

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА И ПРОДОВОЛЬСТВИЯ  
РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ

УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ  
«ВИТЕБСКАЯ ОРДЕНА «ЗНАК ПОЧЕТА» ГОСУДАРСТВЕННАЯ  
АКАДЕМИЯ ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ»

**Кафедра нормальной и патологической физиологии**

## **ЭНДОГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ ПИЩЕВАРЕНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ**

Учебно-методическое пособие для студентов биотехнологического  
факультета по специальности «Зоотехния»  
(«Производство продукции животного происхождения»)

Витебск  
ВГАВМ  
2023

УДК 636:612.3(07)

ББК 28.67

Э64

Рекомендовано к изданию методической комиссией биотехнологического факультета УО «Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины» от 21 апреля 2023 г. (протокол № 4)

Авторы:

кандидат биологических наук, доцент *Е. Н. Кудрявцева*; кандидат ветеринарных наук, доцент *В. В. Ковзов*; кандидат биологических наук, доцент *А. В. Островский*; кандидат биологических наук, доцент *Н. С. Мотузко*; магистр ветеринарных наук, ассистент *Е. Г. Маковский*; кандидат ветеринарных наук, доцент *Ж. В. Вишневец*; кандидат ветеринарных наук, доцент *Л. Л. Руденко*; кандидат ветеринарных наук, доцент *Е. А. Юшковский*; ассистент *С. Е. Шериков*; ассистент *А. В. Селивашко*; магистр сельскохозяйственных наук, ассистент *С. Н. Кузьменкова*

Рецензенты:

доктор ветеринарных наук, профессор *Д. Г. Готовский*; кандидат биологических наук, доцент *В. П. Баран*

**Э64 Эндогенный контроль пищеварения сельскохозяйственных животных** : учеб.-метод. пособие для студентов биотехнологического факультета по специальности «Зоотехния» («Производство продукции животного происхождения») / *Е. Н. Кудрявцева* [и др.]. – Витебск : ВГАВМ, 2023. – 152 с.

Учебно-методическое пособие подготовлено в соответствии с учебной программой по эндогенному контролю пищеварения сельскохозяйственных животных для студентов биотехнологического факультета по специальности 1-74 03 01 «Зоотехния» (6-05-0811-02 «Производство продукции животного происхождения») и содержит сведения об основных методах исследования пищеварительной системы, механизмах регуляции и особенностях пищеварительных процессов у крупного и мелкого рогатого скота, свиней, лошадей, птиц, кроликов и собак.

УДК 636:612.3(07)

ББК 28.67

© УО «Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины», 2023

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Тема 1.</b>	<b>ВВЕДЕНИЕ В ЭНДОГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ ПИЩЕВАРЕНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ</b>	<b>4</b>
<b>Тема 2.</b>	<b>МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ПИЩЕВАРЕНИЯ</b>	<b>7</b>
<b>Тема 3.</b>	<b>НЕРВНО-ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ</b>	<b>14</b>
<b>Тема 4.</b>	<b>ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ</b>	<b>19</b>
<b>Тема 5.</b>	<b>ВСАСЫВАНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ</b>	<b>24</b>
<b>Тема 6.</b>	<b>СВЯЗЬ ПИЩЕВАРЕНИЯ С БЕЛКОВЫМ, УГЛЕВОДНЫМ, ЛИПИДНЫМ И ВИТАМИННО- МИНЕРАЛЬНЫМ ОБМЕНОМ</b>	<b>29</b>
<b>Тема 7.</b>	<b>ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ</b>	<b>34</b>
<b>Тема 8.</b>	<b>ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У ЛОШАДЕЙ</b>	<b>72</b>
<b>Тема 9.</b>	<b>ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У СВИНЕЙ</b>	<b>88</b>
<b>Тема 10.</b>	<b>ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У ПТИЦ</b>	<b>119</b>
<b>Тема 11.</b>	<b>ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У КРОЛИКОВ</b>	<b>127</b>
<b>Тема 12.</b>	<b>ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У СОБАК</b>	<b>131</b>
	<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b>	<b>147</b>

## Тема 1. ВВЕДЕНИЕ В ЭНДОГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ ПИЩЕВАРЕНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

**Цель занятия:** ознакомиться с функциями системы органов пищеварения, типами пищеварения, видами обработки корма в пищеварительном тракте животных.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, лабораторные животные, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия и знакомятся с физиологическим оборудованием, лабораторными животными и способами их фиксации при исследовании функций органов пищеварения.

Пищеварение – совокупность процессов, обеспечивающих механическое измельчение и химическое расщепление корма на компоненты, пригодные к всасыванию и участию в обмене веществ.

Существование животных и человека невозможно без постоянного поступления в организм пищевых веществ, воды, минералов и витаминов. И. П. Павлов говорил: «Существеннейшей связью животного организма с окружающей природой является связь через известные химические вещества, которые должны постоянно поступать в состав данного организма, т.е. связь через пищу».

Все живые организмы по типу обмена веществ между организмом и внешней средой разделяются на две группы: **автотрофные и гетеротрофные**. К автотрофным относятся растения. Они способны синтезировать органические вещества из неорганических под действием солнечных лучей. К гетеротрофным относятся животные. Они используют для своего питания уже синтезированные органические вещества.

У млекопитающих в процессе эволюции сформировалась специальная система органов пищеварения. Она включает в себя две части:

1. Исполнительные органы: органы ротовой полости, глотка, пищевод, желудок, кишечник и пищеварительные железы.

2. Механизмы регуляции процессов переваривания и всасывания питательных веществ.

### Функции системы:

1. **Секреторная** – заключается в выработке пищеварительных секретов, содержащих ферменты (слюна, желудочный сок, поджелудочный сок), и выделении их в просвет пищеварительного канала.

2. **Двигательная** (моторная) – обеспечивает прием корма, жевание, глотание, перемешивание, продвижение корма по пищеварительному тракту и выделение непереваренных остатков корма из организма.

3. **Всасывательная** – проникновение питательных веществ через клеточные мембраны (фильтрация, диффузия, осмос) и поступление их в кровь и лимфу.

4. *Обменная* – через пищеварительный тракт обеспечивается связь организма с внешней средой и связь внутри организма.

5. *Экскреторная* – обеспечивает выделение непереваренных продуктов и продуктов обмена веществ.

6. *Защитная* – слизистая оболочка пищеварительной системы является естественным барьером для проникновения в организм вредных агентов с кормом, пищеварительные секреты обладают бактерицидным действием.

7. *Рецепторная (анализаторная)* – обеспечивается наличием рецепторов, которые анализируют качество поступающего в организм корма, участвуют во включении безусловных пищеварительных рефлексов (выделение слюны, желудочного сока и др.).

8. *Инкреторная* – синтез и выделение гормонов и других биологически активных веществ (гастрин, энтерогастрин, вилликинин и др.).

9. Опосредованное участие в процессах кроветворения за счет синтеза ферритина и внутреннего фактора Касла.

### **Типы пищеварения**

*I. Типы пищеварения в зависимости от источника пищеварительных ферментов:*

1. *Собственное* пищеварение – пищеварение происходит за счет ферментов, которые вырабатываются самим организмом и входят в состав секретов (амилаза, липаза и др.).

2. *Симбионтное*– пищеварение осуществляется за счет ферментов симбионтных микроорганизмов, населяющих желудочно-кишечный тракт (ЖКТ): бактерии, простейшие и грибки.

3. *Аутолитическое* – в переваривании принимают участие ферменты, содержащиеся в самом корме.

*II. В зависимости от места локализации пищеварительных процессов различают:*

4. *Внутриклеточное* – когда нерасщепленный или частично расщепленный субстрат проникает внутрь клетки, где подвергается гидролизу.

Оно бывает – молекулярное и везикулярное.

*Молекулярное внутриклеточное пищеварение* характеризуется тем, что ферменты, находящиеся в цитоплазме, гидролизуют проникающие в клетку небольшие молекулы субстрата, главным образом димеры и олигомеры, причем проникают такие молекулы пассивно или активно. Например, с помощью специальных транспортных систем, активно, переносятся через клеточную мембрану дисахариды и дипептиды у бактерий.

*Везикулярное* – если внутриклеточное пищеварение происходит в специальных вакуолях, которые образуются в результате пиноцитоза или фагоцитоза. При этом происходит впячивание определенного участка (участков) мембраны вместе с поглощаемым веществом. Далее этот участок постепенно отделяется от мембраны, и образуется внутриклеточная вези-

кулярная структура. Например, переваривание чужеродных веществ при фагоцитозе.

2. *Внеклеточное* – этот тип пищеварения характеризуется тем, что синтезированные в клетке ферменты выделяются за ее пределы во внеклеточную среду, где реализуется их гидролитический эффект.

Оно делится на:

1) *полостное* – например, гидролиз происходит в полости желудка за счет ферментов желудочного сока;

2) *пристеночное* (мембранное) – гидролиз происходит на поверхности слизистой оболочки тонкого кишечника за счет ферментов, структурно связанных с клеточными мембранами и адсорбированных из полости кишечника. Открыто А. М. Уголевым в 1957 г.;

3) *внешнее пищеварение* – процесс пищеварения осуществляется вне организма, например, у пауков;

4) *коллективное* – характерно для таких насекомых, как пчелы, муравьи, термиты и др.

Для осуществления процесса переваривания корма в пищеварительном тракте требуется его предварительная обработка.

#### **Виды обработки корма:**

1) *физическая обработка* – корм измельчается, увеличивается его поверхность, и он становится более доступным для действия ферментов;

2) *биологическая обработка* – осуществляется микроорганизмами, населяющими пищеварительный тракт;

3) *химическая обработка* – происходит под действием ферментов, выполняющих роль биологических катализаторов химических процессов, обеспечивающих гидролиз питательных веществ, благодаря чему они превращаются в компоненты, лишенные видовой специфичности и доступные для их всасывания. Ферменты вырабатываются клетками пищеварительных желез в неактивной форме – в виде проферментов, которые приобретают свою активность при воздействии на них ряда специфических активаторов и при наличии для их действия необходимых условий (температуры, реакции среды, концентрации питательных веществ в субстрате).

#### **Контрольные вопросы:**

1. Система органов пищеварения и ее функции.
2. Типы пищеварения.
3. Виды обработки корма в пищеварительном тракте.

## Тема 2. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ПИЩЕВАРЕНИЯ

**Цель занятия:** ознакомиться с историей экспериментального изучения физиологии пищеварения, основными методами исследования пищеварительного тракта животных.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, лабораторные животные, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия, знакомятся с основными методами исследования органов пищеварения и историей развития физиологической школы кафедры.

Начало экспериментального изучения физиологии пищеварения произошло в эпоху Возрождения.

В 1662 г. Репе де Граф (Голландия) предложил метод наложения фистулы протока поджелудочной железы.

1753 г. – Р. Реомюр (Франция) – скармливал хищным птицам металлические футляры с отверстиями, заполненные мясом. Доказал факт химической обработки корма.

1757 г. – М. И. Шейн (Россия) – издал первый учебник на русском языке, в котором описал органы пищеварения и их функции.

1783 г. – Л. Спалланцани (Италия) повторил опыты Реомюра, только трубки заполнил губками. Полученный таким образом сок отжимал и добавлял в сосуды с мясом, наблюдал его растворение. Примитивность методики и неточность проводимого анализа не дали ясного и полного представления о секреторной функции желудка.

1824 г. – В. Пру (Франция) обнаружил в желудочном содержимом соляную кислоту, но не объяснил ее значения.

1833 г. – У. Бомон (США) наблюдал за пищеварением в желудке человека через свищ, образовавшийся после ранения.

Полученные при помощи этих оригинальных по тому времени исследований данные были отрывочны и недостаточно достоверны. При проведении наблюдений У. Бомон не учитывал исходного функционального состояния железистого аппарата, не принимал во внимание роли влияний коры больших полушарий головного мозга в процессе возбуждения секреторных клеток и не дал точной характеристики количественного и качественного состава желудочного сока при действии тех или иных пищевых раздражителей.

В это же время Ф. Тидеман и И. Ф. Гмелин, с целью выяснения роли механического раздражения в процессе возбуждения желудочной секреции, вводили в желудок животных мелкие камни и спустя несколько часов, убив животных, смотрели, имеется ли в желудке сок. Полученные данные были разноречивы и мало убедительны.

В 1842 г. русский хирург В. А. Басов, наложив фистульную трубку на желудок собаки, впервые предложил новый метод исследования

желудочной секреции. Собак с хронической фистулой желудка В. А. Басов и известный русский физиолог А. М. Филомафитский демонстрировали студентам во время лекций. Этот оперативный прием, безусловно, сыграл прогрессивную роль в развитии экспериментальной физиологии, но данные, полученные при опытах на животных, оперированных таким образом, отличались большой неточностью, так как деятельность желудочных желез определялась на основании анализа не чистого секрета, отделяемого клетками, а содержимого желудка, состоящего из смеси желудочного сока с пищевой массой.

В 1849 г. Г. А. Барделебен впервые произвел на собаке операцию перерезки пищевода (эзофаготомию), но ни сам автор, ни последующие физиологи не использовали этот ценный оперативный прием для научно-исследовательских целей.

1851 г. – К. Людвиг (Германия) открыл секреторные нервы слюнных желез.

В 1852 г. физиологи Ф. Биддер и С. Шмидт описали психическое отделение желудочного сока у собак, не дав этому явлению объективного, строго научного толкования.

1879 г. – Р. Гейденгайн (Германия) – провел операцию по формированию маленького желудочка.

1879 г. – И. П. Павлов (Россия) – предложил метод наложения фистулы протока поджелудочной железы.

1882 г. – Л. Велла (Италия) предложил метод изолированного отрезка тонкой кишки.

1894 г. – И. П. Павлов усовершенствовал метод изолированного малого желудочка.

1894 г. И. Л. Долинский – (Россия) – в лаборатории И. П. Павлова доказал, что соляная кислота стимулирует выделение поджелудочного сока.

1895 г. – Д. Л. Глинский (Россия) в лаборатории И. П. Павлова предложил операцию по наложению фистулы на проток слюнной железы.

1899 г. – И. П. Павлов и Е. О. Шумова-Симановская (Россия) разработали метод мнимого кормления.

1902 г. – У. Бейлис и Э. Старлинг (Великобритания) выделили секретин и гастрин.

1924 г. – Е. С. Лондон и др. (СССР) предложили метод наложения нескольких фистул на кишечник.

1927 г. – И. П. Павлов установил влияние коры мозга на процессы слюновыделения.

1950 г. – У. Пенфилд (Канада) – установил влияние отдельных структур коры мозга на глотание, жевание и др. рефлексy.

1957 г. – А. М. Уголев (СССР) – открыл пристеночное или мембранное пищеварение.

1960 г. – И. Т. Курцин и К. М. Быков (СССР) установили, что при неврозах нарушаются процессы пищеварения.

1960-1980 гг. – А. Пирс и Д. Полак (Великобритания) обнаружили пищеварительные гормоны и установили их влияние на различные функции.

1971 г. – П. К. Анохин и К. В. Судаков (СССР) разработали теорию голода, аппетита и насыщения.

В последующем исследования в области физиологии пищеварения были направлены на изучение механизмов регуляции с использованием различных факторов и выяснение особенностей пищеварения у сельскохозяйственных животных при разных технологиях содержания. Полученный экспериментальный материал позволил понять основные принципы функционирования пищеварительной системы и разработать научный подход к организации кормления сельскохозяйственных животных.

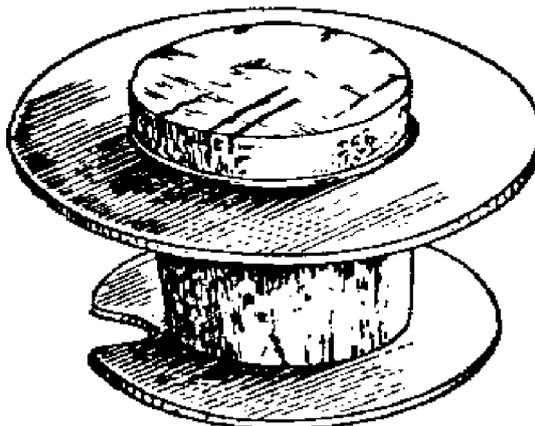
Неоценимый вклад в развитие физиологии пищеварения внес русский ученый Иван Петрович Павлов. За исследования в этой области в 1904 году он был удостоен Нобелевской премии. И. П. Павлов разработал новый метод – метод хронических фистул, дающий возможность изучать деятельность органов пищеварительного аппарата на целом, неповрежденном животном, при естественных условиях его существования. Метод хронических фистул явился в дальнейшем основой прогресса экспериментальной физиологии.

Для экспериментального изучения деятельности органов пищеварения в павловской лаборатории были разработаны и предложены многие методические приемы, в числе которых можно назвать такие, как наложение постоянных фистул протоков слюнных желез, наложение фистулы желудка в сочетании с эзофаготомией (фистулой пищевода), образование изолированного маленького желудочка с сохраненной иннервацией, наложение фистул общего желчного протока и протока поджелудочной железы, изоляция различных отделов кишечника. Сущность большинства этих операций состоит в том, что из стенки пищеварительного тракта иссекаются отдельные участки с местом впадения протоков той или иной пищеварительной железы и эти участки затем вживляются в рану. Это дает возможность после выздоровления животного получить чистый секрет из открывающихся наружу протоков пищеварительных желез. Особенно следует отметить операции гастрэзофаготомии и образования маленького желудочка. Благодаря сочетанию эзофаготомии с наложением фистулы желудка по В. А. Басову, И. П. Павловым и Е. О. Шумовой-Симановской был поставлен знаменитый опыт «мнимого кормления», который до сих пор является самым демонстративным и оригинальным опытом экспериментальной физиологии. На основании проведенных исследований было показано, что акт еды является сильнейшим возбудителем желудочных желез и блуждающие нервы являются секреторными нервами желудка.

Ниже рассматриваются отдельные методики, которые помогают составить представление об изменении корма в желудочно-кишечном тракте, получать содержимое из различных его участков, изучать механизмы регуляции.

### ***Методы исследования пищеварения в ротовой полости***

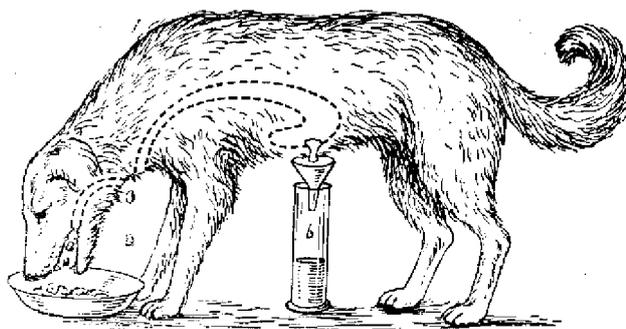
1. Метод мастикациографии – это метод графической регистрации движений нижней челюсти, позволяет исследовать процесс жевания.
2. Гнатодинамометрия – регистрация давления, развиваемого при смыкании челюстей.
3. О качестве жевания также судят по размерам частиц в пищевом коме. Простейшим методом исследования процесса глотания является аускультация глотательных шумов.
4. Рентгенологический метод – исследуется акт глотания и продвижения пищевого кома по пищеводу.
5. Метод наложения хронических фистул на проток слюнных желез (Д. Л. Глинский). Он позволяет получать слюну, изучать ее состав, механизм выделения, особенности выделения на различные корма.



**Рисунок 1 – Желудочная фистула**

### ***Методы изучения пищеварения в желудке***

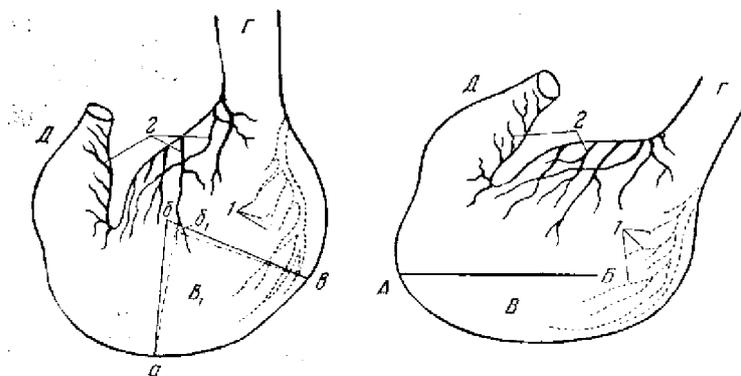
1. Метод зондирования позволяет получить желудочный сок и исследовать его состав.
2. Метод электрогастрографии основан на графической регистрации сократительной способности желудка.
3. Фистульный метод – основан на вживлении в полость желудка фистульной трубки, дающей возможность получать желудочный сок.
4. Опыт мнимого кормления – заключается во вживлении в желудок собаки фистулы по Басову (рисунок 2) и эзофаготомии. Концы перерезанного пищевода выводятся наружу и подшиваются к коже. В этом опыте выделение сока начинается уже через 5–7 мин. после начала приема животным корма.



**Рисунок 2 – Мнимое кормление эзофаготомированной собаки с фистулой желудка**

5. Метод изолированного маленького желудочка по Р. Гейденгайну (рисунок 3). Производилась операция по выкраиванию лоскута из стенки желудка и образование из него изолированного мешочка (маленького желудочка), который не имел нервно-мышечной связи с основным желудком, поэтому не отражал рефлекторных влияний на желудочное соковыделение, связанных с приемом корма. Сок из такого желудочка начинал выделяться не ранее 20 мин. от начала приема корма.

6. Метод маленького желудочка по И. П. Павлову (рисунок 3). Это модификация предыдущего метода, когда операция выполняется таким образом, чтобы маленький желудочек сохранял нервную связь с большим желудком. При этом маленький желудочек полностью отражал процессы, происходящие в большом желудке.



**Рисунок 3 – Разрезы для образования изолированных желудочков по И. П. Павлову (справа) и по Р. Гейденгайну (слева)**

### ***Методы получения поджелудочного сока***

1. Метод И. П. Павлова – основан на выведении на поверхность кожи животного протока поджелудочной железы вместе с кусочком стенки кишечника.

2. Метод по А. Н. Бакурадзе – основан на образовании небольшого изолированного кишечного отрезка с впадающим в него протоком железы, с вживлением в отрезок и основной кишечник каналов У-образной фистулы, позволяющей получать сок и возвращать его обратно в кишечник.

### ***Методы получения кишечного сока***

1. Метод Л. Тире – основан на образовании изолированного отрезка кишки длиной до 30 см, один конец которой зашивается наглухо, а второй выводится на поверхность кожи и пришивается к ее краям. Изолированный отрезок мог выворачиваться слизистой оболочкой наружу и прекращать секреторную функцию.

2. Метод Тире-Велла – модификация 1-го метода. Итальянский ученый Л. Велла предложил выводить на поверхность кожи оба конца отрезка, но со временем слизистая атрофировалась и сок не выделялся.

3. Метод внешних энтероанастомозов (по А. Д. Синещекову) – сущность этого метода заключается в образовании изолированного участка кишечника. Все четыре перерезанных конца зашиваются наглухо, и в них вшиваются фистульные трубки, которые выводятся наружу и соединяются анастомозами.

### ***Методы изучения функции печени***

1. Лапороскопия, УЗИ-диагностика.

2. Биопсия печени.

3. Метод ангиостомии (Е. С. Лондон) – к стенке воротной вены, приносящей кровь к печени, подшивают тонкие серебряные трубочки, концы которых выводят на поверхность кожи. Позволяет исследовать кровь, притекающую и оттекающую из печени.

4. Частичное или полное удаление печени.

В настоящее время для исследования системы органов пищеварения используются не требующие предварительных операций зондовые и беззондовые методы. Зондовые методы основаны на введении в отделы ЖКТ (через рот, нос или прямую кишку) одноканальных или многоканальных трубок для последующего заполнения заданных участков системы пищеварения растворами с определенными веществами. Затем производится оценка скорости их перемещения, переваривания и всасывания. В ряде случаев зонды снабжают специальными датчиками, что позволяет непосредственно в пищеварительном тракте регистрировать интересные исследователя параметры. К широко используемым беззондовым методам исследования относятся рентгенологические, радиоизотопные и электрографические (отведение с определенных участков тела биопотенциалов, генерируемых участвующими в пищеварении мышцами) методы, а также эндорадиозондирование и учет содержания в крови, моче и кале поступивших с принятым кормом веществ или пищеварительных ферментов. При выполнении рентгенологических и радиологических исследований к принимаемому корму добавляют рентгенконтрастное вещество или радиоизотоп и специальной аппаратурой регистрируют их продвижение по ЖКТ. Эндорадиозондирование заключается в использовании миниатюрных радиокапсул. Они после проглатывания продвигаются по ЖКТ и передают информацию о его свойствах на внешнее приемное устройство. Использование учета

содержания в крови и моче пищеварительных ферментов основано на том, что часть секретов пищеварительных желез проникает в кровь и лимфу, а затем выводится с мочой и другими экскретами.

Кроме того, для исследования функций различных отделов системы пищеварения используют радиоизотопные, биохимические и гистохимические методики, при помощи которых устанавливают наличие определенных веществ и ферментов в тканях, а также изучают процессы всасывания. Для регистрации различных сторон сократительной, секреторной и электрической активности стенок пищеварительного канала применяют эндоскопию, фиброгастроуденоскопию (ФГДС), баллонографию, радиотелеметрию, а также электрофизиологический, рентгенологический и другие методы.

В последнее время для исследования пищеварительной системы широко используются методы УЗИ-диагностики, компьютерной томографии (КТ) с использованием рентгеновского излучения и магнитно-резонансной томографии (МРТ) с использованием электромагнитного излучения. Таким образом, современная физиология располагает многочисленными методическими приемами, позволяющими исследовать пищеварительные функции на различных уровнях их организации, а также механизмы их регуляции.

В настоящее время актуальным становится вопрос о гуманном образовании, в процессе которого обучающие задачи решаются с использованием различных альтернативных методов, которые способствуют развитию сострадания у студентов. На сегодняшний день учеными разработано несколько десятков тысяч альтернатив к экспериментам на животных в учебном процессе, и работа в этом направлении продолжается. Альтернативы – это трехмерные модели и манекены, динамические симуляторы, муляжи, компьютерные программы, видеофильмы, культуры тканей и клеток, трупы животных из этичных источников, а также клиническая практика.

Полученными из этичных источников считаются трупы или ткани животных, умерших естественной смертью или вследствие несчастных случаев, а также в результате эвтаназии по причине смертельного заболевания. Многие ветеринарные клиники и владельцы животных передают трупы животных в медико-биологические и ветеринарные учебные заведения, обеспечивая таким образом гуманное обучение студентов при изучении анатомии, зоологии, физиологии и хирургии.

### **Контрольные вопросы:**

1. История развития экспериментального изучения физиологии пищеварения.
2. Значение исследований И. П. Павлова в изучении физиологии пищеварения.
3. Основные методы изучения пищеварения в ротовой полости, желудке и кишечнике у животных.

### Тема 3. НЕРВНО-ГУМОРАЛЬНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ ПИЩЕВАРЕНИЯ

**Цель занятия:** ознакомиться с основными механизмами регуляции процессов пищеварения.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, лабораторные животные, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия, знакомятся с основными механизмами регуляции пищеварительных процессов у животных.

Пищеварительные процессы регулируются за счет двух основных механизмов: нервного и гуморального. Влияние центральной нервной системы (ЦНС) более выражено на начальные отделы пищеварительного тракта, а гуморальной регуляции – на выделение секретов желудка и кишечника. В кишечнике важную роль играет местная регуляция, которая проявляется усилением секреции при механическом раздражении слизистой оболочки.

#### Нервная регуляция

Натощак желудочно-кишечный тракт находится в состоянии покоя, который периодически сменяется непродолжительной активностью. Подготовка к приему корма и, особенно, кормление оказывают пусковое влияние на всю систему пищеварения. Это проявляется усилением секреции соков пищеварительных желез, а также кратковременным расслаблением желудка и снижением моторики проксимального отдела тонкой кишки. В дальнейшем система пищеварения начинает подчиняться корригирующим влияниям принятого корма на основе анализа свойств содержимого ЖКТ. Функции начальных отделов пищеварительного тракта преимущественно регулируются центральными рефлекторными механизмами. Необходимая для этого информация о корме поступает из внешней среды и ротовой полости в мозг. Он управляет органами пищеварительной системы через соматические (обеспечивают произвольные реакции) и вегетативные (парасимпатические и симпатические) нервные волокна. Парасимпатическая нервная система обычно стимулирует секрецию, моторику и всасывание. Симпатическая нервная система тормозит большинство связанных с пищеварением процессов и, как правило, повышает тонус сфинктеров ЖКТ. Нервная регуляция пищеварения обеспечивается и внутриорганными рефлексам. Их дуги находятся под постоянным контролем ЦНС и замыкаются в интрамуральных ганглиях. К ним относятся расположенные в стенках пищеварительного тракта межмышечные (Ауэрбаховы) и подслизистые (Мейсснеровы) нервные сплетения. По мере удаления от ротовой полости участие ЦНС в регуляции моторики, секреции и всасывания снижается, но растет значение гуморальных механизмов.

Таким образом, нервная регуляция обеспечивается центральной и автономной нервной системами. Она осуществляется посредством безус-

ловных и условных рефлексов через пищевой центр. Центр регулирует прием корма, анализирует сигналы, поступающие из внешней и внутренней среды организма, и координирует работу органов. Пищевой центр представляет совокупность мозговых структур, включающих ретикулярную формацию продолговатого и среднего мозга, зрительные бугры, подкорковые образования и кору головного мозга.

Безусловные рефлексы контролируются подкорковыми образованиями. К ним относятся: рефлекс слюновыделения, глотания, жевания и другие. Их первичные центры находятся в структурах продолговатого мозга. Это врожденные рефлексы и они сохраняются после удаления коры мозга.

Условные рефлексы вырабатываются в течение жизни на различные раздражители, в т.ч. и непищевые. Они контролируются корой больших полушарий через обонятельные, вкусовые и зрительные раздражители.

### Гуморальная регуляция

Гуморальная регуляция пищеварительных процессов осуществляется за счет биологически активных веществ – гормонов, экстрактивных веществ корма и др. Они наиболее активно влияют на желудок, поджелудочную железу, желчеобразование и желчевыведение, а также двенадцатиперстную кишку (ДПК).

Экстрактивные вещества – это азотистые и безазотистые органические молекулы, которые придают корму вкус и вызывают раздражение желез. К азотистым относятся: креатин, свободные аминокислоты, пуриновые основания, мочевина и др. Их больше в продуктах животного происхождения, особенно в мясе. К безазотистым веществам относят: гликоген, глюкозу, молочную кислоту и холестерол.

Гормоны пищеварительного тракта представлены секретами, которые образуются в слизистой оболочке на протяжении всего желудочно-кишечного тракта. Их известно более 30 (таблица 1).

**Таблица 1 – Гормоны и регуляторные пептиды желудочно–кишечного тракта, место их образования и эффекты действия**

Гормон	Место выработки гормона	Типы эндокринных клеток	Эффект действия гормонов
1	2	3	4
Соматостатин	Желудок, проксимальный отдел тонкой кишки, поджелудочная железа	D-клетки	Тормозит выделение инсулина и глюкагона, большинства известных желудочно-кишечных гормонов (секретина, ГИПа, мотилина, гастринна); тормозит активность париетальных клеток желудка и ацинарных клеток поджелудочной

			железы
--	--	--	--------

1	2	3	4
Вазоактивный интестинальный пептид (ВИП)	Во всех отделах желудочно-кишечного тракта	D <sub>1</sub> -клетки	Тормозит действие холецистокинина, секрецию соляной кислоты и пепсина в желудке, стимулированную гистамином, расслабляет гладкие мышцы кровеносных сосудов, желчного пузыря
Панкреатический полипептид (ПП)	Поджелудочная железа	D <sub>2</sub> -клетки	Антагонист ХЦК-ПЗ, усиливает пролиферацию слизистой оболочки тонкой кишки, поджелудочной железы и печени; участвует в регуляции обмена углеводов и липидов
Гастрин	Антральная часть желудка, поджелудочная железа, проксимальный отдел тонкой кишки	G-клетки	Стимулирует секрецию и выделение пепсина желудочными железами, возбуждает моторику расслабленного желудка и 12-перстной кишки, а также желчного пузыря
Гастрон	Антральный отдел желудка	G-клетки	Снижает объем желудочной секреции и выход кислоты в желудочном соке
Бульбогастрон	Антральный отдел желудка	G-клетки	Тормозит секрецию и моторику желудка
Дуокринин	Антральный отдел желудка	G-клетки	Стимулирует выделение секрета бруннеровых желез 12-перстной кишки
Бомбезин	Желудок и проксимальный отдел тонкой кишки	P-клетки	Стимулирует высвобождение гастрина, усиливает сокращение желчного пузыря и выделение ферментов поджелудочной железой, усиливает выделение энтероглокагона
Секретин	Тонкий кишечник	S-клетки	Стимулирует секрецию бикарбонатов и воды поджелудочной железой, печенью, железами Бруннера, пепсина – в желудке; тормозит секрецию соляной кислоты в желудке

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4
Холецистокинин-панкреозимин (ХЦК-ПЗ)	Тонкий кишечник	I-клетки	Возбуждает выход ферментов и в слабой степени стимулирует выход бикарбонатов поджелудочной железой, тормозит секрецию соляной кислоты в желудке, усиливает сокращение желчного пузыря и желчевыделение, усиливает моторику тонкой кишки
Энтероглюкагон	Тонкий кишечник	ЕС <sub>1</sub> -клетки	Тормозит секреторную активность желудка, снижает в желудочном соке содержание К <sup>+</sup> и повышает Са <sup>2+</sup> , тормозит моторику желудка и тонкой кишки
Мотилин	Проксимальный отдел тонкой кишки	ЕС <sub>2</sub> -клетки	Возбуждает секрецию пепсина желудком и секрецию поджелудочной железы, ускоряет эвакуацию содержимого желудка
Гастроингибирующий пептид (ГИП)	Тонкий кишечник	К-клетки	Тормозит выделение соляной кислоты и пепсина, высвобождение гастрина, моторику желудка, возбуждает секрецию толстой кишки
Нейротензин	Дистальный отдел тонкой кишки	N-клетки	Тормозит секрецию соляной кислоты железами желудка, усиливает высвобождение глюкагона
Энкефалины (Эндорфины)	Проксимальный отдел тонкой кишки и поджелудочная железа	L-клетки	Тормозит секрецию ферментов поджелудочной железой, усиливает высвобождение гастрина, возбуждает моторику желудка
Субстанция Р	Тонкая кишка	ЕС <sub>1</sub> -клетки	Усиливает моторику кишечника, слюноотделение, тормозит высвобождение инсулина
Вилликинин	Двенадцатиперстная кишка	ЕС <sub>1</sub> -клетки	Стимулирует ритмические сокращения ворсинок тонкой кишки

1	2	3	4
Энтерогастрон	Двенадцатиперстная кишка	ЕС <sub>1</sub> -клетки	Тормозит секреторную активность и моторику желудка
Серотонин	Желудочно-кишечный тракт	ЕС <sub>1</sub> , ЕС <sub>2</sub> -клетки	Тормозит выделение соляной кислоты в желудке, стимулирует выделение пепсина, активирует секрецию поджелудочной железы, желчевыделение, кишечную секрецию
Гистамин	Желудочно-кишечный тракт	ЕС <sub>2</sub> -клетки	Стимулирует выделение секрета желудка и поджелудочной железы, расширяет кровеносные капилляры, оказывает активирующее влияние на моторику желудка и кишечника
Инсулин	Поджелудочная железа	β-клетки	Стимулирует транспорт веществ через клеточные мембраны, способствует утилизации глюкозы и образованию гликогена, тормозит липолиз, активирует липогенез, повышает интенсивность синтеза белка
Глюкагон	Поджелудочная железа	α-клетки	Мобилизует углеводы, тормозит секрецию желудка и поджелудочной железы, тормозит моторику желудка и кишок

Гормоны ЖКТ контролируют не только функции пищеварительной системы, но и важнейшие эндокринные и метаболические функции организма в целом, включая пищевое поведение животных.

**Контрольные вопросы:**

1. Нервная регуляция процессов пищеварения.
2. Гуморальная регуляция процессов пищеварения.

## Тема 4. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ

**Цель занятия:** ознакомиться с номенклатурой ферментов и их значением в пищеварительном процессе.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, биологический материал (слина, содержимое ЖКТ), учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия, знакомятся с основными методами определения активности пищеварительных ферментов.

Ферменты – это специфические белки, образующиеся в клетках живых организмов и катализирующие происходящие в них химические реакции.

Существует несколько вариантов номенклатуры ферментов или их названия:

- 1) тривиальная или случайная (пепсин, трипсин);
- 2) от названия субстрата путем добавления окончания -аза (белки протеины, а фермент, на них действующий, – протеаза, так же образуется амилаза и липаза).
- 3) систематическая номенклатура была принята в 1961 году в Москве. По ней все ферменты делят на классы, группы, подгруппы, номер по порядку. Так, все пищеварительные ферменты относят к 3-му классу, а, например, липаза обозначается как 3.1.1.3.

По мере открытия новых ферментов, изучения их свойств возникла необходимость в классификации ферментов.

*В зависимости от типа катализируемой реакции все ферменты делятся на 6 классов:*

1. *Оксидоредуктазы* – катализируют окислительно-восстановительные реакции.
2. *Трансферазы* – катализируют реакции межмолекулярного переноса различных групп и остатков.
3. *Гидролазы* – участвуют в расщеплении внутримолекулярных связей (кроме – С-С-) в органических веществах гидролитическим путем, т.е. с участием воды.
4. *Лиазы* – расщепляют внутримолекулярные связи в органических веществах (включая – С-С-) негидролитическим путем, а также катализируют реакции присоединения группировок по месту разрыва двойных связей.
5. *Изомеразы* – катализируют реакции взаимопревращения изомеров.
6. *Лигазы (синтетазы)* – катализируют реакции присоединения 2 молекул друг к другу, сопряжены с разрывом пирофосфатной связи в молекуле АТФ или ее аналогов, т.е. они осуществляют синтез сложного вещества из более простых с использованием энергии АТФ или ее аналогов.

*По влиянию на субстрат их разделяют на следующие группы:*

1. *Амилолитические* – в качестве субстрата выступают углеводы.
2. *Протеолитические* – в качестве субстрата выступают белки.
3. *Липолитические* – в качестве субстрата выступают жиры.

*К амилолитическим ферментам относятся:*

Амилаза – входит в состав слюны, секретов тонкого кишечника. Расщепляет крахмал до мальтозы.

Мальтаза – переваривает мальтозу до глюкозы. Также входит в состав слюны, секретов тонкого кишечника, сахараза – расщепляет сахарозу на фруктозу и глюкозу.

Лактаза – переваривает молочный сахар лактозу до глюкозы и галактозы.

*К протеолитическим относятся:*

Группа пепсинов (А, В, С и Д) – вырабатываются в желудке, расщепляют сложные белки, в том числе и молока, до более простых.

Трипсин и химотрипсин – вырабатываются поджелудочной железой, расщепляют сложные белки до аминокислот.

Группа пептидаз (карбоксипептидаза, дипептидаза и др.) – расщепляют пептиды до аминокислот.

Нуклеазы – действуют на нуклеиновые кислоты – ДНК и РНК, которые содержатся в ядре клеток.

*Липолитические ферменты:*

Липаза – входит в состав желудочного, поджелудочного и кишечного соков, расщепляет липиды до глицерина и жирных кислот.

Фосфолипаза – расщепляет фосфолипиды.

### **Основные свойства ферментов**

Ферменты обладают высокой каталитической активностью, ускоряя химические реакции в миллионы раз. Ферменты ускоряют наступление химического равновесия, катализируют как прямую, так и обратную реакцию. Ферменты проявляют высокую специфичность действия в отношении катализируемой реакции и субстрата. Фермент катализирует строго определенную химическую реакцию или несколько очень сходных химических реакций. Активность ферментов регулируется. Ряд ферментов синтезируется в неактивной форме и переходит в активное состояние в физиологически соответствующем месте и времени. Например, неактивный трипсиноген, образующийся в поджелудочной железе, активируется в тонком кишечнике в результате отщепления гексапептида. Ферменты осуществляют трансформацию различных видов энергии.

Ферменты и небиологические катализаторы, подчиняясь общим законам катализа, имеют следующие общие признаки:

- они катализируют только энергетически возможные реакции;
- не изменяют направления реакции;
- ускоряют наступление равновесия обратимой реакции и не сдвигают его;

- не расходуются в процессе реакции.

Однако ферменты обладают особыми качествами, отличающими их от небиологических катализаторов. Эти отличия связаны с особенностями строения ферментов как веществ белковой природы:

- скорость ферментативного катализа намного выше, чем небиологического;

- ферменты обладают высокой специфичностью действия;

- ферменты катализируют реакции в «мягких» условиях, т.е. при обычном давлении, температуре тела и рН;

- активность ферментов регулируется, что позволяет изменять скорость превращения веществ в организме, т.е. приспосабливаться к действию различных факторов;

- скорость ферментативной реакции прямо пропорциональна количеству фермента, тогда как для небиологического катализатора не существует строгой зависимости скорости реакции от количества катализатора, поэтому недостаток фермента означает низкую скорость превращения вещества в организме и наоборот, одним из путей приспособления клеток организма является образование дополнительных количеств фермента.

### **Ферменты пищеварительных соков**

Ферменты *слиюны* расщепляют углеводы: амилаза расщепляет крахмал до мальтозы, которая мальтазой расщепляется до глюкозы. Особенно много этих ферментов у свиней.

Ферменты *желудочного сока*: пепсин расщепляет белки до полипептидов и пептидов, активен в кислой среде рН 0,8-1. Выделяется он в неактивной форме пепсиногена, который под действием соляной кислоты переходит в активную форму пепсин. Это происходит при рН 5,4 и ниже путем отщепления полипептида, содержащего аргинин.

Катепсин действует на белки и расщепляет их до пептидов. Активен в слабокислой среде. Больше содержится у молодняка.

Химозин или ренин выделяется в неактивной форме проренина. Активен в слабокислой, нейтральной и слабощелочной среде в присутствии солей кальция. Он переводит белок молока казеиноген в казеин и тем самым створаживает молоко. Больше химозина выделяется у молодняка, в период молочного вскармливания.

Желатиназа разжижает желатин.

Липаза расщепляет нейтральные жиры на глицерин и жирные кислоты. Хорошо действует на эмульгированные жиры, особенно жир молока.

Ферменты *поджелудочного сока*: трипсин – расщепляет белки до пептидов и аминокислот. Выделяется в виде трипсиногена, который активируется ферментом кишечного сока – энтерокиназой.

Химотрипсин – расщепляет белки и пептиды до аминокислот. Выделяется в форме неактивного химотрипсиногена, который активируется трипсином.

Карбоксиполипептидаза – отщепляет от полипептидов аминокислоты.

Дипептидаза – расщепляет дипептиды на аминокислоты.

Эластаза – действует на белки соединительной ткани.

$\alpha$ -амилаза – расщепляет крахмал и гликоген до мальтозы.

Мальтаза – расщепляет мальтозу до глюкозы.

Лактаза – расщепляет молочный сахар на глюкозу и галактозу.

Инвертаза – расщепляет сахарозу на глюкозу и фруктозу.

Липазы – расщепляют жиры на глицерин и жирные кислоты.

Ферменты *кишечного сока*: энтерокиназа (энтеропептидаза) – образуется в начальной части тонкого кишечника и переводит трипсиноген в трипсин.

Группа различных пептидаз, которые расщепляют пептиды до аминокислот.

Амилолитические ферменты: мальтаза, инвертаза, лактаза, которые расщепляют дисахариды до моносахаров.

Щелочная фосфатаза участвует в фосфорилировании углеводов, аминокислот.

Липаза расщепляет жиры до глицерина и жирных кислот.

Необходимо отметить, что ферменты кишечного сока в основном действуют на промежуточные продукты распада.

### **Применение ферментов в ветеринарной медицине и в животноводстве**

Ферменты широко применяются в различных отраслях народного хозяйства, в том числе в ветеринарной медицине и в животноводстве.

В связи с высокой специфичностью действия ферменты используются в диагностических целях. Разделом клинической биохимии является энзимология, которая изучает изменение ферментного спектра организма и активности ферментов при патологических процессах. Так, например, при паренхиматозной желтухе в сыворотке крови резко возрастает активность аланинаминотрансферазы, а при механической желтухе и патологии костной ткани – щелочной фосфатазы, при заболеваниях поджелудочной железы – амилазы, при патологии печени и миокарда – лактатдегидрогеназы и аминотрансфераз.

Широко распространено в медицине применение ферментативных препаратов при лечении различных заболеваний (*энзимотерапия*). Например, гиалуронидаза применяется при артритах, глазных заболеваниях, она также ускоряет всасывание различных солевых растворов, вводимых подкожно, т.к. происходит деполимеризация мукополисахаридов и увеличивается проницаемость тканей и сосудистых стенок. Препараты *трипсина* в сочетании с антибиотиками используют для лечения хронических воспалений конечностей. *Панкреатическая ДНК-аза* применяется для лечения некоторых респираторных заболеваний. При лечении заболеваний желудочно-кишечного тракта применяются ферментативные препараты пепси-

на, трипсина, химо tripsина и их смеси. *РНК-аза, гиалуронидаза, эластаза, коллагеназа* применяются для обработки ран, воспалительных очагов, ожогов, устранения отеков, гематом. *Аспарагиназа*, расщепляющая аспарагин, необходимый для синтеза белков раковыми клетками, используется при лечении злокачественных образований.

В животноводстве ферментные препараты используются для повышения эффективности использования питательных веществ корма. Эти ферментные препараты дополняют выделяемые организмом ферменты и значительно ускоряют расщепление питательных веществ корма, повышая полноту усвоения компонентов корма.

Высокопродуктивные животные нуждаются в сбалансированном рационе для полного достижения своего генетического потенциала. Многие питательные вещества в кормах находятся в труднодоступной форме. Приблизительно 25-30 % органических веществ обычно не переваривается, хотя пищеварительные железы животных вырабатывают достаточное количество пепсина, трипсина, амилазы, липазы и других пищеварительных ферментов.

Помогают усилить процесс переваривания кормовые ферменты, или энзимы, которые вводятся в состав рациона. Они дополняют действие ферментов ЖКТ и обеспечивают расщепление непереваримых компонентов корма, на которые не действуют собственные ферменты.

Современный рынок предлагает большой выбор кормовых энзимов. Они широко используются в птицеводстве и свиноводстве, так как в силу особенностей пищеварения эти виды животных не могут усваивать клетчатку как жвачные животные. В основном препараты имеют микробиологическое происхождение. Так, в рацион моногастричных животных вводят фитазу, глюконазу, амилазу, протеазу и др. В скотоводстве используются мультиферментные препараты, позволяющие существенно увеличить использование непереваримых компонентов рациона. Ферментные препараты также широко используются при заготовке кормов и подготовке их к скармливанию.

**Контрольные вопросы:**

1. Номенклатура ферментов.
2. Свойства ферментов.
3. Пищеварительные ферменты.
4. Использование ферментов в животноводстве.

## Тема 5. ВСАСЫВАНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

**Цель занятия:** ознакомиться с механизмами и регуляцией процессов всасывания в желудочно-кишечном тракте.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия, знакомятся с основными механизмами и регуляцией процессов всасывания в разных отделах желудочно-кишечного тракта.

