

**Буров С.В.  
Степаненко В.С.  
Шуктомова Г.Р.**

Министерство сельского хозяйства РФ  
Департамент научно-технологической политики и образования  
ФГБОУ ВПО «Донской государственный аграрный университет»

**ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ**

( конспект лекции )

Часть II

**ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ  
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ**

( конспект лекции )

Часть II

пос. Персиановский

2014

пос. Персиановский – 2014

## Тема №2

### ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОНКОМ ОТДЕЛЕ КИШЕЧНИКА

#### Содержание:

#### 1. Пищеварительная функция поджелудочной железы.

а) методы получения пищеварительного сока поджелудочной железы;

б) состав пищеварительного сока поджелудочной железы;

в) регуляция внешнесекреторной функции поджелудочной железы; особенности секреции панкреатического сока у сельскохозяйственных животных.

#### 2. Желчеобразование и желчевыделение. Состав, значение желчи, методы её получения.

#### 1. Пищеварительная функция поджелудочной железы.

а) методы получения пищеварительного сока поджелудочной железы

Поджелудочная железа (лат. – pancreas) лежит в изгибе двенадцатиперстной кишки. Это железа с двойной секрецией: внешней и внутренней. Она имеет секреторные альвеолы, вырабатывающие пищеварительный сок (панкреатический сок), который через проток (-и) железы поступает в двенадцатиперстную кишку.

Для изучения секреторной деятельности поджелудочной железы применяют два основных метода: 1) острого опыта (виви-

секция); 2) хронического опыта.

**Вивисекция.** У наркотизированной собаки вскрывают брюшную полость и отыскивают двенадцатиперстную кишку, в изгибе которой располагается железа. В проток поджелудочной железы вводят канюлю для сбора сока и соединяют её с регистратором, позволяющим определить скорость секреции.

#### Хронические опыты

1. Способ наложения постоянной фистулы в России был предложен И.П. Павловым в 1879 году и, независимо от него, в 1880 году – Гейденгайном в Германии. Операция состоит в том, что вырезают ромбовидный кусок стенки двенадцатиперстной кишки вместе с отверстием протока поджелудочной железы. Образовавшееся в кишке отверстие зашивают, а вырезанный участок вшивают в кожную рану на брюшной стенке, слизистым слоем наружу. длительно сохранить животных, подготовленных по такой методике, очень трудно, так как происходят большие потери сока и сок этот переваривает кожу брюшной стенки.

Техника этой операции, в связи с разным расположением протоков, имеет свои особенности у животных разных биологических видов.

На телятах, впервые, такая операция была проведена в России Бельговским в 1919 году. Затем методика её проведения была усовершенствована для крупного рогатого скота Д.С. Жиловым (1935 г.), а для свиней – А.Д. Синещёковым (1938) и А.В. Квасницким (1940).

2. По Жилову и Квасницкому. Вырезают небольшую часть двенадцатиперстной кишки с впадающим в неё протоком поджелудочной железы. Оба конца изолированного отрезка кишки зашивают и в него вставляют фистульную трубку для сбора сока. Концы перерезанной кишки сшивают и в неё вставляют вторую фистульную трубку. Обе фистулы выводят наружу, на брюшную стенку, и соединяют резиновой трубкой, которая образует внешний мостик – анастомоз. Во время опыта мостик снимают и сок собирают через трубку. Этот метод обеспечивает возврат поджелудочного сока в кишечник – это необходимо для нормального пищеварения.

3. На овцах операцию проводят по способу Гещинской (1960). Проток поджелудочной железы у овец впадает в общий желчный и затем, общим протоком, в двенадцатиперстную кишку. В проток поджелудочной железы вставляют металлическую канюлю, конец которой выводят наружу. Желчный проток перевязывают, желчный пузырь сшивают с двенадцатиперстной кишкой. Для возврата панкреатического сока, вне опыта, в двенадцатиперстную кишку вставляют фистульную трубку, конец которой выводят на брюшную стенку. В перерывах между опытами канюлю и фистульную трубку соединяют резиновым мостиком – анастомозом.

4. У лошадей проток выводят по Курилову и Обухову (1955 г.). У лошадей имеется анатомическая особенность – нет желчного пузыря, проток поджелудочной железы и общий желчный проток – сросшиеся и они вместе впадают в двенадцатиперстную кишку. Поэтому поджелудочный сок в чистом виде от них не получают.

## б) состав панкреатического сока

Пищеварительный сок поджелудочной железы – бесцветная жидкость щелочной реакции (рН 7.8...8.4). Жидкий сок прозрачен, а более густой слегка опалесцирует. Сухой остаток сока составляет 1.5...6.6% и содержит в себе и органические, и неорганические вещества. Из минеральных веществ больше всего – двууглекислого натрия (до 0.7%), который, в основном, и обуславливает щелочную реакцию среды в соке. Из органических веществ – ферменты, которые гидролизуют белки, жиры и углеводы.

### Протеолитические ферменты.

*Трипсин* – основной протеолитический фермент пищеварительного сока поджелудочной железы. Выделяется железой в неактивной форме (трипсиноген), активируется в двенадцатиперстной кишке ферментом кишечного сока энтерокиназой. Под влиянием энтерокиназы, которую И.П. Павлов называл «фермент фермента» (она была открыта Шеповальниковым – сотрудником лаборатории Павлова в 1889 г.), происходит отщепление от трипсиногена пептида и фермент становится активным. Трипсин активен в слабощелочной и нейтральной средах. В механизме его действия выделяют две стадии: 1) протеолитическая: расщепление белковой молекулы на полипептиды (пептоны и альбумозы); 2) пептолитическая: расщепление пептонов и альбумоз до свободных аминокислот. Белки соединительных тканей не поддаются переваривающему действию трипсина.

*Химотрипсин* – тоже выделяется в неактивной форме – в виде химотрипсиногена – и активируется трипсином. Химотрипсин расщепляет белковые вещества преимущественно после того, как они подвергнутся действию пепсина и трипсина.

*Карбоксиполипептидаза* отщепляет от полипептидов молекулы свободных аминокислот – с той стороны полипептидной цепи, на которой имеется свободная карбоксильная группа. В соке этот фермент находится в нескольких формах, различающихся между собой специфичностью действия по отношению к отдельным аминокислотам.

*Эластаза* производит гидролиз части белков соединительной ткани – эластинов.

#### Гликолитические ферменты.

*α-Амилаза* гидролизует полисахариды – крахмал и гликоген до дисахарида - мальтозы.

*Мальтаза (глюкозидаза)* гидролизует мальтозу до моносахарида – глюкозы.

*Фруктофурангидаза (инвертаза, сахараза)* расщепляет сахарозу до фруктозы и глюкозы.

*Лактаза (галактозидаза)* расщепляет дисахарид лактозу на галактозу и глюкозу.

Нуклеаза – производит гидролиз нуклеиновых кислот до мононуклеотидов.

Липолитический фермент - панкреатическая липаза гидролизует жиры до глицерина и жирных кислот. Гидролиз разных жи-

ров происходит с различной скоростью: чем выше температура плавления жира, чем с бóльшим количеством атомов углерода в молекуле кислота входит в состав жира, тем труднее происходит его переваривание. Сам фермент является водорастворимым и содержащий его пищеварительный сок не смешивается с жирным субстратом. Поэтому активность действия липаз (всех – и панкреатической, и желудочной, и кишечной) очень сильно зависит от степени эмульгирования жира – чем выше степень его эмульгирования, тем больше суммарная площадь его частиц и, соответственно, площадь доступа фермента к субстрату. Основными веществами, способствующими эмульгированию жиров в кишечнике, являются желчные кислоты и соли кальция.

#### **в) регуляция внешнесекреторной функции поджелудочной железы; особенности секреции панкреатического сока у сельскохозяйственных животных.**

Внешнесекреторная функция поджелудочной железы регулируется двумя механизмами: нервным и гуморальным.

Начальное возбуждение железы и выделение секрета вызывается безусловно- и условнорефлекторными воздействиями, т.е. первой является сложнорефлекторная фаза секреции. В хронических опытах на эзофаготомированных собаках с фистулами протока поджелудочной железы и желудка установлено, что сокоотделение начинается через 3...5 минут от начала кормления. Короткий ла-

тентный период является одним из доказательств того, что секреция поджелудочной железы происходит рефлекторно. При реализации безусловного рефлекса во время еды раздражаются рецепторы ротовой полости. Возникающие импульсы нервного возбуждения по язычному нерву поступают в продолговатый мозг – в центр регуляции панкреатической секреции, а из него – по блуждающему нерву – к железе. Роль блуждающего нерва в этом процессе была доказана И.П. Павловым как в острых, так и в хронических опытах. Установлено также, что в стволе блуждающего нерва присутствуют волокна как возбуждающие, так и тормозящие секрецию. У собаки с фистулой поджелудочной железы, за 3...4 дня до опыта, отпрепаровывали на шее блуждающий нерв, перерезали его и подводили лигатуры по оба конца. Затем накладывали на кожу швы; их снимали перед самым опытом и они не причиняли собаке особого беспокойства.

Электрическое раздражение периферического конца блуждающего нерва всегда вызывало сокоотделение через 2...3 минуты. Этот эффект И.П. Павлов объяснил тем, что нервы, тормозящие секрецию, успевают переродиться, а секреторные волокна, как более стойкие, ещё сохраняли способность проводить возбуждение.

