

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ  
МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

**В.Г. Вертипрахов**

# **ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ ЖИВОТНЫХ**

*Учебное пособие*

для студентов для группы специальностей и направлений  
подготовки 36.00.00 – Ветеринария и зоотехния  
аспирантов специальности 03.03.01 – Физиология

Москва 2022

УДК 591.1(075)  
В35

**Рецензенты:** *Буряков Николай Петрович*, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой кормления животных ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»

*Карамушкина Светлана Владимировна*, кандидат биологических наук, доцент, и.о. заведующего кафедрой патологии, морфологии и физиологии ФГБОУ ВО «Дальневосточный ГАУ»

*Труш Наталья Владимировна*, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биологии и охотоведения ФГБОУ ВО «Дальневосточный ГАУ»

**Вертипрахов, В.Г.** Физиология пищеварения животных: учебное пособие / В.Г. Вертипрахов; Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева. – Москва: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022. – 49 с.

ISBN 978-5-9675-1884-3

В учебном пособии представлены материалы по физиологии пищеварительной системы животных, с подробным описанием методов получения желудочного, панкреатического и кишечного секретов у разных животных. В материалах приводятся уникальные данные по особенностям пищеварения сельскохозяйственной птицы. Предназначено для студентов группы специальностей и направлений подготовки 36.00.00 – Ветеринария и зоотехния, а также аспирантов специальности 03.03.01 – физиология.

Рекомендовано к использованию в учебном процессе ученым советом института Зоотехнии и биологии РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

© Вертипрахов В.Г., 2022 г.  
© ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА  
имени К.А. Тимирязева, 2022 г.

## Оглавление

1	Значение пищеварительной системы.....	4
1.1	Типы пищеварения.....	4
2	Пищеварение в полости рта.....	6
2.1	Регуляция слюноотделения.....	8
2.2	Особенности слюноотделения у человека и животных.....	9
3	Пищеварение в желудке.....	12
3.1	Хирургические операции на желудке.....	12
3.2	Физико-химические свойства желудочного сока.....	16
3.3	Регуляция желудочной секреции.....	17
3.4	Сокращения мышц желудка.....	19
3.5	Особенности желудочного пищеварения у жвачных животных.....	19
3.6	Особенности желудочного пищеварения у птиц.....	22
4	Пищеварение в кишечнике.....	26
4.1	Роль сока поджелудочной железы и желчи в кишечном пищеварении.....	26
4.1.1	Наложение фистулы панкреатического протока у крупного рогатого скота (по Жилову).....	26
4.1.2	Наложение хронической фистулы поджелудочной железы у свиней (по Синещекову).....	27
4.1.3	Наложение дуоденального анастомоза у жвачных животных.....	28
4.1.4	Наложение дуоденального анастомоза у свиней.....	28
4.1.5	Наложение двойных кишечных анастомозов у жвачных.....	29
4.1.6	Наложение фистулы на кишечник птиц.....	29
4.1.7	Методы получения панкреатического сока птиц.....	33
4.2	Физико-химические свойства панкреатического сока.....	37
4.2.1	Особенности панкреатического сока птиц.....	38
4.3	Регуляция панкреатической секреции.....	39
4.4	Роль желчи в кишечном пищеварении.....	40
4.5	Пищеварение в тонком кишечнике.....	41
4.6	Пищеварение в толстом кишечнике.....	42
4.6.1	Особенности кишечного пищеварения у птиц.....	44
	Библиографический список.....	48

## 1. ЗНАЧЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Обязательным условием жизни является потребление питательных веществ. Высшие животные в отличие от растений не могут их синтезировать из неорганических веществ, поэтому существует необходимость их поступления из внешней среды.

Длительное прекращение или недостаточное поступление в организм питательных веществ приводит к нарушению метаболизма и гомеостаза организма. Вместе с тем организм животных и человека не способен ассимилировать белки, жиры и углеводы без их предварительной физико-химической обработки. Эту важную функцию выполняет система органов пищеварения.

Пищеварение – сложный физиологический и биохимический процесс, в ходе которого пища подвергается физическим и химическим изменениям в пищеварительном тракте. В результате этих трансформаций её компоненты должны сохранить свою пластическую и энергетическую ценность, приобрести свойства быть усвоенными организмом и включенными в его нормальный обмен веществ, утратив свою видовую специфичность.

Физические изменения пищи состоят в её механической обработке, размельчении, набухании, растворении. Химические – в последовательной деградации питательных веществ в результате действия на них ферментов пищеварительных соков. Следовательно, **сущность пищеварения сводится к гидролизу питательных веществ до мономеров, способных всасываться в кровь.**

### 1.1. Типы пищеварения

В зависимости от происхождения гидролитических ферментов пищеварение можно разделить на три типа [33]: собственное, симбионтное и аутолитическое.

*Собственное* - осуществляется ферментами, синтезированными данным макроорганизмом, т.е. ферментами пищеварительных соков.

*Симбионтное* – гидролиз питательных веществ совершается за счет ферментов, синтезированных симбионтами макроорганизма (бактериями и простейшими ЖКТ). Например, у жвачных желудочное пищеварение происходит за счет «собственных» ферментов и ферментов – симбионтов; у человека симбионтное пищеварение происходит в толстом кишечнике. Особенно велика роль ферментов симбионтов в переваривании клетчатки.

*Аутолитическое* пищеварение осуществляется за счет экзогенных гидролаз, которые вводятся в организм в составе пищи. Такое пищеварение отмечается у новорожденных.

В зависимости от локализации гидролиза питательных веществ пищеварение подразделяется на внутриклеточное и внеклеточное.

Внутриклеточное пищеварение состоит в том, что экзогенные, транспортированные в клетку путем фагоцитоза и эндогенные вещества, гидролизуются клеточными ферментами. Это эволюционно наиболее простой тип пищеварения. Наибольшее значение такое пищеварение получило у одноклеточных. В организме млекопитающих внутриклеточное пищеварение свойственно только лейкоцитам – фагоцитам крови.

Внеклеточное пищеварение делится на *полостное* и *мембранное*. **Полостное** совершается в полости двенадцатиперстной кишки, то есть в среде удаленной от места продукции гидролаз. **Мембранное** – совершается в слое слизи, на поверхности микроворсинок с большим набором панкреатических и кишечных ферментов.

#### ***Контрольные вопросы***

1. Назвать особенности разных видов пищеварения.
2. Дать определение полостного и мембранного пищеварения.

## 2. ПИЩЕВАРЕНИЕ В ПОЛОСТИ РТА

Пищеварение начинается с полости рта, где происходят первые этапы переработки пищи:

- 1) измельчение, смачивание слюной и смешивание с ней;
- 2) растворение некоторых веществ и оценка их вкусовых качеств;
- 3) начальный гидролиз углеводов;
- 4) оформление относительно гомогенного ослизненного пищевого комка для глотания.

Несмотря на то, что пребывание пищи в ротовой полости кратковременно, с этого отдела оказываются влияния на все последующие этапы её переработки.

В полость рта пища поступает в разной форме, составе и консистенции. В зависимости от этого, она или сразу проглатывается или подвергается механической и химической обработке.

Процесс механической обработки пищи между верхними и нижними рядами зубов за счет движения нижней челюсти называется **жеванием**.

Движением щек и языка, смешанная со слюной и превращенная в скользкий комок пища помещается на спинку языка. Сокращением мышц языка пищевой комок прижимается к твердому небу и направляется в глотку за верхние нёбные дужки. При этом раздражение рецепторов слизистой оболочки этой области вызывает рефлекторное сокращение мышц, поднимающих мягкое нёбо. Нёбная занавеска поднимается и закрывает носоглотку. Язык, проталкивая пищу в полость глотки, надавливает на надгортанник, прикрывая путь в дыхательные пути. Подъязычная кость и гортань поднимаются кверху, плотно закрывая вход в гортань. Корень языка препятствует обратному поступлению пищи в рот. Пищевой комок может попасть теперь только в пищевод. Отверстие пищевода расширяется и подтягивается к глотке, сильным сокращением среднего и нижнего констрикторов глотки ком проталкивается в пищевод (рис.1).

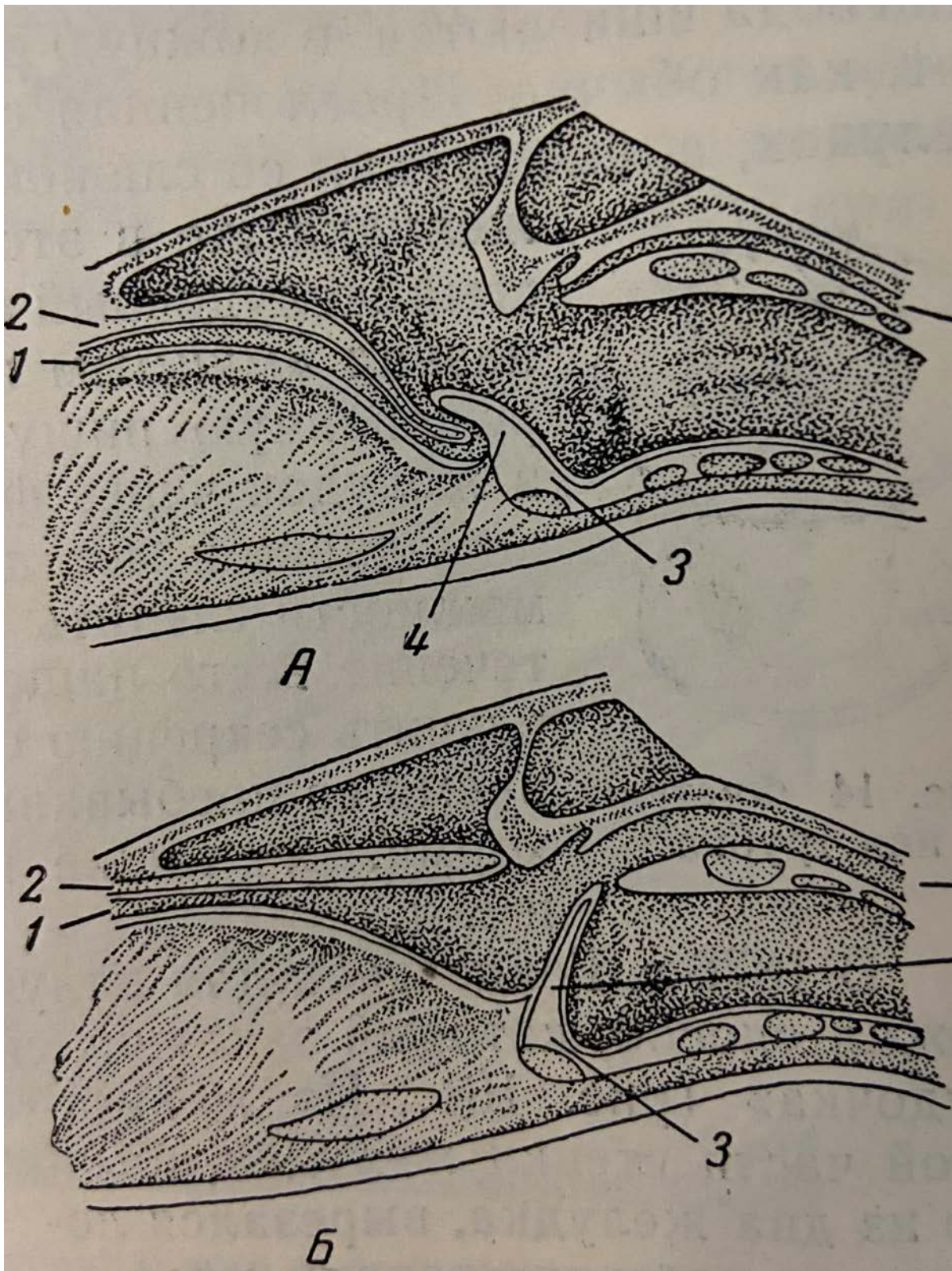


Рис. 1. Схема акта глотания у лошади: А-глотка в покое; Б - при глотании: 1-ротовая полость; 2-мягкое нёбо; 3-надгортанник; 4-гортань; 5-пищевод.

**Глотание** – это сложный рефлекторный акт, в котором принимает участие большое количество мышц. Рефлекторная дуга: рецепторы мягкого нёба раздражаются под действием пищевого кома или слюны, возбуждение

по тройничному и языкоглоточному нерву идет в продолговатый мозг (центр глотания). Оттуда по двигательным нервам (блуждающему, подъязычному и тройничному) возбуждение направляется к мышцам, которые обеспечивают акт глотания.

В начальном этапе пищеварения велика роль слюны. Она продуцируется тремя парами крупных слюнных желез (околоушными, подчелюстными и подъязычными). В зависимости от вырабатываемого секрета слюнные железы делят на три типа: серозные (околоушная), вырабатывает жидкий, богатый белком секрет, но не содержащий слизи муцина; смешанные, вырабатывающие серозно-слизистый секрет (подчелюстная и подъязычная) и слизистые, вырабатывающие слюну, богатую муцином.

