку. Если у жвачных клетчатка расщепляется в основном в преджелудках, то у животных с однокамерным желудком, особенно у лошади, это происходит в слепой кишке. Слепая кишка у лошади — это как бы «второй желудок»; объем ее 32 - 36 л, здесь переваривается до 40 - 50 % клетчатки и до 39 % белка. Слепую кишку лошади можно назвать ферментационным отделом пищеварительного тракта, микробная популяция которой несколько сходна с таковой в преджелудках жвачных. Основное переваривание клетчатки грубого корма у лошади происходит в слепой кишке. В слепой кишке имеются бактерии, которые вызывают сбраживание клетчатки с образованием летучих жирных кислот. Грамотрицательные палочки, стрептококки, дрожжи и целлюлозолитические бактерии обеспечивают разложение и утилизацию непереваренных остатков корма и компонентов пищеварительных секретов, подавляют развитие патогенных (в частности, гнилостных) микробов, участвуют в синтезе витаминов группы В и К, выполняют антигенную и барьерную функции, способствуя нормальной деятельности иммунной системы. Отмечено влияние микрофлоры на скорость обновления кишечного эпителия, толщину кишечной стенки, образование иммунных глобулинов типа А. В толстом кишечнике всасываются летучие жирные кислоты (ЛЖК), аминокислоты, глюкоза, вода, минеральные соли.

Щелочная среда, необходимая для жизнедеятельности бактерий, создается слизью. Пищеварительные процессы продолжают и в большой ободочной кишке, но в малой ободочной кишке их почти нет, реакция среды здесь кислая.

У свиней в толстом кишечнике химус находится от 16 до 20 ч. Несмотря на длительное пребывание остатков питательных веществ корма, процессы переваривания здесь идут в значительно меньших размерах. В толстый кишечник свиней поступает обычно небольшое количество углеводов и белков корма, не успевших перевариться и всосаться в предыдущих отделах пищеварительного тракта. В толстые кишки этих животных по-

стует около 14 % углеводов и около 12 % белка корма, а переваривается здесь лишь до 9 % углеводов и до 3 % белка.

В толстом кишечнике жвачных сбраживается и всасывается в кровь 15 - 20% клетчатки корма. В химусе слепой кишки овец находится значительное количество общего азота и его фракций (белкового азота - 81,8 - 82,6 %, небелкового - 16,7-18,1) и идентифицируются до 17 аминокислот.

По мере продвижения по толстому кишечнику полужидкая каша (химус) из тонкого кишечника превращается в фекальный комок. К почти сухим пищевым остаткам после впитывания воды добавляется множество мертвых бактерий кишечной флоры, отшелушившиеся клетки со стенок кишечника и другие органические вещества, составляющие фекальные массы. Толстые кишки являются и органами выделения: через их стенки выделяются минеральные и некоторые другие вещества. В задних отделах толстого кишечника содержится сгущенное вследствие всасывания воды. Здесь образуется кал.

Движения толстого кишечника изучали (в основном на собаках) теми же методами, что и тонкого. Движения толстых кишок носят такой же характер, как и тонких, но они более слабые и очень медленные. В слепой и ободочной кишках наряду с перистальтическими происходят и антиперистальтические движения, что обеспечивает лучшее перемешивание содержимого. Из слепой кишки содержимое сильными перистальтическими сокращениями перебрасывается в большую ободочную кишку.

Толстые кишки собак обладают автоматией, которая выражена слабее, чем в тонких. Слепая кишка и часть большой ободочной кишки иннервируются блуждающими нервами, идущими от крестцовой части спинного мозга. Симпатическую иннервацию толстые кишки получают от верхнего, и в основном, от нижнего брыжеечного узлов. Влияние нервной системы на движения толстых кишок изучено мало. Движения толстой кишки возбуждаются преимущественно в результате механических раздражений слизистой оболочки.

У сельскохозяйственных животных существуют те же закономерности двигательных явлений в толстых кишках, что и

у собаки. У лошади и мелких жвачных при сокращении мышц в заднем отделе толстого кишечника образуются перехваты, замыкающие весь просвет кишки. Они наиболее выражены в том отделе, где происходит формирование и уплотнение кала.

#### Контрольные вопросы.

1. Из каких слоёв состоит стенка толстой кишки?
2. В чём состоят особенности строения слизистой оболочки толстой кишки по сравнению с тонкой?
3. В чём состоят особенности строения мышечной оболочки толстой кишки?
4. В чём состоит роль микроорганизмов толстого отдела кишечника в переваривании питательных веществ у животных?
5. Особенности переваривания питательных веществ в толстом отделе кишечника у свиней, жвачных?
6. В чём состоит автоматия толстых кишок?

#### Дефекация у животных

В нижнем отделе толстой кишки в результате всасывания воды содержимое сгущается в 15—20 раз и начинается формирование кала. В состав его входят кишечная слизь, остатки отмершего эпителия слизистой оболочки кишечника, холестерин, ферменты, желчь, придающая калу характерный цвет, минеральные вещества и микроорганизмы. Последние составляют около 20—30 % от объема кала. Кроме того, в кале содержатся части корма, оставшиеся неперевавленными, в том числе клетчатка.

Общее количество кала у животных зависит от характера и количества корма. При растительном корме кала больше, чем при животном. Корова ежесуточно выделяет около 40 кг, овца - около 3, лошадь при кормлении луговым сеном - 16 - 17, а при даче овса и сена - 9 - 10 кг кала.

Каловые массы накапливаются в заднем отделе толстой кишки перед выходом в прямую. Дефекация - это освобождение толстых кишок от каловых масс. В акте дефекации принимают участие гладкая мускулатура внутреннего сфинктера заднего прохода, малая ободочная и прямая кишка и поперечнополосатые мышцы: мышцы брюшного пресса, спины, грудной клетки, хвоста и задних конечностей.

Иннервация мышц, участвующих в дефекации, следующая: двигательные нервные волокна гладкой мускулатуры, принадлежат к симпатической системе и отходят от центров первого порядка. Эти ганглии воспринимают возбуждение, идущее из крестцово-поясничной части спинного мозга. Поперечнополосатые мышцы получают импульсы по волокнам непосредственно из спинного мозга. Чувствительные нервные волокна связывают прямую кишку и запирающие мышцы с симпатической нервной системой и спинным мозгом.

Центр дефекации располагается в крестцово-поясничной части спинного мозга, который подчиняется церебральному центру, находящемуся в двигательных отделах мозговой коры.

Акт дефекации возникает при раздражении кишечника каловыми массами. Импульс к дефекации может возникать также при раздражении других нервных окончаний. Так, акт дефекации может возникать у крупного рогатого скота при дотрагивании до зада животного или при вставании. Другие чувствительные раздражения, напротив, могут задерживать акт дефекации.

Частота дефекации во многом зависит от количества кала и его свойств; оказывает влияние также и характер эксплуатации животного. Здоровая лошадь выделяет кал через каждые 2 - 5 часов, крупный рогатый скот - через 1,5 - 2 часа, собаки через сутки и при чистой мясной пище - через 2 - 3 дня. Эти средние цифры изменяются в зависимости от условий содержания и эксплуатации животных. Экспериментально установлено, что у собаки после бега, произошедшего через 2 часа после приема корма, акт дефекации задерживается вследствие удлинения прохождения пищи. При таком же беге, но через 6 - 10 часов после

приема пищи, акт дефекации ускоряется вследствие ускоренного прохождения корма через пищеварительный тракт. Если бег назначается в первый же час после еды, то опорожнение задерживается настолько, что последующая мышечная работа не устраняет вредных последствий.

