

УДК 636.32/36:612.322.7

ПРОЦЕССЫ ОБРАЗОВАНИЯ И ВСАСЫВАНИЯ ЛЖК В РУБЦЕ ОВЕЦ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РАЗМЕРЫ ЭПИТЕЛИАЛЬНОГО СЛОЯ

А.Г. ГРУШКИН, А.В. ШЕМОРАКОВ

(Калужский филиал ТСХА)

В опытах на овцах цыгайской породы, содержащихся на сено-концентратном рационе, изучена динамика концентрации ЛЖК и рН рубцовой жидкости в период до кормления и через 1, 3, 5 и 5 ч после него. Установлено их влияние на морфоструктурные изменения слизистой рубца. Высказано предположение, что транспорт питательных веществ через слизистую рубца в кровь осуществляется несколькими путями по межклеточным пространствам, через цитоплазматические мембраны и смешанным.

Всасывание и обмен продуктов метаболизма в слизистой рубца жвачных животных является сложным физиологическим процессом, активно влияющим на обмен веществ в их организме. В преджелудках могут всасываться многие вещества, среди которых особенно важное значение имеют аммиак и летучие жирные кислоты, образующиеся в результате сбраживания сахаров органических кислот. Они всасываются в кровь и используются организмом жвачных в качестве источника энергии (до 70—80% потребности в энергии, а также служат основными предшественниками

соединений, входящих в состав молока у лактирующих животных.

Изучение тканевых структур слизистой оболочки рубца необходимо для понимания механизма всасывания продуктов рубцового метаболизма. Интенсивность всасывания последних находится в прямой зависимости от их образования в рубце, которое, в свою очередь, обусловлено видом корма. Следовательно, соответствующим подбором кормов в рационе можно изменить соотношение кислот брожения в желаемую сторону, создавая преобладающие той или иной кислоты в рубцовой жидкости.

Статья представлена зав. кафедрой физиологии и биохимии с.-х. животных ТСХА проф. Н.С. Шевелевым.

Особый интерес представляет изучение клеточных структур, ответственных за энергетическое состояние и пути транспорта продуктов рубцового метаболизма в кровь.

В данной работе была поставлена задача изучить образование и транспорт летучих жирных кислот (ЛЖК) и проследить связь этих процессов с морфоструктурными изменениями слизистой оболочки рубца в процессе всасывания.

Методика

Опыты проводили на 2-4-летних овцах цыгайской породы живой массой 38—40 кг, подобранных по принципу аналогов. Животные получали сено-концентратный рацион, сбалансированный по общей питательности, протеину и минеральным веществам. Кормили животных 2 раза в сутки через равные промежутки времени, поение вволю. Контроль за физиологическим состоянием овец осуществляли постоянно. Пробы рубцового содержимого и крови брали у овец до утреннего кормления и через 1, 3, 5 и 7 ч после него. Биохимические показатели рубцового содержимого и крови определяли согласно прописям, приведенным в методических указаниях «Изучение пищеварения жвачных» (Боровск, 1975). В эти же сроки методом хирургической биопсии брали образцы слизистой рубца, которые после фиксации просматривали на электронном микроскопе и фотографировали. Полученные электрограммы контактным способом морфометрировали с целью иссле-

дования изменения клеточных структур в процессе всасывания.

Результаты

В результате проведенных нами исследований получены сведения о динамике концентрации аммиака, ЛЖК и рН в содержимом рубца и крови в разные часы после кормления (таблица). Выяснено, что аммиак всасывается наиболее интенсивно в первые часы после кормления. При нарастании интенсивности процессов сбраживания сахаров и вследствие этого повышении концентрации летучих жирных кислот в рубце жвачных создаются оптимальные условия для использования аммиака в процессах микробного аминирования, хотя и не исключается некоторая интенсификация его адсорбции через расширенные в это время межклеточные пространства. Утилизация аммиака происходит гораздо быстрее с увеличением рН, так как аммиак в виде молекулы NH_3 лучше всасывается, чем в форме иона аммония. При понижении рН всасывание ЛЖК оказывает влияние и на всасывание аммиака, поскольку, кроме иона водорода, ион аммония тоже может легко связываться с жирной кислотой. Например, ацетат аммония может всасываться в недиссоциированном виде [7].