**Слюна** представляет собой вязкую, слегка опалесцирующую и мутноватую жидкость с удельным весом 1,001-1,007, вязкость 1,10-1,32. Состав слюны зависит от скорости её секреции. Показатель pH смешанной слюны колеблется в пределах 5,8-7,4. Слюна содержит 99,4 - 99,5% воды, остальное – сухой остаток, представленный органическими веществами и солями Na, K, Ca и др. В составе слюны находится муцин, который придаёт ей вязкость, а также лизоцим, который обладает бактерицидными свойствами.

Слюна богата ферментами. Она способна достаточно активно гидролизовать углеводы амилазой. Адаптация слюноотделения к виду принимаемой пищи выражается не только в изменении объема и вязкости слюны, но и ферментативной активности. Все это определяется регуляторными механизмами.

Слюнные железы участвуют не только в пищеварении, но и в выделении, удаляя из организма продукты обмена веществ, а также выделяют гормон, который действует на углеводный обмен подобно гормону поджелудочной железы.

Таким образом, слюна имеет следующее значение:

- 1) смачивает и увлажняет пищу;
- 2) муцин, склеивая пищу, образует ком, делает его скользким;
- 3) ферменты слюны расщепляют крахмал до глюкозы;
- 4) при растворении слюной пищи происходит определение её вкусовых качеств;
- 5) лизоцим убивает бактерии.

## **2.1 Регуляция слюноотделения**

Вне приема пищи выделяется незначительное количество слюны. Прием пищи условно - и, безусловно - рефлекторно возбуждают слюноотделение.



При достаточно сильном раздражении и высокой возбудимости пищевого центра, оно начинается через 1-3 с. Слюноотделение продолжается весь период еды и прекращается вскоре после неё. Возбуждение от рецепторов полости рта передается в ЦНС по афферентным волокнам тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов. Импульсы достигают продолговатого мозга (центр слюноотделения) и коры больших полушарий. Из продолговатого мозга по эфферентным парасимпатическим и симпатическим волокнам импульсы направляются к слюнным железам.

Слюноотделение возбуждается по типу условных рефлексов – в ответ на вид и запах пищи. Рефлекторные влияния могут тормозить слюноотделение, вплоть до его прекращения.

Жевание завершается глотанием – переводом сформированного пищевого комка из полости рта в желудок. *Глотание* – рефлекторный акт и возникает в результате раздражения чувствительных окончаний нервов. По афферентным волокнам возбуждение поступает в продолговатый мозг, где имеются нервные клетки, составляющие центр глотания. Указанный центр находится в связи с центром дыхания, что обеспечивает задержку дыхания во время глотания и имеет значение в предотвращении попадания пищи в воздухоносные пути. Кроме этого, центр глотания взаимодействует с центром регуляции сердечной деятельности, что подтверждается учащением сердечных сокращений во время глотания.

Акт глотания делится на три фазы: ротовую произвольную, глоточную быструю непроизвольную, медленную пищеводную непроизвольную.

## 2.2. Особенности слюноотделения у разных животных

**Слюноотделение у собак.** Вне периода кормления слюна не выделяется. Любое раздражение рецепторов ротовой полости приводит к слюноотделению. Причем, количество и качество слюны на разные раздражители различно. На сухую пищу (сухари, порошок) слюны выделяется больше, чем на влажную. На пищевые вещества течет слюна густая, вязкая, с большим содержанием муцина. Слюна, выделяемая на отвергаемые вещества – жидкая. У собак слюнные железы принимают участие в теплорегуляции.

**У лошади слюноотделение** проявляется периодически, т.е. при приеме корма. Наблюдения показали, что при каждом жевательном движении из фистулы протока околоушной железы выбрызгивается слюна на расстояние до 25-30 см. По-видимому, у лошади механическое раздражение кормом является ведущим фактором, обуславливающим секрецию слюны. На

деятельность слюнных желез оказывают влияния вкусовые качества корма: она усиливается как при введении раствора поваренной соли, соды, перца, так и отвергаемых веществ.

В течение суток у лошади отделяется до 40 л слюны. Ферментов в слюне лошади мало, но расщепление углеводов происходит за счет ферментов корма, которые в слабощелочной среде проявляют активность.

**Слюноотделение у свиней** происходит периодически, т.е. при приеме корма. Степень секреторной деятельности слюнных желез у них зависит от характера корма. Так, при поедании жидких болтушек слюна почти не выделяется. Больше всего выделяется слюны при поедании сухого, сильно измельченного зернового корма.

Слюна свиней обладает выраженной амилалитической активностью. За сутки у них выделяется до 15 л слюны, причем, половина её секретировается околоушной слюнной железой.

**Слюноотделение у жвачных** протекает иначе, чем у моногастричных животных, поскольку корм в ротовой полости тщательно не пережевывается. Роль слюны в данном случае – смачивание корма.

**Околоушная железа** обильно секретировует постоянно как во время приема корма и жвачки, так и в периоды покоя, а **подчелюстная** – отделяет слюну периодически.

Слюна не только облегчает транспорт пищевого кома при кормлении и отрыгивании, но и создает жидкую среду для развития микроорганизмов в преджелудках. Химический состав слюны оказывает влияние на бактериальную активность содержимого рубца. Это особенно важно, так как в преджелудках отсутствуют железы, секретирующий пищеварительный сок.

Если у моногастричных секреция слюны в основном осуществляется за счет раздражения рецепторов полости рта, то у жвачных она зависит от функции сложного желудка, так как пищевод, рубец, сетка и книжка имеют рецепторы, ответственные за продукцию слюны.

Высокая щелочность слюны, её концентрация способствует нормализации биологических процессов в преджелудках. У крупного рогатого скота в сутки продуцируется до 90-190 л, у овец 6-10 л слюны. У жвачных, например, у коров на отрубях, жмыхи и свеклу околоушная железа отделяет в 2 раза больше слюны, чем подчелюстная, а на сено – в 5 раз больше.

**У птиц отсутствуют губы, зубы, щеки.** Челюсти в форме клюва выполняют функцию захвата корма. *Клюв* куриных приспособлен для склеивания твердого корма, водоплавающей птице - для процеживания воды. Корм, потребляемый птицами разных видов, отличается по свойствам.

Захваченная порция корма не пережевывается, а увлажняется слюной и с помощью движения языка и специальных сосочков, расположенных на твердом небе, перемещается в глотку и далее в пищевод.

Пьёт птица, набирая в рот порцию воды и поднимая голову, чтобы её проглотить. Вода через зоб и желудки поступает прямо в кишечник: проходит по пищеводу, по желобку между мешками зоба, желудками.

На дне и крыше полости клюва имеются небольшие слюнные железы. Слюна птицы густая и вязкая, с большим содержанием слизи, мутноватая жидкость слабощелочной реакции (рН 6,9...7,2), она содержит много муцина и фермент амилазу. За сутки выделяется от 3 до 20 мл слюны.

**У человека** сухость пищи не имеет такого значения для слюноотделения, как у животных. Разница в количестве слюны на пищевые вещества, содержащие воду, и на сухие – незначительна. Нет также приспособления околоушных и смешанных желез к пищевым и непищевым веществам, как по количеству слюны, так и по содержанию в ней органических плотных веществ. Эта разница, вероятно, зависит от кулинарной обработки пищи.

Секрецию слюны у человека сильно возбуждают только кислоты. Молоко слабее возбуждает слюноотделение у человека, чем у собак. Для детей грудного возраста примесь слюны к молоку может иметь большее значение, чем для взрослых, так как слюна способствует образованию более рыхлого сгустка при створаживании молока в желудке и тем облегчает его переваривание.

Секрецию слюны у человека сильно возбуждает вода. Увеличивается не только секреция слюны, но и возрастает её вязкость. Холодная вода и лёд усиливают секрецию по сравнению с теплой водой.

Слюноотделение увеличивается при жевании. Чем больше измельчается пища, тем энергичнее слюноотделение.

При мышечной работе непрерывная секреция слюны уменьшается, а вязкость увеличивается. Слюноотделение тормозится также при напряженной умственной работе. Суточное количество слюны у человека около 1,5 dmз.

### ***Контрольные вопросы***

1. Обработка пищи в ротовой полости. Жевание и глотание.
2. Классификация слюнных желез по характеру выделяемого секрета.
3. Количество слюны, выделяемое разными видами животных в сутки.

Видовые особенности саливации.

4. Состав и физико-химические свойства слюны. Функции слюны.
5. Регуляция процесса слюноотделения.

### 3. ПИЩЕВАРЕНИЕ В ЖЕЛУДКЕ

Пищеварительными функциями желудка являются депонирование пищи, её механическая и химическая обработка и постепенная порционная эвакуация в кишечник.

Пища, в течение нескольких часов, находясь в желудке, набухает, разжижается, многие её компоненты растворяются и подвергаются гидролизу ферментами слюны и желудочного сока. Последний обладает также антибактериальными свойствами (в основном за счет соляной кислоты).

Пищеварение в полости желудка осуществляется некоторое время за счет слюны, но ведущее значение имеет секреторная и моторная деятельность самого желудка.

#### 3.1 Хирургические операции на желудке животных

Начало подлинному изучению физиологии желудка было положено в 1842 году русским хирургом В.А. Басовым. Им впервые была наложена искусственная фистула желудка. Наркотизированную собаку фиксируют на операционном столе в положении на спине. Операционное поле выбривают, дважды обрабатывают 5%-ным раствором йода и изолируют от окружающих участков стерильной салфеткой с разрезом в центре. На 2–3 см ниже мечевидного отростка послойно разрезают брюшную стенку по белой линии. Длина разреза 6–8 см. Через разрез брюшной стенки извлекают желудок и фиксируют его с помощью марлевых салфеток, смоченных теплым физиологическим раствором, и кишечных жомов. Можно поддерживать желудок с помощью лигатур (рис.2). Ближе к большой кривизне продольно по отношению к телу желудка накладывают серозно-мышечный кисетный шов. Он должен охватывать участок стенки желудка длиной 3–4 см и шириной 1,5–2 см.

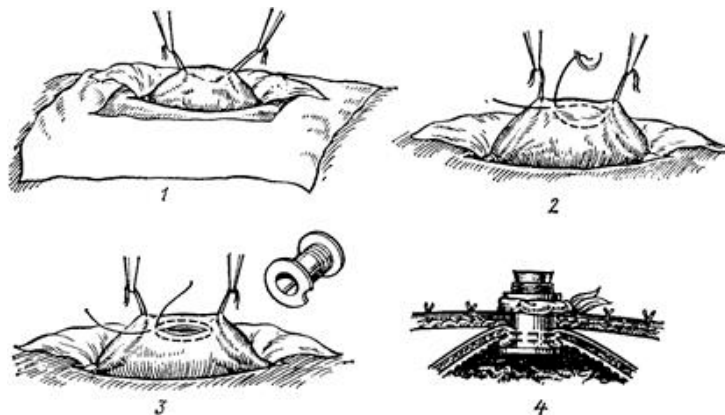


Рис. 2. Этапы операции наложения фистулы желудка по Басову:

1 – фиксация желудка с помощью лигатуры; 2 – наложение кисетного шва;  
3 – разрез желудка и фистула; 4 – положение наложенной фистулы

После наложения кисетного шва стенку желудка захватывают двумя пинцетами и немного приподнимают. В центре участка, окруженного кисетным швом, разрезают стенку желудка и в разрез вводят фистульную трубку. Введение фистульной трубки значительно облегчается, если на ее кольцо, вводимом в желудок, имеется небольшой вырез. При этом в разрез желудка сначала вводят часть кольца с вырезом. Вырез фиксируют у одного края раны и энергичным вращательным движением погружают трубку в глубь желудка. Наружное отверстие фистульной трубки должно быть закрыто пробкой. Через эту трубку содержимое желудка выделяется наружу и собирается в пробирку во время опыта. В остальное время отверстие в трубке закрывается и устраняются таким образом потери желудочного сока. Однако с помощью простой басовской фистулы получить чистый сок не представлялось возможным.

Для получения чистого желудочного сока И.П.Павлов совместно с Шумовой-Симановской в 1889 году предложил у фистульных собак проводить дополнительную операцию — эзофаготомию (рис.3). По этому методу собаке, имеющей фистулу желудка, в шейном отделе перерезают пищевод. Края пищевода вшиваются в кожную рану. После выздоровления собаку кормят как обычно. Проглоченная собакой пища при этом не попадает в желудок, а частично измельченная и смешанная со слюной выпадает через разрез пищевода. Из желудка же в это время выделяется чистый желудочный сок. Такое кормление И.П.Павлов называл «мнимым кормлением». По окончании опыта для питания собаки полученную таким образом пищу вкладывали через фистулу в желудок. Однако метод «мнимого кормления» не позволял в полной мере изучить весь цикл выделения желудочного сока после приема пищи: пребывание её в желудке, поступление в кишечник и т.д.

