

Глава 4

ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

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.

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 различных 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, добычу, опробование и захват пищи.

Пищевой центр — сложный гипоталамолимбико-ретикулокортикальный комплекс, ведущий отдел которого представлен латеральными ядрами гипоталамуса. При разруше-

нии 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 (см. форзац). 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 *цистокинин*, *панкреозимин*. В регуляции специфического аппетита большую роль играют вкусовой анализатор и его высший отдел в коре полушарий мозга.

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, выполняющей 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 внутри-

клеточным и внеклеточным пищеварением, называется *мембранным* или *пристеночным пищеварением*.

Основные функции органов пищеварения — секреторная, моторная (двигательная), всасывательная и экскреторная (выделительная).

Секреторная функция. 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. Мускулатура пищеварительных органов благодаря своим мощным сократительным свойствам способствует принятию пищи, передвижению ее по пищеварительному каналу и перемешиванию.

Всасывательная функция. Ее выполняет слизистая оболочка отдельных участков пищеварительного канала: обеспечивает переход воды и расщепленных частей пищи в кровь и лимфу.

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

Роль ферментов в пищеварении. Ферменты — это биологические катализаторы, ускоряющие 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 выше 60 °C совершенно теряется. Менее чув-

ствительны 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 °C. Активность ферментов зависит также от концентрации отдельных питательных веществ в субстрате. Ферменты относятся к гидролазам — они расщепляют химические вещества корма присоединением H- и OH-ионов. Ферменты, расщепляющие углеводы, называют амилалитическими ферментами, или амилазами; белки (протеины) — протеолитическими, или протеазами; жиры — липолитическими, или липазами.

Методы изучения функций органов пищеварения. Наиболее совершенным и объективным методом исследования функций пищеварительных органов считается павловский метод. В допавловские времена физиологи 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. Элленбергер и др.). В. А. Басов и Н. Блондио 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 функций 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.

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 жвачных 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 (К. П. Михальцов, 1973).

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. Плотоядные захватывают пищу зубами (острыми резцами и клыками).

Прием воды и жидкого корма у разных животных также неодинаков. Большинство травоядных пьют воду, как бы насасывая 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 (*secretio* — выделение) 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 слюн-

ных 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 (рис. 24). 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 отпрепарированный 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 секретруется 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).

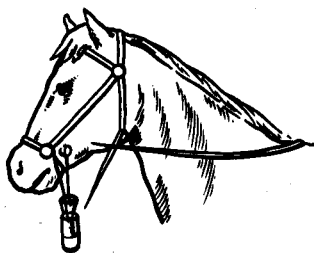
Состав выделяемой слюны на пищевые и отвергаемые вещества неодинаков. На пищевые вещества выделяется слюна, богатая органическими веществами, особенно белком, а на отвергаемые — так называемая отмывная. Последнее надо рассматривать как защитную реакцию: посредством усиленного слюноотделения животное 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: CO_2 , соли угольной кислоты, мочевины и др. Вместе со слюной могут выделяться и лекарственные вещества, краски, введенные в организм.

В слюне имеются ферменты α -амилаза и α -глюкозидаза. α -Амилаза Птиалин действует на полисахариды (крахмал), расщепляя их до декстринов и мальтозы. α -Глюкозидаза действует на мальтозу, превращая этот дисахарид в глюкозу. Ферменты слюны активны только при температуре 37—40 °C и в слабощелочной среде.

Слюна, смачивая корм, облегчает процесс жевания. Кроме того, она



24 Фистулы околоушной железы у животных

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 и паротин, 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. Повидимому, 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 течении 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 секретирует 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.

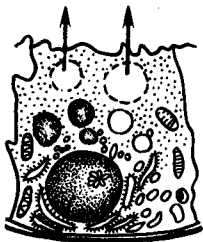
У крупного рогатого скота в сутки продуцируется 90—190, у овец — 6—10 л слюны. Количество и состав продуцируемой слюны зависят от вида животных, корма и его консистенции. В слюне жвачных органические вещества составляют 0,3, неорганические — 0,7%; рН слюны 8—9. Высокая щелочность слюны, ее концентрация 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 секретруется околоушной 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 амилалитической активностью. Она содержит ферменты пталин и мальтазу. Ферментативная активность слюны может сохраняться в отдельных порциях содержимого желудка до 5—6 ч.

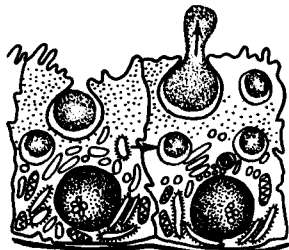
Регуляция слюноотделения. Слюноотделение осуществляется под действием безусловного и условного рефлексов. Это сложная рефлекторная реакция. Вначале в результате захватывания корма и поступления его в ротовую полость происходит возбуждение рецепторных аппаратов слизистой оболочки губ, языка. Корм раздражает 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 симпатическим и парасимпатическим нервам, последние 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 секретируют периодически.

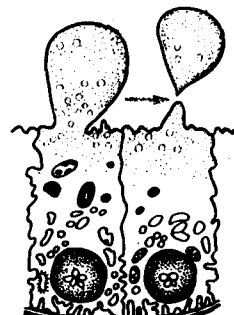
Деятельность слюноотделительного центра продолговатого мозга регулируют гипоталамус и кора больших полушарий. Участие коры больших полушарий в регуляции слюноотделения у собак было установлено И. П. Павловым. Условный сигнал, например звонок, сопровож-



А



Б



В

25 Типы выведения секрета слюнными железами:

А — микромерокриновый; Б — макромерокриновый; В — апокриновый

дался дачей корма. После нескольких таких сочетаний на один только звонок у собаки выделялась слюна. Это слюноотделение Павлов назвал условнорефлекторным. 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 секретируют.

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 клетки составных частей секрета, формирование гранул секрета, выведение секрета из клетки и восстановление первоначальной ее структуры. Она покрыта мембраной, которая образует микроворсинки, внутри ее содержится 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 (рис. 25). Во время покоя железы более зернисты из-за наличия множества гранул секрета, во время слюноотделения и после него количество гранул уменьшается.

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 возбужде-

ние передается в продолговатый мозг, где расположен центр глотания. Из него возбуждение идет обратно по эфферентным (двигательным) волокнам тройничного, языко-глоточного 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 расслаблений отдельных участков. Жидкая пища проходит по пищеводу быстро, непрерывной струей, плотная — отдельными порциями. Движение пищевода вызывает рефлекторное раскрытие входа в желудок.

ПИЩЕВАРЕНИЕ В ЖЕЛУДКЕ

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 ферменты, 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 «многого 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 желудка у собаки с сохраненной иннервацией. Павловский желудочек имеет связь с большим желудком посредством нервов и сосудов, что полностью отражает секреторную деятельность большого желудка (рис. 26).