Уровень ЛЖК в рубцовой жидкости и крови воротной вены был наиболее высоким во время активного пищеварения. Максимальное количество кислот брожения обнаружено в 3—5-часовой промежуток времени после кормления [1]. В это же время достигали максимума морфометричес-

**Динамика концентрации ЛЖК в рубцовой жидкости и крови овец
в разные интервалы времени после кормления**

Время взятия проб	В рубцовой жидкости						В крови общее количе- ство ЛЖК
	NH ₃ , мг%	общее количество ЛЖК	уксусная кислота	пропио- новая кислота	масляная кислота	рН	
До корм- ления	14,8±1,6	7,95±0,33	5,24±0,31	1,86±0,10	0,85±0,20	6,88±0,05	1,3±0,3
Через 1 ч	13,4±0,8	8,90±1,17	5,29±1,12	2,60±0,15	1,01±0,23	6,60±0,07	1,9±0,3
» 3 ч	10,1±1,9	12,65±1,33	8,37±0,29	2,88±0,27	1,39±0,17	6,15±0,11	2,5±0,4
» 5 ч	12,5±0,7	10,80±0,82	7,26±0,13	2,41±0,24	1,13±0,21	5,63±0,06	2,1±0,3
» 7 ч	12,8±1,1	8,35±0,75	5,44±0,23	2,10±0,18	0,82±0,24	5,54±0,04	1,4±0,2

кие показатели клеточных оргanelл, что указывает на их активную стадию (рис. 1).

В зависимости от времени после кормления менялись и значения рН содержимого рубца. Если до кормления рубцовая жидкость имела почти нейтральную реакцию, то после кормления кислотность повышалась. Увеличивалось и количество ЛЖК в рубце и крови, что взаимосвязано, т.е. высокому содержанию ЛЖК в рубце соответствует высокий их уровень в крови рубцовой вены. Повышение концентрации ЛЖК в крови является следствием интенсивного их транспорта слизистой из просвета рубца в кровь.

Количество и соотношение ЛЖК в рубцовой жидкости зависит от физической формы корма [5]. Например, повышенное содержание сырой клетчатки в рационе жвачных животных вызывает увеличение молярной доли уксусной кислоты в ЛЖК рубцовой жидкости и снижение — пропионовой. Такое изменение соотношений кислот брожения в содержимом рубца вызывает интенсивный прирост массы тела.

Максимальное количество кислот брожения в содержимом рубца образуется в пик рубцового пищеварения, т.е. в период от 3 до 5 ч после кормления, когда уровень ЛЖК возрастает в 1,5 раза против исходного (до кормления). В обычных условиях рН и суммарная концентрация ЛЖК в рубце взаимосвязаны. Слизистая оболочка рубца всасывает гораздо больше ЛЖК, когда концентрация их в рубце увеличивается, а значение рН снижается.

На метаболические процессы в рубце значительное влияние оказывает рН рубцового содержимого, от которой, в частности, зависит концентрация той или иной жирной кислоты. Как правило, при сеноконцентратных рационах у жвачных животных рН рубцовой жидкости поддерживается на относительно постоянном уровне — 5,6—6,6. Связь между образованием ЛЖК и концентрацией водородных ионов связана с относительным количеством кислоты, находящейся в недиссоциированной форме [6]. При колебании значений рН в этих пределах, что обычно для рН содержимого

