

**ДОСТИЖЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ ПИЩЕВАРЕНИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ В XX ВЕКЕ**
(основные концепции)

А.А. АЛИЕВ

Обсуждаются данные литературы и исследования, проведенные во ВНИИ физиологии, биохимии и питания сельскохозяйственных животных (ВНИИФБиП сельскохозяйственных животных), в результате которых были описаны новые типы и функции пищеварения, его физиологические механизмы, процессы метаболизма и транспорта ферментов, субстратов, продуктов, а также сформулирован ряд основополагающих концепций.

Посвящается 100-летию со дня рождения Н.А. Шманенкова — академика ВАСХНИЛ, создавшего ВНИИ физиологии, биохимии и питания сельскохозяйственных животных и руководившего работой института около 20 лет (1960-1979 годы).

В конце 50-х годов XX века, когда уже в достаточной мере были известны два типа пищеварения — полостное и внутриклеточное, был выявлен третий тип — пристеночное, или мембранное. В 80-е годы мы описали еще три типа пищеварения в интралюминальном слизистом слое и на пищевых частицах (пищевых волокнах) — предпристеночное, корпускулярное и инфлюдное (внутрижидкостное). Таким образом, на современном уровне развития гастроэнтерологии различают шесть типов пищеварения: полостное — корпускулярное и инфлюдное, предпристеночное, пристеночное, микробиальное и интрацеллюлярное. Следует подчеркнуть, что во всех типах пищеварения, кроме интрацеллюлярного, как правило, участвует микрофлора. Эти сложнейшие процессы, а также циркуляция, рециркуляция, трансудация, кругооборот метаболитов между паренхиматозными органами и пищеварительным каналом, обменная функция пищеварительного канала, описанные во второй половине XX века, создают в пищеварительном канале гомеостаз метаболитов, которые всасываются и транспортируются в кровь, составляя основу ее плазмы.

Прежде чем перейти к рассмотрению процессов и функций пищеварения, отметим, что существенный прогресс в этой области в XX веке был достигнут благодаря исследованиям академика И.П. Павлова по экспериментальной хирургии. В 1904 году И.П. Павлов был удостоен Нобелевской премии за «работу по физиологии пищеварения», одним из достоинств которой, по мнению Нобелевского комитета, стал предложенный автором «остроумный метод» использования в эксперименте изолированного желудочка, сохраняющего нервную связь с основным желудком. Этот прием делал возможным изучение физиологических явлений на объектах, находящихся в состоянии нормы. И.П. Павловым был также заявлен патент на хронические опыты с животными, подготовленными хирургическими методами, что позволяло отказаться от острых опытов, к концу которых, как правило, животные погибали. Достижения экспериментальной хирургии сельскохозяйственных животных в XX веке нами обобщены ранее (1-4).

В настоящем обзоре мы вкратце остановимся на основных концепциях физиологии пищеварения (главным образом, жвачных животных), обоснованных и принятых в XX веке. Все эти концепции обсужда-

лись на школе-семинаре АН СССР «Современные проблемы и методы физиологии и патологии пищеварения», которая проходила каждые два года в г. Калуге с 1965 по 1990 год под руководством А.М. Уголева и А.А. Алиева. В работе школы-семинара, как правило, участвовали известные ученые из всех республик СССР и государств СЭВ (Совет экономической взаимопомощи — межправительственная экономическая организация, образованная в 1949 году по инициативе Советского Союза и окончательно прекратившая существование в 1991 году с распадом СССР. — *Прим. ред.*). Отметим, что особый интерес вызывали доклады гастроэнтерологов сельскохозяйственных животных, особенно наши сообщения, построенные на материалах экспериментов со сложнооперированными животными. Такой подход позволял исследовать как область просвета пищеварительного тракта, так и оттекающую от него кровь и лимфу.

На примере общих липидов представим схему (рис. 1) переваривания и усвоения нутриентов в пищеварительном тракте с указанием процессов и типов пищеварения (5) и рассмотрим особенности некоторых из них.