При патологических состояниях может быть или замедление акта дефекации до полного его прекращения, или же, напротив, учащение с выделением кашицеобразного кала. В диагностическом отношении заслуживают также внимания напряженная, болезненная и непроизвольная дефекация.

Замедление дефекации, доходящее до прекращения, наблюдается при запорах. У крупного рогатого скота фекалии при запорах выделяются в виде плотных комочков, покрытых слизистой пленкой, с измененным цветом и необразующих при падении на землю характерных лепешек. У овец и коз фекалии при запорах представляют темные плотные куски, напоминающие по форме и цвету торф. Формирования в шарики не происходит. У лошадей при запорах фекалии представляют небольшие плотные комки, окрашенные в различный цвет в зависимости от корма и характера процесса в желудочно-кишечном тракте.

Запоры у животных могут быть при многих процессах. У жвачных причиной запора может быть атония рубца, его переполнение и метеоризм, а также тяжелые лихорадочные процессы. У лошади причиной возникновения запора может быть кормление соломенной сечкой, хронические катары желудка и кишечника. Стойкий запор отмечается у всех видов животных при непроходимости кишечника. У собак запоры развиваются на почве простатита, тяжелых проктитов и склеивания шерсти вокруг заднепроходного отверстия. Длительное замедление дефекации при нормальном содержании и кормлении возникает при стенозе кишечника, параличе прямой кишки и при хронических заболеваниях головного мозга. Временная задержка акта дефекации у лошадей возможна вследствие спазма отдельных участков кишечника, возникающего под влиянием какого-либо раздражения слизистой оболочки.

Более частая, чем в норме, дефекация отмечается при поносе. В основе появления поноса лежит усиление перистальтики ободочной кишки. Жидкое содержимое, поступающее в прямую кишку, служит сильным раздражителем, в силу чего и появляется частая дефекация. Наиболее частой причиной появления поноса у животных является быстрая смена корма, дача испорченных, недоброкачественных, а также водянистых кормов. У лошадей, не получавших зернового корма, кормление концентратами вызывает усиление перистальтики и появление поносов.

Более стойкие и упорные поносы возникают чаще вследствие воспалительного процесса в кишечнике и могут быть следствием различного рода инфекционных процессов. Профузные поносы появляются при паратифе телят и поросят, чуме и роже свиней, сибирской язве и чуме крупного рогатого скота, инфлюенце и инфекционной анемии лошадей. Кроме того, поносы могут быть у молодняка при отравлениях. Затяжные поносы у крупного рогатого скота, продолжающиеся неделями и месяцами, отмечаются при туберкулезе и паратуберкулезе.

Затрудненная дефекация характеризуется ненормально сильным и продолжительным сокращением брюшного пресса, искривлением спины, натуживанием и жилением животного. Затрудненная дефекация отмечается при длительных и тяжелых запорах, а также при уменьшении объема прямой кишки.

Затрудненная дефекация может сопровождаться тенезмами, которые характеризуются болезненными и сильными позывами к дефекации. При непроходимости у лошадей и крупного рогатого скота отмечается непрерывное жиление. Тенезмы могут привести к выпадению прямой кишки.

Болезненная дефекация, как правило, отмечается при тенезмах, хотя и затрудненная дефекация может быть также болезненной. Болезненная дефекация возникает на почве проникновения инородных тел в желудок или кишечник, у рогатого скота, например, травматическом перикардите, а также при воспалении брюшины. У собак болезненная дефекация возможна при склеивании волос в области ануса. У со-

бак, возможно также появление болезненности в случаях упорного стремления задержать акт дефекации, что приводит к опасным запорам, сопровождающимся скоплением огромного количества каловых масс и расширением прямой кишки.

Непроизвольная дефекация возникает у животных без соответствующей подготовки, в любом положении и без характерных телодвижений. Причиной непроизвольной дефекации может служить расслабление или паралич сфинктера прямой кишки, наиболее вероятной причиной которого является заболевание крестцовой части спинного мозга. В начальных стадиях заболевания отмечается задержка кала со скоплением его в расслабленной и расширенной прямой кишке. В дальнейшем, в более поздних стадиях развития процесса, картина меняется, и из заднего прохода периодически начинает появляться кашицеобразный или жидкий кал, который загрязняет окружность заднего прохода. Непосредственное раздражение прямой кишки вызывает только слабые и кратковременные сокращения, а введенная вода выливается малыми порциями и вяло.

Непроизвольная дефекация может возникать также при профузных поносах и тяжелых заболеваниях, связанных с истощением и вынужденным лежанием. При сильных поносах и травматических повреждениях заднего прохода наступают рефлекторные расслабления запирающих мышц, в результате чего возникает продолжительное зияние заднего прохода, причем фекальные массы, если они жидкие, выделяются непроизвольно, стекая к заднему проходу. Непроизвольную дефекацию не следует смешивать с опорожнением кишечника под влиянием испуга у собак и крупного рогатого скота.

Установлено, что 66% животных проводят дефекацию за 5-19 секунд. Большинство травоядных, включая слонов выпускают легковесный кал – «поплавки», тогда как для тигров и прочих плотоядных характерно создание «грузила». При этом крупные животные испражняются с большей скоростью. В частности, у слона кал выходит со скоростью 6 см/с, что в 6 раз превышает показатели собак.

## Контрольные вопросы.

1. Какие мышцы принимают участие в акте дефекации?
2. Какие факторы активизируют процесс дефекации?
3. Какова частота дефекации у разных животных, и от каких факторов она зависит?
4. Причины и признаки запоров и поносов у животных.
5. В каких случаях возникает непроизвольная дефекация у животных?
6. За какое время большинство животных проводят дефекацию?

## Особенности пищеварения у птиц

Система пищеварения у птиц имеет существенные структурные и физиологические особенности. Пищеварительная система птицы компактна и в то же время чрезвычайно эффективна. Некоторые мелкие птицы ежедневно перерабатывают количество корма, эквивалентное приблизительно 30% массы их тела. Птицы обычно предпочитают концентрированные корма высокой энергетической ценности, насекомых и других животных, плоды и семена. Они редко питаются только листьями растений, травой. Для домашней птицы листья растений, трава являются только дополнением к концентратной диете как источник витаминов, минеральных веществ и некоторого количества воды.

У птиц отсутствуют губы, зубы, щеки. Челюсти в форме клюва выполняют функцию захвата корма. На твердом небе имеются специальные конусообразные сосочки, направленные назад и способствующие продвижению корма в пищевод. Подобные сосочки находятся на кончике и спинке языка, кроме того, на корне языка имеются нитевидные сосочки. Движения языка и сосочки в целом обеспечивают продвижение захваченной порции корма в глотку, поступление в пищевод.

На дне и крыше полости клюва расположены небольшие слюнные железы. Смешанная слюна представляет собой густую



и вязкую мутноватую жидкость слабощелочной реакции. В ней много слизи, муцина и фермента амилазы. За сутки выделяется от 3 до 20 мл слюны. Птицы захватывают корм клювом. Корм, поедаемый птицами разных видов, отличается по свойствам. Соответственно и пищеварительный аппарат у разных видов птиц имеет свои структурно-физиологические особенности.

Захваченная порция корма не пережевывается, а увлажняется слюной и движениями языка перемещается в глотку и далее в пищевод и зоб. Вкусовые палочки в толще языка обеспечивают формирование вкусового ощущения.

Пищевод состоит из двух отделов - верхнего и нижнего. Верхний отдел начинается от глотки и заканчивается зобом, нижний отдел - от зоба и заканчивается у железистого желудка. Верхний отдел пищевода длиннее, чем нижний.

