1. **Сущность пищеварения**

*Пищеварение* – это совокупность механических, физико-химических и биологических процессов, обеспечивающих расщепление поступивших с пищей высокомолекулярных соединений на относительно простые, которые могут ассимилироваться организмом.

Пищеварение – начальный этап ассимиляции, за которым следует промежуточный обмен веществ, диссимиляция и выделение продуктов метаболизма.

Стенка пищеварительной трубки состоит из 4-х оболочек: слизистая, подслизистая, мышечная и серозная. Слизистая оболочка содержит лимфатические фолликулы и может включать простые экзокринные железы (например, в желудке). Подслизистая оболочка некоторых отделов пищеварительного тракта (пищевод, двенадцатиперстная кишка) имеет сложные железы. Выводные протоки всех экзокринных желёз пищеварительного тракта открываются на поверхности слизистой оболочки. Через стенку пищеварительной трубки проходят и открываются на поверхности слизистой оболочки выводные протоки больших желёз – печени и поджелудочной железы.

Основные функции пищеварительной системы:

* *секреторная* – выработка и выделение железистыми клетками пищеварительных соков;
* *моторно-эвакуаторная(двигательная)* – измельчение пищи, перемешивание её с пищеварительными соками и передвижение по отделам ЖКТ;
* *всасывательная* – перенос конечных продуктов переваривания, воды, солей и витаминов через эпителий ЖКТ в кровь и лимфу;
* *экскреторная* – выделение из организма продуктов метаболизма, воды, минеральных веществ, ЛС вводимых в организм;
* *эндокринная* – синтез и выделение биологически активных веществ и гормонов;
* *защитная* – защита организма от вредных агентов (бактерицидное, бактериостатическое и дезинтоксикационное действие);
* *рецепторная* – в пищеварительном тракте находятся рецептивные поля многих рефлекторных дуг висцеральных систем и соматических рефлексов.

Кроме того, пищеварительная система опосредованно участвует в процессах кроветворения. Пищеварительный тракт является депо белка ферритина (слизистая оболочка тонкой кишки, печень), участвующего в синтезе гемоглобина. В париетальных клетках желудка вырабатывается внутренний фактор Касла, необходимый для всасывания витамина В12, требующегося для нормального созревания эритробластов.

*Типы пищеварения*. В зависимости от происхождения гидролитических ферментов пищеварение делят на 3 типа:

* *собственное* – осуществляется ферментами, синтезированными железами животного;
* *симбионтное* – происходит под влиянием ферментов, синтезированных микроорганизмами, населяющими ЖКТ (в преджелудках жвачных, в толстой кишке моногастричных);
* *аутолитическое* – осуществляется под влиянием ферментов, содержащихся в составе принимаемой пищи.

**2. Нейроэндокринная регуляция деятельности ЖКТ**

Нейроэндокринная регуляция деятельности ЖКТ осуществляется ЦНС посредством вегетативного отдела и энтеральной нервной системы, а также гуморальными регуляторными факторами – различными биологически активными веществами (нейромедиаторы, гормоны, цитокины, факторы роста и др.), поступающими из клеток энтероэндокринной системы, нервных и некоторых других клеток, расположенных как в стенке ЖКТ, так и за её пределами.

*Нервная регуляция функций*

Пищевой центр *–* это сложный гипоталамо-лимбико-ретикуло-кортикальный комплекс. «Ядром» пищевого центра является гипоталамус. Латеральные ядра гипоталамуса называют «центром голода», при их разрушении наблюдается афагия, а при раздражении *–* гиперфагия. В вентромедиальных ядрах гипоталамуса локализован «центр насыщения», при их разрушении наблюдается гиперфагия, а при раздражении *–* афагия. Центр насыщения и центр голода находятся в реципрокных отношениях.

Энтеральная нервная система – совокупность собственных нервных клеток (интрамуральные нейроны) ЖКТ, а также отростков вегетативных нейронов, расположенных за пределами пищеварительной трубки (экстрамуральные нейроны). Стенка ЖКТ содержит:

·         *межмышечное нервное сплетение* (Ауэрбаха) расположено в мышечной оболочке ЖКТ, обеспечивает управление моторикой пищеварительной трубки;

·         *подслизистое нервное сплетение* (Мейсснера) расположено в подслизистой оболочке, управляет сокращениями ГМК мышечного слоя слизистой оболочки, а также секрецией желёз слизистой и подслизистой оболочек.

*Вегетативные влияния*

Возбуждение парасимпатических нервов стимулирует кишечную нервную систему, увеличивая активность пищеварительного тракта. Парасимпатический двигательный путь состоит из двух нейронов:

·         *первый нейрон* расположен в двигательном ядре блуждающего нерва (для органов тазовой области тела первого нейрона находятся в парасимпатическом ядре крестцового отдела спинного мозга.). Аксоны этих нейронов в составе блуждающего нерва (для органов таза – в составе тазовых нервов) входят в пищевод, желудок, двенадцатиперстную кишку, поджелудочную железу, жёлчный пузырь и образуют синапсы со вторым нейроном двигательного пути;

·         *второй нейрон* – двигательная нервная клетка межмышечного и подслизистого нервных сплетений – клетка Догеля 1-го типа. Аксоны клеток Догеля 1-го типа образуют двигательные нервные окончания на ГМК и железистых клетках. Нейромедиатор в синапсах обоих нейронов – ацетилхолин.

Возбуждение симпатической нервной системы тормозит активность пищеварительного тракта. Нейронная цепочка содержит два либо три нейрона:

·         *первый нейрон* (холинергический) расположен в вегетативном ядре спинного мозга (боковые рога), аксон этого нейрона образует холинергические синапсы со вторым нейроном;

·         *второй нейрон* расположен в ганглиях симпатического ствола (нейромедиатор норадреналин). Аксоны второго нейрона входят в органы пищеварительного тракта и иннервируют ГМК сосудистой стенки, железистые клетки и ГМК мышечной оболочки (двухнейронная цепочка) либо образуют синапсы с клетками Догеля 1-го типа; аксоны клеток Догеля 1-го типа образуют терминали, иннервирующие железистые клетки и ГМК (трёхнейронная цепочка).

*Гуморальная регуляция функций*

Гуморальную регуляцию разнообразных функций ЖКТ осуществляют различные регуляторы. К клеткам-мишеням ЖКТ молекулы этих веществ поступают из энтероэндокринных, нервных и некоторых других клеток, расположенных как в стенке ЖКТ, так и за её пределами. Эти клетки объединены под общим названием APUD-система (APUD – от англ. Amines амины, Precursor предшественник, Uptake усвоение, поглощение, Decarboxylation декарбоксилирование; синоним диффузная нейроэндокринная система – система клеток, способных к выработке и накоплению биогенных аминов и (или) пептидных гормонов и имеющих общее эмбриональное происхождение). APUD-систему составляют около 40 типов клеток, обнаруживаемых в ЦНС (гипоталамусе, мозжечке), железах внутренней секреции (гипофизе, эпифизе, щитовидной железе, островках поджелудочной железы, надпочечниках, яичниках), в желудочно-кишечном тракте, лёгких, почках и мочевых путях, параганглиях и плаценте.

Нервные клетки энтеральной системы, а также нервные волокна экстрамуральных нейронов секретируют множество биологически активных веществ (ацетилхолин, норадреналин и др.), регулирующих функции ЖКТ.

Энтероэндокринные клетки находятся в слизистой оболочке (главным образом среди эпителиальных клеток крипт кишечника, в железах желудка) и особенно многочисленны в двенадцатиперстной кишке. При поступлении пищи в просвет ЖКТ различные эндокринные клетки под действием растяжения стенки, под влиянием самой пищи или изменения pH начинают выделять гормоны в ткани и в кровь. Активность энтероэндокринных клеток находится под контролем вегетативной нервной системы. Стимуляция блуждающего нерва способствует высвобождению гормонов, усиливающих пищеварение. Повышение активности чревных нервов (симпатические волокна) оказывает противоположный эффект.