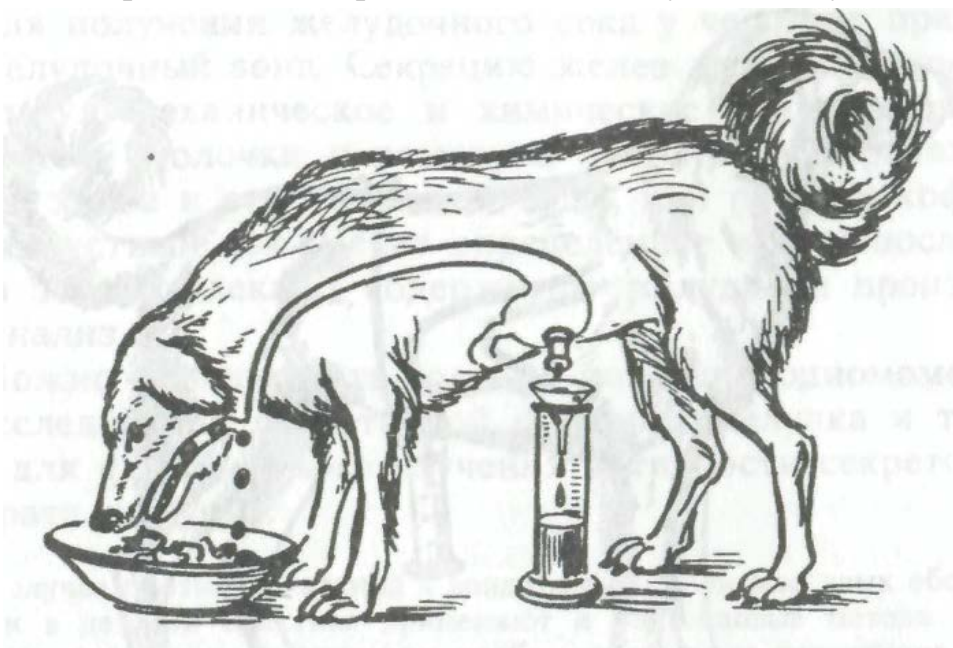


Рис.3. Метод «мнимого кормления» собаки

В 1878 году Гейденгайн для получения чистого желудочного сока предложил способ, который заключался в образовании «изолированного желудочка». Из железистой части стенки желудка, обычно из дна желудка, вырезался лоскут, из которого сшивали маленький мешочек. Питание этого лоскута осуществлялось через сосуды брыжейки. Целостность самого желудка восстанавливалась сшиванием краев разреза. Отверстие мешочка вшивалось в стенку живота. В результате этой операции наряду с основным появлялся маленький желудок, в который пища не поступала, но железы его секретировали желудочный сок. Однако этот метод обладал одним существенным недостатком. При операции по формированию маленького желудка нарушалась проводимость нервных импульсов по нервам, регулирующих функцию маленького желудка, в результате он не мог правильно отражать секреторные процессы внутри большого желудка при приеме и переваривании пищи.

И.П.Павлов усовершенствовал эту операцию, выкраивая лоскут желудка, он сохранял иннервацию за счет того, что разрезал слизистую оболочку, а серозная и мышечная оболочки сохранялись (рис.4). В перешейке проходят сосуды и нервы, обеспечивающие нормальную иннервацию и питание лоскута. Затем слизистая оболочка сшивалась так, что восстанавливалась целостность большого желудка и из лоскута образовывался маленький желудочек. Следовательно, маленький желудочек полностью отражал все процессы, которые проходили в большом желудке при приеме пищи, при этом сок выделялся из него совершенно чистым, не смешанным с пищей и слюной.

#### **Операция по созданию изолированного желудочка по И.П.Павлову**

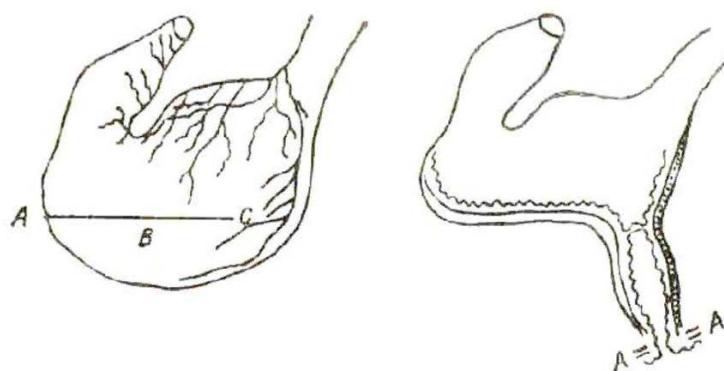


Рис.4. Операция по созданию изолированного желудочка по И.П. Павлову

Первые исследования желудочного пищеварения у птиц были начаты в середине 18 века и связаны с именами Реомюра Р. (1752) и Спаланцани Л. (1785), которые давали проглатывать курам свинцовые трубки, наполненные мясом или зерном, а через сутки и более убивали их и обнаруживали механическую и химическую обработку корма. В начале 19 века Тидеман Ф. и Гмелин Л. (1827) получали жидкость из полости желудка с помощью проглоченной птицей губки. Ими было установлено, что содержимое желудка имеет кислую реакцию и способна переваривать корм. Первые экспериментальные работы положили начало изучению желудочного пищеварения у птицы и дали толчок совершенствованию экспериментальных методов.

Впервые получение химуса из полости железистого отдела желудка с помощью фистульной методики применил на курах Цитович И.С. (1915), который отметил кислую реакцию желудочного сока и его способность переваривать белок. Методика заключается в следующем: в полость железистого желудочка птицы хирургическим способом вставляется фистульная трубка, а её свободный конец выводится наружу. Во время опыта отверстие трубки открывают и собирают жидкое содержимое желудка (желудочный химус). Недостатком указанного метода является то, что он не позволяет исследователю получать чистый желудочный сок.

Задача получения чистого желудочного сока в хроническом опыте уток была успешно решена профессором П.П.Бердниковым в 1986 году. За основу автором был принят классический метод создания изолированного желудка по И.П.Павлову для млекопитающих животных, с учетом морфо-функциональных особенностей птицы. Особенности операции заключаются в том, что для сохранения иннервации маленького желудочка отпрепаровывают участок блуждающего нерва в зоне резекции лоскута желудка, из которого в дальнейшем будет сформирован изолированный желудочек. Лоскут стенки желудка вырезают по всей окружности через все слои, в том числе в месте отпрепарованного нерва и сшивают маленький желудочек. Кровоснабжение желудочка осуществляется через дорсальную желудочную артерию, а иннервация через ветвь блуждающего нерва. Желудочек фиксируют на большом желудочке швом. Канюлю, вставленную в изолированный желудочек, выводят наружу и фиксируют на коже кисетным швом.

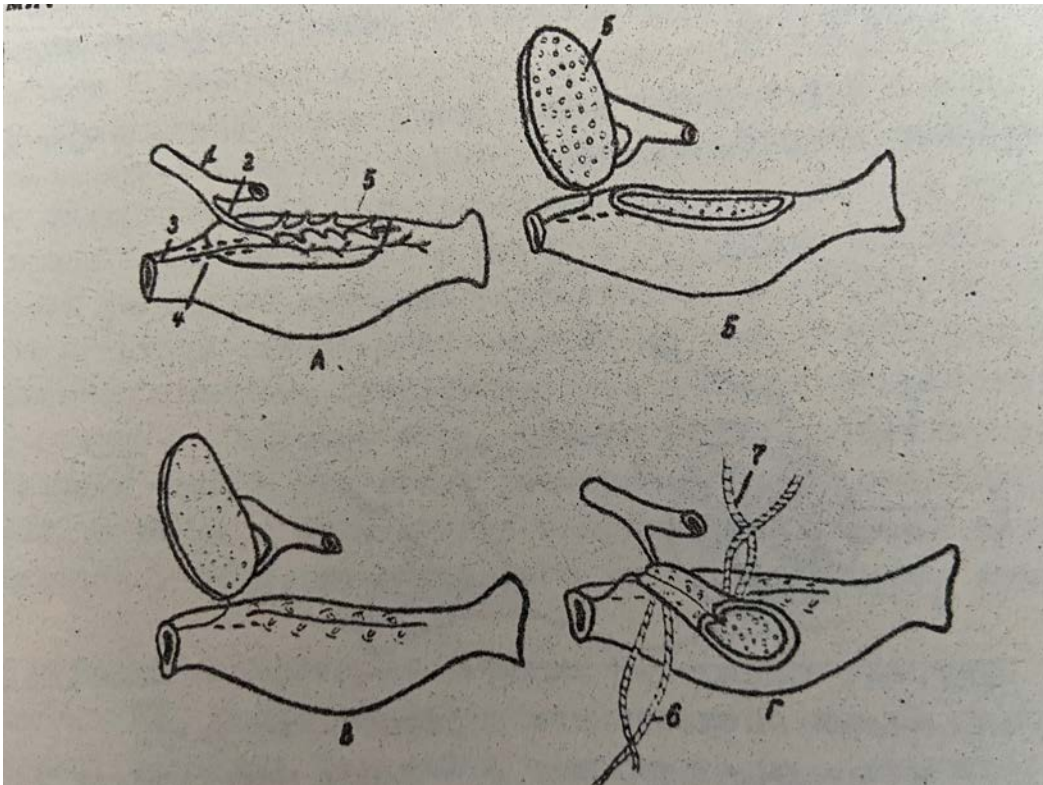


Рис. 5. Схема хирургической операции по созданию изолированного желудка у утки (по П.П. Бердникову)

1-чревная артерия; 2-дорсальная желудочная артерия; 3-дорсальная ветвь левого блуждающего нерва; 4-зона препарирования нерва; 5-лоскут стенки желудка; 6-нитка, фиксирующая швом желудочек на основном желудке; 7-кисетная нитка. А-препарирование нерва; Б-выкраивание лоскута; В-закрытие дефекта желудка; Г-формирование изолированного желудочка.

**3.2 Физико-химические свойства желудочного сока.** Желудочный сок продуцируется железами желудка, расположенными в её слизистой оболочке.

Огромное число фундальных желез состоит из трех типов клеток: главные – продуценты пепсиногенов; обкладочные (париетальные), секретирующие соляную кислоту, и добавочные, выделяющие слизь.

Железы в различных участках желудка выделяют разный по своему составу секрет.

Желудочный сок представляет собой бесцветную прозрачную жидкость, содержащую соляную кислоту и поэтому имеющую кислую реакцию (рН 1,5-1,8). Выделяющийся желудочный сок нейтрализуется пищей.

В состав сока входят органические вещества и ферменты. Протеазы желудочного сока расщепляют белки до крупных полипептидов, при этом аминокислот освобождается мало. Однако белки, подвергнутые предварительному действию желудочных протеаз, быстрее расщепляются протеазами сока поджелудочной железы и тонкой кишки.



**К протеазам желудочного сока относятся:** пепсин, химозин, желатиназа.

Пепсин – активен только в кислой среде, создаваемой соляной кислотой (рН 0,8-1,0). Пепсин путем гидролиза расщепляет белки пищи до альбумоз и пептонов. при этом большую роль играет соляная кислота, под влиянием которой белки набухают и становятся более доступными для фермента.

Химозин, или сычужный фермент действует на молочный белок – казеиноген, превращая его в казеин, и тем самым створаживает молоко. Активность химозина проявляется в слабокислой, нейтральной и слабощелочной средах в присутствии ионов кальция. С возрастом количество фермента уменьшается.

Желатиназа гидролизует белок соединительной ткани – желатин.

Липаза желудочного сока расщепляет жиры на глицерин и жирные кислоты.

Железы различных отделов желудка выделяют неодинаковый желудочный сок. Так, желудочный сок желез слизистой оболочки малой кривизны обладает большей протеолитической активностью, чем железы большей кривизны.

Кроме сока в желудке вырабатывается слизь. Реакция слизи щелочная (рН 7,8-8,4). Слизистый секрет содержит пепсин, который в щелочной среде неактивен, активирует его соляная кислота.

Желудочный сок переваривает как растительные, так и животные белки, однако самопереваривания стенки желудка не происходит по следующим причинам:

- действию сока препятствует слизь;
- щелочная реакция крови, циркулирующей между железистыми клетками, подавляет действие пепсина;
- наличие в стенке желудка особого фермента – антипепсина.

### **3.3 Регуляция желудочной секреции**

Закономерности секреторной деятельности желудка были выяснены в лаборатории И.П.Павлова, которым был разработан метод изолированного желудочка.

Установлено, что натошак у собак выделяется секрет щелочной реакции, в основном из слизи.

После приема корма увеличивается отделение кислого желудочного сока. Регуляция осуществляется рефлекторно и гуморально.

**Рефлекторная фаза.** Корм возбуждает рецепторы ротовой полости, от которых импульс по афферентным нервам передаётся в центр пищеварения

(продолговатый мозг). Далее по эфферентным волокнам, идущим в составе парасимпатического нерва, возбуждение передается ганглиозным клеткам, расположенным в стенке желудка.

Ярким доказательством рефлекторного отделения желудочного сока является опыт «мнимого кормления». Желудочная секреция усиливается через 5-6 минут после кормления эзофаготомированных собак.

Секреция желудочного сока прекращается, если перерезать блуждающий нерв.

Отделение желудочного сока у животных начинается обычно до начала кормления благодаря действию раздражителей, извещающих о корме (вид, запах, звон посуды и т.д.).

Секрет, отделившийся таким путем, И.П.Павлов назвал аппетитным или «запальным» соком. Следовательно, в регуляции деятельности желез желудка участвуют и центры, заложенные в коре больших полушарий головного мозга. В данном случае секреция желудочного сока является условнорефлекторной.

