

ФИЗИОЛОГИЯ КОРМЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

ВЕТЕРИНАРНАЯ
МЕДИЦИНА



- ТЕОРИИ ПИТАНИЯ
- ПРИЕМ КОРМА
- ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Н. Н. МАКСИМЮК, В. Г. СКОПИЧЕВ



Н. Н. МАКСИМЮК, В. Г. СКОПИЧЕВ

ФИЗИОЛОГИЯ КОРМЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

- ТЕОРИИ ПИТАНИЯ
- ПРИЕМ КОРМА
- ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ
-

Допущено Министерством сельского хозяйства
Российской Федерации в качестве учебного пособия
для студентов высших учебных заведений
по специальности 310700 — Зоотехния



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ • МОСКВА • КРАСНОДАР • 2004

ББК 45.4

М 17

Максимюк Н. Н., Скопичев В. Г.

М 17 Физиология кормления животных: Теории питания, прием корма, особенности пищеварения. — СПб.: Издательство «Лань», 2004 — 256 с.: ил. — (Учебники для вузов. Специальная литература).

ISBN 5-8114-0581-2

Предлагаемое издание является учебным пособием по организации полноценного кормления сельскохозяйственных животных, которое считается важнейшим условием, формирующим уровень их продуктивности. Авторы сосредоточили внимание на процессах приема и усвоения пищи в организме животного, на особенностях пищеварения в различных отделах пищеварительной системы и их роли в переработке и усвоении питательных веществ, поступающих с кормом. В книге приведены многочисленные данные о влиянии количества и качества корма, организации кормления, физиологии нервной деятельности животных на процессы пищеварения; большинство этих сведений — результат научных экспериментов.

Книга предназначена для студентов сельскохозяйственных вузов, для сотрудников животноводческих хозяйств и других специалистов, занятых в сельскохозяйственном производстве.

ББК 45.4

Р е ц е н з е н т
зав. кафедрой кормления животных
Санкт-Петербургского государственного
аграрного университета (СПбГАУ),
доктор сельскохозяйственных наук,
профессор Л. И. ЗИНЧЕНКО

О б л о ж к а
С. ШАПИРО, А. ЛАПШИН

Охраняется Законом РФ об авторском праве.
Воспроизведение всей книги или любой ее части
запрещается без письменного разрешения издателя.
Любые попытки нарушения закона
будут преследоваться в судебном порядке.

© Издательство «Лань», 2004
© Н. Н. Максимюк, В. Г. Скопичев, 2004
© Издательство «Лань»,
художественное оформление, 2004

Работа посвящается светлой памяти
Федора Ивановича МИЗГИРЕВА —
основателя зоотехнической физиологии

ВВЕДЕНИЕ

Современное индустриальное животноводство можно рассматривать как своеобразную разновидность промышленного производства, где происходит переработка исходного «сырья» — корма — в конечный продукт (молоко, мясо, яйца, шерсть).

Эта мысль образно-иронично выражена в одном зарубежном животноводческом журнале: «Корова представляет собой самоходную уборочную машину, снабженную косилкой и размалывающим устройством на одном конце и навозоразбрасывателем на другом. Между этими крайними точками расположена чрезвычайно сложная фабрика, занятая превращением больших количеств сырья — пастбищной травы, силоса, сена — в наиболее совершенную пищу — молоко». От того, насколько эффективно работает эта «фабрика», в значительной степени зависит продуктивность животных.

Вопрос о взаимоотношениях кормления и продуктивности животных является и очень старым и в то же время одним из наиболее злободневных.

«Вопросы кормления сельскохозяйственных животных, подбор кормов и учет экономической эффективности последних представляет одну из наиболее разработанных глав современной зоотехнии», — писал еще в 30-е годы XX в. М. М. Завадовский, один из основоположников физиологии сельскохозяйственных животных. Однако несмотря на множество работ, посвященных вопросам взаимосвязи кормления и продуктивности, к сожалению,

теоретические положения и практические рекомендации многих из них недостаточно убедительны и нередко противоречивы.

Не вызывает сомнений, что продуктивность животных зависит от количества и состава корма, но не меньшее значение имеет их физиологическое состояние, особенности пищеварения и обмена веществ. Без знания этих особенностей невозможна рациональная организация кормления. В связи с этим возникает необходимость в изучении особенностей кормового статуса, который можно определить как совокупность конституционных, физиологических и продуктивных качеств, характеризующих полноценность питания индивидуума. С этой точки зрения недопустим односторонний подход, когда кормовые условия считаются единственным фактором, формирующим продуктивность животных. При организации кормления сельскохозяйственных животных необходимо учитывать всю совокупность внешних факторов среды (размещение, эксплуатацию, микроклимат и т. д.) в единстве с наследственностью организма и состоянием физиологических функций животного.

По расчетам многих авторов, полноценное кормление относится к числу важнейших условий, формирующих уровень продуктивности. В структуре продуктивности (молочной) на долю кормления приходится от 35% до 59%. И это не случайно, так как пища является не только источником энергетического и пластического материала, но и регулятором обменных процессов. Понимание природы воздействия питания на продуктивность в значительной степени определяется степенью расшифровки конкретных путей влияния пищевых веществ на метаболизм.

В самом общем виде требования к питанию состоят в его соответствии потребностям организма в количественном (энергетическом) и качественном отношениях. У высокопродуктивных животных потребность в питательных веществах повышена. Объясняется это тем, что питательные вещества используются не только на поддержание жизнеспособности организма и самообновление тканей, но и на обеспечение сильно возросших в связи с созданием продукта синтетических процессов.

Теоретической основой эффективности использования кормов является наука о питании (трофология).

Питание — совокупность процессов добычи, поглощения, переваривания, всасывания и усвоения пищи организмом животного.

Кормление — это организуемое, контролируемое и регулируемое человеком питание сельскохозяйственных животных.

Питательные вещества — это химические соединения, которые служат источником метаболической энергии, исходным материалом для роста, обновления тканей и обеспечения функций организма. К числу питательных веществ относят белки, жиры, углеводы, воду, минеральные соли, витамины. Обычный корм состоит не из чистых питательных веществ, а из более или менее разнообразной их смеси.

В обыденной жизни о питании животного мы судим по его внешнему виду: упитанность ассоциируется с хорошим кормлением, худоба — с недостаточным. Более точным критерием для оценки адекватности питания служит масса тела. Сопоставляя массу тела данного животного с массой тела «стандартного» животного, мы судим о том, соответствует ли она норме, или отклоняется от нее. При организации кормления сельскохозяйственных животных необходимо учитывать видовые и индивидуальные потребности в питательных веществах. Вместе с тем необходимо знание общетеоретических основ питания, тех общих принципов, на основе которых возможно достижение высокой продуктивности и эффективности использования кормов. Ясно, что практика кормления может быть построена на достаточно глубоко обоснованной теории.

Разработка научных основ питания ведет начало с работ немецкого химика Юстуса Либиха, который в 1840 г., сформулировал «закон минимума». В соответствии с этим законом урожайность растений зависит от находящегося в минимуме «фактора роста». Под «фактором роста» Либих понимал факторы среды (например, температура, свет, влажность и др.). Этот закон хорошо иллюстрируется бочкой, собранной из клепок разной высоты. Сколько воды в такую бочку ни лей, ее уровень никогда не поднимется выше самой короткой доски.

Закон минимума приложим не только к питанию растений, но и к питанию любых живых существ. Например, для роста животное должно получать определенное количество аминокислот метионина и лизина. Метионин и лизин должен поступать в организм в определенной пропорции. Если эта пропорция нарушена, из «бочки Либиха» «выливается» аминокислота, оказавшаяся в избытке. Позднее Э. А. Мичерлихом было сформулировано правило совокупного действия факторов, которое может быть дополнением к закону Либиха. Согласно этому закону, продуктивность биологической системы определяется всей совокупностью действующих факторов. В. Р. Вильямс сформулировал закон незаменимости факторов. Эти законы объединяются в принцип лимитирующих (ограничивающих) факторов.

Названные законы послужили базой для разработки строго сбалансированных рационов (сбалансированность — оптимальное соотношение компонентов корма; рацион — рацио — лат. суточный паек). С точки зрения технолога организм животного можно рассматривать как сложную технологическую систему, своеобразное «производство», вырабатывающее продукты из биохимического «сырья». Знание организма сельскохозяйственного животного и его потребностей позволяет с большой долей вероятности не только прогнозировать возможные колебания продуктивности, но и корректировать ее изменением характера питания.