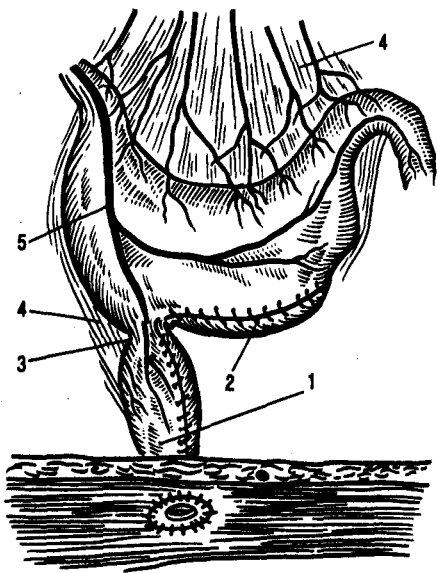
Изолированный желудочек по Павлову можно создать в разных участках стенки желудка. Например, на овцах получают изолированный желудочек из донной части желудка в результате сохранения нервных связей с кардиальной и пилорической областями.

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

Неорганические вещества желудочного сока. Это хлористоводородная (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 особой 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 pH 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, составляющая в крови в среднем 100 мэкв/л, увеличивается в желудочном соке только до 170 мэкв/л.

В механизме образования хлори-



26 Схема изолированного желудка по Павлову:

1 — изолированный желудочек; 2 — линия разреза; 3 — нервно-мышечная связь изолированного желудка; 4 — брыжейка с сосудами; 5 — ветви блуждающего нерва

стоводородной кислоты различают два относительно самостоятельных процесса: обменные процессы в секреторных клетках, доставляющие ионы водорода и хлора и доставляющие 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. Желу-

дочные 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 pH ниже 5,4 с наибольшей активностью при pH 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 (pH 0,8—1). В результате гидролиза пепсин расщепляет белки пищи до полипептидов и пептидов. В этом большую роль играет хлороводородная (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, 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 pH 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 наряду 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 стенки желудка

препятствует слизи; 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.

Секреция желудочного сока. 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 и др.) 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 вызывает 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 и т. д.). 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 желудочные 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 вне-

шее 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. Она 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 соответствующее 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 энтерogaстрон — в слизистой двенадцатиперстной кишки. Гастрон и энтерogaстрон 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 нейрохимической 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 карди-

альный 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 рентгеновских лучей. Моторику желудка изучают также регистрацией биотоков с мышц желудка при помощи живявленных электродов (М. А. Собакин, 1958).

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 (рис. 27).

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 комки 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 сокра-

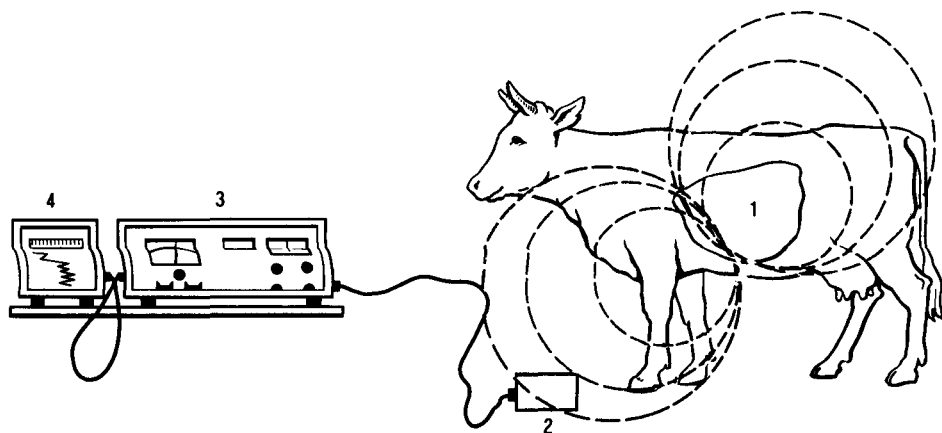
щений мышц желудка: тонические и ритмические.

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



27 Схема радиотелеметрической системы для эндорадиозондирования:

1 — радиокапсула; 2 — приемная антенна;
3 — радиоприемник; 4 — регистратор

пище и крови, — гуморально. Центро-стремительные 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. Переход содержимого желудка в двенадцатиперстную кишку, или эвакуация, вызывается чередующимися открытием и закрытием пилорического сфинктера. Этот процесс получил название *пилорический 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.

Рвота — защитная реакция организма, при которой животное освобождается от вредных веществ, попавших в желудочно-кишечный тракт. Рвота — 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 антиперистальтическими его 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 условнорефлекторной.

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.

Желудочное пищеварение у лошади. По характеру пищеварения сельскохозяйственных животных подразделяют на два типа. Первый тип — животные с однокамерным желудком (лошади, свиньи). У них желудочно-кишечное пищеварение и переваривание корма в основном происходят под влиянием пищеварительных ферментов, а продукты переваривания всасываются в кишечнике.

Второй тип — жвачные животные с многокамерным желудком (крупный рогатый скот, овцы, козы, верблюды). У них преобладает желудочное пищеварение и значительная часть корма переваривается без участия ферментов пищеварительных соков.

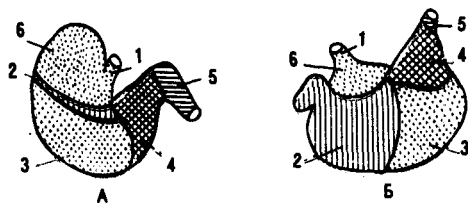
Желудок лошади однокамерный, имеет форму продолговатого изогнутого мешка. В нем различают кардиальную, фундальную и пилорическую части. Кардиальная часть желудка, имеющая расширенный куполообразный слепой мешок, выстлана плоским эпителием и не содержит желез. Фундальная и пилорическая части желудка выстланы железистой слизи-

стой 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 перехватами, — пилорический мешок (рис. 28). 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



28 Схема расположения желез желудка лошади (А) и свиньи (Б):

1 — пищевод; 2 — кардиальные, 3 — фундальные и 4 — пилорические железы; 5 — двенадцатиперстная кишка; 6 — пищеводная безжелезистая часть желудка

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 секретуют 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. Скорость перемещения 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.

Желудочное пищеварение 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 (см. рис. 28). Пищеводная зона не имеет желез. В слизистой слепого мешка и кардиальной

зоны железы есть. Они вырабатывают слизистый секрет, в котором нет пепсина и хлористоводородной (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 пилосонда, 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. В желудке свиньи происходит и молочнокислое брожение, но молочная кислота образуется в незначительном количестве — 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 хлористоводородной (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 рефлекторная фаза деятель-

ности желудочных желез. Интенсивность секреции при приеме корма зависит от аппетита животного. Она повышается при виде и запахе корма, то есть условнорефлекторно.

На секрецию желудочного сока различные корма влияют неодинаково. Например, силосованные корма увеличивают желудочную секрецию, повышают кислотность и переваривающую 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 5 ч — 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 связывает желудок с кишечником. Методика внешнего анастомоза разработана А. Д. Синещевым, она дает возможность изучить динамику эвакуации и определить общее коли-

чество 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.

Желудочное пищеварение 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 ороговым 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.

Пишеводный 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 молодняка в молочный период пищеводажный 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.

Пищеварение в рубце. 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, притом это происходит 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 pH 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; 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 имеется большое количество видов бактерий; общее их количество 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 достигать до 10^9 на 1 г содержимого. Эти бактерии расщепляют и переваривают клет-

чатку, 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). Молочнокислые бактерии имеют большое значение для молодняка 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 (Cilophlora), классу ресничных инфузорий (Ciliata), 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 по-

верхность, 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. 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 целлюлолитических 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 клетчат-

ки 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 целлюбиозы, 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, 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 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 (изомасля-

* Микробный белок — это белок животного происхождения, он является полноценным, так как содержит незаменимые аминокислоты.