Зоб представляет собой расширение пищевода, полостной мышечный орган перед входом в грудную полость. На месте входа и выхода в нем имеются сфинктеры. Зоб хорошо развит у кур, индеек, цесарок, голубей, у гусей и уток менее развит и представляет истинное расширение пищевода.

Пищевод и зоб имеют хорошо развитую мышечную стенку. Внутренняя поверхность зоба выстлана многослойным плоским эпителием. В рыхлой соединительной ткани его стенки располагаются альвеолярно-трубчатые железы, секретирующие слизистый секрет, не содержащий ферментов. Пищеварение в зобе характеризуется сложной двигательной-секреторной функцией. Здесь осуществляются два вида сокращений - перистальтические и тонические. Они сложно сочетаются и обеспечивают вначале поступление корма в левую половину зоба, затем в правую. Для зоба характерна определенная закономерность двигательной деятельности: 5 - 12 последовательных сокращений чередуются с паузой по 10 мин. Непосредственно после заполнения зоба кормом движения его замедляются или полностью прекращаются на 35 - 40 мин. Движения зоба обеспечиваются сокращениями циркулярных и продольных гладких мышц; их регулируют блуждающие и симпатические нервы. Мелкие компоненты содержимого зоба в

первые минуты переходят в нижний отдел пищевода, более крупные задерживаются до 14 ч.

Поступление корма в зоб сопровождается возбуждением его желез. В зобе с помощью собственного секрета и слюны происходят размягчение и набухание корма, а также превращение питательных веществ корма за счет ферментов корма, микроорганизмов и слюны.

В зобе обитают аэробные микроорганизмы, лактобациллы, кишечная палочка, энтерококки, грибы, дрожжевые клетки. Гидролизуются преимущественно углеводы – 8 - 13% растворимых углеводов корма, в небольшом количестве белки и жиры. Конечными продуктами превращения углеводов являются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты. Главная функция зоба - емкостная.

Перемещение содержимого из зоба происходит за счет небольших сокращений в области зобной воронки. Вначале появляется одно сокращение, через 1 - 3 мин возникает вторая волна, позже 2 - 3 последовательных сокращения, затем длительный покой. Основная масса содержимого эвакуируется из зоба в первые 3 - 6 ч, меньшая часть - в последующие 8 ч. Нижний отдел пищевода переходит в желудок.

Желудок птиц состоит из двух отделов - железистого желудка и мышечного желудка. Слизистая оболочка его состоит из однослойных железистых эпителиальных клеток, вырабатывающих специальный секрет, который на ее поверхности затвердевает, образуя защитный слой - кутикулу. Кутикула стирается и постоянно заменяется новым секретом. Секрет содержит и соляную кислоту.

Содержимое зоба через нижний отдел пищевода поступает в железистый желудок и вызывает усиленную секрецию его сока. Корм растирается, перемешивается, подвергается химическому превращению за счет желудочного сока и забрасываемых периодически из кишечника поджелудочного сока, желчи и кишечного сока.

Секреция желудочного сока осуществляется непрерывно. Прием корма стимулирует образование и выделение

желудочного сока у кур до 11 - 13 мл/ч. Желудочный сок содержит фермент пепсин; липаза в нем отсутствует, так как птицы не питаются молоком.

Механизм возбуждения желудочных желез нервно-гормональный. Установлены сложно-рефлекторная и желудочная рефлекторно-гормональная фазы возбуждения и регуляции желудочных желез. Влияние на желудочные железы осуществляется через блуждающие и чревные нервы. Сильным возбудителем желудочных желез является белок; максимальная секреция желудочного сока и фермента пепсина отмечается при содержании белка в рационе в пределах 15 - 25%. Большое количество белка у кур, уток и гусей вызывает перевозбуждение желудочных желез и, как следствие, угнетение их секреции.

Железистый желудок выполняет и двигательную функцию; ритм движения - одно сокращение в минуту. Содержимое задерживается здесь на непродолжительное время, не более часа, и в основном пропитывается желудочным соком. Затем переходит в мышечный желудок.

Пищеварение в мышечном желудке интенсивное за счет ферментов желудочного сока обоих желудков и сокращений самого мышечного желудка. Мышечный желудок птиц осуществляет два вида сокращений: фазные и тонические. Они проявляются одновременно. На фоне периодического повышения и понижения тонуса мышц происходит двухфазное сокращение желудка.

Цикл движения мышечного желудка начинается с сокращения верхней промежуточной мышцы. В период ее укорочения начинается сокращение передней главной. В начале расслабления последней происходят последовательные сокращения нижней промежуточной и затем задней главной мышцы. При сокращении промежуточной мышцы содержимое краниального мешка выдавливается в щелевидную полость между пластинами кутикул главных мышц. Последующие сокращения передней главной мышцы смещают содержимое щелевидной полости в заднем направлении. Сокращение нижней промежуточной мышцы обеспечивает вытеснение

химуса каудального мешка в полость между главными мышцами. Задняя главная мышца продвигает содержимое в направлении краниального слепого мешка.

Главные мышцы в каждом цикле сокращений производят встречные движения, оказывая растирающее воздействие на частицы корма. Асимметричность расположения волокон в главных мышцах желудка обеспечивает возможность осуществления и боковых движений.

Одновременно в мышечном желудке происходит и химическое превращение корма за счет ферментов соков: желудочного, а также поджелудочного, кишечного и желчи, которые забрасываются через неплотно закрытый сфинктер. Сфинктер между мышечным желудком и 12-перстной кишкой периодически открывается в период пищеварения, и в желудок затекает содержимое кишечника с ферментами поджелудочного сока, желчи, кишечного сока. Поэтому в мышечном желудке интенсивно перевариваются белки, жиры и углеводы. Время желудочного пищеварения составляет 3 ч. Наиболее развит мышечный желудок у гусей, которые потребляют много травы на выпасах.

Входное и выходное отверстия в мышечном желудке расположены близко. В связи с этим сокращения мышечного желудка сопровождаются эвакуацией жидкого желудочного содержимого, а твердые и более крупные частицы корма задерживаются в желудке и подвергаются более глубоким превращениям. Содержимое из желудка поступает в 12-перстную кишку порциями и периодами. Сфинктер между ними закрывается неплотно.

Тонкий отдел кишечника имеет форму спирали, характерную для органов с большими функциональными возможностями и расположен между воздухоносными мешками. Тонкая кишка, подобно таковой млекопитающих, состоит из 12-перстной, тощей и подвздошной кишок. 12-перстная кишка имеет вид петли. Между тощей и подвздошной кишками нет резкой границы.

У птиц по сравнению с млекопитающими кишечник короткий. Общая длина тонкого отдела у взрослых кур 140 - 150

см, общая длина всего кишечника более 170 см, пищеварительного тракта - 210 см, т. е. в 6 раз превышает длину туловища, а у цыплят составляет отношение 1:4. Общая длина тонкого кишечника у уток 159 см, гусей - 234, индеек - 205 см. Длина 12-перстной, тощей и подвздошной кишок соответственно у кур 30, 102 и 18 см, уток - 38, 116 и 14 см, гусей - 46, 165 и 23 см, индеек - 37, 140 и 28 см.

Ворсинки кишечника тонкие, нежные, листовидной и пальцевидной формы; их больше в 12-перстной кишке; на 1 см<sup>2</sup> у кур их приходится 415, уток - 1512, гусей - 2051, индеек - 292. Высота ворсинок достигает 1мм, диаметр - 100 - 200 мкм. Площадь поверхности слизистой оболочки тонкого кишечника у кур составляет около 2,0 м<sup>2</sup>, уток - 1,5, гусей - 5,5, индеек - 8,6 м<sup>2</sup>. В 12-перстную кишку впадают протоки поджелудочной железы и желчные протоки.