Пытаясь объяснить причины снижения продуктивности, мы сразу же сталкиваемся с необходимостью разграничить экзогенные (внешние) или эндогенные (внутренние) факторы, которые обусловливают этот процесс. Проиллюстрируем это аналогией. Обнаружив в кювете перевернутый автомобиль, инспектор ГИБДД должен решить, что послужило причиной аварии, наружные ли воздействия (встречная машина, гололед, плохая видимость), или внутренние нарушения (порча механизма, неопытность водителя). Точно так же и зооинженер должен решить: внешние ли факторы (температура воздуха, уход, кормление) или же внутренние нарушения (физиологическое состояние и состояние здоровья) являются причиной снижения продуктивности. Правда, в биологии «эндогенное» и «экзогенное» имеют точки соприкосновения и взаимопереходы.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

СОВРЕМЕННЫЕ ТЕОРИИ ПИТАНИЯ

ГЛАВА 1. ТЕОРИЯ СБАЛАНСИРОВАННОГО ПИТАНИЯ

В основе всех современных представлений о питании лежит теория сбалансированного питания (ТСП). Она появилась более 200 лет назад и оформилась в конце XIX — начале XX в. Согласно ТСП, рациональным (*rationalis* — лат. целесообразный, разумный, обоснованный) считается такое питание, когда:

- 1) поступление пищевых веществ в организм соответствует их расходу;
- 2) обеспечиваются пластические и энергетические потребности организма;
- 3) происходит утилизация (*utilis* — лат. полезный), т. е. использование пищи осуществляется самим организмом;
- 4) пища состоит из нескольких компонентов, различных по физиологическому значению: нутриентов (*nutri-men* — лат. питание), т. е. полезных, балластных (не нужных) и токсичных (вредных), от которых пища должна быть очищена.

На основе ТСП созданы кормовые рационы для разных видов и групп сельскохозяйственных животных с учетом возраста, веса, уровня продуктивности, физиологического состояния, климатических и других условий жизни. ТСП позволила в точном соответствии с особенностями обмена веществ дать научное обоснование потребности в корме по энергетическим и пластическим компонентам, преодолеть дефекты кормления, связанные с дефицитом витаминов, незаменимых амино-

кислот, микроэлементов и т. д. Сбалансированный рацион должен полностью удовлетворять потребности животных в энергии, протеине, углеводах, липидах, минеральных элементах, витаминах, аминокислотах и других веществах.

В сбалансированных рационах проявляется явление синергии — усиление совокупного действия веществ, которое может увеличить продуктивность животных на 20–25%. Новым этапом в развитии ТСП стала разработка детализированных норм кормления. В скотоводстве и овцеводстве контролируется 22–24 показателя, в свиноводстве 27–30 показателей, в птицеводстве примерно 50 показателей. Вообще насчитывается около 60 компонентов питания, требующих сбалансированности. Основными контролируемыми показателями служат кормовые единицы, переваримый и сырой протеин, крахмал, сахар, жир, процент клетчатки в сухом веществе, содержание кальция и фосфора. При более детальном рационе учитываются потребности в микроэлементах (йод, кобальт, медь, марганец, железо, цинк, сера, селен и др.), витаминах (каротин, B₁, B₂, B₁₂), аминокислотах (лизин, метионин, цистеин, триптофан).

Таким образом, рациональным считается такое питание, которое удовлетворяет энергетические, пластические и другие потребности организма, обеспечивая при этом необходимый уровень жизнедеятельности и продуктивности. Лучшим показателем рационального кормления является способность к трансформации корма в конечную продукцию, выраженной затратой корма на единицу прироста продукции (оплата корма продукцией).

ГЛАВА 2. ТЕОРИЯ АДЕКВАТНОГО ПИТАНИЯ

Всякая теория покоится на определенном числе (системе) постулатов. Если новые данные перестают соответствовать исходным постулатам, старая теория требует критического переосмысления. Так стало и с теорией сбалансированного питания. В последнее время в связи с открытием некоторых важных, ранее неизвестных фактов и механизмов (лизосомного и мембранных пищеварения), различных видов транспорта, общих эффектов кишечной гормональной системы и т. д., теория сбалансированного питания стала переживать кризис, что привело к пересмотру ее основных положений и оформлению новой теории — теории адекватного питания (ТАП) (А. М. Уголев).

Основные положения ТАП сводятся к следующим:

- питание поддерживает молекулярный состав и возмещает энергетические и пластические затраты организма на основной обмен, внешнюю работу, рост и т. д. (нетрудно заметить, что это положение является общим для ТСП и ТАП, следовательно, новая теория не отбрасывает старую, а включает в себя некоторые ее постулаты);
- необходимыми компонентами пищи являются не только нутриенты (полезные составные части пищи), но и балластные вещества, т. е. непереваримая часть пищевого рациона, которая считалась нежелательной.

По мнению А. М. Уголева, в ходе эволюции питание сформировалось как такая естественная технология, в

которой используются не только утилизируемые, но и неутилизируемые компоненты пищи. Балластные вещества, в первую очередь так называемые пищевые волокна (целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин, лигнин и др.) играют важную роль в нормализации деятельности желудочно-кишечного тракта, влияют на его моторную активность, скорость всасывания пищевых веществ в тонкой кишке, электролитный обмен в организме и т. д. Наконец, балластные вещества создают среду обитания для бактерий в пищеварительном аппарате и являются для них одним из важных источников питания.

Основные потоки веществ из желудочно-кишечного тракта. Согласно теории адекватного питания, во внутреннюю среду организма поступает не только поток полезных веществ, образовавшихся в процессе пищеварения в результате гидролиза полимеров — аминокислоты, моносахариды, жирные кислоты и др. Эти мономеры лишены видовой специфичности. Кроме продуктов гидролиза, во внутреннюю среду поступают и другие потоки

Таблица 1

Гормоны, вырабатываемые эндокринными клетками желудка

Название гормона	Эффект действия
Гастрин	Стимулирует желудочную секрецию, усиливает прием пищи
Мотилин	Стимулирует опорожнение желудка и механическую активность толстой кишки, гомолог гастрину.
Антравальный холон	Тормозит желудочную секрецию
Серотонин	Медиатор нервной системы, действует на перистальтику кишечника, дыхательную и гладкую мускулатуру, участвует в развитии аллергической реакции
Мелатонин	Угнетает развитие половых желез и их активность, тормозит эстральный цикл у млекопитающих, влияет на пигментацию кожи
Бомбезин	Стимулирует освобождение многих желудочно-кишечных гормонов, стимулирует образование соляной кислоты и поджелудочного сока (обнаружен также в коже лягушки)
Соматостатин	Ингибирует освобождение гормонов желудочно-кишечного тракта, тормозит синтез соматотропного гормона, в головном мозге выполняет функцию нейротрансмиттера

Гормоны, вырабатываемые эндокринными клетками поджелудочной железы

Название гормона	Эффект действия
Инсулин	Регулирует углеводный обмен
Глюкагон	Вызывает распад гликогена до глюкозы, регулирует распад жира в жировой ткани
Панкреатический полипептид (ПП)	Подавляет внешнесекреторную функцию поджелудочной железы, угнетает моторику кишечника, тормозит выработку соляной кислоты желудочного сока
Липокайн	Участвует в окислении жирных кислот, синтезе фосфолипидов
Поджелудочная железа и подчелюстные слюнные железы	Вырабатывают калликреин и брадикинин
Калликреин	Расширяет кровеносные сосуды и снижает артериальное давление
Брадикинин	Регулирует проницаемость капилляров и улучшает местное кровообращение

питательных и регуляторных веществ, настраивающих организм на нормальный режим жизнедеятельности. Это эндогенный поток, т. е. поток гормонов и других физиологически активных веществ. Эти вещества вырабатываются эндокринными клетками желудочно-кишечного тракта. Установлено, что 15 типов эндокринных клеток секретируют гормоны, вырабатываемые эндокринными клетками кишечника.

Таблица 2

Гормоны, вырабатываемые эндокринными клетками кишечника

Название гормона	Эффект действия
Вазоактивный инстинктивный (кишечный) полипептид (ВИП или ВКП)	Улучшает кровоснабжение кишечника, усиливает панкреатическую и угнетает желудочную секрецию
Желудочно-ингибитирующий пептид (ЖИП)	Угнетает секрецию и моторику желудка
Секретин	Стимулирует поджелудочную секрецию
Холецистокinin, панкреозимин (ХЦК, ПЗ)	Усиливает секрецию поджелудочного сока, вызывает сокращение желчного пузыря, вызывает выделение инсулина, тормозит прием пищи
Энтероглюкагон	Стимулирует гликолиз и гликонеогенез
Дизентерин	Усиливает потребление тканями кислорода
Арэнтерин	Тормозит потребление пищи, регулирует аппетит
Химоденин	Способствует синтезу химотрипсина
Энтерокинин	Регулирует движение кишечника
Дуокринин	Вызывает секрецию бруннеровых желез
Инкремин	Повышает выход инсулина
Вилликинин	Вызывает движение кишечных ворсинок
Энтерогастрин	Возбуждает желудочную секрецию
Энтерогастрон (бульбогастрон)	Тормозит желудочную секрецию, идентичен с эпидермальным фактором роста
Урогастрон	Тормозит образование соляной кислоты желудочного сока
Нейротензин	Тормозит опорожнение желудка и кислую секрецию
Вещество P («П»)	Медиатор боли
Ваготонин	Меняет тонус блуждающего нерва
Центропнин	Понижает возбудимость пищевого центра

тируют более 30 гормонов и гормоноподобных соединений (энтерокинины). Эти гормоны объединяются в гастроэнтеропанкреатическую систему (ГЭП-система). Особое значение имеют гормоны двенадцатиперстной кишки, за что ее называют «абдоминальным гипофизом» или «гипоталамо-гипофизарной системой брюшной полости».