ная, изовалериановая и 2-метилмасляная кислоты).

Общее количество ЛЖК и соотношение отдельных кислот зависит от рациона. В большинстве случаев в рубце преобладает уксусная кислота. Наибольшее количество ее образуется при даче рациона, содержащего 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 углеводов в корме в рационе дача 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: они служат одним из источников образования 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 расщеп-

ляется ферментом уреазой, выделяемой микроорганизмами, до аммиака и двуокиси 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, пиридоксин, цианкобаламин, а также жирорастворимый витамин К (филлохинон). Поэтому взрослые жвачные при сбалансированном кормлении не нуждаются в добавлении этих витаминов в рацион, но молодняк, у которого рубец еще не функционирует, должен 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 отрыванию 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 «приспосабливающе-выжимающей помпы»; при ее сокращении жидкая масса выжимается, а при расслаблении впитывается.

В сычуг из книжки содержимое переходит отдельными порциями через всегда открытое книжко-сычужное 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 (А. Я. Рябиков, 1985).

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 — руминогра-

фом, 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 отрывания 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 насыщается 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 сокращения преджелудков. Раздражение рецепторов двенадцатиперстной кишки тормозит сокращения 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 преджелудков подчинен центральной и вегетативной нервной системе.

Жвачный процесс. Жвачные животные, захватывая корм, проглатывают его, почти не пережевывая. Затем в перерыве между приемами корма он отрывается в ротовую полость, тщательно пережевывается и снова проглатывается. Отрывание принятого корма, пережевывание и обратное проглатывание называют *жвачным процессом*. Время, в течение которого происходит пережевывание многократно отрываемой рубцовой массы, называют *жвачным периодом* (К. П. Михальцев, 1953).

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 полости 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 — сложно-рефлекторный акт. Отрыгивание

возникает при раздражении грубыми частями корма механорецепторов преддверия рубца, пищевода и 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. Непрерыв-

ность 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 хлористоводородной (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 нейро-химическую фазы секреции.

Желудочное пищеварение у молодняка жвачных в молочный и переходный периоды. 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.

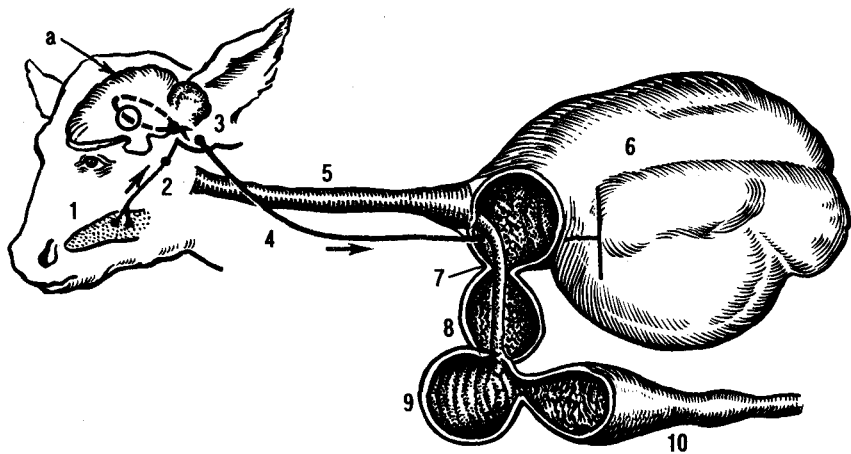
У телят-молочников питательные

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 околушных слюнных желез. Наступление жвачного периода можно ускорить. Для этого телятам нужно скармливать комки жвачки, отгрынутые 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



29 Схема рефлекторной регуляции смыкания пищевода желудка:

1 — рецепторы ротовой полости; 2 — афферентный путь от рецепторов ротовой полости; 3 — нервный центр продолговатого мозга; 4 — эфферентный путь, идущий в составе блуждающего нерва; 5 — пищевод; 6 — рубец; 7 — пищеводный желоб; 8 — сетка; 9 — книжка; 10 — сычуг; а — местонахождение высшего центра рефлекса пищевода желудка в головном мозге

принадлежит пищеводному желобу. Во время питья молока и воды или акта сосания сокращаются мышцы губ пищевода желудка; губы смыкаются и образуют «трубку», составляющую как бы продолжение пищевода. Смыкание губ пищевода желудка — это рефлекторный акт, возникающий при раздражении рецепторов языка и глотки в момент глотания. Центр рефлекса пищевода желудка находится в продолговатом мозге. Центробежные импульсы передаются по блуждающим нервам (после перерезки последних рефлекс исчезает (рис. 29)). Рефлекторная природа смыкания губ пищевода желудка подтверждается опытом «мнимого кормления» у эзофаготомированных телят. У них также регистрируют рефлекс пищевода желудка при выпойке молока, несмотря на то что молоко выливается наружу через перерезанный пищевод.

Емкость пищевода желудка

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 пищевода желудка, 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 специально оборудованных поилок.

С ростом телят значение пищевода желудка 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, сахарная и фосфатазная активность.

ПИЩЕВАРИЕ В КИШЕЧНИКЕ

Кормовые массы, частично переваренные в желудке, постепенно, отдельными порциями поступают в

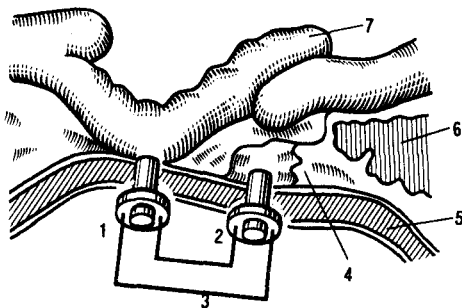
кишечник, где они смачиваются поджелудочным, кишечным соками и желчью.

Секреция поджелудочного сока. Очень важное значение в пищеварении имеет сок поджелудочной железы. Секрцию 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 здоровыми таких животных.

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 (рис. 30).

Сок поджелудочной железы — это прозрачная, бесцветная жидкость щелочной реакции. Плотность сока 1,008—1,010; pH 7,2—8,0 (у лошадей — 7,3—7,58, у крупного рогатого скота — около 8). В поджелу-



30 Схема выведения протока поджелудочной железы:

1 — фистульная трубка в двенадцатиперстной кишке; 2 — фистульная трубка в изолированном отрезке двенадцатиперстной кишки; 3 — резиновая трубка, которой соединяют фистулы после получения сока; 4 — проток поджелудочной железы; 5 — поджелудочная железа; 6 — брюшная стенка; 7 — место соединения перерезанной кишки

дочном 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, карбоксиполипептидазы А и В, эластазу, α -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, активируется 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; *нуклеазы* — нуклеиновые кислоты на мононуклеотиды и фосфорную кислоту; *α-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).

Механизм секреции поджелудочного сока. И. П. Павлов установил, что на секреторную деятельность поджелудочной железы влияет блуждающий нерв. Он обратил внимание на высокую чувствительность поджелудочной железы ко 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 вызывает активную секрецию поджелудочного сока, повышается содержание в нем органических веществ. Следовательно, блуждающий нерв играет определенную роль в регуляции ферментобразования данной 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 корма или раздражении рецеп-

торов 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 (К. Т. Ташенов, Р. С. Аюпова, 1986).