*Всасывание* – это процесс поступления различных веществ в кровь и лимфу через биологические мембраны (кожу, слизистую, серозную оболочку брюшной полости и др.). Наиболее морфологически и функционально приспособлен в процессе эволюции к этой физиологической функции эпителий желудочно-кишечного тракта.

В механизме всасывания активную роль играет мембрана клетки, которая отделяет цитоплазму от внешней среды и межклеточного вещества. Процесс проникновения питательных веществ через клеточные мембраны и цитоплазму сложный. Схематически питательные вещества проделывают следующий путь: полость ЖКТ → мембрана клетки → микроканальцы эндоплазматической сети → базальная мембрана клетки → соединительная ткань → базальная мембрана капилляров → эндотелий капилляров. В органах, к которым притекает кровь, этот процесс идет в обратном порядке.

Транспорт питательных веществ через клеточные мембраны является наиболее сложным процессом.

Всасывание происходит благодаря *активному* и *пассивному* механизмам.

Пассивный механизм: фильтрация, диффузия, облегченная диффузия, осмос.

Активный механизм: фагоцитоз (поглощение твердых частиц), пиноцитоз (поглощение жидких частиц); активный транспорт.

Фильтрация обусловлена разностью гидростатического давления. Так, 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. Способствует всасыванию воды увеличение моторики кишечника.

**Диффузия** – это движение веществ по градиентам концентрации в полости кишечника, в крови или лимфе.

Облегченная диффузия осуществляется также по градиенту концентрации веществ, но с помощью особых мембранных переносчиков, без затраты энергии и быстрее, чем простая диффузия. Так, с помощью облегченной диффузии переносится фруктоза.

Вначале питательное вещество адсорбируется на поверхности мембраны и соединяется с белком-переносчиком, жирные вещества соединяются с липидами мембраны. Образовавшееся комплексное соединение активируется АТФ и перемещается к внутреннему слою мембраны, где расщепляется на субстрат и носитель. Носитель возвращается обратно, а субстрат поступает в эндоплазматические микроканалы и перемещается к базальной мембране, через которую переходит в соединительную ткань, а из нее – в кровеносные или лимфатические капилляры.

**Осмотическое давление** вызывает переход растворителя (воды) через полупроницаемую мембрану энтероцитов из области с меньшей концентрацией вещества в область с большей концентрацией. Если в желудочно-кишечный тракт ввести гипертонический раствор какой-либо соли (поваренной, английской и т.д.), то по законам осмоса жидкость из крови и окружающих тканей, т.е. из изотонической среды, будет всасываться в сторону гипертонического раствора, т.е. в кишечник, и оказывать очищающее действие. На этом основано действие солевых слабительных. По осмотическому градиенту всасываются вода, электролиты.

**Фагоцитоз и пиноцитоз** – при этом питательное вещество адсорбируется на мембране клетки, образуется фагоцитозный (пиноцитарный) пузырек, который вдавливаясь в цитоплазму, при этом он отделяется от мембраны и остается в цитоплазме. Так, например, всасываются летучие жирные кислоты (ЛЖК) в преджелудках жвачных животных.

**Активный транспорт** – происходит благодаря наличию белков-переносчиков. Вначале субстрат адсорбируется на поверхности мембран, где с ним соединяется белок-переносчик. Это соединение активируется АТФ и перемещается на внутреннюю поверхность мембраны, где расщепляется на субстрат и носитель. Белок-переносчик возвращается на поверхность мембраны, а субстрат из клетки перемещается в кровеносные или лимфатические капилляры.

### **Процессы всасывания в различных отделах ЖКТ**

Специфика всасывания продуктов превращения питательных веществ корма и освободившихся минеральных веществ и витаминов в пищеварительном аппарате определяется деятельностью слизистой оболочки желудка (рубца, сетки, книжки, сычуга у жвачных), кишечника. В тесном контакте с эпителием расположена густая сеть кровеносных капилляров. В эпителиальных клетках определяется высокая активность большого числа ферментов, имеются поры.

Всасывательную поверхность увеличивают сосочки на внутренней поверхности рубца, ячейки в сетке, листочки и ворсинки на них в книжке, ворсинки и микроворсинки в тонком отделе кишечника.

В ротовой полости всасывание очень незначительное из-за кратковременного пребывания и малого количества в ней готовых к данному процессу веществ. Однако растворенные вещества могут легко диффундировать через мембраны вкусовых луковиц, что, в свою очередь, дает ощу-

щение вкусовых достоинств принимаемого корма. Нерастворимые вещества безвкусны. В ротовой полости всасываются некоторые лекарственные вещества.

В желудке всасывание питательных веществ ограничено. Здесь в основном всасываются вода, некоторые минеральные вещества, особенно хлористый натрий, некоторые органические вещества, моносахариды, спирты. Однако объем всосавшихся веществ не превышает количество образовавшегося желудочного сока.

Основным местом всасывания питательных веществ является тонкий кишечник, а у жвачных – также рубец и книжка.

В преджелудках жвачных идет активное всасывание воды, ЛЖК, глюкозы, аммиака, аминокислот, минеральных солей, водорастворимых витаминов. У жвачных животных переваривание белков и нуклеопротеидов, а также всасывание продуктов их гидролиза происходят в тощей кишке и в меньшей степени – в подвздошной; переваривание и всасывание углеводов, минеральных веществ и витаминов – в двенадцатиперстной и верхних отделах тощей кишки; переваривание жиров – в средних отделах тощей кишки; всасывание солей желчных кислот и  $\text{Na}^+$  – в подвздошной кишке. Таким образом, в верхних отделах кишечника более выражены ферментативная и транспортная активности.

Основные процессы всасывания протекают в тонком кишечнике, который имеет огромную площадь поверхности. Слизистая тонкого кишечника имеет структурные и функциональные особенности, обеспечивающие ее всасывательную способность. Это, прежде всего, наличие складок слизистой и ворсинок. Кишечные ворсинки имеют пальцевидную форму, длиной 0,2-1 мм. Количество их составляет 20-40 на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности. В центре каждой ворсинки имеется лимфатический сосуд (синус). Снаружи ворсинка покрыта однослойным цилиндрическим эпителием. Между эпителием и синусом находятся тончайшие кровеносные сосуды, нервы и гладкомышечные волокна, при сокращении которых ворсинка укорачивается. При сокращении они выжимают из себя кровь и лимфу, а при расслаблении впитывают растворенные в химусе вещества. При всасывании ворсинки сокращаются 3-5 раз/мин. Движение ворсинок регулирует подслизистое нервное сплетение и гормон *вилликинин*.

До 94 % белка и до 75 % минеральных веществ всасываются в тонком кишечнике, а в толстом отделе лишь небольшое количество их (соответственно 6,16 и 25 %). В кишечнике всасывается большое количество воды (до 92 % содержащейся в химусе), сухих веществ (до 55 %), органических веществ (до 53 %). Основная масса воды химуса (80 %) всасывается в тонком кишечнике и лишь около 20 % – в толстом кишечнике. Объем всосавшейся в кишечнике воды может достигать 400 % и более к объему принятой. Отсюда можно предположить, что интенсивность всасывания через стенку кишечника жидкой части химуса достигает 150-200 л в сутки.

Данные Филлипсона и Эннисона (1978), полученные в опытах на коровах, показывают, что для усвоения 1000 г переваримых питательных

веществ в кишечнике всасывается не менее 50 л (без учета кишечных соков) химуса, поступившего из желудка. Таким образом, можно предположить, что питательные вещества в кишечнике всасываются в слабой концентрации, не превышающей 2 %.

Объем всасывания в тонком кишечнике в некоторой мере иллюстрирует данные, полученные в опытах на коровах с парными (дуоденальными и илеоцекальным) анастомозами. Через дуоденальный анастомоз за сутки прошло 180 л химуса, через илеоцекальный – 40 л, всосалось в тонком кишечнике 140 л, т.е. 80 %. Фактически эти показатели выше, так как не учтен весь кишечный сок.

Белки всасываются в виде аминокислот и несложных пептидов; аминокислоты, некоторые дипептиды – активным транспортом с помощью переносчиков. У новорожденных белки молозива почти не перевариваются и всасываются в неизменном виде. Таким образом, организм получает необходимые ему готовые антитела, чем обеспечивает свою защиту на первое время.

Углеводы всасываются в виде моно- и дисахаридов. Можно отметить, что у жвачных всасывается небольшое количество сахаров, т.к. основная их часть сбраживается с образованием ЛЖК. Глюкоза и галактоза в основном переносятся путем сопряженного активного транспорта, остальные пентозы и гексозы – путем диффузии.

Жиры всасываются в виде глицерина и жирных кислот, а также в виде мельчайших капелек, диаметр которых меньше 0,5 мкм. Глицерин хорошо растворим в воде и легко всасывается. Без расщепления может всасываться до 98 % растительного масла. Жирные кислоты со средней длиной цепи (до C<sub>12</sub>) при участии желчных кислот всасываются непосредственно в кровь воротной вены. Длинноцепочечные жирные кислоты, моноглицериды, диглицериды, холестерин в соединении с желчными кислотами образуют мицеллы, которые поступают в эпителиоциты по механизму активного транспорта. Часть нейтрального жира также проходит через мембрану клетки в виде мицеллярного раствора. В эпителиоцитах происходит ресинтез триглицеридов с последующим образованием *хиломикронов* – мельчайших жировых частиц, заключенных в липопротеиновую мембрану (состав: триглицеридов – 87 %, фосфатов – 7 %, белка – 1 %, холестерина – 5 %). Хиломикроны из эпителиоцитов проникают в основном в лимфатический синус ворсинки. Всосавшиеся в кровь и лимфу жиры поступают в общий кровоток.

Вода и минеральные вещества всасываются на всем протяжении ЖКТ, но наиболее активно – в тонком кишечнике. В то же время в преджелудках у жвачных всасывается до 60-70 % выпитой воды. 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 увеличи-

вается потребление кислорода и образуется тепловая энергия. Понижение температуры или применение ядов, угнетающих обмен веществ, подавляет всасывание.

### **Регуляция процессов всасывания**

На интенсивность всасывания в разных отделах кишечника влияют многие факторы: скорость продвижения химуса, активность ворсинок, величина пор клеточных мембран, неравномерность распределения транспортных систем вдоль кишки и др. Регуляция размеров и скорости всасывания отдельных веществ обеспечивается соответственно их концентрации в химусе, крови, тканях и потребностям организма благодаря информации с рецепторов пищеварительного аппарата и обратной афферентации с рецепторов сосудов и тканей.

На всасывание питательных веществ оказывают влияние нервные и гуморальные факторы. Рефлекторная регуляция всасывания осуществляется при участии разнообразных рецепторов пищеварительного тракта, дающих информацию ЦНС обо всей секреторно-ферментативной, двигательной и других функциях органов пищеварения. В гуморальной регуляции участвуют гормоны надпочечников, поджелудочной, щитовидной, паращитовидной желез и задней доли гипофиза.

Всасывание определяется степенью активности моторных и секреторных процессов в организме. На всасывание влияет кора головного мозга, гормоны коры надпочечников, витамины гр. В (на всасывание углеводов), витамин С (на всасывание железа), витамин Д (на всасывание Са и Р).

Во время всасывания увеличивается потребность в  $O_2$ , выделяется  $CO_2$  и повышается температура. Если увеличить движение ворсинок, то процесс всасывания повышается.

Регуляция движения ворсинок – нейрогуморальная:

- нервная – осуществляется подслизистым нервным сплетением;
- гуморальная – при этом стимулируют движение ворсинок растворы глюкозы, пептонов и аминокислот, гормон вилликинин; тормозят – ионы Са и К.

Во внутреннюю среду организма поступает не только поток питательных веществ, образовавшихся в процессе пищеварения в результате гидролиза полимеров – аминокислоты, моносахариды, жирные кислоты и др. Эти мономеры лишены видовой специфичности. Кроме продуктов гидролиза, во внутреннюю среду поступают и другие вещества, настраивающие организм на нормальный режим жизнедеятельности. Это эндогенный поток, т.е. поток гормонов и других физиологически активных веществ. Эти вещества вырабатываются эндокринными клетками желудочно-кишечного тракта. Установлено, что 15 типов эндокринных клеток секретуют более 30 гормонов и гормоноподобных соединений (энтерокинины). Эти гормоны объединяются в гастроэнтеропанкреатическую систему (ГЭП-система).

В пищеварительном аппарате эти гормоны, действуя главным образом местно, регулируют секрецию, моторику, кровоток, а в ЦНС выполняют роль нейромедиаторов или модуляторов, обеспечивающих тонкую настройку различных регуляторных контуров резорбции.

**Контрольные вопросы:**

1. Всасывание и его механизмы.
2. Регуляция процессов всасывания.

**Тема 6. СВЯЗЬ ПИЩЕВАРЕНИЯ С БЕЛКОВЫМ, УГЛЕВОДНЫМ, ЛИПИДНЫМ И ВИТАМИННО-МИНЕРАЛЬНЫМ ОБМЕНОМ**

**Цель занятия:** изучить связь пищеварения с обменом веществ.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, лабораторные животные, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия, знакомятся с основными методами исследования обмена веществ.

Пищеварение является начальным этапом обмена веществ. При этом сложные вещества расщепляются на более простые и всасываются в кровь и лимфу. Наиболее активное всасывание происходит у моногастричных животных в тонком отделе кишечника, у жвачных – в сложном желудке и тонком кишечнике.

**Связь пищеварения с белковым обменом**

Белки в организме выполняют ряд важных функций:

1. Строительная или пластическая: входят в состав всех клеток и тканей организма.
2. Энергетическая, при распаде 1 г белка выделяется 17,2 кДЖ энергии.
3. Дыхательная: белок гемоглобин участвует в дыхании.
4. Сократительная: обеспечивается белками мышц – актином и миозином.
5. Участвуют в свертывании крови.
6. Защитная: выполняется гаммаглобулинами крови.
7. Участвуют в процессе зрения: белок родопсин.
8. Осуществляют регуляторную и каталитическую функцию: белками являются ферменты и часть гормонов.

Белки поступают в организм с кормом в виде полноценных и неполноценных белков. В результате расщепления в желудочно-кишечном тракте образуются аминокислоты и простые пептиды. После всасывания в кровь и частично в лимфу аминокислоты в организме животного претерпевают ряд превращений. Происходит синтез белков, направленный на восполнение физиологических затрат в результате жизнедеятельности. Белок органов и тканей имеет присущий для данного вида животного аминокислотный состав, поэтому для синтеза различных тканевых белков необходим вполне определен-

ный набор незаменимых аминокислот. При отсутствии хотя бы одной незаменимой аминокислоты биосинтез белка не осуществляется. Часть свободных аминокислот затрачивается на синтез биологически важных веществ – гормонов, ферментов и других активных соединений. Другая часть, подвергаясь необратимому окислительному процессу, используется в качестве энергетического материала с образованием конечных продуктов – аммиака, углекислого газа и воды. При этом процесс обновления аминокислот в молекулах тканевых белков происходит с разной скоростью. Так, белки печени обновляются наполовину за 12–18 суток, белки плазмы крови – за 18–45 суток.

В обмене аминокислот наибольшее значение имеют реакции дезаминирования, трансминирования и декарбоксилирования.

Имеется несколько путей дезаминирования: восстановительный, окислительный и гидролитический. Продуктами дезаминирования аминокислот могут быть различные кето кислоты (пировиноградная, щавелевоуксусная, альфа-кетоглутаровая), окислительные (молочная кислота и др.) с выделением аммиака. У животных окислительный путь является преобладающим типом дезаминирования.

Кето кислоты являются звеньями как промежуточного обмена аминокислот, так и обмена углеводов и жиров. Через эти соединения осуществляется связь белкового обмена с жировым и углеводным.

В результате дезаминирования аминокислот и распада других азотистых соединений в тканях непрерывно образуется аммиак, двуокись углерода и вода. Аммиак токсичен для животных, поэтому его накопление привело бы к неизбежному отравлению организма. Однако у высших животных аммиак в органах и тканях не накапливается, а за счет существующих ферментативных механизмов он обезвреживается и переходит в мочевины. Мочевина – это главный конечный продукт азотистого обмена, выделяющийся с мочой у млекопитающих животных. У птиц и рептилий основной конечный продукт азотистого обмена представлен мочевой кислотой. Конечными продуктами азотистого обмена, кроме мочевины и мочевой кислоты, являются креатин и гиппуровая кислота.

### **Связь пищеварения с углеводным обменом**

Углеводы поступают в организм с кормом. В кормах содержатся простые углеводы – моно- и дисахариды и сложные – полисахариды (крахмал и клетчатка). Основным источником углеводов для животных являются растительные корма.

*Значение углеводов:*

1. Являются легкодоступным источником энергии. При окислении 1 г углеводов выделяется 17,18 кДж энергии.
2. Углеводы выполняют пластическую роль, так как являются структурными компонентами клеток и тканей.
3. Входя в состав основного вещества хрящей, костей и соединительной ткани, выполняют опорную функцию.

4. Создают осмотическое давление, так как являются составной частью биологических жидкостей.

5. Участвуют в обезвреживании химических веществ.

В ЖКТ сложные углеводы расщепляются до моно- и дисахаридов (в основном глюкозы). Глюкоза всасывается в кровь, и большая ее часть по воротной вене попадает в печень. Здесь углеводы подвергаются сложным превращениям:

1. В печени из глюкозы синтезируется гликоген (резерв углеводов) – *гликогенез*. При необходимости гликоген распадается с образованием глюкозы – *гликогенолиз*.

2. Часть глюкозы в печени окисляется с выделением энергии, необходимой организму.

3. Часть глюкозы используется для синтеза белков, жиров и специфических веществ, обладающих антиоксидантным действием.

4. В печени углеводы могут образовываться из жиров и белков – *глюконеогенез*.

Часть глюкозы из ЖКТ поступает к органам и тканям. Чистую глюкозу (не прошедшую через печень) потребляют:

- ЦНС (головной мозг);
- эритроциты (в них нет митохондрий);
- клетки мозгового вещества почек.

Часть глюкозы с током крови попадает в мышечную ткань, особенно при интенсивной работе. В мышцах, также как и в печени, синтезируется гликоген, выполняя роль энергетического резерва.

Неиспользованная часть глюкозы превращается в жиры и откладывается в жировых депо. Конечными продуктами углеводного обмена являются вода и углекислый газ, которые удаляются из организма через легкие и почки.

У моногастричных животных около 70 % углеводов расщепляется до  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ , 25-27 % – переходит в жиры и 3-5 % – в гликоген.

### **Связь пищеварения с липидным обменом**

Жиры поступают в организм с кормом. Выполняют следующие функции:

1. Пластическая функция: входят в состав клеточных структур.

2. Являются энергетическим материалом: при окислении 1 г жира выделяется 38,9 кДЖ энергии.

3. Защитная функция: защищает внутренние органы и способствует их фиксации, секрет сальных желез предохраняет кожу от высыхания и растрескивания.

4. Участвуют в регуляции теплового обмена (ограничивают теплоотдачу).

5. Являются растворителем для жирорастворимых витаминов.

6. Служат источником эндогенной воды в организме.

В ЖКТ жиры под действием липолитических ферментов распадаются на глицерин и жирные кислоты. Глицерин растворим в воде и хорошо всасывается. Жирные кислоты соединяются с желчными и в таком виде всасываются. В стенке кишечника этот комплекс распадается и жирные кислоты, соединяясь с глицерином, образуют жиры, свойственные данному организму. Здесь же жиры приобретают белковую оболочку, образуя хиломикроны. Триглицериды и хиломикроны преимущественно поступают в лимфатические сосуды ворсинок кишечника (70 %) и кровь (30 %).

Первые органы, через которые проходят хиломикроны, – сердце и легкие. Там происходит их окисление с выделением энергии, которая идет, например, на согревание вдыхаемого воздуха. Далее продукты всасывания поступают в общий кровоток.

Наиболее важную роль в превращении жиров крови играют печень, жировая ткань, молочные железы. В печени хиломикроны подвергаются гидролизу с образованием жирных кислот. Жирные кислоты или окисляются с выделением энергии, или используются для синтеза новых триглицеридов и фосфолипидов, липопротеидов. В таком виде жиры поступают из печени в кровь и далее – в жировые депо. В депо происходит синтез триглицеридов и жирных кислот. Для использования жиров другими тканями и органами жиры обязательно проходят стадию депонирования в жировых депо. Из депо жир используется по мере необходимости, расщепляясь на глицерин и жирные кислоты.

Конечными продуктами липидного обмена являются углекислый газ и вода, которые выводятся почками и легкими.

### **Связь пищеварения с минеральным и витаминным обменом**

Для поддержания нормальной жизнедеятельности организма недостаточно наличия в кормах только белков, жиров и углеводов, а требуются еще минеральные вещества и витамины.

В зависимости от концентрации минеральных веществ в крови различают:

1. Макроэлементы – их концентрация измеряется в мг в 100 мл крови: натрий, калий, кальций, фосфор, магний, сера, хлор.

2. Микроэлементы – их концентрация измеряется в мкг в 100 мл крови: железо, кобальт, медь, марганец, цинк, йод, фтор, селен, стронций и др.

*Значение минеральных веществ:*

1. Являются обязательными структурными компонентами клеток и тканей.

2. Обеспечивают осмотическое давление биологических жидкостей.

3. Участвуют в сохранении водного баланса организма.

4. Создают и поддерживают кислотно-щелочное равновесие.

5. Участвуют в передаче нервного возбуждения.

6. Являются компонентами транспортных систем.

Поступают минеральные вещества в организм с кормом и водой. Всасывание происходит в кишечнике. Частично они могут депониро-

ваться. Так, кальций, фосфор и магний депонируются в костях, йод – в щитовидной железе, в печени – железо, медь и другие микроэлементы. В ходе обмена часть минеральных веществ выводится с мочой, калом и потом.

Витамины – это, низкомолекулярные соединения, которые в малых дозах обеспечивают нормальное течение физиологических процессов в организме. По физико-химическим свойствам их подразделяют на две группы:

1. Жирорастворимые витамины: А, Д, Е и К.
2. Водорастворимые витамины: группа В, витамины С, Н и Р.

Поступают витамины в организм с кормом, частично образуются в ЖКТ за счет деятельности микрофлоры. Всасывание происходит в кишечнике. С током крови они поступают в печень. Печень участвует в обмене почти всех витаминов. Здесь происходит их депонирование и частичное разрушение. Так, всасывание витамина А в кишечнике вместе с другими жирорастворимыми витаминами происходит благодаря эмульгирующему действию желчи. Большая часть витамина А накапливается в печени в виде мельчайших жировых капелек в цитоплазме печеночных и купферовских клеток. Здесь, как и в кишечнике, каротин превращается в витамин А.

Присутствие желчи в кишечнике – необходимое условие всасывания жирорастворимых витаминов Д, Е и К. Витамин Е ингибирует процессы окисления, и его недостаток в организме приводит к повреждению паренхимы печени. Витамин К участвует в синтезе факторов протромбинового комплекса, который осуществляется гепатоцитами, и недостаточное его всасывание в кишечнике является одной из причин нарушения процесса свертывания крови при патологии печени.

Обмен большинства витаминов группы В непосредственно связан с функцией печени. Многие из них входят в состав коферментов. Функции окислительных дыхательных ферментов связаны, в частности, с присутствием в ткани витамина В<sub>1</sub> (тиамин), депонируемого в форме кокарбоксилазы и участвующего в декарбоксилировании кетокислот. Витамин В<sub>2</sub> (рибофлафин) участвует в окислительном дезаминировании аминокислот. Витамин В<sub>3</sub> (пантотеновая кислота) входит в состав ацетилкоэнзима А и связан с последними этапами цикла Кребса в образовании конечных продуктов метаболизма белков, жиров, углеводов. Витамин В<sub>6</sub> (пиридоксин) является коэнзимом ферментов, участвующих в трансаминировании и декарбоксилировании аминокислот, входит в состав фосфоорилазы и гистаминазы.

Конечные продукты витаминного обмена выводятся из организма с мочой, калом и потом.

### **Контрольные вопросы:**

1. Связь пищеварения с обменом белков.
2. Связь пищеварения с углеводным обменом.
3. Связь пищеварения с липидным обменом.
4. Связь пищеварения с минеральным и витаминным обменом.

## Тема 7. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

**Цель занятия:** ознакомиться с особенностями пищеварения у жвачных животных.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, овцы, козы, коровы, телята, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия, знакомятся с особенностями приема корма, жевания, руминацией у жвачных животных; исследуют влияние разных видов корма на моторику рубца; изучают видовой состав и активность микрофлоры содержимого при действии физических и химических факторов.

### Пищеварение в ротовой полости

Жвачные животные захватывают траву, сено, силос главным образом языком, покрытым острыми ороговевшими сосочками. При пастьбе корова удерживает траву между резцами нижней челюсти и зубной пластиной резцовой кости и, сжимая нижнюю челюсть, обрывает (срезает) траву рывком головы. При поедании грубых и сочных кормов из кормушки и слизывании соли основным органом захватывания также служит язык. Мучнистые комбикорма корова может захватывать также губами.

Во время жевания корм измельчается в результате координированных движений челюстей, причем коренные зубы способны перемещаться и в вертикальном, и в боковом направлении. Боковыми движениями корм попеременно перетирается на одной стороне челюсти. В ходе жевания корм измельчается, смачивается слюной и подготавливается к проглатыванию. Растворение слюной вкусовых веществ обеспечивает возникновение вкусовых ощущений. Грубые корма измельчаются до частиц размером 12-15 мм. При кормлении недробленным зерном большая часть зерен поступает в рубец неразжеванными. Для подготовки одного пищевого корма корове необходимо сделать 15-30 жевательных движений.

**Слюноотделение.** В расчете как на 1 кг потребленного сухого вещества корма у коров выделяются 8-10 л слюны. Из общего количества секретиремой животным слюны 50-52 % приходится на долю околоушных желез, 8-10 % – нижнечелюстных, 2-3 – подъязычных и 35-38 % – мелких желез полости рта.

Важная роль околоушных слюнных желез обусловлена тем, что они секретируют непрерывно, вне зависимости от актов еды или жвачки. В обычных условиях раздражителями, поддерживающими тонус слюноотделительного центра и спонтанную саливацию, являются умеренное растяжение стенок рубца кормовыми массами, сокращения преджелудков, а также образующиеся в процессе брожения летучие жирные кислоты и другие метаболиты. Консистенция кормовых масс, интенсивность бродильных процессов, степень наполнения преджелудков, температура и величина рН

являются факторами, модулирующими в определенных пределах уровень спонтанного слюноотделения. Что касается остальных желез (нижнечелюстной, подъязычной, задних щечных, небных), то они выделяют слюну лишь при кормлении и жвачке. Прием корма, и особенно жвачка, усиливают слюноотделение.

Значение слюны в пищеварительных и обменных процессах заключается в обеспечении микроорганизмов жидкостью и электролитами; регуляции кислотно-щелочного равновесия рубца (рН слюны – 8,1-8,8); смачивания и мацерации корма при жевании; облегчении глотания и отрыгивания жвачки; обеспечении процессов всасывания и поддержания водного баланса организма; участии в азотистом обмене (экскреция мочевины); секреции аскорбиновой кислоты, которая активизирует микрофлору рубца и подавляет рост некоторых патогенных микроорганизмов; выполнении защитной роли при пищевых отравлениях.

Количество слюны, ее состав определяются структурой корма, моторикой рубца, интенсивностью жвачки и особенно характером бродильных процессов в рубце, в первую очередь, рН содержимого рубца (оптимум рН рубца около 6,8). В слюне взрослых жвачных ферменты отсутствуют. У коровы в сутки отделяется 90-190 л слюны. Повышает уровень секреции грубый корм, снижают – размельченные корма, влажные корма. В осуществлении непрерывной секреции участвуют рефлекс с механорецепторов (растяжение стенок рубца) и хеморецепторов преджелудков. Накапливающиеся в ходе брожения кислоты могли бы повысить кислотность рубцового содержимого, однако существенного подкисления не происходит из-за того, что рефлекторно выделяется большое количество щелочной слюны, нейтрализующей кислые продукты.

На характер слюноотделения оказывает влияние физиологическое состояние коровы, в частности стельность и лактация. В период плодоношения отмечается снижение условнорефлекторного и повышение уровня безусловнорефлекторного отделения слюны. Общее повышение объема секретируемой слюны в период стельности связывается с повышенной возбудимостью пищевого центра в связи с усилением обмена веществ. Еще более демонстративны результаты исследования секреции слюны в период лактации.

Определенная взаимосвязь отмечается между химическими компонентами слюны и составом молока у лактирующих животных. При уменьшении в молоке количества жира и белка, наблюдающемся в конце лактационного периода, существенно снижается и содержание основных компонентов слюны (сухой остаток, карбонаты, бикарбонаты, азотистые вещества). Усиление работы слюнных желез с наступлением лактации объясняется интенсивным обменом веществ, усилением функции органов пищеварения, которое напрямую не связано с объемом потребляемой пищи, а является следствием функциональных перестроек организма, наступающих в этот период. Следует учитывать, что слюна не только регулирует состояние кислотно-щелочного равновесия в рубце, но и является источ-

ником белковых, минеральных и азотистых веществ, которые, поступая в пищеварительный тракт, используются организмом как пластический и энергетический материал, необходимый и для образования составных частей молока.

Экскретируемое со слюной азотистое вещество мочевины при попадании в рубец разрушается уреазой микрофлоры до аммиака, который используется в процессах микробного синтеза для образования аминокислот и последующего синтеза микробного и протозойного белка. Наиболее эффективно проходит экскреция мочевины в околоушной железе (20-30 мг%), что выше содержания этого соединения в крови (10-15 мг%), тогда как в секрете подчелюстной и подъязычной желез мочевины явно меньше (10-15 мг% и 8-10 мг%).

Слюна является источником значительного количества электролитов, необходимых для нормального течения пищеварительных процессов. Из катионов в слюне коров преобладает натрий (до 85%) и только 4% приходится на долю калия. Поступление кальция и магния со слюной имеет меньшее значение для ионного равновесия. Среди анионов слюны особое значение имеют бикарбонаты, определяющие щелочные свойства слюны. Со слюной в пищеварительный тракт поступает до 28 г-экв. электролитов, в том числе натрия – в 14 раз, фосфата и хлоридов – в 2 раза больше, чем с кормами рациона. Бикарбонаты же восполняются только за счет слюны, и их доля в суточном электролитном балансе у высокопродуктивных коров может составлять более 10 г-экв. Отведение слюны через канюли вызывает тяжелые последствия: из-за нарушения кислотно-щелочного равновесия животные теряют в весе и погибают.

В период молочного питания, когда симбионтная микрофлора не участвует в процессах рубцового брожения, спонтанная секреция слюнных желез отсутствует. Слюна нижнечелюстных желез имеет большое значение в период молочного вскармливания молодняка жвачных – смешиваясь с молоком, она способствует образованию в сычуге рыхлого сгустка, эффективно перевариваемого сычужным соком. Вместе с этим слюна в период молочного вскармливания содержит липазу, способную переваривать эмульгированный жир молока.

Общее количество выделяемой жвачными слюны в значительной степени зависит от химического состава и физической формы корма: так, при поедании силоса и травы слюны выделяется меньше, чем при поедании сена. У жвачных животных слюна имеет сравнительно низкое поверхностное натяжение, почти в 1,5 раза ниже воды. Это свойство слюны препятствует образованию пенистой массы в рубце и сетке.

Состав слюны может существенно варьировать в зависимости от участия в регуляции слюноотделения тех или иных нервов. При стимуляции симпатических нервов слюна выделяется обычно в небольшом количестве и содержит значительное количество органических веществ. Слюна, выделяющаяся при раздражении парасимпатических нервов, является более жидкой и содержит меньше органических веществ. Поэтому симпа-

тические нервы называют трофическими, а парасимпатические – секреторными. Парасимпатические влияния на слюнные железы являются более сильными, чем симпатические.

Регуляция слюноотделения происходит сложнорефлекторным путем. Основное рецепторное поле безусловного слюноотделительного рефлекса – слизистая оболочка языка и ротовой полости, где имеются механорецепторы и хеморецепторы. Механорецепция обеспечивает анализ плотности корма, его консистенцию и содержание влаги. Хеморецепторы принимают участие в анализе вкусовых качеств корма. На деятельность слюнных желез влияют рецепторные поля различных отделов пищеварительного тракта. Так, раздражение рецепторов пищевода вызывает обильное слюноотделение. Возбуждение от рецепторов ротовой полости по афферентным волокнам тройничного нерва, языкоглоточного нерва, верхнегортанной ветви блуждающего нерва и лицевого нерва передается в первичный центр слюноотделения. Он находится в продолговатом мозгу – там, где расположены ядра лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов. Из продолговатого мозга по восходящим путям возбуждение передается на структуры таламуса, гипоталамуса и коры головного мозга.

Из нервного центра сигналы поступают к слюнным железам по симпатическим и парасимпатическим нервным волокнам. Парасимпатические волокна идут к околоушной железе в составе языкоглоточного нерва, а к подчелюстной и подъязычной – в составе лицевого нерва, барабанной струны и оканчиваются на нейронах, расположенных в самой железе. Симпатические нервные волокна выходят из спинного мозга на уровне II-VI грудного сегмента в составе его вентральных корешков. Они направляются до верхнего шейного симпатического ганглия, где переключаются на постганглионарные симпатические нейроны.

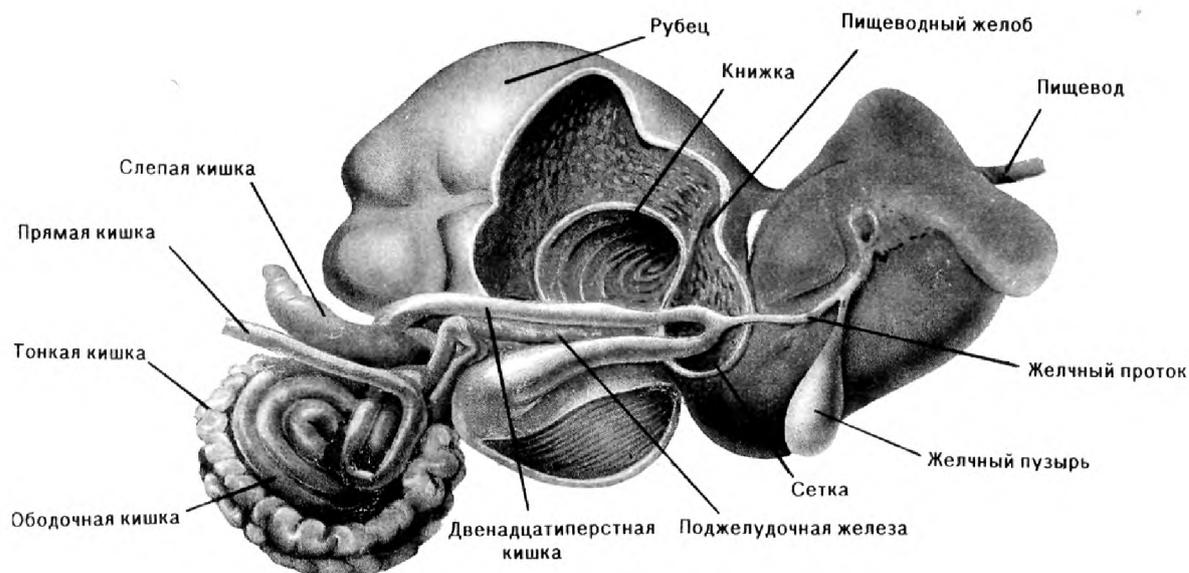
Существует альтернативный механизм слюноотделения, осуществляемый по принципу условного рефлекса. Он может иметь место еще до попадания корма в ротовую полость и, соответственно, до раздражения рецепторов ротовой полости. Первым звеном осуществления условного слюноотделительного рефлекса являются анализаторы (зрительный, обонятельный и др.), на которые действуют вид и запах пищи, звуки, сопутствующие ее приготовлению. От них возбуждение передается в соответствующие зоны коры больших полушарий головного мозга, а также в передние и задние группы ядер гипоталамуса. Отсюда по нисходящим проводящим путям возбуждение передается в слюноотделительный центр продолговатого мозга. Однако запах и вид пищи будут вызывать выделение слюны только в том случае, если ранее они действовали совместно с раздражением рецепторов ротовой полости. Условные слюноотделительные рефлексы могут образовываться и на раздражители, не имеющие прямого отношения к пище (искусственные раздражители). Для их выработки и осуществления необходимо участие коры больших полушарий головного мозга.

Гуморальная регуляция деятельности слюнных желез имеет второстепенное значение. Установлено, что при раздражении парасимпатических нервов слюнной железы в ней образуется тканевой гормон *калликреин*, который вызывает расширение кровеносных сосудов, изменение проницаемости мембран и может изменять секрецию денервированной слюнной железы.

Коровы поверхностно пережевывают корм, затем проглатывают (первичное проглатывание). Средняя масса проглатываемого пищевого кома 15-20 г.

### Пищеварение в желудке

У крупного рогатого скота, овец и коз желудок состоит из 4 камер: преджелудков – рубца, сетки, книжки и желудка – сычуга (рисунок 4). В сычуге имеются пищеварительные железы, вырабатывающие желудочный сок. В преджелудках желез, выделяющих желудочный сок, нет, однако именно здесь активно идут сложнейшие пищеварительные процессы, которые осуществляются благодаря симбиозу организма животного с микрофлорой и микрофауной, населяющей преджелудки. Это результат эволюционного приспособления жвачных животных к потреблению и перевариванию больших количеств растительного корма.



**Рисунок 4 – Строение пищеварительного аппарата крупного рогатого скота (по Георгиевскому, 1990)**

*Рубец* (rumen) – самая объемная камера сложного желудка у взрослых жвачных (емкость достигает 100-300 л у коров, у овец и коз – около 20 л), занимает почти полностью левую половину брюшной полости, доходит до средней линии живота и может даже вдаваться за ее пределы в правую половину. Рубец разделен тяжами на дорсальный и вентральный полумешки, которые кзади оканчиваются дорсальным и вентральным слепыми выступами. Направлению этих тяжей соответствуют борозды (жело-

ба) на внешней поверхности рубца. Слизистая оболочка рубца построена из плоского многослойного эпителия, не имеет желез и покрыта сосочками высотой 0,5-1,0 см<sup>2</sup>, наиболее развитыми в его нижнем мешке.

*Сетка (reticulum)* – самый малый из преджелудков, ее вместимость равна приблизительно 5 % от объема всего желудка (емкость 5-10 л у коров). Она расположена в краниоventральной части брюшной полости. Впереди на уровне 6-7-го ребра она прилегает к диафрагме, почти полностью на средней линии (чуть больше в левой половине); передняя ее часть лежит непосредственно над мечевидным хрящом. Сетка отделена от рубца почти вертикальным гребнем – руминоретикулярной складкой. Слизистая оболочка вместе с соединительнотканной основой выступает внутрь сетки в виде складок, которые, соединяясь, образуют ограниченные пространства, похожие на ячейки сотов.

Сетка – сортировочный орган. Между сеткой и преддверием рубца имеется складка, которая во время сокращения рубца частично закрывает отверстие между ними. Через это отверстие в сетку из рубца проникает только измельченная, разжиженная масса, в значительной степени обработанная и переваренная, а крупные частицы остаются в рубце для дальнейшей механической, биологической и химической обработки. При сокращении сетки поступившая в нее масса переходит в книжку. Сетка так же, как рубец, способствует отрыгиванию жвачки. Сокращения сетки возникают каждые 40-50 секунд. В период приема корма продвижение химуса ускоряется почти в 2 раза по сравнению с состоянием покоя. Жвачка также ускоряет переход пищевой массы в книжку и сычуг. Измельченное сено и концентраты быстрее проходят из рубца, чем обычное сено. Это связано с тем, что мелкие частицы легче проникают с жидкостью в сетку и быстрее проходят в книжку при процеживании через фильтр из грубоволокнистых частиц. Исследования показывают, что основной фактор, обуславливающий скорость продвижения кормовой массы в книжку, - это размер частиц корма.

Инородные тела, проглоченные с пищевым комом, большей частью задерживаются в сетке. Повреждение стенки сетки инородным (как правило, острым) телом с развитием септического воспаления получило название «*травматический ретикулит*».

*Книжка (omasum)* занимает около 8 % объема всех отделов желудка (емкость 7-18 л у коров). Она расположена почти полностью с правой стороны от средней линии живота; ее левая поверхность соприкасается с рубцом и сеткой, а правая достигает на небольшом участке брюшной стенки в ее нижней трети под 8-10-м ребрами. Внутри она заполнена большими, средними, малыми и очень малыми продольными складками слизистой оболочки - листочками, расположенными в тесной близости между собой. Общее их количество составляет 90-130. Верхний слой слизистой оболочки сетки и книжки выстлан плоским многослойным эпителием.

Книжка служит фильтром, между ее листочками задерживаются недостаточно измельченные частицы корма. В этом отделе переваривается

до 20 % клетчатки, всасывается до 70 % поступивших в книжку кислот, происходит интенсивное всасывание воды. Порция содержимого сетки переходит в книжку, в область меньшего давления (внутрисетковое давление у крупного рогатого скота 284 мм вод. ст. и превосходит внутрикнижковое в 2,4 раза). При сокращении книжки жидкая масса из нее выжимается, а при расслаблении – вжимается.

В сычуг из книжки содержимое переходит отдельными порциями через книжно-сычужное отверстие. Переход обусловлен тоническими и перистальтическими сокращениями органа и разностью внутриполостного давления. Из книжки, где область большего давления (116 мм вод. ст.) содержимое переходит в сычуг – область меньшего давления (46 мм вод. ст.).

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

Во время прохождения пищевой массы через книжку в ней изменяется концентрация водородных ионов, общее количество летучих жирных кислот и их молекулярное соотношение.

Кислая среда содержимого книжки создает благоприятные условия для всасывания летучих жирных кислот. В условиях кислой среды летучие жирные кислоты большей частью находятся в свободном недиссоциированном состоянии. Неионизированные молекулы ЛЖК значительно легче проникают через липоидные мембраны эпителиальных клеток слизистой оболочки книжки. Более кислая среда содержимого книжки объясняется значительным всасыванием в ней электролитов и, главным образом, бикарбонатов. Это имеет большое значение для пищеварения в сычуге. Поступление из преджелудков в сычуг кислого химуса предотвращает нейтрализацию сычужного сока и тем самым облегчает деятельность ферментов сычужных желез.

Определяющим фактором уровня летучих жирных кислот в содержимом книжки является их количество в рубце и сетке. Концентрация ЛЖК в содержимом преджелудков, как правило, уменьшается в направлении от рубца к сетке и к книжке. Резкое снижение ЛЖК в содержимом книжки, по сравнению с их уровнем в рубце и сетке, еще раз указывает на всасывание их в книжке.

Хроматографический анализ содержимого преджелудков показывает, что масляной кислоты больше содержится в сетке и меньше – в книжке. Более высокое содержание в книжке пропионовой кислоты, по-видимому, связано с предпочтительным использованием слизистой этого органа бутирата и ацетата и более быстрым их всасыванием. Следует также отметить, что химус, содержащий большой процент пропионата, – один из важных стимуляторов сычужного сокоотделения.

Приведенные данные показывают, что книжка играет роль не только в процессах дальнейшего переваривания корма, но и в значительной степени во всасывании образующихся продуктов и их обмене. Всасывание в книжке не ограничивается поступлением в кровь большого количества воды, при этом также всасываются продукты расщепления углеводов и

белков, часть из которых используется тканью книжки, а остальные поступают в кровь и утилизируются организмом.

Длительное кормление жвачных сухими, мелкодробленными кормами, без достаточного количества сочных кормов может привести к переполнению межлистковых ниш твердыми частицами и вызвать закупорку (завал) книжки.

*Сычуг (abomasum)*, или железистый желудок, имеет вместимость, равную примерно 7 % общего объема всех отделов. Его большая кривизна лежит на брюшной стенке справа от медиальной линии, простираясь от конца мечевидного хряща до уровня последнего ребра. Левая, или висцеральная, поверхность сычуга соприкасается с вентральным мешком рубца; в переднем направлении он граничит с сеткой. Правая, или париетальная, поверхность располагается на брюшной стенке от нижнего конца 7-го ребра до уровня 10-го или 11-го ребра. Малая, дорсальная, кривизна соприкасается с книжкой. Слизистая оболочка сычуга выстлана однослойным цилиндрическим эпителием и в своей толще содержит многочисленные железы, которые секретируют сычужный сок, содержащий пищеварительные ферменты. Оболочка покрыта длинными спиральными складками, которые увеличивают ее поверхность.

Ввиду большого объема рубца и преимущественно левостороннего его положения кишечник у крупного рогатого скота полностью расположен в правой половине живота.

Тонко измельченная и подвергнутая микробиальному гидролизу масса поступает из книжки в сычуг, где на нее действуют ферменты сычужного сока, представляющего собой бесцветную прозрачную жидкость кислой реакции, содержащую ферменты – пепсин, реннин, липазу. Сычужный сок выделяется непрерывно у коров до 40 л в сутки. Прием корма увеличивает соковыделение. Непрерывность секреции сычужного сока поддерживается раздражением механо-хеморецепторов сычуга содержимым и интерорецептивными влияниями, поступающими из преджелудков. В регуляции секреции сока участвуют те же факторы, что и у животных с однокамерным желудком. Количество и ферментный состав сока зависит от вида скармливаемого корма и подготовки его к скармливанию. Наибольшее его количество с высокой ферментативной активностью выделяется на траву, сено бобовых культур.

У коров рН сока составляет 1,0-1,5, общая кислотность составляет 0,27-0,39 %, содержание свободной соляной кислоты – 0,23-0,27 %, а переваривающая сила по Метту – 3,3-6,8 мм. Сравнение кислотности сычужного сока с кислотностью желудочного сока других животных показывает, что она в 2 раза ниже, чем у плотоядных. Сычужный сок коров имеет сложный химический состав и, помимо НС1 и пепсина, в нем содержатся хлориды, соли кальция, белок, соединения фосфора, натрия, калия, железа, а также аскорбиновая кислота. Однако наиболее важным компонентом сычужного сока являются пепсин и соляная кислота. *Пепсин* – протеолитический фермент, катализирующий расщепление белков. Он образуется в

главных клетках желудочных желез в виде неактивного пепсиногена, который под действием соляной кислоты превращается в активный фермент пепсин (НСI отщепляет от молекулы пепсина ингибирующий белковый комплекс). Пепсин активен в кислой среде, причем для переваривания различных белков нужна различная концентрация соляной кислоты, которая может колебаться от 0,1 до 0,5 %. Для большинства белков оптимум рН действия пепсина лежит в пределах 1,5-2,0 и изменяется в зависимости от природы гидролизуемого белка. Наиболее интенсивно пепсин катализирует расщепление денатурированных белков, чему в значительной степени способствует кислая среда в желудке.

Местом образования соляной кислоты считаются обкладочные клетки желез слизистой сычуга. Значение соляной кислоты в желудочном соке, кроме активизации пепсиногена, заключается также в ускорении набухания белков, облегчении растворения ряда минеральных и органических веществ и в стерилизующем действии.