При **условнорефлекторном** отделении сока факторами, возбуждающими его являются вид, запах корма и другие раздражители, сопровождающие кормление. Например, при раздражении рецепторов глаз информация поступает в центр зрения, находящийся в коре больших полушарий головного мозга. При повторении соче-

тания условного и безусловного раздражителей между центром зрения и высшим (корковым) пищевым центром устанавливается временная связь – всё более упрочивающаяся при каждом повторении. От высшего пищевого центра импульсы возбуждения идут к вегетативному центру регуляции панкреатической секреции, расположенному в продолговатом мозге, а с него, по блуждающему нерву, к поджелудочной железе и вызывают сокообразование в ней.

На дальнейшую секреторную деятельность железы влияют химические вещества, приносимые кровью, т.е. осуществляется гуморальная регуляция. Английские физиологи У. Бейлис и Э. Старлинг установили, что в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки находится вещество, названное ими просекретинном, которое, под влиянием поступающей в двенадцатиперстную кишку соляной кислоты, переходит в активный секретин. Секретин всасывается в кровь, поступает с кровью к поджелудочной железе и усиливает её внешнесекреторную функцию. Под влиянием секретина образуется много панкреатического сока, но, по сравнению с соком, выделяющимся в рефлекторную фазу, концентрация ферментов в нём гораздо ниже. Физиологическая роль секретина была доказана опытом с перекрёстным кровообращением между двумя собаками. После вливания кислоты в двенадцатиперстную кишку одной из этих собак, наблюдали секрецию панкреатического сока и у второй собаки. Позже был обнаружен ещё один гормон – панкреозимин, который тоже образуется в слизистой оболочке двенадцатиперст-

ной кишки и усиливает насыщение панкреатического сока ферментами.

Особенности секреции сока у животных разных биологических видов. У собак поджелудочная железа секретирует периодически и процесс секреции связан с процессом перехода химуса из желудка в двенадцатиперстную кишку. За сутки выделяется 200...300 мл сока. Между секреторной активностью желудочных желез и поджелудочной железы имеется чётко выраженная связь: чем больше выделяется желудочного сока тем больше и панкреатического. Количество сока и его ферментный состав зависят от состава поступившего корма.

При резких переходах от одного рациона кормления к другому приспособляемость поджелудочной железы к этому запаздывает и переваримость нового корма вначале значительно снижается.

У жвачных, лошадей, свиней секреция сока поджелудочной железы непрерывна, хотя и с периодами изменения её активности. Непрерывность секреции связана с действием как секретина и панкреозимина, так и продуктов гидролиза корма. В течение суток выделяется 6...7 л сока у жвачных, 8л у свиней.

## **2. Желчеобразование и желчевыделение. Состав, значение желчи, методы её получения.**

Желчь – секрет печёночных клеток. Из печени желчь оттекает по печёночному протоку, который, сливаясь с пузырным прото-

ком, образует общий желчный проток, впадающий в двенадцатиперстную кишку. Вне периода пищеварения общий желчный проток закрыт и желчь поступает в желчный пузырь, который является резервуаром желчи, в котором, кроме хранения, происходит концентрирование желчи – в 7...10 раз в течение 24 часов.

У однокопытных (лошадей, ослов и т.д.), верблюдов, оленей желчного пузыря нет и его функцию, в некоторой степени, выполняют широкие желчные ходы, а в двенадцатиперстную кишку открывается печёночный проток.

### Методы получения желчи.

1. Острый опыт.

2. Хронические опыты:

2.1. С применением фистулы желчного пузыря - с предварительным перевязыванием желчного протока. Вторую фистулу ставят на двенадцатиперстную кишку - для введения в неё желчи через внешний анастомоз (вне опыта).

2.2. Чтобы проследить за поступлением желчи в пищеварительный тракт, вырезают участок кишки с отверстием желчного протока и формируют мешочек, в который вставляют фистулу. Концы кишки сшивают. Вторую фистулу вставляют в кишечник. Концы обеих трубок выводят наружу и соединяют мостиком-анастомозом.

Состав желчи. принято различать две разновидности желчи: печёночную и пузырную. Печёночная желчь жидкая, прозрачная, светло-жёлтого или красновато-жёлтого цвета, горькая на вкус. На

воду в составе желчи приходится 96...99% массы. Реакция среды слабощелочная –  $pH \approx 7,5$ . Пузырная желчь, вследствие всасывания из неё воды стенками желчного пузыря, имеет более густую консистенцию, более тёмный цвет,  $pH \approx 6,8$ , содержание воды – 80...86%. В ней много слизи, которая является секретом бокаловидных клеток слизистой оболочки желчного пузыря.

Цвет желчи обусловлен наличием в ней пигментов: билирубина, придающего красновато-жёлтый цвет, и биливердина – тёмно-зелёный. Эти пигменты образуются в процессе разрушения эритроцитов в селезёнке и последующего распада их гемоглобина в печени. У травоядных желчь имеет тёмно-зелёный цвет, у плотоядных – красновато-жёлтый.

В состав желчи также входят желчные (холевые, от греч. *chole* – желчь) кислоты, которые, по химической природе, являются производными холестерина: гликохолевая – соединение холевой кислоты с глицином; таурохолевая – с таурином; дезоксихолевая, литохолевая и др. Кроме того, в желчи присутствуют в значительном количестве холантрены - обладающие высокой канцерогенностью продукты метаболизма стероидных веществ, организм избавляется от них, выводя с желчью. Много в желчи содержится и холестерина. При особо высокой его концентрации холестерин выпадает в осадок, служа основой образования желчных камней. Имеются в желчи также лецитин, фосфатиды, мочевины (синонимы: карбамид, углеаммонийная соль), мочевая кислота, муцин. Последний

придаёт желчи слизистую консистенцию. Из неорганических веществ в составе желчи много бикарбонатов и фосфатов.

Значение желчи в пищеварении многообразно. Она эмульгирует жиры – способствует образованию мелких жировых капелек из больших и препятствует их обратному слиянию в большие капли. Это происходит благодаря тому, что химические компоненты желчи (в первую очередь – желчные кислоты и холантрены) осаждаются на поверхности жира так, что их молекулы разворачиваются гидрофобной частью в сторону жира, а гидрофильной – в сторону водного раствора. Это значительно уменьшает силу поверхностного натяжения на границе раздела сред «жир-вода». Измельчение же жировых частиц увеличивает их суммарную поверхность, соответственно увеличивается фронт доступа ферментов - липаз – к жиру и его переваривание ускоряется.

Желчь ускоряет моторику кишечника и повышает всасывающую активность каёмчатого эпителия кишки. Она, наряду с другими щелочными компонентами, присутствующими в полости двенадцатиперстной кишки (кишечный и панкреатический соки), участвует в нейтрализации кислого содержимого, поступающего сюда из желудка. Желчные кислоты, соединяясь с жирными кислотами добавляют в молекулу гидрофильный компонент и такое соединение (мицелла) приобретает способность к растворению в воде. Мицеллы гораздо легче, чем жирные кислоты в чистом виде, проникают в эпителиоциты при посредстве мембранных транспортных систем, а затем снова распадаются на исходные компонен-

ты. Около 90% освободившихся при этом желчных кислот поступают с кровью снова в печень и повторно используются в желчеобразовании.

Образование желчи – непрерывный процесс. С желчью выводятся из организма продукты обмена веществ (желчные пигменты, холестерин и его разнообразные производные, мочевины и др.). Ускоряют желчеобразование гастрин, секретин, соляная кислота, экстрактивные вещества пищи, желчные кислоты и сама желчь. Ускорение желчеобразования может вызываться и рефлекторным путём – при раздражении механо- и хеморецепторов желудка. В опытах по выработке условных рефлексов желчеобразования было показано, что на деятельность клеток печени в этом направлении влияют нервные центры коры больших полушарий головного мозга: если введение желчегонных веществ сочетать с условным раздражителем (звонок, световой сигнал, запахи и др.), то затем применение одного только условного раздражителя вызывает условно-рефлекторное усиление образования желчи.

Желчевыведение. Вне периода пищеварения желчь в кишечник не поступает, а начинается её поступление сюда через 5...10 минут после начала приёма корма. Обычно этот процесс длится 6...8 часов и прекращается вскоре после выхода последней порции пищи из желудка. Сначала в кишку поступает тёмная пузырная желчь, а затем – светлая печёночная. На жирное мясо и молоко желчи выделяется больше, чем, к примеру, на хлеб. За сутки у со-

бак выделяется 200...300 мл желчи, у свиней – 2,4...3,8 л, у крупного рогатого скота – 7,0...9,5 л.

Выведение желчи в двенадцатиперстную кишку происходит под регулирующим влиянием как рефлекторного, так и гуморального механизмов. Рефлекторное выведение желчи начинается при раздражении механорецепторов слизистых оболочек желудка и кишечника поступающим кормом, а также при условнорефлекторных воздействиях (при показывании корма и т.д.). Определённое значение в этом отношении имеет раздражение накопившейся желчью рецепторов самого желчного пузыря. Влияние нервной системы на желчевыведительный аппарат осуществляется через блуждающий (парасимпатический) и чревные (симпатические) нервы. Возбуждение блуждающего нерва ускоряет выведение желчи, вызывая расслабление сфинктера пузыря и общего желчного протока и сокращение мышц стенки пузыря.

Нервные центры коры больших полушарий головного мозга могут как стимулировать, так и затормаживать желчевыведение. Например, установлено, что показывание собаке кишки вызывает торможение желчевыведения.