Поджелудочная железа хорошо развита, имеет большой размер и массу: у кур  $2,8 \pm 0,12$ г, уток -  $7,9 \pm 0,30$ , гусей -  $9,1 \pm 0,38$  г. Она имеет две доли; у кур и уток - по три протока, у гусей и индеек - по два, которые открываются в одну папиллу с желчным протоком в 12-перстную кишку. Поджелудочная железа выделяет поджелудочный сок, содержащий те же ферменты, что и у млекопитающих, но более активные. Механизм возбуждения и регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы рефлекторно-гормональный.

Печень хорошо развита; масса до 40 г, но может достигать до 1 кг у гусей при специальном откорме. Печень выделяет желчь темно- или светло-зеленого цвета; содержит альфа-амилазу. Желчь из правой и левой долей сначала поступает в синус - расширение протоков, затем по синусно-пузырному ходу в желчный пузырь. Желчный пузырь и синус соединяются с 12-перстной кишкой при помощи пузырно-кишечного и синусно-кишечного протоков. Механизм образования и выделения желчи рефлекторно-гормональный. Сильным возбудителем является соляная кислота.

В тонком кишечнике осуществляется полостное и пристеночное пищеварение с преобладанием пристеночного.

Пищеварение характеризуется большой интенсивностью, так как все ферменты пищеварительных соков в кишечнике высокоактивны.

Хорошо развитый кишечник и ворсинки обеспечивают интенсивное всасывание подвергнутых превращению веществ. Общая площадь всасывания у кур в среднем достигает 2000 см<sup>2</sup>. В кишечнике всасывается 62 - 63% сухих веществ, 86 - 91% протеина, 62 - 54% жира, 80% БЭВ, 30 - 50% воды. Время кишечного пищеварения 3 - 5ч. •

Кишечник осуществляет активную сократительную деятельность: число перистальтических движений за 15 мин составляет 6 - 10, антиперистальтических сокращений меньше, от 0 до 3. Эвакуация содержимого происходит периодами по 30 - 40 мин, между которыми покой около 30 мин. В кишечник поступает в дневное время более 400 мл, ночью - около 250 мл. Количество сухого вещества в химусе в пределах 7,5 - 20%. В химусе кишечника наблюдается высокая активность амилазы, протеаз, липазы.

Толстый отдел кишечника представлен слепыми отростками и прямой кишкой, открывающейся в клоаку. Подвздошная кишка переходит в прямую кишку; на месте перехода отходят два слепых отростка. Они расположены под углом 30° к кишечнику и имеют сфинктеры. Длина отростка равна 17 - 30 см у кур, 20 - 25 см у гусей. Сфинктеры в начальной и конечной части прямой кишки предотвращают поступление содержимого из прямой кишки в подвздошную и преждевременное поступление его в клоаку. Содержимое порциями - 30 - 56 порций в час - поступает в слепые отростки за счет расслабления их сфинктеров. Превращение веществ содержимого в слепых отростках осуществляется благодаря ферментам, поступающим с химусом, собственному секрету и ферментам микроорганизмов, населяющих слепые отростки. Химус слепых мешков обладает амилазной и протеазной активностью. В слепых отростках расщепляется 10 - 25% клетчатки, 8 - 10% протеина, небольшое количество растворимых углеводов и липидов.

Пищеварение в слепых отростках сопровождается сокращениями - 10 - 12 в 1 ч. У кур осуществляются сокращения характера тонического напряжения продолжительностью до 80 - 100 с. Периодически сфинктеры раскрываются и содержимое порциями поступает в прямую кишку. На 8 - 10 сокращений тонкого кишечника, обеспечивающих поступление содержимого в слепые отростки, последние осуществляют одно сокращение, обеспечивающее эвакуацию содержимого в прямую кишку. Время пищеварения в толстом кишечнике составляет 6 - 10 ч.

Прямая кишка короткая, слабо развита - у кур длиной 8 - 11 см, диаметр 1 - 1,5 см. Прямая кишка переходит в клоаку. В прямой кишке завершается формирование каловых масс - помета. Сформированный помет периодически выбрасывается наружу рефлекторно через клоаку. Она представляет собой расширение конечной части прямой кишки. Двумя поперечными кольцевыми мышцами клоака делится на три отдела: 1) передний, копродиум, или каловый синус, является истинным продолжением прямой кишки; 2) средний, уродеум, или мочевого синус, - в него открываются мочеточники, спермиопроводы или яйцепровод; 3) задний, проктодиум, - через него выделяются наружу помёт. У селезня и гусака, а также лебедя в клоаке находится орган совокупления.

Заднепроходное отверстие у птиц имеет форму щели, окружено кольцом запирающих мышц.

#### Контрольные вопросы.

1. В чём заключаются структурные особенности ротовой полости и пищевода у птиц?

2. За счёт каких факторов обеспечивается переваривание питательных веществ корма в зобе у птиц?

3. Каким образом образуется кутикула желудка у птиц?

4. Какое действие оказывает большое количество белка в корме на желудочные железы у кур, уток и гусей?

5. За счёт каких факторов происходит переваривание корма в мышечном желудке у птиц?

6. Какой тип пищеварения преобладает у птиц в тонком

кишечнике - полостное или пристеночное?

7. За счёт каких факторов происходит переваривание корма в слепых кишках у птиц?

8. Где завершается у птиц формирование каловых масс – помета?

### **Функциональная система (питания)**

Функциональная система - совокупность органов и тканей, относящихся к различным анатомо-функциональным образованиям и объединяющихся для достижения полезного приспособительного результата.

Функциональная система состоит из 4-х звеньев:

1. центральное звено - нервные центры, которые возбуждаются для достижения полезного приспособительного результата;

2. исполнительное звено - внутренние органы, скелетные мышцы, поведенческие реакции;

3. обратная связь;

4. полезная приспособительная реакция.

Полезная приспособительная реакция имеет следующие виды:

1. поддержание на постоянной величине каждого показателя внутри организма - гомеостатические показатели;

2. изменения взаимодействия организма с внешней средой. Цель: поддержание постоянства внутри организма.

Свойства функциональной системы следующие.

Динамичность - функциональная система временно образование. Каждая функциональная система формируется в процессе жизнедеятельности в соответствии с преобладающими потребностями организма. Различные органы могут входить в состав нескольких функциональных систем.

Саморегуляция - функциональная система обеспечивает поддержание на постоянном уровне какие-то константы организма без вмешательства извне. Саморегуляция достигается за счет наличия обратной связи.



Функциональные системы, по П. К. Анохину, самоорганизующиеся и саморегулирующиеся динамические центрально-периферические организации, объединенные нервными и гуморальными регуляциями, все составные компоненты которых взаимодействуют обеспечению различных полезных для самих функциональных систем и для организма в целом адаптивных результатов, удовлетворяющих его различные потребности. Оценка параметров достигнутых результатов в каждой функциональной системе постоянно осуществляется с помощью обратной афферентации.

Адаптивные результаты, образующие различные функциональные системы, могут проявляться на молекулярном, клеточном, гомеостатическом, поведенческом уровнях, и при объединении живых существ в популяции и сообщества. Отсюда понятно, что целостный организм на основе нервных, гуморальных и информационных механизмов объединяет множество слаженно взаимодействующих функциональных систем, часто принадлежащих к разным структурным образованиям и обеспечивающих своей содружественной деятельностью гомеостазис и адаптацию к окружающей среде.