На количество образующегося сока оказывает влияние продуктивность животного. У коров с большой массой и высоким удоем отмечается более высокая секреция сычужного сока, чем у низкопродуктивных животных. У взрослого скота наблюдаются изменения сычужной секреции по сезонам года, что связано с изменением условий кормления в эти периоды. Непрерывная секреция сычужного сока колеблется и в течение суток. Обычно ночью секреция проходит более равномерно и на более высоком уровне, чем днем. Это, по-видимому, связано и с более высокой эвакуаторной функцией преджелудков в ночной период.

Жвачные животные заглатывают корм, поверхностно его пережевывая. Последующее отрыгивание корма, его пережевывание и вторичное проглатывание составляют жвачный процесс. Время, в течение которого животное многократно пережевывает отрыгиваемый корм, называется жвачным периодом. Жвачка проявляется периодически и является необходимым условием для измельчения грубых кормов. Она обычно начинается вскоре после окончания приема корма, когда он в рубце подвергнется размягчению и разжижению. В течение суток бывает 6-10 жвачных периодов, каждый из которых продолжается по 30-60 минут. Чаще всего жвачка наступает при полном покое животных, когда они лягут. В среднем, за сутки на жвачный процесс при стойловом содержании на сенном рационе коровы затрачивают 6-9 часов, а при пастбищном содержании – 5-7 часов. У телят первые жвачные периоды появляются на третьей неделе жизни.

Основное влияние на пищеварение в ротовой полости во время жвачки оказывает слюна. Роль слюны в данном случае сводится к смачиванию корма, что облегчает процесс глотания, а также обработке амилолитическими ферментами. Высокая щелочность слюны способствует нормализации биотических процессов в преджелудках. Обильное количество слюны, поступающей в рубец, также нейтрализует кислоты, образующиеся при брожении клетчатки.

Регуляция жвачного процесса осуществляется рефлекторным путем с участием рецепторных зон сетки, пищевода и рубца, в которых функционально выражены две группы механорецепторов. Одна группа рецепторов, возбуждающаяся от прикосновения плотных частиц корма, называется тангорецепторами (тактильные рецепторы). Другая группа анализирует растяжение органа при наполнении (тензиорецепторы) или повышении давления в нем (барорецепторы).

Жвачный процесс возникает при раздражении тангорецепторов сетки и пищевода грубыми частицами содержимого. Чем грубее кормовые массы, находящиеся в сетке и рубце, тем чаще и продолжительнее жвачные периоды. У фистульных животных жвачку можно вызвать искусственно, путем поглаживания рукой или кисточкой по гребням ячеек сетки, введенными через фистулу рубца. Жвачка появляется также при раздражении тангорецепторов сычуга, тонкого и даже толстого кишечника. От наполнения книжки, сычуга и кишечника раздражаются тензиорецепторы этих отделов, что, в свою очередь, тормозит жвачку. Таким образом, периодический характер жвачного процесса в основном обусловлен тангорецептивными и тензиорецептивными взаимоотношениями между различными отделами пищеварительного тракта.

От рецепторов преджелудков, сычуга и кишечника афферентные импульсы идут в составе блуждающих нервов, поэтому при двусторонней их перерезке жвачный процесс прекращается. В регуляции жвачного процесса принимают участие различные структуры головного мозга. Жвачный центр расположен в ядрах продолговатого мозга. Ретикулярная формация среднего мозга регулирует и координирует взаимосвязь моторных актов сетки, пищевода и глотки с дыхательными движениями. Установлено, что в регуляции жвачных процессов принимают участие гипоталамус, лимбическая кора и моторные зоны коры головного мозга. Жвачка проявляется только в бодром состоянии, поэтому перед ней животные всегда просыпаются.

На жвачный процесс вырабатываются условные рефлексы. Жвачка легко тормозится при действии сильных внешних стимулов.

Моторика обеспечивает перемешивание, дополнительное измельчение содержимого преджелудков и эвакуацию его в сычуг. Создаются благоприятные условия для жизнедеятельности микрофлоры. Цикл сокращения начинается с сетки, затем последовательно переходит на преддверие, дорсальный и вентральный мешки рубца, затем – на каудодорсальный и каудовентральный выступы. Продолжительность цикла около 1 мин. Прием корма усиливает моторику. У здорового крупного рогатого скота средняя частота движений рубца за 5 мин. в состоянии покоя после 10-12-часового перерыва в кормлении составляет 8-8,5 движения, высота зубцов на руминограмме – 12-14,8 мм. После кормления частота движений рубца достигает у крупного рогатого скота 8-12 в течение 5 мин., у овец составляет 3-6 и у коз – 2-4 в течение 2 мин.

Регуляция моторной деятельности преджелудков осуществляется рефлекторным путем. Во время приема корма, жвачки и при условнорефлекторном пищевом возбуждении происходит выраженное учащение сокращений сетки, рубца и книжки. Моторная деятельность преджелудков снижается в ночное время, особенно в период сна.

В регуляции моторики преджелудков определенное значение имеют интероцептивные взаимоотношения между различными отделами желудочно-кишечного тракта. При наполнении преджелудков содержимым усиливается их моторная деятельность, а при наполнении сычуга, тонкого и даже толстого отделов кишечника отмечают торможение сокращений сетки, рубца и книжки и уменьшение эвакуации содержимого. Моторная деятельность преджелудков зависит от физических и химических свойств их содержимого, грубые корма усиливают моторику.

Патологические рефлексy, возникающие при погрешностях в кормлении и содержании, изменении раздражений механо-, хемо- и терморецепторов сложного желудка, приводят к нарушению моторики преджелудков, жвачного процесса, изменению рН содержимого и образованию в рубце большого количества токсинов.

Если сокращения усилены – это называют *гипертонией* преджелудков, если ослаблены (но улавливаются) – *гипотонией*, если отсутствуют – *атонией*.

Поедание жвачными животными в избытке кормов, способных к быстрому сбраживанию (клевер, люцерна), вызывает *тимпанию* – переполнение рубца газами, которые не отрыгиваются. Если в этом состоянии животному не будет оказана лечебная помощь, оно может погибнуть.

Корм в рубце переваривается под действием микроорганизмов – бактерий, простейших и грибов. Преобразуя питательные вещества кормов в структуры собственного тела, микроорганизмы после гибели и прохождения в сычуг и кишечник сами служат для организма животного важнейшим источником питания. В сутки коровы за счет микроорганизмов могут получать до 400-450 г полноценного белка и удовлетворять свою суточную потребность в нем на 20-30 % и более. По мнению некоторых исследователей, взрослые жвачные могут полностью удовлетворять свою потребность в белке за счет микроорганизмов. Кроме того, макроорганизм использует в метаболических целях промежуточные и конечные продукты бактериальной ферментации. Под действием микроорганизмов в преджелудках расщепляется до 95 % сахаров и крахмала, до 70 % клетчатки (до 30 % в толстом кишечнике) и 40-80 % протеина.

В рубце и сетке содержится около 75 % всей пищевой массы, количество которой со временем (от момента кормления) уменьшается. У коров массой 550-650 кг содержимое рубца составляет от 75 до 125 кг. Содержимое рубца представляет собой кашицеобразную массу бурого-желтого, серо-зеленого или интенсивно-зеленого цвета, имеет сильный своеобразный запах. В рубце жвачных создана почти идеальная среда для размножения микрофлоры и микрофауны. Общая бактериальная масса рубца коровы

составляет 4-7 кг, это примерно 10 % содержимого. Постоянно поступающая слюна (у коров до 190 л в сутки) содержит необходимые для их роста и развития бикарбонаты, натрий, калий, фосфаты, мочевины, аскорбиновую кислоту. Поддерживается постоянная температура (39-40<sup>0</sup> С) и газовый состав. Реакция содержимого рубца у здоровых животных при сбалансированном кормлении нейтральная, слабокислая или слабощелочная, рН обычно 6,8-7,0-7,4. Такая среда, близкая к нейтральной, наиболее благоприятна для метаболических процессов в рубце. Значительные отклонения реакции среды в кислую или щелочную стороны ведут к серьезным патологиям рубцового пищеварения, вплоть до полного отмирания простейших.

**Бактерии.** Бактериальная масса составляет около 10 % сухого вещества содержимого преджелудков. Концентрация микрофлоры в содержимом рубца весьма велика – 10<sup>9</sup>-10<sup>11</sup> бактерий в 1 мл. Число их видов достигает 150. Это переваривающие клетчатку *Ruminococcus flavefaceus*, *R. Albus*, *Bact. Succinogenus*, *Cl. Cellolyticum*, *Geotrichum candidum*; использующие продукты расщепления целлюлозы, крахмала, образующие летучие жирные кислоты и витамины группы В – *Propinibacterium*, *Vellonella*, *Peptostreptococcus elsdenii*, *bituribacterium*, *E. coli var. communis* и др.

По форме различают палочки, кокки, спирохеты, вибрионы; по среде обитания это в основном облигатные или факультативные анаэробы. По используемому субстрату их классифицируют следующим образом:

- а) *целлюлезолитические* – активно расщепляющие клетчатку;
- б) *протеолитические* – расщепляющие азотсодержащие вещества;
- в) *липолитические* – расщепляющие липиды и вызывающие гидрирование и изомеризацию жирных кислот.

В зависимости от конечного продукта жизнедеятельности выделяют молочнокислые бактерии, сбраживающие сахара (глюкозу, мальтозу, галактозу, сахарозу), метаногенные и др. бактерии.

Расщепляя растительные корма, бактерии синтезируют вещества собственного тела, аминокислоты, гликоген, микробные липиды, витамины группы В (тиамин, рибофлавин, никотиновую кислоту, фолиевую кислоту, биотин, цианкобаламин и др.), а также жирорастворимый витамин К (филохинон). 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.

В рубце также обитают гнилостные, маслянокислые микробы, энтерококки, стафилококки, диплококки, псевдомонасы, бактериофаги. Между отдельными видами бактерий существуют различные формы взаимоотношений (симбиоз, антагонизм, кооперация), что формирует микробную экосистему преджелудков. Видовой состав микрофлоры и микрофауны меняется при смене рационов. Это необходимо учитывать при включении в рацион нового корма, т.е. замену одного корма другим надо проводить постепенно, на протяжении 3-4 дней.

**Простейшие микроорганизмы.** Микрофауна преджелудков представлена реснитчатыми и равнореснитчатыми инфузориями. Их около 50 видов: *J. intestinati*, *J. Prostoma Dasytricha*, *D. Ruminantium Bentschilla*, *Eudiplodinium*, *E. rostratum* и др.). Общее их количество более  $10^9$  в 1 мл содержимого.

Заселение простейшими преджелудков происходит постепенно, в начале потребления грубого корма. У телят реснитчатые инфузории появляются на 20-й день жизни. Есть данные, свидетельствующие о том, что у телят инфузории становятся постоянными обитателями рубца с 2-3-месячного возраста. Количество и видовой состав инфузорий в содержимом рубца зависит от условий кормления и типа рациона для животных.

В процессе жизни инфузории измельчают и разрыхляют частицы корма, ферментируют сахара, накапливают полисахариды, участвуют в азотистом обмене. В них содержится около 20 % азота, тогда как в бактериях – 12 %. Они синтезируют незаменимые аминокислоты. Белок простейших имеет высокую биологическую ценность.

**Грибки.** Имеющиеся в содержимом рубца грибки (дрожжи, плесени, актиномицеты (*Absidia corumbifera*, *Ab. Ramose*, *Mucor pusillus*, *Geotrichum candidum*, *Aspergillus fumigates*)) обладают целлюлозолитической активностью, сбраживают сахара, синтезируют гликоген, аминокислоты, витамины группы B.

Микрофлора и микрофауна активно развивается при величине рН 5,5-7 и температуре 39-40<sup>0</sup> С.

Заселение преджелудков у молодняка жвачных желательными видами бактерий и простейших происходит при контакте с взрослыми животными. Обычно инфузории начинают появляться в рубце молодняка жвачных спустя 2 недели после рождения. Самым важным фактором, оказывающим решающее воздействие на заселение преджелудков нужной численностью простейших, является активная кислотность содержимого рубца. При рН менее 5,5 и более 8 простейшие погибают. Наибольшая численность простейших отмечается при использовании разнообразных по составу рационов. Простейшие вступают в конкурентные отношения и используют для своего питания микрофлору, резкое сокращение ее численности приводит к значительному увеличению общего количества одноклеточных микроорганизмов в румино-ретикулярной экосистеме.

Содержание углеводов в растительных кормах составляет 40-80 %. В ферментации углеводов в рубце принимает участие целый ряд ферментов микробного происхождения. Большинство бактерий и простейших способно синтезировать ферменты, разлагающие полисахариды, дисахариды и моносахариды. Распад углеводов, однако, не остается в рубце на уровне моносахаридов, представленных глюкозой. Последняя затем превращается с помощью микроорганизмов рубца в анаэробном гликолизе (через гликолитический цикл Эмбдена-Майерхофа) в пирувиноградную кислоту, которая является исходным соединением для синтеза ЛЖК.

Клетчатка (сложный полисахарид) в рубце под влиянием целлюлозолитических бактерий, которые выделяют ферменты целлюлазу и целлобиазу, расщепляется до моносахаридов. Крахмал занимает второе место после клетчатки в углеводном питании жвачных животных. Скорость переваривания крахмала зависит от его происхождения и физико-химических свойств. Усваивая глюкозу, бактерии выделяют продукты ее превращения - летучие жирные кислоты. Корма растительного происхождения, с большим содержанием клетчатки (сено), активируют образование уксусной и пропионовой кислот, а концентрированные – уксусной и масляной. Всосавшиеся кислоты используются организмом для энергетических и пластических целей. Уксусная кислота является предшественником молочного жира, пропионовая – участвует в углеводном обмене и идет на синтез глюкозы, масляная – используется как энергетический материал и для синтеза тканевого жира. При сбалансированном рационе концентрация ЛЖК в рубце крупного рогатого скота колеблется от 6 до 14 мг/100 мл.

При сбраживании углеводных компонентов корма в содержимом рубца накапливаются окись углерода и водород. Из них образуется метан, который удаляется из организма животного преимущественно во время отрыгивания. Образование уксусной кислоты в рубце сопровождается выделением метана, в то время как синтез пропионовой и масляной кислот вовлекает водород, что в целом ведет к использованию образующихся конечных газов и более полному использованию энергии. В рубце коров ежедневно образуется 2-5 кг ЛЖК в сутки, что соответствует 2000-4300 кДж энергии. Количество ЛЖК, образуемое в рубце, может более чем на 30 % обеспечить потребность в энергии организм коровы. В меньшем количестве в рубце содержатся высшие жирные кислоты и изоациды (валериановая кислота, изовалериановая, изомаляная и 2-метилмаляная), образуемые главным образом при дезаминировании аминокислот. Молочная кислота поступает в рубец при ферментации пирувата. Оптимальный уровень ферментации наблюдается при низких концентрациях этих изомеров (0,5-3,3 ммоль/л), в связи с тем, что молочная кислота превращается в пропионат или всасывается стенкой рубца. Максимум образования ЛЖК отмечается через 3-5 ч после кормления. Уксусная кислота составляет 60-70 % общего количества ЛЖК, пропионовая – 15-20 %, масляная – 10-15 %. При скармливании больших количеств крахмала и сахаров в рубце образуется некоторое количество этанола.

Часть углеводов, поступивших в организм животного, используется бактериями и простейшими рубца для образования резервов, которые служат им источником энергии при голодании.

*Уксусная кислота* образуется в содержимом рубца в наибольшем количестве и может составлять до 85 % всех летучих жирных кислот. Всасываясь непосредственно стенкой рубца, она проходит затем через печень, где мало изменяется, и, поступив в кровеносную систему, используется в организме для построения тканей и как энергетический материал. У всех жвачных уровень летучих жирных кислот в крови повышен и достигает

12-20 мг%. Уксусная кислота в организме животных очень трудно превращается в углеводы, в то же время, энергетический распад ее происходит легко. Поэтому введение в рубец уксусной кислоты увеличивает количества гликогена и сахара у голодающего животного, не повышает уровня пировиноградной и молочной кислот. Кроме того, уксусная кислота используется в теплорегуляции организма и для синтеза жира так называемыми липогенетическими тканями. Этот процесс происходит в стенке кишечника, в печени, легких, жировой ткани и молочной железе. Особенно интенсивно используется уксусная кислота для синтеза жира молочной железой. Вымя лактирующей коровы поглощает из крови от 40 до 80 % уксусной кислоты.

*Пропионовая кислота* образуется в рубце в сравнительно небольшом количестве. При нормальных условиях кормления она составляет около 20 % от общего количества летучих жирных кислот, хотя, в зависимости от условий кормления, ее содержание может достигать и 40 %. В процессе дальнейших превращений в качестве промежуточных продуктов появляются малоновая, фумаровая и янтарная кислоты. Значительная концентрация пропионовой кислоты в венах рубца и почти полное отсутствие в периферической крови показывают, что большая часть ее изменяется в стенке рубца и печени, превращаясь в глюкозу. Доказано, что пропионовая кислота непосредственно превращается в глюкозу. Так, введение пропионата натрия барану приводит к гипергликемии и увеличению уровня пировиноградной и молочной кислот в крови.

В связи с тем, что у жвачных в пищеварительном тракте мало всасывается глюкозы, роль пропионовой кислоты как источника глюкозы очень важна. В организме жвачных пропионовая кислота используется для различных функций обмена, в том числе для синтеза лактозы (молочного сахара), образования энергии для обменных функций и при избытке – для отложения жировых депо.

*Масляная кислота* образуется в рубце в количествах от 5 до 20 % по отношению к общему содержанию летучих жирных кислот. Она образуется после расщепления кормовых белков. Ее количество может увеличиваться после кормления свеклой в результате соединения уксусной и пропионовой кислот или конденсации двух молекул уксусной кислоты. В энергетическом отношении масляная кислота почти в 2 раза превышает уксусную и пропионовую кислоты. Всасываясь через стенку рубца, она может частично использоваться печенью для образования жирных кислот. Необходимо обратить особое внимание на способность масляной кислоты превращаться в организме жвачных в кетоновые тела. Это превращение происходит уже при прохождении ее через эпителиальную стенку рубца.

*Изомасляная и изовалериановая кислоты* появляются при расщеплении белка в результате дезаминирования валина и лейцина.

Количество липидов в рационе жвачных обычно невелико. Растительные жиры содержат до 70 % ненасыщенных жирных кислот. Под

влиянием ферментов липолитических бактерий жиры в рубце подвергаются гидролизу до моноглицеридов и жирных кислот.

Триглицериды, фосфолипиды, дигалактозилглицериды и эфиры холестерина в рубце ферментируются микрофлорой. Образующиеся при этом глицерин и галактоза ферментируются в ЛЖК. Большинство липидов в содержимом рубца превращается или в собственные липиды микроорганизмов, или в неэстерифицированные жирные кислоты. Ненасыщенные жирные кислоты, образуемые при гидролизе, подвергаются в рубце гидрогенизации. В процессе гидрогенизации число двойных связей постепенно уменьшается и ненасыщенные жирные кислоты превращаются в насыщенные.

Микроорганизмы рубца способны синтезировать собственные липиды. У коровы в сутки в рубце образуется до 140 г липидов. Высокие дозы потребления жиров, особенно с большой долей ненасыщенных жирных кислот, подавляют ферментационный процесс, в результате чего в рубцовой жидкости повышается доля пропионовой и масляной кислот, а количество уксусной кислоты уменьшается.

Обмен липидов – это весьма сложный процесс, оказывающий существенное влияние на характер межклеточного обмена липидов и продуктивность жвачных. В преджелудках протекают процессы гидролиза и биосинтеза липидов, гидрогенизации и редуцирующей модификации жирных кислот, образование глицерина и галактозы и частичное всасывание липидов. Интенсивность этих процессов определяется физической формой кормов. Чем мельче частицы корма и чем больше их доля в рационе, тем больше ослабевает преджелудочное пищеварение и усиливается сычужно-кишечное. Соотношение тонкоизмельченных и крупноволокнистых компонентов рациона оказывает существенное влияние на продолжительность пребывания содержимого в преджелудках, а следовательно, и на степень воздействия микроорганизмов на корм.

Между скоростью прохождения через преджелудки, перевариванием клетчатки, образованием уксусной кислоты, биогидрогенизацией жирных кислот, синтезом липидов, в том числе лецитина и холина, существует отрицательная взаимосвязь. Оптимально эти процессы обеспечиваются при содержании в рационе 20-22 % структурной клетчатки. В таком случае из преджелудков в сычуг переходит в 1,5-2 раза больше липидов по сравнению с принятым количеством их в корме. Часть липидов – около 20 % от содержащихся в рубце, в том числе жирные кислоты, всасываются в преджелудках. В кишечник поступает смесь липидов и жирных кислот экзогенного, микробного и эндогенного происхождения.

Протеины и другие азотистые соединения, содержащиеся в потребленном корме, в большей части трансформируются в рубце и только после этого поступают в другие отделы желудочно-кишечного тракта. Бактериальные протеазы – сложные ферменты, содержащиеся в рубце при самых разных условиях кормления жвачных. Их количество не зависит от уровня в рационе протеинов, которые расщепляются в рубце с помощью протео-

литических ферментов на пептиды, аминокислоты, аммиак и фрагменты углеродной цепи. Максимальная протеолитическая активность ферментов наблюдается при рН 6-7. Ферментация аминокислот сопровождается образованием окиси углерода, водорода и ЛЖК. Хотя основная часть протеолитических ферментов продуцируется бактериями, определенная часть протеолитической активности обусловлена также ферментами, вырабатываемыми простейшими.

С точки зрения обмена азотистых веществ – жвачные занимают особое место среди млекопитающих. Благодаря деятельности микрофлоры и микрофауны рубца жвачные могут почти полностью удовлетворять свою потребность в незаменимых аминокислотах даже при отсутствии их в рационе. Микроорганизмы, содержащиеся в рубце, способны в процессе ферментации синтезировать из простых азотистых веществ все незаменимые аминокислоты. Однако коровы с суточным удоем свыше 12-15 кг и быки с приростом более 1000-1200 г/сут уже не могут полностью обеспечить свою потребность в незаменимых аминокислотах за счет симбионтной микрофлоры.

Аммиак составляет 80-95 % общего количества небелковых азотистых веществ, образующихся в рубце, и является исходным соединением для синтеза микробного белка. Оптимальная концентрация аммиака для синтеза микробного белка составляет 4,7-5,8 ммоль/л в рубцовой жидкости. Уровень аммиака в рубцовой жидкости обычно варьирует в пределах от 6 до 17,5 ммоль/л и зависит от содержания азотистых веществ в корме, скорости их расщепления бактериальными ферментами, времени переваривания и количества микрофлоры рубца, а также от скорости всасывания через стенку рубца и масштаба использования в системе кровообращения. При избытке азотистых веществ в рубце порог усвояемости аммиака микрофлорой рубца повышается, и значительная его часть всасывается в кровь, притекающую к преджелудкам.

Через порталный круг аммиак поступает в печень, где подвергается детоксикации в цикле Кребса-Генселейта при синтезе мочевины. Часть азота возвращается обратно в рубец со слюной в форме мочевины или прямым путем через стенку рубца. Простые азотистые вещества могут переходить через стенку рубца в обоих направлениях. С помощью механизма гепаторуминальной циркуляции азотистых веществ жвачные могут более эффективно использовать принятый с кормом азот и при необходимости компенсировать его недостаток. Производство микробного белка обычно составляет около 12 г на 100 г переваримого органического вещества.

Оптимальное течение обменных процессов в рубце во многом зависит от слюноотделения. Слюна увлажняет и способствует прохождению предварительно пережеванного корма из ротовой полости в последующие отделы пищеварительного тракта и отрыгиванию порции корма для повторного пережевывания. В слюне жвачных содержится аскорбиновая кислота, оказывающая стимулирующее действие на микрофауну преджелудков. В рубце слюна действует как важный регулятор кислотно-щелочного

и осмотического равновесий, поддерживает ферментационную активность микроорганизмов сычуга, главным образом при переваривании целлюлозы. Буферная система микрофлоры рубца зависит от содержания в слюне бикарбоната (1000-1500 г/сут) и фосфатов (200-500 г/сут). На постоянство величины рН рубцовой жидкости влияют содержащиеся в слюне аммиак и мочевины, уровень которых повышается в ней при уменьшении концентрации этих соединений в рубце.

Общая ионная концентрация рубцового содержимого от 150 до 190 мэкв/л. На натрий приходится более половины катионов, на калий до – 30 %, на магний, кальций и аммоний – от 5 до 7 %. Среди анионов основную часть (свыше 60 %) занимают органические кислоты, 18-20 % – фосфаты и хлориды и около 1 % – сульфаты. Различают щелочной и кислотный характер ионного равновесия при различных типах рационов. Следует учитывать, что всасывание ацетата в стенке рубца сопровождается выделением эквивалентного количества бикарбонатов. С этим связан повышенный расход  $\text{CO}_2$  при усиленном всасывании органических кислот. Углекислый газ образуется в значительных количествах при интенсивных процессах брожения (до 70 % от объема всех газов). За минуту может всасываться от 800 до 1200 мл углекислоты. В клетках сосочков слизистой рубца с помощью фермента карбоангидразы происходит гидратация молекулы  $\text{CO}_2$  в молекулу угольной кислоты, которая мгновенно разлагается на ионы  $\text{H}^+$  и  $\text{HCO}_3^-$ . Аналогичный процесс может протекать и в некоторых бактериях, способных поглощать в ходе своего метаболизма углекислый газ. Бикарбонаты вместе с всосавшимися катионами натрия поступают в кровь, создавая «щелочной резерв» организма. Избыток щелочных ионов выводится через почки, в основном с калием, при этом моча приобретает щелочную реакцию. Часть анионов бикарбонатов возвращается в полость преджелудков в ходе избирательного эквивалентного ионообмена на анионы летучих жирных кислот и хлориды.

Минеральные вещества, особенно соли натрия и калия, необходимы для роста и размножения микроорганизмов рубца. Содержание минеральных веществ в рубце меняется в зависимости от вида корма, секреции слюны, скорости оттока химуса из рубца или степени усвоения этих веществ через его стенки. Метаболическая активность микроорганизмов зависит также от содержания серы и микроэлементов.

Микроорганизмы рубцового содержимого синтезируют витамины группы В и витамин К, которые усваиваются макроорганизмом и частично поглощаются самой микрофлорой. Основными микроорганизмами рубца животных, синтезирующими витамин  $\text{B}_{12}$ , являются *Selenomonas ruminantium* и *Peptostreptococcus elsdenii*. Эти культуры продуцируют также пропионовую кислоту. *Str. bovis* и *E. coli* синтезируют никотиновую кислоту, рибофлавин, тиамин, биотин, витамин  $\text{B}_{12}$ , пантотеновую кислоту и фолиевую кислоту.

В процессе сбраживания корма в рубце, кроме летучих жирных кислот, образуются газы (углекислый газ, метан, водород, азот, сероводород)

и очень незначительное количество кислорода. Количество и состав образующихся в рубце газов непостоянны, что зависит как от содержащихся в рационе кормов, возраста животного, температуры внешней среды, так и от многих других причин. По некоторым данным, у крупных животных за сутки образуется до 1000 л газов. Среди них 25-35 % приходится на метан, 60-70 % – углекислый газ, 10-14 % – азот, кислород, водород. Наибольшее количество газов образуется при употреблении легкосбраживаемых и сочных кормов, особенно бобовых культур, что может привести к острому вздутию рубца (тимпани). Образующиеся в рубце газы удаляются из организма главным образом при отрыгивании корма во время жвачки. Значительная их часть всасывается в рубце, переносится кровью в легкие, через которые они удаляются с выдыхаемым воздухом. Через легкие удаляется углекислый газ и метан. Некоторая часть газов используется микроорганизмами для дальнейших биохимических и синтетических процессов.

### **Пищеварение в кишечнике**

**Механизм перехода содержимого из сычуга в кишечник.** В желудке кормовые массы находятся от 4 до 10 ч в зависимости от состава и консистенции корма. Переход содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку, или эвакуация, вызывается чередующимся открытием и закрытием пилорического сфинктера. Этот процесс получил название *пилорического рефлекс*. Ведущим фактором регуляции пилорического рефлекса является раздражение механо- и хеморецепторов привратниковой части желудка, что способствует эвакуации, и рецепторов двенадцатиперстной кишки, что тормозит эвакуацию.

Содержимое сычуга, имеющее кислую реакцию (благодаря наличию соляной кислоты), раздражает рецепторы пилорической части желудка, и пилорический сфинктер открывается, порция химуса поступает в двенадцатиперстную кишку. Реакция содержимого в кишечнике становится кислой, соляная кислота раздражает рецепторы двенадцатиперстной кишки, и рефлекторно происходит закрытие пилорического сфинктера. Наряду с соляной кислотой закрытие сфинктера вызывает поступление жира в двенадцатиперстную кишку, поэтому жирная пища долго задерживается в желудке. После нейтрализации кислоты в двенадцатиперстной кишке щелочным дуоденальным соком пилорический сфинктер снова открывается.

Скорость перехода содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку зависит от состава, объема, консистенции, осмотического давления, температуры и рН желудочного содержимого, степени наполнения двенадцатиперстной кишки, состояния сфинктера привратника.

Углеводный корм эвакуируется быстрее, чем корм, богатый белками. Хорошо измельченный корм покидает сычуг быстрее, чем плохо измельченный. Проглоченная жидкость проходит в двенадцатиперстную кишку сразу, особенно при заполненном желудке. Гипертонические растворы задерживаются в желудке дольше, чем изотонические.

У жвачных определяющим фактором эвакуации желудочного содержимого являются периодические тонические сокращения пилорического отдела сычуга. У коров в норме за каждый час из сычуга в кишечник переходит примерно одинаковое количество содержимого (у лактирующих животных 5-6 л), независимо от принятия корма и времени суток.

У коров первые порции съеденного корма поступают в тонкий кишечник через 5-10 ч. Интенсивное пищеварение начинается в двенадцатиперстной кишке, где образуется и концентрируется наибольшее количество главных пищеварительных соков: желудочного, панкреатического, желчи, сюда же поступает и большое количество слюны. Около 3/4 химуса двенадцатиперстной кишки составляют пищеварительные соки.

Поджелудочный сок и желчь у жвачных секретируется и выделяется непрерывно; у них даже при длительном голодании секреция этих соков только снижается, но не прекращается. Смесь поджелудочного сока и желчи представляет обычно прозрачную подвижную жидкость зеленоватого цвета. рН смеси этих соков составляет около 7,0 а содержание сухих веществ достигает 5 %. В смеси соков содержатся ферменты, обеспечивающие переваривание белков, жиров и углеводов.

Тонкий отдел кишечника морфологически делится на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки. Стенка тонкого кишечника состоит из следующих оболочек: слизистой, подслизистой основы, мышечной и серозной. Для кишечного эпителия характерна складчатая поверхность, проявляющаяся на разных уровнях организации кишечными складками, ворсинками и микроворсинками. Кишечные ворсинки увеличивают поверхность эпителия в 8 раз, а микроворсинки энтероцитов – еще в 30-60 раз. У основания ворсинок эпителиальный пласт образует пальцевидные впячивания – крипты. На одну ворсинку в тонкой кишке обычно приходится несколько крипт.

Кишечные ворсинки представляют собой микроорганные структуры со своим сосудистым, мышечным и нервным аппаратом. Каждая ворсинка пронизана густой сетью кровеносных капилляров, в ней находятся один или несколько лимфатических синусов, слепо заканчивающихся у ее вершины. В строме ворсинок лежат гладкомышечные клетки, благодаря которым они обладают способностью сокращаться в продольном направлении.

Крипты содержат три основных типа клеток: 1) бокаловидные энтероциты, вырабатывающие слизь; 2) энтероциты с базофильными гранулами (клетки Панета), вырабатывающие ферменты; 3) энтерохромафиноциты (эндокринные клетки).

Ворсинки имеют два типа клеток – 1) эпителиоциты с исчерченной каемкой, обеспечивающие всасывание; 2) бокаловидные энтероциты, вырабатывающие слизь. В подслизистом слое двенадцатиперстной кишки располагаются еще трубчатые *бруннеровы железы*, выделяющие в основном густой, вязкий секрет, защищающий слизистую оболочку от воздействия соляной кислоты желудочного сока.

В опытах А. Д. Синещёкова (1967) было установлено, что большая часть принятых с кормом углеводов и клетчатки (до 80 %) переваривается в верхних отделах желудочно-кишечного тракта; в тонком отделе кишечника переваривается около 10 % углеводов и клетчатки, столько же примерно переваривается их и в толстом отделе кишечника.

**Пищеварительная функция поджелудочной железы.** Внешнесекреторная (экзокринная) функция поджелудочной железы заключается в выработке поджелудочного сока. Экзокринная часть поджелудочной железы состоит из сложных альвеолярных желез. Клетки *ацинусов* вырабатывают ферментные гранулы и жидкую часть секрета, которые через проток выводятся в просвет двенадцатиперстной кишки.

Сок поджелудочной железы – это прозрачная бесцветная жидкость щелочной реакции. Плотность сока 1,008-1,010 г/см<sup>3</sup>; рН 7,2-8,0. В поджелудочном соке 90 % воды и 10 % сухого вещества. В состав сухого вещества входят белковые вещества и минеральные соединения: двууглекислый натрий, хлористый натрий, хлористый кальций, фосфорнокислый натрий и др.

Панкреатический сок содержит ферменты, которые обеспечивают гидролиз белков, жиров и углеводов.

Протеолитические ферменты:

- *трипсин* – выделяется в виде неактивного трипсиногена, который активируется энтерокиназой (вырабатывается слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки);

- *химотрипсин* – выделяется в форме неактивного химотрипсиногена и под действием трипсина превращается в химотрипсин;

- *карбоксипептидаза А и В* – вырабатывается в виде прокарбоксипептидазы А и В, которые активируются трипсином;

- *эластаза* выделяется в виде проэластазы, которая активируется трипсином;

- *коллагеназа* выделяется в виде проколлагеназы, которая активируется трипсином.

Химотрипсин и трипсин расщепляют пептидные цепи в разных местах, отличных также от того участка, где действует пепсин. Таким образом, совокупное действие всех трех ферментов сводится к укорочению полипептидных цепей перевариваемых белков. Расщепление образовавшихся пептидов на аминокислоты завершается группой пептидаз, содержащихся в соке поджелудочной железы и в кишечном соке. Карбоксипептидазы отрывают одиночные аминокислоты от того конца пептидной цепи, на котором имеется свободная карбоксильная группа, а аминопептидазы действуют на конец цепи, содержащий свободную аминогруппу. Образующиеся аминокислоты всасываются и используются в обмене веществ.

Липолитические ферменты:

- *панкреатическая липаза* – расщепляет жиры до глицерина и жирных кислот (ее действие усиливается в присутствии желчи и ионов Ca<sup>2+</sup>);

- *фосфолипаза А (лецитиназа)* – расщепляет фосфолипиды до жирных кислот;

Амилолитические ферменты:

- *α-амилаза* – расщепляет крахмал и гликоген до мальтозы;

- *мальтаза* – расщепляет мальтозу до глюкозы;

- *лактаза* – расщепляет молочный сахар на глюкозу и фруктозу;

- *инвертаза (сахараза)* – расщепляет сахарозу на глюкозу и фруктозу.

Углеводы – крахмал, гликоген и другие полисахариды, поступившие с кормом или освободившиеся при разрушении микробных тел, подвергаются воздействию амилазы поджелудочного сока через стадии декстринов и изомальтозы, мальтозы, частично глюкозы. Мальтоза и другие дисахариды при наличии в кишечнике расщепляются далее до моносахаридов специальными ферментами кишечного сока. Целлюлоза и пентозаны, не подвергнувшиеся бактериальному расщеплению в преджелудках жвачных, в тонком кишечнике не перевариваются.

Нуклеазы:

- *рибонуклеазы и дезоксирибонуклеазы* – расщепляют нуклеиновые кислоты на мононуклеотиды и фосфорную кислоту.

Количество отделяемого панкреатического сока и его переваривающая способность зависят от состава и количества принятого корма.

**Секреция панкреатического сока и ее регуляция.** Панкреатический сок у крупного рогатого скота выделяется непрерывно, его секреция усиливается при кормлении.

Различают три взаимосвязанные фазы секреции панкреатического сока: *сложнорефлекторную, желудочную и кишечную*. Сложнорефлекторная фаза слабовыраженная, непродолжительная, связана с подготовкой корма к скармливанию и его приемом, в результате чего секреция сока увеличивается. Желудочная фаза наступает при поступлении корма в желудок и влиянии на секреторные клетки продуктов переваривания корма, соляной кислоты, *гастрина*. После перехода содержимого из желудка в кишечник начинается кишечная фаза. Эту фазу поддерживают рефлекторные влияния химуса на слизистую оболочку двенадцатиперстной кишки и гормоны – *секретин, панкреозимин, инсулин, простагландины*.

Регуляция секреции поджелудочной железы осуществляется рефлекторным и нейрогуморальным путями. Рефлекторная регуляция осуществляется в основном с участием безусловных рефлексов. Рефлекторная дуга секреции сока начинается с ротовой полости при раздражении в ней рецепторов поступающим кормом, а также при раздражении рецепторов желудка и кишечника. По афферентным нервам возбуждение поступает в продолговатый мозг (центр пищеварения). От него возбуждение по эфферентным нервам (блуждающему и симпатическим) передается к железе. Блуждающий нерв способствует выделению сока, богатого ферментами. Симпатические нервы способствуют выделению сока с меньшим содержанием ферментов.

Установлено наличие условнорефлекторной секреции поджелудочного сока. Вид корма, запах и другие условные пищевые сигналы усиливают секрецию сока.

Гуморальную регуляцию секреции обеспечивают всасывающиеся продукты распада веществ, а также гормоны пищеварительного тракта. *Секретин* выделяется клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной и верхней трети тонкой кишки в виде просекретина и активируется соляной кислотой. Секретин стимулирует в основном выделение жидкой части сока и бикарбонатов. *Панкреозимин* образуется также в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки. Он усиливает образование ферментов в поджелудочном соке. Усиливают секрецию поджелудочного сока также *инсулин* и *простагландины*. Угнетают секрецию поджелудочного сока *глюкагон*, *норадреналин*, *кальцитонин*, *соматостатин*.

Панкреатический сок, выделяемый рефлекторно, богат ферментами и более густой, а выделяемый под влиянием гуморальных факторов – жидкий, с небольшим содержанием ферментов.

**Желчь и ее роль в пищеварении.** Желчь вырабатывается в лизосомах гепатоцитов печени и отводится по внутривнутрипеченочным желчным путям (желчным капиллярам, желчным и междольковым протокам), а затем по общему печеночному и пузырному протокам в желчный пузырь. По общему желчному протоку, открывающемуся в двенадцатиперстную кишку, как правило, вместе или рядом с поджелудочным протоком (кроме свиньи и крупного рогатого скота), желчь из пузыря или непосредственно из печени поступает в кишечник.

Различают пузырную и печеночную желчь. Пузырная желчь вследствие всасывания в желчном пузыре воды и выделения муцина его стенками более темная, густая, вязкая. Плотность ее составляет 1,030-1,045 г/см<sup>3</sup>, содержание воды – 85 %, рН – 5,5-6,8. Печеночная желчь находится в желчных протоках, ее плотность составляет 1,010-1,015 г/см<sup>3</sup>, содержание воды – 97,5 %, рН – 8,0. У травоядных животных желчь зеленого цвета (в желчи больше биливердина).

Сухое вещество желчи представлено:

- *желчными пигментами* (0,2 %) – билирубин (это продукт расщепления гемоглобина) и биливердин (образуется при окислении билирубина);
- *желчными кислотами* (0,14 %) – холевая, гликохолевая, таурохолевая, метохолевая, дезоксихолевая, хенодезоксихолевая;
- *солями желчных кислот* (1 %);
- *минеральными солями* (0,8 %);
- *муцином* (0,3 %);
- *холестерином и лецитином* (0,08 %);
- небольшим количеством *ферментов* – амилаза, фосфатаза, протеаза;
- *мочевинной и мочевой кислотой*.

У крупного рогатого скота содержание общих липидов в желчи наиболее высокое – 0,4-0,5 % (половина из них фосфолипиды), что указывает на важную роль желчи в обмене липидов.

Значение желчи для гидролиза жиров в желудочно-кишечном тракте заключается, прежде всего, в том, что она превращает их в мелкодисперсное эмульгированное состояние, создавая этим благоприятные условия для действия липаз. Соли желчных кислот, соединяясь с жирными кислотами, образуют водорастворимый комплекс (мицеллы), доступный для всасывания, после чего он распадается. Желчные кислоты поступают в печень и снова идут в состав желчи, а жирные кислоты соединяются с уже воссавшимся глицерином, образуя триглицериды. Одна молекула глицерина соединяется с тремя молекулами жирных кислот. Таким образом, желчь обеспечивает всасывание жирных кислот.

Поступившая в кишечник желчь способствует всасыванию жирорастворимых витаминов – ретинола, токоферола, филлохинона, а также ненасыщенных жирных кислот.

Вещества желчи усиливают активность амило-, протео- и липолитических ферментов панкреатического и кишечного соков.

Желчь стимулирует моторику желудка и кишечника и способствует переходу содержимого из желудка в кишечник.

За счет содержания щелочных солей желчь участвует в нейтрализации соляной кислоты, поступающей с содержимым из желудка в кишечник, этим самым она прекращает действие пепсина и создает условия для действия трипсина.

Белки желчи образуют осадок, связывающий пепсин и этим способствующий защите слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки от разрушающего действия желудочных протеаз.

Компоненты желчи стимулируют секрецию поджелудочного и кишечного соков.

Желчь действует бактерицидно на гнилостную микрофлору желудочно-кишечного тракта и тормозит развитие многих болезнетворных микроорганизмов.

Желчь обладает дезодорирующим свойством.

С желчью экскретируются многие лекарственные вещества и продукты распада гормонов.

**Секреция желчи и ее регуляция.** Желчь секретруется печенью непрерывно, хотя и с разной интенсивностью; в кишечник у коров она выделяется постоянно, независимо от степени заполнения желчного пузыря. Сокращение пузыря и выброс желчи из него происходят обычно при приеме корма. Распределение потоков желчи в пузырь и кишку осуществляется системой внепеченочных сфинктеров, расположенных у основания пузыря, общего печеночного и общего желчного протоков.

Желчеобразовательная и желчеотделительная функции находятся под нейрогуморальным контролем. Стимулируют образование желчи рефлекторные воздействия со стороны желудка и других внутренних орга-

нов, реализуемые через блуждающий и диафрагмальный нервы; аналогичным образом действуют секретин и желчные кислоты, находящиеся в крови.

Сокращение желчного пузыря и координированное расслабление сфинктеров осуществляются под влиянием блуждающего нерва при раздражении рецепторов ротовой полости, желудка и двенадцатиперстной кишки. Этот эффект является составной частью сложнорефлекторной фазы пищеварительной секреции. Симпатические нервы вызывают обратный эффект – расслабление пузыря и сокращение сфинктеров. К влиянию нервной системы присоединяется стимулирующий эффект пищеварительных гормонов: *холецистокинина, гастрина, секретина*. Их выделение зависит от состава корма, в частности от содержания в нем жира, усиливающего образование холецистокинина.

**Роль кишечного сока в пищеварении.** Кишечный сок представляет собой секрет *либеркюновых* желез, расположенных в слизистой оболочке на протяжении всего кишечника, и поверхностных бокаловидных клеток. В двенадцатиперстной кишке к нему примешивается сок подслизистых *бруннеровых* желез. Кишечный сок при отстаивании разделяется на два слоя: нижний – плотный, содержащий слизистые комочки, и верхний – жидкий прозрачный слой. Образование плотной части сока происходит морфонекротическим (голокриновым) типом секреции, связанным с отторжением, слущиванием кишечного эпителия. Жидкая часть сока образуется водными растворами органических и неорганических веществ.

Плотность кишечного сока – 1,005-1,015 г/см<sup>3</sup>, имеет щелочную реакцию (рН – 8,5-9,0 в двенадцатиперстной кишке, 7,5-8,5 – в тощей и подвздошной кишках). Кишечный сок состоит из воды – 97,6 % и сухого вещества – 2,4 %.

Основная масса ферментов (их более 20) находится в плотной части и больше всего – в краниальном отделе тонкого кишечника, а также в верхних слоях слизистой оболочки.

#### **Ферменты кишечного сока.**

Протеолитические ферменты:

- *аминопептидаза, аминотрипептидаза, дипептидаза* – действуют на различные пептиды с освобождением аминокислот. Кишечный сок не гидролизует нативные белки, за исключением казеина;

- *энтерокиназа (энтеропептидаза)* – продуцируется в начальной части тонкого отдела кишечника. Она гидролизует трипсиноген и прокарбоксихептидазу, превращая их в активные ферменты. Действие ее на другие белки ограничено ввиду высокой специфичности.

Амилолитические ферменты:

- *α-амилаза, мальтаза, сахараза, лактаза* – гидролизуют дисахариды до моносахаридов.

Липолитические ферменты:

- *липаза* – расщепляет жиры, но содержание ее в кишечном соке незначительно;

- *фосфолипаза* – действует на эфирные связи фосфолипидов, расщепляя их на жирные кислоты, глицерин и фосфаты.

*Щелочная и кислая фосфатаза* образуются преимущественно в верхнем отделе кишечника. В щелочной среде гидролизуют сложные эфиры ортофосфорной кислоты, отщепляя от них фосфат. Активность этих ферментов выше у животных с однокамерным желудком в сравнении со жвачными. *Кислой фосфатазы* больше присутствует у молодняка.

Активность ферментов поджелудочного и кишечного сока у животных имеет видовые и возрастные особенности, что связано с типом пищеварения. Так, например, активность панкреатической амилазы и кишечной мальтазы у жвачных примерно в 50 раз ниже, чем у всеядных.

Панкреатические и кишечные ферменты взаимодействуют в их влиянии на субстрат. Комбинированное, поэтапное воздействие нескольких ферментов приводит к тому, что крупные молекулы, поступающие в кишечник, расщепляются на составные элементы, которые затем всасываются и усваиваются организмом.

**Секреция кишечного сока и ее регуляция.** Количество выделяемого кишечного сока определяют расчетным путем, экстраполируя на весь тонкий кишечник данные, полученные на животном с экспериментально изолированным участком кишки определенного размера. У коров это примерно 25-30 л.

Секреция кишечного сока происходит непрерывно. Для кишечника характерен голокриновый тип секреции, т.е. с отторжением секреторной клетки. В процессе секреции кишечных желез слущивается огромное количество эпителиальных клеток.

Регуляция деятельности кишечных желез в значительной мере автономна; она осуществляется при участии механо- и хеморецепторов и интрамуральных сплетений по принципу периферических рефлексов. Рефлекторное влияние с рецепторов ротовой полости выражено слабо и только в краниальных отделах тонкого кишечника. Влияние экстерамуральных нервов (в частности, блуждающего) у большинства животных признается лишь в отношении выработки ферментов. При денервации кишечника происходит сбой в деятельности секреторных клеток: сока выделяется много, но он беден ферментами. При раздражении блуждающего нерва выделяется больше кишечного сока и увеличивается содержание в нем ферментов. При повышении тонуса симпатического нерва сокоотделение тормозится.