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 хлористоводородной (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 большее 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 II, соли желчных кислот. Тормозящее влияние на секрецию панкреатического сока оказывают такие нейропептиды, как гастронингибирующий 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 хлористоводородной (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.

Образование и выделение желчи. 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 желч-

ный 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 и пр. Образование желчи усиливают некоторые химические вещества, действующие гуморально (гастрин, соляная, желчная и другие кислоты, экстрактивные вещества корма и сама желчь). Секреция 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, pH 7,5; воды в ней 96—99 %. Пузырная желчь вследствие всасывания воды стенками желчного пузыря густая, темного цвета; плотность 1,026—1,048, pH 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 хо-

левая, гликохолевая, хенодезоксихолевая, таурохолевая кислоты. В состав желчи, кроме желчных кислот и пигментов, входят холестерин, фосфатиды, омыленные и свободные жиры, продукты распада белков (мочевина, моченая 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 обусловлено их всасыванием 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 и оленя желчного пузыря нет, его функцию выполняют желчные ходы больших размеров.

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 условнорефлекторно. 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 гипоталамо-лимбических образований мозга. К ним относят латеральные, вентромедиальные ядра гипоталамуса, базальные и латеральные ядра миндалины (Н. У. Базанова, К. Т. Ташенов, 1985).

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

Выделение желчи и секреция желудочного сока зависят от характера принимаемой пищи. Наибольшее количество желчи выделяется на молоко, так как оно содержит жир, наименьшее — на хлеб. Согласованное выделение желчи и поджелудочного сока обеспечивает одновременное воздействие этих пищеварительных

соков на питательные вещества корма.

Количество и качество желчи зависят от характера принимаемого корма. Общее количество выделяющейся желчи в сутки составляет: у лошадей — 6—7,2 л, у крупного рогатого скота — 7—9,5, у овец и коз — 1—1,5, 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.

Пищеварение в тонком отделе кишечника. Тонкий кишечник состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок.

Слизистая оболочка тонких кишок собрана в многочисленные кишечные складки, которые располагаются в разных направлениях. На слизистой имеются мельчайшие выступы — ворсинки. Слизистая образована однослойным призматическим каемчатым эпителием. На протяжении всей слизистой тонкого кишечника, кроме верхнего отдела двенадцатиперстной кишки, расположены либеркуновы железы, выделяющие сок. В верхнем отделе двенадцатиперстной кишки имеются бруннеровы железы, которые по своему строению и составу секрета сходны с железами пилорической части желудка.

Тонкий отдел кишечника у травоядных животных очень длинный: у коров он достигает 40—49 м, у овец и коз — 24—26, у лошадей и свиней — до 20 м.

Для изучения секреции кишечного сока у собак Б. Тири предложил операцию изолированного участка кишки. При этой операции вырезают отрезок кишки с сохранением брыжейки. Один конец отрезка зашивают наглухо, другой вшивают в кожную рану. Концы перерезанного кишечника сшивают для восстановления целостности пищеварительного тракта. Методику операции Тири видоизменил Велла, предложив выводить в кожную рану оба конца

изолированного отрезка кишки. Эта операция получила название фистулы Тири — Велла. Однако чаще пользуются методом Тири — Павлова. При этом способе петлю кишечника изолируют в результате разобщения слизистой оболочки между основным кишечником и отделенным его участком. Этот метод позволяет сохранить серозно-мышечную связь, отражающую нервную и гуморальную регуляции.

Состав кишечного сока. Кишечный сок — бесцветная жидкость щелочной реакции (рН 8,2—8,7), слегка мутноватая от примеси слизи, эпителиальных клеток, кристаллов холестерина. В кишечном соке содержатся хлористый натрий и углекислые соли.

Кишечный сок завершает химическую обработку питательных веществ корма, поэтому в нем преобладают ферменты, действующие на промежуточные продукты расщепления белков и углеводов (крахмала и гликогена). В нем содержатся протеолитические ферменты: аминокполипептидаза и дипептидаза (их называют обычно смесью пептидаз), расщепляющие полипептиды и дипептиды до аминокислот. На дисахариды действуют ферменты мальтаза, инвертаза и лактаза, превращая дисахариды в моносахариды.

В кишечном соке имеются также слабоактивные ферменты: нуклеазы, липаза α -амилаза. Кроме того, в кишечном соке присутствует фермент энтерокиназа, действующая на трипсиноген и превращающая его в трипсин, а также щелочная фосфатаза, обеспечивающая процесс фосфорилирования углеводов, аминокислот и их переход через клеточные мембраны (всасывание).

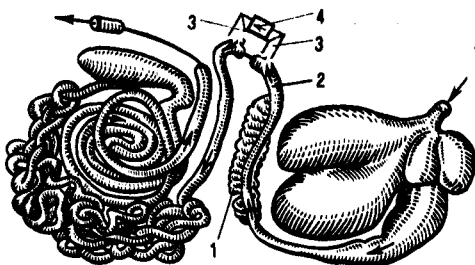
Механизм секреции кишечного сока. Секреция кишечного сока у собак происходит непрерывно. При раздражении блуждающего нерва выделяется больше кишечного сока и увеличивается содержание в нем ферментов. Механи-

ческие и некоторые другие раздражители также вызывают усиление секреции. Так, введение в отрезок кишки, изолированный по Тири — Веллу, стеклянного шарика или резинового дренажа усиливает секрецию кишечного сока. К числу химических раздражителей относят желудочный сок, продукты переваривания белков и углеводов, мыла и др. Эти раздражители действуют на секреторный аппарат кишечника и после перерезки блуждающих и симпатических нервов, иннервирующих кишечник, то есть независимо от центральной нервной системы. Считают, что механические и химические раздражители вызывают секрецию кишечного сока, действуя на нервные образования (Мейсснера и ауэрбахово сплетения), расположенные в стенке кишечника.

Кишечное полостное пищеварение. Процесс пищеварения в тонком кишечнике состоит из трех последовательных этапов (периодов): полостное пищеварение — пристеночное пищеварение — всасывание.

А. Д. Синешевков предложил изучать кишечное пищеварение при помощи методики внешних анастомозов. Хирургическим путем разобщают в том или ином участке кишечника и создают здесь обходной путь (внешний анастомоз) для перехода содержимого из вышележащего отдела в нижележащий (рис. 31).

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.