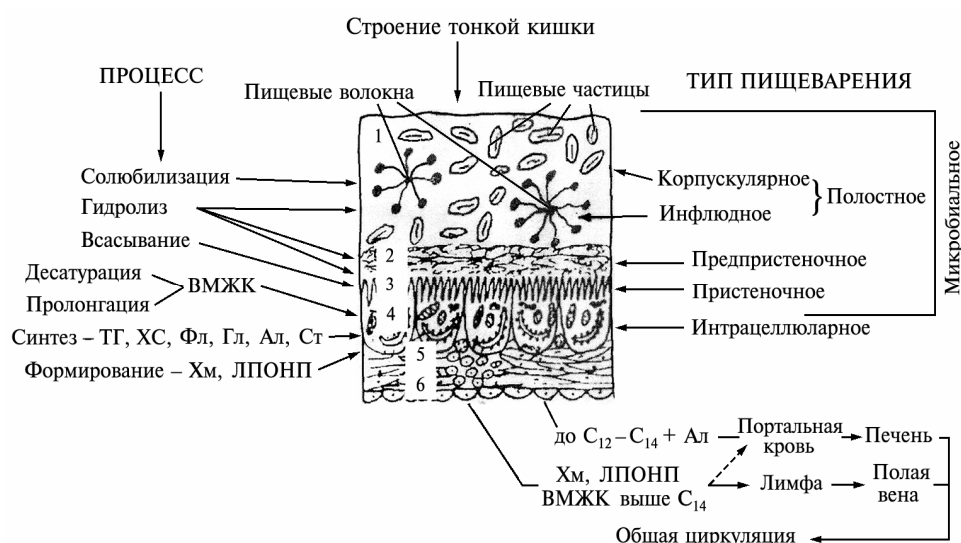


Рис. 1. Локализация процессов переваривания и усвоения липидов (метаболизм, всасывание и типы пищеварения) в разных участках тонкой кишки (А.А. Алиев, 1997): 1 — просвет кишки; 2 — слой слизи; 3 — микроворсинки; 4 — энтероциты; 5 — гладкомышечный слой; 6 — серозный слой; ВМЖК — высокомолекулярные жирные кислоты; ТГ — триацилглицеролы; ХС — холестерол; ФЛ — фосфолипиды; Гл — глобулины; Ал — альбумины; Ст — стеролы; Хм — хиломикроны; ЛПОНП — липопротеины очень низкой плотности.

Микробиальное (микробное) пищеварение обеспечивает как гидролиз, так и трансформацию нутриентов, в том числе синтез новых метаболитов, одни из которых оказываются для макроорганизма незаменимыми факторами питания, другие — основными источниками обеспечения его энергетических затрат, третьи — главными предшественниками гормонов, ферментов и т.д. В микробном пищеварении субстратами для микроорганизмов служат экзогенные (поступающие с пищей) и эндогенные (выделяемые макроорганизмом) нутриенты. Микробное пищеварение вносит значительный вклад в гомеостаз энтеральной среды. Оно имеет место у всех видов животных (и у человека), но более выраже-

но у травоядных, причем у одних бурно проявляется на начальном этапе пищеварения (в преджелудках), а у других — в толстом кишечнике, то есть после того, как пища подверглась действию эндогенных ферментов макроорганизма в желудке и тонком кишечнике (при наличии между ними определенного компенсаторного взаимоотношения).

Бактерии дислоцируются на эпителиоцитах (около 1 % общей численности) и на кормовых частицах (около 36 %), а также свободно плавают в жидкой среде. Более эффективно участвует в пищеварении адыгезная (связанная) микрофлора. Инфузории фиксируются в основном на кормовых частицах (5).

Интенсивность микробиального пищеварения зависит от соотношения питательных веществ в рационе, особенно крупноволокнистых и тонкоизмельченных. Чем больше доля тонкоизмельченных компонентов, тем быстрее проходит содержимое по пищеварительному каналу. При этом большая часть процессов пищеварения приходится на толстый кишечник, особенно слепую кишку, и, соответственно, активизируется микробиальное пищеварение.

Полостное пищеварение разделяют на *корпускулярное* и *инфлюдное*.

Корпускулярное пищеварение. Еще Е.С. Лондон дал определение химуса как смеси пищевых частиц и соков (6). Пищевые частицы (в медицине их также называют пищевыми волокнами) обладают высокой дисперсностью и большой общей поверхностью. Они разрыхляют химус и, обволакиваясь ферментами (панкреатическими и энтеральными), организуют их пространственно. На частицах адсорбируется адыгезная микрофлора. Гидролиз осуществляется как ферментами макроорганизма, так и ферментами бактерий, фиксированных на кормовых частицах. В зависимости от проксимо-дистального смещения содержимого желудочно-кишечного тракта эти два фактора могут действовать вместе или по отдельности. При центрифугировании химуса отделяется также плотная часть почти без кормовых волокон, которая состоит из отторгнутого эпителия и слизи и накапливает основное количество ферментов, то есть в гидролизе могут участвовать ферменты клеток десквамированного эпителия слизистой оболочки желудочно-кишечного тракта. Не исключено наличие в пищевых частицах эндоцеллюлярных ферментов растительных клеток. Кормовые частицы, кроме гидролитической функции, играют большую роль в процессе эвакуации химуса, будучи основными раздражителями интерорецепторов люминальной поверхности кишечника.

Инфлюдное пищеварение. Жидкая часть химуса представляет собой ту среду, в которой происходят все виды пищеварения, транспорт и всасывание нутриентов. В дуоденальном химусе содержание жидкой фракции выше, а с продвижением в проксимо-дистальном направлении оно постепенно падает. Эта часть химуса также представляет собой среду, обеспечивающую его гомеостаз. Липиды, например, распределяются как на корпускулах, так и в жидкой части химуса в состоянии мицеллярного раствора.