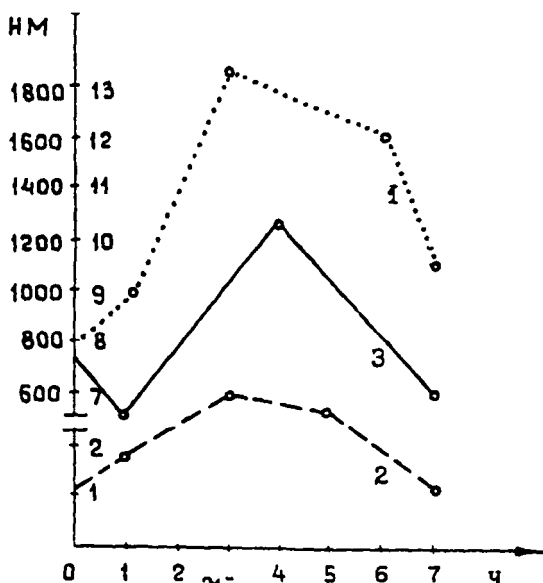


Рис. 1. Динамика содержания ЛЖК в рубце (1 — в ммоль/100 мл) и крови (2 — ммоль/л) и размера межклеточных пространств (3 — в нм) в разное время после кормления.

рубца, определенное количество каждой конкретной летучей жирной кислоты находится в свободном состоянии, при повышении рН среды их диссоциация возрастает. Следовательно, регулируя рН среды, можно получить различные соотношения кислот брожения. В щелочной среде всасывание солей ЛЖК идет в следующем нисходящем порядке: ацетат — пропионат — бутират, в кислой среде преимущественно находятся свободные летучие жирные кислоты [3]. Также очевидна связь между снижением концентрации NH_3 и значениями рН. Накапливаясь в больших ко-

личествах NH_3 сильно изменяет реакцию среды в щелочную сторону.

Развитие слизистой оболочки рубца, включая образование сосочков, в значительной степени зависит от концентрации в рубце жвачных ЛЖК, возникающих при сбраживании сахаров. Это делает основание считать, что не только грубый корм, но и продукты его бактериального расщепления, в частности ЛЖК, являются специфическими раздражителями, стимулирующими образование и рост сосочков рубца. Кроме того, рубцовый эпителий использует

ЛЖК в качестве необходимой энергии для собственного развития [7]. Как показали наши исследования, повышение концентрации ЛЖК в рубце жвачных от 8,0 до 12,5 ммоль/100 мл сопровождается увеличением эпителиального слоя слизистой оболочки рубца за счет расширения межклеточных пространств в 1,7 раза (рис. 1).

Специфическое влияние на тканевые структуры оказывают и отдельные жирные кислоты. При этом, как показали наши исследования [2], в стимуляции развития слизистой оболочки у жвачных животных роль отдельных ЛЖК различна.

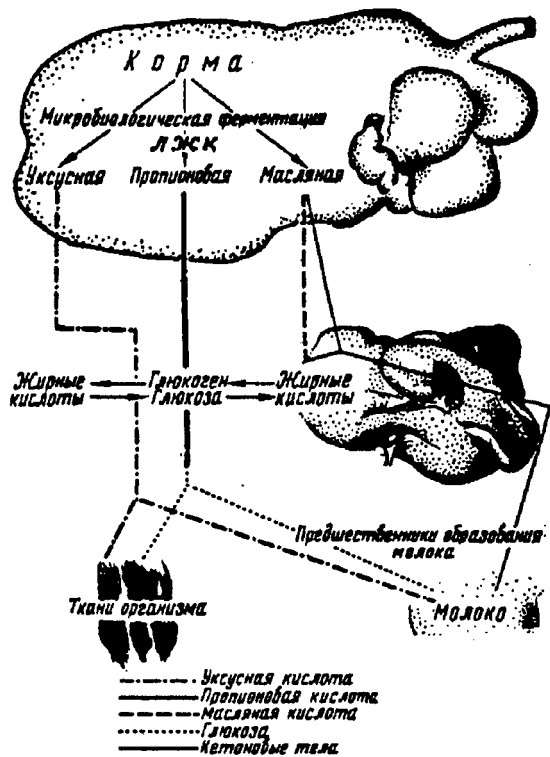


Рис. 2. Схема использования ЛЖК в обмене веществ жвачных животных.