31 Схема наложения внешнего анастомоза у жвачных:

1 — поджелудочная железа; 2 — двенадцатиперстная кишка; 3 — фистульные трубки, вставленные в кишку, соединенные между собой резиновой трубкой 4

Секреция сока у 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 $\frac{3}{4}$ 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 кишок 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

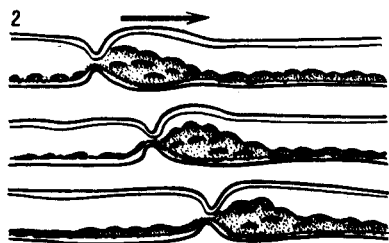
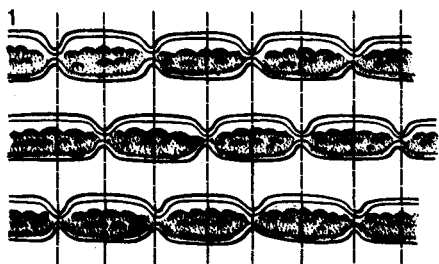
сегмента также образуется перетяжка, и она разделяется пополам, а половины двух соседних сегментов преобразуются затем в один новый сегмент (рис. 32). Такие сокращения повторяются многократно. Они не вызывают продвижения химуса вдоль кишечника, но способствуют, как и маятникообразные движения, перемешиванию 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.



32 Схема движения кишки:

1 — ритмическое сегментирование; 2 — перистальтика (стрелкой указано направление распространения волны сокращения)

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 ацетилхолин, 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.

Мембранное пищеварение. 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*.

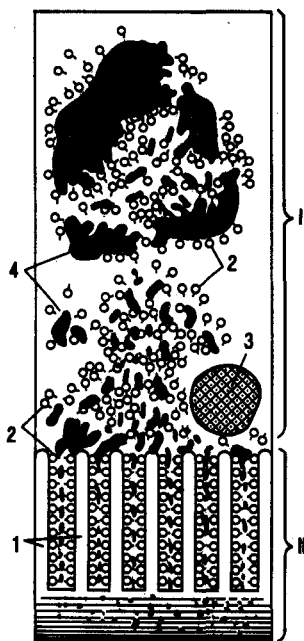
Пристеночному пищеварению способствует структура слизистой тонкого кишечника. На поверхности ворсинок имеется так называемая щеточная кайма, образованная громадным количеством микроворсинок (до 3000 на одной клетке). Между микроворсинками на клеточной мембране имеются ферменты, структурно связанные с мембраной.

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 (рис. 33).

Отличие пристеночного пищеварения от полостного заключается в следующем. Полостное пищеварение осуществляется под действием ферментов, выделяемых в полость пищеварительного тракта. Эти ферменты перемешаются 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. При пристеночном пищеварении конечные стадии расщепления питательных веществ проходят на клеточной мембране, через которую осуществляются и процессы всасывания. Поэтому благодаря пристеночному пищеварению значительно возрастает скорость ферментативного расщепления питательных веществ и их всасывания.

Пристеночное пищеварение свойственно не только кишечнику 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



33 Схема взаимоотношения полостного (I) и пристеночного (II) пищеварения в полости кишки:

1 — микроворсинки; 2 — ферменты (на поверхности микроворсинок они строго ориентированы); 3 — микроб (по своим размерам он не может проникнуть в поры щеточной каймы); 4 — пищевые вещества на разных стадиях расщепления

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*.

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 каждые 30—60 с, 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.

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 небольшое значение, так как он почти полностью переваривается и всасывается в тонком кишечнике.

* Подсчитано, что благодаря наличию микроворсинок всасывающая поверхность увеличивается в 14—39 раз.

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 невоссавшихся его продуктов образуются ядовитые для организма соединения: крезол, фенол, скатол, индол 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.

Толстые кишки являются и органами выделения: через их стенки выделяются минеральные и некоторые другие вещества. В задних отделах толстого кишечника содержимое сгущается вследствие всасывания воды. Здесь образуется кал.

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. В слепой кишке имеются бактерии, которые вызывают сбраживание клетчатки с образованием летучих жирных кислот. 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 поступает 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 (Т. Н. Несипбаев, 1985).

Движения толстого кишечника изучают 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 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 живот-

ных 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.

Всасывание. Всасыванием называют процесс поступления различных веществ в кровь и лимфу через сложные биологические мембраны (кожу, подкожную клетчатку, слизистую и серозную оболочки брюшной полости и т. д.). Наибольшее биологическое значение имеет всасывание в пищеварительном тракте, так как этим путем организм получает все необходимые ему вещества для энергетических и пластических процессов.

Всасывание в пищеварительном тракте изучают методом прямых и косвенных исследований. С помощью прямых методов проводят исследования на фистульным животным. Например, животному с фистулами желудка и двенадцатиперстной кишки вводят в желудок исследуемые растворы и собирают через фистулу двенадцатиперстной кишки. Животным с фистулами кишечника или внешними анастомозами растворы вводят в один участок кишечника, а извлекают из другого. Всасывание исследуют также на животных с изолированным павловским желудочком или с изолированной петлей кишечника. Кроме того, проводят острые опыты на животных с перевязкой желудка или участка кишечника с двух концов. В изолированные участки вводят растворы и по изменению их состава определяют степень всасывания.

С помощью косвенных методов изучают химический состав крови и лимфы, оттекающих от различных отделов пищеварительного тракта. Для этой цели применяют методику ангиостомии — наложение канюли на кровеносные сосуды. Операцию

осуществляют следующим образом: на наружной стенке кровеносного сосуда с помощью швов укрепляют тонкую металлическую трубку. Другой конец ее выводят на поверхность кожи. Для взятия крови в кровеносный сосуд через трубку вводят иглу шприца. Эта методика позволяет брать кровь в любое время из разных кровеносных сосудов. Широко используют также метод меченых атомов, который дает возможность проследить скорость всасывания отдельных веществ в разных отделах пищеварительного тракта, их судьбу в организме. Применяют и гистологический метод, исследуют появление различных веществ в слизистой пищеварительного тракта.

Слизистые оболочки различных отделов пищеварительного тракта обладают разной степенью всасывания. В ротовой полости всасывания почти не происходит, так как корм здесь находится непродолжительное время. В желудке всасываются вода, глюкоза, аминокислоты, минеральные вещества, но в небольшом количестве. Это обусловлено тем, что в желудке происходит выделение сока из протоков желез в его полость, и поэтому всасывание против тока жидкости затрудняется.

В преджелудках жвачных идет интенсивное всасывание. Слизистая преджелудков выстлана многослойным эпителием, имеющим очень тонкий ороговевающий слой, снабженный большим количеством кровеносных сосудов. Всасывательная поверхность слизистой преджелудков велика, поскольку она покрыта обильным количеством ворсинчатых образований. В книжке всасывательная поверхность значительно увеличена за счет листочков. В преджелудках жвачных всасываются вода, летучие жирные кислоты, глюкоза, аминокислоты, растворы минеральных солей и другие вещества. Всасывание в преджелудках зависит от интенсивности процессов переваривания корма.

В двенадцатиперстной кишке размеры всасывания невелики, кишка короткая, и в ней мала всасывающая поверхность.