**3. Пищеварение в полости рта**

Пищеварение в ротовой полости включает приём пищи, собственно ротовое пищеварение и глотание. После оценки пищи или питья при помощи зрения и обоняния происходит опробование их качества с помощью рецепторов ротовой полости, а затем приём пищи и питья или отказ от него.

Пища захватывается губами, языком, зубами. Жевание *–* комбинированное действие жевательных мышц, мышц губ, щёк и языка. Движения этих мышц координируют черепно-мозговые нервы (V, VII, IX-XII пары). В контроле жевания участвуют не только ядра ствола мозга, но и гипоталамус, миндалина и кора больших полушарий. Во время жевательных движений совершается механическая обработка корма.

*Слюнообразование и отделение.*В ротовой полости имеется два вида слюнных желез:

* *пристенные* (щёчные, язычные, губные, нёбные);
* *застенные* (3 пары: околоушные, подчелюстные, подъязычные) имеющие выводные протоки, ведущие в ротовую полость. Проток околоушных желёз открывается в ротовой полости на уровне 3-4 коренного зуба, подчелюстных и подъязычных – в области подъязычной бородавки.

По характеру выделяемого секрета железы делятся на 3 группы:

* *слизистые* (щёчные, небные, корня языка), производят вязкий секрет содержащий муцин;
* *серозные* (околоушные, боковых поверхностей языка), производят водянистый секрет содержащий белки и электролиты;
* *смешанные* (подчелюстные, подъязычные, губные), производят серозно-слизистый секрет.

*Состав и свойства слюны.*Слюна – вязкая жидкость (рН у лошадей, свиней, собак – 7,2-7,7, у коров, овец, кроликов – 8,0-8,5), с плотностью 1,002-1,012, содержит 98-99,5% воды и 0,5-2% сухого вещества, состоящего из органического и неорганического компонентов.

Органические вещества слюны (в основном белки):

* α-амилаза (птиалин) – гидролизует крахмал до декстринов и мальтозы;
* α-глюкозидаза (мальтаза) – расщепляет мальтозу, до двух молекул глюкозы;
* лизоцим, лактоферрин, ингибан – подавляют рост бактерий;
* секреторный IgA – связывает Аг;
* муцин – обеспечивает формирование пищевого кома;
* в небольших количествах обнаружены ферменты: гидролазы, оксиредуктазы, трансферазы, протеазы, пептидазы, кислая и щелочная фосфатазы;
* мочевина.

Неорганические вещества слюны: анионы: Cl–, I–, HCO3–, H2PO4–, SCN–; катионы: Na+, K+, Ca2+, Mg2+.

*Функции слюны:*смачивая корм, облегчает процесс жевания; склеивая и обволакивая пищу, способствует образованию пищевого кома и облегчает его проглатывание; экстрагируя вкусовые вещества, способствует органолептической оценке корма; обладает бактерицидными и дезодорирующими свойствами (ионы тиоцианата); нейтрализуя щелочными основаниями кислоты желудка, регулирует КЩР; принимает участие в терморегуляции организма (особенно у собак, грызунов); являясь источником кальция, фосфора, цинка, обеспечивает формирование зубной эмали; экскретирует некоторые продукты обмена и ЛС из крови (мочевина, йодистые соединения, соли тяжелых металлов и др.).

Установлена тонкая приспособляемость слюнных желёз к типу кормления: при длительном потреблении крахмалистых кормов плотоядными в их слюне появляются амилолитические ферменты, на сухой корм выделяется больше слюны, чем на влажный.

Существуют видовые особенности слюноотделения. У большинства животных пристенные железы секретируют непрерывно, а застенные секретируют периодически – при приёме пищи. У жвачных непрерывно секретируют околоушные железы, усиливая деятельность во время жвачного процесса и приёма пищи. У свиней непрерывно секретируют подчелюстные железы.

Количество слюны л/сут.: крс – 100-200, лошадь – 40-50, свинья – 10-15, овца – 7-14, собака – 0,6-1,5 кролик – 0,04-0,08, человек – 0,5-2.

*Регуляция слюноотделения.*Слюноотделение – рефлекторный акт, возникающий под влиянием безусловных (из полости рта, глотки, желудка и верхнего отдела кишечника) и условных (вид, запах пищи и др.) раздражений. В ротовой полости корм раздражает нервные окончания волокон тройничного, языкоглоточного, верхнегортанную ветвь блуждающего нерва, язычного, дорсального глоточного нерва, расположенные на слизистой оболочке губ, языка. По этим центростремительным путям импульсы достигают продолговатого мозга, где расположен центр слюноотделения, затем гипоталамуса и коры больших полушарий. Из центра слюноотделения возбуждение передается к слюнным железам по симпатическим (от II-IV грудного сегмента спинного мозга), а также парасимпатическим нервам, проходящим в составе тройничного и языкоглоточного (околоушная железа) и лицевого (подъязычная и подчелюстная железа) нервов.

Парасимпатическая стимуляция усиливает кровоток в слюнных железах и вызывает выделение большого количества водянистой слюны с низким содержанием органических веществ. Симпатическая стимуляция влияет на кровоток в слюнных железах двухфазно: вначале снижает, вызывая сужение сосудов, а затем увеличивает его и способствует выделению небольшого количества слюны богатой органическими веществами.

Участие коры больших полушарий в регуляции слюноотделения доказано И.П. Павловым в классическом слюноотделительном условнорефлекторном опыте.

*Глотание, его регуляция.*Глотание – сложнорефлекторный акт передачи пищевого кома в глотку, включает две фазы:

* *глоточная фаза* – пищевой комок (или слюна) стимулирует рецепторные зоны глотки, нервные сигналы поступают в центр глотания продолговатого мозга, вызывая рефлекторное сокращение мышц, приподнимающих мягкое небо, которое закрывает вход в носоглотку, а корень языка прижимает надгортанник к гортани, поэтому ком направляется в воронку пищевода и не попадает в дыхательные пути. Чувствительные пути рефлекса – ветви тройничного и языкоглоточного нервов. Двигательные – волокна тройничного, языкоглоточного и блуждающего нервов.
* *пищеводная фаза глотания* отражает основную функцию пищевода – быстрое проведение пищи из глотки в желудок.

 Около места соединения пищевода с желудком располагается нижний сфинктер пищевода. В норме происходит тоническое сокращение, предотвращающее попадание содержимого желудка (рефлюкса) в пищевод. В момент движения перистальтической волны по пищеводу сфинктер расслабляется (рецептивное расслабление).

**4. Общие закономерности желудочного пищеварения**

Желудок – это расширение передней кишки позади диафрагмы. В зависимости от рода потребляемого корма размеры и строение желудка у разных видов животных различны. В зависимости от строения желудки делятся на:

* однокамерные (собака, лошадь, кролик, свинья, человек);
* двухкамерные (хомяк, кашалот);
* трёхкамерные (дельфин, верблюд);
* четырёхкамерные (большинство жвачных, китообразные).

Объём желудка в л: лошадь – 10-15, свинья – 6,5-9, собака – 0,6-8 (у собаки весом 10 кг примерно 1 л), кролик – 0,13-0,16.

*Стенка желудка состоит из 4-х слоёв:*

1. наружный серозный;
2. средний мышечный – состоит из 3-х пластов гладких мышц: циркулярного, продольного, косого;
3. подслизистый слой;
4. внутренний слизистый слой, богатый железами.