Среди низкомолекулярных кислот преобладает уксусная кислота, утилизация которой в организме жвачных животных обеспечивает наибольшее количество потребной энергии [4]. Всасываясь из преджелудков, она мало задерживается печенью и используется как для энергетического обеспечения организма, так и для синтеза высокомолекулярных жирных кислот, являясь, таким образом, предшественником жира молока. Использование уксусной

кислоты в тканевом обмене идет путем непосредственного ее окисления без превращения в углеводы. В тканях организма она не только подвергается расщеплению как энергетический продукт, но и используется для синтеза новых, более сложных соединений. Например, так называемые липогенетические ткани (стенка желудочно-кишечного тракта, печень, легкие, жировая ткань, молочные железы) могут синтезировать из уксусной кислоты липиды (рис. 2).

Образование, всасывание и утилизация ЛЖК у жвачных отличаются от этих процессов у других травоядных относительно высоким содержанием кислот с короткой цепью. Уксусная кислота

в липогенетических тканях жвачных используется для синтеза жира, а в мшцах и почках распадается до CO_2 и воды с образованием энергии. Нами установлено, что повышение концентрации уксусной кислоты в рубце на 13,1% вызывает увеличение эпителиального слоя рубцовой стенки за счет расширения межклеточных пространств.

Не менее важным метаболитом является пропионовая кислота. Считается, что она служит источ-

ником глюкозы в организме жвачных животных, так как пропионат может превращаться в глюкозу уже при прохождении через эпителий слизистой рубца. Поэтому для поддержания нормального уровня сахара в крови необходимо, чтобы пропионовая кислота образовывалась в рубце в довольно больших количествах. Несмотря на то, что значительная часть этой кислоты подвергается метаболизму в печени, увеличение ее содержания в рубце повышает использование азота корма и образование белка в молоке. Возрастание концентрации пропионовой кислоты в рубце жвачных вызывает развитие собственной пластинки слизистой оболочки.

Большое значение в обмене веществ имеет также масляная кислота. Образуясь в рубце жвачных, она в значительной мере превращается в кетоновые тела в стенке преджелудков и печени, при некоторых условиях обладает гликогенным действием, повышает уровень сахара в крови, а увеличение ее концентрации в 1,5 раза вызывает утолщение ворсинок.

После приема корма (в пик рубцового пищеварения) при максимальной ферментации свободные жирные кислоты быстро всасываются и процессы ферментации остаются на таком же высоком уровне и дальше, поскольку не наступает резкого снижения рН.

Транспорт продуктов рубцовых метаболитов из просвета рубца в кровь можно условно разделить на активный и пассивный.

Пассивный транспорт связан с затратами энергии и подчиняется основным физическим законам

фильтрации, диффузии и осмоса. В этом случае проникновение веществ регулируется проницаемостью мембраны или размерами межклеточных пространств. Самый простой фактор, обеспечивающий пассивный переход веществ, — градиент концентрации. Другой механизм такого рода транспорта — перемещение веществ под действием электрических сил, обусловленных наличием заряда по обе стороны клеточной мембраны, которая обычно заряжена положительно с внешней стороны и отрицательно — с внутренней, что образует разность потенциалов. Третий путь — это перенос растворенных веществ вместе с растворителем. Он возможен лишь в том случае, если клеточная мембрана пориста или имеет цитоплазматические интерцеллюлярные мостики-анастомозы. Все три механизма участвуют в транспорте порознь или совместно и осуществляются из полости рубца в кровь, так как клеточная мембрана является пассивной преградой.