Предпристеночное пищеварение, осуществляемое в слое слизи на люминальной поверхности кишечника, впервые описано Ю.М. Гальпериным и П.И. Лазаревым (7). Они доказали, что ферменты, которые содержатся в этом слое, имеют как эпителиоцитное, так и панкреатическое происхождение. Причем активность панкреатических амило- и липолитических ферментов здесь на 1-2 порядка выше, чем в жидкой фазе энтеральной среды. В слое слизистых наложений накапливаются поколения отторгаемых эпителиоцитов, происходит аккумуляция панкреати-

ческих и энтеральных ферментов и субстратов. Как следствие, увеличивается глубина гидролиза, а образующиеся продукты имеют низкую молекулярную массу и, соответственно, высокий коэффициент диффузии.

Таким образом, на люминальной поверхности кишечного канала образуется сплошной гетерогенный слой, связанный с ультраструктурами энтеральной поверхности мембран энтероцитов, который полностью отделяет эпителиальный пласт от жидкой фазы энтеральной среды, защищая эпителиоциты от механического и химического повреждения, обеспечивая гомеостатирование их микросреды и препятствуя проникновению микрофлоры к поверхности эпителиоцитов. Иммунная специфичность гликопротеинов делает слизистый слой первым иммунным барьером. Слой слизистых наложений является реакционной зоной, в которой происходит

деградация поли- и олигомеров основных нутриентов, вплоть до образования мономеров. При этом фермент-субстратные взаимоотношения в зоне слизистого слоя отличаются от наблюдаемых в жидкой фазе энтеральной среды и характерны для реакций ферментов, включенных в объем геля, с переносимыми через него субстратами.

К сожалению, авторы, подробно описавшие предпристеночное пищеварение, в частности А.М. Уголев (8), не обратили внимания на роль микроорганизмов в пищеварительной активности слизистого слоя.

Пристеночное (мембранное) пищеварение, описанное в конце 60-х годов XX века (7), осуществляется при контакте пищевых субстратов с ферментами, локализованными на полостной поверхности мембран микроворсинок кишечных клеток. Участвующие в нем ферменты либо синтезируются непосредственно энтероцитами, либо адсорбируются из химуса тонкого кишечника (рис. 2). Структурной основой мембранного пищеварения является щеточная кайма энтероцитов, которую образует большое число микроворсинок (до 4000 на энтероцит). Полагали, что из-за

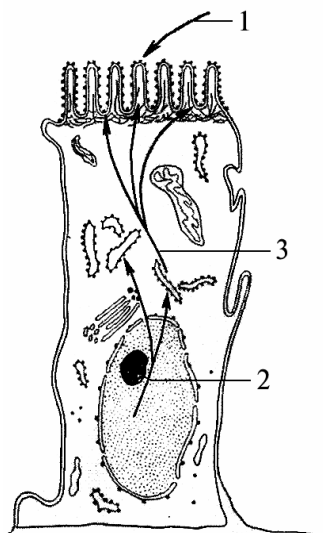


Рис. 2. Пути формирования ферментного аппарата, осуществляющего мембранное пищеварение (А.М. Уголев, 1962): 1 — адсорбция ферментов из химуса; 2 — синтез энтеральных ферментов; 3 — транслокация энтеральных ферментов.

тесного расположения ворсинок эта область недоступна для бактерий и, следовательно, заключительная стадия гидролиза и начальная стадия транспорта субстратов происходят в стерильных условиях. В частности, на этом настаивает А.М. Уголев во всех опубликованных монографиях. Однако с 1970 года накоплено много экспериментальных данных о наличии феномена адгезии бактерий на пищевых волокнах и микроворсинках энтероцитов, что опровергает факт стерильности гидролиза нутриентов в процессе пристеночного пищеварения.

До проведенных нами исследований считалось (7, 8), что гидролиз и транспорт при предпристеночном и пристеночном пищеварении осуществляется в одном направлении: химус → энтероциты → кровь. Мы же выявили второе направление: кровь → энтероциты → пристеночное и предпристеночное пищеварение → химус. Это было

доказано на овцах с изолированным участком дуоденума и катетером брыжеечной артерии, когда при инфузии в брыжеечную артерию альбуминов и глобулинов в кишечном соке резко возрастала концентрация свободных аминокислот (9).

В эмбриогенезе на 2-м и 3-м мес у плода формируются три типа пищеварения: полостное, пристеночное и внутриклеточное, а корпускулярное, предпристеночное и микробальное формируются после рождения. На новорожденных телятах (до первого кормления после родов) с катетерами воротной вены и сонной артерии было доказано, что в течение 12 сут (молозивный период) белки всасываются в портальную вену частично в форме свободных аминокислот, а частично в виде альбумина и глобулина, синтезируемых в энтероцитах. При этом часть свободных аминокислот транспортируется, адсорбируясь на эритроцитах (10, 11).