Гуморальным фактором, вызывающим ускорение желчевыведения, является гормон холецистокинин, который образуется под влиянием соляной кислоты и жирных кислот в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки. Он усиливает сокращения мускулатуры пузыря и вызывает его опорожнение в разгар пищеварения. Это доказано и в опытах на животных. К примеру, если в это время у

животного взять кровь и ввести её в кровоток другому, голодному, животному, это вызывает у последнего выделение желчи. Переливание крови от голодного животного не вызывает такого действия.

### Тема №3

## ПИЩЕВАРЕНИЕ В КИШЕЧНИКЕ

### Содержание:

1. *Методы получения кишечного сока и его состав.*
2. *Механизм секреции кишечного сока.*
3. *Двигательная функция тонкого отдела кишечника.*
4. *Полостное и мембранное пищеварение.*
5. *Всасывание: методы исследования, механизм всасывания, пути отведения питательных веществ*

#### 1. Методы получения кишечного сока и его состав

Отдел тонких кишок – самый длинный. Он начинается от пилоруса желудка и тянется до слепой кишки. Стенки кишечника тонкого отдела состоят из: слизистой, подслизистой, мышечной и серозной оболочек. Слизистая оболочка образована однослойным призматическим каёмчатым эпителием, собрана в многочисленные складки, располагающиеся в разных направлениях, на ней имеются мельчайшие выступы – ворсинки.

Кишечный сок вырабатывается микроскопическими железами, расположенными в толще слизистой оболочки. Их выводные

протоки открываются между ворсинками. В двенадцатиперстной и тощей кишках на 1 см<sup>2</sup> поверхности открывается до 10 000, а в подвздошной – около 8000 желез. В верхнем отделе двенадцатиперстной кишки имеются бруннеровы железы альвеолярного типа строения, а на протяжении остальной части слизистой оболочки тонкого отдела кишечника – трубчатые либеркюновы железы.

### Методы изучения кишечного сокоотделения

1. **Метод Тири.** Вырезают отрезок кишки, длиной 20-30 см, так, чтобы не была повреждена брыжейка с проходящими в ней кровеносными, лимфатическими сосудами и нервами. Один конец отрезка наглухо зашивают, а другой – вшивают в разрез раны брюшной стенки. Проприходимость кишечника обеспечивают сшиванием концов перерезанного участка кишки.

2. **Метод Тири-Велла.** Велла усовершенствовал методику Тири: он предложил выводить на кожу оба конца изолированного отрезка кишки.

3. **Метод Синещёкова.** По этому методу кишечное пищеварение изучают при помощи кишечных анастомозов. Кишечник перерезают в двух местах. Концы перерезанной кишки наглухо зашивают и в образовавшиеся слепые концы вводят фистульные трубки, которые выводят на брюшную стенку. Фистульные трубки попарно соединяют резиновыми мостиками. При использовании такой методики можно в любое время получить содержимое разных отделов кишечника.

Состав кишечного сока. Кишечный сок – бесцветная жидкость, мутноватая из-за примеси слизи, клеток эпителия и кристаллов холестерина; имеет щелочную (рН 7,4 – 7,6) реакцию среды, содержит в себе около 3% сухого вещества.

Кишечный сок завершает гидролиз питательных веществ, начатый в вышележащих отделах пищеварительного тракта, поэтому в нём преобладают ферменты, действующие на промежуточные продукты расщепления этих веществ. Это – ферменты, действующие на углеводы (гликолитические), жиры (липолитические), нуклеиновые кислоты (нуклеолитические), продукты переваривания белков, образующиеся в полостях желудка и двенадцатиперстной кишки, а также – белки отдельных классов (протеолитические). Это:

- 1) Смесь пептидаз (эрипсин): аминополипептидаза, дипептидаза, аминотрипептидаза, которые расщепляют пептоны и альбумозы до свободных аминокислот. Эти ферменты не способны расщеплять целую белковую молекулу, за исключением казеина.
- 2) Щелочная фосфатаза. Образуется в верхнем отделе кишечника. Принимает участие в фосфорилировании углеводов, аминокислот, липидов, что облегчает их транспорт через клеточные мембраны.
- 3) Энтерокиназа. Активирует трипсиноген пищеварительного сока поджелудочной железы, переводя его в трипсин.
- 4) Гликолитические ферменты: амилаза, глюкозидаза (мальтаза), инвертаза (фруктофуридаза), лактаза (галактозидаза). Амилаза расщепляет полисахарид крахмал (лат.- amyllum) до дисахарида мальтозы, которая, под действием мальтазы распадается до моно-

сахарида глюкозы. Инвертаза расщепляет фруктовый сахар (дисахарид сахарозу) до моносахаридов – глюкозы и фруктозы. Лактаза расщепляет молочный сахар (дисахарид лактозу) до моносахаридов – глюкозы и галактозы. Содержание гликолитических ферментов в кишечном соке меньше, чем таких же ферментов – в пищеварительном соке поджелудочной железы.

5) Липаза – расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты. В кишечном соке содержится в очень малом количестве.

6) Фосфолипаза – действует на эфирные связи в фосфолипидах, расщепляя их на глицерин, жирные кислоты и фосфорную кислоту (последняя сразу же образует соли – фосфаты с содержащимися в кишечнике химическими веществами).

7) Нуклеаза – гидролизует нуклеиновые кислоты до свободных нуклеотидов.

## **2. Механизм секреции кишечного сока**

Основным фактором, стимулирующим выделение кишечного сока, является механическое или химическое раздражение кормом рецепторов слизистой оболочки кишечника. Это, в частности, подтверждается в опыте на собаке с изолированным, по методике Тири-Велла, отрезком кишки – при введении в него резиновых бус или дренажа. Например, до механического раздражения выделялось 0,6...1,0 мл сока за 15 минут, а после начала раздражения – 4,4...4,9 мл.

К числу химических раздражителей относятся: желудочный сок, мыла, продукты переваривания белков и углеводов.

Сок, выделяющийся из изолированного отрезка, может иметь разный состав – в зависимости от характера раздражителя.

Железы кишечника вырабатывают свой секрет не только в ответ на раздражение питательными веществами, перевариваемыми его ферментами, но и на отвергаемые, проникшие в кишку – от которых организму необходимо освободиться. Если ввести в отрезок изолированной кишки комочек волос, то он будет выброшен из фистулы с большим количеством жидкого кишечного сока. Сок как бы отмывает волосы от стенки кишечника. Если же ввести в кишку твёрдый стеклянный шарик или сухие горошины, то они будут выброшены в слипшемся виде, окутанные слизью. Таким путём инородные тела изолируются от слизистой оболочки.

Секреция кишечных желез происходит непрерывно и обусловлена периферическим рефлексом, осуществляемым через нервные сплетения, расположенные в стенке кишки (местная иннервация – без захода возбуждения в центральную нервную систему). В стенке кишки имеются два таких сплетения: мейснеровское – в подслизистом слое и ауэрбаховское – между мышечными слоями (продольным и кольцевым). Раздражитель, проходя по кишке, вызывает возбуждение соответствующих ему рецепторов. Возбуждение проходит в нервное сплетение, а из него – к железам. Местный характер этого рефлекса доказывается тем, что секреторный эффект

действия раздражителей сохраняется и после перерезки нервов (блуждающего и чревного), иннервирующих кишечник.

Влияние центральной нервной системы на секрецию кишечных желез изучено слабо, но о том, что оно есть, свидетельствует то, что на кишечное сокоотделение влияет эмоциональное состояние. В литературе описаны факты (В.В. Савич, 1904), что дразнение пищей на расстоянии вызывает увеличение сокоотделения.

Секрецию кишечных желез можно вызвать введением в кровь гормонов – дуокрина и энтерокрина, которые образуются в слизистой оболочке тонкого отдела кишечника. Дуокрин регулирует деятельность бруннеровых желез, а энтерокрин – либеркюновых.

Как у собак, так и у сельскохозяйственных животных продуктивных биологических видов секреция кишечного сока происходит непрерывно и состав сока одинаков. Тонкий отдел кишечника у травоядных имеет огромную протяжённость: у крупного рогатого скота его длина составляет 40...49 м, у лошади – 20 м, у овец и коз – 24...26 м. У свиньи его протяжённость – около 20 м. Через тонкий кишечник в течение суток проходит масса содержимого, равная примерно половине массы животного. У животных разных видов образуется примерно одинаковое количество сока: в расчёте на 1 кг сухих веществ съеденного корма – 14...15 литров.

Общее количество всех пищеварительных соков у крупного рогатого скота и лошадей составляет 180...200 л в сутки, у свиней – 48...50 л, у овец – 15...40 л.

### 3. Двигательная функция тонкого отдела кишечника

Движения кишечника осуществляются за счёт гладких мышц его стенки. Эти мышцы имеют разное расположение: в наружном слое – продольное, во внутреннем – кольцевое. Эта мускулатура постоянно находится в некотором напряжении – тонусе, который может увеличиваться или уменьшаться в зависимости от объёма содержимого кишечника. Благодаря тонусу мускулатуры кишечника создаётся определённое давление в полости кишки, являющееся основным фактором в перемещении и распределении содержимого.

На фоне тонуса мускулатуры происходит три типа движений кишечника, начинающихся через 15 минут после приёма пищи: маятникообразное, ритмическое сегментирование, перистальтическое.