Гормональные эффекты пищеварительной системы приведены в таблицах 1–4. Кроме перечисленных гормонов, клетки кишечника вырабатывают также серотонин, мелатонин, мотилин, бомбезин, соматостатин, которые описаны в табл. 1.

Диффузная эндокринная система. В организме функционирует большое количество пептидных гормонов, производимых так называемой диффузной эндокринной системой, клетки которой не агрегированы в железы, а рассеяны по организму.

Заканчивая описание гормонов пищеварительного аппарата, следует обратить внимание на то, что они контролируют не только функции пищеварительной системы, но и важнейшие эндокринные и метаболические

Таблица 4
Некоторые гормоны желудочно-кишечного тракта, место их образования и эффекты действия

Название гормона	Место выработки гормона	Эффект действия гормона
Вазоактивный интестинальный пептид	Двенадцатиперстная кишка	Угнетение желудочной секреции, секреция панкреатического сока, усиление кровотока
Гастрин	Желудок и двенадцатиперстная кишка	Стимуляция секреции HCl, моторики желудка
Гастрон	Желудок	Снижает объем желудочной секреции и кислотность желудочного сока
Гистамин	Все отделы желудочно-кишечного тракта	Стимулирует секрецию желудка и поджелудочной железы, распирает кровеносные капилляры, активирует моторику желудка и кишечника
Мотилин	Проксимальный отдел тонкой кишки	Возбуждает секрецию пепсина желудком и секрецию поджелудочной железы, ускоряет эвакуацию содержимого кишечника
Секретин	Тонкий кишечник	Стимулирует секрецию бикарбонатов и воды поджелудочной железой, печенью, броннеровыми железами, пепсина — желудком, тормозит желудочную секрецию
Серотонин	Все отделы желудочно-кишечного тракта	Тормозит выделение соляной кислоты в желудке, стимулирует выделение пепсина, активирует секрецию поджелудочной железы, желчевыделение и кишечную секрецию
Холецистокinin-панкреозимин	Тонкий кишечник	Тормозит секрецию соляной кислоты в желудке, усиливает сокращение желчного пузыря и желчевыделение, усиливает моторику тонкой кишки

функции организма в целом, включая поведение и аппетит-регулирующую функцию. К сожалению, сведений об участии гормональных факторов желудочно-кишечного тракта в процессах метаболизма у сельскохозяйственных животных крайне мало.

Удивительно, что многие гормоны желудочно-кишечного тракта обнаружены в центральной нервной системе

(ЦНС). В кишечнике и ЦНС имеются: вещество Р, вазоактивный кишечный пептид, соматостатин, холецистокинин, бомбезин, энкефалины и эндорфины, нейротенин и многие другие. Фактически в желудочно-кишечном тракте найдены все существующие нейропептиды. В пищеварительном аппарате эти гормоны, действуя главным образом местно, регулируют секрецию, моторику, кровоток, а в ЦНС выполняют роль нейромедиаторов или модуляторов, обеспечивающих тонкую настройку различных регуляторных контуров.

Холецистокинин в пищеварительном аппарате регулирует моторику желчного пузыря, а в ЦНС является «сигналом сытости», т. е. веществом, вызывающим чувство насыщения. В ЦНС обнаружен гастриноподобный фактор, обеспечивающий пищевое возбуждение. При нарушении его образования пищевая потребность и пищедобывательное поведение не реализуются. Среди гормонов, продуцируемых эндокринными клетками кишечника, есть гормоны, характерные для гипоталамуса, гипофиза, щитовидной железы, надпочечников (например, тиреотропин, АКТГ); в свою очередь, клетки гипофиза вырабатывают гастрин.

Наряду с эндогенным потоком, согласно теории адекватного питания, имеется экзогенный поток — поток физиологически активных веществ, образующихся при гидролизе пищи. Так, при расщеплении пепсином белков молока и пшеницы образуются морфиноподобные вещества — эндорфины. Из казеина молока образуется пептид казоморфин, влияющий на моторику кишечника и вызывающий аналгетический эффект. Не исключено, что пептиды, образующиеся при гидролизе белков, проникая в кровь, могут участвовать в модуляции общего гормонального фона организма.

Таким образом, питание — не просто обогащение организма питательными веществами, одновременно существует сложнейший поток гуморальных факторов, участвующих не только в ассимиляции пищи, но и в регуляции других жизненно необходимых функций. Как уже отмечалось, согласно теории сбалансированного питания, утилизация пищи осуществляется самим организмом.

Теория адекватного питания рассматривает в трофическом и метаболическом отношении организм как надорганизм, в котором поддерживаются симбионтные отношения с микрофлорой пищеварительного аппарата. При этом можно выделить две формы использования симбионтов организмом хозяина. В одном случае бактерии и простейшие поставляют ферменты, а образующиеся продукты гидролиза используются организмом хозяина. В другом случае бактерии и простейшие не только разрушают пищевые продукты, но и утилизируют их. Таким образом, хозяин поглощает вторичную пищу, состоящую из структур симбионтов.

Бактериальная flora кишечника формирует три потока бактериальных метаболитов.

Первый поток — это нутриенты, преобразованные микрофлорой, например, амины, возникающие при декарбоксилировании аминокислот.

Второй поток — продукты жизнедеятельности бактерий.

Третий поток — видоизмененные бактериальной florой балластные вещества. В состав этих веществ входят вторичные питательные вещества (вторичные нутриенты).

В составе бактериальных метаболитов имеются как полезные вещества (витамины, незаменимые аминокислоты и др.), так и токсические соединения (токсические амины — кадаверин, октопамин, тирамин, пипердин, диметиламин, гистамин). А. М. Уголов предполагает, что некоторые токсические вещества в ходе эволюции включились в регуляторные системы организма и в оптимальных количествах физиологичны. В частности, это относится к бактериальному гистамину. Подавление продукции бактериальных метаболитов, например, антибиотиками, может быть причиной нарушений ряда функций организма. Кроме перечисленных потоков, существует поток веществ, поступающих в организм с загрязненной пищей из загрязненной среды (тяжелые металлы, нитраты, дефолианты, гербициды, инсектициды и т. д.), которые опасны для животных. Учитывая это, важно разработать такие технологии кормоприготовления, при кото-

рых токсические вещества разрушаются и превращаются в безвредные.

Поскольку микрофлора пищеварительного тракта является эволюционным фактором, оказывающим на организм не только положительное, но и отрицательное влияние, организм животного приобретает необходимый охраняющий механизм. По мнению А. М. Уголова, в пищеварительном тракте существуют две стадии пищеварения: нестерильная и стерильная. В первой — *нестерильной* стадии пищеварения в полости кишечника расщепляются полимеры, а во второй — *стерильной* — олигомеры (пептиды, дисахарида). Обнаруженные на поверхности эпителиальных клеток формирующие щеточную каемку микроворсинки являются своеобразным химическим реактором, имеющим колосальную активную поверхность и работающим в стерильных условиях. Благодаря наличию микроворсинок, покрытых полисахаридными нитями гликокаликса, поверхность клетки недоступна для микроорганизмов. Процессы мембранныго пищеварения, происходящие за счет встроенных в клеточную поверхность ферментов, обеспечивают расщепление олигомеров до мономеров (аминокислот и моносахаридов). Это пространственное разделение различных стадий пищеварения весьма целесообразно, поскольку мономеры, оказавшиеся в полости кишечника, используются микрофлорой и в результате образуются нежелательные метаболиты (токсические амины, индол, аммиак). Некоторые продукты микробного метаболизма обладают карциногенными или лейкозогенными свойствами.

Регулирование питания микроорганизмов пищеварительного тракта является одной из основных задач физиологии кормления. Рубцовый «микробиологический реактор» нуждается в растворимых минеральных веществах и азотистых соединениях. При этом жвачные животные очень чувствительны к поступлению углеводов. Поступающая со слюной мочевина в корме жвачных служит пищей для микроорганизмов, расщепляющих ее до аммиака, используемого для синтеза аминокислот и дальнейшего синтеза белка. Чем медленнее происходит в рубце

процесс расщепления мочевины, тем эффективнее процессы синтеза белка. Ряд кормовых и химических средств, оказывающих депрессивное действие на уреазу рубца, стимулируют синтез белков.

Саморегулирующаяся бродильная система «многожелудочного» аппарата, насыщенность системы ферментами микрофлоры, совершенство аппарата размельчения пищи и своевременное удаление метаболитов создают условия для лучшего использования богатой клетчаткой пищи и синтеза белка, жиров и витаминов.

Особенности взаимоотношений между микроэлементами. Относительная роль основных потоков веществ варьируется у различных групп и видов сельскохозяйственных животных в широких пределах и изучена недостаточно. С позиций теории адекватного питания идеальное кормление с трудом поддается теоретическому определению, так как эффекты пищи и режимы питания исключительно разнообразны. Питательность корма следует оценивать не только с точки зрения пластической и энергетической ценности, но и как фактор, обуславливающий определенную направленность физиологических процессов в организме животного. Питательные вещества, находящиеся в желудочно-кишечном тракте, в процессе пищеварения взаимодействуют друг с другом, способствуя образованию новых комплексов. Очень часто дефицит того или иного фактора питания зависит не столько от его отсутствия, сколько от antagonистических взаимоотношений, существующих как между отдельными микроэлементами, так и между аминокислотами и витаминами.