Механические и некоторые другие раздражители также вызывают усиление секреции. Так, введение в отрезок кишки, изолированный по методу Тири-Велла, 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 (*мейсснерово и ауэрбахово сплетения*), расположенные в стенке кишечника.

Гуморальная стимуляция секреции кишечного сока осуществляется *дуокрином* и *энтерокрином*. Дуокринин вызывает секрецию преимущественно дуоденальных желез, а энтерокринин – секрецию других кишечных желез. Адреналин тормозит секрецию кишечного сока.

Секреторная функция кишечника тесно связана с моторной: усиление моторики способствует выведению сока из крипт и обычно сопровождается повышением сокоотделения.

**Механизм полостного и мембранного пищеварения в тонком кишечнике.** Содержимое желудка, поступающее в двенадцатиперстную кишку, под воздействием желудочного сока, кишечного сока и желчи приобретает вид жидкой гомогенной массы, называемой *химусом*. Его общее количество можно точно определить в опытах на животных с внешним анастомозом (мостиком), наложенным на тощую кишку. В среднем за сутки через анастомоз у коровы проходит 180-220 л химуса.

Видовые и индивидуальные различия определяются количеством потребленного сухого вещества корма, поскольку в расчете на 1 г сухого вещества образуется примерно одинаковое количество химуса 1,5-15 кг.

Основную массу химуса (около 75 %) составляют пищеварительные соки, поскольку с соками выделяется большое количество эндогенных питательных веществ. Общее количество белка, липидов, минеральных веществ, проходящих с химусом через анастомоз, значительно превышает поступление с кормами.

Съеденный животными корм превращается в кишечнике в химус, имеющий определенный для данного вида, даже для данного животного состав. Химус жвачных представляет собой довольно однородную водянистую жидкость от слабо-желтого до темно-зеленого цвета, содержащую во взвешенном состоянии тщательно измельченные частицы корма. Цвет химуса зависит от количества желчи в нем и от цвета корма. Внешний вид химуса жвачных животных почти не меняется при приеме различных кормов и количества выпитой воды. Химус тонкого кишечника у животных имеет кислую или слабокислую реакцию с рН от 3,65 до 5,6. Значительные изменения указанных пределов колебаний рН дуоденального химуса у жвачных животных могут быть только при срывах пищеварения и достигать в этих случаях до показателей 6,5-7,0.

Поступление химуса в тонкий кишечник связано с перистальтикой желудка и кишечника. У крупного рогатого скота химус поступает в тонкий кишечник в виде отдельных волн (от 5 до 600 мл). Размер отдельных волн в значительной мере связан с объемом потребленных кормов. Интервалы между отдельными волнами колеблются в среднем от 5-10 секунд до 2-3 минут. В отдельных случаях задержка перехода химуса достигает 10 минут. В среднем же при обильном уровне кормления в течение часа проходит около 50 волн.

Прием корма у жвачных животных не приводит к значительным изменениям в количестве волн химуса, но процесс жвачки вызывает учащение эвакуации и размер поступающих волн. Во время дойки уменьшается эвакуация химуса.

Состав химуса строго контролируется при помощи рецепторов кишечника центральной нервной системой, вследствие чего амплитуда колебаний некоторых частей его, в особенности минеральных веществ, не превышает уровня колебаний их в других физиологических жидкостях. Так, количество минеральных веществ в плазме крови составляет 0,8-0,9 %, в лимфе – 0,5-0,9 и в химусе – 0,75-0,94 %. Содержание азота в химусе крупного рогатого скота колеблется от 0,1 до 0,2 %, сухих веществ – от 2,7 до 5,6 %. Основную массу содержимого двенадцатиперстной кишки составляет вода (94-97 %). Структура рациона, соотношение в нем кормов и определенных питательных веществ, его размер мало отражаются на составе химуса. Отсюда вытекает заключение о том, что химус играет значительную роль в поддержании гомеостаза организма.

Различные по размеру и составу рационы требуют неодинакового напряжения в секреторной деятельности желез, разных количеств воды, белков и минеральных веществ, выделяемых из крови с пищеварительными соками, при исключительно точной регуляции этих процессов нервной системой.

Следовательно, относительная устойчивость состава кишечного химуса, определяемая составом поступившего корма и воды, приспособительные реакции пищеварительного аппарата являются основными элементами нормального пищеварения у животных.

В физиологических опытах на коровах и овцах установлено, что в химусе кишечника белка на 30-40 % больше, чем принято с кормом, а количество некоторых аминокислот может быть в 1,5 раза больше по сравнению с принятым рационом.

В большинстве опытов в кишечном химусе обнаруживается сырого жира также в 1,5-2 раза больше по сравнению с количеством его в рационе. В этих же исследованиях установлено, что основная масса сырого жира химуса усваивается в кишечнике; в зависимости от рациона эта величина достигает 80-90 %. Как известно, в жире молока на долю высокомолекулярных кислот приходится до 70 %. Такое же примерно количество этих кислот содержится в жире кишечного химуса.

Кишечный химус является той особой «внутренней средой», через которую реализуется обменная функция пищеварительного тракта и в которой питательные вещества гидролизуются до усвояемых форм.

В тонком кишечнике происходит два типа гидролиза питательных веществ: *полостной* и *мембранный (пристеночный)*. Полостной гидролиз осуществляется за счет ферментов панкреатического и кишечного сока, а также желчи, которые поступают в полость кишечника и действуют на пищевые вещества, предварительно обработанные в желудке. При этом гидролизуются крупномолекулярные соединения, образуются в основном

олигомеры (простые пептиды, дисахариды, ди- и моноглицериды). На этом этапе происходит примерно 20-50 % гидролиза питательных веществ.

Второй этап гидролиза – мембранное пищеварение – составляет 50-80 % гидролиза. Происходит в околослизистом слое, на поверхности и в самих мембранах микроворсинок кишечных эпителиоцитов. Слизь, выделяемая бокаловидными клетками, образует на поверхности щеточной каймы мукополисахаридную сеть – *гликокаликс*. Гистохимически на микроворсинках обнаружены не только мукополисахариды, но и связанные с ними ферменты. Длина каждой микроворсинки 0,55-1,1 мкм, толщина – 0,05-0,08 мкм, просвет между микроворсинками 0,01-0,02 мкм. Микроворсинки образуют щеточную кайму, которая более чем в 30 раз увеличивает поверхность эпителия тонкого кишечника.

Образовавшиеся при гидролизе продукты (в основном мономеры) транспортными системами тех же мембран переносятся в эпителиоциты кишечника, а затем в кровь. Таким образом, пищеварение в кишечнике рассматривается как трехфазный процесс: полостное пищеварение → мембранное пищеварение → всасывание.

Ферменты, осуществляющие мембранный гидролиз, либо абсорбируются из химуса ( $\alpha$ -амилаза, липазы, трипсин), либо синтезируются в кишечных эпителиоцитах и переносятся на поверхность мембран микроворсинок (дисахаразы,  $\alpha$ -амилаза, аминопептидазы, щелочная фосфатаза).

Биологический смысл пристеночного пищеварения как механизма заключительной стадии переваривания корма заключается в его высокой экономичности, стерильности (бактерии не проникают сквозь слой гликокаликса), эффективном сопряжении процессов переваривания и всасывания. В целом процессы мембранного пищеварения слабо выражены в двенадцатиперстной кишке, максимально проявляются в краниальном отделе тощей кишки и практически отсутствуют в каудальном отделе подвздошной кишки.

**Моторная функция кишечника.** Моторика тонкой кишки проявляется разными формами сокращений продольного (наружного) и циркулярного (внутреннего) слоев гладких мышц.

*Перистальтические сокращения* обусловлены координированной последовательной деятельностью разных слоев мышц. При этом происходит сокращение кольцевых мышц верхнего участка кишки и выдавливание химуса в одновременно расширяющийся (за счет сокращения продольных мышц) нижний участок. Распространяющаяся волна перистальтики обеспечивает продвижение химуса в сторону толстого кишечника со скоростью 1-2 см/с. По длине кишки проходит одновременно несколько перистальтических волн. Их частота и направление зависят от датчиков ритма (групп гладкомышечных клеток, расположенных в двенадцатиперстной и подвздошной кишках).

*Ритмическая сегментация* обусловлена синхронным сокращением и расслаблением циркулярных мышц с возникновением поперечных перетяжек кишки на расстоянии 6-8 см друг от друга. Перетяжки разделяют киш-

ку на сегменты, в которых химус перетирается и перемешивается. Через некоторое время поперечные перетяжки расслабляются и вновь возникают, но уже других местах (частота следования – 20-30 в 1 мин.).

*Маятникообразные движения* возникают при синхронных сокращениях круговых и продольных мышц на определенном участке кишечника. В результате изолированный участок то укорачивается, одновременно расширяясь, то удлиняется и суживается. Эти сокращения способствуют перемешиванию и гомогенизации химуса.

*Тонические сокращения* характеризуются длительным тонусом гладких мышц кишки, на их фоне происходят и другие виды сокращения кишечника. Они имеют небольшую скорость или вообще не распространяются, суживая просвет кишки на значительном расстоянии. Тонические сокращения часто возникают при патологии.

Моторная функция кишечника регулируется миогенными, нервными и гуморальными механизмами. Миогенные механизмы имеют в основе автоматизм гладкомышечных клеток, которые способны генерировать биопотенциалы и сокращаться в определенном ритме.

Нервная регуляция моторики осуществляется интрамуральными нервными сплетениями (*ауэрбаховским* и *мейснеровским*) и экстрамуральными (вегетативными) нервами. Нервные сплетения обеспечивают осуществление местных рефлекторных реакций, возникающих при раздражении рецепторов слизистой кишечника его содержимым. Экстрамуральные нервы – блуждающий и чревный – передают возбуждение через холинергические, адренергические и пуринергические интрамуральные нейроны и соответствующие рецепторы гладких мышц. Парасимпатические нервы (волокна) стимулируют моторику с помощью ацетилхолина, который взаимодействует с Н-холинреактивными структурами вегетативных ганглиев и М-холинреактивными структурами гладких мышц. Симпатические нервы тормозят моторику с помощью норадреналина, взаимодействующего с адренергическими нейронами и  $\beta$ -адренорецепторами гладких мышц.

Симпатические и парасимпатические нервы являются проводниками тормозящих и возбуждающих влияний из ЦНС, прежде всего из структур пищевого центра. При действии пищевых раздражителей возникают interoцептивные рефлексы, отражающиеся на моторике кишечника. Гуморальная регуляция моторики осуществляется гормонами и биологически активными веществами. Стимулируют моторику тонкой кишки *окситоцин*, *гастрин*, *серотонин*, *гистамин*, *простагландины*; тормозят – *адреналин* и *норадреналин*.

К толстому кишечнику относятся слепая, ободочная и прямая кишки. У коров объем толстого кишечника (по отношению к общему объему желудочно-кишечного тракта) составляет 11-15 %.

Слизистая оболочка толстых кишок не имеет ворсинок, богата бокаловидными энтероцитами, вырабатывающими слизь. Она содержит много складок и крипт, в которые открываются протоки кишечных желез. Выра-

батываемый ими сок имеет щелочную реакцию (рН 7,6-9,0), содержит много отторгнутых клеток эпителия, лимфоцитов, слизи.

Сокоотделение стимулируется механическим раздражением слизистой оболочки неперевавшими частицами корма. Общее количество кишечного сока, выделяемого собственными железами толстых кишок, невелико: оно составляет 10-15 % количества сока, выделяемого в тонких кишках. Щелочная реакция сока нейтрализует образующиеся кислоты брожения и поддерживает рН содержимого на уровне 6,9-7,2. Выделяемые в небольшом количестве ферменты сока – амилаза, липаза, щелочная фосфатаза – существенной роли в гидролизе макромолекул не играют. Несколько большее значение в остаточном гидролизе неперевавших питательных веществ (крахмала, белков, отчасти липидов) имеют ферменты, поступающие с химусом из тонкого кишечника. Однако доминирующая роль принадлежит все же бактериальной флоре.

Бактерии, населяющие толстый кишечник, обеспечивают разложение и утилизацию неперевавших остатков корма и компонентов пищеварительных секретов, подавляют развитие патогенных (в частности, гнилостных) микробов, участвуют в синтезе витаминов группы В и К, выполняют антигенную и барьерную функции, способствуя нормальной деятельности иммунной системы. Отмечено влияние микрофлоры на скорость обновления кишечного эпителия, толщину кишечной стенки, образование иммунных глобулинов типа А.

Методы культивирования позволили установить, что основную массу микрофлоры составляют облигатные (т.е. характерные для данного вида) анаэробы, большая часть которых еще не идентифицирована, и лишь 10-15 % представлены кишечной палочкой, лактобациллами, стрептококками и др. Отмечается, что популяции микроорганизмов в слепой кишке и рубце жвачных не идентичны. В толстых кишках крупного рогатого скота отсутствуют простейшие.

Пищеварительный тракт животных населяет микрофлора, которая постоянно образует определенное количество антибиотических веществ. Концентрация этих веществ сильно колеблется в зависимости от состава микрофлоры. Широким спектром антагонистического действия обладают молочнокислые бактерии пищеварительного тракта. Наиболее распространены из них следующие: *Streptococcus lactis*, *Bact. acidophilum*, *Lactobacterium bulgaricum*, *Lactobacterium casei*. Они подавляют развитие таких видов микроорганизмов, как гемолитические стрептококки, протей, пневмококки, патогенные кишечные палочки, возбудители тифа и паратифа, коринобактерии, стрептококки, микрококки, туберкулезные палочки, стафилококки и др. Бифидобактерии являются также облигатными представителями кишечной микрофлоры. Они синтезируют витамины группы В и обладают антагонистическим действием, которое связано с образованием как кислот, так и антибиотических веществ. При изучении способности различных штаммов бифидобактерии к кислотообразованию установлено, что они продуцируют уксусной кислоты больше (60 %), чем молочной

(около 40 %). Это один из признаков, отличающих их от молочнокислых бактерий. Кишечная палочка также обладает весьма широким спектром антагонистического действия на различные микроорганизмы, подавляет развитие патогенной микрофлоры.

Установлено, что в толстом отделе кишечника переваримость органических веществ, крахмала и клетчатки более низкая, чем в собственно желудке и тонком отделе кишечника. Это, возможно, результат меньшего времени пребывания корма в этом отделе желудочно-кишечного тракта. Содержимое задерживается в толстом кишечнике у жвачных животных 3-4 часа.

Переваримость органических веществ, крахмала и клетчатки относительно низкая и составляет 9,6 и 15 % соответственно от общей переваримости в желудочно-кишечном тракте. Переваримость в толстом отделе кишечника не зависит от состава рациона, его физической структуры. Переваримость крахмала при высоком содержании концентратов снижается в тонком кишечнике и незначительно увеличивается в толстом отделе.

Отсюда следует, что ферментация в толстом отделе кишечника может оказывать значительное влияние на переваримость питательных веществ, и особенно клетчатки при высококонцентратном кормлении.

Следует отметить, что суточный объем химуса, суммарное количество пищеварительных соков и объем всасывания химуса возрастают, как правило, по мере увеличения притока в организм питательных веществ (сухого вещества). Это дает основание сделать заключение о возможности регулирования желудочного и кишечного пищеварения у жвачных животных путем соответствующего подбора и изменения питательности рационов.

### **Особенности пищеварения у молодняка жвачных**

Теленок рождается с недостаточно развитыми в функциональном и морфологическом отношении пищеварительными органами. Желудок и кишечник новорожденных телят имеют небольшую емкость и содержат вязкий меконий – первородный кал – накопившийся за период развития плода. В это время у телят преобладает сычужно-кишечный тип пищеварения, свойственный животным с однокамерным желудком.

У новорожденных телят кровь не обладает защитными иммунологическими свойствами, как у взрослых животных, что связано с особенностями плацентарной связи в период внутриутробного развития. Антитела они получают с молозивом матери. Иммуноглобулины молозива в первые часы жизни в ЖКТ практически не перевариваются, так как отмечается низкая активность протеолитических ферментов и наличие ингибитора трипсина. Особенностью слизистой оболочки кишечника после рождения является то, что всасывание иммуноглобулинов молозива происходит практически в неизменном виде, что создает колостральный иммунитет к действию вредных факторов. Наибольшая проницаемость кишечника для

антител отмечается в первые 6 ч жизни, а через 36 ч всасывание прекращается.

Желудочно-кишечный тракт новорожденных животных свободен от микрофлоры. Однако уже в первые сутки жизни он заселяется молочнокислыми бактериями и энтерококками, бифидумбактериями, кишечной палочкой, стафилококками. Причем наиболее быстро кишечник заселяется кишечной палочкой. При своевременном получении новорожденными качественного молозива усиливается колонизация тонкого отдела кишечника лакто- и бифидумбактериями, концентрация кишечной палочки резко снижается, она и другая микрофлора заселяют задний отдел кишечника.

В период молозивного питания микробный состав микрофлоры и микрофауны кишечника стабилизируется. Состав нормальной микрофлоры кишечника здоровых телят состоит из равного количества лактобактерий, бифидумбактерий и эшерихий, тогда как численность популяций стафилококков в 2 раза меньше.

В ранний постнатальный период у телят происходит значительная морфофункциональная перестройка пищеварительной системы, направленная на адаптацию организма к растительному корму.

Анатомически у новорожденного теленка рубец, сетка и книжка, вместе взятые, примерно равны размеру сычуга. После рождения, почти до месячного возраста сычуг у телят растет относительно быстрее, чем рубец. Затем к 3-месячному возрасту сычуг увеличивается в 3 раза, книжка – в 10, сетка – 20, рубец – в 34 раза по сравнению с массой при рождении. Хотя к 4-месячному возрасту относительные размеры этих отделов почти достигают таковых у взрослых животных, однако абсолютная емкость рубца у телят все еще остается на 10-20 г меньше. К 18-месячному возрасту все камеры достигают своих постоянных размеров, причем рубец составляет около 80 % емкости всего желудка, сетка – 5, книжка – 7-8 и сычуг – 7-8 %.

В первые дни после рождения в пищеварительных соках новорожденного еще невелико содержание ферментов, переваривание идет за счет ферментов, содержащихся в молоке и молозиве матери. У телят в период выпаивания молоком основные пищеварительные процессы идут в сычуге и кишечнике. В сычужном соке содержится много фермента химозина.

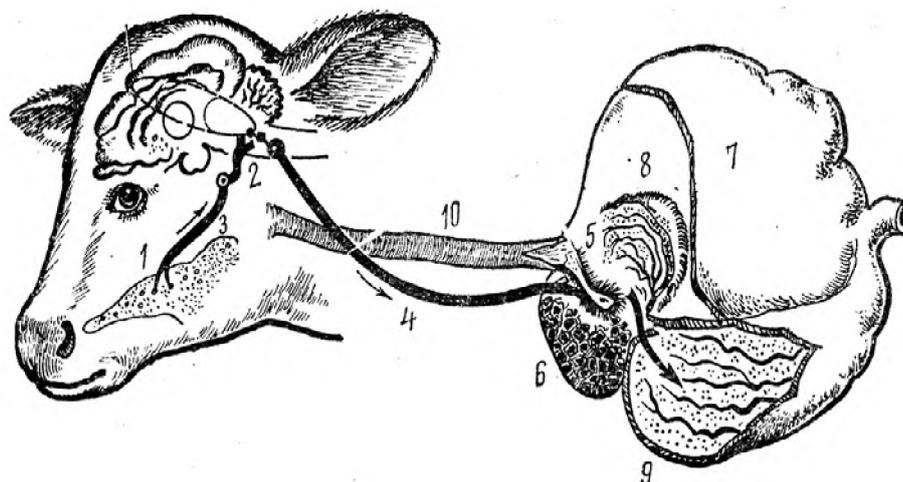
Преджелудки телят, родившихся от истощенных коров, соответствуют строению преджелудков плода 7-8-месячного возраста.

У телят, выращиваемых на молоке, объем рубца и длина его сосочков меньше, чем у телят, получавших с раннего возраста сено и концентраты. Длина сосочков рубца телят, получавших сено и зерно, положительно коррелирует с ростом телят.

**Рефлекс пищевода и механизма его регуляции.** Функция пищевода заслуживает особого внимания, так как нарушения его деятельности могут непосредственно влиять на белковый обмен в рубце и в организме в целом.

Пищеводный желоб представляет собой мышечную складку на стенке сетки, выступающую книзу в направлении от кардии к книжке. У ново-

рожденных телят пищеводный желоб развит хорошо. Валики (губы) пищевого желоба при смыкании образуют канал. Таким образом, он охватывает конец грудного отдела пищевода, мышечную складку как таковую, а также отверстие между сеткой и книжкой. Механизм работы пищевого желоба можно лучше представить, если иметь в виду, что рубец, сетка и книжка (преджелудки) отделены им от пищевода, который соединяет в момент смыкания валиков ротовую полость непосредственно с сычугом. Если канал, соединяющий пищевод с сычугом, смыкается, то проглоченная пища попадает в сычуг, а если нет, то попадает в рубец. Емкость пищевого желоба очень мала, поэтому молоко может проходить по нему в сычуг только небольшими порциями. Смыкание губ пищевого желоба – это рефлекторный акт, возникающий при раздражении рецепторов языка и глотки в момент глотания. Центр рефлекса пищевого желоба находится в продолговатом мозге. Центробежные импульсы передаются по блуждающим нервам (после их перерезки рефлекс исчезает). Твердая пища не вызывает смыкания пищевого желоба и поэтому поступает в рубец.



1 – рецепторы ротовой полости; 2 – нервный центр продолговатого мозга;  
 3 – афферентный путь от рецепторов ротовой полости; 4 – афферентный  
 путь, идущий в составе блуждающих нервов; 5 – пищеводный желоб;  
 6 – сетка; 7 – рубец; 8 – книжка; 9 – сычуг; 10 – пищевод;  
 в головном мозге (указано стрелкой) – высшие центры рефлекса  
 пищевого желоба

**Рисунок 5 – Схема рефлекторной регуляции смыкания пищевого желоба (по В. К. Гусакову, 2008)**

Только жидкий корм способен возбуждать рефлекс и поступать в сычуг, если новорожденное животное в первые дни после рождения потребляет сухое молоко в виде порошка, то оно попадает в рубец, что сопровождается нежелательным последствием, таким как вздутие (тимпания) или закисание.

По мере роста и развития пищеварительного аппарата теленка пищеводный желоб постепенно прекращает функционировать.

Чем прочнее закреплен у животного рефлекс, связанный с потреблением молока, тем труднее осуществить перевод на другой вид корма. Иными словами, чем длительнее новорожденный остается с матерью, тем труднее приучить его к другой системе кормления. Принудительная выпойка нежелательна, поскольку почти наверняка жидкость попадает в рубец, а иногда также и в легкие.

Иногда, наряду с использованием жидкого заменителя молока, молодым животным скармливают сухой корм, соответственно уменьшая количество первого. Однако здесь возникает другая проблема: с потреблением сухого корма возникает необходимость в питье жидкости для утоления жажды. Следует отметить, что потребляемая жидкость в связи со скармливанием твердых кормов должна поступать в рубец. Но если телята приучены пить молоко из ведра, то оно будет поступать в сычуг, и это создает предпосылки для возникновения жажды. Поэтому если вслед за скармливанием твердого корма предлагать пить не воду, а молоко для утоления жажды, то оно будет поступать в рубец и плохо перевариваться, вызывая определенные отклонения от нормы в состоянии животного. Следовательно, необходимо за этими процессами строго следить. Если животных обеспечивать водой непрерывно, а выпаивание молока проводить в строго заведенном режиме, тогда молоко не будет потребляться для утоления жажды, оно поступит в сычуг и будет перевариваться в нормальной физиологической последовательности.

Свободный доступ к воде и ограниченное кормление молоком или его заменителем способствует эффективному закреплению рефлекса пищевого желоба. Основная функция пищевого желоба состоит в том, чтобы молоко поступало непосредственно в сычуг, минуя ферментацию в рубце и сетке. Поддержание этого рефлекса имеет важное значение для молодняка жвачных, поскольку молочный белок, минуя распад в рубце, составляет значительную добавку к микробиальному белку, синтезируемому в рубце.

Таким образом, в силу анатомических и физиологических особенностей желудка новорожденного теленка необходимо кормить молоком или его заменителями в жидкой форме, что позволяет не допустить ферментации молочного корма в рубце. Нежелательно проводить отъем и перевод молодняка исключительно на твердый корм раньше 4-недельного возраста. Следует отметить, что и при достижении этого возраста у отнятого молодняка может происходить замедление роста вследствие недостаточного развития рубца.

Выращивание молодняка жвачных требует особых навыков, не требуемых при выращивании моногастричных животных. Способы содержания могут обусловить поступление корма в определенный отдел желудка и таким образом влиять на эффективность выращивания молодняка.

Двигательная функция преджелудков осуществляется с первых дней жизни теленка. По данным многих исследователей, кишечник у новорожденных нормально развитых телят относительно меньше, чем у взрослого

крупного рогатого скота. Длина тонкого отдела кишечника у телят колеблется в пределах 14,5-16 м, толстых кишок – 2,25-3 м, слепой кишки – 25-30 см. В среднем общая длина кишечника у новорожденных телят в 16-17 раз больше длины их тела (от темени до корня хвоста). Длина кишечника у взрослого крупного рогатого скота, по данным ряда исследователей, в 25-26 раз больше длины тела.

Длительность пребывания кормов в пищеварительном тракте животных зависит от характера корма, режима кормления и возраста животного.

По данным А. Д. Синешёкова (1956), у взрослого крупного рогатого скота масса корма «проходит» через пищеварительный тракт за 45-50 часов. У телят 6-7-месячного возраста для «прохождения» корма через желудок и начальную часть двенадцатиперстной кишки затрачивается 5-32 часа; для «прохождения» тонкого и толстого кишечника требуется около 10 часов. Таким образом, корм задерживается в пищеварительном тракте телят 6-7-месячного возраста около 30 часов.

В работе слюнных желез телят имеются существенные особенности. Так, слизистые железы полости рта вначале выделяют небольшое количество слюны. Если у взрослых жвачных животных околоушные слюнные железы секретируют непрерывно, то у телят непрерывность секреции этих желез устанавливается с 3-месячного возраста. От рождения до 3 месяцев околоушные железы у телят секретируют только во время кормления их молоком. С переходом на растительные корма увеличивается количество выделяемой слюны и повышается ее щелочность. Это можно объяснить тем, что в период молочного питания функция преджелудков и, в частности, рубца еще недостаточно выражена, а работа околоушных желез тесно связана с пищеварением в рубце и микробиологическими процессами, происходящими в нем. У телят-молочников подчелюстная железа секретирует более усиленно, чем околоушная, а у взрослых животных, наоборот, деятельность околоушной железы находится на более высоком уровне.

Непрерывная секреция околоушных желез тесно связана с моторикой преджелудков. На деятельность слюнных желез оказывает влияние способ выпойки телятам молока. При медленной выпойке выделяется много слюны, которая смешивается с молоком, благодаря чему в желудке образуется рыхлый хорошо переваримый сгусток. При быстрой выпойке молока слюны выделяется мало, что ухудшает переваривание молока. В сычуге образуется плотный сгусток казеина, в котором развиваются бродильные и гнилостные процессы.

Первый жвачный период у телят, при раннем приучении к поеданию растительных кормов, возникает в возрасте 10-15 дней. Имеются сообщения о хороших результатах, полученных при скармливании телятам с первых дней жизни плющеного зерна. Зарубежный и отечественный опыт показывает, что такой способ использования фуражного зерна является экономически оправданным. Однако существует опасность быстрого заражения зерна плесенью и развития микотоксикозов у животных.

В ранний молочный период микробиологические процессы в преджелудках ограничены и синтетическая деятельность микрофлоры рубца имеет сравнительно небольшое значение. Сычужные железы в морфологическом отношении также менее зрелые, чем кишечные. В этот период пепсин способен подвергать гидролизу фибрин и казеин, но еще не способен воздействовать на белки яйца, мяса и белки растительного происхождения. Пепсины действуют также не на все белки молока: если гидролиз казеина проходит успешно, то альбумины и глобулины у новорожденного почти не перевариваются и в неизменном виде всасываются через стенку кишечника в кровь. Трипсин гидролизует только казеин, предварительно подвергшийся действию химозина. Липаза в ранний молочный период действует слабо, этот недостаток компенсируется действием липазы, содержащейся в молоке матери.

В молочный период жизни происходит усиленный рост тонкого и толстого отделов кишечника. На этот процесс оказывает влияние качество питания. При раннем введении в рацион грубых кормов рост кишечника усиливается.

Более раннее формирование кишечных желез, чем желез сычуга, указывает на возможность преобладания у телят в первое время после рождения кишечного пищеварения над желудочным. В тонком отделе кишечника пищеварительные процессы протекают наиболее интенсивно и разносторонне. Пищеварение происходит под влиянием секретов поджелудочной железы, кишечника и печени.

У телят очень интенсивно функционируют ферментообразующие клетки пищеварительных желез. Если у коровы в среднем в течение суток на 1 кг массы выделяется около 290 мл пищеварительных соков, то у 7-месячного теленка – 440 мл.

Установлено, что кишечный сок выделяется непрерывно, рН его колеблется от 7,6 до 8,4. В соке содержатся протеолитические, амилолитические и липолитические ферменты.

Для переваривания молока затрачивается значительно меньше ферментов, чем для переваривания растительных кормов. У телят в 6-месячном возрасте ферментативная активность сока поджелудочной железы снижается, что, по-видимому, связано с повышением в этом периоде пищеварительной деятельности преджелудков.

С возрастом телят кишечная секреция увеличивается в 1,5-2 раза. В пересчете на 1 кг массы животного и на единицу сухого вещества съеденного корма сокоотделение с возрастом снижается. В периоды молочного, переходного и растительного питания прием корма и воды в часы его раздачи вызывает 1-2-часовое торможение кишечной секреции. Грубые корма способствуют усилению сокоотделения.

Ориентировочные подсчеты показывают, что у 6-месячных телят в течение суток весь кишечник выделяет 9-13 л сока. Общее суточное количество пищеварительных соков (слюны, желудочного сока, сока поджелудочной железы и желчи) у телят 1-месячного возраста составляет около

7 л, в возрасте до 3 месяцев – около 18 л, 4 месяцев – около 24 л и 6-7 месяцев – около 97 л.

Через двенадцатиперстную кишку в течение суток у теленка 7-месячного возраста проходит 120-140 л химуса, а у коровы – около 250 л. При переводе телят с молочного кормления на растительные корма меняется не только тип кормления, но и пищеварения: кишечный тип пищеварения, свойственный телятам-молочникам, заменяется желудочно-кишечным, характерным для взрослых животных.

У телят в послемолочный период в преджелудках и сычуге пищеварительные процессы протекают очень интенсивно. Так, у телят 6-7-месячного возраста от 28 до 39 % органических веществ переваривается и всасывается в многокамерном желудке, коэффициент переваримости углеводов в желудке достигает 60 %, а клетчатки – 38 %. Коэффициент переваримости клетчатки в желудке телок 18-месячного возраста достигает 47-51 %.

Тонкий кишечник является основным местом всасывания продуктов ферментативного гидролиза.

Химус двенадцатиперстной кишки имеет кислую реакцию: рН 3,0-5,44. В нем содержится 4,5-6,8 % сухих веществ.

С переводом животных на корма растительного происхождения количество химуса в тонком кишечнике увеличивается в 3 раза, а количество пищеварительных соков – почти в 4 раза. У взрослых животных содержимое тонких кишок сравнительно однородно, а у телят раннего возраста его консистенция в течение суток заметно меняется. С возрастом изменяется и состав химуса: при переходе от молочного кормления к потреблению растительных кормов содержание в химусе тонкого кишечника сухих веществ снижается на 50 %, а азота – на 25-50 %.

Исследование калорийности кормов, полученных телятами 6-7-месячного возраста в течение суток, а также калорийности химуса, проходящего через их двенадцатиперстную кишку в это же время, показало, что около 35 % энергии потребленного корма обнаруживается в химусе двенадцатиперстной кишки. Эта энергия используется животными в результате всасывания питательных веществ в многокамерном желудке, а небольшая ее часть теряется в процессе брожения питательных веществ в преджелудках.

Грубые корма являются стимуляторами процессов всасывания в рубце, а также способствуют развитию сосочков слизистой оболочки. По-видимому, летучие жирные кислоты являются стимуляторами развития всасывающего аппарата в слизистой оболочке рубца и самого процесса всасывания.

Таким образом, начиная с эмбрионального периода, происходят возрастные изменения в пищеварительной деятельности, при этом проявляется фазовость развития, связанная с определенными периодами их жизни и типом питания.

### **Контрольные вопросы:**

1. Пищеварение в ротовой полости.
2. Пищеварение в желудке.
3. Пищеварение в кишечнике.
4. Особенности пищеварения у молодняка жвачных.

## **Тема 8. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У ЛОШАДЕЙ**

**Цель занятия:** изучить особенности пищеварительных процессов у лошадей.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, лошади, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия и знакомятся с особенностями ротового, желудочного и кишечного пищеварения у лошадей.

Лошадь принадлежит к травоядным животным, в дикой природе ведет кочевой образ жизни и тратит на кормление до 20 ч в сутки. Пищеварение ее не имеет столь сложного и объемного механизма, как у жвачных животных. Из-за подвижного образа жизни у них сформировался сравнительно небольшой по сравнению с крупным рогатым скотом пищеварительный аппарат.

Процессы пищеварения у лошади происходят в пищеварительном тракте, который условно подразделяют на передний отдел (ротовая полость, глотка, пищевод), средний (желудок и тонкий кишечник) и задний – отдел толстого кишечника. Кроме того, к органам пищеварения относят и ряд застенных желез: слюнные, поджелудочная и печень. Секреты этих желез, поступая в пищеварительные пути, принимают активное участие в гидролизе питательных веществ.

### **Пищеварение в ротовой полости**

Прежде чем приступить к приему корма, лошадь должна испытывать необходимую потребность в его приеме, ощущать чувство голода, тогда она проявляет свои, свойственные ей, особенности пищевого поведения. Чувство голода связано с повышением возбудимости пищевого центра, расположенного в разных отделах центральной нервной системы, среди которых важную роль играет гипоталамический центр. Функциональное состояние пищевого центра определяется химическим составом крови; наличием в ней глюкозы, аминокислот, жирных кислот и других метаболитов, а также гормонов поджелудочной железы и энтеринной системы. Наряду с гуморальными факторами на возбудимость пищевого центра влияют и рефлекторные реакции, исходящие от раздражения разнообразных рецепторов пищеварительного тракта.

К чувству голода близко, но более выражено и ощущение жажды, связанное с уменьшением поступления воды в организм или с большой ее потерей вследствие усиленного потоотделения или избыточного приема минеральных веществ. При этом наблюдается сухость в ротовой полости, снижение уровня саливации, диуреза, потоотделения. При более значительном дефиците воды в организме наступают нарушения многих жизненно важных функций.

Механизм возникновения чувства жажды многообразен. Он связан с возбуждением осморецепторных клеток гипоталамуса, где располагается центр, регулирующий водный обмен, а также возбуждением разнообразных рецепторов пищеварительной и других систем организма. С приемом воды ощущение жажды проходит.

Лошади принимают корм главным образом хорошо подвижными губами и отрывают его резцами. Питье воды происходит путем погружения в нее губной щели с последующим насасыванием движениями щек и языка. Прием корма – акт произвольный и осуществляется по принципу цепных рефлексов, когда конец одного рефлекса является началом другого. При скармливании большого количества грубого корма за одну кормежку у лошади затрудняется дыхание и наступает быстрая потеря работоспособности.

Приспособленность лошади к питанию всеми видами растительного грубого сухого корма связана с наличием совершенной зубной системы с отлично развитыми зубами, большими слюнными железами и мощной жевательной мускулатурой.

Все зубы лошади по местонахождению и функциям разделяются на резцы (зацепы, средние и окрайки), клыки и коренные (передние коренные – это премоляры, а задние коренные – это моляры). При этом у самцов и самок имеется разное количество зубов: у взрослых жеребцов имеется 40 зубов, а у кобыл – всего 36. Когда рождается жеребенок, у него имеются только молочные передние коренные зубы, т.е. премоляры. Спустя некоторое время у него прорезаются молочные резцы и клыки. Примерно в 2,5 года молочные резцы начинают выпадать, и только к 5 годам все молочные зубы полностью заменяются постоянными зубами. При этом замена передних молочных коренных зубов происходит в определенной последовательности и в соответствующие периоды. Так, первый и второй молочный коренной зуб сменяются в 2,5-3 года, третий зуб – в возрасте 3,5-4 лет. Постоянные задние коренные зубы также появляются во вполне определенные сроки. Если первый задний коренной зуб вырастает в возрасте около 1 года, то второй – в возрасте 2 лет, а третий по достижению 4-летнего возраста. У жеребцов постоянные клыки вырастают в возрасте от 3 до 6 лет.

Благодаря хорошему обонянию, подвижным и чувствительным губам, лошадь выбирает в корме съедобные части и оставляет вредные (землистые частицы, камешки, металлические предметы, сорные семена, сильно пахнущие вещества и др.).

**Жевание** осуществляется разнообразными движениями нижней челюсти, благодаря чему корм измельчается, дробится, перетирается. В результате этого увеличивается его поверхность, он хорошо увлажняется слюной и становится доступным для проглатывания. Лошади тщательно жуют корм. Количество затраченных жевательных движений у животных зависит от вида корма и технологии его приготовления.

Жевание – акт рефлекторный, но произвольный. Возникшее от раздражения кормом рецепторов ротовой полости возбуждение по афферентным нервам (язычная ветвь тройничного нерва, языкоглоточный нерв, верхнегортанная веточка блуждающего нерва) передается в центр жевания продолговатого мозга. От него возбуждение по эфферентным волокнам тройничного, лицевого и подъязычного нервов поступает к жевательным мышцам, и за счет их сокращения происходит акт жевания. С измельчением грубых частиц корма раздражение рецепторов ротовой полости уменьшается, в результате чего частота жевательных движений и их сила становятся более слабыми и направлены они теперь, главным образом, на формирование пищевого кома и подготовку его к глотанию. Высшие центры жевания располагаются в гипоталамусе и в моторной зоне коры головного мозга.

В ротовую полость у лошади впадают протоки трех пар слюнных желез – околоушных, подъязычных и нижнечелюстных. Кроме того, имеется большое количество мелких слюнных желез, рассеянных в слизистой оболочке ротовой полости, секрет которых поддерживает ее во влажном состоянии. Застенные слюнные железы состоят из слизистых клеток, выделяющих мукоидный секрет густой слизистой консистенции и серозных клеток, вырабатывающих жидкий, водянистый, серозный секрет. Исходя из характера вырабатываемой слюны различают слизистые железы, к которым относятся большинство мелких желез неба, щек и корня языка. Серозные железы – околоушные выделяют жидкую, водянистую слюну и смешанные – подъязычные и нижнечелюстные, вырабатывают смешанную серозно-слизистую слюну.

Слюна является секретом трех пар слюнных желез. Она представляет собой водянисто-вязкую, мутноватую, слегка аполесцирующую на свету жидкость слабощелочной или щелочной реакции (рН 7,2-8,5). Слюна содержит 98-99,5 % воды. В состав минеральной части входят натрий, калий, кальций, магний, хлориды, карбонаты, сульфаты. К органическим веществам слюны относятся глюкопротеид – муцин, белки (альбумины, глобулины, аминокислоты), азотсодержащие вещества (мочевина, мочевая кислота), ферменты лизоцим (мурамидаза),  $\alpha$ -амилаза и мальтаза. В незначительных количествах могут быть и другие ферменты – протеазы, пептидазы, фосфатазы, липазы.

Однако на траву и корнеплоды лошадь выделяет мало слюны. Секретция слюнных желез значительно увеличивается при скармливании лошади раздробленных кормов (сенная сечка, расплющенное зерно) с добавлением поваренной соли. При недостатке воды в организме (несвое-

временное поение) выделение слюны у лошади уменьшается наполовину. Значение слюны состоит в том, что она смачивает корм и облегчает его пережевывание. Растворяя частицы корма, слюна участвует в определении его вкусовых качеств. Слизистая часть слюны (муцин) склеивает мелкие частицы корма, формирует пищевой комок, ослизняет его и таким образом облегчает проглатывание. За счет своей щелочности нейтрализует избыток кислот, образующихся в желудке. Защитная роль слюны осуществляется за счет наличия в ней лизоцима, обладающего бактерицидными свойствами. Имея в своем составе пищеварительные ферменты, слюна способствует гидролизу углеводов в желудке лошади. Слюна у лошади имеет большое значение в желудочном пищеварении, так как она создает в желудке щелочную среду, необходимую для действия ферментов растительных кормов и микрофлоры.

Слюна – это результат активной секреторной деятельности железистых клеток, которые получают для ее образования из крови воду, минеральные и другие необходимые вещества. В секреторной деятельности слюнных желез выделяют три процесса:

- синтез первичного продукта с образованием гранул секрета;
- выведение образовавшего секрета из клетки;
- восстановление морфологической целостности и функциональной способности клетки.

Первичный секрет слюны образуется в канальцах гранулярной цитоплазматической сети при участии рибосом. После этого он накапливается в аппарате Гольджи, где формируются гранулы, которые затем постепенно перемещаются к апикальной части секреторной клетки. Выделение секрета через клеточную мембрану может происходить по мерокриновому, апокриновому и голокриновому типам секреции, что связано в определенной степени с интенсивностью слюнообразования. В дальнейшем происходит восстановление морфологической целостности и секреторной способности клеток.

*Слюноотделение* – это сложнорефлекторный акт, осуществляемый вследствие раздражения механо-, хемо- и терморцепторов ротовой полости кормовыми или другими раздражающими веществами. Возбуждение по волокнам афферентных нервов передается в продолговатый мозг в центр слюновыделения и далее таламус, гипоталамус и кору головного мозга. От центра слюновыделения возбуждение по волокнам эфферентных симпатических и парасимпатических нервов переходит к слюнным железам и они начинают выделять слюну. Эфферентные парасимпатические волокна идут в составе лицевого и языкоглоточного нервов. Постганглионарные симпатические волокна начинаются от верхнего шейного ганглия. Этот механизм выделения слюны определяется как безусловнорефлекторный. Парасимпатические влияния вызывают обильное выделение жидкой, водянистой слюны с небольшим содержанием в ней органических веществ. Симпатические нервы, напротив, уменьшают количество выделяемой слюны, но в ней содержится больше органических веществ. Регуляция количе-

ства выделения воды и органических веществ осуществляется нервным центром за счет различной информации, поступающей к нему по афферентным нервам. Слюна выделяется также при виде, запахе корма, в определенное время кормления животных и при других манипуляциях, связанных с предстоящим приемом корма. Это условнорефлекторный механизм выделения слюны, связанный с проявлением так называемых натуральных, пищевых слюновыделительных рефлексов. В этих случаях слюновыделение происходит с участием вышележащих отделов ЦНС – гипоталамуса и коры головного мозга. Слюна может выделяться и на искусственные (индифферентные) раздражители, когда условный сигнал (свет, звонок и др.) – через 15-30 секунд сопровождается дачей корма. После нескольких таких сочетаний на один условный, посторонний раздражитель происходит условнорефлекторное выделение слюны. Такие рефлексы называются *искусственными условными рефлексами*, которые могут использоваться в животноводстве как сигналы к началу приема корма. На выделение слюны влияют калликренин, гормоны гипофиза, щитовидной, поджелудочной желез и половые гормоны.

Слюноотделение у лошадей осуществляется только при приеме корма, и слюны выделяют больше те железы, на стороне которых происходит пережевывание корма. Слюна лошадей имеет низкую щелочность (рН 7,5), она бедна органическими веществами и ферментами, за сутки выделяется до 40 л слюны.

При патологии объем выделения слюны может меняться. Повышенное выделение слюны называется *гиперсоливацией*, уменьшенное – *гипосоливацией*.

*Глотание* – сложнорефлекторный акт, обеспечивающий эвакуацию корма из ротовой полости в пищевод. Сформированный и ослизненный слюной пищевой ком движением щек и языка направляется к его корню за передние дужки глоточного кольца. Возбуждение, возникшее от раздражения рецепторов слизистой оболочки корня языка и мягкого неба, по волокнам языкоглоточного нерва передается в продолговатый мозг в центр глотания. От него импульсы по волокнам эфферентных нервов (подъязычный, тройничный, блуждающий) передаются к мышцам полости рта, глотки, гортани и пищевода. Происходит сокращение мышц, приподнимающих мягкое небо и гортань. Перекрывается вход в дыхательные пути, открывается верхний пищеводный сфинктер, и пищевой ком поступает в пищевод.

В акте глотания выделяют произвольную фазу, когда пищевой ком располагается в ротовой полости до корня языка и животное еще может выбросить его, а далее уже наступает непроизвольная фаза, когда осуществляются глотательные движения. Центр глотания связан с другими центрами продолговатого мозга, поэтому в момент глотания тормозится дыхательный центр, в результате чего происходит задержка дыхания и учащение работы сердца. Высшие центры глотания расположены в гипоталамической части промежуточного и в коре головного мозга. Глотание при от-

сутствии в ротовой полости корма или слюны практически трудно осуществимо или невозможно.

*Передвижение пищи по пищеводу* осуществляется рефлекторно за счет перистальтических сокращений мышц пищевода. Началом этого рефлекса является акт глотания. Движению корма по пищеводу способствует также тяжесть самого корма, разность давления между полостью глотки и началом пищевода в 45-30 мм рт. ст. и то, что тонус мышц пищевода в шейном его отделе в это время в три раза выше, чем в торокальном. Средняя продолжительность происхождения твердой пищи по пищеводу составляет 10-12 сек., но это зависит от массы животного и консистенции корма. Без глотательных движений кардиальный сфинктер желудка закрыт, а при прохождении пищи по пищеводу он рефлекторно открывается. Сокращения мышц пищевода происходит под влиянием блуждающего нерва.

### **Пищеварение в желудке**

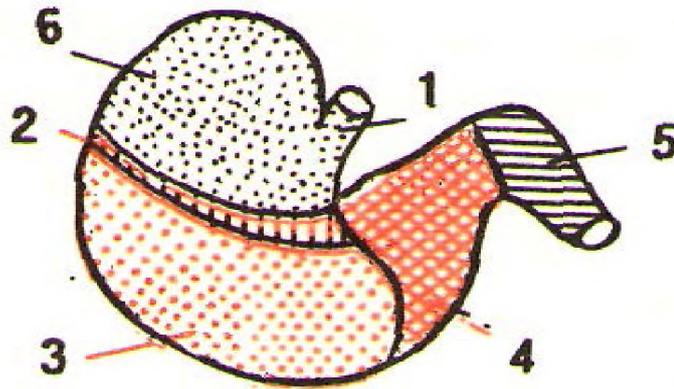
Поступивший в желудок корм подвергается дальнейшей физической, химической и биологической обработке. У лошади однокамерный усложненный желудок переходного желудочно-кишечного типа.

В желудке лошади различают кардиальную, фундальную и пилорическую зоны и зону слепого мешка. Кардиальная зона сообщается с пищеводом и слепым мешком, слизистая которого образована плоским эпителием и не имеет желез. Слепой мешок является функциональным аналогом преджелудков жвачных. Щелочная реакция в слепом мешке обусловлена поступающей сюда из ротовой полости слюной. Здесь протекают амилолитические процессы при участии ферментов слюны, корма и бактериальных ферментов, которые адсорбируются на микроворсинках слизистой, что значительно увеличивает их активность.