Ведущая роль в адаптивной самоорганизации различных функций организма принадлежит его разнообразным жизненно важным и в первую очередь метаболическим потребностям. Именно потребности первично объединяют разнообразные молекулярные процессы и ткани в системные организации, обеспечивающие удовлетворение этих потребностей. В свою очередь, в процессе удовлетворения потребностей, при достижении адаптивных результатов, происходит своеобразная фиксация сложившейся под влиянием молекулярной потребности органной интеграции. Адаптивный результат на основе обратных афферентаций таким образом консолидирует организованные исходной доминирующей потребностью отдельные элементы в динамическую, саморегулирующуюся функциональную систему

Деятельность любой функциональной системы приобретает свойство саморегуляции и направленность на достижение полезных для организма приспособительных результатов. По-

лезные приспособительные результаты выступают, таким образом, в роли системообразующих факторов. Последовательное и избирательное формирование функциональных систем в процессе онтогенетического развития составляет, по П. К. Анохину, процессы системогенеза. В результате эволюционных преобразований функциональные системы выступили в роли объективно существующих аппаратов самоорганизации приспособительных функций организма. Раскрытие закономерностей их организации и становления составили созданную П. К. Анохиным общую теорию функциональных систем.

### **Функциональная система питания**

Желудочно-кишечный тракт выполняет гомеостатическую функцию – так как является одним из исполнительных органов важнейших гомеостатических функциональных систем - функциональной системы питания, функциональной системы поддержания осмотического давления, функциональной системы поддержания рН и другие. Независимо от того, что поступает в кишечник, постоянно в просвет кишки поступает до 40г протекающей по воротной вене плазмы. На 1г экзогенного Na приходится 9 г. эндогенного. 20 г. белка в сутки поступает в кишку из организма, липидов - в 6 раз больше, чем поступает с пищей.

Следовательно, в тонкой кишке наряду с потоком веществ в кровь постоянно существует и противоположный - из крови в полость кишечника. Для Na, Cl, N -содержащих веществ он преобладает в гастродуоденальном отделе, что ведет к пополнению энтеральной среды этими ингредиентами. В итоге химус становится относительно постоянным по составу и соотношению масс его основных ингредиентов. Показано, что соотношение свободных аминокислот при кормлении мясом, неполноценным белком и при безбелковом питании практически не меняется из-за эндогенного поступления белка в полость кишки.

Нарушение постоянства состава химуса, обусловленные длительным несбалансированным питанием или расстройством функций пищеварительных органов, вызывают расстройства

обменных процессов, ведут к нарушению постоянства состава внутренней среды и в конечном итоге к гибели организма.

Результатом гомеостатирования содержимого кишечника является стабилизация скорости всасывания нутриентов. Химус кишечника становится основным депо мономеров, особенно глюкозы и аминокислот. Если возникает сигнал о сдвиге гомеостаза ниже середины полосы рассогласования, возникает стимул для увеличения всасывания, и эти мономеры быстро поступают из депо. Одновременно возникает чувство голода как сигнал, что надо пополнить запасы химуса.

Голод - субъективное выражение объективной пищевой потребности. Биологическое значение чувства голода состоит в том, что он направляет животного на активный поиск и потребление пищи.

Субъективные и объективные проявления голода связаны с возбуждением пищевого центра, нейроны которого расположены на разных этажах нервной системы.

В латеральных ядрах гипоталамуса представлен центр голода, а в висцеро-медиальных его ядрах - центр насыщения. Между ними существуют реципрокные отношения.

Чувство голода с нарушением гомеостаза питательных веществ в крови не связано, оно возникает раньше, чем появляется биохимический сдвиг, обычно уже при запустевании желудка. Ощущение голода формирует мотивацию для осуществления адекватного пищедобывательного поведения.

Состояние голода, пищевого аппетита, пищедобывательное поведение и пищевое насыщение определяются деятельностью единой функциональной системы, которая в собирательном смысле может быть названа функциональной системой питания, включающей несколько подсистем. Конечным приспособительным результатом функциональной системы питания является уровень питательных веществ в организме, обеспечивающий нормальное течение метаболических процессов. Этот показатель поддерживается деятельностью как внутреннего, так и внешнего звеньев саморегуляции функциональной системы питания. Внутреннее звено - это вегетативные процессы; внешнее звено включает формирование

пищевой мотивации, пищевой аппетит и пищедобывательное поведение, направленное на прием пищи.

В функциональной системе питания имеется еще одно звено, деятельность которого направлена на формирование и удаление каловых масс из организма.

Пищевая потребность - физиологический, материальный процесс. Это обусловленное процессами метаболизма снижение уровня питательных веществ в организме. Пищевая потребность - мультипараметрический показатель. В каждом случае это определенное соотношение основных питательных веществ в организме: белков, жиров и углеводов. Пищевая потребность может быть обусловлена дефицитом одного какого-либо вещества либо снижением уровня всех или нескольких веществ.

Предконечный результат системы питания. Как правило, деятельность функциональной системы питания направлена на поддержание оптимального для метаболизма уровня питательных веществ в крови и других жидких средах организма. В этом проявляется каскадный приспособительный принцип обеспечения устойчивости конечного метаболического результата функциональной системы за счет поддержания в крови на оптимальном уровне предконечного результата, тесно связанного с конечным.

Поддержанием предконечного результата на оптимальном уровне в крови обеспечивается устойчивое течение метаболических процессов в тканях.

Поддержание в крови оптимального уровня питательных веществ - пример пластичной константы организма. Организм может нормально существовать при снижении уровня питательных веществ в крови при свободном доступе к воде до 20 и даже 30 суток.

В механизме пищевого насыщения выделяют две фазы: сенсорное и метаболическое насыщение. Сенсорное (эмоциональное, первичное) насыщение определяет быстрый процесс насыщения. Быстрота насыщения биологически оправдана. Быстрый прием пищи животными в биологической среде дает им возможность, получив порцию пищи, спрятаться в том случае, если они могут оказаться жертвой хищников.

Механизм сенсорного насыщения. Сенсорное насыщение связано с действием принятой пищи на рецепторы ротовой полости, пищевода и особенно желудка, а также с возбуждением нейронов вентромедиального ядра гипоталамуса, что приводит к опорожнению депо питательных веществ в организме и поступлению этих веществ в кровь. Кровь при этом теряет свои «голодные» свойства и раздражающее действие на нейроны латерального гипоталамуса и «наводняется» гуморальными факторами насыщения, среди которых обнаружены олигопептиды насыщения.

Механизм опорожнения депо питательных веществ под влиянием нервной сигнализации от рецепторов верхних отделов пищеварительного тракта биологически также обусловлен. Поступление принятой пищи в желудок - это уже надежная гарантия того, что принятые вещества поступят в кровь и впоследствии к тканям. В природе очень редко бывает, чтобы принятая пища была «вырвана в борьбе» из желудка.

Сенсорное насыщение завершается метаболическим (вторичным, обменным) насыщением. Эта фаза насыщения включает обработку принятой пищи ферментами пищеварительного аппарата, ее всасывание из пищеварительного тракта, поступление принятых питательных веществ в кровь, восполнение нужд метаболизма и израсходованных при сенсорном насыщении депо питательных веществ в организме.

На этом цикл работы функциональной системы питания, деятельность которой направлена на удовлетворение пищевой потребности, заканчивается с тем, чтобы через несколько часов организм, стимулируемый очередными голодными ощущениями, снова, стал испытывать пищевую потребность.

Контрольные вопросы.

1. Что такое «функциональная система», и из каких звеньев состоит?
2. На каких уровнях могут проявляться адаптивные результаты, образующие различные функциональные системы?

3. В какой роли выступают функциональные системы в результате эволюционных преобразований?
4. В чём состоит гомеостатическая функция желудочно-кишечного тракта?
5. С чем связаны субъективные и объективные проявления голода?
6. Что является конечным приспособительным результатом функциональной системы питания?
7. Что является предконечным приспособительным результатом функциональной системы питания?
8. В чём состоит сенсорное и метаболическое насыщение?