Условными раздражителями могут быть как натуральные, так и индифферентные. Следовательно, рефлекторная фаза секреторной деятельности желудочных желез складывается из безусловных и условных рефлексов, поэтому данную фазу называют сложнорефлекторной.

При организации режима дня нужно обязательно учитывать влияние условных факторов. Сильные внешние раздражители (световые звуковые), эмоции, а также боль тормозят желудочную секрецию через симпатические волокна.

**Гуморальная или нейрохимическая фаза** обусловлена действием на желудочные железы химических веществ корма и продуктов их расщепления, всосавшихся в кровь.

Местом наиболее активного всасывания химических раздражителей является пилорус, в его стенке вырабатывается гастрин, который, всасываясь в кровь оказывает соответствующий эффект на железы дна желудка. Выделяется гастрин в неактивной форме, его активирует соляная кислота. Под действием гастрина в железах дна желудка образуется гистамин, стимулирующий выработку соляной кислоты.

Исследованиями И.П.Павлова [26] и его последователей доказано, что химические раздражители оказывают свое действие через нервную систему, поэтому эту фазу называют нейрогуморальной.

Она протекает менее интенсивно, чем первая, начинаясь через 1-2 часа после приема корма и продолжаясь до 10 часов.

Благодаря регуляции на различный корм выделяется сок разный по качеству и количеству.

**3.4 Сокращения мышц желудка.** Моторика желудка – сокращение гладких мышц, в результате которых происходит перемешивание содержимого и перемещение его в каудальном направлении.

Мышцы в желудке образуют три слоя: продольный, круговой и косой. У входа в желудок косой слой мышц образует кардиальный сфинктер, в пилорусе образует два сфинктера: препилорический (между фундальной и пилорической частью) и пилорический – закрывающий выходное отверстие.

Различают два вида сокращений мышц желудка: ритмические и тонические.

Ритмические сокращения характеризуются тем, что гладкие мышцы, периодически сокращаясь и расслабляясь, образуют перетяжки, которые волнообразно распространяются к выходу из желудка, тем самым, перемешивая пищу с желудочным соком и передвигая её в сторону кишечника.

При тонических сокращениях происходит длительное напряжение мускулатуры фундальной части желудка. Вследствие этого создаётся давление, которое способствует перемещению его к пилорической части.

При приеме жидкой пищи косые мышцы, сокращаясь сближают кардиальную и пилорическую части желудка, образуя желудочную бороздку, по которой жидкая пища поступает прямо в кишечник.

Регуляция моторики осуществляется рефлекторно (парасимпатическими и симпатическими нервами) и гуморально: гастрин, гистамин, холин, ацетилхолин, ионы калия стимулируют моторику.

### **3.5 Особенности желудочного пищеварения у жвачных животных**

Желудок жвачных сложный многокамерный. Он состоит из 4 отделов: рубец, сетка, книжка (преджелудки) и сычуг (собственно желудок). У верблюдов желудок трехкамерный (отсутствует книжка).

Рубец – самая большая начальная камера, емкость которой у крупного рогатого скота составляет 100-300 л, а у овец и коз – 13-23 л. Рубец занимает почти всю левую половину брюшной полости. Слизистая оболочка его не имеет желез.

Съеденный корм находится в рубце до тех пор, пока не достигнет определенной консистенции измельчения: в результате жвачки он отрывается из рубца в ротовую полость, пережевывается, смешивается со слюной и вновь проглатывается.

Рубец имеет важное значение в пищеварении, поскольку 70% сухого вещества рациона переваривается именно здесь. Реакция содержимого рубца поддерживается на постоянном уровне – 6,5-7,4. Определенную роль играет слюна в поддержании рН.

В преджелудках жвачных переваривание корма происходит, главным образом, за счет микроорганизмов. В основном это анаэробы, простейшие (инфузории) и бактерии, их общее количество может достигать  $10^{10}$  в 1 г.

Молочнокислые бактерии сбраживают углеводы. Простейшие рубца представлены инфузориями. Они подвергают корм механической обработке, переваривают белок, клетчатку и при движении перемешивают содержимое.

Значение микроорганизмов не ограничивается только расщеплением корма. Они синтезируют белок своего тела, который также используется организмом животного (за сутки жвачные получают до 100 г полноценного белка).

Переваривание клетчатки. Клетчатка – сложный полисахарид. У жвачных она составляет до 40-50%. В пищеварительных соках животных нет ферментов, способных переваривать клетчатку. Однако у жвачных переваривается до 60-70% клетчатки под действием целлюлозолитических бактерий до моносахаридов.

Роль клетчатки:

- источник энергии;
- способствует нормальной моторике преджелудков.

Переваривание крахмала. Крахмал в рубце сбраживается с образованием летучих и нелетучих жирных кислот. Расщепляют крахмал бактерии и инфузории, накапливая гликоген, а также амилопектин, который медленно и длительно сбраживается, что способствует сохранению постоянства биохимических процессов в рубце.

Интенсивность броидильных процессов очень велика. За сутки в рубце коровы образуется до 4 л летучих жирных кислот (ЛЖК). При сбраживании сахаров появляются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты. Общее количество ЛЖК и соотношение отдельных кислот зависит от рациона. В большинстве случаев преобладает уксусная кислота. Наибольшее её количество образуется в рационе, содержащем много клетчатки.

Рационы, богатые крахмалом и сахаристыми кормами, благоприятствуют образованию пропионовой кислоты. При недостатке углеводистых кормов в рационе, кислые силосованные корма способствуют уменьшению концентрации пропионовой и увеличению уксусной и масляной кислот, что приводит к заболеваниям ацидоз и кетоз. Всосавшиеся ЛЖК используются в качестве главного источника энергии и образования жира.

Расщепление белков в рубце. С помощью бактериальных протеаз белковая молекула расщепляется на полипептиды и далее на аминокислоты при помощи ферментов пептидаз. Низкая концентрация свободных аминокислот в рубце связана с быстрым дезаминированием их бактериальными энзимами. Некоторое количество аминокислот используется рубцовыми микроорганизмами в процессах синтеза белка. Однако большая часть дезаминируется с образованием аммиака, углекислого газа и летучих жирных кислот.

Помимо белков и аминокислот, микроорганизмы рубца способны усваивать небелковый азот корма, состоящий из свободных аминокислот, нуклеиновых кислот, пептидов, мочевины, нитратов и аммиака. В результате распада этих соединений образуется аммиак. Аммиак в рубце образуется и в результате эндогенного азотистого обмена простейших. Мочевина легко расщепляется в рубце под действием фермента уреазы, продуцируемого различными микроорганизмами.

Независимо от происхождения аммиак используется многими видами микроорганизмов для синтеза бактериального белка. Способность микроорганизмов усваивать простые формы азотистых соединений является основой для широкого использования синтетических азотсодержащих соединений (карбамид) в кормлении жвачных. Из рубца аммиак всасывается в кровь и в печени превращается в мочевины. Последняя либо выделяется с мочой, либо частично утилизируется тканями, либо со слюной или путем диффузии через слизистую вновь поступает в рубец. Всасывание аммиака из пищеварительного тракта в кровь, образование в печени мочевины, реабсорбция её в почечных канальцах и последующий возврат в рубец со слюной или через слизистую оболочку получило название **руменогепатической циркуляции азота**. Рост бактерий в рубце зависит от поступления аммиака и богатых энергией соединений. Наиболее оптимальное соотношение, когда на 10 азота в рационе приходится 80-100 г легкодоступных углеводов.

Превращение липидов в рубце. На пастбище корова получает до 500 г липидов, а при стойловом содержании – до 1000 г в день. Липолитическую активность проявляют рубцовые бактерии, которые гидролизуют жиры до глицерина и жирных кислот. Жирные кислоты с длинной цепью, включая стеариновую кислоту, могут быть частично метаболизированы в рубцовом эпителии с образованием кетонных тел. Однако основная масса высших жирных кислот после гидрогенизации поступает в сычуг. В рубце жвачных идет интенсивный процесс синтеза липидов, особенно фосфолипидов.

### 3.6 Особенности желудочного пищеварения у птиц

Система пищеварения птиц имеет существенные морфологические особенности.

К органам пищеварения птицы относятся: ротовая полость, глотка, пищевод, зоб, железистый и мышечный желудки, тонкий отдел кишечника, слепые отростки, прямая кишка и клоака. В процессе пищеварения большую роль играет поджелудочная железа и печень, которые выделяют секреты, необходимые для пищеварения корма. В целом, пищеварительный тракт приспособлен к быстрому и эффективному перевариванию концентрированных кормов.

У птиц отсутствуют губы, зубы, щеки. Челюсти в форме клюва выполняют функцию захвата корма. *Клюв* куриных приспособлен для склеивания твердого корма, водоплавающей птице - для процеживания воды. Корм, потребляемый птицами разных видов, отличается по свойствам. Захваченная порция корма не пережевывается, а увлажняется слюной и с помощью движения языка и специальных сосочков, расположенных на твердом небе, перемещается в глотку и далее в пищевод.

Пьет птица, набирая в рот порцию воды и поднимая голову, чтобы её проглотить. Вода через зоб и желудки поступает прямо в кишечник: проходит по пищеводу, по желобку между мешками зоба, желудками.

На дне и крыше полости *клюва* имеются небольшие слюнные железы. Слюна птицы густая и вязкая, с большим содержанием слизи, мутноватая жидкость слабощелочной реакции (рН 6,9...7,2), она содержит много муцина и фермент амилазу. За сутки выделяется от 3 до 20 мл слюны.

Пищевод состоит из двух отделов- верхнего и нижнего. Верхний отдел длиннее нижнего отдела, он начинается от глотки и заканчивается зобом; нижний отдел начинается от зоба и заканчивается у железистого желудка.

Зоб- расширение пищевода, он представляет собой полостной мышечный орган, расположенный перед входом в грудную полость; на месте входа и выхода располагаются сфинктеры. Пищеварение в зобе характеризуется сложной двигательной-секреторной функцией зоба. Здесь осуществляются два вида сокращений - перистальтические и тонические. Они сложно сочетаются и обеспечивают вначале поступление корма в левую половину зоба, а затем в правую. Для зоба характерна определенная закономерность двигательной деятельности- 5...12 последовательных сокращений сменяются паузой на 10 минут. Непосредственно после заполнения зоба кормом движения его замедляются или полностью прекращаются на 35- 40 минут. Движения зоба обеспечиваются сокращением циркулярных и продольных гладких мышц, которое регулируется через

блуждающие и симпатические нервы. Мелкие компоненты содержимого зоба в первые минуты переходят в нижний отдел пищевода, более крупные задерживаются здесь до 14 часов. Поступление корма в зоб сопровождается возбуждением желез зоба. В зобе с помощью его секрета и слюны происходит размягчение и набухание корма. Здесь происходит и превращение питательных веществ корма за счет ферментов корма, микроорганизмов и слюны. В зобе обитают аэробные микроорганизмы, лактобациллы, кишечная палочка, энтерококки, грибы, дрожжевые клетки. Гидролизуются преимущественно углеводы (под действием  $\alpha$ -амилазы), в небольшом количестве белки и жиры (за счет ферментов растительных клеток корма). Конечными продуктами превращения углеводов являются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты. Главная функция зоба емкостная. Он образовался в процессе эволюции, как орган хранения и подготовки корма. Перемещение содержимого из зоба обеспечивается за счет небольших сокращений в области зобной воронки. Содержимое зоба поступает в нижний отдел пищевода.

Нижний отдел пищевода переходит в желудок. *Желудок* состоит из двух отделов - железистого желудка (поджелудок) и мышечного желудка (истинного желудка).

*Железистый желудок* у кур длиной 3,5 см; гусей- 4,5; уток- 6,5; веретенообразной формы, широким концом обращен к мышечному желудку. Внутренняя поверхность железистого желудка покрыта слизистой оболочкой, под которой расположены сложные трубчатые железы, вырабатывающие желудочный сок.

Желудочный сок содержит фермент пепсин и соляную кислоту, рН желудочного сока кислая (НСI- от 0,1 до 0,5%). Секреция сока осуществляется непрерывно. Прием корма стимулирует образование и выделение желудочного сока. Механизм возбуждения желудочных желез нервно- гуморальный: установлены сложнорефлекторная и желудочная рефлекторно- гормональная фазы возбуждения и регуляции желудочных желез. Влияние на желудочные железы осуществляются через блуждающие и чревные нервы. Сильным возбудителем желудочных желез является белок: максимальная секреция желудочного сока и фермента пепсина отмечается при содержании белка в рационе в пределах 15-25%. Большое содержание белка в рационе кур, уток и гусей вызывает перевозбуждение желудочных желез и, как следствие, угнетение их секреции. Содержимое здесь задерживается непродолжительное время, не более часа, и в основном корм переваривается желудочным соком. Затем переходит в мышечный желудок.