Только жидкий корм способен возбуждать рефлекс и поступать в сычуг, если новорожденное животное в первые дни после рождения потребляет сухое молоко в виде порошка, то оно попадает в рубец, что сопровождается нежелательным последствием, таким как вздутие (тимпания) или закисание.

Из кормовой массы слепого мешка выделено 24 вида микроорганизмов, в основном это лактобациллы, стрептококки, дрожжи, некоторые из них сбраживают углеводы с образованием ЛЖК, а также метана и углекислого газа. Газы скапливаются под куполом слепого мешка. Важно отметить, что целлюлоза в желудке лошади не расщепляется, и, следовательно, проходит через желудок без изменений.

К кардиальной части желудка относится также узкая зона, расположенная на границе между слепым мешком и фундальной частью. В этой зоне имеются железы, вырабатывающие щелочной секрет, функции которого в связи с методическими трудностями изучены недостаточно.



1 – пищевод; 2 – кардиальные, 3 – фундальные и 4 – пилорические железы; 5 – двенадцатиперстная кишка; 6 – зона слепого мешка – безжелезистая часть желудка.

**Рисунок 6 – Схема расположения желез желудка лошади (по Голикову А. Н.)**

Фундальная (донная) зона желудка выделяет основную массу желудочного сока. Желудочный сок лошади имеет кислую реакцию. Общая кислотность – 0,24 %, содержание свободной кислоты – 0,14 % (колебания 0,05-0,25 %), рН колеблется от 1,13 до 6,78. Фундальные железы имеют три вида секреторирующих клеток – главные, обкладочные (париетальные) и добавочные. Главные клетки вырабатывают ферменты, обкладочные – соляную кислоту и слизистый секрет, добавочные – слизь. Низкая концентрация соляной кислоты является важным условием для развития бродильных процессов. В состав желудочного сока входят соли натрия, калия, фосфаты, сульфаты, белки (нуклеопротелиды, глобулины), а также пищеварительные ферменты – пепсин, химозин, липаза (главным образом у жеребят). Желудочный сок лошадей обладает бактерицидным действием в отношении стафилококков и стрептококков. В фундальной части желудка протекают главным образом протеолитические процессы.

Пилорический отдел желудка выделяет сок щелочной реакции, в составе сока содержится слизь, пепсин, химозин и липаза. *Уреаза* расщепляет мочевину при рН 8,0 до аммиака, который нейтрализует HCl. *Лизоцим* (мурамидаза) обладает антибактериальным свойством.

Для изучения закономерностей желудочного сокоотделения используется павловская методика, широко применяется также метод зондирования. Желудочные железы у лошади секреторируют непрерывно, их деятельность не прекращается даже при длительном голодании (до 3 и более суток), хотя уровень секреции, ферментативная активность и кислотность снижаются. Даже «пустой» желудок выделяет до 30 л сока в сутки, что позволяет использовать лошадей в качестве продуцентов желудочного сока.

Кормление усиливает фоновую секрецию. При этом динамика и количество выделенного сока зависят от вида корма. Сильными возбуди-

телями желудочного сокоотделения являются зеленая трава, клеверное сено, морковь, отруби, овес, комбикорма. Добавки к кормам поваренной соли, горечей и технологическая обработка корма усиливают желудочную секрецию. Слабыми возбудителями желудочной секреции оказались луговое сено, свекла и картофель. При пастбищном содержании и регулярном кормлении в стойле в желудке лошадей всегда остается остаток корма, расположенный главным образом в области большой кривизны фундальной части. Корм располагается в желудке послойно. Среди особенностей желудочного пищеварения у лошади следует отметить быструю эвакуацию воды (2-4 минуты). Из-за особенностей анатомического строения (пищеводное и пилорическое отверстия сближены) вода по малой кривизне переходит прямо в кишечник. Поэтому лошадь может выпить воды в несколько раз больше, чем вмещает ее желудок, что может вызвать особое токсико-аллергическое состояние – «обпой».

У лошадей выделены две фазы желудочного сокоотделения: сложно-рефлекторная и нейрогуморальная. Доказана возможность образования условных рефлексов на процедуру кормления.

В желудочном пищеварении существенную роль выполняют ферменты растительных кормов (фитоферменты), которые особенно большое значение имеют при гидролизе питательных веществ в желудке лошадей.

Слизь вырабатывается всеми, но больше добавочными клетками слизистой оболочки желудка (*мукоциты*). Слой слизи предохраняет оболочку желудка от механических, химических, температурных повреждений, от ее самопереваривания (аутолиза) под действием HCl и пепсинов. Ряд авторов считают, что переваривающему действию сока на желудок, наряду со слизью, препятствует щелочная реакция крови, обильно циркулирующая в стенке желудка и наличие в ней фермента – антипепсина. При pH ниже 5,0 вязкость слизи уменьшается, она растворяется и удаляется с поверхности слизистой оболочки, и тогда в желудочном соке появляются комочки слизи. Нейтральные мукополисахариды (основная часть слизи) входят в состав групповых антигенов крови и антианемического фактора Касла. Гликопротеины, вырабатываемые обкладочными (париентальными) клетками, являются внутренним фактором Касла, необходимым для всасывания витамина B<sub>12</sub>.

Наряду с возбуждением секреция желудочного сока может и тормозиться. Причиной этого может стать недоброкачественный корм, поступивший из желудка в двенадцатиперстную кишку. Угнетающее действие на соковыделение оказывается как через рефлекторные влияния на железы желудка, так и через увеличение секреции гормонов гастрона и энтерогастрона. Угнетает выделение сока и избыточное поступление в кишечник соляной кислоты при ее гиперсекреции в желудке. Отрицательные эмоциональные реакции повышают влияние симпатических нервов и увеличивают выброс в кровь адреналина, что также приводит к торможению желудочной секреции.

В лаборатории И. П. Павлова в опытах на собаках с маленькими изолированными желудочками при скармливании животным разных кормов (мясо, хлеб, молоко) была выявлена четкая функциональная приспособляемость желудочных желез к виду скармливаемого корма, выражающаяся в разном количестве, характере соковыделения и химическом составе сока. Позднее аналогичные результаты были получены и в опытах на сельскохозяйственных животных при скармливании им разнообразных традиционных для них кормов. Так, посредством регуляторных механизмов секреторно-ферментативная деятельность пищеварительных желез адаптируется к скармливаемым кормам. Каждому виду корма соответствует характерная для него секреторная функция пищеварительных желез. Этот факт имеет существенное значение для организации рационального кормления здоровых и диетпитания больных животных.

Таким образом, основными факторами регуляции секреторной деятельности пищеварительных желез являются следующие:

- Нервные возбуждения, связанные с приемом корма, что является мощным пусковым импульсом к началу соковыделения;
- Рефлекторная регуляция от механических и других раздражений слизистой оболочки органов пищеварения, проявляемая с участием рефлекторных дуг, замыкающихся в ЦНС, в экстра- и интрамуральных ганглиях;
- Гуморальная регуляция, осуществляемая продуктами переваривания корма;
- Гормональная регуляция – за счет своих энтеринных гормонов и гормонов других эндокринных желез.

Двигательная функция желудка осуществляется за счет сокращения его гладких мышц и обеспечивает перемешивание содержимого, его передвижение из одного отдела в другой и из желудка в кишечник. У входа в желудок имеется кардиальный сфинктер, между фундальной и пилорической частями желудка располагается препилорический, а в месте перехода желудка в двенадцатиперстную кишку – пилорический сфинктер. В пустом желудке нет полости, кардиальный сфинктер при этом закрыт, а пилорический открыт.

Баллонографическим, рентгенографическим, электрогастрографическим и другими методами установлены ритмические (перистальтические) волны сокращения. Они возникают в кардиальной зоне желудка и постепенно распространяются к его пилорической части, с продолжительностью волны в 5-20 с. Тонические сокращения характеризуются более длительным и сильным напряжением мышц желудка, что создает в его полости постоянное отжимание содержимого по направлению к пилорической части. Гладкие мышцы желудка обладают, кроме того, и спонтанными (автоматическими) сокращениями.

Двигательная функция желудка лошади стимулируется механическими и химическими раздражениями рецепторного аппарата его слизистой оболочки. Наибольшее значение в регуляции моторики выполняют

блуждающие нервы – усиливают и симпатические – тормозят сократительную функцию желудка. Гуморальными возбудителями моторики являются ацетилхолин, гастрин, гистамин, ионы калия. Тормозящее влияние оказывают адреналин, норадреналин, гастрон, энтерogaстрон и ионы кальция.

### **Пищеварение в кишечнике**

Эвакуация содержимого из желудка в кишечник происходит небольшими порциями через пилорический сфинктер. Быстрота перехода корма зависит от степени его обработки в желудке, консистенции, химического состава, реакции, осмотического давления и пр. Быстрее эвакуируются углеводистые корма. Жирная пища задерживается более длительное время, что, по мнению некоторых авторов, связано с образованием в кишечнике энтерogaстрона. Измельченное, кашеобразное, теплое, изотоническое содержимое переходит в кишечник быстрее. При наполнении двенадцатиперстной кишки, переход следующей порции из желудка задерживается до продвижения содержимого вниз по кишечнику. Переход содержимого из желудка в кишечник осуществляется благодаря координированной функции моторики желудка и кишечника, сокращений и расслаблений пилорического сфинктера, что осуществляется под влиянием ЦНС, местных интрамуральных рефлексов, HCl и энтеральных гормонов.

Поступающее небольшими порциями из желудка в кишечник содержимое подвергается в нем дальнейшим процессам гидролиза под действием секретов поджелудочной железы, кишечника и желчи. Наибольшее значение в кишечном пищеварении имеет сок поджелудочной железы.

Тонкий отдел кишечника морфологически делится на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки. Стенка тонкого кишечника состоит из следующих оболочек: слизистой, подслизистой основы, мышечной и серозной. Для кишечного эпителия характерна складчатая поверхность, проявляющаяся на разных уровнях организации кишечными складками, ворсинками и микроворсинками. Кишечные ворсинки увеличивают поверхность эпителия в 8 раз, а микроворсинки энтероцитов – еще в 30-60 раз. У основания ворсинок эпителиальный пласт образует пальцевидные впячивания – крипты. На одну ворсинку в тонкой кишке обычно приходится несколько крипт.

Кишечные ворсинки представляют собой микроорганичные структуры со своим сосудистым, мышечным и нервным аппаратом. Каждая ворсинка пронизана густой сетью кровеносных капилляров, в ней находятся один или несколько лимфатических синусов, слепо заканчивающихся у ее вершины. В строме ворсинок лежат гладкомышечные клетки, благодаря которым они обладают способностью сокращаться в продольном направлении.

Крипты содержат три основных типа клеток: 1) бокаловидные энтероциты, вырабатывающие слизь; 2) энтероциты с базофильными гранулами (клетки Панета), вырабатывающие ферменты; 3) энтерохромоафиноциты (эндокринные клетки).

Ворсинки имеют два типа клеток: 1) эпителиоциты с исчерченной каемкой, обеспечивающие всасывание; 2) бокаловидные энтероциты, вырабатывающие слизь. В подслизистом слое двенадцатиперстной кишки располагаются еще трубчатые *бруннеровы* железы, выделяющие в основном густой, вязкий секрет, защищающий слизистую оболочку от воздействия соляной кислоты желудочного сока.

Длина тонкого отдела кишечника у лошадей – около 20 м.

Поступившие в двенадцатиперстную кишку кормовые массы подвергаются воздействию сока поджелудочной железы, желчи и кишечного сока, которые имеют щелочную реакцию. В результате этого воздействия, а также всасывания кислых продуктов в двенадцатиперстной кишке кислая пищевая масса, поступающая из желудка, постепенно нейтрализуется. Величина рН содержимого в среднем составляет: в краниальном отделе двенадцатиперстной кишки – 4,5-6, в каудальном – 6,0-7,0, в тощей и подвздошной кишках – 7,5-8,0. Внешнесекреторная (экзокринная) функция поджелудочной железы заключается в выработке поджелудочного сока, который через 1-2 протока поступает в просвет двенадцатиперстной кишки.

*Поджелудочный сок* – бесцветная прозрачная жидкость щелочной реакции (рН 7,5-8,5). Неорганическая часть сока представлена солями натрия, кальция, калия, карбонатами, хлоридами и др. В состав органических веществ входят ферменты для гидролиза белков, жиров и углеводов и многообразные другие вещества.

Белки расщепляются протеолитическими ферментами – эндопептидазами (трипсин, химотрипсин и эластаза), действующими на пептидные связи белков, образуя пептиды и аминокислоты. Экзопептидазы (карбоксипептидаза А и В, аминопептидаза) расщепляют в белках и пептидах конечные связи с освобождением аминокислот. Эти протеолитические ферменты выделяются клетками поджелудочной железы в виде проферментов. Активация их происходит в двенадцатиперстной кишке. Трипсиноген переводится в активную форму трипсин под влиянием энтеропептидазы (энтерокиназы) кишечного сока. Трипсин в свою очередь активирован химотрипсиноген в химотрипсин, прокарибоксипептидазу А и В – в карбоксипептидазу А и В, проэластазу – в эластазу.

Липолитические ферменты выделяются в неактивном (профосфолипаза А) и в активном (липаза, лецитиназа) состоянии. Панкреатическая липаза гидролизует жиры до моноглицеридов и жирных кислот. Фосфолипаза А расщепляет фосфолипиды до жирных кислот. Действие липазы усиливается в присутствии желчи и ионов кальция.

Амилолитический фермент (панкреатическая альфа-амилаза) расщепляет крахмал и гликоген до ди- и моносахаридов. Дисахариды далее расщепляются мальтазой и лактазой до моносахаридов. Нуклеотические ферменты – рибонуклеаза осуществляет гликолиз рибонуклеиновой кислоты, а дезоксирибонуклеаза гидролизует дезоксирибонуклеиновую кислоту.

С целью предохранения поджелудочной железы от самопереваривания те же секреторные клетки вырабатывают и ингибитор трипсина. Поджелудочный сок у собак выделяется периодически – при приеме корма, у лошадей – непрерывно. В механизме выделения сока различают слабо-выраженную, непродолжительную *сложнорефлекторную фазу*, связанную с подготовкой корма к скармливанию и его приемом, в результате чего непрерывная секреция сока увеличивается. *Желудочная фаза* наступает при поступлении корма в желудок и влиянии на секреторные клетки продуктов переваривания корма, соляной кислоты, гастрин. После перехода содержимого из желудка в кишечник возникает *кишечная фаза*. Эту фазу поддерживают рефлекторные влияния химуса на слизистую оболочку двенадцатиперстной кишки и гормоны – секретин, панкреозимин, инсулин, про-стогландины.

Секрецию сока тормозят глюкагон, кальцитонин, соматостатин, адреналин. Единого мнения по влиянию нервов на секрецию сока нет. Имеются данные, что секретин действует на клетки поджелудочной железы с участием симпатической нервной системы, так как блокирование ее дигидроэрготамином тормозит соковыделение. Следовательно, кишечную фазу панкреатического соковыделения можно рассматривать, как нейро-химическую фазу. Характер выделения сока и его ферментативная активность также зависят от вида скармливаемых кормов.

Желчь является секретом и экскретом гепатоцитов. У лошадей желчь зеленого цвета. Желчные пигменты (билирубин и биливердин) являются продуктами превращений гемоглобина при распаде эритроцитов. Они и придают желчи соответствующую окраску. В желчи плотоядных больше билирубина, а травоядных – биливердина. Истинным секретом гепатоцитов являются желчные кислоты – гликохолевая и таурохолевая. В дистальном отделе тонкого кишечника под действием микрофлоры около 20 % первичных холиевых кислот превращаются во вторичные – дезоксихолиевую и литохолиевую. Здесь же 85-90 % желчных кислот реабсорбируется и возвращается в печень в состав желчи, а остальной их недостаток восполняется гепатоцитами.

Значение желчи состоит в следующем.

- Она эмульгирует жиры, превращая их в мелкодисперсную систему, и этим создает благоприятные условия для их гидролиза.
- Обеспечивает всасывание жирных кислот. В кишечнике желчные кислоты соединяются с жирными кислотами, образуя так называемые мицеллы, в составе которых жиры поступают в эпителиоциты кишечника. Кроме того, желчь способствует всасыванию жирорастворимых витаминов.
- Участвует в нейтрализации HCl и этим прекращает функцию пепсина, создает условия для действия трипсина.
- Усиливает гидролиз белков и углеводов за счет активирования протео- и амилолитических ферментов.

- Активизирует моторику желудка и кишечника, секрецию поджелудочного, кишечного соков, желудочной слизи.
- Оказывает бактериостатическое действие на гнилостную микрофлору.

Желчь у лошади секретруется непрерывно. У лошадей желчный пузырь отсутствует, и желчь накапливается в крупных протоках. Выделение желчи рефлекторно усиливается при приеме корма, вследствие раздражения рецепторов ротовой полости, желудка и двенадцатиперстной кишки. Выделение желчи регулируется блуждающими нервами, которые вызывают расслабление сфинктера желчного пузыря и сокращение его стенки, что обеспечивает поступление желчи в двенадцатиперстную кишку. Симпатические нервы вызывают противоположный эффект – расслабление стенки пузыря и сокращение сфинктера, что способствует накоплению желчи в пузыре. Стимулируют выделение желчи гормоны холецистокинин, гастрин, секретин и жирная пища.

Кишечный сок вырабатывается бруннеровыми, либеркюновыми железами и другими клетками слизистой оболочки тонкой кишки. Сок представляет собой мутную, вязкую жидкость специфического запаха, состоящую из плотной и жидкой частей. Образование плотной части сока происходит морфонекротическим (голокриновым) типом секреции, связанным с отторжением, слущиванием кишечного эпителия. Жидкая часть сока образуется водными растворами органических и неорганических веществ.

В кишечном соке лошади более 20 пищеварительных ферментов. Они действуют на продукты, уже подвергнутые действию ферментов желудка и поджелудочной железы. В соке имеются пептидазы ЛЖК аминокислотполипептидазы, дипептидазы и др., объединенные под общим названием *эрепсины*. Расщепление нуклеотидов и нуклеиновых кислот осуществляется ферментами нуклеотидазой и нуклеазой. Липолитическими ферментами кишечного сока являются ЛЖК липаза, фосфолипаза; амилитическими – амилаза, лактаза, сахараза,  $\gamma$ -амилаза. Важными ферментами кишечного сока являются щелочная и кислая фосфатаза, энтеропептидаза. Кишечные ферменты завершают гидролиз промежуточных продуктов питательных веществ. Плотная часть сока обладает значительно большей ферментативной активностью. Методом послойного изучения распределения ферментов в слизистой оболочке выявлено, что основное содержание кишечных ферментов сосредоточено в верхних слоях слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки, а по удалению от нее количество ферментов уменьшается. В толстом отделе кишечника ферменты с участием микрофлоры разрушаются. При патологии кишечника количество выделяемых с калом ферментов значительно увеличивается.

Секреция кишечного сока происходит непрерывно. Рефлекторные влияния с рецепторов ротовой полости выражены слабо и только в краниальных отделах тонкого кишечника. Секреция увеличивается при действии на слизистую оболочку механических и химических раздражений химусом, что происходит с участием интрамуральных нервных образований и

ЦНС. Блуждающие нервы, ацетилхолин, энтерокринин, дуокринин стимулируют секрецию сока. Симпатические нервы и адреналин тормозят соковыделение. Адаптация секреторноферментативной функции кишечных желез к разным кормам менее выражена и протекает более длительное время.

В тонком кишечнике наряду с полостным пищеварением, осуществляемым соками и ферментами поджелудочной железы, желчи и кишечного сока, происходит *мембранный, или пристеночный, гидролиз питательных веществ*. При полостном пищеварении происходит начальный этап гидролиза и расщепляются крупномолекулярные соединения (полимеры), а при мембранном пищеварении завершается гидролиз питательных веществ с образованием более мелких частиц, доступных для их всасывания.

Полостной гидролиз составляет 20-50 %, а мембранный – 50-80 %. Мембранному пищеварению способствует структура слизистой оболочки кишечника, которая кроме ворсинок имеет огромное количество микроворсинок, образующих своеобразную щеточную кайму. Слизь, выделяемая бокаловидными клетками, создает на поверхности щеточной каймы мукополисахаридную сеть – гликокаликс, который препятствует проникновению в просвет между ворсинками крупных молекул питательных веществ и микробов, поэтому мембранный гидролиз происходит в стерильных условиях. Ферменты, осуществляющие мембранный гидролиз или адсорбирующиеся на слизистой из химуса, это ферменты поджелудочного сока ( $\alpha$ -амилаза, липаза, трипсин), или ферменты, синтезируемые в кишечных эпителиоцитах и фиксированные на мембранах ворсинок, находясь с ними в структурно связанном состоянии. Таким образом, пристеночное пищеварение является заключительным этапом гидролиза питательных веществ и начальным этапом их всасывания через мембраны эпителиоцитов. Пристеночное пищеварение у лошадей происходит и в других отделах пищеварительного тракта.

Двигательная функция кишечника обеспечивает перемешивание его содержимого с пищеварительными соками и соприкосновение большей части химуса со слизистой оболочкой, благодаря чему создаются лучшие условия для полостного, мембранного гидролиза питательных веществ и их всасывания. Моторика кишечника, кроме того, обеспечивает передвижение содержимого в аборальном направлении. В кишечнике различают четыре основных *типа сокращений*:

- *Ритмическая сегментация* возникает вследствие ритмического чередования (8-10 раз в мин.) участков сокращения кольцевых мышц с участками расслабления между ними. В следующий момент ранее сокращенные кольцевые мышцы расслабляются, а перетяжки образуются на соседних участках.

- *Перистальтические сокращения* характеризуются образованием перетяжки, расположенной выше отдельной порции химуса, и волнообразным ее распространением в аборальном направлении при одновременном перемешивании и продвижении химуса. В кишечнике могут воз-

никать волны различной силы и распространяться на разные расстояния по кишечнику.

- *Маятникообразные движения* осуществляются за счет сокращения кольцевого и продольного слоев мышц, обеспечивающих колебание участка кишечной стенки то вперед, то назад, что совместно с ритмической сегментацией создает хорошие условия для перемешивания химуса.

- *Тонические сокращения* характеризуются длительным тонусом гладких мышц кишки, на их фоне происходят и другие виды сокращений кишечника.

Тонические сокращения часто возникают при патологии. Гладкие мышцы кишечника способны и к спонтанным (автоматическим) сокращениям, обусловленным интрамуральной нервной системой.

На моторику кишечника стимулирующее влияние оказывают механические и химические раздражения химусом слизистой оболочки кишечника. Нервная регуляция моторики осуществляется интрамуральной нервной системой и ЦНС.

Блуждающие и чревные нервы в зависимости от их исходного функционального состояния могут возбуждать или тормозить моторную деятельность кишечника, так как в них проходят разные волокна. Парасимпатические нервы, как правило, возбуждают, а симпатические – тормозят сокращения кишечника. Влияние разнообразных эмоций, словесных раздражений свидетельствует о роли высших отделов ЦНС (гипоталамуса и коры головного мозга) в регуляции моторики пищеварительного тракта. Определенное действие оказывают разнообразные химические вещества. Ацетилхолин, гистамин, серотонин, гастрин, энтерогастрин, окситоцин и другие стимулируют, а адреналин, гастрон, энтерогастрон тормозят моторику кишечника.

Химус тонкого кишечника каждые 30-60 с небольшими порциями через илеоцекальный сфинктер поступает в толстый отдел. При наполнении слепой кишки сфинктер плотно закрывается.

Толстый кишечник у лошадей хорошо сформирован, имеет длину 6-9 м, вместимость 90-100 л, включает три отдела: слепую, ободочную и прямую кишки. Слепая кишка у лошадей (длина – около 1 м, объем – 30-35 л) считается «вторым желудком», так как здесь перевариваются 40-50 % всей клетчатки и до 40 % белка. Особенно большое значение в пищеварительных процессах толстого кишечника принимает микрофлора, которая находит здесь благоприятные условия для своего обильного размножения. В слепой кишке обитают бактерии, инфузории, дрожжи. Первые сведения о нахождении инфузорий в кишечнике лошади появились в середине XIX в. О происхождении инфузорий, располагающихся в кишечнике и адаптированных к эндопаразитическому образу жизни, существует предположение, позволяющее представить, что свободноживущие инфузории мелких водоемов проглатывались во время водопоя и заселяли у лошадей толстый кишечник. Если продукты брожения, продуцируемые микроорганизмами слепой и толстой кишок, могут всасываться в стенке кишки,

то накопленные в теле инфузорий питательные вещества не могут перевариваться и, удаленные в ходе акта дефекации, безвозвратно теряются для организма хозяина.

Весьма интересным представляется мнение о том, что инфузории препятствуют слишком интенсивному росту гнилостных бактерий и выполняют роль «санитара» толстого кишечника. У лошадей частой причиной тяжелого заболевания и даже смерти животного становится тимпания кишечника, в ходе которой в кишечнике скапливаются газы, полученные в ходе брожения. В 1 г содержимого примерно 15 млрд микроорганизмов, в том числе это целлюлозолитические бактерии, аналогичные бактериям рубца жвачных, имеются бактерии, сбраживающие клетчатку с образованием ЛЖК. Установлен микробный синтез витаминов группы В и витамина К. В опытах, проведенных на лошадях, была установлена возможность использовать для синтеза белка  $^{15}\text{N}$ -мочевину и фосфат аммония. Это обстоятельство может иметь практическое значение, поскольку позволяет снизить дефицит белка у моногастричных животных.

В слизистой оболочке толстого кишечника нет ворсинок, имеется большое количество бокаловидных клеток, вырабатывающих слизь. Сок выделяется непрерывно под влиянием механических и химических раздражений слизистой оболочки. В соке толстого кишечника в небольшом количестве содержатся пептидазы, амилаза, липаза, нуклеаза. Энтеропептидаза и сахараза отсутствуют. Гидролиз питательных веществ осуществляется как за счет своих ферментов, так и энзимов, приносимых сюда с содержимым тонкого отдела кишечника.

Гидролиз клетчатки, составляющей основную массу растительного корма, осуществляется у лошади в толстом отделе кишечника, под влиянием ферментов микрофлоры. Часть образовавшейся при этом глюкозы всасывается в кровь, часть используется микрофлорой для питания, а оставшая сбраживается до ЛЖК, которые всасываются в кровь и используются организмом в качестве источника энергии. За счет ЛЖК поступает более 25 % всей энергии, необходимой организму лошади. Гликоген синтезируется из глюкозы не только в печени, но и в других органах и тканях (головной мозг, мышцы). Особенно значительно содержание гликогена в скелетных мышцах (до 4 %), который у лошади играет доминирующую роль в обеспечении энергией работающих мышц. Несмотря на интенсивный обмен углеводов, концентрация глюкозы в крови лошади относительно постоянна и составляет 60-10 мг%. Сумма моносахаридов крови у нее – 530 мкг/мл крови, из них глюкоза составляет 74 %, фруктоза – 11 %, пентозы – 15 %, рибозануклеотиды – 34 мкг/мл.

Жиры и масла, содержащие в 2,25 раза больше энергии, чем углеводы, являются важным источником энергии для интенсивно работающих лошадей. Введение жира в рацион оказывает благоприятное влияние на работоспособность, стабилизирует уровень глюкозы в крови и повышает соотношение свободных жирных кислот и глюкозы. Основной незаменимой жирной кислотой является линолевая. Арахидоновая кислота синтези-

руется в теле животного из линолевой кислоты. Они необходимы для нормального функционирования кожи и шерстного покрова. Потребность лошади в незаменимых жирных кислотах неизвестна. У лошадей, получающих хорошие сбалансированные рационы, не наблюдается дефицита незаменимых жирных кислот. Жиры имеют важное значение в регуляции теплового баланса. Толщина подкожного жира наибольшая у лошади в области крестца, затем в области плеча и наименьшая в области ребер.

Время пребывания корма в разных отделах в процентах от общей длительности его нахождения в желудочно-кишечном тракте, по приведенным В. И. Георгиевским данным, составляет у лошадей – в желудке – 25, тонком кишечнике – 10, слепой кишке – 35, ободочной и прямой кишке – 30.

После прохождения корма наступает акт *дефекации* – освобождение, опорожнение нижних отделов толстого кишечника от непереваренных остатков (экскрементов). Заполнение прямой кишки каловыми массами вызывает растяжение ее стенок. Возникшие при этом импульсы возбуждения по афферентным нервным путям передаются в спинномозговой центр дефекации, отсюда по эфферентным парасимпатическим путям идут к сфинктерам, которые расслабляются при одновременном усилении моторики прямой кишки, сокращения диафрагмы и мышц живота и осуществляется акт дефекации.

Взрослая лошадь в среднем ежедневно выделяет при кормлении одним сеном 16-17 кг кала, овсом и сеном – 9-10 кг. Дефекация происходит 5-12 раз в сутки.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Пищеварение в ротовой полости.
2. Пищеварение в желудке.
3. Пищеварение в кишечнике.

## **Тема 9. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У СВИНЕЙ**

**Цель занятия:** изучить особенности пищеварительных процессов у свиней.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, свиньи, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия и знакомятся с особенностями пищеварения в ротовой полости, желудке и кишечнике у свиней.

Систему органов пищеварения у свиней образуют:

1. Ротовая полость с органами (губы, щеки, зубы, десна, язык, твердое и мягкое небо, слюнные железы, миндалины).

2. Глотка.
3. Пищевод.
4. Желудок.
5. Тонкий отдел кишечника (двенадцатиперстная, тощая и подвздошная кишки).
6. Толстый отдел кишечника (слепая, ободочная и прямая кишки).
7. Застенные железы (слюнные, печень и поджелудочная железа).

Пищеварительный аппарат свиней адаптируется и в функциональном, и в морфологическом плане к различным кормовым средствам. Эта адаптация заключается в обеспечении соответствия между питательными веществами, поступающими в желудочно-кишечный тракт, и синтезом необходимых ферментов. Процесс ферментативной адаптации происходит несколько дней, и это надо учитывать при составлении рационов. Резкая смена рационов ведет к нарушениям пищеварения, аутоинтоксикации. В организме свиньи имеется около 80 ферментов, расщепляющих питательные вещества, но сразу, одновременно, используются только 20-30.

Свиньи имеют эффективную систему пищеварения, которая позволяет животным адаптироваться к различным кормам как растительного, так и животного происхождения.

Масса разных органов пищеварения у свиньи с массой тела в 270 кг составляет в среднем: желудка – 1,4 кг, тонкого кишечника – 2 кг, толстого отдела кишечника – 2,8 кг. Общая длина кишечника у свиней достигает 30 м. При этом длина толстого отдела кишечника составляет 7,5 м.

У новорожденных поросят отношение длины тела к длине кишечника составляет 1:19, у взрослых животных – 1:21-1:25.

Общая емкость желудочно-кишечного тракта у взрослых свиней в среднем оценивается в 60 л. На долю желудка при этом приходится 12,7 л, тонкого кишечника – 22,7 л, толстого кишечника – 25,6 л. Относительная масса слюнных желез, поджелудочной железы и тонкого кишечника у взрослых животных значительно выше. Развитие желудочно-кишечного тракта у свиней происходит неравномерно. В первые недели жизни рост системы органов пищеварения опережает рост тела и к 2-2,5 мес. их относительная масса достигает максимальных значений. До 6-7 мес. интенсивность их роста постепенно снижается, и абсолютная масса органов увеличивается почти пропорционально увеличению массы их тела. Интенсивность роста и относительная масса органов пищеварения одинакова у свиней разных пород.

В связи с неравномерностью роста разных отделов пищеварительной системы их относительные размеры постоянно изменяются. Наиболее интенсивно желудок увеличивается в размерах в первые 1,5 мес. жизни. При этом его относительная масса увеличивается с 4,5 до 13,1 г/кг массы тела. С началом интенсивного поедания подкормки поросятами в 20-30-дневном возрасте начинает также интенсивно развиваться толстый отдел кишечника.

Размеры и масса тонкого кишечника, поджелудочной железы по отношению к массе тела с возрастом существенно не изменяются.

На рост и развитие системы органов пищеварения заметное влияние оказывает ранний отъем поросят. К 2-месячному возрасту такие поросята по уровню развития пищеварительной системы обычно опережают своих сверстников.

На развитие органов пищеварения поросят после отъема влияет также общий уровень и частота кормлений.

### **Пищеварение в ротовой полости**

Ротовая полость является начальным отделом пищеварительной трубки. Вход в ротовую полость – ротовая щель – находится между губами. У свиней губы малоподвижные, узкие, с небольшим количеством волос. Верхняя губа переходит в хоботок, нижняя заострена. Слизистая оболочка щек гладкая. Зубы свиней короткокоронковые. Молочных зубов 28, из них 12 резцовых, 4 клыка и 12 коренных. Постоянных зубов 44, из них 12 резцовых, 4 клыка и 28 коренных. Зубы служат для захвата корма, пережевывания. А клыки являются орудием защиты и извлечения корней из почвы. Наиболее массивны клыки у самцов.

Язык у свиней относительно узкий с длинной верхушкой. Служит для захвата, перемешивания, продвижения и определения вкуса корма. Язычными сосочками свиньи являются механические, к которым относятся нитевидные и конические, а также вкусовые – грибовидные, валиковидные и листочковидные.

У новорожденных поросят язык в 2,5 раза тяжелее желудка, а к 25-дневному возрасту желудок уже превышает массу языка. Это свидетельствует о большой биологической роли ротовой полости в питании поросят в ранний постнатальный период.

Поросята сразу после рождения способны самостоятельно отыскивать и принимать корм. К этому моменту у них хорошо развиты обонятельный, вкусовой, тактильный, зрительный и звуковой анализаторы.

Слюнные железы располагаются как в стенках органов ротовой полости – *пристенные*, так и за ее пределами – *застенные* железы.

К пристенным железам относят мелкие зубные, щечные, язычные, небные, залегающие в слизистой оболочке этих органов.

Застенными железами являются:

1) *околоушная железа* – проток открывается в слюнном сосочке на уровне 6-го коренного зуба;

2) *подчелюстная железа* – проток открывается в голодной бородавке;

3) *подъязычная железа*, которая делится на 2 части – *однопротоковая* и *многопротоковая*. Первая открывается в голодной бородавке, а вторая – по бокам языка в дне ротовой полости.

Прием корма – акт произвольный, но осуществляется по принципу цепных рефлексов, когда конец одного акта служит сигналом для после-

дующих действий. Цепное взаимодействие рефлекторных процессов контролируется центральной нервной системой с участием продолговатого мозга, гипоталамуса, таламуса, лимбической и моторных зон коры больших полушарий.

Прием корма и воды осуществляется при помощи разнообразных пищевых реакций: пищевое возбуждение, отыскивание и выбор корма, захват корма, пережевывание, формирование пищевого кома и проглатывание.

У свиней хорошо развита вкусовая рецепция. Они воспринимают различные вкусовые оттенки (сладкое, горькое, кислое, соленое). Хорошо развито обоняние и осязание. Важное значение как орган осязания имеет пятак. Для повышения поедаемости корма можно добавлять в рацион 3-10 %-ный раствор сахара или 4 %-ный раствор молочной кислоты при сухом кормлении и 0,25-0,75 %-ный – при влажном. Высокая концентрация поваренной соли в рационе свиней (более 0,5 %) вызывает отрицательную реакцию и снижает поедаемость корма на несколько дней.

Свиньи – животные всеядные и их организм нуждается в периодическом поступлении определенных питательных веществ, витаминов, минеральных веществ и воды. Стремление к потреблению корма (*appetum*) вызывается чувством голода. Голодное животное беспокоится, переступает конечностями, издает нетерпеливые звуки, настойчиво ищет корм. Голод – ощущение пищевой потребности животных, которое возникает вследствие возбуждения нейронов различных отделов центральной нервной системы, названной И. П. Павловым *пищевым центром*. К пищевому центру относят образование лимбической системы, ретикулярной формации ствола мозга, гипоталамуса, а также групп нейронов в разных отделах центральной нервной системы, посылающие эфферентные импульсы к железам и мышцам, участвующим в пищеварении. В ядрах гипоталамуса расположены «центр голода» и «центр насыщения». При разрушении этих ядер возникает отказ от корма (*афагия*), а их раздражение усиливает его потребление (*гиперфагия*). Возбудимость пищевого центра поддерживается гуморальными раздражителями (изменение химического состава крови), а также нервными импульсами, поступающими от рецепторов пищеварительного тракта. К числу этих факторов относят снижение уровня глюкозы, свободных жирных кислот, аминокислот в крови. Такая кровь называется «голодная». Она омывает и возбуждает центр голода. Этот центр формирует пищевое поведение, направленное на поиск, захват корма.

Поиск и оценку качества корма свиньи осуществляют с помощью осязания, зрения, обоняния и вкуса. Обоняние позволяет им правильно выбрать кормовые средства и предотвратить употребление испорченных кормов.

У свиней в приеме корма участвуют язык и губы, особенно при кормлении влажными мешанками. На пастбище растения они исследуют пятак, захватывают и откусывают резцами.

Животные потребляют корм в соответствии с потребностями, которые зависят от продуктивности, выполняемой работы, условий окружающей среды, а также от калорийности рациона. Животное ест, чтобы удовлетворить свои потребности в энергии, а не для того, чтобы потребить определенное количество корма. После периода голодания для восстановления нормальной живой массы, животное временно увеличивает потребление корма. После периода принудительного перекармливания, наоборот, потребление корма снижается. Регулирует потребление корма инсулин, глюкагон, холицистокинин. При инъекции этих гормонов в кровь снижается потребление корма животными.

Кровь, обогащенная питательными веществами, так называемая «сытая кровь», возбуждает центр насыщения. Чувство насыщения тормозит процесс потребления корма.

Биологически активное вещество, выделенное из слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки – *арентерин* – регулирует аппетит. Гормон *холецистокинин* угнетает аппетит и вызывает чувство насыщения, действуя на центры ЦНС.

При изучении влияния температуры окружающей среды на прием корма установлено, что у свиней, как и у большинства теплокровных, потребление возрастает на холоде и снижается в тепле. В период течки потребление корма у свинок подавляется. В ряде лабораторий изучали влияние гипогликемических веществ на потребление корма: показать стимуляцию потребления корма удалось после введения инсулина, в случае если измерения проводились ежечасно, а не 1 раз в неделю. Первоначальные исследования желудочно-кишечных особенностей насыщения показывают, что нагрузка желудка молоком или 5 %-ной глюкозой подавляет потребление молока у поросят-сосунов. Гипертонические нагрузки на желудок и кишечник, а также внутрибрюшинное введение гормона холецистокинина также вызывают насыщение у поросят-отъемышей.

*Жажда* – это совокупность ощущений, вызываемых потребностью животного в воде и проявляющихся в неопределимом стремлении пить. Причины возникновения жажды – уменьшение водных ресурсов организма или нарушении нормального соотношения между водой и хлористым натрием. Как следствие, уменьшается слюноотделение, возникает сухость во рту, ухудшается аппетит, снижается диурез. Непосредственная причина возникновения жажды – раздражение *осморецепторов* в гипоталамусе, рецепторов растяжения в венах, механорецепторов слизистой рта.

Свиньи пьют, погружая пасть в воду целиком до конца губ. Вода насасывается в ротовую полость, затем заглатывается. При этом иногда слышится характерный чавкающий звук. При потреблении воды ощущение жажды проходит, и питье прекращается еще до того, как восстановится нормальный баланс воды в тканях. Сказывается влияние самого процесса питья и растяжения желудка выпитой жидкостью.

Жевание обеспечивает механическую обработку корма: измельчение, перетирание, дробление, раздавливание. От механической обработки зави-

сит процесс усвоения питательных веществ. Жевание является актом рефлекторным, но произвольным. При раздражении механорецепторов ротовой полости кормом возникают импульсы, которые по афферентным нервам (язычная ветвь тройничного нерва, языкоглоточный нерв, верхнегортанная ветвь блуждающего нерва) передаются в центр жевания. Центр жевания расположен в продолговатом мозге, а высшие инстанции – в гипоталамусе, преоптической области и в моторной зоне коры больших полушарий. От него импульс по эфферентным волокнам тройничного, лицевого и подъязычного нервов поступает к жевательным мышцам. За счет их сокращения происходит акт жевания. Уменьшение раздражения механорецепторов, вследствие измельчения и увлажнения корма, приводит к прекращению жевания.

Тщательность пережевывания корма свиньями зависит от его консистенции. При поедании плотного, не подготовленного корма, на каждую проглоченную порцию затрачивается 30-35 жевательных движений. В процессе жевания простые движения нижней челюсти вверх-вниз сочетаются незакономерно с боковыми движениями. При поедании кормов кашеобразной, полужидкой консистенции процесс жевания кратковременнее, а движения челюстями более редкие. Обычно прием корма жидкой консистенции сопровождается чавканьем вследствие выхода воздуха, попадающего в ротовую полость через открытые щели рта.

Слюна – это продукт секреции слюнных желез. По характеру секрета среди слюнных желез выделяют следующие группы:

- *серозные* – выделяют водянистую слюну с большим количеством белка (околоушные железы);
- *слизистые* – выделяют густую слюну, богатую муцином (гликополисахарид). К ним относятся шейные, небные, язычные железы;
- *смешанные* – выделяют слюну серозно-слизистую (подчелюстная, подъязычная, губные железы).

Изучение слюноотделения проводится на свиньях с хроническими одно- и двусторонними фистулами протоков слюнной железы, а также на животных с двухсторонними ротовыми фистулами. Последняя дает возможность вводить в рот одновременно два разных раздражителя.

Слюна у свиней – бесцветная, слегка опалесцирующая, мутноватая жидкость. рН слюны – 8,10-8,47, удельный вес колеблется от 1,0042 до 1,0099 г/см<sup>3</sup>. В слюне содержится 99,58 % H<sub>2</sub>O и 0,42 % сухого вещества. В сухом веществе на органические вещества приходится 57,5 %, а на неорганические – 42,5 %.

К органическим веществам слюны относятся глюкопротеид – муцин, белки (альбумины, глобулины, аминокислоты), азотсодержащие вещества (мочевина, мочева кислота), ферменты лизоцим (мурамидаза), амилаза, мальтаза. К неорганическим веществам относятся хлориды, сульфаты, карбонаты кальция, натрия, калия, магния.

Значение слюны:

1. Смягчает корм, что облегчает процесс жевания.

2. Муцин склеивает частицы корма, формируя пищевой ком, который в свою очередь ослизняется, что облегчает его проглатывание.

3. Слюна растворяет частицы корма, способствует определению его вкусовых качеств.

4. Ферменты слюны свиньи –  $\alpha$ -амилаза и мальтаза расщепляют в щелочной среде крахмал ( $\alpha$ -амилаза расщепляет крахмал до мальтозы, мальтаза расщепляет мальтозу до глюкозы).

5. Защитная роль слюны осуществляется за счет наличия в ней лизоцима, обладающего бактерицидными свойствами.

6. Слюна нейтрализует избыток кислот в желудке за счет своей щелочной среды.

7. У поросят в период молочного вскармливания слюна смешивается с молоком. Это способствует образованию в желудке рыхлого сгустка, который хорошо переваривается.

8. За счет присутствия в слюне мочевины и других азотсодержащих веществ она участвует в азотистом обмене.

9. Обладает кровоостанавливающим действием за счет содержания тромбопластических веществ.

В сутки взрослые свиньи способны выделять от 8 до 15 л слюны. При этом на долю околоушных желез приходится примерно 55 %, подчелюстных и подъязычных – 4 % и мелких желез полости рта – 36 %. Слюна выделяется в одинаковом объеме из правой и левой половины слюнных желез. Подчелюстные и мелкие железы ротовой полости выделяют непрерывно слюну, которая поддерживает слизистую оболочку во влажном состоянии. Околоушная и подъязычные железы секреторируют периодически во время приема корма. Степень секреторной деятельности слюнных желез зависит от характера корма. Наиболее сильным раздражителем является зерно, в меньшей степени – корнеклубнеплоды, комбикорм. На жидкие корма (болтушки) слюны выделяется очень мало. Способ подготовки к скармливанию корнеклубнеплодов может сильно изменить их слюногонное действие. Например, картофель вареный, по сравнению с сырым, удваивает количество отделяемой слюны, хотя вареная свекла значительно уменьшает слюноотделение по сравнению с сырой.

Интенсивность слюноотделения у свиней на различные корма и другие раздражители тоже разная и колеблется в довольно широких пределах – от 6,7 до 34 см<sup>3</sup> в 1 минуту.

При попадании в ротовую полость отвергаемых веществ (песок, кислоты, щелочи, лекарственные вещества) выделяется так называемая «отмывная» слюна – обильная и жидкая, бедная органическими веществами.

Слюна свиней обладает ярко выраженным амилолитическим действием. Ферменты  $\alpha$ -амилаза и мальтаза содержатся в количестве, равном половине их активности у человека. Амилолитическая активность слюны возрастает у поросят до 14-дневного возраста, а затем снижается до величины, свойственной взрослым животным. Ферментативная активность падает с увеличением уровня секреции. Действие ферментов происходит

не только в ротовой полости, но и в кардиальной части желудка, где ферментативная активность слюны может сохраняться до 5-6 ч.

Секреция – это внутриклеточный процесс образования специфических веществ и выделение их из клетки. Исходным материалом для синтеза секретов служат избирательно поступающие через клеточные мембраны вода, минеральные соединения, аминокислоты, полисахариды и др.

Секреторный процесс состоит из трех циклов:

- 1) синтез первичного продукта и образование гранул секрета;
- 2) выделение секрета из клетки;
- 3) восстановление исходной структуры клетки.

Первый цикл – синтез первичного продукта происходит в канальцах гранулярной цитоплазматической сети при участии рибосом. По мере образования продукты секрета перемещаются через стенку канальцев в вакуоли аппарата Гольджи, где совершается конденсация и формируются гранулы секрета. Гранулы накапливаются в верхушечной части клетки.

Второй цикл – выведение секрета из клетки осуществляется или по мерокриновому типу, или по апокриновому, или по голокриновому. При мерокриновом типе секреции в клетке образуются отверстия, через которые секрет выводится в альвеолу железы. Выход секрета возможен также в виде отдельных молекул и через мембрану клетки – микромерокриновый тип. При апокриновом типе секреции в языкоподобных выступах цитоплазмы накапливается секрет и эти выступы отрываются от клетки. После этого клетка уплощается и временно прекращает секретобразование. При накоплении большого количества секрета клетка полностью перерождается и отторгается – это голокриновый тип секреции. Изменения, происходящие в этой клетке, необратимы.

Третий цикл – восстановление исходной структуры клетки – происходит медленно. В период выделительной деятельности желез происходит значительное расширение сосудов, наступает усиление кровоснабжения и более интенсивная циркуляция лимфы. Секреторная деятельность отдельных клеток может изменяться в зависимости от функционального состояния организма. Голодание животного ведет к прекращению секреторного цикла.

*Слюноотделение* – сложный физиологический процесс, включающий условнорефлекторные и безусловнорефлекторные механизмы.