Насколько эти взаимоотношения могут быть сложными, показывает пример с дефицитом цинка. Изучение дефицита цинка у свиней показало, что причина этого явления кроется в избыточном содержании кальция в рационе. При участии некоторых органических кислот (фитиновой кислоты) происходит образование трудноусвояемого кальций-цинкового минерального комплекса. Но, как известно, усвоение кальция зависит от уровня фосфора (наиболее оптимальным признается отношение $\text{Ca} : \text{P} = 2 : 1$). Кальций и фосфор, в свою очередь, плохо усваиваются при дефиците магния. Если к дефицитной в отношении цинка диете добав-

вить гистидин или этилендиаминтетрауксусную кислоту, то усвоение цинка улучшается и цинковый дефицит смягчается. Некоторые сорта белковых кормов, например хлопковая и сезамовая мука, добавленные к рациону цыплят, вызывают дефицит цинка. Выяснилось, что в некоторых бобовых цинк находится в трудноусвояемых хелатных соединениях, и только нагревание корма или добавление некоторых хелатообразователей (этилендиаминтетрауксусная кислота, лимонная кислота, уксусная кислота, ацетат кальция, формиат натрия) освобождает цинк и облегчает его резорбцию. Бобовые не только сами содержат трудноусвояемые формы цинка, но и способны связывать цинк, добавляемый в рацион, что происходит в самом процессе пищеварения. Отмечено заболевание свиней паракератозом только при условии кормления их сухими кормовыми смесями. Очевидно, существует оптимальная консистенция желудочно-кишечного химуса, при которой совершаются процессы, необходимые для подготовки питательных веществ к резорбции.

Существование антагонизма между отдельными аминокислотами было известно давно. Избыток одной аминокислоты увеличивает потребность в другой. Эти вопросы в связи с началом производства аминокислот для нужд животноводства имеют существенное значение. Поросята, получающие хорошо сбалансированные, но низкобелковые рационы, содержащие 73 г белка на 1 кормовую единицу, дали такой же привес, как и поросята на рационах хозяйственного типа, содержащих 92 г белка на 1 кормовую единицу.

Если к дефицитной по треонину диете цыплят добавить 1,25% лизина, рост цыплят восстанавливается. В случае, если диета содержит треонин, добавление лизина оказывает депрессирующее действие. Для оценки аминокислотной обеспеченности животного организма большой интерес представляет довольно закономерное изменение уровня свободных аминокислот крови в зависимости от сбалансированности аминокислот в корме. Увеличение уровня лизина, аргинина и валина в полусинтетической диете цыплят вызывает увеличение уровня этих аминокислот в плазме.

Используя алиментарные факторы, можно активизировать процессы окисления, биосинтеза коэнзимных форм, гликолиза и других метаболических процессов,

лежащих в основе повышения продуктивности. Кормовые вещества можно использовать в целях создания метаболического фона, выгодного для биосинтеза гуморальных регуляторов и реализации их действия (catecholaminов, простагландинов, стероидов и др.). В соответствии с теорией адекватного питания пища (корм) должна наилучшим образом соответствовать процессам усвоения пищевых веществ, выработанных в ходе эволюции. Поэтому менять композицию кормовых средств, конструировать новые рационы, вводить недостаточно изученные вещества следует с крайней осторожностью, так как последствия таких изменений часто невозмож но предвидеть. Включение в кормовой рацион техноло гически обработанных, рафинированных продуктов, консервантов, нейтрализаторов, добавок синтетического происхождения может вызывать трудно предсказуемые последствия и нарушить оптимальное функционирование аппаратов метаболизма.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

РЕГУЛЯЦИЯ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ и ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМА

Основным эффектом функциональной системы питания является обеспечение определенного уровня питательных веществ в организме, необходимых для нормальной жизнедеятельности и достижения планируемой продуктивности. Центральной проблемой в питании жвачных является понимание физиологического механизма, регулирующего прием корма. В целом можно сказать, что животные, способные к поеданию наибольшего количества корма, способны и наиболее эффективно его преобразовывать в соответствующую продукцию. Для этого может быть использована только та часть энергии, которую животное получает сверх потребности на поддержание жизни.

Индивидуальные различия в использовании энергии у животных одного и того же направления продуктивности весьма незначительны, что подтверждается и данными, полученными на молочных коровах. Из этих данных следует, что высокая продуктивность и хозяйственная ценность животного определяются в первую очередь уровнем поступления энергии. Последний зависит от поедаемости кормов и концентрации энергии в рационе. Снижение поедаемости корма на 10% оказывает на поступление энергии такое же влияние, как и снижение переваримости на 6 единиц. Вариабельность продуктивного потенциала кормовых растений на 70% связана с поедаемостью корма и на 30% — с переваримостью. Между обеими этими величинами — поедаемостью корма и концентрацией энергии существует взаимосвязь, поскольку с ростом потребления корма снижается концентрация энергии, необходимая для обеспечения соответствующего уровня поступления энергии. Поэтому данные о регуляции приема корма представляют собой важную основу для оценки и дальнейшего совершенствования режимов кормления в конкретных условиях сельскохозяйственного производства.

Понимание физиологических механизмов, регулирующих прием корма, относится к числу центральных проблем питания сельскохозяйственных животных. Поэтому уровень потребления корма является одним из главнейших факторов, определяющих продуктивные возможности животных.

Процесс приема корма и его регуляция отличаются у каждого вида своими особенностями, но есть и общие закономерности. Прием корма можно рассматривать как функциональную систему, в которой взаимосвязаны:

- условия внешней среды (климат, условия содержания, технология и частота кормления, вид и состав корма);
- пищеварительные процессы (степень наполнения желудка, растяжение его стенок, биохимические процессы расщепления и всасывания, скорость прохождения содержимого через пищеварительный тракт);
- факторы, обусловленные обменом веществ (изменение состава крови, гормональные реакции, промежуточный обмен веществ);
- информация, поступающая от органов чувств (оптическая, акустическая, обонятельная, вкусовая, тактильная);
- процессы, связанные с нервной системой (образование и торможение условных рефлексов, информация из сферы animalной и автономной нервной системы).

ГЛАВА 3. РОЛЬ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ОРГАНОВ ЧУВСТВ В РЕГУЛЯЦИИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ

Механизмы, обеспечивающие поиск пищи и ее потребление. Функциональная система питания формируется на основе пищевых потребностей и соответствующей пищевой мотивации. *Потребность организма в пище возникает при отклонении жизненно важных констант от заданного уровня и является первым толчком в цепи процессов саморегуляции, направленных на восстановление нарушенного равновесия питательных веществ в крови. Внутренней доминантой пищевого возбуждения является пищевая мотивация. Пищевая мотивация — это физиологический механизм, направляющий поведение животного на удовлетворение имеющейся потребности в пище.*

Предложено несколько физиологических теорий мотивации:

1) периферическая теория (В. Кенон, Д. Хебб) — мотивационное возбуждение возникает при раздражении периферических рецепторов, например, импульсация от пустого желудка, сухость во рту и т. п.;

2) гуморальная теория — мотивационное возбуждение возникает при отклонении констант организма от заданного уровня («голодная кровь», уровень гормонов);

3) гипоталамическая теория (И. Стеллар) — мотивация связана с возбуждением гипоталамических структур, в которых локализован «центр голода»;

4) системная теория (К. В. Судаков) — в обеспечении мотивационного возбуждения участвуют как перифери-

ческие рецепторные аппараты, так и многие отделы мозга и эндокринная система.

Для выявления потребности животных в определенных кормах применяется методика свободного выбора, когда животному предлагается несколько рационов, из которых оно отдает предпочтение одному. Избирательность пищи, т. е. потребность в определенных компонентах определяется физиологическим состоянием животного. Известно, что крупный рогатый скот на пастбище поедает не все растения подряд, а инстинктивно выбирает определенные виды. Коровы избегают болотных трав, сена с торфяных низин с осоками и камышами. Лошади из всех корнеплодов отдают предпочтение моркови. Свиньи жадно поедают речных раков, молодняк беззубок, улиток, дождевых червей.

Естественный рацион сельскохозяйственных животных отрабатывался в ходе длительного эволюционного развития их диких предков, поэтому все, к чему домашнее животное испытывает влечение, следует расценивать как полезное для его здоровья. Установлено, что при свободном доступе к естественным кормам у животных не отмечается нарушений обмена веществ. В условиях привязанного содержания, особенно при даче однообразных кормов, животное лишено возможности выбора, в связи с этим выпадает серия пищедобывающих реакций. Нарушается сложная цепь рефлексов, предшествующих еде, что приводит к торможению функций пищеварительной системы и снижению продуктивности. Прием пищи регулируется двумя факторами — голодом и насыщением.