Активный транспорт, т.е. процесс переноса веществ против градиента концентрации и градиента электрохимического потенциала, требует значительных затрат энергии, освобождаемой в процессе внутриклеточного метаболизма. Путем активного транспорта в клетку поступает большое количество разнообразных веществ, в том числе ЛЖК. Особенности активного транспорта заключаются в связывании переносимого вещества молекулами белка-переносчика на поверхность мембраны с последующей транспорти-

ровкой внутрь клетки. Транспорт ЛЖК из полости рубца в кровь можно рассматривать как процессы диффузии и осмоса, модифицированные в результате функциональной активности тканей слизистой оболочки.

Метаболизм в эпителии делает активным энергозависимый транспорт питательных веществ. При прохождении стенки рубца некоторое количество ЛЖК утилизируется в процессе внутриклеточного обмена веществ [10]. Механизм всасывания не сводится к простому процессу фильтрации, стенка рубца активно участвует в обмене летучих жирных кислот. Известно, что в эпителии рубца происходит обмен значительного количества масляной кислоты (до 30%) и меньшего (5—7%) — пропионовой и уксусной кислот. Метаболизм ЛЖК в эпителии рубца имеет большое значение для дальнейшего использования образующихся продуктов как источников энергии для организма.

Полученные данные убедительно доказывают, что биохимическому пику рубцового пищеварения соответствует наиболее активная стадия тканевых структур, являющихся ответственными за транспорт питательных веществ из просвета рубца в кровь.

ЛЖК считаются ответственными за морфологические изменения, происходящие в тканях слизистой рубца. Повышение их концентрации вызывает увеличение числа митохондрий, являющихся показателем энергетической деятельности клетки. Если учесть, что в эпителиальных клетках митохондрии поляризованы в направлении секреции или активно-

го транспорта питательных веществ, то по их количеству и расположению можно судить об интенсивности всасывания продуктов рубцового метаболизма. Свободные рибосомы также группируются вокруг митохондрий, что указывает на их активное состояние [9]. В этой связи по состоянию тканевых структур можно судить о влиянии ЛЖК на размеры межклеточных пространств, так как одним из условий, обеспечивающих высокую проницаемость эпителиального пласта рубца, является наличие широких межклеточных щелей.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что в слизистой рубца в зависимости от периода кормления меняются размеры межклеточных щелей. До кормления они сужены. Выросты цитоплазматической мембраны образуют частные мостики-анастомозы, как правило, контактирующие с таковыми соседних клеток. Места контакта укреплены дисмосомами. Параллельно изменению размеров межклеточных пространств в зависимости от интенсивности рубцового метаболизма меняются количество и природа секреторных гранул в цитоплазме эпителия. Если до кормления секреторных гранул очень мало, то в пик рубцового пищеварения мелкие секреторные гранулы зернистого и шиповатого слоев переходят в базальный и ливаются в более крупные, располагаясь по всей цитоплазме в непосредственном контакте с митохондриями [1].

Исходя из этого можно сделать предположение, что транспорт питательных веществ через сли-

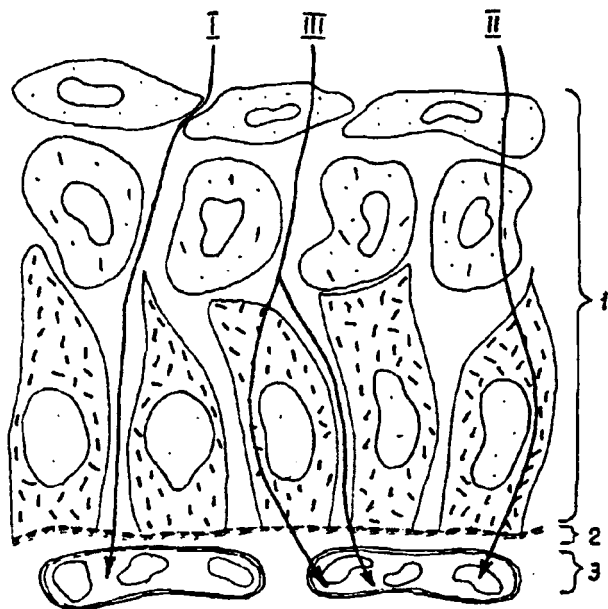


Рис. 3. Схема путей (I, II, III) транспорта ЛЖК слизистой рубца.