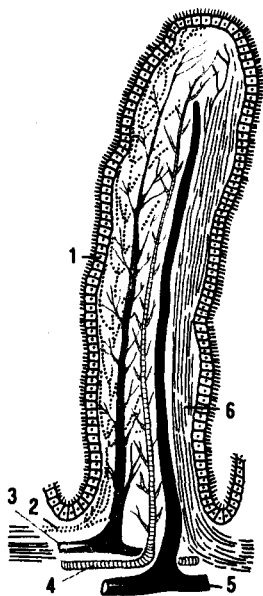
Самое интенсивное всасывание у всех животных происходит в тонком кишечнике, где очень большая всасывающая поверхность. Слизистая тонких кишок образует очень много складок. На ней имеется огромное количество ворсинок (до 2500 на 1 см^2), что в 20—25 раз увеличивает поверхность слизистой кишечника. У коровы общая поверхность ворсинок достигает 17 м^2 , у лошади — 12, у собаки — $0,52 \text{ м}^2$. Очень много ворсинок в начальном отделе кишечника, по направлению к толстой кишке количество их уменьшается. Ворсинки покрыты однослойным каемчатым цилиндрическим (призматическим) эпителием. На каждой эпителиальной клетке расположены мельчайшие микроворсинки (до 3000), что в 30 раз повышает всасывающую поверхность ворсинки. Таким образом, микроворсинки значительно увеличивают общую всасывающую поверхность слизистой оболочки кишечника; например, у собак она достигает 500 м^2 .

К каждой ворсинке подходят мелкие артерии, которые в ней разветвляются на капилляры. Вне периода всасывания большинство капилляров не функционирует. Кровь оттекает от ворсинок по венам. В центре ворсинки находится лимфатическая полость, которая служит началом лимфатического сосуда. Внутри ворсинки присутствуют гладкие мышечные волокна, а также нервные волокна с нервными сплетениями, расположенными в подслизистом слое (рис. 34).

Всасывание питательных веществ происходит и в толстых кишках, но здесь оно невелико, так как большая часть из них всасывается раньше.

В толстых кишках всасываются летучие жирные кислоты и особенно вода.

Механизм всасывания.



34 Схема строения ворсинки:

1 — микроворсинки; 2 — нервные волокна; 3 — артериальный, 4 — венозный и 5 — лимфатический сосуды; 6 — гладкие мышечные

В процессах всасывания осуществляются фильтрация, диффузия и осмос. На уровень фильтрации влияет гидростатическое давление в кишечнике. Увеличение его до 8—10 мм рт. ст. ускоряет всасывание, но при достижении давления до 80—100 мм рт. ст. кровеносные сосуды ворсинок сдавливаются и всасывание прекращается. Однако в кишечнике гидростатическое давление обычно не превышает 3—5 мм рт. ст., поэтому фильтрация незначительно ускоряет всасывание.

Более существенное значение, чем фильтрация, имеют диффузия и осмос. Например, законами осмоса объясняют всасывание воды из гипотонических растворов. Если ввести в кишку раствор глюкозы с меньшей концентрацией по сравнению с концентрацией ее в крови, то вначале всасывается вода, а потом глюкоза. При введении в кишку раствора глюкозы в концентрации, превышающей ее содержание в крови, вначале вса-

сывается глюкоза, а потом уже вода.

При введении в участок кишки, изолированный путем перевязки с двух концов, изотонического раствора хлористого натрия или сыворотки крови они быстро всасываются, несмотря на одинаковое осмотическое давление в крови и полости кишечника. Всасывание в этих случаях нельзя объяснить диффузией и осмосом. Однако если отравить эпителий кишечника фтористым натрием, то кишечная стенка будет вести себя как обычная полупроницаемая мембрана и всасывания не произойдет, поскольку переход веществ через нее осуществляется по закону осмоса.

Вода из кишки всасывается в 100 раз быстрее, чем если бы она всасывалась в точном соответствии с процессами диффузии и осмоса. Все это указывает на то, что всасывание происходит в результате активной деятельности клеток эпителия слизистой оболочки кишечника. Оно связано с процессами обмена веществ в эпителиальных клетках, в которых при всасывании увеличивается потребление кислорода и образуется тепловая энергия. Понижение температуры или применение ядов, угнетающих обмен веществ, подавляет всасывание.

Движение ворсинок ускоряет всасывание: сокращаясь, они выжимают из себя кровь и лимфу, а при расслаблении создается разреженность в лимфатических полостях и сосудах, и в результате этого всасываются вещества, растворенные в химусе.

Движение ворсинок вызывают различные раздражители, среди них значительную роль играют вещества, образующиеся при пищеварении в кишечнике. К ним относятся продукты переваривания белка — пептиды и аминокислоты, глюкозу, желчные кислоты, экстрактивные вещества. В слизистой оболочке кишки вырабатывается особый гормон — вилликинин, который возбуждает движение ворсинок. Наличие гуморальной стимуляции движения ворсинок

подтверждается тем, что введение крови сытой собаки в кровь голодной вызывает у последней движение ворсинок. Сокращение ворсинок регулируется сплетением Мейсснера, заложенным в подслизистом слое у основания ворсинок. Механические раздражения их плотными частицами химуса во время движения кишок усиливают движения ворсинок.

Всасывание белков. Белки всасываются в кишечнике в основном в виде аминокислот и частично в виде низкомолекулярных полипептидов. Степень всасывания последних точно не установлена. Полипептиды могут образовываться из аминокислот в стенке кишечника и поступать в кровь. Некоторые белки при избыточном поступлении их с кормами частично всасываются без расщепления. Подобные явления отмечают у новорожденных животных. У них глобулины молозива всасываются без изменений, и в результате этого организм получает готовые иммунные тела. У травоядных животных, главным образом у жвачных, расщепление белка под влиянием микроорганизмов начинается в желудке, где и происходит их частичное всасывание.

Всасывание углеводов. Углеводы всасываются в основном в кишечнике, главным образом в виде моносахаридов — глюкозы, галактозы, фруктозы и маннозы. При избытке в корме дисахаридов часть их может всасываться без предварительного расщепления до моносахаридов. Различные моносахариды всасываются с неодинаковой скоростью. Быстрее всасываются глюкоза и галактоза; скорость всасывания фруктозы меньше в 2 раза, а маннозы — в 6 раз по сравнению с глюкозой. Следовательно, эпителиальная клетка кишечника обладает высокой избирательностью в резорбции углеводов. Это, видимо, определяется наличием на мембране микроворсинок специфичных транспортных систем для переноса различных сахаров. По данным Уголева, на мем-

бранах микроворсинок имеется транспортный конвейер, который осуществляет передачу ферментов и их переносчиков.

У жвачных количество всасываемой глюкозы и других моносахаридов невелико, так как большая часть углеводов сбраживается у них до летучих жирных кислот в преджелудках и в таком виде здесь и всасывается. По скорости всасывания их можно расположить в следующем порядке: уксусная, масляная, пропионовая. Смеси кислот всасываются быстрее, чем каждая кислота в отдельности. Всасывание этих кислот обусловлено активными процессами эпителия рубца.

Всасывание жиров. Расщепление жиров в пищеварительном тракте невелико. Расщепляется только примерно 30—45 % всего количества жира, поступающего с кормом. Поэтому всасывание жира происходит как в виде продуктов его расщепления — глицерина и жирных кислот, так и в виде нерасщепленного эмульгированного жира. Всасывание жиров без предварительного расщепления возможно только тогда, когда они хорошо эмульгированы и образуют тонкодисперсную систему, состоящую из мельчайших капелек жира, диаметр которых меньше 0,5 мкм. Жиры с высокой точкой плавления эмульгируются и всасываются труднее, чем с низкой. Без предварительного расщепления может всосаться 97—98 % растительного масла, а тристеаринов — 10—15 %.