Роль аппетита как пищевой мотивации. Аппетит (*appetitio*, — лат. стремление, желание) — эмоциональное ощущение, связанное со стремлением к потреблению пищи — является первым звеном поведенческих пищевых мотиваций. Аппетит — это готовность к принятию новых порций пищи; он может оказывать большое влияние на степень насыщения. В отличие от чувства голода аппетит формируется в течение жизни животного и основан на эмпирическом опыте. Центры коры больших полушарий головного мозга регулируют прием пищи через

обонятельные, вкусовые и зрительные раздражители. В основе процесса регуляции лежат условные рефлексы (Павлов, 1953).

В XIX в. и в первой четверти XX в., считалось, что состояние пищевого возбуждения зависит от «сытой» и «голодной» крови. «Голодная» кровь возбуждает аппетит, а «сытая» тормозит его. В то время попыток охарактеризовать эти понятия не делалось. В настоящее время имеется несколько теорий, связывающих регуляцию аппетита с определенными формами промежуточного обмена. Большинство из них сводит голодное состояние к уменьшению, а сытое — к увеличению питательных резервов.

Приведем наиболее известные теории аппетита.

Глюкостатическая теория (Майер) связывает стимуляцию пищевой деятельности с исчерпанием углеводных ресурсов. Теория мало приложима к жвачным.

Аминацидстatischeкая теория (Рожанский, Мелинколл) объясняет аппетит содержанием аминного азота крови и аминокислот. Избыток их тормозит прием пищи, а недостаток вызывает пищевое возбуждение.

Липостатическая теория (Кеннеди) связывает аппетит с расходованием жиров.

Гидратационная теория (Бробек) связывает аппетит с наличием воды в организме. Так, на фоне высокой питьевой возбудимости животное съедает меньше пищи.

Термостатическая теория (Бробек) исходит из того, что потребление пищи находится в определенной зависимости от температуры тела и температуры окружающей среды. Животные едят, чтобы предотвратить охлаждение и перестают есть, чтобы избежать перегревания. Таким образом, теплопродукция выполняет роль сигнала насыщения.

Перечисленные теории являются частично правильными, но ни одна из них не может полностью объяснить всей сложности пищевого поведения. Кроме того, эти теории не учитывают особенностей обмена веществ у разных животных. Вряд ли аминостатическая теория применима по отношению к растительноядным, а глюкостатическая к хищникам.

Метаболическая теория (Уголев) связывает аппетит не с одной, а с различными формами обмена через трикарбоновые кислоты, включенные в цикл Кребса. Цикл трикарбоновых кислот осуществляет метаболическую связь между продуктами обмена. Это механизм взаимопревращений всех метаболитов. Так, энергия, содержащаяся в углеводах, может быть отложена в запас в виде жиров, а белки могут быть превращены в жиры или углеводы. Цикл трикарбоновых кислот — это своего рода узел, в котором сходится ряд пересекающихся метаболических путей.

Таким образом, аппетит — сложная врожденная реакция на складывающееся отношение энергетических и пластических ресурсов в организме животного. Однако аппетит зависит от многих других факторов: функционального состояния различных отделов нервной и эндокринной систем, индивидуального опыта питания, формирующегося под влиянием техногенной среды по механизму условных связей. На аппетит влияют разнообразие корма, обстановка кормления, вкусовые добавки, характер кормоприготовления и т. п.

В формировании аппетита играют роль следующие факторы:

1) *рефлексы с рецепторов ротовой полости*. Зона ротовой полости и особенно рецепторы языка являются важным звеном пищевого поведения, так как здесь осуществляется первая оценка качества корма и решается вопрос либо о дальнейшем развитии акта еды, либо отказ от корма. Вся последующая динамика еды: ритм жевательных или сосательных движений, степень мышечных усилий жевательных мышц — в значительной степени зависит от характера импульсов, исходящих от этой зоны;

2) *импульсы, идущие от пустого желудка при его периодических сокращениях*. Периодическая деятельность желудочно-кишечного тракта связана с усилением чувства голода и побуждает к поиску пищи. Факторы, тормозящие периодическую деятельность желудочно-кишечного тракта, снижают аппетит и пищевое поведение;

3) *павловские условные рефлексы*. Вид, запах корма, обстановка кормления выступают в роли пускового

фактора всего механизма пищеварения. И. П. Павлов показал, что выделение желудочного сока наблюдается не только тогда, когда пища попадает в желудок, но и условно-рефлекторным путем. При этом выделяется сок, особенно богатый ферментами, так называемый аппетитный (запальный) сок. Выделение аппетитного сока имеет большое значение для процессов пищеварения, так как он является как бы «запалом» для длительной секреции и оптимального переваривания пищи. Поэтому необходимо обращать внимание на аппетитность корма, его органолептические свойства, на обстановку, благоприятствующую приему корма, избегать условий для отрицательных эмоций. Если предварительно накормленному и практически сытому животному предложить особо вкусный корм, оно продолжает есть;

4) *гормональные факторы*. В последнее время обнаружены гормоны, возбуждающие или подавляющие аппетит. Усиливают пищевую мотивацию пентагастрин, инсулин, окситоцин. Снижают потребление пищи соматостатин, глюкагон, бомбезин, вещество Р, кальцитонин и особенно холецистокинин, действующий как мощный фактор, сдерживающий аппетит;

5) *слабое хроническое болевое раздражение*. В эксперименте на крысах скрепка на хвосте, будучи источником болевого раздражения, вызывала чрезмерное потребление пищи.

ГЛАВА 4. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМА

Регуляция приема корма. Прием корма регулируется двумя основными состояниями пищевой функциональной системы — голодом и насыщением. Голод возникает при отсутствии или недостатке в организме питательных веществ и исчезает после их поступления. *Насыщение* характеризуется как отказ от корма.

Различают предрезорбционное (сенсорное, первичное) насыщение, которое наступает еще до поступления продуктов переваривания в кровь в результате стимуляции обонятельных, вкусовых рецепторов и рецепторов пищеварительного аппарата. Пострезорбционное (обменное, вторичное) насыщение связано с поступлением продуктов гидролиза в кровь. Таким образом, аппетит — это не реакция на истощение, а механизм, задолго предупреждающий такое состояние.

Разрушение центра голода приводит к отказу от еды (афагия), а электрическая стимуляция вызывает «волчий аппетит» (гипербулемию), поглощение всех доступных предметов вплоть до экскрементов. Разрушение центра насыщения ведет к гиперфагии и ожирению. После электрокоагуляции центра насыщения привесы у оперированных свиней были на 44–56% выше, чем у контрольной группы.

Раздражение центра насыщения ведет к отказу от корма, вплоть до гибели от истощения. Между центрами голода и насыщения, по-видимому, существуют реципрокные (взаимо обратные) отношения.

Структуры нервной системы, которые регулируют пищевое поведение, обозначаются как *пищевой центр*. Пищевой центр обеспечивает регуляцию приема корма, интегрирует сигналы, поступающие из внешней и внутренней среды организма, и координирует работу соматических и вегетативных аппаратов, обеспечивающих пищевую деятельность. С этой точки зрения пищевой центр не может быть локализован в каком-либо одном участке ЦНС (например, в гипоталамусе). Пищевой центр надо понимать как ассоциацию мозговых структур, включающих в себя ретикулярную формуацию продолговатого и среднего мозга, зрительные бугры, стрио-паллидарную систему, гиппокамп, лимбическую систему и, наконец, кору головного мозга.

Таким образом, регулирование приема корма обеспечивается совокупным действием целого комплекса физиологических, биохимических и поведенческих факторов и механизмов, повреждение которых ведет к снижению продуктивности и даже гибели животного.

Система пищевого поведения. Согласно теории Ананда-Бробека, ключевое положение в регуляции приема пищи принадлежит гипоталамусу. Известны две зоны, ответственные за начало и окончание приема пищи. Центрально расположенный в среднем отделе гипоталамуса участок — вентромедиальное ядро является центром насыщения, а латерально расположенный — центром аппетита. Последний функционирует постоянно и вызывает ощущение голода, поэтому формируется постоянное стремление к приему пищи, которое время от времени подавляется центром насыщения.

Так, двухсторонним повреждением вентромедиального отдела гипоталамуса у животных с однокамерным желудком удавалось вызвать длительную гиперфагию и ожирение. Показано действие идентичного механизма регуляции и у жвачных. Явления временной гиперфагии у коз удавалось вызвать путем стимуляции латеральной области гипоталамуса. В результате повреждения вентромедиальной области гипоталамуса прием корма у коз массой около 30 кг возрастал от 1,5 до 2,0 кг в течение первых десяти дней после оперативного вмешательства. Суточный прирост массы достигал 750 г. У этой группы животных глюкоза исче-

зала из крови в 2 раза быстрее, чем у животных контрольной группы, т. е. активность инсулина и скорость утилизации глюкозы возросли вдвое.

Вопреки господствовавшим до сего времени представлениям периферическую (сенсорные сигналы) и центральную (метаболические сигналы) формы регуляции следует рассматривать в их взаимосвязи в зависимости от баланса энергии.