### **Особенности пищеварительной системы у рыб**

Филогенетическое развитие отдельных групп рыб проходило в резко различающихся условиях среды. Часть рыб оказалась и морской, часть - в пресной воде. Рыбы освоили водоемы всех географических и климатических зон на Земле с температурами атмосферного воздуха от минус 50 до плюс 50 °С. Естественно, что формирование разнообразных водоемов сопровождалось параллельным формированием специфических биоценозов, то есть кормовых баз, к которым рыбы были вынуждены приспосабливаться. Это, в свою очередь, привело к возникновению морфофункционального разнообразия рыб и прежде всего их систем пищеварения.

Кроме своей основной функции пищеварительный тракт рыб участвует в процессе газообмена, осморегуляции, размножения, защитных и других реакциях.

Пищеварительный тракт рыб может быть очень разнообразным по строению, форме, длине, что объясняется типами питания различных видов рыб (преимущественно хищников, преимущественно травоядных рыб, питающихся планктоном), особенностями пищеварения. Общим является следующее.

Пищеварительная система рыб состоит из рта и ротовой полости, глотки, пищевода, желудка, кишечника (тонкая, толстая, прямая кишка, заканчивающаяся анусом). Некоторые рыбы

имеют перед анусом клоаку: полость, в которую попадает прямая кишка, протоки мочевой и половой систем.

Ротовая полость рыбы необходима для первичного приема и проглатывания пищи. Слюнных желез в ней нет, однако имеются вкусовые рецепторы (ротовые почки рыбы). У многих рыб в ротовой полости имеются язык и зубы. Преимущественно травоядные, как правило, зубов не имеют.

Зубы обычно не имеют корней и со временем заменяются новыми. Находиться они могут не только на челюсти, но и на других костях ротовой полости, а также на языке. У хищных рыб зубы могут находиться и в глотке.

Процесс поглощения пищи у рыб связан с дыханием. Вода вместе с питательными организмами попадает в рот на вдохе, после чего, на выдохе, питательные организмы задерживаются жаберными тычинками, а затем направляются в пищевод.

Пищевод часто имеет железистые клетки, выделяющие слизь. У рыб он обычно короткий.

Желудок есть не у всех рыб. Например, карповые, многие бычки, морской черт его не имеют, но хищники обычно имеют. Желудок у разных видов рыб может быть разной формы: трубки, овала, буквы V и других форм, а также иметь разное строение. Слизистая оболочка желудка вырабатывает соляную кислоту и пепсин, служащие для переработки пищи и переваривания белка.

Кишечник начинается с тонкой кишки, в которую впадают желчный проток и проток поджелудочной железы. Эти два протока доставляют в кишку желчь и ферменты, расщепляющие белки до аминокислот, жиры - до глицерина и жирных кислот, полисахариды - до сахаров. В кишечнике помимо расщепления питательных веществ происходит их всасывание в кровь, наиболее интенсивно протекающее в заднем участке. Этому способствует складчатое строение стенок кишечника; наличие в них выростов, пронизанных капиллярами и лимфатическими сосудами; наличие клеток, вырабатывающих слизь; длина кишечника: у толстолобика, например, в 16 раз больше длины тела.

Кишечник заканчивается анальным отверстием, обычно

находящимся в задней части туловища, перед половым и мочевым отверстиями.

В пищеварении у рыб также участвуют железы: печень, желчный пузырь и протоки, поджелудочная железа.

Печень - крупная пищеварительная железа, у акул имеет массу в 14 - 25% массы тела, у костистых рыб - 1 - 8% массы тела. Печень удаляет попавшие с пищей яды и неперевариваемые белки.

Желчный пузырь вырабатывает желчь, нейтрализующую кислую реакцию желудочного сока.

Поджелудочная железа производит необходимые для пищеварения ферменты

Учёные предлагают ряд классификаций пищеварительных трактов рыб. Одной из наиболее удачных является классификация Г.Г. Вундш, созданная им в 1937 году. В соответствии с ней все известные виды рыб имеют один из 5 типов пищеварительной системы.

1. Лососевый тип (стенка желудка тонкая; имеется от 80 до 400 пилорических придатков).

2. Окуневый тип (толстостенная глотка; цилиндрический желудок; имеется только 3 пилорических придатка).

3. Щуковый тип (толстостенный пищевод; удлиненный желудок; печень вытянута в соответствии с геометрией тела).

4. Карповый тип (пищеварительный тракт имеет вид тонкой трубки, которая образует несколько петель; желудка нет, но передний отдел кишки расширен).

5. Угревый тип (узкий мускульный пищевод окружен печенью).

Гистологически пищеварительная трубка рыб не отличается от таковой других позвоночных. Пищевод состоит из слизистого, подслизистого, мышечного и серозного слоев. Эпителиальный слой включает в себя клетки реснитчатого эпителия, большое количество мукозных клеток. Здесь же обнаруживаются вкусовые рецепторы, кубические и грушевидные клетки.

Задний отдел пищевода (эзогастр) у некоторых видов



имеет секреторные железы желудочного типа. В слизистой встречаются и разветвленные трубчатые железы. Пищевод для большинства видов рыб - транзитный участок пищеварительной трубки. Однако у некоторых видов он выполняет добавочные функции: респираторную, депонирующую, а также первичной переработки пищи. По типу пищеварения рыб делят на две группы - желудочные (преимущественно хищные) и безжелудочные.

И те и другие встречаются в пределах одного семейства и даже одного рода. Морфология желудка и присутствие в нем пищеварительных желез не всегда связаны с природой питания рыбы. Эпителий желудка имеет простое строение, состоит из цилиндрических клеток, обладает щеточной каймой, включает в себя мукозные клетки.

В желудочных железах костистых рыб идентифицирован только один тип секреторных клеток, которые продуцируют и зимогены, и соляную кислоту. На апикальном конце клеток, образующих железы, имеется компактная система канальцев, сходных со структурами обкладочных клеток у высших животных, вырабатывающих соляную кислоту. В базальной части этих же клеток обнаружены гранулы, содержимое которых высвобождается в апикальной части клетки. Гистохимический анализ подтвердил предположение о том, что у рыб пепсиноген и соляную кислоту вырабатывают одни и те же клетки желудочных желез.

Кишечник у примитивных рыб - простейшая трубка, площадь которой увеличивается за счет спирального клапана - продольной складки слизистой оболочки. Количество оборотов спирали может быть от 2 до 50. У костистых высокоорганизованных видов площадь кишки увеличивается за счет ряда приспособлений: пилорических придатков у желудочных рыб (количество придатков колеблется от 1 до 1000, их слизистая не проявляет ферментативной активности); продольных петель кишки; складок слизистой оболочки.

Длина кишки у хищных и всеядных рыб примерно равна длине тела. У бентософагов и макрофитофагов длина кишки может превышать длину тела в 2-3 раза. Известно и 15-кратное

превышение. При голодании рыб длина кишки уменьшается на 30-45 %.

Гистологически в кишечной стенке рыб выделяют 4 слоя. Однако подслизистый слой, например у карпа, может и не обнаруживаться. Мышечный слой лучше развит у хищных видов. Слизистая кишечника выстлана однослойным цилиндрическим эпителием с реснитчатой каймой. Помимо энтероцитов в составе слизистой имеются бокаловидные, грушевидные и кубические клетки, которые лишены щеточной каймы, а также клетки-мигранты-лимфоциты и различные гранулоциты. Для многих видов типичны клетки реснитчатого эпителия, присутствие которого считается признаком примитивной организации. Кишечные железы у большинства рыб отсутствуют.