Маятникообразное сокращение. На концах короткого участка кишечника (5...10 см), вследствие сокращения кольцевой мускулатуры, образуются узкие перехваты. В участках, ограниченных этими перехватами, сокращаются продольные мышцы и кишка укорачивается, расширяется, а при расслаблении этих мышц она удлиняется и суживается. Эти сокращения распространяются волнообразно и места перетяжек перемещаются то в одну, то в другую сторону, подобно движениям маятника. При этом химус перемещается то взад, то вперёд и перемешивается с пищеварительными соками, что улучшает условия переваривания корма.

Ритмическое сегментирование. На кишке, в результате сокращения круговых мышц, образуются перетяжки, которые делят её на сегменты длиной около 30 см. В течение нескольких секунд в расширенной части каждого сегмента образуется новая перетяжка, а мускулатура в месте прежней перетяжки расслабляется и половины прежних сегментов преобразуются в один новый сегмент. Такие сокращения повторяются многократно и тоже способствуют перемешиванию химуса.

Перистальтические (червеобразные) сокращения. Кольцевые мышцы сокращаются и образуется перехват, ниже которого полость кишки расширяется за счёт сокращения продольных мышц. Такая перетяжка продвигается по кишечнику, вызывая поступательное перемещение химуса по нему. По длине кишки проходит одновременно несколько таких, волнообразно перемещающихся, сокращений – сходно с движениями дождевого червя. В начальных частях тонкого и толстого отделов кишечника происходят подобные движения и в обратном направлении – к желудку. Такие сокращения называют антиперистальтическими.

Регуляция двигательной функции кишечника осуществляется за счёт способности его мышц к автоматической работе, а также – рефлекторным и гуморальным путями.

Автоматия проявляется при лишении нервных связей с центральной нервной системой, как и после полного изолирования кишечника от организма. Автоматия обусловлена работой ганглиозных клеток ауэрбаховского сплетения, расположенного в стенке

кишки. При раздражении механо- или хеморецепторов слизистой оболочки импульсы возбуждения с них идут в сплетение, а из него – к мускулатуре кишечника. Чем быстрее и сильнее растягивается кишечник, тем сильнее сокращения его мышц. Поэтому грубый корм (сено, солома) является сильным возбудителем их сокращений.

На сокращения кишечной мускулатуры влияет центральная нервная система. Импульсы к мышцам кишечника идут по парасимпатическим блуждающим и по симпатическим – чревным нервам. Возбуждение блуждающих нервов усиливает сокращения кишечника, повышает тонус его мускулатуры, а чревных – снижает тонус и тормозит сокращения.

На движения кишечника влияют различные эмоциональные состояния. Гнев, страх, боль приводят к замедлению сокращений кишечника, так как в этих состояниях преобладает возбуждение симпатического отдела вегетативной нервной системы. Иногда же (к примеру, при сильном испуге). Возникает быстрая перистальтика, внешне проявляющаяся «нервным» поносом – из-за возбуждения парасимпатического отдела.

Гуморальными раздражителями, возбуждающими моторику кишечника, являются холин, гистамин, гормоны энтерокринин и серотонин, образующиеся в слизистой оболочке кишечника. Адреналин – гормон надпочечников – замедляет перистальтику.

К раздражителям, вызывающим сокращения мышц кишечника, относятся так же кислоты, щёлочи, соли, мыла, жёлчь. про-

дукты переваривания белков. Они могут действовать или рефлекторно, возбуждая механо- и хеморецепторы слизистой оболочки, или гуморально – стимулируя образование химических веществ, которые, всасываясь в кровь, действуют на движения кишечника.

#### 4. Полостное и мембранное пищеварение

Полостное пищеварение осуществляется в полости пищеварительного канала, без непосредственного контакта со слизистой оболочкой, под действием ферментов, которые перемещаются вместе с химусом и производят в это время гидролиз питательных веществ. Полостное пищеварение составляет 25...50% от объёма всех пищеварительных процессов. Изучая пищеварительные процессы, А.М. Уголев впервые установил, что переваривание веществ может происходить не только в полости, а и на поверхности слизистой оболочки тонкого кишечника. Оно получило название пристеночного (или мембранного) пищеварения. На его долю приходится 50...80% пищеварительных процессов. Оба вида пищеварения происходят одновременно и взаимосвязанно.

Мембранное пищеварение малоэффективно при расщеплении крупных молекул. Оно является основным типом пищеварения на промежуточных и, особенно, на заключительных этапах гидролиза пищевых веществ. У новорожденных мембранное пищеварение является доминирующим в большей степени, чем в течение дальнейшего онтогенеза: молоко не требует значительной предварительной обработки *в полости* пищеварительного аппарата. Мембранное пищеварение формируется к концу эмбрионального пери-

ода, а полостное развивается ко времени перехода от молочного питания к обычному. При этом изменяется ферментный спектр мембраны кишечных клеток: синтез одних ферментов усиливается, других – ослабевает. Ведущую роль в таком перераспределении играет набор и соотношение количеств конкретных питательных веществ, поступающих с пищей в послеотъёмный период – до взросления организма. После взросления такая перестройка значительно затруднена.

Слизистая оболочка тонких кишок снабжена большим количеством ворсинок – микроскопических выступов на её поверхности высотой до 1 мм, до 2500 шт/см<sup>2</sup>(рис.1).

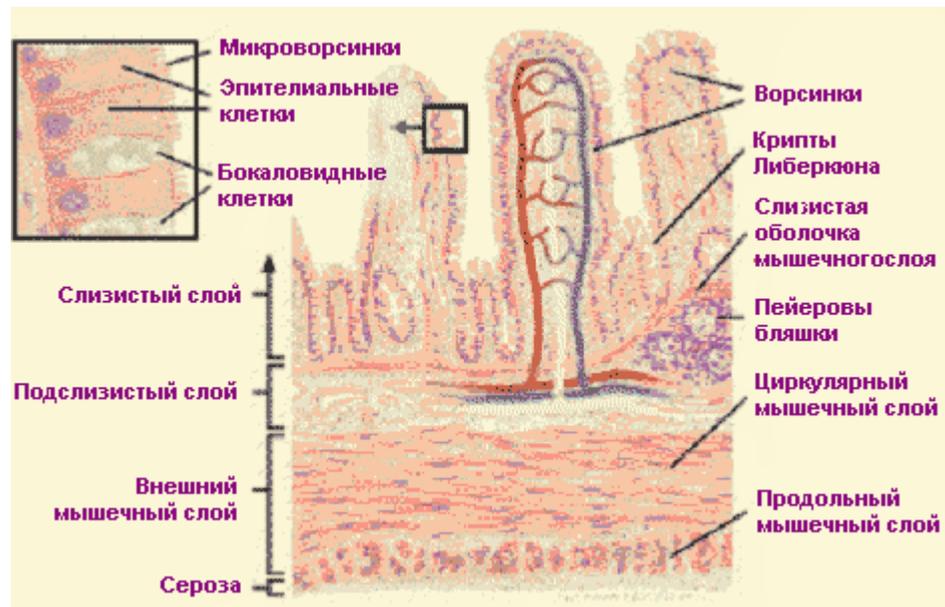


Рис.1. Гистоструктура стенки тонкого отдела кишечника.

Благодаря наличию ворсинок, площадь поверхности слизистой оболочки кишечника увеличивается более, чем в 20 раз (по сравнению с плоской поверхностью). Поверхность ворсинки покрыта одним слоем цилиндрического каёмчатого эпителия. Каёмка этих клеток образована микроворсинками – тончайшими нитевидными отростками. На поверхности каждой эпителиальной клетки – от 1500 до 3000 микроворсинок, внутри которых проходят микроканалы. Высота каждой микроворсинки составляет 1...3 мкм, диаметр – 0.08 мкм.

Микроворсинки образуют щёточную кайму, которая ещё в 30 раз увеличивает поверхность эпителия тонкого кишечника. На поверхности щёточной каймы имеется мукополисахаридная сеть – гликокаликс. Он состоит из многочисленных тонких извитых нитей (диаметром 0.025...0.050 мкм), образующих дополнительный предмембранный слой и заполняющих пространства между микроворсинками. Эти нити – продукт деятельности клеток и они являются отростками мембраны микроворсинок. Характерная особенность гликокаликса – высокая скорость его обновления. Это обеспечивает эффективное функционирование щёточной каймы в качестве пористого реактора. Благодаря сбрасыванию «зрелого» гликокаликса происходит очистка щелей между микроворсинками.

Нити гликокаликса предотвращают проникновение крупных молекул и микроорганизмов в просветы между микроворсинками. Поэтому заключительные этапы гидролиза питательных веществ и их всасывание происходят в стерильных условиях.

Мембранное пищеварение осуществляют ферменты, которые, по своему происхождению, делятся на панкреатические (синтезированные во внешнесекреторной части поджелудочной железы) и собственно кишечные. Часть ферментов адсорбируется из химуса, другая часть синтезируется в самих клетках и остаётся на мембране, не уходя с неё в просвет кишки; поэтому ферменты второй группы менее подвержены влиянию реакции среды, чем первые.

В результате движений кишечника происходит непрерывное перемешивание химуса и его соприкосновение со щёточной каймой. Частицы пищи, размеры которых меньше расстояния между микроворсинками, поступают в щёточную кайму и здесь подвергаются пристеночному перевариванию. Более крупные частицы в зону пристеночного пищеварения не проникают и подвергаются перевариванию в полости кишки до более мелких молекул.

Пристеночное пищеварение происходит не только в кишечнике. Гидролитической активностью обладает также слизистая оболочка желудка (у лошадей и свиней), сычуга и преджелудков. На слизистой оболочке преджелудков присутствуют щелочная и кислая фосфатазы, сукцинатдегидрогеназа – это определяет их высокую гидролитическую и резорбирующую способность. Установлено наличие ферментов даже в роговом слое: роговой слой располагается в преджелудках не сплошную, а со множеством межклеточных щелей, где происходит адсорбция ферментов, участвующих в гидролизе.