Регуляция аппетита направлена на сохранение животного депо как важнейшего резерва энергии, что можно считать основой для регуляции баланса энергии в целом. Центры насыщения и аппетита рассматриваются как некая «запоминающая система» для регуляции баланса энергии, действие которой может иногда перекрываться влиянием других факторов (концентрацией энергии в корме, температурой, заболеваниями и др.). Таким образом, большинство животных располагает сенсорным опытом, стимулирующим прием определенных кормовых средств.

Предполагается непосредственное влияние гормонов на регуляцию приема пищи, причем различаются следующие три фазы:

- 1) метаболически-эссенциальная фаза;
- 2) контроль со стороны центральной нервной системы вслед за полученной ею информацией о метаболическом происхождении веществ;
- 3) гуморальный путь передачи информации к гипоталамусу.

Вентромедиальное ядро гипоталамуса получает информацию от симпатического отдела вегетативной нервной системы через адреналин или биогенные амины. Латеральные области, в свою очередь, воспринимают импульсы от парасимпатического отдела вегетативной нервной системы и особенно чувствительны к ацетилхолину.

Продукция этих физиологически активных веществ может быть тесно связана с пищеварительной системой. На активность обоих центров у моногастрических животных можно в значительной степени влиять внутривенным вливанием глюкозы или инсулина, причем отдельные нейроны центров аппетита и насыщения обнаруживают

спонтанную активность в ответ на введение этих веществ. Так, центр аппетита угнетается введением глюкозы. Отсюда следует, что химические вещества тоже непосредственно воздействуют на центр регуляции, что послужило основным положением для построения *хемостатической теории регуляции приема корма*. В настоящее время эта теория имеет наибольшее значение.

Существование терморецепторов в гипоталамусе позволило обосновать *термостатическую теорию регуляции приема корма*. Охлаждение преоптического центра терморегуляции гипоталамуса вынуждало насытившихся коз продолжать прием корма, в то время как нагревание вызывало прекращение приема корма у голодных животных.

Роль ЦНС выявляется и в других взаимосвязях. Жвачка вызывается непрерывным раздражением латеральной области гипоталамуса. При раздражении в двух местах продолговатого мозга тоже удалось вызвать возобновление приема корма. Здесь находится центр координации рефлексов, связанных со жвачкой. Совокупность этих данных привела к заключению, что в среднем и продолговатом мозге расположены рефлекторные центры приема пищи, управляемые гипоталамусом.

Предполагается, что органы чувств участвуют в выборе корма; однако их влияние на контроль приема корма пока еще мало изучено. Наиболее важное значение имеет изучение влияния ощущений вкуса и запаха. Коровы и козы хорошо различают сладкое, кислое, горькое и соленое. Хотя реакция на горькое (хинин) была менее выраженной, содержащиеся в растениях горькие вещества ограничивают их поедаемость.

Трудно безоговорочно согласиться с такого рода заключением из методических соображений, поскольку альтернативный метод допускает толкование только в смысле предпочтения или отказа. Более того, реакцию на сладкое можно связать с уровнем сахара в крови: если он низок, как, например, у крупного рогатого скота, то вкус сладкого ощущается сильнее, чем при высоком уровне сахара, как, например, у домашней птицы.

Выявлено возрастание чувствительности в последовательности: сладкое, соленое, кислое и горькое. Верхний порог отказа от предлагаемых эталонных растворов до-

стигался при концентрации глюкозы 0,56 М, NaCl — 0,043 М и уксусной кислоты — 0,0024 М. Влияние вкусовых качеств отдельных кормовых растений на прием корма уменьшается при условии отсутствия выбора и сильно зависит от химического состава корма. Показано, что у овец чувство обоняния развито очень слабо и, следовательно, имеет лишь подчиненное значение. Вкус и запах влияют в большей степени на появление аппетита, чем на величину потребления корма, в регуляции которого, как уже указано, значительная роль принадлежит термостатическим и особенно хемостатическим факторам.

Большое влияние на регуляцию приема корма оказывает и *генетическое происхождение*, как это установлено в специальных опытах на однояйцовых близнецах. Однояйцовые пары близнецов-коров при свободном доступе к корму поедали примерно одинаковое количество концентратов, грубых кормов и корнеплодов. Это позволяет сравнивать животных, находящихся в разных функциональных состояниях.

Термостатическая регуляция приема корма и ее зависимость от различных факторов. Поскольку в гипоталамусе имеется чувствительный к температуре центр терморегуляции, дополнительная теплопродукция вследствие разной интенсивности образования и отведения тепла может оказаться действенным фактором. Чувство насыщения появляется быстрее в тех случаях, когда прирост температуры тела за счет приема пищи особенно высок. Однако при непосредственном измерении температуры в гипоталамусе, проведенном при различных условиях кормления, обнаруженные температурные колебания явно недостаточны для того, чтобы оказать влияние на прием корма. Путем точных измерений температуры в гипоталамических центрах аппетита и насыщения было установлено, что температура возрастает только в процессе поедания корма, а затем вновь понижается и не находится в какой-либо связи с количеством съеденного корма. Температура в гипоталамусе в значительно большей степени связана с общей активностью животного. Ниже всего она при лежании. Не установлено также корреляции между концентрацией летучих жирных кислот в рубце

и температурой тела. При вливании в рубец легко переваримых питательных веществ температура в гипоталамусе снижалась даже на 0,12°C. Судя по этому, корреляция между питанием и температурой гипоталамуса у жвачных носит несколько иной характер, чем у животных с однокамерным желудком. Разумеется, для окончательной интерпретации приведенных данных было бы важно знать степень наступивших физиологических изменений, влияющих на регуляцию приема корма.

Так, например, латеральная электростимуляция гипоталамуса вызывает гиперлипемию. Если же, напротив, температуру гипоталамуса понижали инъекцией пентобарбиталя натрия, то уже сытая коза сразу после инъекции с жадностью съедала еще 270 г концентрированного корма.

Обнаружена связь между количеством высвобождающегося во время кормления тепла, окружающей температурой и поеданием корма.

Так, при поедании обычного неизмельченного сена тепла образуется на 21,7% больше, чем при кормлении гранулированным (размолотое и прессованное). Именно поэтому в условиях холода животные уже не отдают предпочтения гранулированному сену.

Быстрая компенсация высвобождающегося тепла путем вливания холодной воды в рубец вызывает повышенное потребление гранулированного сена. При кормлении лактирующих коров богатыми сырой клетчаткой кормами в условиях тепла и высокой влажности воздуха ректальная температура возрастила быстрее, чем при потреблении бедных сырой клетчаткой кормов, что вызывало даже тепловой стресс приема корма.

Существует тесная взаимосвязь между температурой окружающей среды, количеством выделяющегося во время приема корма тепла и ассимиляцией питательных веществ. При низких окружающих температурах прием корма увеличивается, при очень высоких — уменьшается на 10% и более. Жара (29°C против 18°C) в сочетании с высокой относительной влажностью воздуха (85% против 50%) вызывает в жидкости рубца не только снижение pH и редокс-потенциала, но и возрастание концентрации аммиака и молочной кислоты. Это можно было бы объяснить как усиленной деятельностью микроорганизмов рубца, так и снижением скорости превращения веществ. Более справедливым представляется первое предположение, поскольку у обитающих в тропиках зебу скорость ферментации в рубце (на 1 г сухой

массы рубца) выше, чем у европейских пород. Однако предыдущей этого различия является тепловая адаптация. Поскольку при содержании на рационах, богатых концентрированными кормами, pH и редокс-потенциал в жидкости рубца понижены, при составлении рационов для высоко-продуктивных коров в условиях очень высоких температур необходимо следить за поддержанием в рубце pH в оптимальных пределах — около 6,8. Отмечено снижение концентрации летучих жирных кислот и в их числе уксусной кислоты в рубцовой жидкости при температуре 32°C. К снижению pH в рубце, происходящему при такой температуре, амилолитические бактерии, по-видимому, более резистентны, чем целлюлолитические.

Если коровы при температурах воздуха в помещении 16, 18,2 и 37,7°C получали одинаковый в количественном и качественном отношениях рацион, то общая концентрация летучих жирных кислот изменялась следующим образом: 153,1, 147,9 и 66,3 ммоль на 1 л рубцовой жидкости. Количество поглощаемой воды не зависело от температуры, частота питья значительно увеличивалась.

Большое значение имеет, по-видимому, выделяющееся в рубце тепло.

Об этом говорит весьма поучительный опыт. За коровами сначала наблюдали при температуре воздуха в помещении 18 и 35°C, а в дальнейшем ходе эксперимента при температуре воздуха 18°C содержимое рубца подогревали водой соответствующей температуры (от 43 до 53°C). Вначале при высокой температуре воздуха не наблюдалось снижения приема корма, но резко возрастало потребление воды и несколько сужалось отношение ацетат : пропионат. Постепенное нагревание содержимого рубца приводило к снижению потребления корма и доли ацетата. Температура в рубце в результате теплового воздействия повышалась на 3,3–5,6°C.