Глицерин хорошо растворяется в воде и поэтому быстро всасывается. Жирные кислоты нерастворимы в воде, для их всасывания необходимо присутствие желчных кислот в полости кишечника. Желчные кислоты вступают в связь с жирными кислотами и образуют сложные комплексные соединения, хорошо растворимые в воде и легко проникающие в эпителиальные клетки ворсинок кишечника. Здесь они распадаются на свои компоненты.

Освободившиеся жирные кислоты проникают в лимфатические сосуды, затем поступают в печень. Во всасывании жира важную роль играет желчь. Это наглядно показывает опыт Даистра. Если у кролика перевязать желчный проток и соединить желчный пузырь с тонкой кишкой ниже обычного места впадения желчного протока, то наблюдают следующее. Лимфатические сосуды будут заполнены жиром только ниже нового места поступления желчи, а в участке, куда она обычно поступала, лимфатические сосуды не содержат жира.

В слизистой кишечника жирные кислоты быстро вступают во взаимодействие с глицерином, в результате чего образуются частицы нейтрального жира. Их можно обнаружить, рассматривая под микроскопом препараты из слизистой кишечника, обработанные осмиевой кислотой, которая окрашивает жир в черный цвет. Всосавшиеся жиры в основном поступают в лимфатическую систему и лишь в небольшой части — в капилляры кровеносной системы. В толстых кишках жир всасывается в основном в виде эмульсии.

Механизм всасывания жиров еще не совсем выяснен. До последнего времени считали, что продукты их гидролиза всасываются в кровь из кишечника путем пиноцитоза. Однако исследование, проведенные с применением электронного микроскопа, показали, что роль пиноцитоза во всасывании жиров незначительна. Всасывание их проходит более сложно при тесном взаимодействии между структурой энтероцитов и транспортируемыми жировыми частицами. Р. О. Файтельберг делит процесс всасывания жиров на несколько этапов: 1) транспорт продуктов полостного и пристеночного липолиза через апикальную мембрану; 2) транспорт хиломикронов через мембраны эндотелия лимфатических и кровеносных сосудов; 3) транспорт жировых частиц по мембранам канальцев

цитоплазматической сети и вакуоли пластинчатого комплекса. Жиры всасываются с различной скоростью в зависимости от количества, качества и химического строения их молекул.

Всасывание воды и минеральных веществ. Вода всасывается во всех отделах пищеварительного тракта. В желудке ее всасывается немного, так как здесь она задерживается мало. Основное всасывание воды происходит в кишечнике.

У различных видов сельскохозяйственных животных в силу особенностей процессов пищеварения всасывание воды в желудочно-кишечном тракте происходит неодинаково. У жвачных резорбция воды начинается в преджелудках. Интенсивное всасывание воды происходит в рубце и сетке овец. Активно всасывается вода в изолированном рубце крупного рогатого скота и овец. По данным А. Д. Синешкова, в многокамерном желудке жвачных всасывается до 60—70 % выпитой воды. Однако, несмотря на то что желудок резорбирует большую часть выпитой воды, высокой способностью всасывать ее обладает и кишечник. Так, в изолированной петле тонкой кишки овец за 30 мин всасывается от 47 до 53 % введенной воды.

В пищеварительном тракте циркулирует большое количество воды, что обусловлено преимущественно секрецией пищеварительных соков. Так, у коров в течение суток вместе с пищеварительными соками выделяется 150—180 л воды, которая почти полностью всасывается в кишечнике (с калом выделяется около 10 % воды). Скорость всасывания воды изменяется, если она смешана с солями, сахаром или химусом. Переход воды из кишечника в кровь зависит от осмотического давления раствора. Из гипертонических растворов вода не всасывается, наоборот, она переходит из крови в полость кишечника и снижает концентрацию раствора.

При всасывании изотонических растворов как вода, так и растворенные в ней соли проходят через слизистую кишечника независимо друг от друга.

Минеральные вещества всасываются в основном в тонком кишечнике. Всасывание хлористых солей натрия и калия идет лучше из гипотонических растворов. Соли кальция всасываются в кишечнике в результате образования комплексных соединений с жирными и желчными кислотами. На интенсивность всасывания кальция влияет количество солей натрия и калия. Избыток калия по сравнению с натрием ухудшает всасывание кальция.

Фосфор всасывается из органических и неорганических соединений. Быстрота его всасывания зависит от скорости расщепления этих соединений.

Железо усваивается в виде окисных и закисных солей, причем всасывание закисных солей происходит быстрее. Микроэлементы медь, цинк, йод, бром, кобальт и другие всасываются в виде органических и неорганических соединений.

Регуляция процессов всасывания. Роль нервной регуляции процессов всасывания изучена недостаточно. Считают, что ее участие проявляется в пределах тех же закономерностей, которые наблюдают в отношении регулирования секреторной и моторной деятельности пищеварительного тракта. Степень активности моторных и секреторных процессов определяет размеры всасывания кишечным эпителием. На процессы всасывания влияет кора больших полушарий, что доказывается выработкой условных рефлексов, тормозящих или ускоряющих процесс всасывания различных веществ.

Регулирующее влияние на всасывание оказывают гормоны коры надпочечников, а также витамины группы В и аскорбиновая кислота, влияющие на всасывание углеводов, железа, кальциферол — кальция и фосфора.

Дефекация. 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 непереваренными, в том числе клетчатка.

Общее количество кала у животных зависит от характера и количества корма. При растительном корме кала больше, чем при животном. Корова ежедневно 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. Она наступает в результате раздражения слизистой прямой кишки накапливающимся в ней калом. Постоянного выбрасывания кала не происходит, так как у выхода из прямой кишки имеются два сфинктера. Внутренний сфинктер состоит из гладкой мускулатуры, наружный — из поперечнополосатой. Эти сфинктеры находятся в состоянии постоянного тонического сокращения.

Раздражение рецепторов прямой кишки вызывает рефлекторное сокращение мышц толстой и прямой кишок и раскрытие внутреннего и наружного сфинктеров. Одновременно с этим сокращаются мышцы, поднимающие заднепроходный сфинктер, и создается опора для продольной мускулатуры прямой кишки, что препятствует выпадению последней. Акту дефекации способствуют сокращения диафрагмы и мышц брюшного пресса, повышающие внутрибрюш-

ное давление и выжимающие каловые массы из толстой кишки в прямую, а из прямой — наружу.

ПИЩЕВАРЕНИЕ У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПТИЦ

У птиц пищеварительная система по своей структуре и функции приспособлена к приему и перевариванию корма растительного и животного происхождения.

Ротовое пищеварение. У зерноядных птиц клюв твердый, с острыми краями, приспособленный для склевывания и дробления твердого корма. На клюве у водоплавающих птиц имеется ороговевший выступ, служащий для обрывания травы, а по краям клюва — многочисленные поперечные ротовые пластинки, с помощью которых птица при захватывании корма в воде отцеживает ее и раздавливает корм. Язык покрыт роговыми сосочками и способствует захватыванию и проглатыванию корма.

В ротовой полости корм не задерживается и быстро проглатывается. У птиц небольшие слюнные железы находятся сбоку в средней и задней частях языка и на дорсальной поверхности основания языка, а имеются также железы угла рта, передние и задние подчелюстные железы. Слюны выделяется очень мало, но она содержит слизь, которая облегчает проглатывание корма. В слюне птиц содержится птиалин.