Необходимо отметить, что все описанные типы пищеварения, которым в XX веке было посвящено множество исследований и монографий (только А.М. Уголев опубликовал семь монографий по пристеночному пищеварению), рассматриваются главным образом как процесс гидролиза питательных веществ, потребляемых человеком и животными. Однако роль пищеварительного тракта более многообразна и значительна. Это иллюстрирует приведенное ниже краткое перечисление процессов, происходящих в желудочно-кишечном тракте жвачных животных, по типам пищеварения:

Преджелудки (входящие потоки — корм, слюна, вода; слюна, жвачка; исходящий поток — жвачка):

полостное пищеварение (происходит на частицах корма, эпителиоцитах, в бесклеточной жидкости; обеспечивается ферментными системами макроорганизма, адгезивной микрофлоры и простейших, отторгнутых эпителиоцитов, а также фитоферментами частиц корма) ⇒

транссудация;
руменогепатическая циркуляция; энтероруменальная циркуляция; липолиз;
гидрогенизация ненасыщенных жирных кислот;
ферментация клетчатки и ее фракций;
ферментация крахмала; ферментация глюкозы и глицерина;
образование летучих жирных кислот;
гидролиз кормовых белков;
образование свободных аминокислот;
гидролиз некоторых незаменимых аминокислот;
образование аммиака;
синтез микробного белка;
липосинтез;
всасывание субстратов, образуемых в результате полостного пищеварения

пристеночное и интрацеллюлярное пищеварение ⇒

метаболизм и катаболизм в эпителиоцитах;
пристеночный гидролиз субстратов;
гидрогенизация ненасыщенных жирных кислот;
денатурация высокомолекулярных жирных кислот;
синтез липидов из летучих жирных кислот;
синтез кетоновых тел;
синтез белков; синтез мочевины; синтез глутамина;
синтез заменимых аминокислот;
синтез фосфолипидов;
этерификация холестерина;
образование хиломикронов;
образование липопротеинов;
продукция некоторых пептидных гормонов

Сычуг (входящий поток — содержимое из преджелудков; исходящий поток — химус в двенадцатиперстную кишку):

полостное и пристеночное пищеварение (участвуют сок, желчь двенадцатиперстной кишки, отторгнутый эпителий, бактерии, простейшие) ⇒

гидролиз;
транссудация;
лизис бактерий и инфузорий;
всасывание;
обмен в эпителиоцитах; инкреция энтеринов

Двенадцатиперстная кишка (входящие потоки — химус из сычуга, желчь, поджелудочный сок и сок пристенных желез, инкреция энтеринов; исходящий поток — химус в тощую кишку):

полостное (корпускулярное), инфлюдное, предпристеночное, пристеночное пищеварение (участвует кишечный сок, сок поджелудочной железы, желчь) ⇒

транссудация;
рекреция;
рециркуляция;
гидролиз;
всасывание;
обмен в эпителиоцитах: синтез белков, триацилглицеролов, фосфолипидов, этерификация холестерина, десатурация насыщенных жирных кислот, гепатоэнтеральная циркуляция липидов, образование липопротеинов, хиломикронов);
инкреция холецистокинина и других (всего около 30) пептидных гормонов;
адаптивные и восстановительные реакции

Тощая кишка (входящий поток — химус из двенадцатиперстной кишки; исходящий поток — химус в подвздошную кишку):

то же, что для двенадцатиперстной кишки (за исключением сока поджелудочной железы и желчи) ⇒

адаптивная и восстановительная функции

Подвздошная кишка (входящий и исходящий потоки — химус):

активные агенты и компоненты те же, что в тощей кишке; возобновляется деятельность бактерий ⇒

адаптивная и восстановительная функции;
всасывание желчных кислот;
транссудация (особенно глюкозы)

Слепая кишка (толстый кишечник, входящий поток — химус, исходящий — кал):

пристеночный гидролиз; присутствуют бактерии, отторгнутый эпителий ⇒

транссудация; липолиз;
гидрогенизация ненасыщенных жирных кислот;
липосинтез; всасывание;
обмен в эпителиоцитах

Обменная функция пищеварительного тракта. В начале 50-х годов XX века А.Д. Синешков (12) в многочисленных опытах на моно- и полигастричных животных с дуоденальными анастомозами, имплантированными за протоками желчи и поджелудочного сока, пришел к выводу о том, что размеры колебаний содержания веществ в

дуоденальном химусе ограничены. Так, на 1 кг сухого вещества съеденного корма у крупного рогатого скота, овец, свиней и лошадей выделяется $14 \pm 0,5$ кг пищеварительных соков (всего $\frac{1}{3}$ массы тела животного), в результате чего в дуоденуме образуется химус в количестве $\frac{1}{2}$ массы тела. Из продуктов распада кормовых белков, всасывающихся после гидролиза в кровь, пищеварительные железы синтезируют белок, который вместе с пищеварительными соками выделяется в просвет пищеварительного канала и после вторичного переваривания и всасывания используется на образование плазмы крови, а в дальнейшем на синтез белков тканей (10, 12).