Безусловнорефлекторное слюноотделение осуществляется вследствие раздражения механо-, хемо- и терморецепторов ротовой полости, пищевода, а также желудка и кишечника. По афферентным нервным волокнам, идущим в составе язычной ветви тройничного нерва, языкоглоточного нерва и верхнечелюстной веточки блуждающего нерва, возбуждение с рецепторов передается в нервный центр. Первичный центр слюноотделения находится в продолговатом мозге. От него по восходящим путям возбуждение передается на структуры таламуса, гипоталамуса и коры головного мозга. Афферентный путь от рецепторов пищевода, желудка и кишечника идет по блуждающим нервам.

От центра слюноотделения возбуждение по волокнам эфферентных симпатических и парасимпатических нервов переходит к слюнным железам, и они начинают выделять слюну. Эфферентные парасимпатические волокна идут в составе лицевого и языкоглоточного нервов. Постганглионарные симпатические волокна начинаются от верхнего шейного ганглия. Возбуждение парасимпатических нервов приводит к расширению кровеносных сосудов слюнной железы, изменению проницаемости клеточных мембран и выделению большого количества слюны с небольшим содержанием органических и неорганических веществ. При раздражении симпатических нервов, наоборот, выделяется мало слюны с большим содержанием органических и неорганических веществ. Безусловнорефлекторные слюноотделительные рефлексы называются натуральными или пищевыми.

Условнорефлекторное слюноотделение в естественных условиях возникает при виде, ощущении запаха корма, в определенное время кормления животных и при других манипуляциях, связанных с предстоящим приемом корма, т.е. слюноотделение происходит при раздражении зрительных, слуховых или обонятельных рецепторов. В этих случаях слюновыделение происходит с участием вышележащих отделов ЦНС – гипоталамуса и коры головного мозга. Когда животное видит корм, раздражаются рецепторы сетчатки глаза и возбуждение поступает в зрительный центр коры головного мозга. По временной связи возбуждение идет к пищевому центру, а оттуда к центру слюноотделения в продолговатый мозг. Происходит выделение слюны. Слюна может выделяться и на искусственные (индифферентные) раздражители, когда условный сигнал (свет, звонок, и др.) через 15-30 с сопровождается дачей корма. После нескольких таких сочетаний на один условный посторонний раздражитель происходит условнорефлекторное выделение слюны – такие рефлексы называются искусственными рефлексами.

Под влиянием импульсации вкусовых рецепторов в пищевой центр формируется вкусовое ощущение. Интенсивность и длительность слюноотделения постоянно контролируется пищевым центром, т.к. в процессе приема корма в него непрерывно поступают нервные импульсы с рецепторов слюнных желез, с вкусовых луковиц, с механо- и терморекцепторов слизистой ротовой полости, несущие сведения о «результате деятельности».

Гуморальная регуляция деятельности слюнных желез имеет второстепенное значение. При раздражении парасимпатических нервов слюнной железы в ней образуется тканевый гормон *калликреин*, который вызывает расширение кровеносных сосудов, изменение проницаемости мембран и влияет на секрецию слюнной железы. На выделение слюны влияют гормоны гипофиза, щитовидной, поджелудочной желез и половые гормоны. Болевые раздражения, отрицательные эмоции тормозят секрецию слюны.

Повышение слюноотделения называется *гиперсаливацией*, а понижение – *гипосаливацией*.

*Глотание* – акт сложнорефлекторный. Сформированный пищевой ком прижимается языком к твердому небу и последовательными движениями перемещается в сторону глотки. При раздражении рецепторов слизистой оболочки корня языка и мягкого неба, возбуждение по волокнам языкоглоточного нерва передается в продолговатый мозг в центр глотания. От него импульс по волокнам эфферентных нервов (подъязычный, тройничный, блуждающий) передаются к мышцам полости рта, глотки, гортани и пищевода. Происходит сокращение мышц, приподнимающих мягкое небо и гортань. Закрывается вход в носоглотку, что препятствует попаданию кормовых масс в носовую полость. При этом надгортанник опускается и прикрывает путь в дыхательные пути. Корень языка прижимает ком и направляет его в полость глотки. Сжимаются мышцы глотки, и пищевой ком попадает в пищевод. Весь этот процесс совершается строго согласованно и быстро, в течение 0,3-0,5 с. Глотание строго координировано с дыханием – во время глотания останавливается вдох и выдох.

Акт глотания регулируется сложнорефлекторным путем. В нем выделяют две фазы: произвольную и непроизвольную. Раздражение рецепторов ротовой полости, включая переднюю и среднюю части языка, вызывает произвольный процесс. В этот период животное может выбросить пищевой ком из ротовой полости. Раздражение слизистой оболочки корня языка и глотки вызывает уже непроизвольный акт глотания, когда животное выбросить пищевой ком уже не может. Глотание при отсутствии в ротовой полости раздражителя невозможно.

Передвижение корма по пищеводу осуществляется рефлекторно за счет перистальтических сокращений мышц пищевода, которые представляют собой волнообразное перемещение кольца сужения в сторону желудка. Кольцевому сужению предшествует волна расслабления. Перетяжка пробегает по пищеводу со скоростью 35-40 см в секунду. Сокращения пищевода согласуются с глотательными движениями. Сокращения мышц пищевода происходят под влиянием блуждающего нерва.

Размер проглатываемого пищевого кома у свиньи составляет 5-10 г. Продолжительность движения кома по пищеводу составляет 2,5-3 с. Жидкие корма и вода проходят через пищевод за 1,5-3 с. Без глотательных движений кардиальный сфинктер желудка закрыт, а при прохождении корма по пищеводу он рефлекторно открывается.

### **Пищеварение в желудке**

Желудок – это расширение пищеварительной трубки непосредственно позади диафрагмы, где корм задерживается и подвергается механической и химической обработке. Желудок свиней однокамерный, пищеводно-кишечного типа. Размещается в левом подреберье и в области мечевидного отростка, прилегая к брюшной стенке вентрально и слева в области 11-12 межреберья. Небольшая часть желудка заходит в правое подреберье. Объем желудка взрослых свиней относительно большой – 6,5-9 л, максимально – 15,3 л. Желудок свиньи в отличие от простого однокамерного желудка пло-

тоядных животных имеет увеличенную кардиальную часть, которая занимает около половины объема желудка.

Желудок свиней по анатомическому строению состоит из трех оболочек:

- 1) серозной (*tunicaserosa*), с подсерозным слоем (*stratumsubserosum*);
- 2) мышечной (*tunicamuscularis*), состоящей из продольных и циркулярных волокон;
- 3) слизистой (*tunicamucosa*), с подслизистым слоем (*stratumsubmucosum*).

Мышечная оболочка желудка развита неодинаково по всей его поверхности. Наиболее сильно она развита в пищеводной и пилорической областях, слабее – в кардиальной области.

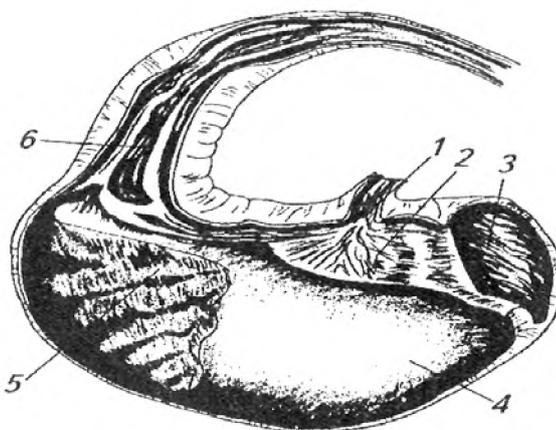
У взрослых свиней толщина мускульной оболочки желудка в области пилоруса достигает 10-12 мм, и при самом выходе образует сфинктер, который внутри желудка, со стороны его малой кривизны, дополняется хорошо развитым валикообразным утолщением, а со стороны большой кривизны – несколько меньшим выпячиванием оболочки внутрь желудка. При кольцеобразном сжатии мускулатуры сфинктера валикообразное утолщение входит в углубление между выпячиваниями противоположной стороны, образуя своеобразный замок, прочно закрывающий выход из желудка.

В области пищевода тоже имеется сфинктер, но менее развитый, образующийся за счет внутренних косых мускульных волокон, кольцеобразно охватывающих пищевод.

Характерной особенностью является наличие слепого мешка – *дивертикула*. Чем моложе животное, тем относительно крупнее слепой мешок.

В зависимости от гистологического строения, слизистой оболочки желудка различают несколько областей: пищеводная, кардиальная, слепого мешка, фундальная и пилорическая.

*Пищеводная область* безжелезистая, на вид кожистая, грубая, покрыта многослойным эпителием, имеет цвет.



- 1 – пищеводная область; 2 – кардиальная область; 3 – область слепого мешка (дивертикула); 4 – фундальная область; 5 – пилорическая область; 6 – пилорический сфинктер.

**Рисунок 7 – Желудок свиньи (по Скоблину В. Д.)**

*Область кардиальных желез и слепого мешка* занимают около половины общей площади желудка. Слизистая оболочка сравнительно тонкая, особенно в слепом мешке. Цвет слизистой оболочки от серовато-розового до серовато-белого. Железистый эпителий вырабатывает слизь щелочной реакции. Это так называемые бокаловидные клетки.

*Область фундальных желез* занимает примерно 35 % общей площади желудка. Слизистая оболочка имеет коричнево-розовую окраску, наибольшую толщину и густо усеяна железами. Здесь располагаются три типа желез: *добавочные*, вырабатывающие слизь; *обкладочные*, вырабатывающие соляную кислоту; *главные*, вырабатывающие ферменты. Тела желез короткие, а выводные протоки – длинные. Эпителиальные клетки выводного протока в теле желез неодинаковые. В выводном протоке они более высокие, цилиндрические, а в теле железы – кубической формы.

В подслизистой оболочке кардиальной области, кроме желез, находится большое количество лимфатических узелков, играющих, по-видимому, большую роль в защите от инфекции. Зачатки образования лимфатических узелков установлены только к концу эмбрионального развития зародышей. И только после отъема поросят от матки наступает очень интенсивное образование лимфатических узелков, достигающее наибольшей интенсивности в возрасте 4-5 месяцев.

*Область пилорических желез* занимает около 20 % общей площади. Слизистая оболочка бледная, бело-желтого цвета, содержит два типа желез: добавочные и главные. Пилорические железы, так же как и фундальные, разделены соединительнотканными прослойками на отдельные участки, при этом соединительнотканые прослойки более выражены, чем в слизистой оболочке дна желудка.

К моменту рождения поросенка железистый аппарат достаточно сформирован, но функционально он еще не созрел. Период от рождения до трех месяцев характеризуется исключительно быстрым ростом желудка и резко выраженными функциональными его особенностями. До 1-1,5-месячного возраста у поросят наблюдается возрастная *ахлоргидрия* – отсутствие свободной соляной кислоты в желудочном соке. Слизистая оболочка продуцирует незначительное количество HCl, но она немедленно связывается слизью сока и при титровании в свободном состоянии не обнаруживается. Благодаря этому сохраняются белки молозива, что способствует формированию колострального иммунитета.

Пищевые массы в желудке свиньи слабо перемешиваются и размещаются послойно по мере поступления корма. Наряду с физическими свойствами, количеством и качеством принятого корма определенную роль в расслоении содержимого желудка играет давление в брюшной полости, зависящее от движений животного. Беспокойство и слишком энергичное движение, например при чрезмерной плотности размещения в станках, могут препятствовать процессу расслоения содержимого желудка.

Желудочный сок – бесцветная прозрачная жидкость кислой реакции (рН 0,7-2,0) с примесью слизи и клеток отторгнутого эпителия. Удельный

вес в среднем – 1,007 г/см<sup>3</sup>. Состав желудочного сока: вода – 99 %, сухое вещество – 1 %, органические и неорганические вещества.

Неорганическая часть включает соляную кислоту, хлориды калия, натрия, кальция, магния, аммония, а также сульфаты и фосфаты.

Органические вещества: ферменты, аминокислоты, креатинин, мочевая кислота, молочная кислота, фосфорная кислота, АТФ, муцин, внутренний фактор Касла.

Протеолитические ферменты:

1. *Пепсин* выделяется в неактивной форме пепсиноген, который активируется под влиянием соляной кислоты, превращаясь в пепсин. Он гидролизует белки до полипептидов и пептидов, активен в кислой среде рН – 0,8-1. Однако в желудочном соке поросят с первых дней их жизни не оказывает переваривающего действия на белки корма из-за возрастной ахлоргидрии. Это рассматривается как возрастная неполноценность желудка свиней.

2. *Катепсин* расщепляет белки до пептидов. Его больше у молодняка. Активен при рН 3,2-3,5.

3. *Желатиназа* (парапепсин) разжижает желатин (белок соединительной ткани) при рН менее 5,6.

4. *Химозин* (ренин, сычужный фермент) действует на молочный белок казеиноген, превращая его в казеин, створаживая молоко. Активен в слабокислой, нейтральной и слабощелочной средах и только в присутствии солей кальция. У молодых поросят его больше, что связано с молочным питанием.

5. *Уреаза* расщепляет мочевины при рН 8,0 до аммиака, который нейтрализует соляную кислоту.

Кормовые массы в желудке свиньи слабо перемешиваются и размещаются послойно по мере поступления корма. Это расслоение хорошо выражено при потреблении умеренно увлажненных кормов и при равномерных интервалах между кормлением. Сохраняется расслоение несколько часов после приема корма. Беспокойство и слишком энергичное движение может препятствовать процессу расслоения содержимого желудка.

В кардиальной зоне и зоне дивертикула происходит интенсивное переваривание углеводов ферментами слюны и растительных кормов. Здесь же под влиянием симбиотической микрофлоры происходит сбраживание углеводов, преимущественно за счет молочнокислого брожения, однако молочной кислоты образуется очень мало (приблизительно 0,1 %). Совокупность процессов, связанных с перевариванием углеводов, обозначается как *фаза амилолиза*. Всего в желудке расщепляется до 20 % легкорастворимых углеводов корма. По мере пропитывания содержимого кислым желудочным соком расщепление углеводов замедляется и начинают преобладать процессы переваривания белков – *фаза протеолиза*. Однако, четко разграничить эти процессы в пространстве и во времени нельзя. Что касается липолитических процессов, то они, вероятно, обеспечиваются в

основном за счет липаз химуса, забрасываемого в желудок из двенадцатиперстной кишки.

Слизь вырабатывается добавочными клетками слизистой оболочки желудка. Она предохраняет оболочку желудка от механических, химических, температурных повреждений, от ее самопереваривания (аутолиза) под действием соляной кислоты и пепсина. Добавочные клетки секретируют гидрокарбонат Na, который нейтрализует избыточное количество соляной кислоты. В состав слизи входит гастромукопротеин, называемый *внутренним кроветворным фактором* (фактор Касла), необходимый для усвоения витамина B<sub>12</sub>. Отсутствие этого фактора нарушает функцию кроветворения.

Кислотность желудочного сока обусловлена наличием соляной кислоты, органических кислот и кислореагирующих соединений. Соляная кислота находится в свободном и связанном с белками и мукополисахаридами состоянии. Полное отсутствие свободной соляной кислоты в желудочном соке (ахлоргидрия) в первые декады после рождения поросят сменяется значительным ее содержанием к 3-4-месячному возрасту. Причем к этому периоду кислотность достигает определенной величины, стабилизируется, проявляя колебания, зависящие уже не от возраста животного, а от других факторов. Например, от количества сока: чем больше выделяется сока, тем выше его кислотность. Известно, что дневная секреция сока выше, чем ночная, поэтому кислотность дневного сока значительно выше ночного.

Общая кислотность желудочного сока у свиней колеблется от 0,1 до 0,5 %, в среднем – 0,3-0,4 %. Количество общей кислотности колеблется в пределах от 8 до 10 % общей кислотности, а остальное (около 90 %) приходится на долю свободной соляной кислоты. Есть закономерность – чем выше общая кислотность, тем меньшее количество ее приходится на долю связанной кислоты.

Желудочный сок отделяется у свиней непрерывно. Суточное количество выделенного сока колеблется от 4,6 до 6 л в сутки. У взрослых свиней днем выделяется в среднем около 62 % суточного количества сока и 38 % – ночью. У поросят-сосунов наоборот – днем выделяется до 31 %, а ночью – 69 %. То есть у взрослых свиней и поросят-сосунов наблюдается противоположная картина. Поросята-отъемыши по характеру сокоотделения занимают промежуточное (переходящее) положение. Секреция желудочного сока не прекращается и при голодании животных. У свиней даже после длительного 18-часового перерыва в кормлении в полости желудка находят остатки корма или дуоденальное содержимое, которое забрасывается в желудок через пилорус.

Несмотря на то, что желудочный сок выделяется непрерывно, прием корма заметно усиливает соковыделение, что указывает на наличие сложнорефлекторной фазы. Выделяют три фазы секреции желудочного сока:

1. *Сложнорефлекторная фаза* связана с условнорефлекторными реакциями на раздражение зрительных, слуховых, обонятельных рецепторов, а также с безусловно-рефлекторным раздражением рецепторов ротовой полости, связанные с приемом корма и жеванием.

При приеме корма возбуждение от рецепторов ротовой полости по афферентным волокнам поступает в пищевой центр продолговатого мозга и от него по эфферентным волокнам блуждающего нерва к железам желудка – начинается секреция сока.

Условнорефлекторное соковыделение на вид, запах корма осуществляется с участием чувствительных анализаторов и пищевого центра коры головного мозга. Сок, выделяющийся на вид, запах корма, И. П. Павлов назвал «запальным» или «аппетитным», который подготавливает желудок к приему корма и его перевариванию.

В первую фазу желудочный сок начинает выделяться через 5-10 минут после начала кормления и продолжается в среднем 2 часа. Это доказывается опытом «мнимое кормление», когда у гастроэзофаготомированного животного при кормлении корм выпадает через перерезанный пищевод. Причем было доказано, что разное физиологическое состояние животного во время еды оказывает влияние на интенсивность секреции сока. Так, при бодром состоянии животного, когда оно охотно и жадно поедает корм, обычно наблюдается быстро нарастающая секреция, вялое и утомленное животное, не проявляющее особого аппетита, дает слабовыраженное сокоотделение.

2. *Нервногуморальная фаза* (желудочная) связана с влиянием механических и химических факторов корма, гормонов *гастрина*, *энтерогастрина*, *гистамина*. Это доказывается опытом с незаметным для животного вкладыванием корма через фистулу непосредственно в желудок – в обход сложнорефлекторной фазы. Сокоотделение начинается через 20-30 и более минут и продолжается до 10 часов (на разные корма по-разному).

Химические вещества корма действуют на слизистую оболочку пилорической части желудка, извлекают из нее гормон *прогастрин*, последний действует на железы желудка непосредственно и через центр желудочного сокоотделения продолговатого мозга.

3. *Кишечная фаза* происходит при переходе содержимого из желудка в кишечник. Желудочная секреция в начале этой фазы еще увеличивается за счет химических веществ, всосавшихся в кишечнике, а затем она постепенно затухает вследствие образования в кишечнике секретина, который является антагонистом гастрина.

При патологии выделение желудочного сока может быть повышено (гиперсекреция) и понижено (гипосекреция).

Секреция желудочного сока регулируется нервно-гуморальным путем. Нервная регуляция секреции желудочного сока осуществляется с участием блуждающих и чревных нервов.

При раздражении блуждающих нервов усиливается секреция желудочного сока. При перерезке блуждающих нервов прекращается желудочная секреция. Возбуждение чревных нервов (в их составе находятся симпатические нервные волокна) усиливает образование ферментов и слизи. Совместное действие симпатических и парасимпатических нервных волокон всегда повышает объем желудочной секреции и содержание в соке ферментов.

Гуморальная регуляция секреции желудочного сока осуществляется посредством гастроинтестинальных гормонов (вырабатываются эндокринными клетками слизистой желудка и кишечника) под влиянием некоторых биологически активных веществ, а также продуктов гидролиза пищи, всосавшихся в кровь из кишечника. Так, усиливают секрецию желудочного сока *гастрин, энтерогастрин, гистамин*.

Тормозят секрецию желудочного сока *гастрон, энтерогастрон, секретин, панкреозимин*.

В моче свиней содержится неактивная форма фермента желудочных желез – уропепсиноген в количестве 5-35 ед./час. Выделение уропепсиногена и пепсина с желудочным соком происходит параллельно и зависит от вида корма, подготовки его к скармливанию, функции центральной и вегетативной нервной системы. При незначительной атрофии слизистой оболочки желудка количество уропепсиногена уменьшается. При тотальном удалении желудка уропепсиноген в моче исчезает через 24-36 часов. Определение содержания уропепсиногена дает возможность использовать его для оценки реакции организма при различном характере кормления и некоторых заболеваниях.

У свиней, как и других животных, разные кормовые раздражители вызывают специфическую реакцию со стороны желудочных желез. Так, зерновые корма, по сравнению с молоком, вызывают усиление секреции, увеличивается количество сока, повышается его кислотность и переваривающая способность. Силос оказывает сильное стимулирующее действие, повышая сокоотделение в 2-3 раза, а кислотность сока – на 0,1 %. Дрожжеванные корма сокоотделение не повышают, но изменяют качество сока: повышается его кислотность и переваривающая способность.

Соответствующая подготовка кормов для поросят (запаривание, варка, осолаживание, дрожжевание) может в определенной степени компенсировать возрастную неполноценность желудка.

В желудке имеется три слоя гладких мышц, идущих в продольном, косом и поперечном направлениях. Различают 2 основные формы сокращения желудка: тонические и перистальтические (ритмические). Тонические сокращения характеризуются длительным и сильным напряжением мышц желудка, что создает в его полости постоянное отжимание содержимого по направлению к пилорической части. Перистальтические сокращения совершаются в форме волнообразного перемещения кольца сужения от кардиальной к пилорической части

желудка. Кроме того, гладкие мышцы желудка обладают и спонтанными (автоматическими) сокращениями.

Особенностями моторики желудка свиней является непрерывность голодных сокращений и в то же время слабые и поверхностные перистальтические сокращения, которых недостаточно для смешивания его содержимого. Хотя в пилорической части в связи с ее более энергичными сокращениями корм может смешиваться.

Корм при поступлении в желудок наслаивается один на другой и не смешивается. Границы между ними резко очерчены до последних часов пищеварения. Но грубоизмельченные корма при скармливании их вслед за болтушками смешиваются с ними. Поение водой после кормления заметно не отражается на смешивании кормов в желудке.

Двигательная функция желудка стимулируется механическими и химическими раздражениями рецепторного аппарата его слизистой оболочки. Блуждающие нервы усиливают, а симпатические тормозят сократительную функцию желудка. Гуморальными возбудителями моторики являются ацетилхолин, гастрин, гистамин, ионы калия. Тормозящее влияние оказывают адреналин, норадреналин, гастрон, энтерогастрон и ионы кальция.

Переход содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку, или эвакуация, вызывается чередующимся открытием и закрытием пилорического сфинктера. Этот процесс получил название *пилорический рефлекс*. Ведущим фактором регуляции пилорического рефлекса является раздражение механо- и хеморецепторов привратниковой части желудка, что способствует эвакуации, и рецепторов двенадцатиперстной кишки, что тормозит эвакуацию.

Содержимое желудка, имеющее кислую реакцию (благодаря наличию соляной кислоты), раздражает рецепторы пилорической части желудка, и пилорический сфинктер открывается, порция химуса поступает в двенадцатиперстную кишку. Реакция в кишечнике становится кислой. Это раздражает рецепторы двенадцатиперстной кишки и рефлекторно происходит закрытие пилорического сфинктера. Наряду с соляной кислотой закрытие сфинктера вызывает поступление жира в двенадцатиперстную кишку, поэтому жирная пища долго задерживается в желудке. После нейтрализации кислоты в двенадцатиперстной кишке щелочным дуоденальным соком пилорический сфинктер снова открывается.

Скорость перехода содержимого из желудка в двенадцатиперстную кишку зависит от его состава, объема, консистенции, осмотического давления, температуры и рН желудочного содержимого, степени наполнения двенадцатиперстной кишки, состояния сфинктера привратника.

Углеводная пища эвакуируется быстрее, чем пища, богатая белками. Жирная пища переходит в двенадцатиперстную кишку с наименьшей скоростью. Хорошо измельченный корм покидает желудок быстрее, чем плохо измельченный. Проглоченная жидкость проходит в двенадцатиперст-

ную кишку сразу, особенно при заполненном желудке. Гипертонические растворы задерживаются в желудке дольше, чем изотонические.

Примерно через 4-6 ч из желудка эвакуируется около половины пищи, остатки корма могут находиться до 16 ч и более. Установлена прямая зависимость: чем больше степень наполнения желудка, тем больше корма уходит из желудка в кишечник за единицу времени. Скорость эвакуации (количество химуса в единицу времени) наибольшая через 1 час после кормления, в дальнейшем она уменьшается. Среднечасовые порции химуса за сутки составляют 1000-1100 мл. Из-за неполного смыкания пилорического сфинктера у свиней происходит забрасывание содержимого двенадцатиперстной кишки в пилорическую часть желудка – *регургитация*.

### **Пищеварение в кишечнике**

У свиней кишечное пищеварение характеризуется высокой интенсивностью. Тонкий отдел кишечника морфологически делится на двенадцатиперстную, тощую и подвздошную кишки. В двенадцатиперстную кишку открываются своими протоками две крупные застенные железы – печень и поджелудочная железа. У свиней, по сравнению с другими видами животных, тонкий кишечник достаточно длинный (16-25 м) и имеет относительно большую вместимость (9-19 л). Время пищеварения в тонком отделе кишечника – 3-4 ч.

Двенадцатиперстная кишка – длиной до 40-80 см, идет в правом подреберье по печени дорсокаудально и далее направляется краниально вдоль медиального края левой почки, рядом со своим начальным отделом. Тошая кишка длиной 15-20 м, образует множество кишечных петель, висящих на длинной брыжейке.

Подвздошная кишка входит втулкообразно в толстую кишку дорсокраниально и вправо, намечая границу между слепой и ободочной кишками.

Печень у свиньи относительно большая. Левая и правая доли глубокими вырезками разделяются на латеральные и медиальные доли. Квадратная доля чаще треугольной формы. Хвостовой отросток выражен незначительно. Желчный проток открывается обособленно от протока поджелудочной железы на расстоянии 2-5 см от пилоруса. Печень лежит большей частью в правом подреберье, достигая каудально линии позвоночного конца 14-го ребра, а в левом подреберье – уровня позвоночного конца 10-го ребра.

Поджелудочная железа у свиньи серовато-желтой окраски. На ней различают тело, правую и левую доли. Проток открывается на расстоянии 15-25 см от пилоруса.

Стенка тонкого кишечника состоит из следующих оболочек: слизистой, подслизистой основы, мышечной и серозной. Для кишечного эпителия характерна складчатая поверхность, проявляющаяся на разных уровнях организации кишечными складками, ворсинками и микроворсинками.

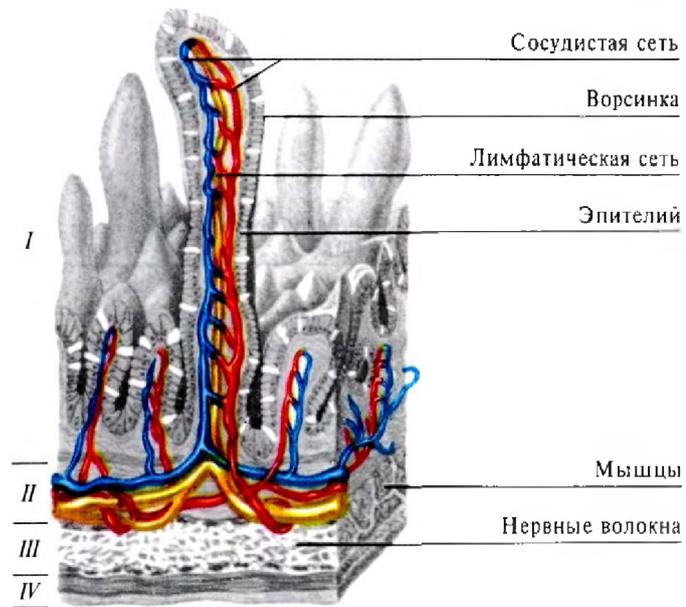
Кишечные ворсинки увеличивают поверхность эпителия в 8 раз, а микроворсинки энтероцитов – еще в 30-60 раз. У свиней хорошо развита слизистая оболочка кишечника. Площадь внутренней поверхности тонкого отдела кишечника у взрослых животных составляет 13-15м<sup>2</sup>, а общее количество ворсинок достигает 24 млн. Количество ворсинок на единицу поверхности слизистой у новорожденных в 2 раза больше, чем у взрослых свиней. Ворсинки у поросят имеют цилиндрическую форму, а у взрослых животных – конусообразную форму.

У основания ворсинок эпителиальный пласт образует пальцевидные выпячивания – *крипты*. На одну ворсинку в тонкой кишке обычно приходится несколько крипт.

Кишечные ворсинки представляют собой микроорганные структуры со своим сосудистым, мышечным и нервным аппаратом. Каждая ворсинка пронизана густой сетью кровеносных капилляров, в ней находятся один или несколько лимфатических синусов, слепо заканчивающихся у ее вершины. В строме ворсинок лежат гладкомышечные клетки, благодаря которым они обладают способностью сокращаться в продольном направлении. Крипты содержат три основных типа клеток: 1) бокаловидные энтероциты, вырабатывающие слизь; 2) энтероциты с базофильными гранулами (клетки Панета); вырабатывающие ферменты; 3) энтерохромафиноциты (эндокринные клетки).

Ворсинки имеют два типа клеток: 1) эпителиоциты с исчерченной каемкой, обеспечивающие всасывание; 2) бокаловидные энтероциты, вырабатывающие слизь. В подслизистом слое двенадцатиперстной кишки располагаются еще трубчатые бруннеровы железы, выделяющие в основном густой, вязкий секрет, защищающий слизистую оболочку от воздействия соляной кислоты желудочного сока.

Поступившие в двенадцатиперстную кишку кормовые массы подвергаются воздействию сока поджелудочной железы, желчи и кишечного сока, которые имеют щелочную реакцию. Общее количество всех пищеварительных соков очень велико – 48-50 л/сутки.



I – слизистая оболочка, II – подслизистая основа, III – мышечная оболочка,  
IV – серозная оболочка

**Рисунок 8 – Строение стенки тонкой кишки (по В. Елисееву)**

*Панкреатический сок* – это прозрачная, бесцветная жидкость щелочной реакции. Удельный вес сока – 1,020-1,021 г/см<sup>3</sup>; pH– 8,5.

В поджелудочном соке 98,6-98,8 % воды и 1,2-1,4 % сухого вещества. В состав сухого вещества входят органические вещества (0,7-1 %) и минеральные соединения (0,4 %): двууглекислый натрий, хлористый натрий, хлористый кальций, фосфорнокислый натрий и др.

Панкреатический сок содержит ферменты, которые обеспечивают гидролиз белков, жиров и углеводов.

#### I. Протеолитические ферменты:

- *Трипсин* – выделяется в виде неактивного трипсиногена, который активируется энтерокиназой (вырабатывается слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки).

- *Химотрипсин* – выделяется в форме неактивного химотрипсиногена и под действием трипсина превращается в химотрипсин.

- *Карбоксипептидаза А и В* – вырабатывается в виде прокарбоксипептидазы А и В, которые активируются трипсином.

- *Эластаза* выделяется в виде проэластазы, которая активируется трипсином.

- *Коллагеназа* выделяется в виде проколлагеназы, которая активируется трипсином.

#### II. Липолитические ферменты:

- *Панкреатическая липаза* – расщепляет жиры до глицерина и жирных кислот (ее действие усиливается в присутствии желчи и ионов Ca<sup>2+</sup>).

- *Фосфолипаза А (лецитиназа)* – расщепляет фосфолипиды до жирных кислот.

#### III. Амилолитические ферменты:

- *α-амилаза* – расщепляет крахмал и гликоген до мальтозы.

- *Мальтаза* – расщепляет мальтозу до глюкозы.

- *Лактаза* – расщепляет молочный сахар на глюкозу и фруктозу.

- *Инвертаза (сахараза)* – расщепляет сахарозу на глюкозу и фруктозу.

#### IV. Нуклеазы:

- *Рибонуклеазы и дезоксирибонуклеазы* – расщепляют нуклеиновые кислоты на мононуклеотиды и фосфорную кислоту.

Установлено, что образование пищеварительных ферментов в железе начинается еще в эмбриональном периоде. У новорожденных животных сок поджелудочной железы характеризуется очень высокой протеолитической активностью, заметно снижающейся с возрастом поросят. Также понижается с возрастом и липолитическая активность поджелудочного сока. Период снижения пищеварительной активности поджелудочного сока во времени соответствует периоду повышения пищеварительной активности желудочного сока.

Панкреатический сок у свиней выделяется непрерывно, усиливаясь при кормлении. В сутки выделяется 7-8 л сока.

Различают три взаимосвязанные фазы секреции панкреатического сока: *сложнорефлекторную, желудочную и кишечную*. Сложнорефлекторная фаза слабовыраженная, непродолжительная, связана с подготовкой корма к скармливанию и его приемом, в результате чего секреция сока увеличивается. Желудочная фаза наступает при поступлении корма в желудок и влиянии на секреторные клетки продуктов переваривания корма, соляной кислоты, гастрин. После перехода содержимого из желудка в кишечник начинается кишечная фаза. Эту фазу поддерживают рефлекторные влияния химуса на слизистую оболочку двенадцатиперстной кишки и гормоны – секретин, панкреозимин, инсулин, простагландины.

Регуляция секреции поджелудочной железы осуществляется рефлекторным и нейрогуморальным путями. Рефлекторная регуляция осуществляется в основном с участием безусловных рефлексов. Рефлекторная дуга секреции сока начинается с ротовой полости при раздражении в ней рецепторов поступающим кормом, а также при раздражении рецепторов желудка и кишечника. По афферентным нервам возбуждение поступает в продолговатый мозг (центр пищеварения). От него возбуждение по эфферентным нервам (блуждающему и симпатическим) передается к железе. Блуждающий нерв способствует выделению сока, богатого ферментами. Симпатические нервы способствуют выделению сока с меньшим содержанием ферментов.

Установлено наличие условнорефлекторной секреции поджелудочного сока. Вид корма, запах и другие условные пищевые сигналы усиливают секрецию сока.

Гуморальную регуляцию секреции обеспечивают всасывающиеся продукты распада веществ, а также гормоны пищеварительного тракта. *Секретин* выделяется клетками слизистой оболочки двенадцатиперстной и верхней трети тонкой кишки в виде просекретина и активируется соляной кислотой. Секретин стимулирует в основном выделение жидкой части сока и бикарбонатов. *Панкреозимин* образуется также в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки. Он усиливает образование ферментов в поджелудочном соке. Усиливают секрецию поджелудочного сока также *инсулин* и *простагландины*. Угнетают секрецию поджелудочного сока *глюкагон*, *норадреналин*, *кальцитонин*, *соматостатин*.

Панкреатический сок, выделяемый рефлекторно, богат ферментами и более густой, а выделяемый под влиянием гуморальных факторов – жидкий, с небольшим содержанием ферментов.

*Желчь* вырабатывается в лизосомах гепатоцитов печени и отводится по внутripеченочным желчным путям (желчным капиллярам, желчным и междольковым протокам), а затем по общему печеночному и пузырному протокам – в желчный пузырь. По общему желчному протоку, открывающемуся в двенадцатиперстную кишку, желчь из пузыря поступает в кишечник.

Различают пузырную и печеночную желчь. Пузырная желчь вследствие всасывания в желчном пузыре воды и выделения муцина его стенками более темная, густая, вязкая. Плотность ее составляет 1,030-1,045 г/см<sup>3</sup>, содержание воды – 85 %, рН – 5,5-6,8. Печеночная желчь находится в желчных протоках, ее плотность составляет 1,010-1,015 г/см<sup>3</sup>, содержание воды – 97,5 %, рН – 8,0.

Сухое вещество желчи представлено:

- желчными пигментами (0,2 %) – билирубин (это продукт расщепления гемоглобина) и биливердин (образуется при окислении билирубина);
- желчными кислотами (0,14 %) – холевая, гликохолевая, таурохолевая, метохолевая, хенодезоксихолевая;
- солями желчных кислот (1 %);
- минеральными солями (0,8 %);
- муцином (0,3 %);
- холестерином и лецитином (0,08 %);
- небольшим количеством ферментов – амилаза, фосфатаза, протеаза;
- мочевиной и мочевой кислотой.

Значение желчи для гидролиза жиров в желудочно-кишечном тракте заключается, прежде всего, в том, что она превращает их в мелкодисперсное эмульгированное состояние, создавая этим благоприятные условия для действия липаз. Соли желчных кислот, соединяясь с жирными кислотами, образуют водорастворимый комплекс (мицеллы), доступный для всасывания, после чего он распадается. Желчные кислоты поступают в печень и снова идут в состав желчи, а жирные кислоты соединяются с уже всосавшимся глицерином, образуя триглицериды. Одна молекула глицерина соединяется с тремя молекулами жирных кислот. Таким образом, желчь обеспечивает всасывание жирных кислот.

Поступившая в кишечник желчь способствует всасыванию жирорастворимых витаминов – ретинола, токоферола, филлохинона, а также ненасыщенных жирных кислот.

Вещества желчи усиливают активность амила-, протео-, и липолитических ферментов панкреатического и кишечного соков.

Желчь стимулирует моторику желудка и кишечника и способствует переходу содержимого из желудка в кишечник.

За счет содержания щелочных солей желчь участвует в нейтрализации соляной кислоты, поступающей с содержимым из желудка в кишечник, этим самым она прекращает действие пепсина и создает условия для действия трипсина.

Белки желчи образуют осадок, связывающий пепсин и этим способствующий защите слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки от разрушающего действия желудочных протеаз.

Компоненты желчи стимулируют секрецию поджелудочного и кишечного соков.

Желчь действует бактерицидно на гнилостную микрофлору желудочно-кишечного тракта и тормозит развитие многих болезнетворных микроорганизмов.

Желчь обладает дезодорирующим свойством.

С желчью экскретируются многие лекарственные вещества и продукты распада гормонов.

Желчь секретируется печенью непрерывно, в кишечник она выделяется постоянно, независимо от степени заполнения желчного пузыря. Сокращение пузыря и выброс желчи из него происходят обычно при приеме корма. Количество вырабатываемой за сутки желчи у свиней составляет 2,5-3,0 л.

Желчеобразовательная и желчеотделительная функции находятся под нейрогуморальным контролем. Стимулируют образование желчи рефлекторные воздействия со стороны желудка и других внутренних органов, реализуемые через блуждающий и диафрагмальный нервы; аналогичным образом действуют секретин и желчные кислоты, находящиеся в крови.

Сокращение желчного пузыря и координированное расслабление сфинктеров осуществляются под влиянием блуждающего нерва при раздражении рецепторов ротовой полости, желудка и двенадцатиперстной кишки. Этот эффект является составной частью сложнорефлекторной фазы пищеварительной секреции. Симпатические нервы вызывают обратный эффект – расслабление пузыря и сокращение сфинктеров. К влиянию нервной системы присоединяется стимулирующий эффект пищеварительных гормонов: *холецистокинина, гастрина, секретина*. Их выделение зависит от состава корма, в частности от содержания в нем жира, усиливающего образование холецистокинина.

*Кишечный сок* представляет собой секрет либеркюновых желез, расположенных в слизистой оболочке на протяжении всего кишечника, и поверхностных бокаловидных клеток. В двенадцатиперстной кишке к нему примешивается сок подслизистых бруннеровых желез. Кишечный сок при отстаивании разделяется на два слоя: нижний – плотный, содержащий слизистые комочки, и верхний – жидкий прозрачный слой. Образование плотной части сока происходит морфонекротическим (голокриновым) типом секреции, связанным с отторжением, слущиванием кишечного эпителия. Жидкая часть сока образуется водными растворами органических и неорганических веществ.

Удельный вес кишечного сока – 1,005-1,015 г/см<sup>3</sup>, имеет щелочную реакцию (рН – 8,5-9,0 в двенадцатиперстной кишке, 7,5-8,5 – в тощей и подвздошной кишках). Кишечный сок состоит из воды – 97,6 % и сухого вещества – 2,4 %.

Основная масса ферментов (их более 20) находится в плотной части и больше всего – в краниальном отделе тонкого кишечника, а также в верхних слоях слизистой оболочки.

Протеолитические ферменты кишечного сока:

- *аминопептидаза, аминотрипептидаза, дипептидаза* – действуют на различные пептиды с освобождением аминокислот. Кишечный сок не гидролизует нативные белки, за исключением казеина;

- *энтерокиназа (энтеропептидаза)* – продуцируется в начальной части тонкого отдела кишечника. Она гидролизует трипсиноген и прокарбоксихептидазу, превращая их в активные ферменты. Действие ее на другие белки ограничено ввиду высокой специфичности.

Амилолитические ферменты кишечного сока:

- *α-амилаза, мальтаза, сахараза, лактаза* – гидролизуют дисахариды до моносахаридов.

Липолитические ферменты кишечного сока:

- *липаза* – расщепляет жиры, но содержание ее в кишечном соке незначительно;

- *фосфолипаза* – действует на эфирные связи фосфолипидов, расщепляя их на жирные кислоты, глицерин и фосфаты.

*Щелочная и кислая фосфатаза* образуется преимущественно в верхнем отделе кишечника. В щелочной среде гидролизуют сложные эфиры ортофосфорной кислоты, отщепляя от них фосфат. Активность этих ферментов выше у животных с однокамерным желудком в сравнении со жвачными. *Кислой фосфатазы* больше присутствует у молодняка.

Панкреатические и кишечные ферменты взаимодействуют в их влиянии на субстрат. Комбинированное, поэтапное воздействие нескольких ферментов приводит к тому, что крупные молекулы, поступающие в кишечник, расщепляются на составные элементы, которые затем всасываются и усваиваются организмом.

Количество выделяемого за сутки кишечного сока составляет у свиньи 4-6 л.

Секреция кишечного сока происходит непрерывно. Для кишечника характерен голокриновый тип секреции, т.е. с отторжением секреторной клетки. В процессе секреции кишечных желез слущивается огромное количество эпителиальных клеток.

Регуляция деятельности кишечных желез в значительной мере автономна; она осуществляется при участии механо- и хеморецепторов и интрамуральных сплетений по принципу периферических рефлексов. Рефлекторное влияние рецепторов ротовой полости выражено слабо и только в краниальных отделах тонкого кишечника. Влияние экстерамуральных нервов (в частности, блуждающего) у свиней признается лишь в отношении выработки ферментов. При денервации кишечника происходит сбой в деятельности секреторных клеток: сока выделяется много, но он беден ферментами. При раздражении блуждающего нерва выделяется больше кишечного сока и увеличивается содержание в нем ферментов. При повышении тонуса симпатического нерва сокоотделение тормозится.

Никитин Ю. И. вырабатывал условный рефлекс на выделение кишечного сока у свиней.

Механические и химические раздражители также вызывают усиление секреции. Так, введение в отрезок кишки, изолированный по Тирри-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 (мейсснерово и ауэрбахово сплетения), расположенные в стенке кишечника.

Гуморальная стимуляция секреции кишечного сока осуществляется *дуокрином* и *энтерокрином*. Дуокринин вызывает секрецию преимущественно дуоденальных желез, а энтерокринин – секрецию других кишечных желез. Адреналин тормозит секрецию кишечного сока.

Секреторная функция кишечника тесно связана с моторной: усиление моторики способствует выведению сока из крипт и обычно сопровождается повышением сокоотделения.

Содержимое желудка, поступающее в двенадцатиперстную кишку, под воздействием желудочного сока, кишечного сока и желчи приобретает вид жидкой гомогенной массы, называемой *химусом*. Его общее количество в среднем за сутки проходит по кишечнику 35-40 л.

Основную массу химуса (около 75 %) составляют пищеварительные соки, поскольку с соками выделяется большое количество эндогенных питательных веществ. Общее количество белка, липидов, минеральных веществ, проходящих с химусом, значительно превышает поступление с кормами.

Кишечный химус является той особой «внутренней средой», через которую реализуется обменная функция пищеварительного тракта и в которой питательные вещества гидролизуются до усвояемых форм.

В тонком кишечнике происходит два типа гидролиза питательных веществ: *полостной* и *мембранный (пристеночный)*. Полостной гидролиз осуществляется за счет ферментов панкреатического и кишечного сока, а также желчи, которые поступают в полость кишечника и действуют на пищевые вещества, предварительно обработанные в желудке. При этом гидролизуются крупномолекулярные соединения, образуются в основном олигомеры (простые пептиды, дисахариды, ди- и моноглицериды). На этом этапе происходит примерно 20-50 % гидролиза питательных веществ.

Второй этап гидролиза – мембранное пищеварение – составляет 50-80 % гидролиза. Происходит в околосмембранном слое, на поверхности и в самих мембранах микроворсинок кишечных эпителиоцитов. Слизь, выделяемая бокаловидными клетками, образует на поверхности щеточной каймы мукополисахаридную сеть – *гликокаликс*. Гистохимически на микроворсинках обнаружены не только мукополисахариды, но и связанные с ними ферменты. Длина каждой микроворсинки – 0,55-1,10 мкм, толщина –

0,05-0,08 мкм, просвет между микроворсинками – 0,01-0,02 мкм. Микроворсинки образуют щеточную кайму, которая более чем в 30 раз увеличивает поверхность эпителия тонкого кишечника.

Образовавшиеся при гидролизе продукты (в основном мономеры) транспортными системами тех же мембран переносятся в эпителиоциты кишечника, а затем в кровь. Таким образом, пищеварение рассматривается как трехфазный процесс: полостное пищеварение → мембранное пищеварение → всасывание.

Ферменты, осуществляющие мембранный гидролиз, либо абсорбируются из химуса ( $\alpha$ -амилаза, липазы, трипсин), либо синтезируются в кишечных эпителиоцитах и переносятся на поверхность мембран микроворсинок (*дисахаразы,  $\alpha$ -амилаза, аминопептидазы, щелочная фосфатаза*).

Биологический смысл пристеночного пищеварения как механизма заключительной стадии переваривания корма заключается в его высокой экономичности, стерильности (бактерии не проникают сквозь слой гликокаликса), эффективном сопряжении процессов переваривания и всасывания. В целом процессы мембранного пищеварения слабо выражены в двенадцатиперстной кишке, максимально проявляются в краниальном отделе тощей кишки и практически отсутствуют в каудальном отделе подвздошной кишки.

Морозов И. А. и др. считают, что трехзвенная схема ассимиляции не отражает все известные пищеварительные и транспортные процессы в тонкой кишке. Эта схема не учитывает существование пристеночного слоя и его вклад в сумму гидролитических процессов. Они предлагают включить в этап пищеварения в пристеночном слое внутриклеточное интравезикулярное мембранное пищеварение и пищеварение в собственной пластинке слизистой оболочки тонкой кишки.

Толстый кишечник состоит из слепой, ободочной и прямой кишок. Начинается с илеоцекального сфинктера и заканчивается задним проходом – анусом. У свиньи слепая кишка конусовидная, на наружной поверхности ее тянутся три мышечные тени, вследствие чего стенка кишки собирается в поперечные складки (кармашки). Ободочная кишка закручена в спиральный конус. Центростремительные витки ее с двумя тенями идут по периферии, центробежные (гладкие) – внутри конуса. Длина слепой кишки взрослой свиньи – около 25 см, ободочной и прямой – 5-6,2 м.