По строению слизистой оболочки и железистых клеток в желудке выделяют три секреторные зоны:

* *кардиальная*, примыкает к пищеводу и имеет только слизистые железы пищеводного типа (добавочные клетки) продуцирующие слизь;
* *фундальная*, занимает 2/3 желудка, имеет трубчатые железы, клетки которых продуцируют различный секрет:

а) главные клетки (продуцируют белки – пепсиногены);

б) обкладочные, или париетальные (продуцируют HCl);

в) добавочные (продуцируют мукополисахариды слизи, в том числе фактор Кастла);

* *пилорическая,*имеет железы, содержащие добавочные, клетки, некоторое количество главных клеток.

*Состав и свойства желудочного сока*

Желудочный сок является продуктом секреторной деятельности трубчатых желудочных желёз, а также секреции эпителиальных клеток, выстилающих полость желудка. Это светлая опалесцирующая жидкость кислой реакции (рН 0,8-2,5). В его состав входят вода – 99% и сухой остаток – 1%, состоящий из органического и неорганического компонентов.

Органические вещества желудочного сока: молочная кислота; глюкоза; креатинфосфорная кислота; мочевина; мочевая кислота; белки (ферменты).

*Пепсиногены* не обладают пищеварительной активностью. Под влиянием HCl превращаются в активные пепсины, активные только в кислой среде (оптимум pH от 1,8 до 3,5), гидролизуют белки на полипептиды (альбумозы и пептоны). Известно около десятка пепсинов, подразделяемых по своим функциональным особенностям на несколько групп:

* пепсин А – группа ферментов, активная при рН 1,5-2,0;
* пепсин С (гастриксин, желудочный катепсин) – оптимум рН 3,2-3,5;
* пепсин В (парапепсин, желатиназа) – расщепляет белки соединительной ткани;
* пепсин D (реннин, химозин) – превращает белок молока казеиноген в казеин. Выделяется в виде химозиногена, активируется ионами кальция; образуется в большом количестве в желудке у молодых животных в молочный период.

*Липаза* желудочного сока оказывает слабый гидролизующий эффект на жиры, максимальный эффект она оказывает на эмульгированные жиры, например жир молока.

Неорганические вещества желудочного сока: анионы: Cl–, SO42–, HCO3–, H2PO4–, SCN–; катионы: Na+, K+, Ca2+, Mg2+, NH4+.

Важным неорганическим компонентом желудочного сока является HCl (концентрации 0,3-0,5% (150-160 ммоль/л)). Функции HCl: активирует пепсиногены; создает оптимум рН для действия пепсинов; вызывает денатурацию и набухание белков; стимулирует образование гастрина и секретина в слизистой желудка; стимулирует секрецию энтерокиназы клетками слизистой 12-перстной кишки; активирует моторику желудка и кишечника; стимулирует процессы выделения желчи и поджелудочного сока; участвует в осуществлении пилорического рефлекса; обладает бактерицидным действием.

В состав желудочного сока входит небольшое количество слизи (нейтральные мукополисахариды, сиаломуцины, гликопротеины и гликаны).

Количество желудочного сока л/сутки: лошадь – 30, свинья – 15-18, собака – 1,9-2,8, человек – 2-2,5, крс – 40-80 (сычужный сок), овца – 4-11.

В желудке углеводы продолжают перевариваться под действием ферментов слюны в течение часа, прежде чем пища полностью перемешается с желудочным соком и кислая среда не инактивирует их. За этот период до 30% крахмалов гидролизуется до мальтозы. Пепсин превращает 10-20% белков в пептоны и некоторое количество полипептидов. Липазы расщепляют менее 10% триглицеридов.

*Регуляция желудочной секреции*

В желудочной секреции выделяют три основные фазы, связанные с особенностями воздействия раздражающих факторов:

1. рефлекторная (мозговая);
2. нервно-гуморальная (желудочная);
3. гуморальная (кишечная).

*1. Рефлекторная (мозговая) фаза*начинается до поступления пищи в желудок, в момент приёма пищи, при действии условных раздражителей (вид, запах, вкус пищи) на рецепторы соответствующих анализаторов или при действии безусловных раздражителей (корм) на рецепторы ротовой полости. Афферентный путь от рецепторов ротовой полости тот же, что и при слюноотделительном рефлексе. «Ядро» центра желудочного сокоотделения располагается в продолговатом мозге (ядра блуждающего нерва). Отсюда возбуждение передаётся к желудочным железам по волокнам блуждающих нервов (парасимпатический отдел вегетативной нервной системы). Симпатический отдел вегетативной нервной системы угнетает активность желёз желудка.

Наличие сложнорефлекторной фазы доказано И.П. Павловым в его опытах с «мнимым кормлением» и изолированным желудочком. Желудочный сок выделяется через 1-2 минуты после начала потребления пищи и имеет высокую концентрацию соляной кислоты и ферментов. Этот сок И.П. Павлов назвал «запальным». Продолжительность фазы 1-2 часа.

*2. Нервно-гуморальная (желудочная) фаза* начинается через 30-40 мин после начала приёма пищи и продолжается до 11 часов. Поступившая пища вызывает ваго-вагальные рефлексы, местные рефлексы и нейросекрецию энтеральной нервной системы, выделение гуморальных регуляторов:

* *гастрин-рилизинг гормон* стимулирует секрецию гастрина;
* *гастрин* вырабатывается в слизистой пилорической части желудка в виде прогастрина, активируется HCl, всасывается в кровь, стимулирует секрецию слизи, бикарбоната, ферментов, HCl в желудке, подавляет эвакуацию из желудка.

Продукты гидролиза и экстрактивные вещества пищи также гуморально стимулируют желудочную секрецию.

*3. Гуморальная (кишечная) фаза* связана с поступлением пищи в 12-перстную кишку. При действии на слизистую оболочку промежуточных продуктов гидролиза белков энтероэндокринные клетки выделяют *мотилин*, стимулирующий секрецию пепсиногенов и моторику желудка. Продолжительность фазы 1-3 часа.

Также в желудке и кишечнике образуются вещества, вызывающие торможение желудочной секреции: *гастрон, бульбогастрон*, *энтерогастрон*, *соматостатин*, *желудочный ингибирующий пептид* (*GIP*), *вазоактивный интестинальный пептид* (VIP), *холецистокинин-панкреозимин*.

Вещества, употребляемые в пищу, являются адекватными регуляторами желудочной секреции, при этом секреторный аппарат желудка приспосабливается к её качеству, количеству и режиму питания.

*Моторика желудка*

Мышечная оболочка обеспечивает двигательные функции желудка. В наполненном пищей желудке возникают два основных типа сокращений:

* *тонические появляются в виде волнообразно распространяющегося сжатия продольного и косого мышечных слоёв (2-4 в 1 мин);*
* *перистальтические* – совершаются на фоне тонических в форме волнообразного перемещения кольца сужения (3-4 в 1 мин). Они начинаются в кардиальной части, перемещаются к пилорической.

*Пилорический рефлекс*. Темп опорожнения желудка регулируется сигналами из желудка и 12-перстной кишки, через энтеральную нервную систему, симпатические и парасимпатические волокна. Блуждающий нерв активирует эвакуацию, а чревный подавляет.

Эвакуация содержимого желудка тормозится кишечно-желудочными рефлексами из 12-перстной кишки. Нахождение пищи в тонкой кишке вызывает тормозный кишечно-желудочный рефлекс, инициируемый растяжением стенки тонкой кишки, присутствием кислоты в 12-перстной кишке, возрастанием осмоляльности химуса, наличием продуктов белкового расщепления и механическим раздражением слизистой оболочки кишки. Эти факторы вызывают рефлекторное сокращение пилорического сфинктера и прекращение дальнейшего поступления химуса в полость 12-перстной кишки. После нейтрализации содержимого 12-перстной кишки, снижении осмоляльности химуса (разбавлении его жёлчью, панкреатическим и кишечным соками) пилорический сфинктер расслабляется, и из желудка в кишечник переходит очередная порция содержимого.