Было также обнаружено, что в тех случаях, когда с пищей поступает мало белка, необходимое его количество в химусе обеспечивается за счет усиленного выделения белка с соками. Даже при длительном голодании особи содержание белка в химусе не изменяется. Введение воды или гипотонического раствора в кишечник вызывает у жвачных животных экспериментальную гемоглобинурию, которая обычно сопровождается резким снижением ритма сердечных сокращений (почти вдвое), учащенным дыханием и другими проявлениями нарушения физиологического состояния животного. Изъятие дуоденального химуса приводит к нарушению пищеварения, изменению эвакуации химуса, нарушению состояния сердечно-сосудистой системы, нервной системы и другим патологическим явлениям, а в дальнейшем даже к летальному исходу. В том случае если таким животным вводят в кишечник их химус или химус, взятый от другого животного, физиологическое состояние нормализуется. Кроме того, показали, что в регуляции пищеварительных и обменных функций желудочно-кишечного канала огромную роль играет нервная система, а также выявили способность пищеварительных желез адаптироваться к пищевому субстрату, тонко реагируя на изменение химизма рациона.

На основании этого А.Д. Синешекоев пришел к выводу (12), что пищеварительные органы животных выполняют одновременно пищеварительную и обменную функции. В связи с непрерывным выделением и всасыванием соков происходит постоянное перемещение биологически ценных жидкостей между пищеварительным каналом, кровеносной и лимфатической системами и тканями. В крови и тканях этот поток непрерывно обновляет и сменяет составные элементы, начиная примерно с середины эмбрионального периода. Выделение пищеварительных соков у плода связано с выполнением функций обмена веществ. Весь кругооборот метаболитов между кровью и пищеварительным трактом А.Д. Синешекоев относил за счет функции пищеварительных желез.

И.П. Разенков (13) полагал, что выделение белка в желудочно-кишечном тракте происходит как вследствие секреции железистыми клетками, так и непосредственно из крови через стенки сосудов желудочно-кишечного тракта. Описанный процесс, по нашему мнению, является не только новой функцией желудочно-кишечного тракта. Это новое звено в межклеточном обмене веществ, а также один из регуляторных механизмов, обеспечивающих постоянство внутренней среды организма, когда белки в виде альбуминов и глобулинов, образующихся в органах и тканях, из крови попадают в пищеварительный тракт, где подвергаются переработке, а продукты их распада (аминокислоты) из пищеварительного тракта снова поступают через кровь к органам и тканям, где используются как пластический и энергетический материал.

Многими исследователями доказано, что для переваривания и усвоения 1 г экзогенного азота организм выделяет в пищеварительный канал

1 г эндогенного азота. Таков примерный масштаб метаболических процессов и перемещения веществ между кровью и пищеварительным каналом. Отметим, что для воды и электролитов характерен еще более интенсивный обмен.

В 60-е годы во ВНИИФБиП сельскохозяйственных животных организовали лабораторию межклеточного обмена веществ, основной тематикой которой стало изучение энтерального гомеостаза и плазмформирующей функции пищеварительной системы. В этой лаборатории была разработана методика двустороннего исследования функций пищеварительной системы в хроническом опыте, что позволяло оценивать состояние и перемещение метаболитов как из канала кишечника в кровь и лимфу, так и в обратном направлении. Кроме того, использовались методы радиохимии, стабильных изотопов, в ряде случаев иммунохимии, газо-жидкостной и тонкослойной хроматографии, масс-спектрометрии, масс-спектрохроматографии, электромагнитной расходомерии потока химуса, измерения объема кровотока (5).

Поддержание энтерального гомеостаза. Энтеральный гомеостаз — это результат совокупного взаимодействия эндогенных и экзогенных веществ, участвующих в процессах пищеварения. Первым этапом здесь следует считать выбор животным корма в соответствии с потребностями, сложившимися в ходе эволюции генотипа. Далее происходит обмен продуктами между кровью и питательными веществами корма, осуществляемый через сложный аппарат стенки желудочно-кишечного тракта, пристеночных и застенных желез (румено-гепатическая, гепато-энтеральная циркуляции и т.д.), а также десквамация эпителия, микроциркуляция веществ между эпителиальным покровом и химусом. Пищеварительные железы при этом выделяют секрет, который достаточно специализирован: слюнные железы продуцируют преимущественно воду и электролиты (хотя в слюне обнаруживаются и липиды, и плазменные белки); желудочные железы — воду, хлориды, белки, липиды; печень — воду, желчные кислоты и преимущественно липиды; поджелудочная железа — белки, карбонаты; кишечные железы — более концентрированную смесь белков и электролитов.