Химус из подвздошной кишки поступает в слепую порциями через илеоцекальный сфинктер. Факторами, способствующими переходу, являются: рефлекторное раскрытие сфинктера, перистальтические волны подвздошной кишки, расслабление тела слепой кишки и «засасывание» ею содержимого. При наполнении слепой кишки сфинктер плотно закрывается.

Время пищеварения в толстом отделе кишечника у свиньи – около 13 ч, при этом расщепляется до 9 % углеводов и 10-90 % клетчатки.

В толстом кишечнике ферментативными системами и микроорганизмами завершается пищеварительный процесс. Слизистая оболочка толстого отдела кишечника не имеет ворсинок, богата бокаловидными клет-

ками, вырабатывающими слизь. Она содержит много складок и крипт, в которые открываются протоки кишечных желез. Сок выделяется непрерывно под влиянием механических и химических раздражителей слизистой оболочки. Сок имеет щелочную реакцию (рН 7,6-7,9), содержит небольшое количество пептидаз, амилаз, липаз, нуклеаз. Энтеропептидаза и сахараза отсутствуют. Также сок содержит много отторгнутых клеток эпителия, лимфоцитов, слизи.

Общее количество кишечного сока, выделяемого собственными железами толстых кишок, невелико: оно составляет 10-15 % количества сока, выделяемого в тонких кишках. Щелочная реакция сока нейтрализует образующиеся кислоты брожения и поддерживает рН содержимого на уровне 6,9-7,2.

Основной процесс расщепления питательных веществ в толстом кишечнике осуществляется в результате деятельности микроорганизмов, которым здесь предоставлены благоприятные условия. В 1 г содержимого находится до 15 млрд бактерий и различных простейших. Основную массу микрофлоры составляют облигатные анаэробы, и лишь 10-15 % представлены кишечной палочкой, лактобациллами, стрептококками и др. Наличие бактерий в желудочно-кишечном тракте является необходимым условием нормального существования организма. Микрофлора обеспечивает разложение и утилизацию непереваренных остатков корма и компонентов пищеварительных секретов, подавляет развитие патогенных (в частности гнилостных) микробов, участвует в синтезе витаминов группы В и К, выполняет антигенную и барьерную функции, способствуя нормальной деятельности иммунной системы. Микрофлора влияет на скорость обновления кишечного эпителия, толщину кишечной стенки, образования иммунных глобулинов типа А.

Пищеварительная роль микрофлоры заключается, прежде всего, в расщеплении и сбраживании сырой клетчатки с образованием летучих жирных кислот (ЛЖК) и газов, но в незначительной степени (в сутки образуется 40-50 г ЛЖК). Соотношение кислот брожения составляет: уксусная – 62 ммоль %, пропионовая – 28 ммоль %, масляная и другие кислоты – 10 ммоль %. ЛЖК всасываются в кровь и являются энергетическим субстратом, а газы удаляются из организма.

У свиней переваримость клетчатки может резко колебаться, в зависимости от вида корма и его подготовки к скармливанию. Так, клетчатка соломы, обработанная щелочью, усваивается гораздо лучше, чем необработанная. В толстый кишечник свиньи поступает около 14 % углеводов, а переваривается до 9 %.

Наряду с клетчаткой бактерии толстого кишечника ферментируют и другие полисахариды, в частности крахмал. Установлено, что сырой картофель слабо переваривается пищеварительными ферментами желудка и тонкого кишечника свиньи. В толстых кишках зерна крахмала разрушаются, и промежуточные продукты гидролиза сбраживаются до ЛЖК. При кормлении свиней сырым картофелем в толстом кишечнике увеличивается

в 3-4 раза число амилолитических бактерий и продуктов их ферментации. Перевариванию с участием протеолитических и амилолитических бактерий подвергаются также труднорастворимые белки и липиды.

Азотистые вещества в кишечнике свиней используются микроорганизмами для построения белка своего тела и, поскольку в толстой кишке микроорганизмы не перевариваются, оказываются потерянными для животного.

Поскольку большая часть витаминов сосредоточена в микробных клетках, которые, как отмечалось, в толстом кишечнике не перевариваются, доступность их, видимо, ограничена.

Часть белков подвергается бактериальному гниению с образованием аминокислот, аммиака, углекислого газа, сероводорода и некоторых ядовитых веществ: крезол, фенол, индол, скатол. Продукты гниения поступают в кровь и обезвреживаются в печени благодаря соединению с серной и глюкуроновой кислотой.

В толстом отделе кишечника у свиней переваривается и усваивается до 30 % белка. Сбалансированные по содержанию углеводов и белков рационы уравнивают процессы брожения и гниения.

В содержимом толстого отдела кишечника происходят различные биохимические процессы: образуются сульфиды, билирубин превращается в стеркобилин, холестерин – в копростерин. Через толстый кишечник выделяется мочевины и некоторые минеральные вещества. В нем происходит интенсивное всасывание воды (в результате чего содержимое сгущается в 15-20 раз) и формирование кала.

Сокращения кишечника обеспечивают продвижение, перемешивание, дробление, частичное разминание содержимого. Моторная деятельность кишечника соответственно распределяет содержимое по кишечному тракту, определяет оптимальную продолжительность пребывания кормовых масс в каждом его участке, способствует выведению секретов из кишечных желез и всасыванию.

В кишечной стенке различают два мышечных слоя, идущих в спиральном направлении: наружный – продольный и внутренний, более мощный – циркулярный. Взаимодействие этих слоев обеспечивает многообразные формы движений кишечника: перистальтические, ритмические, маятникообразные, тонические.

*Перистальтические сокращения* обусловлены координированной последовательной деятельностью разных слоев мышц. При этом происходит сокращение кольцевых мышц верхнего участка кишки и выдавливание химуса в одновременно расширяющийся (за счет сокращения продольных мышц) нижний участок. Распространяющаяся волна перистальтики обеспечивает продвижение химуса со скоростью 1-2 см/с. По длине кишки проходит одновременно несколько перистальтических волн. Их частота и направление зависят от датчиков ритма (групп гладкомышечных клеток, расположенных в двенадцатиперстной и подвздошной кишках). Если

кольцо сужения распространяется по кишечнику в краниальном направлении, то такая форма движения называется *антиперистальтической*.

*Ритмическая сегментация* обусловлена синхронным сокращением и расслаблением циркулярных мышц с возникновением поперечных перетяжек кишки на расстоянии 6-8 см друг от друга. Перетяжки разделяют кишку на сегменты, в которых химус перетирается и перемешивается. Через некоторое время поперечные перетяжки расслабляются и вновь возникают, но уже в других местах (частота следования – 20-30 в 1 мин.).

*Маятникообразные движения* возникают при синхронных сокращениях круговых и продольных мышц на определенном участке кишечника. В результате изолированный участок то укорачивается, одновременно расширяясь, то удлиняется и суживается. Эти сокращения способствуют перемешиванию и гомогенизации химуса.

*Тонические сокращения* характеризуются длительным тонусом гладких мышц кишки, на их фоне происходят и другие виды сокращения кишечника. Они имеют небольшую скорость или вообще не распространяются, суживая просвет кишки на значительном расстоянии. Тонические сокращения часто возникают при патологии.

Моторная функция кишечника регулируется миогенными, нервными и гуморальными механизмами. Миогенные механизмы имеют в основе автоматизм гладкомышечных клеток, которые способны генерировать биопотенциалы и сокращаться в определенном ритме.

Нервная регуляция моторики осуществляется интрамуральными нервными сплетениями (ауэрбаховским и мейснеровским) и экстрамуральными (вегетативными) нервами. Нервные сплетения обеспечивают местное рефлекторное действие рецепторов слизистой кишечника его содержимым. Экстрамуральные нервы – блуждающий и чревной – передают возбуждение через холинергические, адренергические и пуринаргические интрамуральные нейроны и соответствующие рецепторы гладких мышц. Парасимпатические нервы (волокна) стимулируют моторику с помощью ацетилхолина, который взаимодействует с Н-холинреактивными структурами вегетативных ганглиев и М-холинреактивными структурами гладких мышц. Симпатические нервы тормозят моторику с помощью норадреналина, взаимодействующего с адренергическими нейронами и  $\beta$ -адренорецепторами гладких мышц.

Симпатические и парасимпатические нервы являются проводниками тормозящих и возбуждающих влияний из ЦНС, прежде всего, из структур пищевого центра. При действии пищевых раздражителей возникают интегративные рефлексы, отражающиеся на моторике кишечника. Гуморальная регуляция моторики осуществляется гормонами и биологически активными веществами. Стимулируют моторику тонкой кишки *окситоцин, гастрин, серотонин, гистамин, простагландины*; тормозят – *адреналин и норадреналин*.

У свиней после разового кормления в течение 4-6 часов около половины поступившего корма проходит через желудочно-кишечный тракт.

Через тонкий отдел кишечника меченый корм проходит за 5-6 часов, а через толстый кишечник – 8-10 часов. В кале непереваренные остатки меченого корма начинают появляться через 11-13 час. Основное количество пищевой массы проходит весь желудочно-кишечный тракт за 24-36 часов, а заканчивается выделение меченого корма только через 4-5 дней.

Основным местом всасывания питательных веществ корма у свиней являются тонкая и подвздошная кишки. Это связано с тем, что в содержимом этого отдела кишечника имеется большое количество продуктов гидролиза и воды, а также с морфофункциональными особенностями слизистой оболочки. Общая всасывающая поверхность тонкого кишечника у свиньи составляет 7-8 м<sup>2</sup>. В слизистой оболочке кишечника имеется до 50 ворсинок на каждый квадратный миллиметр. И если учесть, что на 1 м<sup>2</sup> поверхности мерцательного эпителия, который покрывает ворсинку, имеется щеточная кайма, состоящая из 100-200 млн цилиндрических выступов цитоплазмы (видны только под электронным микроскопом), то общая всасывательная поверхность кишечника составляет около 600 м<sup>2</sup>. К каждой ворсинке подходят мелкие артерии, которые разветвляются в густую сеть капилляров. Если всасывание не происходит, то большая часть капилляров ворсинки не функционирует. Поверхность капилляров составляет 80 % поверхности эпителия и, следовательно, эпителий кишечника соприкасается с кровью на большей поверхности, что способствует всасыванию. Внутри ворсинки имеется и лимфатический сосуд с клапанами, благодаря чему лимфа оттекает только в одном направлении.

В ворсинке имеются гладкие мышцы, которые ритмически сокращаются, выжимая кровь и лимфу, а после расслабления через эпителиальные клетки вновь всасываются питательные вещества. Скорость сокращения ворсинки – 6 раз в одну минуту. Сокращение ворсинок усиливается при раздражении чревных нервов. В слизистой оболочке вырабатывается гормон *вилликинин*, возбуждающий сокращение ворсинок, что увеличивает всасывание. К веществам, которые увеличивают всасывание (движение ворсинок), относятся лук, чеснок, перец в больших разведениях (65 раз), растворы глюкозы, гистамин; тормозят всасывание ионы Ca<sup>++</sup> и K<sup>+</sup>.

В тонком отделе всасываются аминокислоты, продукты гидролиза белков, жиров, углеводов. Слизистая оболочка взрослых свиней непроницаема для нативных молекул белка. У новорожденных поросят эпителий кишечника пропускает белки молозива (даже глобулины, иммуноглобулины). Скорость всасывания отдельных аминокислот различна. Белки животного происхождения перевариваются и всасываются на 95-99 %, растительного – на 75-80 %.

Всасывание белков в толстом отделе кишечника очень незначительно. 50 % продуктов расщепления белков всасывается в виде аминокислот, а другая половина – в виде полипептидов. После всасывания белки синтезируются в печени и мышцах.

Всасывание продуктов гидролиза жира происходит в тонком отделе кишечника, ниже места впадения желчного протока. Жиры всасываются в

форме глицерина и жирных кислот (омыленных, т. е. в соединении с желчными кислотами). В цитоплазме эпителиальных клеток происходит расщепление их на жирные и желчные кислоты: происходит ресинтез триглицеридов, которые поступают в лимфатические сосуды. В кишечнике гидролизуются 40 % жиров. Жиры разных видов всасываются с различной скоростью, но с низкой точкой плавления быстрее всасываются. Накопление жира у животных происходит главным образом в подкожной клетчатке и сальнике.

Всасывание углеводов происходит в виде моносахаридов в тонком и толстом кишечнике. Глюкоза и галактоза в кишечнике соединяется с фосфорной кислотой, что усиливает всасывание. В транспорте глюкозы большую роль играют натрий и щелочная фосфатаза. Поступают углеводы в кровь, но часть их – и в лимфу.

Микроэлементы всасываются в виде органических и неорганических соединений. Наиболее быстро всасывается калий, затем натрий и медленно – кальций и магний. Между калием и кальцием имеется конкурентное взаимодействие. Избыток калия тормозит всасывание кальция. Это надо учитывать при составлении рационов. К сожалению, в кормлении животных, особенно свиней, это не учитывается. В тонком отделе всасывается вода в большом количестве. Таким образом, процесс всасывания питательных веществ корма в основном совершается в тонком отделе кишечника.

В толстом отделе кишечника завершается процесс всасывания и образуется кал за счет интенсивной реабсорбции воды. В слепой и ободочной кишках всасываются летучие жирные кислоты, моносахариды, аминокислоты, аммиак, мочевины и другие продукты расщепления.

Процесс всасывания регулируется рефлекторным и гуморальным путем. Рефлекторная регуляция осуществляется при участии рецепторов пищеварительного тракта, от которых постоянно поступает информация в центральную нервную систему о процессах гидролиза и концентрации веществ. Установлено, что раздражение гипоталамуса вызывает изменение всасывания в кишечнике.

Гуморальная регуляция основана на действии гормонов надпочечников, поджелудочной, щитовидной, паращитовидных желез и задней доли гипофиза. После удаления обоих надпочечников нарушается всасывание углеводов и липоидов и большая часть этих веществ выделяется с калом. Гормон поджелудочной железы – *инсулин* – способствует всасыванию глюкозы, что обеспечивает образование гликогена в кишечной стенке. *Тироксин* повышает, а *питуитрин* понижает всасывание глюкозы.

*Дефекация* (от латинского *faecies* – отстой, гуща) – это сложнорефлекторный процесс удаления из кишечника фекальных масс. Различают две фазы: *афферентную* (формирование позыва) и *эфферентную* (освобождение от фекалий).

Позыв возникает при повышении давления в прямой кишке до 50-60 мм рт. ст. Импульсы поступают по афферентным вегетативным волокнам в центр дефекации в пояснично-крестцовом отделе спинного мозга.

По эфферентным путям возбуждение направляется к внутреннему (гладкомышечному) и наружному (скелетномышечному) сфинктерам, которые в промежутках между актами дефекации тонически сокращены. Происходит ослабление сфинктеров и одновременно перистальтические сокращения прямой кишки и нижних отделов ободочной кишки. Выделению фекалий способствует сокращение мышц брюшной стенки и диафрагмы, при котором повышается внутрибрюшное давление («натуживание»). Описанный рефлекс осуществляется непроизвольно. Поскольку наружный сфинктер может сокращаться и расслабляться произвольно, существует и произвольный компонент акта дефекации. Высшие центры, регулирующие этот процесс, расположены в продолговатом мозге, гипоталамусе, лимбической коре и моторной зоне коры головного мозга. После перерезки спинного мозга на уровне верхних поясничных сегментов дефекация становится непроизвольной.

Боль, испуг тормозят акт дефекации через симпатические нервы. Растяжение желудка вызывает сокращение прямой кишки и позывы к дефекации.

У свиней легко вырабатывается условные рефлекс на место и время акта дефекации. Дефекация осуществляется в среднем 4 раза в сутки и выделяется 0,5-3,6 кг кала. Неприятный запах кала свиней обусловлен в основном скатолом – это конечный продукт бактериального гниения.

В сухом веществе кала домашней свиньи содержится 10-20 % протеина, 3 % жира, 40 % клетчатки, 35 % растворимых углеводов, 5 % золы. От 35 до 55 % массы фекалий свиньи составляют тела микроорганизмов (в основном погибшие). Реакция кала слабокислая, но может быть нейтральной или слабощелочной.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Пищеварение в ротовой полости.
2. Пищеварение в желудке.
3. Пищеварение в кишечнике.

### **Тема 10. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У ПТИЦ**

**Цель занятия:** изучить особенности пищеварительных процессов у птиц.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, с.-х. птицы, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия и знакомятся с особенностями пищеварения в ротовой полости и зобе, желудке и кишечнике у зерноядных и водоплавающих птиц.

Пищеварительная система птиц имеет морфофизиологические особенности, связанные с адаптацией к полету.

1. Отсутствие зубов, наличие клюва, простая структура носоглотки, отсутствие надгортанника.
2. Наличие зоба или расширения пищевода.
3. Наличие двухкамерного желудка, состоящего из железистого и мышечного отделов.
4. Короткий тонкий кишечник.
5. Крупные печень и поджелудочная железа.
6. Наличие двух слепых кишок и клоаки, отсутствие ободочной кишки.
7. Быстрота и высокая интенсивность процессов переваривания, всасывания и усвоения питательных веществ.
8. Высокая скорость прохождения пищевых масс по пищеварительному тракту.
9. Высокая пластичность и приспособленность к типу корма.

Основными кормами для птиц служат продукты растительного (зерно злаковых и бобовых, корень, стебель и листья) и животного происхождения (черви, насекомые и их личинки). По способу питания птиц принято делить на преимущественно растительноядных (гуси), мясоядных (утки) и всеядных (куры). В условиях интенсивного промышленного производства это деление домашних птиц потеряло смысл, так как основным кормовым средством становятся энергетические комбикорма.

### **Пищеварение в ротовой полости и зобе**

Прием корма у птиц связан с ощущением чувства голода. Соответствующие центры гипоталамуса вызывают пищевое поведение.

У кур отыскивание корма происходит под контролем зрения и осязания, обонятельная и вкусовая чувствительность играют второстепенную роль. Птица легко отличает пустые зерна от полных. У гусей и уток хорошо развита вкусовая рецепция. Гуси отдают предпочтение моркови, морковной ботве, хвощам. Куры, индейки и голуби обладают только «дневным зрением», что обусловлено отсутствием в их сетчатке «колбочек». Поэтому световой режим сильно влияет на поедаемость кормов. Куры, даже будучи в голодном состоянии, не клюют зерно, если оно затенено.

Корм захватывается клювом, форма которого неодинакова. У кур, индеек он короткий, заостренный, твердый. У уток мягкий, по краям находятся пластинки («зубы») для отцеживания корма, на клюве – ороговевший выступ (ноготок или коготок), служащий для обрывания травы. На языке есть ороговевшие сосочки, помогающие брать и удерживать корм. Число клевательных движений у кур – 180-240 в 1 мин., у индеек – 60. Утки захватывают корм клювом как ложкой. Воду птицы пьют запрокидывая голову.

У птиц из-за отсутствия мягкого нёба и надгортанника ротовая полость и глотка объединены в «ротоглотку». Одна из особенностей птиц –

отсутствие зубов. Поэтому механической обработки корма в ротовой полости не происходит. В полости клюва находятся многочисленные, но слабо развитые слюнные железы, выделяющие немного слюны. Они представлены челюстными, подъязычными и железами угла рта.

По характеру секрета слюнные железы относятся к типу слизистых. В слюне много муцина, из ферментов есть амилаза и мальтаза, но с низкой активностью. В связи с тем, что корм в полости клюва находится коротко-временно и не пережевывается, действие амилазы проявляется в зобе. Общий объем слюны у кур составляет 7-30 мл в сутки. Слюна состоит в основном из слизи, секретируемой слизистыми железами, необходимой для смазывания корма. Она способствует также транзиту пищевого корма сквозь ротоглотку в проксимальную часть пищевода. У отдельных видов птиц (воробьи, гуси) выявлено наличие амилазы в слюне, которая отсутствует у кур и индюков. Активность амилазы коррелирует с размером и степенью развития зоба. Слюна выполняет и другую роль. Учитывая ее адгезивный характер, у стрижей это важно при строительстве гнезда, при захвате насекомых.

После ослюнения корма происходит акт глотания. Он начинается с быстрых движений языком по направлению к глотке. Проглатыванию корма помогают быстрые движения головы. В это время происходит расширение глотки и перистальтика пищевода. Корм проходит в пищевод. Пищевод сравнительно длинный у большинства птиц и представляет собой очень растянутую трубку, покрытую многослойным плоским эпителием. Он обладает множеством слизистых желез. Из пищевода пища попадает в зоб, который находится в границах шейной части и внутри груди.

У **зерноядных птиц** (кур, индеек, цесарок и голубей) зоб хорошо развит. Входное и выходное отверстия зоба ограничены сфинктерами. У **воробьев** зоб веретенообразный и не обладает большой возможностью депонирования кормовых масс. Емкость зоба и его депонирующая способность зависят от живой массы птицы. У курицы зоб на 27 % превосходит таковой у петухов. Величина рН содержимого зоба – 4,5-5,5. У кур вместимость зоба – 100-120 г зерна. Время пребывания корма в нем – от 3-4 до 16-18 ч и зависит от вида корма: твердый и сухой корм находится дольше, чем мягкий и влажный, а жидкий не задерживается.

У уток и гусей имеется ложный зоб – ампуловидное расширение пищевода. Слизистая зоба образована железистым эпителием. Ферменты не вырабатываются. Секреторная активность зоба очень слабая. Отмечают лишь выраженную секрецию слизи слизистыми железами пищевода и при входе в зоб, что обеспечивает пропитывание и разложение пищи.

Зоб является органом – депо корма, вместе с тем корм в нем размягчается, набухает, перемешивается. Здесь происходит частичное переваривание питательных веществ главным образом за счет ферментов корма, ферментов слюны и микроорганизмов, поступающих вместе с кормом. Основные обитатели содержимого зоба – лактобациллы, кишечная палочка, энтерококки, грибы, дрожжи, инфузории. Микрофлора осуществляет

расщепление белков, жиров и особенно углеводов. Довольно интенсивно сбраживаются углеводы с образованием ЛЖК и молочной кислоты. Первые стадии переваривания углеводов происходят на уровне зоба благодаря действию амилаз слюны, микроорганизмов. У петухов распад сахаров в зобе и появление молочной кислоты осуществляются во время фазы роста микроорганизмов.

Вопрос о всасывании продуктов переваривания стенкой зоба остается нерешенным. Пищеварение в зобе осуществляется за счет ферментов кормов и микрофлоры. При этом переваривается до 15-20 % углеводов, включая крахмал. Переваривание белков и жиров в зобе не имеет практического значения. Моторная функция зоба осуществляется в виде 10...12 периодических сокращений в 1 ч.

У голубей в зобе образуется «зобное молочко» белая жирная масса, продукт модифицированных эпителиальных клеток зоба. В его составе до 40 % сухих веществ, 16 % белка, 11 % липидов, 1,3 % минеральных солей; витамины А и группы В. «Зобным молочком» голуби кормят своих птенцов в первые 10-16 сут.

Между наполнением зоба и желудка имеется взаимосвязь. Импульсы из «пустого» желудка рефлекторно вызывают сокращение зоба и эвакуацию его содержимого. «Полный» желудок тормозит моторику зоба. Иннервируется зоб блуждающими нервами. Эвакуация содержимого из зоба начинается через 1-3 ч после кормления. Общая продолжительность пребывания пищи в нем у кур, индеек, голубей составляет 3...18 ч. Для прохождения одной порции химуса из зоба в желудок затрачивается в среднем 14 с.

Основная форма сокращения зоба перистальтическая. Сокращения зависят от степени его наполнения. Пустой зоб сокращается чаще, но с малой амплитудой. Моторика зоба регулируется симпатическими и парасимпатическими нервами. Раздражение парасимпатических нервов усиливает моторику, симпатических – тормозит.

У кур скорость прохождения корма из зоба зависит не только от количества и вида принятого корма, но и от способа его приготовления. Так, овес остается в зобу дольше, чем кукуруза и пшеница. Цельные зерна остаются дольше, чем дробленые, а последние дольше, чем кукурузная мука. Вареный овес покидает зоб быстрее, чем сухой, увлажненные отруби – быстрее, чем сухие. При скармливании порции ячменя после 12-часового голодания полное опорожнение зоба наступает через 8,5 ч, после 24-часового – через 19 ч, а после 36-часового – через 25 ч. При этом в первые 2 ч эвакуация содержимого зоба происходит более интенсивно, затем снижается, но к концу полного опорожнения его эвакуаторная деятельность вновь усиливалась. При забое кур через разные промежутки после кормления установлено, что продвижение химуса из зоба в желудок происходит наиболее интенсивно в течение первых 7 ч после приема корма.

## Пищеварение в желудке

Из зоба кормовая масса по зазобному отрезку пищевода попадает в желудок. Желудок птиц включает в себя два отдела: железистый и мышечный. **Железистый желудок** напоминает простой желудок млекопитающих; сильнее развит у хищных птиц. В слизистой насчитывается 30-40 пар крупных трубчатых желез, выводные протоки которых открываются на складках слизистой специальными сосочками. Емкость железистого желудка очень мала. Корм в нем не задерживается, поэтому и переваривания практически не происходит. Железистый желудок лишь «поставщик» желудочного сока: в 1 ч на 1 кг веса отделяется 6-9 мл желудочного сока. Секретия желудочного сока непрерывная, с волнообразными колебаниями интенсивности, усиливается после приема корма. Объем выделяемого сока зависит от уровня пищевой возбудимости, вида корма (усиливается при даче овса, комбикорма), физиологического состояния птицы (секретия усиливается в период яйценоскости и снижается при линьке) и условий содержания. Даже кратковременное повышение температуры до 35 °С резко угнетает сокоотделение. Неполюценное и однообразное кормление, недостаток в рационе минеральных веществ и витаминов ослабляют секретию. Установлены две фазы желудочной секретии: сложнорефлекторная и нейрохимическая.

Секретия желудочного сока после приема корма достигает 30 мл в 1 ч. Железы желудка также вырабатывают слизь и соляную кислоту. Соляная кислота способна ежедневно растворять 7...8 г карбоната кальция; отсюда понятна важная роль железистого желудка в метаболизме кальция, особенно у кур-несушек. Величина рН желудочного сока равна 1...2.

Ферменты желудочного сока представлены пепсинами, действующими на белки. Концентрация пепсина более высокая у плотоядных птиц по сравнению с травоядными, например, у голубей она выше, чем у кур. Кроме пепсиногена в желудочном соке обнаружены другие протеолитические ферменты, в частности желатиназа. Липаза и химозин отсутствуют.

Будучи подвергнутой обработке соком железистого желудка, кормовая масса быстро покидает железистый желудок и переходит в мышечный желудок, где осуществляется основной процесс пищеварения.

Основные процессы желудочного пищеварения происходят в **мышечном желудке**. Этот специализированный орган является гомологом пилорического отдела желудка млекопитающих, но выполняющим особую функцию. Мышечный желудок дискообразной формы с мощной гладкой мускулатурой. Его основная функция — сдавливание и перетирание пищи. Через каждые 20...30 с происходят его периодические сокращения, в результате которых пища перемешивается. Давление в полости желудка у кур достигает 100-160, уток – 180, гусей – 265-285 мм рт. столба.

Слизистая оболочка ороговеет и называется *кутикулой* (кератиноидным покровом), состоящим из углеводно-протеинового комплекса, подобного мукополисахариду. Кутикула имеет механическое значение и предохраняет стенку желудка от действия пепсина и проникновения бакте-

рий в кровь. Всасывание через кутикулу не происходит. Наиболее развита кутикула у птиц, получающих сухой и твердый корм. При длительном кормлении влажным кормом кутикула постепенно размягчается и даже исчезает.

В полости мышечного желудка присутствуют камешки, стекло, гравий и другие инородные тела – гастролиты, служащие для растирания и перемалывания корма. Курам лучше давать гравий из кварцита, который не следует заменять песком, ракушкой, известью, мелом, гипсом, так как, растворяясь соляной кислотой, они нарушают желудочное и кишечное пищеварение. При отсутствии гастролитов переваримость корма снижается. Основным стимулом для сокращения во время пищеварения – механическое раздражение стенки желудка. Регуляция моторной деятельности осуществляется нервно-гуморальным путем. Стимулирует моторику блуждающий нерв.

Помимо перетирания пищи в мышечном желудке происходят интенсивные протеолитические процессы. Кроме белков здесь расщепляется 17-25 % углеводов, 9-11 % жиров. Наиболее высокая интенсивность желудочного пищеварения у гусей, у них переваривается 20-40 % корма. Опорожнение желудка у птиц происходит рефлекторно. Однако пилорический рефлекс у птиц не аналогичен таковому у млекопитающих в силу особенностей строения сфинктера и наличия кислой среды по обе стороны от него.

У водоплавающих птиц выделяют третий отдел в желудке, расположенный после мышечного желудка, – пилорический желудок. Вероятно, он обеспечивает роль фильтра, препятствуя прохождению крупных пищевых частиц. У гусей в период пищеварения химус в кишечник поступает непрерывно, у кур и уток – небольшими порциями. Наряду с собственно желудочным пищеварением в полости желудка происходит гидролиз корма ферментами, которые забрасываются сюда из двенадцатиперстной кишки.

### **Пищеварение в кишечнике**

**Тонкий кишечник.** Тонкий кишечник короткий у всеядных птиц и более длинный у травоядных и зерноядных. Длина кишечника у птиц меньше, чем у млекопитающих. У кур она составляет 165-230 см, в 5-6 раз превышая длину тела. Стенка кишечника утолщенная на уровне двенадцатиперстной и подвздошной кишок и более тонкая, прозрачная на уровне тощей. Двенадцатиперстная кишка в среднем 24 см длины и 1 см в диаметре у кур. Она имеет форму буквы «У», охватывая поджелудочную железу. Переход мышечного желудка в двенадцатиперстную кишку образует пилорическое сужение, позволяющее переходить в кишечник лишь пищевым частицам малого размера. Граница между двумя структурами покрыта толстым слоем слизи, что предохраняет кишечник от чрезмерной кислотности, поступающей из желудка. Тошая кишка у кур – 85-120 см, диаметр – 0,6-1 см в форме множественных складок. Подвздошная кишка короткая, у кур – 13-18 см длины. Она имеет 6-8 пейеровых бляшек. Птицы не имеют желез Брюннера, но имеют Либеркюновы железы, или крипты, на различных стадиях развития.

Кишечное пищеварение у птиц по сравнению с млекопитающими имеет ряд особенностей: 1) более высокая концентрация водородных ионов, т. е. более низкие показатели рН во всех отделах тонкого кишечника; 2) наличие мощного ферментативного аппарата поджелудочной железы; 3) высокая интенсивность; 4) быстрое прохождение пищи через кишечник (у кур в среднем за 24 ч).

Крупная печень разделена на больших размеров правую и левую доли. Желчный пузырь имеется у кур, гусей, уток, индюков, но отсутствует у голубя. Желчь у птиц представляет собой густую масляную жидкость темно-зеленого (пузырная желчь) или ярко-зеленого (печеночная желчь) цвета. Объем отделяемой желчи у птиц выше, чем у других сельскохозяйственных животных. Секреция желчи составляет 1 мл в час. Реакция желчи слегка кислая (рН 6). Соли желчных кислот отличаются от таковых у млекопитающих. На  $\frac{2}{3}$  они представлены тауро-хенодезоксихолевой кислотой, также есть таурохолевая, но нет дезоксихолевой.

Поджелудочная железа включает в себя 3 доли с тремя протоками. Поджелудочный сок у всех видов сельскохозяйственных птиц отделяется непрерывно (25мл на кг массы). Чистый сок представляет собой жидкость с удельным весом 1,0064-1,0108; рН 7,5-8,1. Поджелудочный сок птиц обладает протеолитической, амилолитической и липолитической активностью. В соке поджелудочной железы различают рибонуклеазу, амилазу, липазу, химотрипсин, трипсин, эластазу, карбоксипептидазу. Секреция ферментов поджелудочной железы в большей мере зависит от типа кормления птицы: регулярный прием большого количества углеводов и липидов повышает активность амилазы, тогда как высокое содержание белка в корме мало повышает активность химотрипсина. Поджелудочная железа кур богата островками Лангерганса, которые играют определяющую роль в контроле энергетического обмена.

Слизистая оболочка тонкого кишечника птиц подобна таковой млекопитающих. Особенности строения слизистой птиц являются слабое развитие подслизистого слоя и отсутствие в нем бруннеровых желез. Секреция кишечника представлена в основном Либеркюновыми железами (1,1 мл в 1 ч у кур с массой тела 2,5 кг). Ферментами кишечного сока являются амилаза, дисахариды, липаза, пептидаза, мальтаза, изомальтаза, энтерокиназа и другие ферменты. Лактаза отсутствует; из-за невозможности расщеплять лактозу молоко и молочные продукты вызывают диарею и нарушения функции кишечника.

Моторная функция кишечника представлена перистальтическими, антиперистальтическими сокращениями и фазой покоя. Парасимпатические нервы стимулирует, а симпатические – замедляет моторику.

**Толстый кишечник.** К толстому отделу кишечника относится прямая кишка с парными слепыми отростками. Толстый кишечник у птиц очень короткий по сравнению с таковым у млекопитающих (5-8 см у кур) и соответствует слепой, прямой кишке и клоаке. Ободочная кишка у птиц отсутствует. Слепые кишки, расположенные между тонким и толстым

кишечником, у кур сравнительно длинные; у взрослых – до 20 см длины. Они представлены двумя симметричными мешками, хотя возможно наличие лишь одного мешка или вообще отсутствие у некоторых видов птиц. Слепые кишки богаты лимфоидной тканью, поэтому полагают, что они участвуют в иммунных реакциях кишечника.

В этих отростках происходят следующие процессы: 1) расщепление клетчатки с участием ферментов микрофлоры; 2) протеолиз под влиянием ферментов тонкого кишечника; 3) превращения азотистых веществ с участием микрофлоры; 4) синтез витаминов группы В; 5) всасывание воды и минеральных веществ.

Прямая кишка сравнительно короткая у птиц всех видов, исключая страуса. Клоака разделена на 3 части: копродеум, уродеум, проктодеум. Копродеум является расширением прямой кишки, в котором накапливаются фекалии. Это самая большая часть клоаки, она отделена от прямой кишки сфинктером. Уродеум включает в себя два мочеточника, яйцевод, который располагается исключительно слева. Проктодеум представляет собой резервуар, закрывающийся снаружи двумя сфинктерами. Проктодеум связан с сумкой фабрициуса (клоакальный тимус) лимфоидным органом, который исчезает с возрастом с заменой на фиброзную ткань к 1-му году у кур и несколько позднее у уток.

Заполнение слепых кишок происходит за счет антиперистальтических движений прямой кишки и одновременной перистальтики самих отростков. Данный процесс происходит периодически, 1 раз каждые 35-70 мин. Моторика слепых отростков осуществляется автоматически.

В слепых отростках толстого кишечника происходит гидролиз клетчатки целлюлозолитической микрофлорой, однако переваривание клетчатки очень незначительно (10-30 %). Заселение кишечника микрофлорой происходит после первого приема корма. Кроме целлюлозолитических бактерий в толстом кишечнике обитают стрептококки, лактобациллы, кишечная палочка и др. Бактерии осуществляют гидролиз белков, жиров и углеводов, а также осуществляют синтез витаминов группы В.

Толстый отдел кишечника впадает в клоаку, куда открываются также отверстия мочеточников и спермиопроводы (или яйцеводы). Прямая кишка открывается в каловый синус, где и происходит формирование кала. Последний, проходя через мочеполовой синус, смешивается с мочой. Здесь мочева кислота кристаллизуется и покрывает каловые массы белым налетом. В таком полужидком состоянии помет выделяется наружу. Дефекация осуществляется так же, как и у млекопитающих, с участием центра пояснично-крестцового отдела.

### **Контрольные вопросы:**

1. Пищеварение в ротовой полости и зобе.
2. Пищеварение в желудке.
3. Пищеварение в кишечнике.

## Тема 11. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У КРОЛИКОВ

**Цель занятия:** изучить особенности пищеварительных процессов у кроликов.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, кролики, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия и знакомятся с особенностями приема корма и жевания, желудочного и кишечного пищеварения у кроликов.

### Особенности пищеварения в ротовой полости

Кролики – самые скороспелые и плодовитые сельскохозяйственные животные. От одной самки с приплодом получают за год более 50 кг мяса и 30 шкур, а от пуховой самки – около 1 кг пуха.

Кролики относятся к травоядным животным, но имеют ряд особенностей пищеварения по сравнению с другими. К органам пищеварения кролика относятся ротовая полость, глотка, пищевод, желудок, тонкий и толстый отдел кишечника, слюнные железы, поджелудочная железа и печень.

#### *Особенности пищеварения кроликов:*

1) Плохо развита мускулатура желудка и кишечника, поэтому пища передвигается по пищеварительному тракту не за счет мышечных сокращений, а за счет поступления нового корма. Вследствие этой особенности кроликам ни в коем случае нельзя голодать.

2) Копрофагия – поедание собственного кала.

*Пищеварение в ротовой полости включает 3 этапа:*

- прием корма и воды
- жевание и ослюнение корма
- глотание

*Прием корма* осуществляется зубами. Строение зубов у кроликов своеобразное. У взрослых имеется 28 зубов, клыки отсутствуют, верхние резцы дублированы. Резцы длинные долотообразные. Эмаль покрывает только переднюю поверхность, поэтому резцы стачиваются наискось, что обеспечивает их затачивание. Резцы служат для захватывания, срезания и грызения корма. У животных постоянно должен быть грубый корм, иначе резцы могут чрезмерно вырастать и погибать в ротовую полость.

Кролики едят часто и понемногу. Их по праву можно назвать постоянными едоками. Прием корма в течение суток может осуществляться 70-80 раз. Продолжительность приема корма может составлять 1-2 минуты. *В приеме воды* принимает участие язык.

Кролики тщательно пережевывают корм с помощью коренных зубов. Размер частиц измельченного корма составляет 5-7 мм.

*Ослинение корма.* У кроликов имеется 4 крупные парные слюнные железы: подъязычные, подчелюстные, околоушные и окологлазные, а также мелкие железы щек и языка. Слюнные железы выделяют слюну постоянно. Прием корма усиливает секрецию. Количество слюны – 1-2 мл в час.

Слюна кроликов представляет собой бесцветную прозрачную жидкость щелочной реакции. рН составляет 8,5. Она состоит из воды и сухого вещества, основными компонентами которого являются натрий и хлор. К ферментам слюны относятся амилаза, рибонуклеаза и дезоксирибонуклеаза.

Функции слюны:

- смачивает корм и способствует его проглатыванию.
- за счет ферментов расщепляет углеводы
- способствует поддержанию рН в желудке
- участвует в терморегуляции (облизывают шерсть и т.д.)
- обладает бактерицидным действием

*Механизм глотания* у кроликов аналогичен таковому у других животных. Корм, попадая на корень языка, продвигается мышцами глотки к пищеводу и далее за счет его сокращений поступает в желудок.

### **Особенности пищеварения в желудке**

Желудок кроликов простой однокамерный. В нем выделяют 3 зоны – кардиальную, донную и пилорическую. Объем желудка кролика равен 180–200 мл. Отрыжка и рвота у кролика невозможны, так как при входе пищевода в желудок имеются складки, которые при наполнении желудка плотно закрывают выход в пищевод. Корм в желудке располагается послойно. В желудке перевариваются углеводы, белки и незначительно жиры. Переваривание углеводов происходит в верхних слоях содержимого за счет ферментов слюны. По мере пропитывания содержимого желудочным соком происходит переваривание белков и жиров.

Расположенные в стенках желудка железы постоянно выделяют желудочный сок, в котором содержится соляная кислота и ферменты – пепсин, уреазы. рН сока составляет 2,3-2,5. Ферментативная активность желудочного сока у кроликов выше, чем у других травоядных животных. Благодаря высокому содержанию соляной кислоты в желудке трава переваривается за 2-3 часа, концентрированные корма – за 3-5 часов. Наиболее обильная секреция отмечается утром с 8 до 11 часов. Меньше всего сока отделяется ночью. Кроме пепсинового пищеварения, в фундальной части желудка происходит сбраживание глюкозы с образованием ЛЖК и молочной кислоты.

Свод желудка у кроликов бывает заполнен мягким калом, его катышки состоят в основном из микроорганизмов, перемешанных с неперевааренными растительными клетками. Катышки проглатываются целиком, не пережевываются и обычно не перемешиваются с кормом.

## Особенности пищеварения в кишечнике

**Пищеварение в тонком кишечнике.** Тонкий кишечник относительно не длинный – около 300 см. Здесь происходит переваривание корма за счет поджелудочного, кишечного соков и желчи.

Поджелудочный сок выделяется постоянно в количестве 0,3-0,4 мл в час. К ферментам относятся – трипсин, химотрипсин, амилаза и липаза.

Кишечный сок выделяется железами кишечной стенки. Он имеет щелочную реакцию и содержит ферменты: пептидазы, катепсин, сахаразу, амилазу, лактазу, липазу, щелочную и кислую фосфатазу.

У кроликов хорошо развита печень. За 1 час выделяется около 6 мл желчи. Плотность желчи составляет 1,072 г/см<sup>3</sup>. Желчь от светло- до темно-зеленого цвета, т.к. в ней больше билирубина. Желчь создает условия для пищеварения, нейтрализует соляную кислоту желудочного сока, активизирует ферменты поджелудочного и кишечного сока, эмульгирует жиры, способствует всасыванию жирорастворимых витаминов, подавляет активность патогенных микроорганизмов.

**Пищеварение в толстом кишечнике.** Длина толстого кишечника составляет около 140 см. Здесь происходит пищеварение под действием ферментов тонкого кишечника, собственных ферментов кишечного сока и микроорганизмов. Особое значение имеет слепая кишка. Объем слепой кишки вдвое превышает объем желудка. Основная масса клетчатки переваривается в слепой кишке целлюлозолитическими бактериями. Здесь интенсивно происходят микробные процессы с образованием летучих жирных кислот. Их соотношение следующее: уксусная – 66-84 %, пропионовая – 6-16, масляная – 8-25 %. Эти кислоты всасываются в кровь и используются как источник энергии или для синтеза молока.

В толстом кишечнике формируется кал. У кроликов два вида кала: мягкий (ночной) и твердый. В состав мягкого кала входит до 75 % воды, катышки мелкие, более темные, имеют вид гроздей длиной до 40 см. Мягкий кал богат аминокислотами, среди которых преобладают глутаминовая, аспаргиновая, лейцин, валин. В мягком кале аминокислот примерно на 80 % больше, чем в твердом. Мягкий кал поедается прямо из ануса и проглатывается без пережевывания. Твердый (обычный) кал содержит около 50 % воды, он, как правило, не поедается или поедается в крайнем случае.

Вопрос о механизме образования твердого и мягкого кала окончательно не выяснен. На этот счет имеется несколько гипотез. Согласно резорбционной гипотезе твердый и мягкий кал образуется из содержимого слепой кишки в ободочной. Образование того или иного вида кала зависит от скорости прохождения химусных масс: при быстром прохождении образуется мягкий кал, а при медленном – твердый. С точки зрения разделительной гипотезы в ободочной кишке происходит избирательный отбор частиц (твердый кал) и мелких частиц и микроорганизмов (мягкий кал).

У кроликов развита копрофагия – поедание мягкого (ночного) кала. Значение копрофагии состоит в следующем:

- 1) корм проходит через пищеварительный аппарат как минимум дважды, что способствует более полному его перевариванию;
- 2) увеличивается время пребывания корма в пищеварительном тракте;
- 3) лучше всасываются питательные вещества;
- 4) организм получает большее количество полноценного микробиального белка;
- 5) организм обогащается витаминами группы В и К. Этих витаминов следует вводить в рацион кролика меньше, чем, например, в организм свиней;
- 6) организм дополнительно обеспечивается элементами минерального питания (фосфором, калием, натрием).

Лишение копрофагии вызывает ряд нежелательных явлений. Уменьшается скорость прохождения питательных веществ через пищеварительный тракт, снижается их переваримость, уменьшается количество микрофлоры, возникают расстройства обмена веществ. В результате снижается прирост живой массы, животные худеют и иногда гибнут.

**Роль микроорганизмов в пищеварении кролика.** Микроорганизмы заселяют желудочно-кишечный тракт у крольчат с первого дня жизни; распределяются в разных отделах пищеварительного аппарата неравномерно. Меньше всего микроорганизмов встречается в желудке. Самая богатая и обильная микрофлора в слепой кишке, в ободочной кишке их численность несколько снижается. В период молочного кормления (до 16-дневного возраста) содержимое желудков стерильно, что объясняется антимикробным действием кроличьего молока.

Состав кишечной флоры кроликов весьма разнообразен. Взаимоотношения бактерий и организма хозяина носят характер физиологического симбиоза. Кратко значение бактерий желудочно-кишечного тракта кролика можно свести к следующему:

- 1) участие в переваривании питательных веществ корма, особенно клетчатки, которая переваривается только микробиальной целлюлазой;
- 2) улучшение биологической ценности низкокачественных белков;
- 3) синтез белков из небелковых азотистых соединений;
- 4) участие в углеводном и жировом обмене;
- 5) синтез витаминов группы В и К.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Пищеварение в ротовой полости.
2. Пищеварение в желудке.
3. Пищеварение в кишечнике.

## Тема 12. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У СОБАК

**Цель занятия:** изучить особенности пищеварительных процессов у собак.

**Материальное обеспечение:** слайд-лекция, лабораторное оборудование, собака, учебные фильмы.

**Содержание и методика проведения занятия:** студенты изучают теоретический материал по теме занятия и знакомятся с особенностями приема корма и жевания, желудочного и кишечного пищеварения у собак.

Собака относится к всеядным животным, хотя ее предки, по большей части, были хищниками. Система пищеварения собаки изучена очень подробно.

Классическими стали опыты на собаке, выполненные И. П. Павловым. У нее довольно короткий желудочно-кишечный тракт, хорошо приспособленный для использования смешанных рационов, включающих как животные, так и растительные корма.

### Пищеварение в ротовой полости

Пищеварение в полости рта состоит из четырех этапов: прием корма, его ослюнение, жевание и глотание.

Прежде чем приступить к приему корма животное должно испытывать необходимую потребность в его приеме.

Чувство голода связано с повышением возбудимости пищевого центра, расположенного в разных отделах центральной нервной системы, среди которых важную роль играет гипоталамический центр. Функциональное состояние пищевого центра определяется химическим составом крови, наличием в ней глюкозы, аминокислот, жирных кислот и других метаболитов, а также гормонов поджелудочной железы. Наряду с гуморальными факторами, на возбудимость пищевого центра влияют и рефлекторные реакции, исходящие от раздражения разнообразных рецепторов пищеварительного тракта.

Собака захватывает корм при помощи резцов. Механическая обработка пищи в ротовой полости собаки достаточно поверхностная. Корм в ротовой полости собак практически не задерживается, поэтому и ферментов в их слюне практически нет. Собаки воду и жидкий корм лакают. Прием корма – акт произвольный и осуществляется по принципу цепных рефлексов, когда конец одного рефлекса является началом другого рефлекса.