Снижение доли уксусной кислоты в жидкости рубца при высоких температурах воздуха действует как компенсаторный механизм, поскольку при ее ассимиляции образуется больше тепловой энергии, чем при превращениях других летучих кислот. При вливании ацетата отмечено повышение температуры барабанной перепонки, чего не наблюдалось при вливании ацетата совместно с пропионатом.

Хемостатическая регуляция и ее зависимость от различных факторов. Хемостатическая регуляция приема корма зависит от генетического потенциала, т. е. от продуктивных способностей животного. При высокой производительности потребность в энергии возрастает.

В регуляции приема корма участвуют следующие сигнальные вещества.

Липиды. В отношении жвачных отсутствуют доказательства приложимости теории липостатической регуляции приема корма в том виде, как она предложена для моногастрических животных. Однако увеличение концентрации свободных жирных кислот может сопровождаться снижением потребления корма. Регуляцию такого рода следует рассматривать как долговременную, и в этой связи можно представить, что в период интенсивной мобилизации жиров к началу лактации у коров происходит торможение центра аппетита.

Белки. Высокобелковые рационы способствуют снижению приема корма у животных с однокамерным желудком, которое постепенно компенсируется при последующей адаптации. В результате потребления богатого белками корма концентрация свободных аминокислот в плазме крови адаптированных животных снижалась быстрее, чем у неадаптированных, а активность трипсина возрастила быстрее. Показано, что несбалансированные по аминокислотам рационы оказывают контролирующее действие на прием корма. При недостатке гистидина спустя 20 ч наблюдалось четкое снижение потребления корма с одновременным уменьшением концентрации гистидина в тканях. Изменение тканевой концентрации гистидина позволило сделать заключение о связи процессов обмена веществ с наступающими при дефиците гистидина явлениями депрессии роста, причиной которых авторы считают снижение приема корма.

Природа регуляторного механизма, который в условиях недостатка отдельных аминокислот снижает прием корма, неизвестна. В экспериментах последних лет показано, что путем вливания небольших доз аминокислот в сонную артерию (но не в вену) удается устранить снижение потребления корма. Судя по этому, при несбалансированности аминокислот мы имеем дело не с гипоталамусом, а каким-то другим механизмом ЦНС. Существовавшее до сих пор представление о том, что гипоталамус является единственным регуляторным центром, сейчас воспринимается критически.

В убедительных опытах на овцах показано, что при скармливании бедной белками овсянной соломы и дуоденальном вливании казеина ацетат быстрее исчезал из крови и потребление корма возрастало на 42%. Процессы в рубце (продолжительность пребывания корма, целлюлолитическая активность) оставались при этом без изменений, пищеварительный тракт был сильнее заполнен. Очевидно, это явление физиологического механизма контроля свободного потребления корма, который позволяет жвачным быстрее ассимилировать летучие жирные кислоты из крови. Вместе с тем при высокой концентрации аминокислот в плазме крови может снижаться потребление корма.

Глюкоза. Показано, что у моногастрических животных уровень сахара в крови оказывает кратковременное регуляторное действие на потребление корма, и здесь определенную роль играет артерио-венозная разница. Напротив, у жвачных глюкоза не влияет на механизмы, контролирующие потребление корма. Концентрация глюкозы в крови вообще невысока и мало изменяется после приема корма, артерио-венозная разница мала, так же как и портално-артериальная. Прямые внутривенные вливания глюкозы, составлявшие до 25% общей потребности в энергии, ни в одном случае не оказали влияния на прием корма.

Метаболиты. Первостепенная роль ацетата в регуляции приема корма становится очевидной, если учесть, что в пищеварительном тракте жвачных резорбируется больше ацетата, чем глюкозы. Между потреблением корма и венозным уровнем ацетата обнаружили отчетливо выраженную корреляцию ($r = 0,62$). Однако такая зависимость справедлива только для определенных условий и может перекрываться действием других факторов.

Так, при возрастающем уровне ацетата в крови у коров удавалось поднять свободное потребление корма путем вливания ацетата аммония. Депрессия потребления корма снимается введением в рубец 300 г уксусной кислоты + 257 г ацетата аммония, хотя концентрация летучих жирных кислот, представленных преимущественно ацетатом, возрастила. Здесь мы имеем дело с синергизмом действия аммиака, содержащегося в оптимальной концентрации, и ацетата.

Пропионовая кислота как важный предшественник глюкозы содержится в крови в очень малых количествах. Вливаниями в рубец легко удается достичь нефизиологического уровня содержания этой кислоты в крови. В этом случае можно наблюдать депрессию потребления корма под влиянием пропионата, еще более очевидную при сравнении с действием ацетата. В последнее время показана возможность вызывать депрессию приема корма масляной кислотой, равно как и кетоновыми телами, повышенная концентрация которых после приема корма активирует гипоталамический центр насыщения.

Таким образом, можно полагать, что в регуляции приема корма роль сигнальных веществ выполняют многие метаболиты. Вливания их в рубец, как правило, меньше повышали уровень ацетата в крови по сравнению с внутривенными, но сильнее подавляли потребление корма. Судя по этому, чувствительные к ацетату рецепторы должны локализоваться в пределах рубца, а не в области, реагирующей на концентрацию ацетата в крови. Вливание уксусной кислоты наряду со снижением потребления корма приводит к ослаблению целлюлолитической активности рубцовой жидкости и понижению фиксации аммиачного азота. Эти нарушения могут быть устранены после нейтрализации аммиаком 60% влитой уксусной кислоты. Если же ацетат добавляют ко всему рациону, то не наблюдается ни столь отчетливой депрессии потребления корма, ни изменений состава жидкости рубца. Содержание ацетата в общем рационе (в расчете на сухое вещество) до 6% не вызывало уменьшения количества принятой энергии. Так, добавка к рациону из кукурузного сilosа и концентратов 600 г ацетата в сутки или пропионата натрия способствовала даже повышению приема корма.

В заключение отметим, что метаболиты рубцового обмена оказывают на прием корма хемостатическое регуляторное действие. Речь идет не об отдельных метаболитах, например ацетате, как это предполагали раньше, а о многих факторах, взаимно влияющих друг на друга и способных действовать даже как синергисты. Эти факторы следует рассматривать в связи с термостатической

регуляцией приема корма. При изучении механизмов регуляции путем введения добавочных количеств летучих жирных кислот решающую роль играют форма и время аппликаций, а также состав основного рациона.

Осмолярность. После поедания корма внеклеточный объем воды уменьшается и осмолярность плазмы крови возрастает, очевидно в связи с выделением слюны. Через некоторое время после приема корма осмолярность рубцовой жидкости начинает превосходить осмолярность плазмы, и тогда плазменная жидкость поступает в рубец уже непосредственно через его стенку. Следовательно, сильная депрессия потребления корма, отмечаемая после введения летучих жирных кислот в рубец, может быть объяснена повышением осмолярности рубцовой жидкости. Вливание 500 мл 0,9%-го раствора NaCl в брюшную полость животного (через 30 минут после начала еды) приводит к существенному повышению потребления корма. Отсюда делается вывод, что снижение внеклеточного объема жидкости имеет существенное значение для насыщения. Однако в практических условиях кормления жвачных высокая осмолярность обычно не достигается и, следовательно, не может рассматриваться в качестве важного фактора регуляции потребления корма. У моногастрических животных, напротив, осмолярность однозначно влияет на прием корма. Увеличение или уменьшение поедаемости корма у крыс тесно связано с увеличением или уменьшением внеклеточного объема воды. Не исключено, таким образом, существование единого регуляторного механизма у животных с однокамерным желудком и у жвачных.

Продуктивность животных как регулятор приема корма. Если высокая концентрация различных метаболитов в крови снижает прием корма, то, естественно, возникает вопрос о факторах, обеспечивающих их быстрое исчезновение. Большую роль здесь играет взаимодействие отдельных метаболитов. Так, введенная в кровь уксусная кислота при низком поступлении энергии исчезала значительно медленнее, чем при высоком, поскольку для ассимиляции ацетата одновременно требуются и глюкогенные вещества. Если, например, в результате

высокой способности к синтезу или большой физической активности животного создается повышенная потребность в энергии, то активаторы центра насыщения могут оттескать быстрее, тем самым давая возможность повторной стимуляции центра аппетита.

Существенные корреляции между *продукцией молока* и количеством *потребленного корма* были установлены при пастьбе, при кормлении сеном, гранулированной, высушенной горячим воздухом травяной мукой или концентратами. Эта зависимость проверена на парах моногиготных близнецов овцы, причем одно животное из пары было неоплодотворенным, а другое находилось в стадии лактации. Прием переваримой энергии составлял соответственно 30 000 и 40 000 ккал. В других опытах было показано, что лактирующий близнец из пары потреблял на 47% больше брутто-энергии, чем неоплодотворенный. При свободном доступе к корму (высушенная горячим воздухом прессованная трава) холостые матки потребляли 100%, лактирующие с одним ягненком — 160%, с двумя — 180% корма.