Мышечный желудок большой, у кур дискообразной формы, у гусей и уток- эллипсообразной. Стенки его состоят из мощных мышц, при сокращении которых происходит сдавливание и перетирание корма. Внутренняя поверхность мышечного желудка покрыта роговидной оболочкой- кутикулой, в центральной части расположена щелевидная полость, концы которой расширены, образуют слепые мешки. Пищеварение в мышечном желудке интенсивное. Мышечный желудок птиц осуществляет два вида сокращений: фазные и тонические. Они проявляются одновременно. На фоне периодического повышения и понижения тонуса мышц происходит двухфазное сокращение желудка. Цикл движения мышечного желудка начинается с сокращения верхней промежуточной мышцы. В период её укорочения начинается сокращение передней главной мышцы. В начале расслабления следуют последовательные сокращения нижней промежуточной и затем задней главной мышцы. При сокращении промежуточной мышцы содержимое краниального мешка выдавливается в щелевидную полость между пластинами кутикул главных мышц. Последующие сокращения передней главной мышцы смещают содержимое щелевидной полости в заднем направлении. Сокращение нижней промежуточной мышцы обеспечивает вытеснение химуса каудального мешка в полость между главными мышцами. Задняя главная мышца продвигает содержимое в направлении краниального слепого мешка. Главные мышцы в каждом цикле сокращений производят встречные движения, оказывая растирающее воздействие на частицы корма. Ассиметричность расположения волокон в главных мышцах желудка обеспечивает возможность осуществления и боковых движений. Сократительная деятельность мышечного желудка регулируется местным ауэрбаховским сплетением и рефлекторно с участием блуждающих и чревных нервов. При сокращении в мышечном желудке создается высокое давление. За счет сильных сокращений мышечного желудка происходит механическое превращение корма- растирание его компонентов. Эта особенность пищеварительного аппарата птиц компенсирует отсутствие зубов у птиц. Растиранию способствуют находящиеся в желудке гравий, стекло и т.п., которые периодически заглатывают птицы в естественных условиях. Наряду с механической переработкой корма одновременно здесь происходит и химическое превращение за счет ферментов соков: желудочного, поджелудочного, кишечного и желчи, которые забрасываются сюда через неплотно закрытый сфинктер. Сфинктер между мышечным желудком и двенадцатиперстной кишкой периодически открывается в периоде пищеварения, и в желудок затекает содержимое кишечника с ферментами



поджелудочного сока, желчи, кишечного сока. Белки гидролизуются под действием протеиназ сока; за 2-4 часа пребывания корма в мышечном желудке расщепляется в основном до полипептидов 35-50% протеина, 10-15% углеводов и липидов. Поэтому в мышечном желудке пищеварение очень интенсивное и перевариваются белки, жиры и углеводы. Время желудочного пищеварения короткое (1-3 часа). Входное и выходное отверстия в мышечном желудке расположены близко. В связи с этим его сокращения сопровождаются эвакуацией жидкого желудочного содержимого, а твердые и более крупные частицы корма задерживаются в желудке и подвергаются более глубоким превращениям. Содержимое из желудка поступает в кишечник порциями и периодами.

### ***Контрольные вопросы***

1. Состав и свойства желудочного сока.
2. Нервно-гуморальная регуляция желудочного сокоотделения.
3. Моторная функция желудка и ее регуляция. Переход химуса из желудка в кишечник.
4. Особенности пищеварения в желудке жвачных. Пищеварение в многокамерном желудке жвачных. Развитие желудка жвачных в онтогенезе.
5. Моторная функция многокамерного желудка. Жвачка, ее физиологический механизм и значение.
6. Роль сетки и книжки в пищеварении.
7. Видовой состав и роль микроорганизмов рубца.
8. Обмен простых и сложных углеводов в рубце. Образование и всасывание летучих жирных кислот (ЛЖК) в рубце, их использование организмом.
9. Превращение азотсодержащих веществ в преджелудках, роль аммиака как основного метаболита азотистого обмена в рубце, Синтез микробиального белка. Биологический смысл превращения кормового белка в микробиальный. Использование микроорганизмами рубца небелкового азота. Понятие о румино-гепатической циркуляции азота.
10. Превращения липидов и липоидов в рубце. Гидролиз, гидрогенизация жирных кислот и синтез жира в рубце.
11. Влияние состава рациона на характер и интенсивность микробиологических процессов в рубце.
12. Образование газов в рубце и пути их удаления.
13. Синтез биологически активных веществ в преджелудках жвачных.
14. Особенности желудочного пищеварения у птиц.

## 4. ПИЩЕВАРЕНИЕ В КИШЕЧНИКЕ

### 4.1 Роль сока поджелудочной железы и желчи в кишечном пищеварении

Кормовые массы, частично переваренные в желудке, отдельными порциями поступают в кишечник, где они смачиваются панкреатическим, кишечным соками и желчью.

Особенно важное значение имеет панкреатический сок, поскольку его ферментам принадлежит главная роль в расщеплении белков, жиров и углеводов корма до мономеров, способных всасываться в кровь.

Начало углубленного изучения физиологии поджелудочной железы положено И.П. Павловым. Им впервые в 1879 году была разработана операция для исследования ее у собак в хроническом эксперименте. Однако И.П. Павлов указывая на недостатки своего способа получения секрета поджелудочной железы, и им же были сформированы требования к методу более совершенному, позволяющему длительное время использовать фистульных животных: «Было бы в высшей степени желательным иметь такой метод, который позволил бы соку то течь наружу во время опыта, то в кишки в промежутке между опытами. Помимо сбережения сока для организма, здесь особую важность имеет то, что исключается возможность значительных изменений в деятельности пищеварительных желез вообще». Позднее были предположены методы для получения панкреатического сока у животных, которые отвечали этому требованию (Д.С. Жилов 1945; И.Д. Синещев 1938; А.Н. Бакурадзе 1941; Д.К. Куимов 1950; А.В. Соловьев 1954; Н.В. Курилов 1957 и др.)

#### *4.1.1 Наложение фистулы панкреатического протока у крупного рогатого скота (по Жилову)*

Поджелудочная железа крупного рогатого скота, как правило, имеет один выводной панкреатический проток, который открывается в двенадцатиперстную кишку позади её изгиба, отдельно от желчного протока.

Оперируемое животное подвергают общему наркозу и фиксируют в левом боковом положении. В правом переднем углу голодной ямки делают разрез тканей (параллельно позвоночнику) длиной 7 см. После вскрытия и фиксации брюшины извлекают часть двенадцатиперстной кишки с прилегающей поджелудочной железой, отыскивают поджелудочный проток, выходящий из конца правой доли железы и впадающий в кишку позади изгиба. небольшой участок кишки по обе стороны от впадения протока ограничивают наложением с каждой стороны двух серозно-мышечных кисетных швов. В стенку кишки напротив места впадения протока вставляют

после наложения кисетного шва фистульную трубку. Круговые кисетные швы, расположенные ближе к протоку, затягивают и позади от них перерезают в двух местах двенадцатиперстную кишку. После этого затягивают вторые круговые лигатуры. Концы изолированного мешочка и перерезанной двенадцатиперстной кишки инвагинируют и зашивают с помощью дополнительных кисетных швов.

#### ***4.1.2 Наложение хронической фистулы поджелудочной железы у свиней (по Синецкову)***

Поджелудочная железа у свиней расположена в пределах двух последних грудных и двух первых поясничных позвонков. Ее выводной проток открывается в двенадцатиперстную кишку на расстоянии 12-15 см от пилоруса. Оперируемое животное подвергают общему наркозу и фиксируют на операционном столе в левом боковом положении. Разрез кожи и надкостницы проводят справа по линии предпоследнего ребра. Надкостницу отслаивают распатором, ребро перекусывают реберными щипцами и удаляют. Брюшину вскрывают на месте удаленного ребра. Извлекают петлю двенадцатиперстной кишки с панкреатическим протоком; проток железы перевязывают лигатурой у места впадения в кишку. Сделав на стенке протока небольшой надрез, в него вводят Т-образную спаянную серебряную канюлю - фистульную трубку, спаянную с трубкой более крупного размера. Последнюю вставляют в двенадцатиперстную кишку против места впадения протока и закрепляют кисетным швом. Надрез панкреатического протока зашивают и закрепляют лежащей вблизи тканью сальника. При движении кишечника панкреатический проток поддерживается на большой трубке, а не висит на тонкой канюле. Обе фистульные трубки выводят в разрез брюшной стенки. Операционную рану послойно закрывают узловатыми швами. Другой вариант операции заключается в том, что производят пересадку папиллы протока из двенадцатиперстной кишки в изолированный отрезок тощей кишки. С этой целью проток слегка отпрепаровывают и подводят под него лигатуру. Затем берут ближайшую петлю тощей кишки и производят изоляцию ее участка (до 5см). Вырезанный участок вскрывают вдоль на 1-2см и промывают. Края его зашивают, образуя изолированный мешочек. Проток железы с ромбовидным кусочком двенадцатиперстной кишки вырезают и трансплантируют в разрез изолированного мешочка. Восстанавливают проходимость кишечника, накладывают энтеростомоз, и зашивают двенадцатиперстную кишку. В мешочек и двенадцатиперстную кишку вставляют фистульные трубки, концы которых вводят в разрез брюшной

стенки. Рану закрывают швами, а концы трубок-канюль соединяют снаружи резиновой трубкой.

#### ***4.1.3 Наложение дуоденального анастомоза у жвачных животных***

Животное, подвергнутое наркозу, фиксируют в левом боковом положении. Разрез длиной 7-10см делают в области голодной ямки справа, в направлении ребра, на расстоянии 5-7см от поперечных отростков позвонков. В разрез подтягивают двенадцатиперстную кишку. Отыскивают большой проток поджелудочной железы и на 3-5см ниже места его впадения в кишку накладывают (на расстоянии 1см друг от друга) четыре кисетных шва: внутренние - серозно-мышечные, наружные - через серозный слой. Внутренние швы затягивают, кишку между ними перерезают, культю дезинфицируют, смазывают настойкой йода и инвагинируют с помощью серозных швов. На каждый из образовавшихся слепых концов накладывают продольные серозно-мышечные и серозные кисетные швы. Стенку кишки разрезают, в просвет вставляют фистульные трубки с загнутыми концами. Края трубок выводят через дополнительные разрезы брюшной стенки и располагают на расстоянии 5-7см одна от другой. Рану зашивают послойно и покрывают коллодийной повязкой. Концы канюль соединяют тонкостенной резиновой трубкой. В период проведения опытов «мостик» разъединяют и химус, вытекающий из подающей фистульной трубки, собирают в сосуд.

#### ***4.1.4 Наложение дуоденального анастомоза у свиней***

За час до операции животному делают клизму. Спустя 30 мин вводят ректально раствор хлоралгидрата и животное фиксируют на операционном столе в левом боковом положении. Разрез кожи и надкостницы длиной 10-12см производят по линии предпоследнего ребра. Надкостницу отсепааровывают; участок ребра длиной 6-10см (дорзально от реберного хряща) удаляют с помощью костных щипцов. Надкостницу разрезают, осторожно вскрывают брюшину и захватывают концы ее зажимами Пеана. В разрез подтягивают двенадцатиперстную кишку, отыскивают место впадения протока поджелудочной железы и несколько ниже его накладывают на кишку четыре кисетных шва: два внутренних (серозно-мышечных) на расстоянии 1см друг от друга и два наружных (серозных) на расстоянии 0,5см от внутренних. На некотором расстоянии от кисетных швов накладывают кишечные жомы с целью изоляции оперируемого участка кишки. Далее кишку перерезают и ведут операцию по плану, описанному выше для жвачных. Фистульные трубки вставляют в концы разреза. Брюшину, надкостницу, мышцы и кожу послойно зашивают. Трубки прочно

фиксируются в ране разрастающейся костной тканью и никогда не выпадают из брюшной стенки. На рану накладывают коллодийную повязку, концы трубок соединяют эластичной резиновой трубкой.

#### ***4.1.5 Наложение двойных кишечных анастомозов у жвачных***

При этой операции, кроме дуоденального анастомоза, животному накладывают фистульные трубки в области впадения подвздошной кишки в слепую (илеоцекальный анастомоз). Пищеварительный процесс при этом разделяют на три звена: пищеварение в желудке, в тонком и толстом отделах кишечника. Животное, подвергнутое общему наркозу, фиксируют на операционном столе в левом боковом положении. Разрез длиной 10 см производят в области голодной ямки. Извлекают двенадцатиперстную кишку и накладывают на нее фистулы таким же методом, как и при операции дуоденального анастомоза. Отыскивают место, где подвздошная кишка впадает в слепую. Вырезают вместе с баугиниевой заслонкой небольшой сектор из стенки слепой кишки и сшивают из него мешочек, в который вставляют коленчатую фистульную трубку. Вторую трубку вшивают в разрез слепой кишки, откуда был вырезан сектор стенки, или в соседний участок слепой кишки. В этом случае разрез слепой кишки зашивают. Можно вставить обе фистульные трубки непосредственно в просвет подвздошной кишки, перерезав ее вблизи от места впадения в слепую кишку. Фистульные трубки выводят наружу с помощью троакара. Разрез брюшной стенки зашивают послойно, фистулы соединяют попарно, образуя два внешних мостика: дуоденальный и илеоцекальный.

#### ***4.1.6 Наложение фистулы на кишечник птиц***

**Метод по А.А. Кудрявцеву.** Разрез тканей проводят перпендикулярно белой линии, немного отступив от клоаки. Через разрез извлекают необходимую часть кишечника, в которую вставляют фистульную трубку (однокамерную или двухкамерную в зависимости от цели операции). Свободный конец трубки выводят через специально сделанное отверстие впереди основного разреза. На выведенном конце трубки укрепляют наружный диск.