Терминальная часть кишечника называется прямой или задней кишкой. У некоторых видов этот участок кишки отделен особым клапаном. У реснитчатого окуня имеется даже гладкомышечный сфинктер, разделяющий среднюю кишку на две части с разным гистологическим строением. У костистых рыб задняя кишка имеет слизистую оболочку.

Энтероциты кишечника рыб принято делить на зимогенные и абсорбирующие. Есть сообщения о третьем типе энтероцитов - клетках с ярко выраженными эндокринными свойствами.

Застенные пищеварительные железы рыб представлены только печенью и поджелудочной железой. Эти органы ввиду топографической близости называют гепатопанкреасом.

Печень рыб развивается из эпителия пищеварительной трубки. Чаше она разделена на доли. Гепатоциты рыб имеют сходное строение с клетками печени других позвоночных. При химическом анализе в них обнаруживается большая концентрация липидов и гликогена. Большинство видов рыб имеют желчный пузырь, проток которого открывается в переднюю часть кишечника или (при их наличии) в пилорические придатки. Сюда же открываются и мелкие протоки поджелудочной железы. Сама поджелудочная железа заполняет пространство между петлями кишки вблизи печеночных долей и селезенки. Эндокринная часть поджелудочной железы у

рыб имеет свои границы в отличие от островкового строения ее у высших позвоночных.

Контрольные вопросы.

1. Что является общим в структуре пищеварительного тракта у рыб?
2. В чём состоит особенность расположения зубов у рыб?
3. Какие 5 типов пищеварительной системы различают у рыб?
4. Какие секреторные клетки есть в желудочных железах костистых рыб?
5. Как устроен кишечник у примитивных рыб?
6. Какие слои гистологически выделяют в кишечной стенке рыб?
7. В чём состоит особенность эндокринной части поджелудочной железы у рыб?

## Список использованной литературы

1. Авраменко П.С. Справочник по приготовлению, хранению и использованию кормов. Минск: Ураджай, 1986. 238 с.
2. Акаевский А.И., Крыницын Д.Я., Мелехин Г.П. Анатомия и физиология сельскохозяйственных животных. 4-е изд., перераб. и доп. М.: Колос, 1978. 326 с.
3. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968. 540 с.
4. Анохин П.К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М: Медгиз, 1956. 378 с.
5. Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Наука, 1975. 447 с.
6. Анохин П.К. Теория функциональных систем // Общие вопросы физиологических механизмов. Анализ и моделирование биологических систем. М., 1970. С. 6-41.
7. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональных систем. М.: Наука, 1980. 196 с.
8. Антошина Л.П., Тельцов Л.В., Щербаков Г.Г. Ферментативная активность тонкой кишки у новорожденных телят // Возрастная, видовая, адаптационная морфология животных: материалы второй региональной конф. морфологов Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1992. С. 5-6.
9. Бишоп Р. Кормление лошадей: полное руководство по правильному кормлению лошадей. М.: Аквариум, 2004. 183 с.
10. Сравнительная физиология животных / В.А. Болотюк, Л.А. Болотюк, Ю.Г. Галич и др. СПб.: Лань, 2010. 416 с.
11. Буденный С.М. Книга о лошади. Т. 5. Анатомия и физиологические особенности лошадей. М., 1960. 350 с.
12. Булатов А.П. Лушников Н.А. Основы консервирования и использования растительных кормов. Челябинск, 1993. 223 с.
13. Гайворонский И. В., Ничипорук Г.И. Сосуды и нервы внутренних органов: учеб. пособие для вузов. СПб.: Элби-СПб., 2009. 56 с.
14. Георгиевский В.И. Физиология сельскохозяйствен-

ных животных. М.: Агропромиздат, 1990. 474 с.

15. Георгиевский В.И., Анненков Б.Н., Самохин В.Т. Минеральное питание животных. М.: Колос, 1979. 330 с.

16. Грогс С. Метаболические феномены, связанные с проявлениями поноса у молодняка. Проблемы дегидратации // Новости ветеринарной фармацеи и медицины. 1987. № 1. С. 3-15.

17. Гудин В. А., Лысов В.Ф., Максимов В.И. Физиология и этология сельскохозяйственных птиц: учеб. пособие для вузов / под ред. В.И. Максимова. СПб.: Лань, 2010. 336 с.

18. Гусев Е.И., Крыжановский Г.Н. Дизрегуляционная патология нервной системы. М.: Изд-во МИА, 2009. 512 с.

19. Ильмаст Н.В. Введение в ихтиологию: учебное пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. 148 с.

20. Патологическая физиология и патологическая анатомия животных [Электронный ресурс]: учебник / А.В. Жаров, Л.Н. Адамушкина, Т.В. Лосева, А.П. Стрельников. СПб.: Лань, 2014. 416 с. (ЭБС Лань).

21. Завалишина С.Ю., Белова Т.А., Медведев И.Н. Физиология крови и кровообращения. - Электрон. дан. СПб.: Лань, 2015. 176 с. - Режим доступа: [http://e.lanbook.com/books/element.php?p11\\_id=60047](http://e.lanbook.com/books/element.php?p11_id=60047).

22. Завертяев Б.П. Краткий словарь селекционно-генетических терминов в животноводстве. М.: Россельхозиздат, 1983. 164 с.

23. Иванов А. А. Этология с основами зоопсихологии. СПб.: Лань, 2013. 624 с.

24. Иванов А.А., Ксенофонтова, А.А.; Войнова О.А. Практикум по этологии с основами зоопсихологии. СПб.: Лань, 2013. 368 с.

25. Сравнительная физиология животных: учеб. для вузов / А.А. Иванов, О.А. Войнова, Д.А. Ксенофонтов и др. СПб.: Лань, 2015. 416 с.

26. Практическое коневодство: справочник / В.В. Калашников и др. М.: Колос, 2000. 284 с.

27. Камзолов Б.В. История тракененской породы. Мн.: ИООО «Кавалер Паблишер», 2002. 184 с.

28. Клиническая гастроэнтерология животных: учеб. пособие для вузов / под ред. И. И. Калюжного. М.: КолосС, 2010. 568 с.
29. Клиническая лабораторная диагностика в ветеринарии / И.П. Кондрахин и др. М.: Агропромиздат, 1985. 286 с.
30. Биологические основы ветеринарной неонатологии: монография / Б.В. Криштофорова, И.В. Хрусталева, В.В. Лемещенко, Д.А. Девришев, Ж.Г. Стегней. Самара: РИЦ СГСХА, 2013. 452 с.
31. Курилов Н.В. Изучение пищеварения у жвачных: методические указания. Боровск: ВНИИФБСХЖ, 1979. 141 с.
32. Этология животных / В.Ф. Лысов, Т.В. Ипполитова, В.И. Максимов, Н.С. Шевелев. М.: КолосС, 2010. 605 с.
33. Макрушин П.В. Рост, возможности его прогнозирования и регулирования у сельскохозяйственных животных: лекция. Саратов: Саратовский с.-х. ин-т им. Н.В. Вавилова, 1984. 67 с.
34. Максимов В.И. Физиология и этология животных. М.: КолосС, 2012. 365 с.
35. Максимов В.И., Медведев И.Н. Основы физиологии: учеб. пособие для вузов. СПб.: Лань, 2013. 288 с.
36. Максимюк Н.Н. Экологическая физиология: учебное пособие. СПб.: Квадро, 2014. 480 с.
37. Максимюк Н.Н., Скопичев В.Г. Физиология кормления животных. СПб.: Лань, 2004. 310 с.
38. Маршал В.Дж. Клиническая биохимия: пер. с англ. М.-СПб.: Невский диалект, 1996. 368 с.
39. Мельничук Д.А., Усатюк П.В., Цвилюховський Н.И. Структурно-функциональные изменения в плазматической мембране эпителия при диарее тонкого кишечника телят // Актуальные проблемы вет. науки: сборник науч. трудов. К.: УСХД, 1992. С. 150-152.
40. Митюшин В.В. Микроструктура стенки сычуга и тонкого отдела кишечника у плодов и телят молочного периода: учебно-методические указания. Казань, 1978. 27 с.
41. Мысик А. Питательность кормов, потребности животных и нормирование кормления // Кормление сельскохозяй-