Микроворсинки обнаружены также на слизистой оболочке сычуга. Например, у овец: на поверхности одной клетки слизистой оболочки пилорической части насчитывается 30...360 микроворсинок, а в донной части – 200...220. Следовательно, ферменты сычужного сока осуществляют и пристеночный гидролиз веществ.

Мембранное пищеварение – универсальное приспособление, свойственное как одноклеточным, так и животным высших таксономических групп. Это – конечный этап гидролиза питательных веществ, после которого начинается транспорт мономеров через мембрану в кровь и лимфу.

#### **5. Всасывание: методы исследования, механизм всасывания, пути отведения питательных веществ**

Всасывание – одна из основных функций пищеварительного аппарата. Оно представляет собой переход продуктов ферментативного гидролиза веществ из полости пищеварительного тракта в кровь и лимфу через клеточные мембраны эпителия слизистых оболочек, эндотелий кровеносных и лимфатических капилляров. Все биологические мембраны полупроницаемы, т.е. они обладают *односторонней* проницаемостью. Они проницаемы, в основном, для истинных растворов и почти не проницаемы для веществ, находящихся в коллоидном состоянии.

Строго говоря, все покровы организма обладают всасывающей способностью и всасывают не только мономеры из истинных растворов и – не только через мембраны клеток. Однако всасывающая (резорбционная) функция пищеварительной системы - особая

по механизму и значению для жизнедеятельности организма и именно она является предметом рассмотрения нашей основной темы. Поэтому остальные характеристики процесса всасывания – не относящиеся непосредственно к всасыванию питательных веществ из пищеварительного тракта – мы здесь не рассматриваем.

Всосавшиеся в кровь и лимфу вещества разносятся по организму и включаются в обменные процессы.

#### Методы изучения всасывания:

**1) Хронические опыты:** а) на животных с изолированной петлёй кишечника ( по Тири-Велла); б) на животных с множественными фистулами или анастомозами кишечника. Растворы вводят в один участок, а извлекают из другого. По разнице их составов судят о процессах, происходящих в участках, пропущенных во время эксперимента.

#### **2) Острые опыты.**

**3) Ангиостомия** (по Е.С. Лондону). Изучают химический состав притекающей и оттекающей крови. Для этого в стенке кровеносного сосуда укрепляют тонкую трубку, другой конец которой выводят на поверхность кожи. Это позволяет регулярно брать пробы крови из одного и того же сосуда, из одного и того же места, без травмирования сосуда и окружающих его тканей. Кроме того, метод ангиостомии позволяет пустить кровь по внешнему анастомозу – в обход какого-либо участка организма (в том числе - участка пищеварительного аппарата) и по разнице состава крови, прошедшей и не прошедшей по этому участку, судить о процессах,

происходящих в пропускаемых участках, подобно тому, как это делают в опытах с анастомозами кишечника (см. выше).

#### **4) Метод меченых атомов (изотопный метод).**

На интенсивность всасывания в разных отделах пищеварительного аппарата влияют разные факторы: скорость продвижения содержимого, активность ворсинок, величина пор в клеточных мембранах, неравномерность распределения транспортных систем на протяжении пищеварительного тракта и другие.

У всех животных переваривание белков и нуклеопротеидов, всасывание продуктов их переваривания идёт наиболее активно в тощей и подвздошной кишке; углеводов, витаминов, минеральных веществ – в двенадцатиперстной и в верхних отделах тощей кишки; жиров – в срединном отделе тощей кишки.

Слизистые оболочки разных отделов пищеварительного тракта обладают разной степенью выраженности процессов всасывания. Самое активное оно – в тонких кишках, где очень велика всасывающая поверхность – за счёт большой концентрации ворсинок и микроворсинок. К примеру, всасывающая поверхность кишечника собаки и человека составляет до  $500 \text{ м}^2$ . К каждой ворсинке подходит мелкая артерия, которая внутри ворсинки ветвится на капилляры. Вне периода всасывания большинство капилляров закрыты, а во время всасывания они расширяются. От ворсинки кровь оттекает по вене. В центре ворсинки располагается лимфатический синус (мешочек), в нём имеются клапаны, позволяющие лимфе только оттекать из синуса, не возвращаясь в него. Также

внутри ворсинки имеются гладкомышечные волокна, нервные волокна. В подслизистом слое кишки находится мейснеровское сплетение.

Механизм всасывания. Всасывание представляет собой сложный физиологический процесс. Различают следующие механизмы всасывания: фильтрация, диффузия, осмос, активный перенос веществ через клеточные мембраны.

Фильтрация. Процесс фильтрации происходит благодаря разнице гидростатических давлений в полости кишки и внутри ворсинки. Превышение давления в кишке до 8...10 мм ртутного столба увеличивает всасывание, дальнейший его рост наоборот – снижает активность всасывания, а разность в 80 мм и более ведёт к прекращению всасывания вследствие сдавливания ворсинок и кровеносных сосудов кишечной стенки. Кроме нагнетающего действия внутрикишечного давления, всасыванию способствует движение ворсинок. При расслаблении гладкомышечных волокон ворсинки её объём увеличивается что ведёт к падению давления здесь – идёт физическое всасывание содержимого из полости кишечника. Дальнейшее сокращение этих мышц вызывает, соответственно уменьшение объёма и повышение давления в капиллярах и лимфатическом синусе. Кровь и лимфа выдавливаются из ворсинки.

Обычно фильтрация мало влияет на общий объём всасывания, поскольку обычно в полости кишечника гидростатическое давление превышает таковое в ворсинке лишь на 3...5 мм ртутного столба.

Диффузия и осмос. Законами осмоса объясняется всасывание из полости кишки воды и гипотонических растворов. Осмотическое давление в крови больше, чем в полости кишки. Далеко не последнюю роль здесь играет и аналогичное осмотическому – онкотическое давление в этих жидкостях (обусловленное концентрацией белков и других веществ, образующих коллоидные, а не истинные, растворы).

Однако имеется много фактов, которые противоречат механистическому объяснению всасывания только физико-химическими законами.

Гейденгайн провёл ряд опытов на собаках под общим наркозом, в которых он, двумя перевязками, изолировал кишечную петлю от остального кишечника. В изолированный участок, через канюлю, вводили определённое количество жидкости. Через 15 минут раствор сливали обратно, отмечая – сколько его стало по объёму. В этих опытах подтвердились предположения о том, что эпителий кишки следует рассматривать, как живую полупроницаемую мембрану, обладающую способностью избирательно пропускать одни вещества и не пропускать другие.

Всасывание связано с обменом веществ в эпителиальных клетках. У убитых животных изотонические растворы не переходят в кровь.

Установлено, что в эпителиальных клетках имеются специфические транспортные системы, обеспечивающие перемещение веществ от наружного участка клеточной мембраны к её базально-

му участку. Этот транспорт осуществляется специальными белками-переносчиками, получающими необходимую для переноса энергию из АТФ.

Частицы питательных веществ, адсорбированные на поверхности мембраны, могут проникнуть в резорбирующую клетку путём впячивания мембраны внутрь (пиноцитоз, эндоцитоз). Таким путём через эпителий кишечника проходят мельчайшие капельки жира, металлические частицы и краски.

Всасывание *белковых* компонентов происходит в виде аминокислот и олигопептидов. В неизменённом, высокомолекулярном, виде у новорожденных всасываются глобулины. Благодаря этому организм новорожденного животного получает из молозива готовые иммунные тела. Установлено: у детей проницаемость стенки кишечника гораздо выше, чем у взрослых людей и, к примеру, яичный белок проникает через неё в неперевааренном виде. А избыток в организме нерасщеплённых чужеродных белков – причина разного рода высыпаний на коже, кровоизлияний, зуда, а в дальнейшем – аллергии на эти белки и повышенной чувствительности к другим чужеродным веществам.

Перевариваются и всасываются белки животного происхождения на 95...99%, а растительного – на 75...80%.

Аминокислоты всасываются в кровь и отводятся от кишечника по воротной вене. В печени часть их идёт на построение тканевого белка, другая часть подвергается дезаминированию и переа-

минированию. К другим тканям организма они переносятся эритроцитами крови, в адсорбированном на их оболочках виде.

*Углеводы* всасываются в кровь в виде моносахаридов. В крови воротной вены их количество составляет около 0.3%, тогда как в остальной крови – около 0.1%. Лучше всего всасываются глюкоза и галактоза. Фруктоза всасывается в 2 раза медленнее. Существует предположение, что фруктоза не всасывается вообще, но в полости кишечника, по мере всасывания глюкозы нарушается глюкозо-фруктозное равновесие и оно, в соответствии с принципом Ле-Шателье, смещается в сторону инверсии фруктозы в глюкозу. После всасывания идёт обратная инверсия, но она никогда не достигает равновесия, поскольку всосавшиеся моносахариды непрерывно и достаточно быстро расходуются организмом на энергетические и пластические нужды. На скорость всасывания разных моносахаридов сильно влияет скорость их фосфорилирования (присоединения остатка фосфорной кислоты к молекуле моносахарида) в слизистой оболочке тонких кишок – под действием щелочных фосфатаз. У травоядных, особенно у жвачных, значительная часть углеводов перед всасыванием сбраживается до летучих жирных кислот (ЛЖК), которые, собственно, и всасываются, наряду с теми молекулами моносахаридов, которые не успели подвергнуться сбраживанию.