В экспериментах на цыплятах-бройлерах и курах мы выполняли операцию по вживлению фистулы в двенадцатиперстную кишку напротив места впадения панкреатических и желчных протоков (рис.6,7). Хирургические операции выполняли с применением седативных и обезболивающих средств. Птицу фиксировали в левом боковом положении в специальном станке.

Разрез делали с правой стороны от последнего ребра по краю бокового отростка грудной кости на 4-5 см. Извлекали 12-перстную кишку, находили место впадения протоков в 12-перстную кишку и напротив него накладывали кисетный шов длиной 0,5-0,6 см. Внутри кисетного шва делали разрез, вставляли канюлю и затягивали кисетный шов. Тщательно обрабатывали участок вокруг вживленной канюли, при необходимости накладывали дополнительный кисетный шов. Кишечник погружали вглубь грудобрюшной полости и зашивали операционную рану узловатыми швами, захватывая все слои. После операции птица в течение 16-18 ч имела доступ к воде, но корм не получала. Через 5-7 сут после хирургической операции, когда здоровье птицы полностью восстанавливалось, приступали к физиологическим опытам.



Рис. 6. Установка канюли в 12-перстную кишку у цыпленка-бройлера



Рис. 7. Бройлер с фистулой 12-перстной кишки

**Метод вживления фистулы подвздошной кишки у птиц.** В 15-суточном возрасте всем подопытным бройлерам с соблюдением требований Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях, с помощью хирургического вмешательства устанавливали фистулу подвздошной кишки. За 12-18 ч до операции птиц лишали корма, все хирургические манипуляции выполняли с использованием обезболивающих средств (анальгин и димедрол), для обездвиживания применяли ксилазал (0,2 мл). Бройлеров фиксировали в левом боковом положении на специальном операционном столике, 0,5 % раствором новокаина выполняли проводниковую анестезию и инфильтрационную анестезию (в брюшную полость по линии разреза). Через разрез с правой стороны за последним ребром в каудальном направлении на расстоянии 4-5 см несколько выше края бокового отростка грудной кости извлекали каудальную часть подвздошной кишки и, отступя краниально от места впадения слепых отростков 1-2 см, производили разрез кишки. Слепые отростки промывали дезинфицирующим раствором и накладывали лигатуру для полной остановки их деятельности. На каудальную часть кишки накладывали серозно-слизистый кисетный шов, а затем, наложив сверху серозный шов, погружали предыдущий шов вовнутрь. Делали небольшое

отверстие в брюшной стенке, отступив 4-5 см ниже и правее от клоаки, и узловыми швами подшивали к полученному отверстию краниальный отрезок подвздошной кишки, формируя искусственное анальное отверстие. После закрытия раны узловатыми швами в отверстие подшивали хлорвиниловую трубку длиной 1,5-2,0 см. Постоперационный восстановительный период длился 3-5 сут.



**Рис. 8. Птицы с фистулой подвздошной кишки**



#### ***4.1.7 Методы получения панкреатического сока птиц***

Анатомо-топографическая особенность соединения протоков поджелудочной железы и желчевыделительной системы в одну папиллу в 12-перстной кишке у птиц затрудняет получение панкреатического сока в чистом виде, не смешанном с желчью.

Первая фистула была предложена в 1662 г Р. де Граафом, который вставлял в панкреатический проток гусиные перышки и собирал сок в кожаные мешочки. Попытки разработать методику хронических фистул не давали положительных результатов, фистула получалась временной.

Огромную роль в изучении внешнесекреторной функции поджелудочной железы сыграл И.П. Павлов. В 1879 г. им была проведена операция наложения постоянной фистулы панкреатического протока на собаках. Из двенадцатиперстной кишки вместе с папиллой главного панкреатического протока вырезался ромбовидный кусочек, который после восстановления целостности кишки выводился на поверхность живота и вшивался в кожную рану. Но этот метод тоже приводил к гибели животного, так как имел свои недостатки – хроническая потеря панкреатического сока. В дальнейшем разработаны многочисленные варианты методов наложения фистул большого протока поджелудочной железы [2].

В 1879 г. Лангендорф [2] наложил временную канюлю голубю. Он наложил фистулу на выводной проток поджелудочной железы. В результате ритмических сокращений отдельных участков протока происходило продвижение секрета по фистуле. Но все же через 6-12 дней после операции птица погибала. Лангендорф объяснял это прекращением переваривания крахмала.

Поляков И.И. (1959), Сосина З.М. (1959) разработали методику получения панкреатического сока у кур в смеси с желчью. Для исследования секретов Поляков И.И. использовал канюлю с двойными стенками. При помощи винтовой нарезки внутренняя трубка канюли, выдвигаясь в просвет кишки, упирается в ее стенку вокруг папиллы. Панкреатический сок и желчь по каналу внутренней трубки вытекают наружу. Сосина З.М. предложила перерезать 12-перстную кишку несколько выше папиллы. Конец с папиллой обшивается и устанавливается канюля. Свободный конец 12-перстной соединяется с тощей кишкой. Трубку канюли открывают во время опытов и собирают смесь панкреатического сока и желчи. Эти методы не нашли применения в исследованиях пищеварительной функции поджелудочной железы птиц.

Панкреатический сок у наркотизированных цыплят получали при помощи тонкой трубочки, вставляемой в просвет протока [2]. На таком же принципе

основаны методы получения панкреатического сока в условиях хронических опытов у цыплят [8].

Иванов Н. и Готев Р. [2,6,8] указывают на сохранение птиц до одного месяца, а по сообщениям других авторов - на большее время. Указанные методы носят полухронический характер, происходит потеря очень важного пищеварительного сока, а для анализа протеолитических ферментов требуется активация энтерокиназой.

С целью получения панкреатического сока в хронических опытах Г.Ф. Лаврентьева (1963) перевязывала желчные протоки и накладывала канюли в желчный пузырь и отрезок кишки с протоками поджелудочной железы. Проподимость кишечника восстанавливалась внешним анастомозом. Автор отмечает, что подопытные куры имеют 4 канюли, тяжело переносят операцию и часто гибнут. Данная методика наложения фистулы связана с обширными травмами в пищеварительной системе, поэтому, без всякого сомнения, можно утверждать, что она сложна не только по выполнению, но и по трудности сохранения птиц после операции для проведения экспериментов.

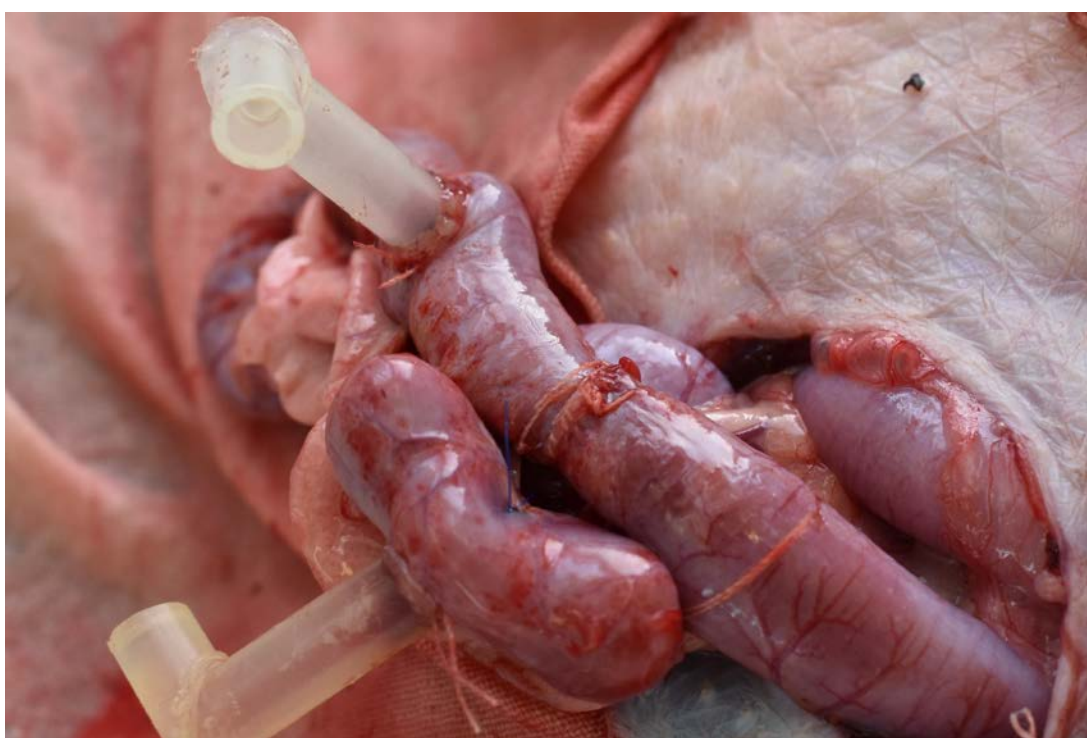
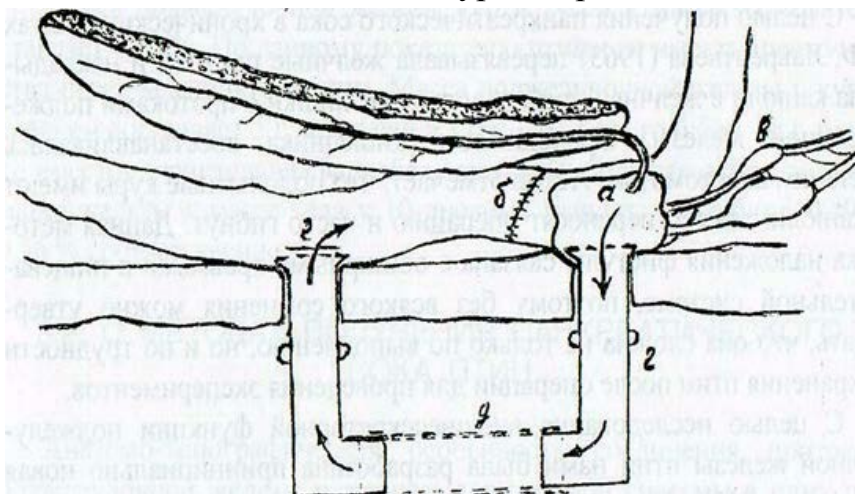
Все вышеперечисленные методы имели один очень веский недостаток – гибель птицы, т.е. сохранность подопытных равна нулю.

Батоевым Ц.Ж., Батоевой С.Ц. (1970) была разработана принципиально новая методика исследования внешнесекреторной функции поджелудочной железы птиц. Она основана на имплантации протоков поджелудочной железы, желчевыделительной системы в изолированный отрезок кишечника и образования панкреодуоденального анастомоза (рис.9).

Для операции куры фиксируются на левом боку, правая конечность птицы заводится вперед и фиксируется к стойке операционного стола. Поле операции подготавливается по общепринятой методике. По месту разреза производится инфильтрация 0,5 % раствором новокаина для местной анестезии. У кур разрез делается, отступая примерно на ширину пальца от последнего ребра, в заднем направлении на расстоянии 6-7 см несколько выше края бокового отростка грудной кости. Гуси, утки и голуби фиксируются на операционном столе спиной вниз и разрез делается по белой линии.

С целью предотвращения отслаивания и смещения слоев тканей у всех видов птиц на краю раны накладываются швы, захватывающие сальник, брюшину, мышечные слои и кожу. Во время операции на кишечнике птиц необходимо обращаться с ним с большой осторожностью, не допуская сильного сдавливания, во избежание нарушения слизистой оболочки.

От места соединения протоков, отступая на 1 см в каудальном направлении, берется изолированный отрезок кишечника длиной 1.0-4,0 см. На концах намеченного отрезка кишки отделяется брыжейка, и накладываются по две лигатуры на расстоянии в 5-6 мм друг от друга.



**Рис. 9. Схема наложения фистульных канюль поджелудочной железы птиц.**  
 Обозначения: а - отрезок кишки с пересаженым протоком; б - место соединения кишечника; в - желчевыводящая система; г - резиновое кольцо на Г - образной канюле; д - внешний анастомоз; с - клапан канюли 12-перстной кишки

Стыкуемые концы кишечника притягиваются крайними лигатурами и завязываются. Затем фиксирующим швом соединяется заостренный край краниального конца с пологим концом каудального. С правой и левой сторон

стыков кишечного соединения накладываются прерывистые фиксирующие швы. При помощи ниток фиксирующих швов, растягивая участок, накладываются стежки непрерывного шва и связываются с нитками фиксирующих лигатур. Таким образом, поэтапно производится обшивание стыка «конец в конец». Соединение кишечника у голубей представляет большую сложность из-за трудностей оперативного доступа и малой толщины кишечника. Каудальный конец стыкуемой кишки разрезался на 5 мм и заостренный (краниальный) притягивался к углу продольного разреза и фиксировался швом. Обшивание боковых сторон стыка производилось так же, как у других видов птиц. В этом случае обычно используются в основном прерывистые швы.