В желудке пища находится от 4 до 10 часов в зависимости от её состава и консистенции. Пища, богатая углеводами, скорее эвакуируется из желудка, чем богатая белками. С наименьшей скоростью эвакуируется жирная пища. Жидкости начинают переходить в кишку сразу после их поступления в желудок.

 **5. Желудочное пищеварение у жвачных**

 Основными признаками, позволяющими относить ряд животных (крупный и мелкий рогатый скот, северный олень, верблюд, лама, зебу и т.д.) к группе жвачных, являются наличие многокамерного желудка и жвачного процесса. Желудок жвачных многокамерный пищеводно-кишечного типа состоит из четырёх отделов: рубец, сетка, книжка, сычуг. Из них только сычуг является истинным желудком. Слизистая преджелудков покрыта многослойным ороговевающим эпителием и имеет характерное строение в разных камерах.

*Рубец*

Рубец – большая бродильная камера, занимающая почти всю левую половину брюшной полости. Емкость рубца у овец составляет 12-20 л, у крс – 100-300 л. Характерной особенностью рубца является наличие богатой симбионтной анаэробной микрофлоры и -фауны. Микроорганизмы рубца:

1. Бактерии (около 150 видов), количество которых в 1 г содержимого рубца достигает 1010:
* *целлюлозолитические* (до 109 в 1 г содержимого) расщепляют и переваривают клетчатку;
* *протеолитические*расщепляют белки и небелковые азотистые продукты;
* *амилолитические* расщепляют крахмал;
* *липолитические*расщепляют липиды;
* *молочнокислые* сбраживают простые углеводы.
1. Простейшие (преимущественно инфузории ciloflora (около 100 видов) количество которых в 1 г содержимого рубца достигает 106. Ферментируют и запасают сахара в виде полисахаридов, потребляют и переваривают зёрна крахмала, хлоропласты, обладают высокой протеолитической способностью, синтезируют белок, фосфолипиды.
2. Грибки – сбраживают простые сахара, участвуют в синтезе гликогена, аминокислот, витаминов группы В, обладают целлюлозолитической активностью.

Разлагая растительные корма, микроорганизмы формируют вещества собственного тела, синтезируя новые компоненты, которые не вносились в корм: аминокислоты, гликоген, микробиальные липиды, биологически активные вещества, витамины группы В.

Резкое изменение рациона нарушает равновесие микробной экосистемы преджелудков, что сказывается на рубцовом пищеварении и усвоении питательных веществ.

*Переваривание азотистых веществ в рубце*. В сухом веществе растительных кормов, потребляемых жвачными, содержится от 7 до 30% сырого протеина и небелковых азотистых веществ. Белки расщепляются под действием протеолитических ферментов микроорганизмов до пептидов, аминокислот, а затем до аммиака (NH3), которые используются бактериями для синтеза белка собственного тела. В сутки корова получает до 100 г микробиального белка, содержащего все незаменимые аминокислоты. Образование NH3 обычно уравновешивается утилизацией его микроорганизмами и всасыванием в стенку рубца (*гепато-руминальная циркуляция азота* *мочевины*). Из стенки рубца NH3поступает в кровь и в печени превращается в мочевину, которая у жвачных (в отличие от моногастричных) лишь частично выводится с мочой, а в основном снова поступает в рубец, выделяясь со слюной или непосредственно через стенку рубца. В рубце мочевина превращается в NH3, который повторно используется микрофлорой.

*Переваривание углеводов в рубце.*Органическое вещество растительных кормов на 50-80% состоит из углеводов, которые по структуре делятся на простые (олигосахариды, крахмал, пектин) и сложные (полисахариды (целлюлоза)). В преджелудках переваривается 80-90% крахмала и 60-70% переваримой клетчатки. Переваривание различных видов углеводов в рубце осуществляется следующим образом:

1. *клетчатка*включает целлюлозу, гемицеллюлозу, лигнин. Переваривание клетчатки – одна из основных функций преджелудков, происходит с помощью целлюлозолитических микроорганизмов, вырабатывающих ферменты – целлюлазы, при этом образуются целлотриоза и целлобиоза, которые под действием глюкозидазы расщепляются до глюкозы. Переваривание клетчатки в преджелудках нарастает медленно и достигает максимума через 12 часов после её поступления в рубец. Степень гидролиза клетчатки у жвачных уменьшается, если в корме увеличивается доля легко сбраживаемых углеводов;
2. *крахмал*переваривается значительно легче, чем клетчатка, расщепляясь в рубце при участии инфузорий и бактерий амилазой до мальтозы. По использованию крахмала рубцовые простейшие обладают преимуществом в конкуренции с бактериями, так как они быстро поглощают большое количество крахмальных зёрен и накапливают в виде гликогена или амилопектина, которые затем сбраживаются длительное время с почти постоянной скоростью;
3. *простые сахара* (дисахариды и моносахариды) поступившие с кормом или образовавшиеся в результате гидролиза макромолекул, активно используются как простейшими, так и бактериями рубца и сбраживаются с образованием летучих жирных кислот и газов (СО2 и СН4).

В итоге простые и сложные углеводы, поступающие в рубец, в конечном итоге превращаются в низкомолекулярные летучие жирные кислоты (ЛЖК) – уксусную (60-70%), пропионовую (15-20%), масляную (10-15%), изомасляную, метилмасляную, валериановую, изовалериановую – (2-5%). Процесс осуществляется путём анаэробного гликолиза с превращением глюкозы в пировиноградную кислоту (ПВК), являющуюся исходным соединением для синтеза ЛЖК. При этом освобождается энергия в виде АТФ, необходимая для размножения и роста микроорганизмов. Общее количество образуемых ЛЖК за сутки составляет: у лактирующих коров – 2,5-5 л, у бычков на откорме – 1,4-1,6 л, у овец – 0,25-0,5 л.

Большая часть ЛЖК всасывается в преджелудках, 10-30% – поступает в сычуг. В стенке рубца часть ЛЖК метаболизирует (часть пропионовой кислоты превращается в лактат и пируват, масляная кислота превращается в кетоновые тела (β-оксимасляную и ацетоуксусную кислоты)), а остальные поступают в кровь и участвуют в межуточном метаболизме как пластический и энергетический материал. Уксусная (90% всех ЛЖК крови) и β-оксимасляная кислота расходуются на синтез липидов тела и молочного жира.

*Переваривание липидов в рубце.* В сухом веществе растительных кормов содержится от 4 до 8% жиров. Под влиянием липолитических бактерий рубца все классы липидов в той или иной степени подвергаются липолизу и расщепляются на моноглицериды, глицерин, жирные кислоты. Глицерин сбраживается с образованием ЛЖК (в основном пропионовой кислоты). Ненасыщенные жирные кислоты частично гидрогенизируются и превращаются в насыщенные. Часть жирных кислот используется микроорганизмами для синтеза собственных микробиальных липидов. Жирные кислоты с длинной цепью, освобождающиеся при гидролизе липидов корма микроорганизмами не используются и переходят в сычуг, фиксированные на частицах корма.

*Газообразование*. Ферментация корма сопровождается образованием газов. Наибольшая интенсивность газообразования через 4-6 часов после кормления (у крс 25-30 л в час). В рубце образуются СО2 (60-70%), СН4 (25-35%), N2, H2, H2S, O2, ацетон – 5-7%. Наибольшее газообразование наблюдается при скармливании зелёных сочных кормов, особенно бобовых. Избыток газов рубца периодически выводится наружу через пищевод (отрыжка), часть СО2 и СН4 всасывается в кровь и выделяется через органы дыхания.