*Жиры* (глицеридового ряда) всасываются в виде продуктов их гидролиза в кишечнике – глицерина и жирных кислот. Глицерин хорошо растворим в воде и быстро всасывается. Всасывание жир-

ных кислот нами уже рассмотрено при изучении физиологической роли желчи. Часть жира может всасываться в непереваренном виде – в виде тонкодисперсной эмульсии с диаметром жировых капелек не более 0.5 мкм – путём пиноцитоза.

В эпителиоцитах происходит ресинтез триглицеридов с последующим образованием хиломикроннов – мельчайших жировых капелек, заключённых в липопротеидную мембрану. В составе хиломикрона на триглицериды приходится около 87%, на фосфаты 7%, белки – 1%, холестерин – 5%.

Отток до 70% жира происходит по лимфатической системе в виде хиломикроннов. Сюда поступают жиры из эпителия с длинной углеродной цепью в жирнокислотном компоненте и транспортируются с током лимфы. Поэтому содержимое лимфатических сосудов кишечника имеет белый цвет, хорошо видимый снаружи через их прозрачные стенки. От кишечника лимфа собирается в поясничную лимфатическую цистерну. Из неё, по грудному лимфатическому протоку, - в краниальную полую вену. где лимфа смешивается с кровью.

До 30% жирных кислот со средней длиной углеродной цепи (до C<sub>12</sub>) поступают в кровь воротной вены.

Всосавшиеся в кровь и лимфу жиры поступают в общий кровоток, разносятся по организму и откладываются в жировых депо для дальнейшего использования в энергетических и пластических целях.

**Вода и соли.** вода поступает в организм с пищей. Немалая её часть поступает в кишечник с пищеварительными соками.

Всасывание воды идёт на всём протяжении желудочно-кишечного тракта. В тонких кишках этот процесс идёт в 10 раз быстрее, чем в желудке. При введении в тонкий кишечник 50 мл тяжёлой воды (с молекулами D<sub>2</sub>O в качестве изотопной метки) 95% её всасывается в течение первых 10 минут.

Переход воды из кишечника в кровь зависит от осмотического давления раствора. Из гипертонических растворов вода не всасывается, а, наоборот, переходит из крови в полость кишечника и снижает концентрацию соли в химусе. Из изотонических растворов всасываются и вода, и соли.

Растворённые в химусе соли кальция, натрия, калия всасываются в виде хлоридов и фосфатов. Они всасываются избирательно – в зависимости от потребностей организма. На скорость всасывания влияет присутствие витамина D<sub>3</sub> и желчи. Избыток в рационе ионов фосфора притормаживает всасывание ионов кальция.

Двухвалентные ионы всасываются из полости желудочно-кишечного тракта очень медленно. Например, ионы кальция всасываются в 50 раз медленнее, чем ионы натрия. Ещё медленнее всасываются ионы железа, цинка, марганца.

#### Регуляция процессов всасывания.

Одним из факторов, способствующих всасыванию, является вышеописанное движение ворсинок. в свою очередь, это движение регулируется подслизистым мейснеровским сплетением.

Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы усиливает всасывание, а симпатический – замедляет. На процессы всасывания влияет кора больших полушарий головного мозга, это доказывается выработкой условных рефлексов – как ускоряющих, так и тормозящих процесс всасывания веществ.

В регуляции процессов всасывания важная роль принадлежит железам внутренней секреции. усиливают всасывание гормоны коры надпочечников, гипофиза. щитовидной железы, а также серотонин, секретин, ацетилхолин, витамины группы В и аскорбиновая кислота. Гистамин и соматостатин тормозят всасывание углеводов, а гастрин и холецистокинин – натрия.

#### Тема №4

### ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОЛСТОМ ОТДЕЛЕ КИШЕЧНИКА.

#### ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У ПТИЦ

##### *Содержание:*

1. *Пищеварение в толстом отделе кишечника.*
2. *Длительность пребывания корма в пищеварительном тракте.*
3. *Состав кала. Акт дефекации.*
4. *Особенности пищеварения у птиц.*

#### 1. Пищеварение в толстом отделе кишечника

Из тонкого отдела кишечника невсосавшаяся часть химуса постепенно переходит в толстый отдел через илеоцекальный сфинктер (у лошадей, кроликов) или клапан (у жвачных, свиней, собак). В начальном участке толстого отдела кишечника происходят антиперистальтические сокращения, но, благодаря сфинктеру, содержимое отсюда не попадает обратно в тонкий отдел. Сфинктер открывается через каждые 30...60 секунд и химус поступает небольшими порциями в слепую кишку. Кроме слепой, в состав толстого отдела кишечника входят ободочная и прямая кишки.

У плотоядных животных слепая и ободочная кишки короткие, у травоядных – значительно длиннее и в содержащемся здесь химусе содержится ещё много питательных веществ. Общая длина толстого отдела кишечника у крупного рогатого скота составляет 6...13 м, у овец – 3,5...10 м, у лошадей, свиней – 5...9 м.

В толстых кишках лошади и свиньи продольный мышечный слой образует продольные мышечные ленты - тении. Стенка кишки между тениями собрана в полулунные складки и образует выпячивания – карманы, благодаря которым толстый отдел кишечника достигает большого объёма.

До прямой кишки толстый отдел кишечника иннервируется блуждающим и чревными нервами (как и тонкий), а прямая кишка – тазовым (парасимпатическим) и подчревным (симпатическим) нервами. В регуляции секреторной деятельности отдела основное значение имеет раздражение механо- и хеморецепторов, находящихся здесь же.

В толстом отделе кишечника заканчиваются процессы пищеварения, всасывания, идёт формирование кала и выделение из организма, через стенки кишок, минеральных веществ – солей железа, кальция, магния; билирубин здесь превращается в стеркобилин, а холестерин – в копростерин.

В слизистой оболочке толстого отдела кишечника нет ворсинок. Среди призматического эпителия много бокаловидных клеток. Выделяемая ими слизь не только покрывает внутреннюю стенку кишок защитным слоем, но и склеивает между собой непереважные частицы в каловые массы. Пищеварительный сок, выделяемый здесь либеркюновыми железами, имеет щелочную реакцию среды, содержит в себе много слизи, его секреция идёт непрерывно. В этом соке имеются такие же ферменты, как и в кишечном соке тонкого отдела, но – в гораздо меньших количествах. Пищеварение же происходит, главным образом, с участием тех ферментов, которые были занесены сюда из тонкого отдела с химусом, и ферментов бактериального происхождения. Например, в слепой кишке лошади (её объём может достигать 36 литров) присутствует та же микрофлора, что и в преджелудках жвачных животных. Слепая кишка является «вторым желудком», в котором корм задерживается в течение длительного времени. Сбраживание продуктов расщепления клетчатки идёт с образованием низкомолекулярных («летучих») жирных кислот и газов.

В ободочной кишке идут те же химические процессы, что и в слепой, но менее интенсивно. В задних отделах ободочной кишки

(у лошади – в малой ободочной кишке) пищеварительные процессы постепенно прекращаются, сходят на нет. Реакция среды в её содержимом становится всё более кислой, а в результате всасывания воды оно сгущается в 15...20 раз и приобретает уже здесь вид и запах кала.

В 1 грамме содержимого присутствует до 15 млрд. бактерий. Их жизнедеятельности здесь способствует ряд специфических для отдела факторов, главными из которых можно считать: 1) очень медленную, по сравнению с вышележащими кишками, перистальтику; 2) малую концентрацию ферментов; 3) регулярную антиперистальтику; 4) большое количество доступного субстрата. В толстых кишках крупного рогатого скота, овец, сельскохозяйственной птицы отсутствуют простейшие, но они имеются здесь у верблюдов, свиней, кроликов. Значительная часть бактерий симбиотической (нормальной, банальной) микрофлоры (кишечная палочка, лактобациллы, стрептококки и др.) прикрепляется к эпителиальным клеткам слизистой оболочки, обосновываются в её муциновом слое, препятствуя заселению этих мест попадающими в кишечник патогенными микроорганизмами. Продукты жизнедеятельности нормальной микрофлоры (молочная кислота, разные жирные кислоты, желчные кислоты, сероводород и др.) тоже значительно препятствуют развитию здесь патогенных микробов. Микробные метаболиты дают животному-хозяину до 15% от суточной потребности энергии.

Обитающие в толстом отделе кишечника микроорганизмы синтезируют витамины группы В и витамин К. Большая доля поступающего в организм витамина А – тоже продукт жизнедеятельности микрофлоры кишечника, особенно у травоядных животных. Явление копрофагии (поедания каловых масс) довольно широко распространено среди как травоядных (кролики), всеядных (мышевидные грызуны, птицы), так и плотоядных животных (практически все биологические виды). Одна из функций копрофагии – потребление витаминов, синтезированных микробами в кишечнике. В некоторых местностях, где ассортимент источников таких витаминов был сильно ограничен практически до середины XX века (например, северное заполярье), копрофагия, в виде поедания охотничьей и рыболовецкой добычи в сыром виде, вместе с кишечником, была распространённым явлением и среди людей.

Многие химические компоненты микробных выделений вызывают ускорение перистальтики. Вследствие этого ускоряется продвижение содержимого к прямой кишке.

Кроме того, микробы-симбионты переваривают клетчатку (правда, не очень активно), способствуют слушиванию эпителиальных клеток в просвет кишки, стимулируя при этом обновление кишечного эпителия. У сельскохозяйственных животных в толстом отделе кишечника имеет место расщепление и других полисахаридов, в частности – крахмала.