К процессам, обеспечивающим энтеральный гомеостаз, относятся *транссудация, диффузия и рекреция.*

Транссудация — это выход компонентов плазмы из крови в просвет канала желудочно-кишечного тракта, минуя секреторные клетки. *Диффузия* — проникновение низкомолекулярных веществ, например глюкозы, из химуса в кровь через межклеточное пространство по градиенту концентраций. *Рекреция* — возврат молекул, которые были выделены пищеварительными железами и всосались в кровь и лимфу, из крови в просвет кишечника. Рекреция может происходить через пищеварительные железы. Например, панкреатическая липаза, попавшая в порталную систему с желчью, возвращается в кишечник непосредственно через стенку сосудов.

В процессе транссудации плазменных белков часть олигомеров подвергается гидролизу и выходит в просвет желудочно-кишечного тракта в виде свободных аминокислот. Многие метаболиты, поступающие в просвет пищеварительного тракта, участвуют в нескольких процессах. Так, ферменты гидролизуют соответствующие субстраты, а затем сами автолизуются и расщепляются на свободные аминокислоты, изменяя аминокислотный состав химуса. Лецитин, который выделяется в составе желчи, под действием фосфолипазы поджелудочной железы превращается в

лизолецитин, образующий мицеллы и способствующий всасыванию жиров. В эпителиоцитах лизолецитин превращается снова в лецитин и входит в состав хиломикронов.

Что касается эндокринной функции пищеварительного тракта, то обзоры монографий по этому вопросу представлены в литературе (5, 14, 15).

Формирование плазмы крови. При транспорте веществ через слизистый аппарат в кровеносную систему происходят сложные процессы, обеспечивающие синтез многих компонентов плазмы — триацилглицеролов, хиломикронов, фосфолипидов, липопротеинов, плазменных белков и т.д.

Развивая работы А.Д. Синешкова, который изучал цельный химус, получаемый из двенадцатиперстной кишки анальное панкреатического протока, мы подвергли скоростному центрифугированию содержимое рубца и химус из разных участков кишечника. При сравнении оказалось, что у бесклеточной жидкости, то есть самой большой фракции содержимого всех участков желудка и тонкого кишечника, а также начала толстого кишечника, состав электролитов, свободных аминокислот и жирных кислот полностью повторяет состав плазмы крови. На этом основании мы предположили, что одна из главнейших функций пищеварительной системы при усвоении питательных веществ заключается в приведении состава всасываемых в кровь метаболитов в соответствие с генетически запрограммированными потребностями внутренней среды организма.

В хронических опытах было установлено, что в течение 1-го ч после кормления уменьшается объем плазмы крови (в основном за счет оттока от пищеварительного тракта). Количество форменных элементов и концентрация гемоглобина при этом увеличиваются. В дальнейшем наблюдается восстановление показателей, а что касается объема плазмы, то он даже несколько увеличивается относительно исходного состояния. У жвачных животных объем плазмы крови портальной вены в первые часы после кормления уменьшается в зависимости от состава рациона на 15-30 %, а через 5-8 ч после кормления — на 10-15 %. У свиней в первые часы кормления концентрация гемоглобина в портальной крови увеличивается на 15-25 %. В пределах этих же цифр происходит уменьшение объема плазмы. Показатели более значительны после голодной выдержки животных.

Таким образом, при пищеварении изменяются объемные отношения форменных элементов и плазмы крови, между кровью и пищеварительным трактом осуществляется обмен не только отдельными метаболитами, но и всей плазмой с основными ее компонентами, формируется состав плазмы крови, которая впоследствии обеспечивает жизнедеятельность всех клеток и организма в целом (16). Можно выделить три характерных типа происходящих при этом процессов. Во-первых, осуществляется массовый переход вещества (плазмы) из крови в пищеварительный тракт в составе пищеварительных соков, посредством трансудации и редиффузии, в силу других физико-химических факторов, а также после поступления корма в организм животного, когда отношение «секреция/всасывание» больше единицы. Во-вторых, имеет место массовый переход веществ из пищеварительного тракта в кровь (формирование основы плазмы) в разгар пищеварения, когда интенсивность процессов всасывания становится наивысшей (отношение «секреция/всасывание» меньше единицы). Эти события могут сопровождаться некоторым вре-

менным «сотрясением» гомеостаза портальной крови (состояние эйфории после сытного обеда). В-третьих, кроме массового обмена (при котором, однако, не исключается обмен индивидуальными метаболитами), происходит переход преимущественно отдельных веществ, направленный на создание динамического равновесия во внутренней среде организма. В данных процессах особую роль играет кругооборот метаболитов между печенью и кишечником (17).