*Сетка*

Сетка располагается вентрально, в области мечевидного хряща. Её объём у коров 5-9 л. С рубцом и книжкой сетка сообщается через отверстие, а с пищеводом – через пищеводный жёлоб (мышечная складка с углублением, идущая от пищевода по дну сетки до входа в книжку), который у молодняка в молочный период обеспечивает поступление молока через канал книжки в сычуг, минуя сетку и рубец, а у взрослых – участвует в эвакуации содержимого из сетки в книжку и сычуг. Между сеткой и преддверием рубца имеется складка, которая во время сокращения рубца частично закрывает отверстие между ними, благодаря чему в сетку проникает только измельчённая разжиженная масса.

*Книжка*

Книжка лежит в правом подреберье, имеет округлую форму. Её объём у коров 8-14 л, у овец – 0,7-1,9 л. Слизистая хорошо приспособлена к всасыванию, а благодаря листочкам, её поверхность примерно равна совместной поверхности рубца и сетки. Отверстие, соединяющее сетку с каналом книжки, периодически открывается, и благодаря последующему сокращению сетки содержимое струйками поступает в книжку. При сокращении книжки жидкая масса отжимается, а при расслаблении впитывается. На границе между сеткой и книжкой из грубоволокнистых частиц корма образуется своеобразный фильтр, пропускающий частицы размером 2-4 мм. 1/3 кормовой массы переходит непосредственно в сычуг, 2/3 задерживается между листками книжки и дополнительно измельчается. В книжке происходит интенсивная абсорбция: всасывается до 50% поступившей воды и минералов, 70-90% ЛЖК, основная масса NH3. Частицы корма задерживаются в книжке в среднем до 8 ч.

*Сычуг*

Сычуг – железистый отдел сложного желудка жвачных (истинный желудок). Вытянут в длину в форме изогнутой груши. Его объём у коров 10-15 л, у овец – 2-3 л. Сычужные железы секретируют непрерывно в результате постоянного раздражения механо- и хеморецепторов самого сычуга и интерорецептивного влияния с преджелудков. За сутки образуется сычужного сока: у 6-месячных телят 12-14 л, у коров 50-60 л, у овец 4-5 л. После кормления через 30-40 мин секреция возрастает, достигая максимума через 2-3 часа. pH сока 1,0-1,5. Как и у животных с однокамерным желудком, наиболее важные составляющие сычужного сока – ферменты (пепсин, химозин, липаза) и соляная кислота в концентрации 0,10-0,12% (общая кислотность 0,20-0,30%).

Вследствие спонтанной секреции и кратковременного пребывания корма в сычуге (30-60 мин, до 3 ч) фазы сокоотделения у жвачных выражены не чётко. Гуморальная фаза сычужной секреции осуществляется при участии гормонов и метаболитов пищеварительного тракта (гастрин, энтерогастрин, гистамин и др.). Стимулируют секрецию сычужных желез ЛЖК (особенно пропионовая кислота), а также белки отдельных микробных популяций и продукты их жизнедеятельности.

*Моторика преджелудков и её регуляция*

Отделы сложного желудка сокращаются строго согласованно, в определённом ритме и последовательности, обозначаемой как цикл сетки-книжки-рубца. Цикл начинается с сокращения сетки и пищеводного жёлоба. Сетка сокращается двухфазно (каждые 30-70 сек), при этом содержимое с крупными частицами поступает в преддверие и дорсальный мешок рубца, а относительно гомогенная масса поступает в книжку (тело книжки и сычуга в этот момент расслаблены). Практически одновременно со второй фазой сокращения сетки начинается поочередное сокращение отделов рубца (2-5 сокращений в 2 мин): преддверие рубца, дорсальный мешок, вентральный мешок, каудодорсальный слепой выступ, каудовентральный слепой выступ. После могут снова сокращаться дорсальный и вентральный мешки (двойные сокращения мешков рубца, возникают через 1-2 цикла сокращений сетки).

С началом сокращения дорсального мешка рубца сокращается мост книжки, и отверстие в неё закрывается. Когда оба мешка расслабляются, происходит сокращение книжки в поперечном и продольном направлении. Благодаря этим сокращениям усиливается абсорбция в книжке, гомогенная масса поступает в сычуг (отжимается), а задержанные между листочками грубые частицы корма мацерируются. С началом сокращения сетки отверстие в книжку открывается, а тело книжки расслабляется. Начинается новый цикл.

Сокращения сычуга подобны сокращениям однокамерного желудка и проявляются в форме перистальтических и слабых тонических сокращений.

Сокращение преджелудков регулируются нейроэндокринными механизмами. Сокращения усиливаются при принятии корма, жвачке, наполнении преджелудков кормом, умеренном растяжении их газами. «Ядро» центра рефлекторной регуляции моторики находится в продолговатом мозге (дорсальные ядра блуждающих нервов), куда поступает афферентная импульсация от интерорецепторов (в основном тензиорецепторы) преджелудков. Эфферентные пути рефлекторной дуги проходят в составе блуждающих нервов (парасимпатические волокна усиливают моторику), и в составе чревных нервов (симпатические волокна угнетают моторику). «Ядро» находится под регулирующим влиянием ретикулярной формации, гипоталамуса, гиппокампа, лимбической системы, подкорковых ганглиев и коры больших полушарий (премоторная зона).

*Жвачный процесс*

Жвачный процесс – это совокупность механизмов, обеспечивающих отрыгивание части плотного содержимого преджелудков и его повторное пережевывание.

Жвачный период – это время, в течение которого осуществляется жвачный процесс (у крс – 30-50 мин, у овец – 20-30 мин). Жвачный период начинается через некоторое время после приёма корма (у крс через 30-70 минут, у овец через 20-45 минут). За это время корм в рубце набухает и частично размягчается, что облегчает его пережёвывание.

Каждый жвачный период состоит из отдельных циклов длительностью 45-70 сек (число циклов в одном периоде от 25 до 60).

Жвачный цикл включает три фазы: отрыгивание пищевого кома, поступление пищевой кашицы в ротовую полость с отжатием и заглатыванием избыточной жидкости, вторичное пережевывание и заглатывание пищевого кома. Жвачный центр расположен в ядрах продолговатого мозга, куда от рецепторов преджелудков, сычуга и кишечника поступают афферентные импульсы в составе вагосимпатических нервов. Эфферентные импульсы от центра поступают через дорсальные ядра блуждающих нервов к мышцам преджелудков, а по нисходящим спинальным путям – к диафрагме и респираторным мышцам.

**6. Пищеварение в тонком кишечнике**

В тонком кишечнике происходит окончательный гидролиз пищевых веществ под действием секретов поджелудочной железы, кишечного сока и желчи и всасывание продуктов гидролиза в кровь и лимфу.

Тонкий отдел кишечника включает 12-перстную, тощую и подвздошную кишку.

Основной структурной единицей слизистой тонкой кишки является ворсинка, имеющая свой сосудистый, лимфатический, мышечный и нервный аппарат. Ворсинки имеют пальцевидную форму, длиной 0,2-1 мм. Их количество 20-40 на 1 мм2 поверхности. Эпителиоциты ворсинок имеют так называемую исчерченную (щёточную) каёмку, состоящую из микроворсинок высотой около 2 мкм и диаметром 0,10-0,15 мкм. Их число составляет 80-120 на 1 мм2 площади ворсинки. Кишечные ворсинки увеличивают поверхность эпителия в 8-10 раз, а микроворсинки – в 30-60 раз. Ворсинки имеют два типа клеток:

* *эпителиоциты* (их 90%) – энтероциты с щёточной каёмкой, обеспечивают пристеночное пищеварение и всасывание;
* *бокаловидные энтероциты* – вырабатывают слизь.