- ственных животных и кормопроизводство. 2007. № 2. С. 2-7.
42. Науменков А.И. Содержание витаминов В<sub>1</sub> и В<sub>2</sub> в рационах лошадей // Витаминное питание сельскохозяйственных животных. М.: Колос, 1973. С. 443-448.
  43. Норма и рационы кормления сельскохозяйственных животных: справочное пособие / А.П. Калашникова и др. М., 2003. 463 с.
  44. Особенности физиологии пищеварения и кормления спортивных лошадей: монография. Жодино: Научно-практ. центр Нац. академии наук Беларуси по животноводству, 2010. 110 с.
  45. Свечин К.Б. Индивидуальное развитие сельскохозяйственных животных. Киев: Урожай, 1976. 288 с.
  46. Сеин О.Б., Жеребилов Н.И. Регуляция физиологических функций у животных. СПб.: Лань, 2009. 288 с.
  47. Скопичев В.Г. Физиолого-биохимические основы резистентности животных: учебное пособие. СПб.: Лань. 2009. 352 с.
  48. Словарь терминов и определений по физиологии и этологии сельскохозяйственных животных / Л.Г. Моисейкина, О.Б. Генджиева, А.В. Руденко, Н.Э. Горяев. Элиста: Калмыцкий государственный университет, 2011. (ЭБС Руконт).
  49. Справочник по разведению и болезням лошадей / А.И. Ягусевич и др. М.: Реал-А, 2002. 163 с.
  50. Судаков К.В. Биологические мотивации. М.: Медицина, 1971. 303 с.
  51. Судаков К.В. Избранные лекции по нормальной физиологии. М.: Эрус, 1992. 243 с.
  52. Судаков К.В. Общая теория функциональных систем. М.: Медицина, 1984. 224 с.
  53. Судаков К.В. Развитие теории функциональных систем // Избранные труды. М.: ГУ НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина РАМН, 2007. Т. 1. 343 с.
  54. Судаков К.В. Теория функциональных систем / под ред. Б.Ш. Нувахова. М., 1996. 89 с.
  55. Судаков К.В. Функциональные системы организма.

М.: Медицина, 1987. 432 с.

56. Судаков К.В., Глазачев О.С., Бадиков В.И. Опыт использования системного и индивидуально-типологического в создании автоматизированных устройств донозологической диагностики // Вестник диагностики и новых медицинских технологий. 1993. № 2. С. 36.

57. Судаков К.В., Юматов Е.А. Системное взаимодействие в целом организме // Физиология функциональных систем: учебное пособие. Иркутск, 1997. С. 498-510.

58. Тихомиров И., Тихомирова Г. Основы кормления лошадей // Кормление сельскохозяйственных животных и кормопроизводство. 2006. № 11. С. 64-70.

59. Травлева М. Научные и практические основы кормления лошадей // Кормление сельскохозяйственных животных и кормопроизводство. 2006. № 4. С. 64-67.

60. Мембранный гидролиз и транспорт. Новые данные и гипотезы / А.М. Уголев, Н.Н. Иезуитова, В.А. Цветкова и др.; под ред. А.М. Уголева. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1986. С. 240.

61. Усатюк П.В., Цвиллиховский Н.И., Мельничук Д.А. Функционирование плазматической мембраны энтероцитов тощей кишки новорожденных телят // Актуальные проблемы вет. науки: сборник науч. тр. К.: УСХА. 1992. С. 156-160.

62. Федоров В.И. Рост, развитие и продуктивность животных. М.: Колос, 1973. 272 с.

63. Физиология и этология животных / под ред. В.И. Максимова. М.: КолосС, 2012. 365 с.

64. Цыганский Р.А. Физиология и патология животной клетки. СПб.: Лань, 2009. 336 с.

65. Чурилова Т.М. Физиология центральной нервной системы: учебное пособие. Ставрополь: СКСИ, 2005. 264 с.

66. Юматов Е.А. Проблема многосвязного регулирования дыхательных показателей организма // Успехи физиологических наук. 1976. Т. 6, № 4. С. 23-32.

67. Юматов Е.А. Проблема многосвязного регулирования дыхательных показателей организма // Успехи физиологии



ческих наук. 1976. Т. 6, № 4. С. 23-32.

68. <http://biofile.ru/bio/19500.html>,  
<http://www.studfiles.ru/preview/5811367/page:9/>,  
<http://medicedu.ru/fiziologia/250-fizioogia-pishevaritelnoi-sistemi.html?start=9>

69. <http://diseasecattle.ru/osobennosti-kormleniya-krs-v-molochnyj-period/osobennosti-kormleniya-telyat-v-molochnyj-period.html>

70. <http://diseasecattle.ru/osobennosti-kormleniya-krs-v-molochnyj-period/osobennosti-kormleniya-telyat-v-molochnyj-period.html>

71. <http://wu3uk.ru/woman/beauty/funkcionalnoe-pitanie.html>

72. <http://www.activestudy.info/osobennosti-zheludochnogo-pishhevareniya-u-molodnyaka-zhvachnyx/>

73. <http://www.activestudy.info/osobennosti-zheludochnogo-pishhevareniya-u-molodnyaka-zhvachnyx/>

# Содержание

Введение.....	3
Необходимость процессов пищеварения для существования организма .....	7
Основные типы пищеварения .....	9
Методы изучения функций органов пищеварения.....	11
Пищеварение в полости рта.....	13
Пищеварение в однокамерном желудке и сычуге.....	22
Особенности желудочного пищеварения у лошадей .....	35
Особенности желудочного пищеварения у свиней .....	37
Особенности желудочного пищеварения у жвачных животных.....	40
Пищеварение в тонком кишечнике.....	57
Пищеварение в толстом кишечнике .....	77
Дефекация у животных .....	83
Особенности пищеварения у птиц .....	88
Функциональная система (питания) .....	96
Функциональная система питания.....	98
Особенности пищеварительной системы у рыб .....	102
Список использованной литературы .....	108

Учебное издание

Крапивина Елена Владимировна  
Менькова Анна Александровна

## **ПИЩЕВАРЕНИЕ - ОСНОВА ГОМЕОСТАЗА**

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ  
ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНЫХ И ПРАКТИЧЕСКИХ ЗАНЯТИЙ ДЛЯ  
АСПИРАНТОВ 3 КУРСА НАПРАВЛЕНИЯ ПОДГОТОВКИ 06.06.01  
БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ ПРОФИЛЬ ФИЗИОЛОГИЯ (03.03.01)  
И СТУДЕНТОВ ИНСТИТУТА ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ  
И БИОТЕХНОЛОГИИ ПО СПЕЦИАЛЬНОСТИ 36.05.01-  
«ВЕТЕРИНАРИЯ»

Редактор Павлютина И.П.

---

Подписано к печати 13.04.2018 г. Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага офсетная. Усл. п. л. 6,68. Тираж 100 экз. Изд. №5803.

---

Издательство Брянского государственного аграрного университета  
243365 Брянская обл., Выгоничский район, с. Кокино, Брянский ГАУ