Приведем схему обменных потоков в интрацеллюлярном пространстве стенки тонкого кишечника (рис. 3). Как видно, перед поступлением в воротную кровь после всасывания плазменная масса дополнительно вовлекается в процессы синтеза, метаболизм и катаболизм вокруг капилляров брюшной артерии, питающей воротную вену. Отметим также тот факт, что благодаря мощной нервно-эндокринно-метаболической регуляции пищеварительная система способна направлять всасываемые и транспортируемые метаболиты (исходя из их важности для организма) в портальную кровь или интестинальную лимфу. Например, наши исследования показали, что линолевая кислота ($C_{18:2}$), которая является основным источником энергии для мышц сердца и незаменимым фактором питания (витамин F), обычно поступает из кишечника в интестинальную лимфу, попадающую в переднюю полую вену, и, следовательно, минует печень (18). Если она попадет в печень, то подвергнется гидрогенизации, как это имеет место у моногастричных животных, утратит свойства витамина и вызовет ожирение печени.

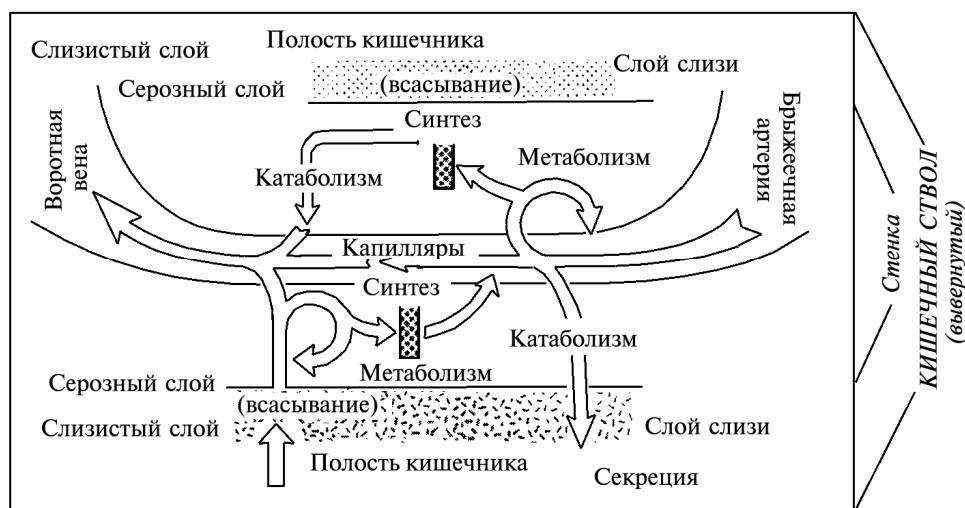


Рис. 3. Схема обменных потоков в стенке ствола тонкого кишечника (А.А. Алиев, 1997).

Обменные процессы между пищеварительным трактом и кровью предпочтительнее оценивать с учетом объемной скорости кровотока по сосудам желудочно-кишечного тракта и интенсивности плазмоформирования с использованием современных компьютеризированных методов (19). Эксперименты на телках показали, что условия кормления, в частности характер рациона, существенно влияют на объемную скорость кровотока по системе воротной вены и потоку артериальной крови к желудочно-кишечному тракту. В частности, скармливание гранулированных кормов снижает объемную скорость кровотока по системе воротной вены на 40 %, а транспорт летучих жирных кислот и кетоновых тел из желудочно-кишечного тракта в портальную систему — соответственно в

6 и 3,5 раза. Добавление в рацион из гранулированных кормов ацетата натрия способствует увеличению поступления летучих жирных кислот из желудочно-кишечного тракта в систему портальной вены на 59 %. При этом снижается синтез кетоновых тел в стенке пищеварительного тракта и их поступление в систему портальной вены уменьшается в 3 раза. Описанные процессы, как было показано, сопровождаются интенсивным потреблением энергии.

В заключение отметим, что в данной работе мы лишь коснулись основных концепций физиологии пищеварения, главным образом жвачных животных. В то же время мы постарались хотя бы кратко описать все шесть типов пищеварения, элементы гомеостаза химуса, аспекты обмена веществ в пищеварительном тракте, циркуляцию, рециркуляцию, трансудацию, диффузию, редиффузию, двунаправленность гидролиза как при пристеночном, так и при предпристеночном пищеварении, анаболизм и катаболизм в процессе проникновения нутриентов через интрацеллюлярные пространства из химуса в кровь и, наконец, особенности образования плазмы портальной крови, которые нам удалось выявить впервые, используя оригинальные методы экспериментальной хирургии, разработанные во ВНИИФБиП сельскохозяйственных животных (4).