У лошадей в толстых кишках переваривается до 50% принесённой сюда с химусом клетчатки, до 25% других углеводов и до

40% белков. У свиней – до 20% клетчатки, до 9% других углеводов и до 3% белка.

У здоровых животных состав кишечной микрофлоры почти постоянен, но при острых заболеваниях, сопровождающихся воспалениями слизистой оболочки кишечника, постоянных обитателей кишечника могут вытеснить болезнетворные микроорганизмы. Да и некоторые микробы-симбионты в изменившихся условиях могут проявить болезнетворное действие (кишечная палочка, пастереллы, разные кокки и др.). Другими словами: развивается дисбактериоз.

При гнилостном распаде белков в толстом отделе кишечника образуются ядовитые вещества (индол, крезол, скатол, путресцин, фенол и др.) и различные газообразные продукты гниения (сероводород, водород, метилмеркаптан, аммиак, метан, углекислый газ и т.д.). Смесь этих веществ обусловлен запах каловых масс. По воротной вене ядовитые вещества, всосавшиеся в кровь, поступают в печень, где происходит их полная или частичная детоксикация путём соединения с серной и глюкуроновой кислотами и дальнейшего выведения через почки в виде серноэфирных соединений. В этом состоит барьерная функция печени. Нарушения работы печени снижают её барьерные способности, результатом чего являются отравления и ускоренное старение организма.

В зависимости от характера питания, в кишечнике могут преобладать или гнилостные, или бродильные процессы. Между микроорганизмами, осуществляющими эти процессы, идёт постоянная конкуренция за субстраты. В своё время И.И. Мечников

предлагал использовать бактерии молочнокислого брожения для борьбы с гнилостными процессами в кишечнике. В настоящее время такие препараты называют пробиотиками (реже – бактеринами), часть которых являются просто продуктами питания (практически все молочнокислые продукты), другая часть – лечебными и лечебно-профилактическими фармацевтическими средствами (бактисубтил, ацидофильные бульонные культуры и многие другие). В последнее время появилось много разработок по применению для нормализации состава кишечной микрофлоры пребиотиков – веществ, способствующих развитию симбионтных микробов.

Моторика толстого кишечника обеспечивает перемешивание содержимого с микрофлорой, его уплотнение, продвижение, формирование и удаление фекальных масс. Разновидности движений такие же, как и у тонкого кишечника, но сокращения более слабы и медленны. Имеются и некоторые другие особенности. К примеру, антиперистальтические движения начинаются от середины ободочной кишки и перемежаются с перистальтическими, за счёт чего происходит более тщательное перемешивание содержимого.

У мелких жвачных и лошадей при сокращениях мышц заднего отдела толстого кишечника образуются настолько глубокие перехваты, что просвет кишки закрывается полностью – этим обусловлены специфические геометрические формы каловых масс у этих биологических видов.

## **2. Длительность пребывания корма в пищеварительном тракте.**

Длительность пребывания корма в пищеварительном тракте зависит от множества факторов, главным из которых является характер корма - его химический состав, физические и химические свойства, степень технологической обработки, количественное соотношение разных компонентов. Например, измельчённый корм проходит пищеварительный тракт быстрее, наличие белков способствует более быстрому продвижению грубого корма.

У лошади корм пребывает в желудочно-кишечном тракте 94...100 часов, из них в толстом отделе кишечника – 72 часа. У свиней основное количество пищевой массы проходит весь желудочно-кишечный тракт за 24...36 часов, толстый отдел – за 16-20 часов, а полное выведение непереваренных остатков съеденного корма происходит через 5 дней. У жвачных выведение остатков моченого корма достигает максимума на вторые-третьи сутки. Ржаная солома в преджелудках может задерживаться до 12 дней.

## **3. Состав кала. Акт дефекации.**

Каловые массы накапливаются в заднем отделе ободочной (у лошади – малой ободочной) кишки, перед входом в прямую кишку.

Состав кала сложен. К его основным компонентам относятся: 1) непереваренные остатки пищи, в том числе – клетчатка, кера-

тиновые образования; 2) не успевшие перевариться и/или всосаться переваримые вещества; 3) кишечная слизь; 4) остатки слущенного эпителия слизистой оболочки кишечника; 5) ферменты; 6) желчные пигменты (придают калу характерный цвет); 7) копростерин; 8) бактерии, в основной массе - погибшие; 9) минеральные вещества. В пересчёте на сухое вещество фекалий в них доля протеинов составляет 10...20%, клетчатки – около 40%, растворимых углеводов – до 35%, жиров – около 5%, микробных тел – 30...55%, золы – около 5%.

Реакция среды в кале чаще слабкокислая, бывает и нейтральной, и слабощелочной.

Количество кала зависит, в первую очередь, от количества, состава и степени технологической обработки корма. При кормлении растительной пищей кала больше. Форма и плотность каловых масс – видоспецифический признак, а при некоторых болезнях – и диагностический. У овец, коз он имеет вид плотных некрупных орешков, у лошадей – крупных рыхлых шаров, у крупного рогатого скота – густой кашеобразной массы, у свиней – коротких, разной длины, палочек. Корова выделяет за сутки 35...40 кг каловых масс, лошадь – 15...20 кг при кормлении сеном и 9...10 кг при кормлении сеном с овсом, овца – 1...3 кг, собаки – около 40 г при чисто мясном рационе кормления и 500 г – при хлебном.

Дефекация – это освобождение толстых кишок от фекальных масс. Происходит она вследствие механического (чаще) и/или химического раздражения слизистой оболочки прямой кишки нако-

пившимся в ней калом. Постоянного выделения кала наружу не происходит потому, что у выхода из прямой кишки имеются два сфинктера – внутренний и наружный анальные сфинктеры. Внутренний сфинктер построен из гладких мышечных волокон, наружный – из поперечнополосатых. Оба сфинктера постоянно находятся в состоянии тонического сокращения.

Дефекация является сложнорефлекторным актом, в котором выделяют две фазы: афферентную (формирование позыва) и эфферентную (освобождение от фекалий). Позыв возникает при повышении давления в прямой кишке до 50...60 мм рт. ст. С рецепторов слизистой оболочки прямой кишки, по афферентным волокнам вегетативной нервной системы, импульсы возбуждения поступают в центр дефекации, расположенный в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга. Позыв к дефекации возникает также при растяжении желудка (сычуга). По парасимпатическому тазовому нерву возбуждение направляется к внутреннему сфинктеру, а по волокнам соматического нерва – к наружному. Происходит расслабление обоих сфинктеров, вследствие чего открывается выход из прямой кишки. Одновременно усиливаются и ускоряются перистальтические сокращения прямой и нижнего отдела ободочной кишок, сокращается подъёмная мышца, которая создаёт опору для продольной мускулатуры прямой кишки и препятствует её выпадению. Возбуждение симпатического подчревного нерва тормозит акт дефекации, так как при этом внутренний сфинктер закрывается, а мышцы кишечной стенки расслабляются.

Процессу дефекации способствует натуживание, при котором происходит сокращение мышц-экспираторов (наружных межрёберных и мышц брюшного пресса) с одновременным закрытием дыхательных путей – давление в грудной полости повышается и, через расслабленную диафрагму, передаётся на органы брюшной полости. В результате каловые массы выдавливаются из нижних отделов ободочной и из прямой кишок наружу.

Центр дефекации имеет нервные связи и с корой больших полушарий головного мозга, поэтому животное можно приучить к задержке дефекации, а также выработать условные рефлексы дефекации при действии каких-либо раздражителей (звук, свет, иные, сопутствующие процессу, обстоятельства).

У всех животных, кроме плотоядных, дефекация может происходить и во время движения, в положениях как стоя, так и лёжа. Частота дефекации у лошадей составляет 5...12 раз в сутки, у крупного рогатого скота - 10...20, у овец – 5...6, у свиней – 4...5, у собак при мясном рационе питания – 2...3.

## 5. Особенности пищеварения у птиц.

Работа пищеварительного аппарата птиц имеет много особенностей, обусловленных как характером питания, так и прочими условиями жизни.

По характеру питания птиц делят на зерноядных, плотоядных и всеядных. В условиях современного промышленного птице-

водства такое деление очень условно, поскольку основными кормовыми средствами здесь являются полнорационные комбикорма.

Пищеварительный тракт птиц приспособлен к быстрому и высокоэффективному перевариванию пищевых ингредиентов.

Приём корма. Зубов, губ и щёк нет – корм не пережёвывается. Крепкий роговой клюв, снабжённый шероховатым краем, приспособлен к захватыванию мелких и расклёвыванию крупных частиц корма. Размеры, форма, твёрдость клюва зависят от характера питания. Язык покрыт роговыми сосочками и участвует в захвате и удержании корма.

Слюны очень мало, в ней много слизи, присутствует амилаза. Чётко выраженной границы между ротовой полостью и глоткой нет.

Акт глотания. У птиц нет надгортанника и нёбной занавески. Попаданию пищи в дыхательные пути препятствуют сокращения нёбных мышц и наличие в хоанах роговых сосочков, верхушки которых направлены кзади.

Из ротовой полости корм попадает в пищевод. В шейной части пищевода зерноядных птиц имеется мешкообразное расширение – зоб. Входное и выходное отверстия зоба сближены и снабжены сфинктерами. У гусей и уток тоже имеется веретенообразное расширение пищевода, похожее на зоб, но не являющееся таковым, так как здесь не происходят пищеварительные процессы.