I — зона метаболизма ЛЖК; 2 — базальная мембрана, 3 — капилляры.

зистую рубца идет 3 путями: 1-й — по межклеточным пространствам, 2-й — внеклеточный интерцеллюлярный — от клетки к клетке через клеточные мембраны и плазматические мостики, 3-й — смешанный. Благодаря наличию этих 3 путей, а также взаимодействию пассивного и активного транспорта питательные вещества попадают из просвета рубца в кровь.

Таким образом, проведенные нами исследования показали, что с увеличением концентрации ЛЖК в рубцовой жидкости взрослых овец с 8,0 до 12,5 ммоль/

100 мл усиливается образование межклеточных цитоплазматических мостиков. Увеличение размеров межклеточного пространства в 1,7 раза указывает на интенсивный транспорт продуктов метаболизма из полости рубца в кровь — в этот период содержание ЛЖК в крови повышается с 1,3 до 2,5 ммоль/л.

ЛИТЕРАТУРА

1. Грушкин А.Г. Концентрация ЛЖК в рубце и ее связь с гистологическими изменениями слизистой оболочки. — Бюл. ВНИИ физиол., биохим. и питания с.-х. животных. Боровск, 1978, вып. 8. — 2. Грушкин А.Г. Ультраструктурные изменения слизистой оболочки у овец до и после кормления. — Бюл. ВНИИ физиол., биохим. и питания с.-х. животных. Боровск, 1978, вып. 3. — 3. Курилов Н.В., Кроткова А.П. Физиология и биохимия пищеварения жвачных. М.: Колос, 1971. — 4. Павлов М.Е. Действие уксусной кислоты на углеводно-жировой обмен у коров. — В сб. науч. тр. Харьк. с.-х. ин-та, 1984, № 7305. — 5. Павлова Л.П. Некоторые гистологи-

ческие особенности строения стенок рубца у бычков при различных рационах. — Докл. ТСХА, 1979, вып. 225. — 6. *Пиатковский В. и др.* Использование питательных веществ жвачными животными. М.: Колос, 1978. — 7. *Радев Т., Стоянов И.* Изв. Ин-та сравнительной анатомии домашних животных, 1962, № 9. — 8. *Салижанов Х.С. и др.* Физиологическая роль рубца в механизме сохранения баланса веществ и энергии в организме лактирующих коров. — В сб.: Физиол. механизмы

адаптации с.-х. животных. Алма-Ата: Нукус, 1983. — 9. *Туревский Л.А.* Материалы IV Всесоюз. конфер. по физиолог. и биохим. основам повышения продуктивности с.-х. животных. Боровск, 1966. — 10. *Шмидт Р., Каланчук Г.* Роль слизистой оболочки рубца во взаимосвязях рубцовой ферментации с интермедиарным метаболизмом у откормочных бычков. — В сб.: Меры борьбы с болезнями с.-х. животных и птиц в УССР. Киев, 1982, № 83.

Статья поступила 24 ноября 1997 г.

SUMMARY

Experiments with sheep of Tsigeian breed kept on hay-concentrate ration have shown that the increase of VFA concentration in rumen liquid from 8.0 to 12.5 mmol/100 ml stimulates formation of intercellular cytoplasmic bridges (intercellular contacts), the size of intercellular spaces becoming 1.7 times larger, which shows that intensive transportation of metabolism products from rumen into blood takes place, and it leads to increasing VFA content in blood from 1.3 to 2.5 mmol/l in this period. On the basis of data on morphostructural changes it is assumed that transportation of nutrient substances through rumen mucosa into blood occurs by different ways: by intercellular spaces, through cytoplasmic membranes and by mixed way.