Между ворсинками располагаются крипты (*либеркюновы железы*), содержащие три основных типа клеток:

* энтероциты с базофильными гранулами (клетки Панета) – вырабатывают ферменты;
* энтерохромаффиноциты (энтероэндокринные клетки) – секретируют БАВ, выступающие в качестве регуляторов функций ЖКТ;
* бокаловидные энтероциты – вырабатывают слизь.

В подслизистом слое 12-перстной кишки располагаются трубчатые *бруннеровы железы* секретирующие бикарбонаты и слизь.

В полость 12-перстной кишки открываются протоки поджелудочной железы и жёлчный проток.

*Секреторная функция поджелудочной железы*

Проток поджелудочной железы, соединившись с общим жёлчным протоком (кроме свиньи и крс), формирует печёночно-поджелудочную ампулу, которая открывается на большом дуоденальном (фатеровом) сосочке в 12-перстную кишку, будучи окружена кольцом из ГМК (сфинктер Одди).

Поджелудочный сок – прозрачная, бесцветная жидкость щелочной реакции (рН 7,2-8,0 (у лошадей -7,3-7,6, у крс – около 8,0)) с плотностью 1,008-1,010, содержит 90% воды и 10% сухого вещества, состоящего из органического и неорганического компонентов.

Органические вещества панкреатического сока (в основном белки-ферменты, действующие на все группы питательных веществ):

1. протеолитические ферменты:

* *трипсин* – активен в щелочной среде, гидролизует белки, альбумозы и пептоны до полипептидов, дипептидов и аминокислот;
* *химотрипсин* – расщепляет белки и полипептиды до аминокислот преимущественно после их обработки пепсином и трипсином;
* *карбоксипептидаза*– отщепляет от пептидов свободные аминокислоты со стороны карбоксильной группы;
* *дипептидаза – расщепляет дипептиды до аминокислот;*
* *панкреатопептидаза* (*эластаза*)– осуществляет гидролиз специфических белков соединительной ткани и мукополисахаридов, расщепляя их на пептиды и аминокислоты;
* *протаминаза*– расщепляет протамины;
* *нуклеазы*(*дезоксирибонуклеаза, рибонуклеаза*) – осуществляют гидролиз нуклеиновых кислот на пурины, пиримидины, рибозу, дезоксирибозу и фосфат.

2. гликолитические (или амилолитические) ферменты:

* *птиалин* – расщепляет крахмал на декстрины и мальтозу;
* *мальтаза* – расщепляет мальтозу на 2 молекулы глюкозы;
* *сахараза* – расщепляет сахарозу на глюкозу и фруктозу;
* *лактаза*– расщепляет лактозу на глюкозу и галактозу, преобладает у молодняка в молочный период.

3. липолитические ферменты:

* *липаза* – расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты, активируется ионами кальция и жёлчными кислотами;
* *фосфолипаза А2* – действует на фосфолипиды, отщепляя от них жирные кислоты;
* *холестерол-эстераза* – гидролизует эфиры холестерола.

Неорганические вещества панкреатического сока: анионы Cl–, SO42–, HPO42–, особенно высока концентрация анионов HCO3– обеспечивающих нейтрализацию кислого химуса; катионы Na+, Ca2+, К+, Мg2+.

У собак и кошек железа секретирует периодически, после приёма корма и (или) поступления содержимого в кишечник, а у с.-х. животных – непрерывно, усиливаясь при кормлении. Количество выделяемого поджелудочного сока в среднем составляет л/сут: у коров 7-7,5, лошадей 7,5-8,5, свиней – 7-8, овец 0,5-0,6, собак 0,2-0,3, у человека около 1.

Регуляция секреции поджелудочной железы осуществляется нейроэндокринными механизмами. Фазы секреции поджелудочной железы такие же, как и желудочной секреции:

* мозговая (рефлекторная), обусловлена параллельным действием условных (вид и запах пищи) и безусловных (жевание и глотание пищи) раздражителей. Афферентные пути от этих рецепторов аналогичны афферентным путям слюноотделительного рефлекса и рефлекса желудочной секреции. Эфферентные пути рефлексов поджелудочной секреции от центра, расположенного в продолговатом мозгу, проходят в составе блуждающих нервов, которые усиливают секрецию поджелудочной железы. Симпатические (чревные) нервы уменьшают количество секрета, но усиливают синтез органических веществ;
* желудочная (5-10% всей секреции), обусловлена действием гастрина;
* кишечная (гуморальная) (75% всей секреции) обусловлена действием секретина (выделяется под действием кислых продуктов в виде просекретина, активируется НCl) и холецистокинин*-*панкреозимина на клетки поджелудочной железы. Секретин стимулирует выделение сока богатого бикарбонатами, холецистокинин*-*панкреозимин – богатого ферментами.

Кроме того стимулируют выработку поджелудочного сока ацетилхолин, серотонин, инсулин, VIP, соли жёлчных кислот, прогестерон. Тормозящим эффектом обладают глюкагон, GIP, панкреатический полипептид, кальцитонин, вазопрессин, соматостатин, энкефалин.

*Cекреторная функция печени (желчеобразование и желчевыделение)*

Печень – это железа внешней секреции, одной из многообразных функций которой является желчеобразующая. Секреция жёлчи осуществляется в лизосомах гепатоцитов, собранных в печёночные дольки. От печёночных клеток начинаются жёлчные капилляры, которые собираются в жёлчные протоки. Последние, сливаясь между собой, образуют общий печёночный переходящий в общий жёлчный проток. Отсюда жёлчь опорожняется непосредственно в двенадцатиперстную кишку или же поступает в пузырный проток, ведущий в жёлчный пузырь, который накапливает и концентрирует жёлчь. Из жёлчного пузыря по пузырному и далее по общему жёлчному протоку жёлчь порциями выбрасывается в просвет двенадцатиперстной кишки. Распределение потоков жёлчи в пузырь и кишку осуществляется системой внепечёночных сфинктеров, расположенных у основания пузырного, общего печёночного и общего жёлчного протоков. У лошади, верблюда, оленя, крысы, голубя жёлчный пузырь отсутствует, его функцию выполняет жёлчная цистерна.

Пищеварительная функция печени подразделяется на:

* секреторную, или жёлчеобразование (*холерез*). Происходит непрерывно, при этом жёлчь накапливается в жёлчном пузыре;
* экскреторную, или жёлчевыделение (*холекинез*). Происходит либо только во время пищеварения (собака, кошка, человек), при этом жёлчь сначала выделяется из жёлчного пузыря, а затем из печени в двенадцатиперстную кишку, либо постоянно, независимо от степени заполнения жёлчного пузыря (крс, свиньи, лошади, кролики).

Поэтому принято говорить о печёночной и пузырной жёлчи:

* печёночная – жидкая, прозрачная, светло-жёлтого или светло-зелёного цвета. Плотность 1,009-1,013, рН 7,5, содержит 96-99% воды;
* пузырная – густая, тёмного цвета (у травоядных – тёмно-зеленого, у плотоядных – красно-жёлтого) в результате реабсорбции воды и ряда электролитов (концентрируется в 5-20 раз), содержит слизь. Плотность 1,026-1,048, рН 6,8, содержит 80-86% воды.

Жёлчь – сложный водный раствор, состоящий из органических соединений и неорганических веществ.