Эти сложнейшие эксперименты, требовавшие значительных ресурсов, оказались возможными благодаря оперативному руководству и неоценимой помощи академика Н.А. Шманенкова.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алиев А.А. Достижения физиологической хирургии сельскохозяйственных животных за 50 лет Советского государства. Физиол. журн. СССР, 1968, 54, 6: 746-749.
2. Алиев А.А. Оперативные методы исследования сельскохозяйственных животных. Л., 1974.
3. Новейшие оперативные методы исследования жвачных животных. М., 1986.
4. Алиев А.А. Экспериментальная хирургия. (Уч. пос.). М., 1998.
5. Алиев А.А. Обмен веществ у жвачных животных. М., 1997.
6. Лондон Е.С. Физиология и патология пищеварения. М., 1924.
7. Гальперин Ю.М., Лазарев П.И. Пищеварение и гомеостаз. М., 1986.
8. Уголев А.М. Мембранное пищеварение. Л., 1972.
9. Алиев А.А. Современные концепции пищеварения. Энтеральный гомеостаз и плазмформирующая функция пищеварительной системы. Роль желудочно-кишечного тракта в межклеточном обмене веществ. Сб. науч. тр. ВНИИФБиП, т. XXX. Боровск, 1985.
10. Алиев А.А., Атаев У.И. Обмен и синтез плазменных белков в стенке пищеварительного канала у моно- и полигастричных животных. Докл. ВАСХНИЛ, 1972, 5: 27-29.
11. Алиев А.А. Обмен веществ в стенке пищеварительного тракта. В сб.: Материалы II съезда Всесоюзного физиологического общества им. И.П. Павлова. Л., 1970, т. 1: 356-359.
12. Синешекоев А.Д. Биология питания сельскохозяйственных животных. М., 1965.
13. Разенков И.П. Новые данные по физиологии и патологии пищеварения. М., 1948.
14. Климов П.К. Гормоны желудочно-кишечного тракта. Л., 1979.
15. Уголев А.М. Энтеринная (кишечная) гормональная система. Л., 1980.
16. Алиев А.А. Плазмформирующая функция пищеварительной системы. Тез. докл. 5-й конференции физиологов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1972: 272-278.
17. Алиев А.А., Алиева З.М. Печеночно-кишечный кругооборот липидов и желчных кислот. Бюл. ВНИИФБиП, Боровск, 1971, 5: 20-28.
18. Алиев А.А. Лимфа и лимфообращение у продуктивных жвачных животных. Л., 1982.
19. Сорокин М.В., Острова Л.Н. Изучение обменной функции пищеварительного тракта у жвачных с использованием методов измерения кровотока. В сб.:

**PROGRESS IN DIGESTION PHYSIOLOGY OF
AGRICULTURAL ANIMALS AT THE TWENTIETH CENTURY
(principal conception)**

A.A. Aliev

S u m m a r y

The author has generalized the principal achievements of digestion physiology in ruminant mainly have been made at the twentieth century. The data of literature and the results of investigations of physiological mechanisms of digestion obtained in the All-Russian Scientific Research Institute of Physiology, Biochemistry and Feeding of Agricultural Animals are discussed. The author has described the six types of digestion, the processes of metabolism and transfer of enzymes, substrates and substances. The series of fundamental conceptions of digestion physiology in ruminants were formulated.

Новые книги

Т а р а к а н о в Б.В. Методы исследования микрофлоры пищеварительного тракта сельскохозяйственных животных и птицы. М.: изд-во «Научный мир», 2006, 188 с.

В книге рассматриваются основные методы изучения микрофлоры преджелудков у жвачных животных и выделения чистых культур микроорганизмов. Подробно описана технология отбора проб содержимого рубца жвачных для микробиологического анализа, а также методика оценки ассоциаций микроорганизмов. Обсуждаются возможности методов *in vitro* при изучении микрофлоры пищеварительного тракта сельскохозяйственных животных и птицы. Приведен состав буферных растворов и питательных сред, которые используются при микробиологических исследованиях. В руководство включены как общеизвестные методы, применяемые в лаборатории биотехнологии микроорганизмов пищеварительного тракта Всероссийского НИИ физиологии, биохимии и питания сельскохозяйственных животных при изучении различных аспектов микробиологии рубца жвачных и пищеварительного тракта свиней и птицы, так и авторские разработки. Книга предназначена для научных сотрудников и аспирантов НИИ и

вузов сельскохозяйственного профиля.

Ш а б а д а ш С.А., Ч е р н о в а О.Ф. Гепатоидные кожные железы млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006, 217 с.

В монографии определены критерии выделения четвертого типа (помимо сальных, апокриновых и эккриновых) кожных желез млекопитающих — гепатоидных. Приведены доказательства морфологической самостоятельности этих желез. По данным литературы и результатам собственных исследований авторов, гепатоидные железы описаны у 29 видов хищных, парнокопытных животных и грызунов как входящие в состав комплексных желез, выделяющих пахучий секрет-феромон. Рассматриваются закономерности развития гепатоидных желез в ходе онтогенеза, эволюции, а также вопросы взаимосвязи с другими производными эпидермиса (сальными, потовыми железами и волосами), особенности гистогенеза и функционирования, химическая природа секрета. Предложена классификация гепатоидных желез на основе их строения, типа секреции и характера секрета. Обсуждается половой диморфизм гепатоидных желез и роль запаха секрета в химической коммуникации.