Если собака сильно проголодалась, то она может заглатывать очень крупные куски, практически их не пережевывая. Правда, часто после такого приема корма собака отрыгивает содержимое желудка и повторно пережевывает корм.

Зубная формула взрослой собаки такова:

$$(6 + 2 + 8 + 4) + (6 + 2 + 8 + 6) = 42,$$

т.е. на верхней челюсти имеется 6 резцов, 2 клыка, 8 премоляров, 4 моляра. На нижней челюсти на 2 моляра больше.

Считается, что при помощи резцов собака захватывает пищу, премоляры и моляры (особенно 4-й верхний и 5-й нижний) обеспечивают раздавливание. Клыки - орудие убийства у охотников и боевое оружие в драках у прочих собак.

По зубам определяют возраст собак. Первые молочные зубы появляются у щенков в возрасте двух недель. Полный набор молочных зубов формируется (в зависимости от породной принадлежности) в возрасте 1-2 мес. Скажем, у щенков немецкой овчарки в возрасте 5-6 недель просчитываются все молочные зубы, а у щенков миттельшнауцера полный комплект зубов формируется позже – в 7-9-недельном возрасте.

В норме к 6-месячному возрасту все молочные зубы заменяются на постоянные. Начиная с 12-18-месячного возраста у собак начинается заметное стирание зубов, и это явление протекает с одинаковой скоростью у большинства собак, т.е. является общебиологическим явлением. Кости укрепляют челюсти, улучшают кровоснабжение десен и, следовательно, благоприятно влияют на состояние зубов в целом.

В основу определения возраста собаки положена и скорость стирания зубов, прежде всего, верхней кромки резцов:

- ко 2-му году жизни стираются зубцы у зацепов;
- к 3-му году этот процесс захватывает средние резцы;
- к 4-му году зубцы исчезают на крайках;
- к 5-му году жизни зубцы различимы лишь на верхних крайках;
- к 10 годам резцы имеют обратноовальную кромку;
- к 12 годам начинают выпадать некоторые резцы;
- к 14 годам начинают выпадать клыки, премоляры и моляры.

Это довольно приближенная схема. Отдельные особи собак в нее не укладываются.

*Жевание* осуществляется разнообразными движениями нижней челюсти, благодаря чему корм измельчается, дробится, перетирается. В результате этого увеличивается его поверхность, он хорошо увлажняется слюной и становится доступным для проглатывания.

Жевание – акт рефлекторный, но произвольный. Возникшее от раздражения кормом рецепторов ротовой полости возбуждение по афферентным нервам (язычная ветвь тройничного нерва, языкоглоточный нерв, верхнегортанная веточка блуждающего нерва) передается в центр жевания продолговатого мозга. От него возбуждение по эфферентным волокнам тройничного, лицевого и подъязычного нервов поступает к жевательным

мышцам и за счет их сокращения происходит акт жевания. С измельчением грубых частиц корма раздражение рецепторов ротовой полости уменьшается, в результате чего частота жевательных движений и их сила становятся более слабыми, и направлены они теперь, главным образом, на формирование пищевого кома и подготовку его к глотанию. Высшие центры жевания располагаются в гипоталамусе и в моторной зоне коры головного мозга.

На количество отделяемой слюны влияет степень влажности и консистенция корма. Чем суше пища, тем больше отделяется слюны. Слюноотделение усиливается при попадании в рот так называемых отвергаемых веществ (песка, горечи, кислот, лекарственных веществ и др.). При этом слюна богата преимущественно неорганическими веществами и называется отмывная. При отсутствии раздражителей, вызывающих слюноотделение, слюнные железы находятся в покое.

Всасывание питательных веществ в полости рта не происходит, так как корм в ней практически не задерживается.

Помимо механической обработки, пища в ротовой полости подвергается воздействию со стороны слюны. В ротовую полость открываются три крупные парные слюнные железы – околоушная, подчелюстная и подъязычная. Кроме этого, на языке, щеках и губах собаки имеются многочисленные мелкие слюнные железы, выделяющие слизь.

*Слюноотделение* – это сложнорефлекторный акт, осуществляемый вследствие раздражения механо-, хемо- и терморецепторов ротовой полости кормовыми или другими раздражающими веществами. Возбуждение по волокнам афферентных нервов передается в продолговатый мозг в центр слюновыделения и далее таламус, гипоталамус и кору головного мозга. От центра слюновыделения возбуждение по волокнам эфферентных симпатических и парасимпатических нервов переходит к слюнным железам, и они начинают выделять слюну. Эфферентные парасимпатические волокна идут в составе лицевого и языкоглоточного нервов. Постганглионарные симпатические волокна начинаются от верхнего шейного ганглия. Этот механизм выделения слюны называется безусловнорефлекторный. Парасимпатические влияния вызывают обильное выделение жидкой, водянистой слюны с небольшим содержанием в ней органических веществ. Симпатические нервы, напротив, уменьшают количество выделяемой слюны, но в ней содержится больше органических веществ. Регуляция количества выделения воды и органических веществ осуществляется нервным центром за счет разной информации, поступающей к нему по афферентным нервам. Слюна выделяется также при виде, запахе корма, определенном времени кормления животных и других манипуляциях, связанных с предстоящим приемом корма. Это условнорефлекторный механизм выделения слюны с проявлением так называемых натуральных, пищевых слюновыделительных рефлексов. В этих случаях слюновыделение происходит с участием вышележащих отделов ЦНС-гипоталамуса и коры головного мозга. Но слюна может выделяться и на искусственные (индифферентные) раздра-

жители. Когда условный сигнал (свет, звонки и др.) через 15-30 секунд сопровождается дачей корма. После нескольких таких сочетаний на один условный, посторонний раздражитель происходит условнорефлекторное выделение слюны, и такие рефлекс называются искусственными условными рефлексами, которые могут использоваться в животноводстве как сигналы к началу приема корма. На выделение слюны влияют калликренин, гормоны гипофиза, щитовидной, поджелудочной желез и половые гормоны.

В общем объеме слюноотделения около 50 % слюны приходится на секрет околоушных желез.

Под действием слюны сухой корм увлажняется, пищевой ком ослизняется. Увлажнение корма обеспечивает, в основном, слюна околоушных желез, она довольно жидкая. Слюна подчелюстных и подъязычных желез смешанная, т.к. она и смачивает, и ослизняет пищу. Мелкие слизистые железы выделяют слюну, содержащую слизеподобное вещество – муцин. После такой обработки пищевой корм легко проглатывается животным.

Слюна собаки обладает высокой бактерицидностью благодаря наличию в ней *лизоцима* – вещества, способного разрушать стенку бактериальной клетки. Следовательно, в ротовой полости корм частично обеззараживается под действием слюны. Эта же причина лежит в основе высокой эффективности зализывания собакой ран. Вылизывая раны на теле, собака очищает ее от грязи, производит бактерицидную обработку раны и, кроме того, за счет тромбопластических веществ слюны повышает скорость свертывания крови в поврежденных сосудах.

*Глотание* – сложнорефлекторный акт, обеспечивающий эвакуацию корма из ротовой полости в пищевод. Сформированный и ослизненный слюной пищевой ком движением щек и языка направляется к его корню за передние дужки глоточного кольца. Возбуждение, возникшее от раздражения рецепторов слизистой оболочки корня языка и мягкого неба, по волокнам языкоглоточного нерва передается в продолговатый мозг в центр глотания. От него импульсы по волокнам эфферентных нервов (подъязычный, тройничный, блуждающий нерв) передаются к мышцам полости рта, глотки, гортани и пищевода. Происходит сокращение мышц, приподнимающих мягкое небо и гортань. Перекрывается вход в дыхательные пути, открывается верхний пищеводный сфинктер, и пищевой ком поступает в пищевод.

В акте глотания выделяют произвольную фазу, когда пищевой ком располагается в ротовой полости до корня языка и животное еще может выбросить его, а далее уже наступает непроизвольная фаза, когда осуществляются глотательные движения. Центр глотания связан с другими центрами продолговатого мозга, поэтому в момент глотания тормозится дыхательный центр, в результате чего происходит задержка дыхания и учащение работы сердца. Высшие центры глотания расположены в гипоталамической части промежуточного и в коре головного мозга. Глотание при отсутствии в ротовой полости корма или слюны практически трудно осуществимо или невозможно.

Пищевод – полый орган, представляющий мышечную трубку, стенки которой состоят из поперечно-полосатой мышечной ткани. Слизистая оболочка пищевода выстлана эпителием и собрана в продольные, легко расправляющиеся складки. Наличие складок обеспечивает расширение пищевода. У собак пищевод на всем протяжении содержит большое количество желез. Пищевод транспортирует пищу из глотки в желудок, несмотря на прием пищи, он всегда остается пустым.

Передвижение корма по пищеводу осуществляется рефлекторно за счет перистальтических сокращений мышц пищевода. Началом этого рефлекса является акт глотания. Движению корма по пищеводу способствует также тяжесть самого корма, разность давления между полостью глотки и началом пищевода в 45-30 мм рт. ст. и то, что тонус мышц пищевода в шейном его отделе в это время в 3 раза выше, чем в торокальном. Средняя продолжительность происхождения твердой пищи по пищеводу составляет 10-12 секунд, но это зависит от величины собаки и консистенции корма. Вне глотательных движений кардиальный сфинктер желудка закрыт, а при прохождении пищи по пищеводу он рефлекторно открывается. Сокращение мышц пищевода происходит под влиянием блуждающего нерва.

### **Пищеварение в желудке**

Желудок у собак простой однокамерный. В желудке собаки происходит лишь частичное переваривание пищи. Причем, глубокому перевариванию подвергаются только белки и эмульгированные жиры.

Переваривание в желудке собаки происходит под влиянием желудочного сока. Чистый желудочный сок представляет собой бесцветную, прозрачную жидкость кислой реакции (рН 0,8-1,2) с наличием небольшого количества слизи и клеток отторгнутого эпителия. Кислая реакция сока обусловлена наличием в нем соляной кислоты и других кислореагирующих соединений. В состав неорганической части сока входят минеральные вещества, имеющиеся в слюне. Органическая часть сока представлена белками, аминокислотами, ферментами, мочевиной, мочевой кислотой.

В желудочном соке выделено семь видов неактивных предшественников (проферментов), находящихся в клетках желудочных желез в виде гранул пепсиногенов, объединенных под общим названием пепсины. В полости желудка пепсиноген активируется соляной кислотой путем отщепления от него ингибирующего белкового комплекса. Пепсин действует на пептидные связи белковой молекулы, и она распадается на пептоны, протеазы и пептиды.

Различают следующие основные пепсины:

- *пепсин А* – группа ферментов, гидролизующих белки при рН 1,5-2,0;
- *пепсин С* (желудочный катепсин) реализует свое действие при рН 3,2-3,5;

- *пепсин В* (желатиназа) разжижает желатин, действует на белки соединительной ткани при рН менее 5,6;

- *пепсин Д* (реннин, химозин) действует в присутствии ионов кальция на казеиноген молока и переводит его в казеин с образованием творожистой части и сыворотки молока.

К другим ферментам желудочного сока относятся:

- *желудочная липаза*, расщепляющая эмульгированные жиры (жир молока) на глицерин и жирные кислоты при рН 5,9-7,9. Фермента больше вырабатывается у молодняка в период их молочного кормления;

- *уреаза* расщепляет мочевины при рН=8,0 до аммиака, который нейтрализует соляную кислоту;

- *лизоцим* (мурамидаза) обладает антибактериальным свойством.

Находясь в свободном и связанном состоянии, соляная кислота выполняет следующие функции в желудочном пищеварении:

- активирует пепсиноген в пепсин и создает для его действия кислую среду;

- переводит гормон просекретин в активную форму секретин, влияющий на секрецию панкреатического сока;

- активирует гормон прогастрин в гастрин, участвующий в регуляции желудочного соковыделения;

- декальцинирует кости;

- денатурирует белки, в результате чего они набухают, что облегчает их гидролиз;

- действует бактерицидно на гнилостную микрофлору;

- участвует в механизме перехода содержимого из желудка в кишечник;

- способствует створаживанию молока в желудке;

- активирует моторику желудка.

Секреция сока происходит под влиянием разнообразных внешних и внутренних стимуляторов. Условно различают три наслаивающихся друг на друга фазы выделения сока.

Первая фаза – *сложнорефлекторная*. Она первоначально связана с условнорефлекторными реакциями на раздражение зрительных, слуховых, обонятельных рецепторов, к которым впоследствии присоединяются безусловнорефлекторные раздражения рецепторов ротовой полости, связанные с приемом корма и жеванием.

При приеме корма возбуждение от рецепторов ротовой полости по афферентным волокнам поступает в продолговатый мозг в пищевой центр и от него по эфферентным волокнам блуждающего нерва к железам желудка и начинается секреция сока. Рефлекторная фаза была доказана в лаборатории И. П. Павлова в опыте с «мнимым кормлением» собак. При кормлении такой подопытной собаки корм выпадает через перерезанный пищевод, а через 5-7 мин. от момента начала кормления происходит выделение сока. Перерезка блуждающих нервов останавливает секрецию сока

при мнимом кормлении, раздражение же периферического конца блуждающего нерва стимулирует выделение сока.

Сок, выделяющийся на вид, запах и другие раздражители, связанные с началом приема корма, И. П. Павлов назвал «запальным», который подготавливает желудок к приему корма и его перевариванию.

Условнорефлекторные реакции на вид, запах корма осуществляются с участием сенсорных зон соответствующих анализаторов и пищевого центра коры головного мозга.

На сложнорефлекторную фазу постепенно наслаивается *желудочная (нервно-гуморальная) фаза*. К продолжающемуся еще выделению сока от первой фазы на секрецию уже начинают влиять механические и химические факторы корма, а также гормоны гастрин, энтерогастрин, гистамин. Роль продуктов переваривания корма и других химических веществ в секреции сока доказывается опытом с незаметным для животного вкладыванием корма через фистулу непосредственно в желудок – в обход сложнорефлекторной фазы. В этих случаях соковыделение начинается только через 20-30 и более минут – когда появятся первые продукты гидролиза корма. Наглядным примером этого являются опыты И. П. Разенкова с переливанием крови от сытой, накормленной собаки – голодной, у которой после этого сразу же начинается соковыделение. Но все эти химические вещества действуют с участием нервной системы и, главным образом, блуждающих нервов, так как введение атропина на фоне высокой желудочной секреции резко ее снижает.

Третья – *кишечная фаза* – происходит при переходе содержимого из желудка в кишечник. Желудочная секреция в начале этой фазы еще увеличивается за счет химических веществ, всасывающихся в кишечнике, а затем она постепенно затухает вследствие образования в кишечнике секретина, который является антагонистом гастрина.

В лаборатории И. П. Павлова в опытах на собаках с маленькими изолированными желудочками при скармливании животным разных кормов (мясо, хлеб, молоко) была выявлена четкая функциональная приспособляемость желудочных желез к виду скармливаемого корма, выражающаяся в разном количестве, характере соковыделения и химическом составе сока. Так, посредством регуляторных механизмов секреторная деятельность пищеварительных желез адаптируется к скармливаемым кормам. Каждому виду корма соответствует характерная для него секреторная функция пищеварительных желез. Этот факт имеет существенное значение для организации рационального кормления здоровых и диетпитания больных животных.

Двигательная функция желудка стимулируется механическими и химическими раздражениями рецепторного аппарата его слизистой оболочки. Наибольшее значение в регуляции моторики выполняют блуждающие нервы (усиливают) и симпатические – тормозят сократительную функцию желудка. Гуморальными возбудителями моторики являются ацетилхолин,

гастрин, гистамин, ионы калия. Тормозящее влияние оказывают адреналин, норадреналин, гастрон, энтерogaстрон и ионы кальция.

Эвакуация содержимого из желудка в кишечник осуществляется небольшими порциями через пилорический сфинктер. Быстрота перехода корма зависит от степени его обработки в желудке, консистенции, химического состава, реакции, осмотического давления и пр. Быстрее эвакуируются углеводистые корма. Жирная пища задерживается более длительное время, что, по мнению некоторых авторов, связано с образованием в кишечнике энтерogaстрона. Измельченное, кашеобразное, теплое, изотоническое содержимое переходит в кишечник быстрее. При наполнении двенадцатиперстной кишки, переход следующей порции из желудка задерживается до продвижения содержимого вниз по кишечнику. Углеводные компоненты пищи поступают в двенадцатиперстную кишку первыми, за ними следуют белки и затем жиры.

Переход содержимого из желудка в кишечник осуществляется благодаря координированной функции моторики желудка и кишечника, сокращениям и расслаблениям пилорического сфинктера, что осуществляется под влиянием ЦНС, местных интрамуральных рефлексов, соляной кислоты и энтеральных гормонов.

### **Пищеварение в кишечнике**

Тонкий кишечник является главным местом переваривания и всасывания питательных веществ. Тонкий отдел кишечника образуют двенадцатиперстная, тощая и подвздошная кишки. Двенадцатиперстная кишка находится в правом подреберье, начинаясь от желудка, образует S-образный изгиб и далее идет под позвоночником. Достигнув таза, в почечной области она поворачивает справа налево, переходя в тощую кишку. Тощая кишка располагается, главным образом, в центральной части брюшной полости и образует множество кишечных петель. Тощая кишка без четких границ переходит в подвздошную кишку. Подвздошная кишка направляется в правую подвздошную область и здесь переходит в небольшую слепую кишку и ее продолжение – ободочную кишку. Конечный участок подвздошной кишки имеет сильно развитый мускульный слой и узкий просвет, что способствует проталкиванию пищевой кашицы в толстый отдел кишечника и препятствует ее обратному току. Кроме того, в самое начало двенадцатиперстной кишки открывают свои просветы две крупные пищеварительные железы – печень и поджелудочная.

Поступающее небольшими порциями из желудка в кишечник содержимое подвергается в нем дальнейшим процессам гидролиза под действием секретов поджелудочной железы, кишечника и желчи. Наибольшее значение в кишечном пищеварении имеет сок поджелудочной железы.

Поджелудочная железа является железой с двойной внешне- и внутрисекреторной функцией. У собак железа длинная, узкая, красного цвета, правой ветвью достигает почек. Проток поджелудочной железы открывается вместе с желчным протоком. Исходя из функциональных особенно-

стей, поджелудочная железа представлена двумя разными в морфологическом и функциональном отношении отделами: экзокринным и эндокринным.

*Поджелудочный (панкреатический) сок* – бесцветная прозрачная жидкость щелочной реакции (рН 7,5-8,5). Неорганическая часть сока представлена солями натрия кальция, калия, карбонатами, хлоридами и др. В состав органических веществ входят ферменты для гидролиза белков, жиров и углеводов и многообразные другие вещества. Белки расщепляются протеолитическими ферментами – эндопептидазами и экзопептидазами. Эндопептидазы (трипсин, хемотрипсин и эластаза) действуют на пептидные связи белков, образуя пептиды и аминокислоты. Экзопептидазы (карбоксипептидаза А и В, аминопептидаза) расщепляют в белках и пептидах конечные связи с освобождением аминокислот. Эти протеолитические ферменты выделяются клетками поджелудочной железы в виде проферментов. Активация их происходит в двенадцатиперстной кишке. Трипсиноген переводится в активную форму трипсин под влиянием энтеропептидазы кишечного сока. Трипсин, в свою очередь, активирован хемотрипсиноген в хемотрипсин, прокарбоксипептидазу А и В – в карбоксипептидазу А и В, проэластазу – в эластазу.

Липолитические ферменты выделяются в неактивном (профосфолипаза А) и в активном (липаза, лецитиназа) состоянии. Панкреатическая липаза гидролизует нейтральные жиры до моноглицеридов и жирных кислот. Фосфолипаза А расщепляет фосфолипиды до жирных кислот. Действие липазы усиливается в присутствии желчи и ионов кальция.

Амилолитический фермент (панкреатическая  $\alpha$ -амилаза) расщепляет крахмал и гликоген до ди- и моносахаридов. Дисахариды далее расщепляются мальтазой и лактазой до моносахаридов.

Нуклеотические ферменты: рибонуклеаза, осуществляет гликолиз рибонуклеиновой кислоты, а дезоксинуклеаза гидролизует дезоксинуклеиновую кислоту.

С целью предохранения поджелудочной железы от самопереваривания те же секреторные клетки вырабатывают и ингибитор трипсина.

Поджелудочный сок у собак выделяется периодически – при приеме корма. В механизме выделения сока различают слабовыраженную непродолжительную сложнорефлекторную фазу, связанную с подготовкой корма к скармливанию и его приемом, в результате чего непрерывная секреция сока увеличивается. Желудочная фаза наступает при поступлении корма в желудок и влиянии на секреторные клетки продуктов переваривания корма, соляной кислоты, гастрин. После перехода содержимого из желудка в кишечник возникает кишечная фаза. Эту фазу поддерживают рефлекторные влияния химуса на слизистую оболочку двенадцатиперстной кишки и гормоны – секретин, панкреозимин, инсулин, простагландины.

Секрецию сока тормозят глюкагон, кальцитонин, соматостатин, адреналин. Единого мнения по влиянию нервов на секрецию сока нет.

Имеются данные, что секретин действует на клетки поджелудочной железы с участием симпатической нервной системы, т.к. блокирование ее дигидроэрготамином тормозит соковыделение. Следовательно, кишечную фазу панкреатического соковыделения можно рассматривать как нейрохимическую фазу. Характер выделения сока и его ферментативная активность также зависят от вида скармливаемых кормов.

Кишечный сок вырабатывается бруннеровыми, либеркюновыми железами и другими клетками слизистой оболочки тонкой кишки. Он представляет собой мутную вязкую жидкость со специфическим запахом, состоящую из плотной и жидкой частей. Образование плотной части сока происходит морфонекротическим (голокриновым) типом секреции, связанным с отторжением, слущиванием кишечного эпителия. Жидкая часть сока образуется водными растворами органических и неорганических веществ.

В кишечном соке более 20 пищеварительных ферментов. Они действуют на продукты, уже подвергнувшиеся действию ферментов желудка и поджелудочной железы. В соке имеются пептидазы – аминополипептидазы, дипептидазы и др., объединенные под общим названием – эрипсины. Расщепление нуклеотидов и нуклеиновых кислот осуществляется ферментами нуклеотидазой и нуклеазой.

Липолитическими ферментами кишечного сока являются липаза, фосфолипаза.

К амилолитическим ферментам относят амилазу, лактазу, сахарозу, гамма-амилазу.

Важными ферментами кишечного сока являются щелочная и кислая фосфатаза, энтерпептидаза.

Кишечные ферменты завершают гидролиз промежуточных продуктов питательных веществ. Плотная часть сока обладает значительно большей ферментативной активностью. Методом послойного изучения распределения ферментов в слизистой оболочке определено, что основное содержание кишечных ферментов сосредоточено в верхних слоях слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки, а по удалению от нее количество ферментов уменьшается.

Секреция кишечного сока происходит непрерывно. Рефлекторные влияния с рецепторов ротовой полости выражены слабо и только в краниальных отделах тонкого кишечника. Секреция увеличивается при действии на слизистую оболочку механических и химических раздражений химусом, что происходит с участием интрамуральных нервных образований и ЦНС. Блуждающие нервы, ацетилхолин, энтерокринин, дуокринин стимулируют секрецию сока. Симпатические нервы и адреналин – тормозят соковыделение.

В тонком отделе кишечника, наряду с полостным пищеварением, осуществляемым соками и ферментами поджелудочной железы, желчи и кишечного сока, происходит мембранный или пристеночный гидролиз питательных веществ. При полостном пищеварении происходит началь-

ный этап гидролиза и расщепляются крупномолекулярные соединения (полимеры), а при мембранном пищеварении завершается гидролиз питательных веществ с образованием более мелких частиц, доступных для их всасывания. Полостной гидролиз составляет 20-50 %, а мембранный – 50-80 %. Мембранному пищеварению способствует структура слизистой оболочки кишечника, которая, кроме ворсинок, имеет огромное количество и микроворсинок, образующих своеобразную щеточную кайму.

Каждая ворсинка имеет центральный лимфатический капилляр, который проходит в ее середине и соединяется с лимфатическими сосудами в подслизистом слое кишечника. Кроме того, в каждой ворсинке есть сплетение кровеносных капилляров, по которым оттекающая кровь, в конечном счете, поступает в воротную вену. Помимо ворсинок, в слизистой оболочке тонкой кишки имеются крипты, т.е. инвагинации, содержащие относительно недифференцированные клетки. Хотя на ворсинках имеются и бокаловидные клетки, и иммунные клетки, главными клетками ворсинок являются энтероциты. На апикальном участке своей мембраны каждый энтероцит покрыт микроворсинками, которые усиливают переваривание и увеличивают всасывательную поверхность тонкой кишки. Энтероциты живут только 3-7 дней, затем они обновляются. Энтероциты тесно соединены друг с другом, так что практически основная абсорбция проходит в микроворсинках, а не через межклеточное пространство.

Слизь, выделяемая бокаловидными клетками, создает на поверхности щеточной каймы мукополисахаридную сеть – гликокаликс, который препятствует проникновению в просвет между ворсинками крупных молекул питательных веществ и микробов, поэтому мембранный гидролиз происходит в стерильных условиях. Ферменты, осуществляющие мембранный гидролиз, или адсорбируются из химуса, – это ферменты поджелудочного сока ( $\alpha$ -амилаза, липаза, трипсин), или синтезируются в кишечных эпителиоцитах и фиксируются на мембранах ворсинок, находясь с ними в структурно связанном состоянии. Таким образом, пристеночное пищеварение является заключительным этапом гидролиза питательных веществ и начальным этапом их всасывания через мембраны эпителиоцитов.

В кишечнике происходит биологическое обезвреживание содержимого. Это достигается тем, что в слизистой оболочке тонкого кишечника заложено большое количество ретикулярной ткани, которая формирует одиночные лимфатические узелки и их скопления – лимфатические бляшки.

Химус продвигается от двенадцатиперстной кишки вдоль тонкой кишки для полного переваривания и всасывания ворсинками и микроворсинками. Мышечная стенка тонкой кишки состоит из внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев и совершает два типа сокращений: сегментацию и перистальтику. Сегментация вызывает перемешивание химуса, перемещая содержимое кишечника маятникообразно, за счет периодических сокращений сегментов тонкой кишки. Перистальтика – это продвижение перевариваемого материала по направлению к толстой киш-

ке. Данные мышечные сокращения контролируются нервной системой кишечника с модуляцией со стороны парасимпатической нервной системы и гормонов.

В кишечнике различают четыре основных типа сокращений:

- *Ритмическая сегментация* возникает вследствие ритмического чередования (8-10 раз в минуту) участков сокращения кольцевых мышц с образованием сегментов – с участками расслабления между ними.
- *Перистальтические сокращения* характеризуются образованием перетяжки, расположенной выше отдельной порции химуса, и волнообразным ее распространением в аборальном направлении при одновременном перемешивании и продвижении химуса.
- *Маятникообразные движения* осуществляются за счет сокращения кольцевого и продольного слоев мышц, обеспечивающих колебание участка кишечной стенки то вперед, то назад, что совместно с ритмической сегментацией создает хорошие условия для перемешивания химуса.
- *Тонические сокращения* характеризуются длительным тонусом гладких мышц кишки, на фоне которых происходят и другие виды сокращений кишечника.

Нервная регуляция моторики осуществляется интрамуральной нервной системой и ЦНС. Тонические сокращения часто возникают при патологии. Гладкие мышцы кишечника способны и к спонтанным (автоматическим) сокращениям, обусловленным интрамуральной нервной системой. На моторику кишечника оказывают стимулирующее влияние механические и химические раздражения химусом слизистой оболочки кишечника.

Блуждающие и чревные нервы, в зависимости от их исходного функционального состояния, могут возбуждать или тормозить моторную деятельность кишечника, так как в них проходят разные волокна. Парасимпатические нервы, как правило, возбуждают, а симпатические - тормозят сокращения кишечника. Влияние разнообразных эмоций, словесных раздражений свидетельствуют о роли высших отделов ЦНС (гипоталамуса и коры головного мозга) в регуляции моторики пищеварительного тракта. Определенное действие оказывают разнообразные химические вещества. Ацетилхолин, гистамин, серотонин, гастрин, энтерогастрин, окситоцин и др. стимулируют, а адреналин, гастрон, энтерогастрон – тормозят моторику кишечника.

*Печень* – самая крупная пищеварительная железа. Она лежит в брюшной полости, непосредственно прилегая к диафрагме, достигая справа и слева последних ребер. Печень собаки разделяется на 6-7 долей. На изогнутой висцеральной поверхности печени в центре органа располагаются ворота печени, через которые в нее входит воротная вена. На этой же стороне печени, между ее долями, лежит желчный пузырь. Печень состоит из печеночных долек, располагающихся на ветвях печеночных вен. Печеночные дольки состоят из печеночных балок, формируемых печеночными клетками – гепатоцитами, располагающимися в один ряд. Гепатоциты отделены от желчных капилляров базальной мембраной, а от



Значение желчи:

- Значение желчи для гидролиза жиров в желудочно-кишечном тракте заключается, прежде всего, в том, что она превращает их в мелко-дисперсное эмульгированное состояние, создавая этим благоприятные условия для действия липаз.

- Желчные кислоты, соединяясь с жирными кислотами, образуют водорастворимый комплекс, доступный для всасывания, после чего он распадается. Желчные кислоты поступают в печень и снова идут в состав желчи, а жирные кислоты соединяются с уже всосавшимся глицерином, образуя триглицериды. Одна молекула глицерина соединяется с тремя молекулами жирных кислот. Таким образом, желчь обеспечивает всасывание жирных кислот.

- Поступившая в кишечник желчь способствует всасыванию жирорастворимых витаминов – ретинола, каротина, токоферола, филлохинона, а также ненасыщенных жирных кислот.

- Вещества желчи усиливают активность амило-, протео- и липолитических ферментов панкреатического и кишечного соков.

- Желчь стимулирует моторику желудка и кишечника и способствует переходу содержимого в кишечник.

- За счет содержания щелочных солей желчь участвует в нейтрализации соляной кислоты, поступающей с содержимым из желудка в кишечник, этим самым она прекращает действие пепсина и создает условия для действия трипсина.

- Белки желчи образуют осадок, связывающий пепсин, и этим способствуют защите слизистой оболочки двенадцатиперстной кишки от разрушающего действия желудочных протеаз.

- Компоненты желчи стимулируют секрецию поджелудочного и кишечного соков.

- Желчь действует бактерицидно на гнилостную микрофлору желудочно-кишечного тракта и тормозит развитие многих болезнетворных микроорганизмов.

- С желчью экскретируются многие лекарственные вещества и продукты распада гормонов.

Желчь секретируется непрерывно и поступает в желчные протоки и желчный пузырь.

Выделение желчи рефлекторно усиливается при приеме корма, вследствие раздражения рецепторов ротовой полости, желудка и двенадцатиперстной кишки. Выделение желчи регулируется блуждающими нервами, которые вызывают расслабление сфинктера желчного пузыря и сокращение его стенки, что обеспечивает поступление желчи в двенадцатиперстную кишку. Раздражение симпатических нервов вызывает противоположный эффект – расслабление стенки пузыря и сокращение сфинктера, что способствует накоплению желчи в пузыре. Стимулируют выделение желчи гормоны холецистокинин, гастрин, секретин и жирная пища.

Толстый отдел кишечника состоит из слепой, ободочной и прямой кишок. Начинается толстый кишечник с илеоцекального клапана и заканчивается задним проходом – анусом.

Слепая кишка, представляющая первый участок толстого отдела кишечника, находится в границе подвздошной и ободочной кишок и имеет форму короткого изогнутого выпячивания. Она располагается в правой половине брюшной полости в области 2–4-го поясничных позвонков. Ободочная кишка представляет простую гладкую неширокую петлю, переходящую в прямую кишку. Прямая кишка – короткий концевой отдел толстого отдела кишечника, являющийся продолжением нисходящего колена ободочной кишки, заканчивающийся под первым хвостовым позвонком заднепроходным отверстием. У собак в области заднепроходного отверстия открываются протоки двух анальных желез, выделяющие густую массу секрета со специфическим запахом.

Основные различия в строении толстого и тонкого отделов кишечника состоят в том, что слизистая оболочка толстых кишок имеет только простые общекишечные железы, выделяющие слизь, способствующую продвижению содержимого кишечника.

Химус тонкого отдела кишечника каждые 30–60 с небольшими порциями через илеоцекальный сфинктер поступает в толстый отдел. При наполнении слепой кишки сфинктер плотно закрывается. В слизистой оболочке толстого кишечника нет ворсинок. Имеется большое количество бокаловидных клеток, вырабатывающих слизь. Сок выделяется непрерывно под влиянием механических и химических раздражений слизистой оболочки. В соке толстого отдела кишечника в небольшом количестве содержатся пептидазы, амилаза, липаза, нуклеаза. Энтеропептидаза и сахароза отсутствуют. Гидролиз питательных веществ осуществляется как за счет своих ферментов, так и энзимов, приносимых сюда с содержимым тонкого отдела кишечника. Особенно большое значение в пищеварительных процессах толстого кишечника принимает микрофлора, которая находит здесь благоприятные условия для своего обильного размножения.

Основной функцией толстого отдела кишечника является всасывание воды. Процесс пищеварения в толстом отделе кишечника частично продолжается за счет соков, попавших в него из тонкого отдела кишечника. В толстом отделе кишечника созданы благоприятные условия для жизнедеятельности микрофлоры. Под влиянием кишечной микрофлоры происходит расщепление углеводов до летучих жирных кислот (уксусной – 51 ммоль%, пропионовой – 36 ммоль% и масляной – 13 ммоль%) с выделением газа.

Микрофлора толстого отдела кишечника синтезирует витамины *K*, *E* и группы *B*. С ее участием происходит подавление патогенной микрофлоры, она способствует нормальной деятельности иммунной системы. Поступившие из тонкого отдела кишечника ферменты, особенно энтеропептидаза, инактивируются с участием микроорганизмов. Углеводистые корма способствуют развитию бродильных процессов, а белковые – гнилост-

ных, с образованием вредных, ядовитых для организма веществ – индол, скатол, фенол, крезол и различные газы. Продукты гниения белков всасываются в кровь и поступают в печень, где они обезвреживаются с участием серной и глюкуроновой кислот. Сбалансированные по содержанию углеводов и белков рационы уравнивают процессы брожения и гниения. Возникающие большие несоответствия этих процессов вызывают нарушения пищеварения и других функций организма. В толстом отделе кишечника заканчиваются процессы всасывания, в нем накапливается содержимое и происходит формирование каловых масс. Виды сокращения толстого отдела кишечника и его регуляция практически одинаковы с тонким отделом.

В задней части толстого отдела кишечника происходит формирование фекалий. На килограмм фекальных масс приходится около 14,5 литров химуса.

Выделение фекалий (дефекация) – акт рефлекторный, вызываемый раздражением фекальными массами слизистой оболочки прямой кишки при ее наполнении. Возникшие при этом импульсы возбуждения по афферентным нервным путям передаются в спинномозговой центр дефекации, отсюда по эфферентным парасимпатическим путям идут к сфинктерам, которые расслабляются при одновременном усилении моторики прямой кишки, и осуществляется акт дефекации.

Акту дефекации способствует соответствующая поза животного, сокращения диафрагмы и мышц брюшного пресса, повышающие внутрибрюшное давление.

У многих кормящих сук с сильно развитым материнским инстинктом можно наблюдать такое поведение. Собака съедает явно больше своих возможностей, затем отрыгивает корм щенкам.

Гастрономические предпочтения собак зачастую шокируют их хозяев. Даже среди городских собак, обеспеченных полноценным питанием, распространено явление копрофагии, т.е. поедание кала других видов животных (лошадей, человека, крупного рогатого скота). Данное явление вполне нормально и объяснимо. Химус содержит полупереваренные нутриенты и, кроме того, богат витаминами микробиологического происхождения, минеральными веществами эндогенного происхождения. Поедание химуса и копрофагия – это способ удовлетворения потребностей собаки в биологически активных веществах и легкодоступных для усвоения нутриентов.

### **Контрольные вопросы:**

1. Пищеварение в ротовой полости.
2. Пищеварение в желудке.
3. Пищеварение в кишечнике.

## Список литературы

1. Аксенова, В.М. Физиология системы пищеварения : учебное пособие / В. М. Аксенова, А. П. Осипов ; ФГБОУ ВПО Пермская ГСХА. – Пермь: ФГБОУ ВПО Пермская ГСХА, 2013. – 104 с.
2. Анатомо-физиологические особенности свиней : монография / В. В. Ковзов. – Витебск : ВГАВМ, 2019. – С. 36–72.
3. Выращивание и болезни птиц : практическое пособие / А. И. Ятусевич [и др.] ; под ред. А. И. Ятусевича, В. И. Герасимчика ; Витебская государственная академия ветеринарной медицины. – Витебск : ВГАВМ, 2016. – 536 с.
4. Георгиевский, В. И. Физиология сельскохозяйственных животных / В. И. Георгиевский. – Москва : Агропромиздат, 1990. – С. 341–374.
5. Герман, Ю. И. Особенности физиологии пищеварения спортивных лошадей : монография / Ю. И. Герман. – Жодино : РУП «НПЦ НАН Беларуси по животноводству», 2010. – С. 8–35.
6. Глобальная биоэтика для студентов и школьников : учебно-методическое пособие / Л. М. Логиновская [и др.] ; под ред. Т. В. Мишаткиной. – Минск : МГЭИ им. А. Д. Сахарова БГУ, 2015. – 176 с.
7. Гудин, В. А. Физиология и этология сельскохозяйственных птиц : учебник для высших учебных заведений по специальностям «Ветеринария» и «Зоотехния» / В. А. Гудин, В. Ф. Лысов, В. И. Максимов ; ред. В. И. Максимов. – Санкт-Петербург ; Москва ; Краснодар : Лань, 2010. – 336 с.
8. Калугин, Ю. А. Физиология питания кроликов / Ю. А. Калугин. – Москва : Колос, 1980. – 174 с.
9. Ковзов, В. В. Метаболические процессы у коров и профилактика их нарушений : практическое пособие / В. В. Ковзов, Е. Н. Кудрявцева, С. Е. Шериков. – Витебск : ВГАВМ, 2020. – 168 с.
10. Ковзов, В. В. Пищеварение и обмен веществ у крупного рогатого скота : монография / В. В. Ковзов, С. Л. Борознов. – Минск : Бизнесофсет, 2009. – С. 10–73.
11. Ковзов, В. В. Физиологические особенности собак и кошек : практическое пособие / В. В. Ковзов. – Витебск : ВГАВМ, 2017. – 84 с.
12. Кочиш, И. И. Биология сельскохозяйственной птицы / И. И. Кочиш. – Москва : Колос, 2005. – 260 с.
13. Лысов, В. Ф. Основы физиологии и этологии животных / В. Ф. Лысов, В. И. Максимова. – Москва : КолосС, 2004. – 248 с.
14. Мелехин, Г. П. Физиология сельскохозяйственной птицы / Г. П. Мелехин, Н. Я. Гридин. – Москва : Колос, 1977. – 230 с.
15. Начала физиологии : учебник для студентов вузов биологических специальностей / А. Д. Ноздрачев [и др.]. – Санкт-Петербург : Лань, 2002. – 1088 с.

16. Нарушение желчеобразовательной и желчевыделительной функции печени : учебно-методическое пособие для студентов биотехнологического факультета по специальностям : «Ветеринарная фармация», «Ветеринарная санитария и экспертиза» / М. А. Макарук [и др.]. – Витебск : ВГАВМ, 2020. – 28 с.
17. Особенности физиологии птиц : учебно-методическое пособие / А. В. Островский [и др.]. – Витебск : УО ВГАВМ, 2005. – 34 с.
18. Островский, А. В. Физиология пищеварения у собак : учебно-методическое пособие для студентов факультета ветеринарной медицины и слушателей ФПК / А. В. Островский, И. Н. Дубина, Н. С. Мотузко ; Витебская государственная академия ветеринарной медицины. – Витебск, 2004. – 34 с.
19. Пищеварение в тонком кишечнике : учебно-методическое пособие для студентов факультета ветеринарной медицины, зооинженерного факультета и слушателей ФПК / В. В. Ковзов [и др.]. – Витебск : УО ВГАВМ, 2007. – С. 4–28.
20. Получение молока высокого качества : монография / Н. С. Мотузко [и др.]. – Витебск : ВГАВМ, 2019. – 224 с.
21. Птицеводство с основами анатомии и физиологии : учебное пособие для студентов учреждений высшего образования по специальностям «Ветеринарная медицина», «Зоотехния» / А. И. Ятусевич [и др.]; под ред. А. И. Ятусевича, В. А. Герасимчика. – Минск : ИВЦ Минфина, 2016. – 312 с.
22. Скопичев, В. Г. Частная физиология / В. Г. Скопичев, В. И. Яковлев. – Москва : Колос, 2008. – С. 477–546.
23. Смолин, С. Г. Физиология и этология животных : учебное пособие / С. Г. Смолин. – Санкт-Петербург : Лань, 2018. – 628 с.
24. Сравнительная физиология животных : учебник для студентов вузов, обучающихся по специальности «Зоотехния» / А. А. Иванов [и др.]. – Санкт-Петербург ; Москва ; Краснодар : Лань, 2010. – 416 с.
25. Технология получения и выращивания здоровых телят : монография / В. И. Смунев [и др.]. – Витебск : ВГАВМ, 2017. – 248 с.
26. Физиологические особенности лошадей : практическое пособие / В. В. Ковзов. – Витебск : ВГАВМ, 2018. – С. 57–81.
27. Физиология кормления жвачных животных : практическое пособие / Н. С. Мотузко [и др.]. – Витебск, 2008. – 138 с.
28. Физиология кормления животных : Теории питания, прием корма, особенности пищеварения / Н. Н. Максимюк, В. Г. Скопичев. – Санкт-Петербург : Лань, 2004. – 256 с.
29. Физиология пищеварения и кормление крупного рогатого скота : учебное пособие / В. М. Голушко [и др.] ; Гродно : ГГАУ, 2005. – 443 с.
30. Физиология пищеварения у свиней : учебно-методическое пособие / Ж. В. Вишневец [и др.] ; Витебская государственная академия ветеринарной медицины. – Витебск : ВГАВМ, 2008. – 68 с.

31. Физиология сельскохозяйственных животных : учебное пособие для студентов вузов по специальностям «Ветеринарная медицина» и «Зоотехния» / Ю. И. Никитин [и др.]. – 2-е изд. – Минск : Техноперспектива, 2009. – 463 с.

## **УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ «ВИТЕБСКАЯ ОРДЕНА «ЗНАК ПОЧЕТА» ГОСУДАРСТВЕННАЯ АКАДЕМИЯ ВЕТЕРИНАРНОЙ МЕДИЦИНЫ»**

Витебская ордена «Знак Почета» государственная академия ветеринарной медицины является старейшим учебным заведением в Республике Беларусь, ведущим подготовку врачей ветеринарной медицины, ветеринарно-санитарных врачей, провизоров ветеринарной медицины и зооинженеров.

Вуз представляет собой академический городок, расположенный в центре города на 17 гектарах земли, включающий в себя единый архитектурный комплекс учебных корпусов, клиник, научных лабораторий, библиотеки, студенческих общежитий, спортивного комплекса, Дома культуры, столовой и кафе, профилактория для оздоровления студентов. В составе академии 4 факультета: ветеринарной медицины; биотехнологический; повышения квалификации и переподготовки кадров агропромышленного комплекса; международных связей, профориентации и довузовской подготовки. В ее структуру также входят Аграрный колледж УО ВГАВМ (п. Лужесно, Витебский район), филиалы в г. Речице Гомельской области и в г. Пинске Брестской области, первый в системе аграрного образования НИИ прикладной ветеринарной медицины и биотехнологии (НИИ ПВМ и Б).

В настоящее время в академии обучаются более 3,5 тысяч студентов, как из Республики Беларусь, так и из стран ближнего и дальнего зарубежья. Учебный процесс обеспечивают 280 преподавателей. Среди них 158 кандидатов, 26 докторов наук и профессоров.

Помимо того, академия ведет подготовку научно-педагогических кадров высшей квалификации (кандидатов и докторов наук), переподготовку и повышение квалификации руководящих кадров и специалистов агропромышленного комплекса, преподавателей средних специальных сельскохозяйственных учебных заведений.

Научные изыскания и разработки выполняются учеными академии на базе Научно-исследовательского института прикладной ветеринарной медицины и биотехнологии. В его состав входит 2 отдела: научно-исследовательских экспертиз (с лабораторией биотехнологии и лабораторией контроля качества кормов); научно-консультативный.

Располагая современной исследовательской базой, научно-исследовательский институт выполняет широкий спектр фундаментальных и прикладных исследований, осуществляет анализ всех видов биологического материала и ветеринарных препаратов, кормов и кормовых добавок, что позволяет с помощью самых современных методов выполнять государственные тематики и заказы, а также на более высоком качественном уровне оказывать услуги предприятиям агропромышленного комплекса. Активное выполнение научных исследований позволило получить сертификат об аккредитации академии Национальной академией наук Беларуси и Государственным комитетом по науке и технологиям Республики Беларусь в качестве научной организации. Для проведения данных исследований отдел научно-исследовательских экспертиз аккредитован в Национальной системе аккредитации в соответствии с требованиями стандарта СТБ ИСО/МЭК 17025.

Обладая большим интеллектуальным потенциалом, уникальной учебной и лабораторной базой, вуз готовит специалистов в соответствии с европейскими стандартами, является ведущим высшим учебным заведением в отрасли и имеет сертифицированную систему менеджмента качества, соответствующую требованиям ISO 9001 в национальной системе (СТБ ISO 9001 – 2015).

**[www.vsavm.by](http://www.vsavm.by)**

210026, Республика Беларусь, г. Витебск, ул. 1-я Доватора, 7/11,  
факс (0212) 48-17-65,

тел. 33-16-29 (факультет международных связей, профориентации и довузовской подготовки); 33-16-17 (НИИ ПВМ и Б); E-mail: [pk\\_vgavm@vsavm.by](mailto:pk_vgavm@vsavm.by).

Учебное пособие

**Кудрявцева** Елена Николаевна,  
**Ковзов** Владимир Владимирович,  
**Островский** Александр Васильевич и др.

## **ЭНДОГЕННЫЙ КОНТРОЛЬ ПИЩЕВАРЕНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ**

Учебно-методическое пособие

Ответственный за выпуск Е. Н. Кудрявцева  
Технический редактор Е. А. Алисейко  
Компьютерный набор С. П. Грицкова  
Компьютерная верстка Т. А. Никитенко  
Корректоры Т. А. Никитенко,  
Е. В. Морозова

Подписано в печать 08.12.2023. Формат 60×84 1/16.  
Бумага офсетная. Ризография.  
Усл. печ. л. 9,5. Уч.-изд. л. 9,59. Тираж 100 экз. Заказ 2437.

Издатель и полиграфическое исполнение:  
учреждение образования «Витебская ордена «Знак Почета»  
государственная академия ветеринарной медицины».  
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя,  
распространителя печатных изданий № 1/ 362 от 13.06.2014.  
ЛП №: 02330/470 от 01.10.2014 г.  
Ул. 1-я Доватора, 7/11, 210026, г. Витебск.  
Тел.: (0212) 48-17-82.  
E-mail: rio@vsavm.by  
<http://www.vsavm.by>