Органические вещества жёлчи:

* жёлчные кислоты – синтезируются из холестерина (холевая, дезоксихолевая, гликохолевая, таурохолевая, литохолевая и др.), уменьшают поверхностное натяжение, что приводит к эмульгированию жира;
* соли жёлчных кислот (холаты) – при участии холестерина способствуют всасыванию жирных кислот, жирорастворимых витаминов, моноглицеридов, холестерола и др. липидов;
* холестерин – принимает участие (наряду с холатами) в образовании мицелл, в составе которых жиры транспортируются в энтероциты;
* фосфолипиды (главным образом лецитин);
* жирные кислоты;
* жёлчные пигменты (биливердин и билирубин) – образуются при распаде гема, придают жёлчи специфическую окраску (в последующем – моче и фекалиям);
* продукты распада белков (мочевина, мочевая кислота, пуриновые основания).

Неорганические вещества жёлчи: анионы Сl–, HCO3–, SO42–, РO43–; катионы Nа+, К+, Са2+, Fe2+.

Общее количество выделяющейся жёлчи составляет л/сут: у лошади – 5-6, коровы – 7-9, овцы – 0,8-1, свиньи – 2,5-3, собаки – 0,2-0,3, человека – 0,6-1.

Жёлчеобразование и жёлчевыделение регулируется нейроэндокринными механизмами. Стимулируют образование жёлчи рефлекторные воздействия со стороны ротовой полости, желудка, двенадцатиперстной кишки, реализуемые через блуждающий и диафрагмальный нервы. Центр жёлчевыделения локализован в гипоталамо-лимбических структурах мозга (латеральные и вентромедиальные ядра гипоталамуса, базальные и латеральные ядра миндалины). Раздражение блуждающего нерва приводит к сокращению мышц стенок жёлчного пузыря и расслаблению сфинктера Одди, т.е. эвакуации жёлчи в кишечник. Стимуляция симпатического нерва наоборот, вызывает расслабление мускулатуры пузыря и сокращение сфинктера (прекращает поступление желчи).

Гуморальными стимуляторами выделения жёлчи являются холецистокинин-панреозимин, гастрин, секретин, жёлчные кислоты.

*Секреторная функция кишечника (роль кишечного сока в пищеварении)*

Кишечный сок – секрет желёз слизистой оболочки – кишечных крипт (либеркюновых желёз), кишечных эпителиоцитов (энтероцитов), бокаловидных клеток, клеток Панета. В 12-перстной кишке к нему примешивается секрет дуоденальных (бруннеровых) желёз. Кишечный сок – бесцветная жидкость рН 8,5-9 в 12-перстной кишке, 7,5-8,5 – в тощей и подвздошной), с плотностью 1,005-1,015, содержит 97,6% воды и 2,4% сухого вещества, состоящего из органического (0,8% белка, 0,73% других органических веществ) и неорганического (0,87%) компонентов.

Органические вещества кишечного сока. В кишечном соке содержатся аминокислоты, мукополисахариды, а также более 20 ферментов, обеспечивающих конечные стадии переваривания всех пищевых веществ:

1. протеолитические ферменты:
* *энтерокиназа*(*энтеропептидаза*) – гидролизует трипсиноген и прокарбоксипептидазу, превращая их в активные ферменты;
* *кишечные пептидазы: аминопептидаза, аминотрипептидаза, лейцинаминопептидаза* и др. – расщепляют пептиды, образующиеся в результате действия пепсина и трипсина до аминокислот;
* *нуклеазы –*расщепляют нуклеиновые кислоты сначала до мононуклеотидов, а затем до азотистых оснований и пентозы.

Кишечный сок не гидролизует нативные белки, за исключением казеина.

1. *амилолитические ферменты: (α-декстриназа) расщепляет декстрин на две молекулы глюкозы; мальтаза; сахараза; лактаза.*
2. липолитические ферменты: *кишечная липаза*; *фосфолипаза А2; щелочная фосфатаза –*гидролизует эфиры ортофосфорной кислоты, отщепляя от них фосфат.

Неорганические вещества кишечного сока: анионы Cl–, PO43–, особенно высока концентрация анионов HCO3–; катионы Na+, Ca2+, К+.

Секреция сока происходит непрерывно. Общее количество выделяющегося кишечного сока составляет л/сут: у лошади – 10-15, коровы – 25-30, овцы – 2-4, свиньи – 4-6, собаки – 0,4-0,6, человека – 2-3.

Деятельность кишечных желёз регулируется нейроэндокринными механизмами. Основным возбуждающим фактором в регуляции образования и выделения кишечного сока является само содержимое кишечника (химус). Блуждающие нервы стимулируют лишь образование ферментов сока.

Гуморальная регуляция сокоотделения осуществляется дуокринином (усиливает секрецию преимущественно бруннеровых желёз) и энтерокринином (усиливает секрецию либеркюновых желёз). Стимулируют секрецию также VIP, секретин, серотонин. Подавляют секрецию соматостатин, адреналин.

*Механизм кишечного пищеварения*

В тонком кишечнике осуществляются две разновидности внеклеточного пищеварения:

* *полостное*(дистантное) – осуществляется с помощью ферментов пищеварительных секретов (панкреатического и кишечного соков, а также желчи), которые поступают в полость кишечника и действуют на пищевые вещества, предварительно обработанные в желудке. Содержимое кишечника под воздействием пищеварительных соков приобретает вид жидкой гомогенной массы, называемой химусом. Общее количество образующегося химуса составляет л/сут: у лошади – 190-210, коровы – 180-220, овцы – 20-25, свиньи – 35-40, собаки – 4-5;
* *пристеночное*, или *мембранное*(контактное) – происходит на поверхности микроворсинок каёмчатых энтероцитов в 12-перстной и тощей кишке с участием ферментных систем, локализованных на границе вне- и внутриклеточной среды. На поверхности микроворсинок энтероцитов находится трёхмерная густая сеть гликопротеидов – гликокаликс, который адсорбирует из химуса ферменты пищеварительных соков. Продукты гидролиза поступают на апикальные мембраны энтероцитов, в которые встроены кишечные ферменты (синтезируются в самих энтероцитах), осуществляющие собственное мембранное пищеварение, в результате которого образуются мономеры, способные всасываться.

*Моторика тонкого кишечника*

Моторная деятельность кишечника обеспечивает смену пристеночного слоя химуса, усиливает всасывание пищеварительных веществ и передвижение содержимого по пищеварительному тракту. Моторная функция тесно связана с секреторной: усиление моторики способствует выведению секрета из крипт. Волокна гладкой мускулатуры кишечника обладают автоматией, то есть свойством ритмически сокращаться в отсутствии внешних раздражителей.

Известно четыре типа кишечных сокращений:

* *тонические*– обусловлены определенным тонусом гладких мышц тонкой кишки;
* *ритмические, или сегментированные* – сокращения слоя циркулярных мышц, приводящие к возникновению перетяжек шириной 1-2 см, и расслаблению мышц между этими перетяжками (шириной 6-8 см);
* *перистальтические*– сокращения циркулярных мышц с образованием кольцевого перехвата, позади которого полость кишки расширяется, вызывая поступательное продвижение химуса по кишечнику;
* *маятникообразные*–возникают при сокращении продольного, в меньшей степени циркулярного мышечных слоев на определенном участке кишечника. В результате этот участок то укорачивается, одновременно расширяясь, то удлиняется и суживается.