Пищеварение в полости зоба. Из рта корм поступает в зоб, который хорошо развит у кур и других зерноядных птиц. У гусей и уток вместо зоба имеется веретенообразное расширение пищевода. В зобу твердые корма увлажняются и размягчаются.

Слизистая оболочка зоба не содержит желез, секретирующих ферменты, но в нем происходит переваривание углеводов, белков и жира ферментами растительных кормов,

а также микрофлорой. Продукты переваривания в зобу не всасываются.

Продолжительность пребывания корма в зобу зависит от его вида, количества и консистенции. Мягкий и влажный корм быстро переходит в желудок, твердые зерновые корма — медленнее. На эвакуацию содержимого зоба влияет степень наполнения желудка. Импульсы, идущие из пустого желудка, вызывают сокращение зоба. Наполнение желудка кормовой массой тормозит сокращение зоба, и передвижение корма из него временно прекращается. Блуждающие нервы возбуждают моторику зоба, после перевязки этих нервов зоб не сокращается.

Пищеварение в желудке. Желудок птиц состоит из двух отделов: железистого и мышечного. Из зоба корм поступает в железистый отдел желудка, в его слизистой расположено 30—40 пар крупных трубчатых желез, выделяющих желудочный сок, который содержит хлористоводородную (соляную) кислоту и протеолитические ферменты.

Для изучения процессов пищеварения в желудке пользуются павловской фистульной методикой.

У птиц секреция желудочного сока постоянная, но прием корма ее усиливает. При мнимом кормлении или поддразнивании птицы кормом отчетливо проявляется рефлекторная фаза секреции желудочного сока. Выделяющийся в эту фазу сок птиц, как и млекопитающих, обладает повышенной кислотностью и переваривающей силой.

Железистый отдел желудка очень мал, и в нем практически не происходит накопления и переваривания корма. Постоянно выделяющийся сок стекает в мышечный отдел желудка, где и происходит переваривание корма.

Мышечный отдел желудка имеет хорошо развитые гладкие мышцы. В нем происходит механическое перетирание корма. Здесь обычно нахо-

дят мелкие камешки, кусочки стекла и другие твердые предметы, заглатываемые птицей; они способствуют перетиранию корма. Слизистая мышечного отдела желудка имеет железы, выделяющие коллоидный секрет. Данный секрет накапливается на поверхности, застывает и превращается в роговую пленку (кутикулу), которая постоянно стирается и возобновляется. Роговая оболочка предохраняет мышечную стенку от повреждений твердыми предметами. Мышечный отдел желудка хорошо развит у зерноядных птиц. У кур между отделами желудка находится сфинктер, препятствующий обратному переходу содержимого — из мышечного отдела в железистый. У уток и гусей такого сфинктера нет и содержимое попеременно забрасывается из одного отдела желудка в другой.

В мышечном отделе желудка птиц интенсивно переваривается корм. В нем расщепляются белки, углеводы, в меньшей степени жиры. Белки в желудке расщепляются до аминокислот. В мышечный отдел желудка постоянно забрасывается содержимое двенадцатиперстной кишки, вследствие этого процессы пищеварения в нем усилены; ферменты кишечного и желудочного соков расщепляют здесь питательные вещества, поскольку концентрация хлористоводородной (соляной) кислоты в желудке незначительна (0,1%). Кроме того, в такой слабокислой среде сохраняется активность ферментов корма и развиваются бактерии, переваривающие все питательные вещества, особенно крахмал; не могут развиваться только целлюлозолитические бактерии.

Оба отдела желудка сокращаются каждые 20—30 с. При сокращении стенок мышечного отдела желудка давление в его полости повышается; у кур оно достигает 140, у уток — 180, у гусей — 265 мм рт. ст.

Двигательная и секреторная функции желудка регулируются

блуждающими нервами. При перерезке этих нервов моторика и секреторная деятельность желудка затормаживаются.

Кишечное пищеварение. Содержимое желудка отдельными мелкими порциями (у уток) или сплошной массой (у гусей) переходит в двенадцатиперстную кишку. Длина кишечника у птиц относительно небольшая. В связи с этим корм проходит через желудочно-кишечный тракт быстро (у кур в среднем за 24 ч). Тем не менее в тонком кишечнике птиц осуществляется основное переваривание белков, жиров и углеводов.

В двенадцатиперстную кишку поступает поджелудочный сок щелочной реакции, имеющий те же ферменты, что и у млекопитающих. У птиц относительная масса поджелудочной железы значительно больше, чем у млекопитающих, что, по-видимому, связано с ее интенсивной секреторной деятельностью.

Печень у птиц большая, и соответственно этому образуется и выводится больше желчи по отношению к их массе, чем у млекопитающих. Так, у кур на 1 кг массы тела в сутки отделяется в среднем 37 мл желчи, у собаки — 10, у лошади — 10—12, у коровы — 5—15 мл. Отделение желчи у птиц происходит постоянно. При приеме корма желчеотделение усиливается. Желчь выводится двумя путями: через желчный пузырь и непосредственно в кишечник. Желчные протоки правой и левой долей печени сливаются у ворот печени, образуя расширение — синус, через который желчь может выводиться из синуса в кишку, минуя желчный пузырь. В период интенсивного пищеварения пузырьная и печеночная желчь выводится одновременно.

Железы слизистой оболочки тонких кишок вырабатывают сок слабощелочной реакции. В нем содержатся те же ферменты, что и в соке млекопитающих.

Толстая кишка у птиц очень короткая, в самом начале ее имеются два отростка — слепые кишки, у большинства домашних птиц, особенно травоядных, они хорошо развиты. В слепые кишки поступает только часть химуса, в основном жидкая, с примесью мелких частиц корма. В слепых кишках под действием микроорганизмов расщепляются белки, жиры и углеводы, включая клетчатку.

Движения кишечника у птиц такие же, как и у млекопитающих, но у птиц наряду с перистальтическими происходят и антиперистальтические сокращения. В результате этого содержимое передвигается по кишечнику взад и вперед и забрасывается в желудок.

Толстая кишка заканчивается расширенным отделом — клоакой. В ее полость открываются два мочеточника и выводные отверстия половых органов — спермиопроводы или яйцеводы. В клоаке происходит формирование кала. У птиц он полужидкий (74 % воды), выделяется вместе с мочой. На поверхности кала образуется белая пленка из кристаллов мочевины. Опорожнение кишечника происходит так же, как и у млекопитающих.

Процессы всасывания в кишечнике птицы происходят интенсивно. Слизистая имеет множество ворсинок и зигзагообразных продольных складок, что способствует быстрому всасыванию.

Контрольные вопросы

1. Роль микрофлоры и микрофауны в пищеварительных процессах.
2. Регуляция секреции желудочного сока.
3. Механизм секреции поджелудочного сока.
4. Роль желчи в процессах пищеварения.
5. Механизм процессов всасывания.
6. Физиология жвачного процесса.
7. Особенности пищеварения у жвачных животных.
8. Особенности пищеварения у птиц.
9. Работы И. П. Павлова по методике изучения процессов пищеварения.
10. Полостное и мембранное пищеварение.