Отрезок кишки с двух сторон зашивается наглухо, то есть формируется изолированный мешочек, у переднего края которого трансплантируются протоки поджелудочной железы или желчевыделительной системы. Проток, предназначенный для пересадки, отпрепаровывается и отсекается у самой кишки. В канал протока проводится нитка и выводится на 3-4 мм от перерезанного конца. Концы нитки вдевают на толстую короткую иглу, вводят в отрезок кишки на место пересадки и выводят на расстоянии 4-5 мм от ее входного отверстия. Проток протаскивается через отверстие иглы в полость отрезка кишки. Конец нитки, находящейся в канале протока, продевается сквозь тонкую иглу, ее проводят через выходное отверстие в полость кишечника и выводят на 2-3 мм от отверстия, концы ниток завязывают. Тем самым фиксируется конец протока в полости отрезка. Отрезок кишки с трансплантированным протоком подшивается с кишечником таким обрезом, чтобы участок пересадки протока прилегал к стенке 12-перстной кишки и не мог смещаться от нее. В полость отрезка кишечника с трансплантированным протоком вставляется Г-образная канюля. Вторая такая же канюля устанавливается в 4-5 см от места соединения двенадцатиперстной кишки. Для предотвращения закупорки анастомоза, соединяющего канюли, выходное отверстие фистульной канюли 12-перстной кишки имеет клапан, который легко открывается в сторону кишечника, но задерживает поступление химуса в анастомоз.

Перед закрытием раны сгустки крови, которые образуются на месте соединения кишки, выдавливаются вниз по ходу кишечника. Канюли фиксируются в углах раны прерывистыми швами, захватывающими сальник, брюшину и слои мышц. Накладываются швы на кожу. Трансплантация протоков поджелудочной железы у птиц происходит довольно успешно. Однако бывают случаи сращения протоков и прекращения выделения сока, примерно у 20 % оперированных птиц.

При помощи внешнего анастомоза канюль изолированного отрезка и 12-перстной кишки производится исследование процессов выделения панкреатического сока во время опытов, а в остальное время его направляют в кишечник.

Описанный способ установления фистульной канюли на проток поджелудочной железы птиц является наиболее легко выполнимым вариантом. Результаты экспериментов на курах и утках свидетельствуют, что через две недели после операции по наложению фистул на протоки поджелудочной железы, объем панкреатического сока, и активность его ферментов достигает нормального уровня, характерного для здоровой птицы.



Рис. 7. Сбор панкреатического сока у курицы в период эксперимента

#### 4.2 Физико-химические свойства панкреатического сока

*Сок поджелудочной железы* – прозрачная бесцветная жидкость щелочной реакции. Плотность сока 1,008-1,010; рН 7,2-8,0. В панкреатическом соке 90% воды и 10% плотного остатка.

В состав плотного остатка входят белковые вещества и минеральные соли (больше всего двууглекислого натрия – до 0,7%).

*Ферменты подразделяются на три вида:*

- протеазы (расщепляющие белки);
- липаза (жир);

- карбогидразы: амилаза, мальтаза и лактоза (расщепляет крахмал и гликоген до мальтозы). Если в 2 последних группах ферментов выделяются в активном состоянии, то протеазы (трипсиноген и химотрипсиноген) требуют активирования. В слизистой оболочке 12-перстной кишки вырабатывается фермент энтерокиназа, который переводит неактивный трипсиноген в активную форму трипсин, а тот в свою очередь активирует химотрипсин.

#### 4.2.1 Особенности панкреатического сока птиц

Сок поджелудочной железы птиц представляет слегка опалесцирующую жидкость с сероватым оттенком. По внешнему виду сок кур и гусей не отличается между собой. Панкреатический сок уток и гусей имеет белый оттенок по сравнению с соком кур, голубей, свиней и собак.

Физические и химические свойства панкреатического сока кур, свиней и собак исследовал проф. С.Г. Смолин (1983,1998).

Таблица 1

#### Физико-химические показатели панкреатического сока кур, свиней и собак

Показатели сока	куры	свиньи	собаки
Плотность (г/см)	1,020± 0,001	1,021 ±0,0021	1,018± 0,001
Вязкость	1,6± 0,03	1,6±0,03	1,4 ±0,04
Реакция (рН)	7,3 ±0,05	8,4± 0,11	7,9 ±0,08
Сухой остаток (%)	3,48 ±0,144	1,43 ±0,222	1,23± 0,149
Органические вещества (%)	2,71± 0,121	0,95 ±0,167	0,89 ±0,101
Щелочность (ед.)	57 ±4,7	190 ±14,6	163 ±5,7
Общий белок (г/л)	23 ±2,2	4 ±0,5	8 ±2,0
Кальций (ммоль/л) (мг%)	2,43 ±0,135 9,7 0,52	0,70 ±0,083 2,8 ±0,33	1,53 ±0,207 6,1 ±0,83
Неорганический фосфор (мг%) (ммоль/л)	3,0 ±0,59 0,97± 0,186	2,4 ±0,41 0,78 ±0,132	4,5 ±0,76 1,45 ±0,245
Натрий (ммоль/л) (мг%)	108 ±11,1 247 ±25,5	160 ±1,7 370 ±31,6	138± 9,6 318 ±22,1
Калий (ммоль/л) (мг%)	3,4 ±0,40 13 ±1,8	5,1± 0,78 20 ±3,1	4,7 ±0,49 18 ±1,9

Показатели вязкости, плотности концентрации водородных ионов и содержание сухих веществ панкреатического сока кур колеблются в зависимости от индивидуальных особенностей птиц и отличаются от таковых у свиней и собак

Характерной особенностью сока поджелудочной железы кур является слабая щелочность  $57 \pm 4,7$  единиц, у свиней она превосходит этот показатель в 3 раза, а у собак  $163 \pm 5,7$  единиц. Плотность сока значительных отличий не имеет: в среднем она составляет  $1,020 \pm 0,001$ , а общий белок поджелудочной железы кур в 4 раза превышает общий белок панкреатического сока свиньи и собаки, что свидетельствует о высокой концентрации белка в секрете птиц.

### **4.3 Регуляция панкреатической секреции**

В секреторной деятельности поджелудочной железы выделяют три фазы: *мозговую, желудочную и кишечную.*

Убедительным доказательством участия ЦНС в регуляции деятельности железы является классический опыт «мнимого кормления» собак, разработаны в лаборатории И.П. Павлова. Уже через 1-3 мин. после еды, а также при ее виде, у собак с хр. фистулой начинает выделяться панкреатический сок.

В период желудочной фазы под влиянием поступающей в желудок пищи происходит усиление освобождения гастринина и секреции соляной кислоты. Гастрин повышает в основном выделение белка и ферментов и оказывает незначительное действие на секрецию воды и бикарбонатов.

Продолжительность кишечной фазы по сравнению с предыдущими, наибольшая. Она обусловлена поступлением в кишечник кислоты и продуктов гидролиза питательных веществ.

Регуляция деятельности поджелудочной железы осуществляется сложнорефлекторно по средством блуждающего и симпатического нервов. Раздражение периферического конца блуждающего нерва вызывает активную секрецию панкреатического сока, повышает содержание органических веществ. Центр находится в продолговатом мозгу.

Гуморальный путь. Поступление соляной кислоты в 12-перстную кишку вызывает секрецию панкреатического сока следующим образом. В слизистой 12-перстной кишки и верхней 1/3 тонкой кишки имеется просекретин, который под влиянием HCL переходит в активное состояние (секретин). Всасываясь в кровь секретин усиливает выделение сока ПЖ.

В слизистой оболочке 12-п. кишки образуется еще один гормон - холецистокинин, который усиливает образование ферментов.

Характер секреции зависит от пищевых раздражителей. При кормлении собаки хлебом секреция длится до 9 часов и выделяется большое количество сока. На молоко и мясо секреция заканчивается быстро. На молоко выделяется мало сока, максимальное количество на хлеб, мясо занимает промежуточное положение.

При кормлении мясом выделяется много трипсина, при кормлении молоком - липазы, хлебом - амилазы.

#### **4.4 Роль желчи в кишечном пищеварении**

Желчь – является секретом печени. Она выделяется в просвет 12-п. кишки.

Желчеобразование в клетках печени происходит непрерывно. Однако в кишечник желчь поступает в период пищеварения. Вне пищеварения желчь направляется в желчный пузырь, а при поступлении в ЖКТ пищи – из желчного пузыря и из печени желчь идет в кишечник.

Следовательно, различают два вида желчи: печеночную и пузырную. Печеночная - жидкая, прозрачная, светло-желтого цвета, плотность 1,009-1,013, рН 7,5, содержание воды 96-99%.

Пузырная желчь вследствие всасывания воды стенками желчного пузыря густая, темного цвета, плотность 1,026-1,048, рН 6,8, количество воды – 80-86%. Пузырная желчь содержит слизь, которая выделяется слизистыми железами пузыря.

Окраска желчи зависит от наличия в ней желчных пигментов (билирубин и биливердин). Билирубин образуется из гемоглобина при разрушении эритроцитов, он обычно содержится в желчи в виде соли щелочных металлов.

Биливердин получается при окислении билирубина, он придает желчи темно-зеленый цвет.

В желчи млекопитающих содержатся кислоты: холевая, литохолевая и дезоксихолевая. Кроме того, имеются холестерин, омыленные и свободные жиры, продукты распада белков: мочевины, мочевиной кислоты, пуриновые основания и т.д.

Значение желчи в процессах пищеварения заключается в следующем:

1. эмульгирует жиры, тем самым, облегчая их переваривание липазой;
2. нейтрализует кислое содержимое желудка;
3. активизирует протеазы, липазу и амилазу;
4. обладает бактерицидными и дезодорирующими свойствами.



Вне пищеварения желчь в кишечник не поступает. Выход из желчного протока закрыт спец. сфинктером и желчь собирается в желчном пузыре. У лошади, верблюда и оленя желчного пузыря нет. Его функцию выполняют желчные ходы.

После приема корма через 5-10 минут вследствие сокращения стенки пузыря и расслабления сфинктера желчь начинает поступать в кишечник. Регуляция сложнорефлекторная и гуморальная (холецистокинин - образуется в слизистой 12-п. кишки под влиянием НСІ и жирных кислот).

Количество желчи согласуется с качеством корма: наибольшее количество выделяется на молоко, наименьшее – на хлеб.

Количество желчи у лошади – 6,0 -7,2л.

кр. рог. скота – 7,0 -9,5л.

овцы и козы – 1,0-1,5л.

свиньи – 2,4-3,8л.

#### **4.5 Пищеварение в тонком кишечнике**

Осуществляется при участии панкреатических ферментов, желчи и кишечного сока.

На протяжении всей слизистой тонкого кишечника за исключением верхнего отдела 12-п. кишки расположены *либеркюновы* железы, выделяющие сок.

В верхнем отделе 12-п. кишки имеются бруннеровы железы, которые по строению и составу секрета сходны с железами пилорической части желудка.

**Кишечный сок** – бесцветная жидкость щелочной реакции (рН 8,2-8,7), слегка мутноватая. Содержит примеси слизи, холестерин, углекислые соли и т.д.

Ферменты *пептидазы, мальтаза, инвертаза (сахараза), лактаза, нуклеаза, липаза, амилаза.*

Так же содержится энтерокиназа и щелочная фосфатаза (обеспечивает фосфорилирование углеводов).

У собак и других животных секреция сока непрерывна.

Механическое раздражение вызывает увеличение секреции.

Химические вещества (желудочный сок, продукты переваривания белков) также усиливают отделение кишечного сока.

Различают три последующих этапа в кишечном пищеварении:

- Полостное пищеварение;
- Пристеночное;

- Всасывание.

В кишечнике создается однородная масса, которую называют химусом.  
Общее количество химуса у разных животных составляет: у овец – 15-20л,  
свиней – 50л,  
коров – 150л,  
лошади – 190л.

Причем,  $\frac{3}{4}$  содержимого приходится на пищеварительные соки.

Движение тонкого кишечника обеспечивается в результате сокращения продольных и круговых мышц, которые производят маятникообразные, ритмические и перистальтические сокращения. Первые два способствуют, главным образом, перемешиванию пищи с пищеварительными соками, а перистальтика обеспечивает продвижение химуса.

***Сокращение кишечника осуществляется*** автоматически. Автоматия обусловлена ганглеозными клетками ауэрбахова сплетения.

На сокращения кишечной мускулатуры влияет ЦНС. Импульсы идут по парасимпатическим волокнам (усиливают) и симпатическим нервам (ослабляют моторику).

На движение кишечника оказывают влияние различные эмоциональные состояния (гнев, страх, боль), которые могут как усиливать, так и ослаблять моторику.

Химическими раздражителями, возбуждающими движения кишечника являются: холин, серотонин, желчь, экстрактивные вещества и другие.

#### **4.6 Пищеварение в толстом кишечнике**

Невсосавшаяся часть химуса небольшими порциями через илеоцикальный сфинктер поступает в толстый отдел кишечника; раскрытие сфинктера является рефлексорным актом.

Железы толстых кишок выделяют небольшое количество сока, в котором содержатся такие же ферменты, как и в тонком кишечнике, но только в незначительном количестве. Поэтому роль толстого кишечника в переваривании пищи значительно ниже, особенно у плотоядных.

В толстом отделе кишечника находится огромное количество бактерий (до 15 млрд. в 1г содержимого), которые вызывают сбраживание углеводов и гниение белков. Особое значение имеют бактерии в переваривании клетчатки. У лошади, например, здесь переваривается 40-50% клетчатки и 39% белка.