Двигательная активность тонкой кишки регулируется миогенными и нейроэндокринными механизмами:

* *миогенные* механизмы имеют в основе автоматизм ГМК, которые способны генерировать биопотенциалы и сокращаться в определенном ритме;
* *нервные* механизмы обеспечиваются энтеральной нервной системой, как интрамуральными образованиями, так и экстрамуральными (вегетативными) нервами (воздействующими как на ауэрбахово нервное сплетение, так и на ГМК кишки). Вегетативные нервы являются проводниками возбуждающих (парасимпатические волокна блуждающего нерва) и тормозящих (симпатические волокна чревного нерва) влияний из ЦНС, прежде всего из структур пищевого центра;
* *гуморальные* механизмы обеспечиваются регуляторами энтероэндокринной системы, среди которых активирующими моторику являются ацетилхолин, гистамин, холецистокинин-панкреозимин, серотонин, брадикинин, VIP, гастрин, вилликинин (стимулирует сокращение ворсинок), а угнетающими – соматостатин, секретин, адреналин, норадреналин.

Моторика тонкой кишки зависит от физических и химических свойств химуса. Клетчатка – специфический раздражитель рецепторов слизистой ЖКТ, стимулирующий моторику.

**7. Пищеварение в толстом кишечнике**

К толстому кишечнику относятся слепая, ободочная и прямая кишки. Химус поступает в слепую кишку порциями из тонкого кишечника через илеоцекальный сфинктер (у лошади, кролика) или заслонку (у жвачных, свиней и собак). Сфинктер в норме не полностью перекрывает просвет кишки и периодически открывается каждые 30-60 сек, что обеспечивает медленное опорожнение тощей кишки. У жвачных переход химуса осуществляется менее регулярно 7-8 сократительных волн в 1 час. Слизистая оболочка толстых кишок не имеет ворсинок, богата бокаловидными энтероцитами, вырабатывающими слизь. Она содержит много крипт, в которые открываются протоки кишечных желез. Вырабатываемый ими сок содержит много клеток слущенного эпителия, лимфоцитов, слизи, его рН 7,6-9,0. Количество сока составляет 10-15% от общего объёма сока, выделяемого в тонких кишках. Сок толстой кишки в небольшом количестве содержит ферменты: пептидазы, липазы, амилазы, нуклеазы, щелочную фосфатазу, но их активность невелика. Остаточный гидролиз непереварившихся веществ отчасти идет за счет пищеварительных соков, поступивших вместе с химусом из тонкого кишечника.

Особенностью толстого кишечника является наличие богатой бактериальной флоры (до 15×109 в 1 г содержимого). У моногастричных травоядных толстый кишечник является основным местом переработки сложных углеводов и, по сути, является аналогом преджелудков жвачных. У плотоядных роль этого отдела невелика, поскольку большая часть процессов гидролиза и всасывания у них происходит в тонком кишечнике. Основную массу микрофлоры составляют облигатные (т.е. характерные для данного вида) анаэробы (Е.сoli, лактобациллы, стрептококки, энтерококки и др.).

В толстом кишечнике различают те же виды сокращений, что и в тонком, с той лишь разницей, что все они более продолжительны, с меньшим ритмом.

Толстый кишечник иннервируется энтеральной нервной системой (интрамуральной и экстрамуральной). Экстрамуральная иннервация осуществляется волокнами вегетативной нервной системы. Слепая и проксимальный отдел ободочной кишки иннервируются ветвями блуждающего нерва, а остальные отделы – парасимпатическими волокнами крестцовых сегментов спинного мозга. Симпатическая иннервация осуществляется волокнами, выходящими из верхнего и нижнего брыжеечных узлов. Парасимпатические волокна стимулируют моторику, симпатические – тормозят.

Некоторые гуморальные факторы, такие как серотонин, адреналин, глюкагон, тормозят моторику толстой кишки, а стимулируют ее ацетилхолин, кортизон.

Длительность пребывания пищи в ЖКТ зависит от вида животных и характера самой пищи. Средняя величина задержки пищи в ЖКТ составляет в ч: у лошади – 72, коровы – 104, овцы – 96, свиньи – 42, собаки – 24, кролика – 48, курицы – 18.

*Дефекация*(от лат. facies – отстой, гуща) – сложнорефлекторный акт удаления из кишечника фекальных масс. В толстом кишечнике происходит всасывание значительного количества воды и невсосавшихся ранее мономеров и минеральных солей, за счет чего резко уменьшается объём химуса, происходит его уплотнение и образование каловых масс. Каловые массы содержат непереваренные остатки, пигменты жёлчи (стеркобилин, уробилин), холестерин, копростерин, минеральные вещества, бактерии, отторгнутые клетки кишечного эпителия, слизь. В сухом веществе фекалий содержится 10-20% протеина, 5% жира, 40% клетчатки, 35% растворимых углеводов, 5% золы. От 35 до 55% массы фекалий составляют тела микроорганизмов (в основном погибшие).

Частота дефекации в среднем составляет раз/сут: у лошади – 8, коровы – 12, овцы – 6, свиньи – 4, собаки – 3, кролика – 7.

**8. Всасывание**

 Всасывание – движение воды и растворённых в ней веществ – продуктов пищеварения, а также витаминов и неорганических солей из просвета кишечника через однослойный каёмчатый эпителий во внутреннюю среду организма, его кровь и лимфу.

Всасывание происходит на всём протяжении ЖКТ. В полости рта эффективность всасывания ничтожно мала. Однако некоторые лекарственные вещества всасываются в этом отделе пищеварительной системы со значительной скоростью. В желудке всасывается очень незначительное количество аминокислот, глюкозы, несколько больше воды и растворённых минеральных солей. Основным местом всасывания является тонкий кишечник, а у жвачных также рубец и книжка.

В слизистой оболочке тонкого кишечника всасывание происходит не через все клетки, а только через каёмчатые эпителиоциты. Они покрыты микроворсинками, именно здесь присутствует гликокаликс. Эти клетки осуществляют активный и избирательный транспорт подуктов расщепления белков, жиров и углеводов через всасывательную поверхность из просвета кишечника через базальную мембрану эпителия, через межклеточное вещество собственного слоя слизистой оболочки, через стенку кровеносных капилляров в кровь, а через стенку лимфатических капилляров (тканевые щели) – в лимфу.

В зависимости от интенсивности пищеварения в процесс всасывания в тонкой кишке может включаться большее или меньшее число эпителиоцитов.

Различают два основных пути транспорта веществ в эпителиальные клетки слизистой оболочки кишечника:

1. *парацеллюлярный* (по межклеточным пространствам), этим способом переносится очень небольшое количество веществ, а также происходит проникновение из полости кишечника во внутреннюю среду некоторых макромолекул (антител, аллергенов и т.д.);
2. *трансцеллюлярный* (через клетку), это основной способ транспорта, который осуществляется посредством двух механизмов:
* *эндоцитоз* (пиноцитоз);
* *трансмембранный перенос*– основной транспортный механизм у взрослых животных, осуществляется с помощью двух процессов:
	+ *пассивный транспорт* осуществляется по градиенту концентрации и не требует затрат энергии (диффузия, осмос и фильтрация);
	+ *активный транспорт* – это перенос веществ через мембраны против электрохимического или концентрационного градиента с затратой энергии и при участии специальных транспортных систем – мембранных переносчиков и транспортных каналов. Различают первичный и вторичный активный транспорт. Первичный активный транспорт осуществляют насосы (различные АТФазы), вторичный – симпортёры (сочетанный однонаправленный транспорт) и антипортёры (встречный разнонаправленный транспорт). Транспорт большинства веществ через апикальную мембрану энтероцитов является Na+-зависимым. Отсутствие Na+ в растворе приводит к снижению активного транспорта субстрата.

 Д/З СРОК СДАЧИ 24 апреля 2020

1.Составить таблицу « Ферменты ЖКТ»

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| Название фермента | Место выработки фермента( орган) | Функции |
|  |  |  |

1. Сравнить пристеночное и полостное пищеварение:

|  |  |
| --- | --- |
| Полостное пищеварение | Пристеночное пищеварение |
|  |  |