Пищеварение в зобе. Ёмкость зоба велика. Например, у кур в зобе помещается до 120 г корма. Внутренняя поверхность зоба вы-

стлана плоским многослойным эпителием. В слизистой оболочке зоба имеется небольшое количество желез альвеолярно-трубчатого типа, выделяющих слизь. В их секрете нет ферментов. Здесь корм находится в течение 4...18 часов, набухает, размягчается и частично расщепляется под действием ферментов слюны, самого корма и бактерий. Продолжительность пребывания корма в зобе зависит от степени наполнения желудка и активности пищеварительных процессов в нём, а так же – от состава и влажности корма. Твёрдые и сухие частицы корма в зобе задерживаются дольше, чем мягкие и влажные. При пустом желудке импульсы возбуждения с его рецепторов, воспринимающих раздражение избытком свободной соляной кислоты, вызывают сокращение мускулатуры зоба. После приёма корма моторика зоба начинается через 30...40 минут: идут серии сокращений до 10...12 в час, продолжительностью по 20...30 секунд, с повышением давления в зобе до 8...12 мм рт. ст. Регулируется моторика зоба блуждающим нервом.

В 1 г содержимого зоба насчитывается до 100 млн. микробных тел, основная масса которых приходится на аэробные микроорганизмы, лактобациллы, грибки, дрожжевые клетки. Водородный показатель содержимого зоба составляет 4,5...5,8. Под действием вышеназванных ферментов происходит гидролиз и белков, и жиров, и углеводов. Всего, за время нахождения в зобе, переваривается 15...20% углеводов корма. Клетчатка в зобе практически не гидролизуется.

У голубей, как самцов, так и самок, в период кормления птенцов до 10...16-дневного возраста, в зобе вырабатывается белая жирная масса – «зобное молочко», «птичье молоко». Оно синтезируется в разрастах перерождённого эпителия слизистой оболочки, которые затем исчезают.

Пищеварение в полости желудка. Желудок птиц состоит из двух отделов – железистого и мышечного.

Из зоба кормовая масса по нижнему (зазобному) отрезку пищевода поступает в железистый желудок. Он имеет вид короткой толстостенной трубки, которая, посредством короткого перешейка, соединяется с мышечным желудком. В толще слизистой оболочки здесь расположены сложные трубчатые железы, сгруппированные в железистые дольки. К примеру, у кур породы леггорн белый в железистом желудке насчитывается от 215 до 320 железистых долек, протоки которых открываются 50...74 отверстиями в специальных сосочках циркулярных складок слизистой оболочки. Секретия желудочного сока у птиц непрерывна, но вскоре после кормления она усиливается. На интенсивность желудочного сокоотделения также влияют: качество и вид корма, возраст и физиологическое состояние организма. При недостатке в рационе кормления некоторых минеральных веществ и витаминов, во время линьки желудочная секретия уменьшается; во время яйцекладки и при увеличении длительности светового дня – увеличивается. Наивысший уровень секретии наблюдают при оптимальном содержании сырого протеина в рационе (16...18%). Снижение его доли в корме до 10%, как и по-

вышение до 25% и выше, ведёт к замедлению сокоотделения. Концентрация соляной кислоты в желудочном соке у птиц приблизительно вдвое ниже, чем у млекопитающих; это считают одной из причин того, что корм из нижележащих отделов может многократно возвращаться в оба отдела желудка – такая концентрация кислоты вызывает непрочное закрытие сфинктера на входе в двенадцатиперстную кишку, хотя и обеспечивает рН на уровне 1,0...2,0.

Мышечный желудок имеет дискообразную форму – он несколько сдавлен с боков. Входное и выходное отверстия находятся рядом друг с другом – в верхней части органа. Это – одно из условий, способствующих длительной задержке здесь кормовых масс. Через каждые 20...30 секунд происходят сокращения мощного гладкомышечного слоя его стенки, благодаря чему давление в полости достигает 140 мм рт. ст. у кур и 265 мм у гусей. Изнутри стенка мышечного желудка выстлана двухслойной мембраной. Внутренний слой – это жёсткий кератиноподобный покров, а под ним – слизистая оболочка. Здесь происходит механическое перетирание корма, так как здесь же содержатся мелкие твёрдые частицы, которые птица проглатывает с кормом или между кормлениями – кусочки стекла, гравий, мелкие металлические детали и прочие подобные. Благодаря такой механической обработке и тому, что кормовая масса постоянно перемешивается в полости мышечного желудка, переваривание её здесь происходит под действием не только ферментов желудочного сока, а и ферментов самого корма.

В слизистой оболочке мышечного желудка имеются трубчатые железы, выделяющие коллоидный секрет. Этот секрет накапливается на поверхности и превращается в кератиноидную плёнку (кутикулу), которая защищает стенку желудка от механических повреждений. Кутикула постоянно стирается и подновляется новыми порциями коллоидного секрета. Качество кератиноидного покрова зависит от типа кормления. Если птице в течение длительного времени давать влажный корм, то кутикула постепенно размягчается и даже исчезает. И наоборот – если птице давать сухой корм, кутикула становится всё более жёсткой и толстой. Через кутикулу не всасываются продукты переваривания корма и не проникают к стенке желудка бактерии.

рН содержимого мышечного желудка составляет 2,5...3,5.

Если в полости мышечного желудка отсутствует гравий, снижается переваримость корма. У молодняка при этом снижается на 30...35% физическая масса желудка, его мышцы становятся дряблыми, происходит изъязвление слизистой оболочки.

Кишечное пищеварение. В отличие от млекопитающих, у птиц отсутствуют бруннеровы железы и слабо выражены лимфатические цистерны в ворсинках. Всасывание жиров идёт непосредственно в кровь.

В кишечном и панкреатическом соках отсутствует лактаза. Поджелудочная железа имеет относительно большие размеры, её внешнесекреторная часть открывается в кишечник 2...3 выводными протоками. Секреция панкреатического сока идёт непрерывно. Ко-

личество сока и его пищеварительная активность меняются в зависимости от объёма и состава принимаемого птицей корма.

Корма, богатые белками, повышают протеолитическую активность сока на 60%, а жирные, соответственно, липолитическую и она держится на повышенном уровне до 10 часов.

Скармливание большой порции корма в один приём вызывает выделение меньшего количества сока, если сравнивать его с дробной дачей того же количества того же корма. В ночное время скорость сокоотделения уменьшается на 25%.

Печень у птиц состоит из двух долей. Из правой доли желчь поступает в желчный пузырь, а из него – в двенадцатиперстную кишку; из левой – сразу в кишку. У птиц некоторых биологических видов (голуби, страусы, цесарки и др.) отсутствует желчный пузырь. Желчеобразование идёт непрерывно и весьма активно: если у млекопитающих, в расчёте на 1 кг живой массы, выделяется 5...15 мл желчи, то у кур – до 37 мл. Наибольшее желчеобразование вызывает скармливание курам комбикормов, затем – в порядке уменьшения: ячменя, пшена, пшеницы, зелёной травы.

В строении толстого отдела кишечника – две главных особенности: 1) отсутствует ободочная кишка; 2) две слепых кишки, которые расположены в месте перехода подвздошной кишки в прямую, под углом 25...30° к общей оси кишечника в этом месте, и направлены в сторону желудка. На входах в каждую из слепых кишок имеются сфинктеры. В слепые кишки поступает только часть содержимого кишечника. Здесь происходит распад недопереварен-

ных кормовых веществ под действием бактериальных ферментов, в частности – 10...30% клетчатки корма; также идёт очень активное всасывание воды и растворённых в ней азотсодержащих веществ. Химус из слепых кишок удаляется одновременно с каждым девятым – десятым сокращением прилегающего участка подвздошной кишки.

Моторика кишечника. У птиц различают два основных типа движений кишечника: перистальтические и антиперистальтические. Ритмической сегментации и маятникообразных сокращений в тонком отделе кишечника нет. Антиперистальтические движения наблюдаются как в тонком, так и в толстом отделах. В результате антиперистальтических сокращений содержимое тонкого отдела может забрасываться обратно в желудок (о причине такой возможности сказано выше). Обычно у птиц сразу после перистальтической волны на определённом участке кишечника возникает и антиперистальтическая.

Общая продолжительность пребывания корма в пищеварительном тракте зависит от вида, возраста, физиологического состояния, продуктивности, типа кормления. У кур в условиях промышленной технологии она составляет от 5 до 18 часов. У молодняка скорость прохождения корма через пищеварительный аппарат выше.

Непереваренные остатки химуса продвигаются в конечную часть прямой кишки, затем – в клоаку. Каловые массы выбрасываются наружу вследствие сокращения мышц клоаки и брюшного

пресса. В это время брюшные воздухоносные мешки заполнены воздухом, что также способствует повышению давления в грудобрюшной полости и клоаке.

При дефекации у птиц одновременно с калом выводится и моча. Беловатая плёнка в птичьём помёте состоит из кристаллов мочево́й кислоты.

Буров Сергей Викторович  
Степаненко Владимир Степанович  
Шуктомова Галина Романовна

# **ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ**

( конспект лекции )

Часть II

Учебно-методическое издание

Редакция авторская

346493, Российская Федерация, Ростовская область, Октябрьский (с)  
район,  
пос. Персиановский, ФГОУ ВПО «Донской государственный аграрный  
университет»

Печать \_\_\_\_\_. Печ. л. \_\_\_\_, Тираж 500 экз.