Движение толстых кишок имеют такой же характер, как и тонких, но они более слабые и медленные.

В задних отделах толстого кишечника происходит сгущение содержимого вследствие всасывания воды. Здесь образуется кал.

**Всасывание** – процесс поступления различных веществ в кровь и лимфу через сложные биологические мембраны (кожа, подкожная клетчатка, слизистая, серозные оболочки брюшной полости и т.д.). наибольшее биологическое значение имеет всасывание в пищеварительном тракте, т.к. этим путем организм получает в основном все необходимые ему вещества для энергетических и пластических процессов.

В различных отделах ЖКТ всасывание зависит от строения слизистой оболочки и продолжительности нахождения там корма.

В желудке в незначительном количестве всасывается вода, глюкоза, аминокислоты, минеральные вещества.

В преджелудках жвачных животных всасывание идет интенсивно. Всасывательная поверхность в преджелудках велика, поскольку она покрыта обильным количеством ворсинок, имеет тонкий ороговевший слой, снабженный большим количеством кровеносных сосудов. В 12-п. кишке всасывание незначительно, т.к. мала всасывающая поверхность.

Самое интенсивное всасывание у всех животных происходит в тонком отделе кишечника, где очень большая всасывающая поверхность. За счет многочисленных складок поверхность увеличивается в 20-25 раз.

Слизистая оболочка имеет ворсинки. В каждой ворсинке артериальные кровеносные сосуды разветвляются в капилляры. Кровь оттекает от ворсинок по венам. В центре ворсинки имеется лимфатическая полость, которая является началом лимфатического сосуда. Кроме того, ворсинка имеет гладкие мышечные волокна и нервы.

В толстом отделе кишечника всасывание незначительно.

Проникновение веществ через клетки осуществляется с помощью нескольких механизмов:

1. *Активного* (перенос веществ через мембрану против градиента концентрации требующий затрат энергии) и *пассивного* (облегченная диффузия, осуществляемая переносчиками и не требующая свободной энергии) транспортов;
2. *Диффузии* – за счет градиента концентрации;
3. *Пиноцитоза*

Белки всасываются в кишечнике в основном в виде аминокислот и частично в виде низкомолекулярных полипептидов.

Исключение составляют новорожденные, когда глобулины молозива всасываются без изменений и в результате этого организм получает готовые иммунные тела.

Углеводы всасываются в основном в кишечнике, главным образом, в виде моносахаридов – глюкозы, галактозы, фруктозы и маннозы.

Жиры всасываются в виде глицерина и жирных кислот. Однако расщепляется только 30-45% жира, поступающего с кормом.

Регуляция процессов всасывания до конца не изучена. Считают, что процессы всасывания идут по аналогии с секреторной и моторной деятельностью пищеварительного тракта. Определенную роль играет кора больших полушарий головного мозга (условные рефлексы), а также гормоны коры надпочечников.

#### **4.6.1 Особенности кишечного пищеварения у птиц**

В зависимости от типа питания животные имеют определенные отличия в пищеварительной системе, поскольку процесс эволюционного развития и особенности питания определяют морфологические и функциональные изменения в органах пищеварения соответственно корма у представителей разных видов животных.

Тонкий отдел *кишечника* имеет форму спирали, такая форма характерна для органов с большими функциональными возможностями. Тонкий кишечник состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок. Двенадцатиперстная кишка имеет вид петли. Общая длина тонкого отдела взрослых кур 140-150 см, общая длина кишечника более 170 см, пищеварительного тракта в целом 210 см; длина двенадцатиперстной кишки- 30, тощей- 102, подвздошной- 18 см. Ворсинки кишечника тонкие, листовидной или пальцевидной формы, их больше в двенадцатиперстной кишке, на 1 см<sup>2</sup> у кур приходится 415, у уток 1512, гусей- 2051; высота ворсинок достигает 1 мм. В кишечнике осуществляется полостное и пристеночное пищеварение; преобладает пристеночное. Пищеварение характеризуется большой интенсивностью, так как все ферменты пищеварительных соков в кишечнике высокоактивны. Всасывание питательных веществ в основном происходит в тонком отделе кишечника птицы, частично в слепых кишках, толстом отделе кишечника.

У птиц хорошо развита *поджелудочная железа* - это сравнительно небольшой паренхиматозный орган. Масса железы у кур  $2,8 \pm 0,12$  г, у уток –  $7,9 \pm 0,3$  г и у гусей-  $9,1 \pm 0,38$  г. Она имеет две доли трехгранной формы; поверхность железы ровная и гладкая. Доли расположены между восходящими и нисходящими участками петли двенадцатиперстной кишки. Доля, расположенная на верхней стороне носит название дорсальной доли. Доля, которая находится на нижней стороне кишечника, непосредственно прилегающая к стенке брюшной полости, обозначается как вентральная доля.

Имеются несколько панкреатических (обычно три) и несколько желчных (обычно два) протоков, открывающихся общей папиллой в восходящее колено двенадцатиперстной кишки. У кур наиболее развит проток вентральной доли, так как он собирает сок от основной массы железы. Между протоками вентральной и дорсальной доли находится малый проток, который собирает сок из небольшого участка железы, примыкающего к краниальному концу вентральной доли. Установлена определенная закономерность в соединении протоков поджелудочной железы и желчевыведительных путей с кишечником. Первыми по ходу кишечника впадают протоки вентральной доли, затем дорсальной. Поджелудочная железа секретирует поджелудочный сок непрерывно. Сок содержит те же ферменты, что и у млекопитающих, но более активен. Сок поджелудочной железы птиц представляет собой прозрачную слегка опалисцирующую с сероватым оттенком жидкость. Панкреатический сок имеет значительную вязкость  $1,4 \pm 0,07$  при колебании отдельных вариантов от 1,1 до 2,6. Сок поджелудочной железы кур имеет удельный вес от 1,011 до 1,026, что несколько больше, чем удельный вес сока собаки. Одной из характерных особенностей сока поджелудочной железы птиц является слабая щелочность. Концентрация водородных ионов панкреатического сока кур составляет  $7,3 \pm 0,04$ . Иногда в секрете кур отмечаются нейтральная и слабокислая реакции. При высоком уровне выделения сока поджелудочной железы наблюдалось уменьшение рН до 6,80. Прием корма и воды вызывает увеличение выделения поджелудочного сока и ферментов. Механизм возбуждения и регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы рефлекторно-гормональный.

Печень также хорошо развита, она выделяет желчь темно- или светло-зеленого цвета. Желчь у куриц из правой и левой доли сначала поступает в синус-расширение протоков, затем по синусно-пузырному ходу в желчный пузырь. Желчный пузырь и синус соединяются с двенадцатиперстной кишкой с помощью пузырьно-кишечного и синусно-кишечного протоков. Механизм образования и выделения желчи рефлекторно-гормональный.

Сокращение кишечника подразделяется на перистальтические, антиперистальтические и маятникообразные. При перистальтических сокращениях кольцевые мышцы волнообразными движениями передвигают содержимое кишок по направлению к толстому отделу кишечника. Периодические волнообразные сокращения кишечника с обратным направлением называются антиперистальтическими, в этом случае содержимое кишечника направляется в сторону железистого желудка. При маятникообразных сокращениях кормовая масса дробится на отдельные порции. В этом процессе участвуют не только кольцевые, но и продольные

мышцы стенок кишечника. Маятникообразные сокращения способствуют хорошему перемешиванию массы и лучшему ее соприкосновению с пищеварительными соками. Грубый корм вызывает более сильную перистальтику, чем тонкоизмельченный.

Исследования секреторной деятельности толстой кишки показали: из изолированной петли длиной 20 см за два часа выделялось около 1,5 мл чистого сока. Сок обладал амилазной, мальтазной, сахаразной и пептидазной активностью.

Хорошо развитый кишечник и ворсинки обеспечивают интенсивное всасывание подвергнутых превращению веществ.

Толстый отдел кишечника представлен слепыми отростками и прямой кишкой, открывающейся в клоаку. Подвздошная кишка переходит в прямую, на месте перехода отходят два слепых отростка, которые имеют сфинктеры. Превращение веществ содержимого в слепых отростках осуществляется за счет ферментов, поступающих с химусом, собственного секрета (содержит ферменты, действующие преимущественно на промежуточные продукты распада белков, жиров, углеводов) и за счет ферментов микроорганизмов, населяющих слепые отростки (большое количество микроорганизмов, в том числе целлюлозолитические бактерии, которые обеспечивают расщепление клетчатки). Химус слепых мешков обладает амилазной активностью (более 5 мг/мл/мин) и протеазной активностью (более 0,5 мг/мл/мин). В слепых отростках расщепляется 10-25% клетчатки, 8-10% протеина, небольшое количество растворимых углеводов и липидов. Периодически сфинктеры раскрываются, и содержимое порциями поступает в прямую кишку. Прямая кишка короткая, слабо развита: у кур длиной 8-11 см, диаметром 1-1,5 мм. Время пищеварения в толстом кишечнике – 6-10 часов. В прямой кишке завершается формирование каловых масс - помета (беловатые полутвердые массы, представляющие собой смешанный кал и мочевые экскреты). Сформировавшийся помет периодически выбрасывается рефлекторно через клоаку.

Клоака представляет собой расширение конечной части кишечника. Двумя поперечными кольцевыми мышцами клоака делится на три отдела: передний (копродиум, каловый синус), являющийся истинным продолжением прямой кишки; средний (уродиум, мочевой синус), куда открываются мочеточники, спермиопроводы (у мужских особей) или яйцепровод (у женских особей); задний (проктодиум), через который выделяется наружу кал и моча.

Заднепроходное отверстие у птиц имеет форму щели, окружено кольцом запирающих мышц и называется анальным отверстием.

### *Контрольные вопросы*

1. Методы изучения кишечного пищеварения.
2. Роль поджелудочного сока в кишечном пищеварения. Состав и свойства поджелудочного сока. Регуляция поджелудочного сокоотделения.
3. Состав и свойства желчи, ее роль в пищеварении. Регуляция процессов отделения и выделения желчи. Видовые особенности желчевыделения.
4. Состав и свойства кишечного сока. Регуляция кишечного сокоотделения.
5. Понятие о полостном и пристеночном (контактном) пищеварении.
6. Моторная функция кишечника. Виды сокращений кишечника и их назначение.
7. Пищеварение в толстом кишечнике у моно- и полигастричных животных.
8. Особенности строения и функций пищеварительного тракта у птиц.
9. Экскреторная функция желудочно-кишечного тракта, как звено метаболизма.

### Библиографический список

1. Батоев Ц.Ж. Физиология пищеварения птиц / Ц.Ж. Батоев. – Улан-Удэ: Издательство Бурятского госуниверситета, 2001. – 214 с.
2. Бердников П.П. Секреторная функция пищеварительных желез и усвоение питательных веществ корма у уток: Дис... д-ра биол. наук / П.П. Бердников. – Благовещенск, 1990. – 401 с.
3. Вертипрахов В.Г. Особенности секреторной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров и возможности коррекции пищеварения животных ферментными препаратами на цеолитовой основе: Дис... д-ра биол. наук / В.Г.Вертипрахов. – Новосибирск, 2004. – 283 с.
4. Георгиевский В.И. Физиология сельскохозяйственных животных. – М.: Агропромиздат, 1990. – 511 с.
5. Климов П.К. Физиология поджелудочной железы. Регуляция внешнесекреторной функции / П.К. Климов, А.А. Фокина – Л.: Наука, 1987. – 152 с.
6. Павлов И.П. Материалы по физиологии поджелудочной железы (1897) / И.П. Павлов // Полное собрание сочинений. Кн.1 – М.; Л., 1951. – С. 49-68.
7. Смолин С.Г. О физических свойствах панкреатического сока у кур / С.Г. Смолин // Сибирский вестник с.-х. науки. – 1983. - № 1. – С. 104-106.
8. Смолин С.Г. Физико-химические показатели и активность ферментов панкреатического сока у кур: Автореф. дис...канд. биол. наук / С.Г. Смолин. – Л., 1987. – 24 с.
9. Смолин С.Г. Физико-химические показатели и содержание ферментов панкреатического сока у кур, свиней, собак в сравнительно-видовом аспекте: Автореф. ... д-ра биол. наук / С.Г. Смолин. – Улан-Удэ, 1998. – 41 с.
10. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В., Кощеева М.В. Кишечное пищеварение и биохимия крови у кур-несушек (*GALLUS GALLUS L.*) При введении в рационы микродобавки хрома. *Сельскохозяйственная биология*. 2019. Т. 54. № 4. С. 810-819. doi: 10.15389/agrobiology.2019.4.810rus
11. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В., Ребракова Т.М. Использование илеального метода в оценке баланса кальция в организации кур-несушек. *Международный вестник ветеринарии*, 2019, 4: 125-131.



*Учебное пособие*

Вертипрахов Владимир Георгиевич

**Физиология пищеварения животных**  
Учебное пособие

Подписано в печать 23.05.2022 г. Формат 60x84 <sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Печ.л. 3,25. Тираж 100 экз. Заказ 25.

Издательство РГАУ-МСХА  
127550, Москва, ул. Тимирязевская, 44