Такого рода увеличение потребления корма, однако, возможно лишь в том случае, когда переваримость всего рациона выражается величиной, большей чем 67%. В долговременных опытах на высокопродуктивных коровах вычислено отношение между потреблением сухого вещества корма и молочной продуктивностью. Потребление переваримого сухого вещества на 25% обусловливается действием факторов внешней среды и на 75% — генетически. При этом первостепенное значение принадлежит продуктивности, хотя величина массы тела также играет роль. Корреляция между потреблением корма и массой тела была обнаружена у овец и крупного рогатого скота. Если выразить потребленное сухое вещество корма в процентах от массы тела, то можно выявить четкие различия между молочной коровой и откормочным быком, а также между овцематкой и лактирующей козой. Самое низкое потребление корма отмечается у откормочного скота. Это и есть главнейший лимитирующий фактор его относительно низкой по сравнению с другими группами растущих животных метаболической активности.

Поэтому в дальнейшем следовало бы заняться изучением возможности преодоления этого барьера. В целом, однако, не следует переоценивать влияние массы тела на уровень потребления корма, хотя и обнаружена тесная корреляцию между массой тела и скоростью поедания корма. При исследовании потребления корма у высоко-продуктивных коров установлено возрастание этого показателя с ростом числа лактаций и живой массы.

Таким образом, продуктивные возможности животного и связанная с ними потребность в энергии являются решающим фактором, определяющим потребление корма.

Молочные коровы со средним удоем 16,4 кг молока 4%-й жирности потребляли на каждый килограмм молока на 280 г сухого вещества корма больше. В первой трети периода лактации (исключая первые недели после отела) при удое 16–30 кг молока 4%-й жирности потребление сухого вещества корма возрастало на 250 г на каждый килограмм молока. Эти соотношения справедливы в особенности для первых 100 дней лактации, так как впоследствии удой снижается, в то время как потребление корма уменьшается лишь спустя 150 дней. Базирующаяся на этом хемостатическая регуляция может быть полностью эффективной только в том случае, если продолжительность пребывания корма в рубце или степень наполнения рубца не ограничивают потребление.

ГЛАВА 5. ФИЗИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ РЕГУЛЯЦИИ ПРИЕМА КОРМА

Объем пищеварительной системы. При переваримости более 67% *вместимость рубца* перестает быть лимитирующим фактором, так что эффект хемо- и термостатических форм регуляции может проявиться полностью. Как только во время поедания корма достигается максимальное растяжение стенок рубца, начинают поступать сигналы к прекращению приема корма. Вопрос о том, достаточно ли для этого наполнение одного рубца или нужно наполнение всего пищеварительного тракта, до сих пор не выяснен. В рубце и сетке содержится около 75% всей пищевой массы, количество которой со временем (от момента кормления) уменьшается. У коров массой 550–650 кг содержимое рубца составляло от 75 до 125 кг; более низкие значения обнаруживались прежде всего на пастбище, а также при определенных условиях зимнего кормления. Тесная зависимость между массой рубца и сетки и потреблением корма определена у ягнят и коров. Количество жидкого и твердого содержимого зависит от вместимости рубца и сетки, что труднее поддается измерению, чем масса преджелудков.

Объем содержимого рубца (и связанные с этим различия в уровне потребления корма) определяется как объем воды или воздуха, вмещающихся в рубец. Показано, что при меньшем объеме рубца концентрация в нем простейших и амиака выше, переваримость сухой массы — ниже, а время поедания корма животными — продолжительнее, чем при большем объеме рубца. Следует, однако, разли-

чать понятия «физиологический объем рубца» (объем измеренного рубцового содержимого) и «физическая вместимость» (объем, определяемый путем наполнения рубца водой). Хотя для коров указывают обычно объем рубца в 200 л, однако более чем у 300 животных массой 562 кг он составлял 136 литров. У животных с более высокой годовой продуктивностью (4741 кг вместо 3528 кг молока) и более высоким удельным весом концентрированных кормов в рационе объем рубца не больше, но он обладает повышенной растяжимостью, к тому же у них и масса книжки выше. *Размерами пространства брожения* объясняются также специфические особенности процессов ферментации в рубце крупного рогатого скота и овец. Так, концентрация летучих жирных кислот у крупного рогатого скота всегда выше, а pH соответственно ниже, чем у овцы, в то время как для концентрации амиака наблюдается обратная зависимость. Масса обезжиренного содержимого кишечника лактирующих коров составляла 26,5 кг, нестельных одногодичных близнецовых — 22,6 кг, а содержимого всего желудочно-кишечного тракта — 82 и 58 кг соответственно. Длина тонкого отдела кишечника, размеры просветов тонкого и толстого отделов, объем рубца и масса обезжиренного содержимого всего кишечника были у лактирующих животных значительно выше, чем у небеременных. Во время лактации происходит гипертрофия пищеварительного тракта. При выращивании телок на рационах с более высоким удельным весом грубых кормов наблюдается повышенное потребление корма (на 100 кг массы) лишь при первой, но не при второй лактации.

Отделы пищеварительного тракта при увеличении внутреннего давления способны сильно растягиваться. Лимитирующим фактором следует считать размеры брюшной полости.

Для механического уменьшения ее объема пользовались резиновыми мешками, наполненными водой, которые подвешивались к бокам. Потребление корма при этом снижалось (на 0,54 кг сухой массы на каждые 10 л воды).

В естественных условиях размеры брюшной полости уменьшаются при развитии плода и за счет отложения жира. Показано, что растущий плод в период между

14-й и 20-й неделями беременности вызывает уменьшение объема брюшной полости с 9 до 5,5 л. Любопытно, однако, что потребление корма снизилось при этом с 16 до 14 г сухого вещества на 1 кг живой массы. Компенсируется это снижение большей скоростью прохождения корма и увеличением продолжительности жвачки. При сравнении беременных и небеременных животных из однородовых пар близнецовых установлено, что с беременностью уменьшаются поедание корма и его переваримость.

В настоящее время снижение потребления корма на последних неделях беременности объясняют усиленной секрецией эстрогенов. Во время сухостоя потребление корма у нетелей составляло в среднем 1,8 кг сухого вещества на 100 кг живой массы, у коров старшего возраста — не более 2 кг, причем зарегистрировано снижение поедаемости корма вплоть до момента отела. Те случаи, когда отмеченные явления у коров не наблюдались, связаны с плохим состоянием упитанности. Помимо развивающегося плода объем брюшной полости у коров уменьшается также за счет жироотложения при пастищном содержании.

Нелактирующие коровы получали с травой по 2,17 кг сухого вещества на каждые 100 кг живой массы. У них увеличилось жироотложение, прием корма существенно снизился. В сравнительном опыте коровы низкой упитанности потребляли на 31% больше сена или соответственно на 23% больше сена и концентрированных кормов, чем ожиревшие. По отношению к метаболической массе тела различия составили 76 и 52% соответственно. Продолжительность пребывания корма в рубце у обеих групп животных была одинаковой, поэтому более высокое потребление корма животными с низкой упитанностью связано с большой вместимостью рубца.

Если до 15-й недели беременности овцы получали ограниченное количество сухого зеленого корма, то в течение последних шести недель беременности они потребляли корма на 28% больше, чем те, которых ранее кормили вволю. Дополнительное влияние развивающегося плода и отложения жира на уменьшение объема рубца у овец выражены сильнее, чем у коров, которые в отличие от овец во второй трети беременности еще продолжают лактировать. Следует учесть, что путем корм-

ления животных преимущественно грубым кормами в течение последних шести недель беременности можно предотвратить слишком сильное отложение жира.

Влияние скорости прохождения и расщепления корма и его переваримости на регуляцию приема. Под *скоростью прохождения корма* понимают время, необходимое для того, чтобы непереваренные компоненты рациона появились в кале или в каком-либо другом месте пищеварительного тракта. Со скоростью прохождения непосредственно связана *продолжительность пребывания корма в пищеварительном тракте*. Измерения производятся при помощи окрашенных непереваренных частиц корма. При этом важно не общее прохождение всех частиц, а время, потребное для прохождения 80% их. *Скорость расщепления* — это время, требуемое для изменения состава корма в пищеварительном тракте. Напротив, понятие *переваримости* охватывает степень расщепления вне зависимости от времени. Поэтому скорость продвижения и скорость расщепления являются важнейшими факторами, определяющими прием корма. Связь между переваримостью и поедаемостью очень тесна, однако ее часто представляют слишком упрощенно. Сказанное в особенности справедливо для отдельных кормовых растений.

Факторы пищеварения в ротовой полости. С химическим составом и физической формой корма тесно связана регуляция его приема через отделы пищеварительного тракта, примыкающие к ротовой полости (оральные) и глотке (фарингальные), а также слюноотделение, моторика преджелудков и длительность пребывания частиц корма в рубце. Слюна способствует продвижению корма через пищевод и поддержанию буферной емкости содержащего рубца. Качественный состав и количество выделяемой слюны до известной степени зависят от характера корма.

Наряду со слюноотделением потребление корма может лимитироваться и другим фактором, связанным с ротовой полостью, а именно *утомлением жевательного аппарата*. Такая точка зрения, во всяком случае, существовала раньше и основывалась на факте снижения скорости поедания корма во время кормления. Однако на основании анализа проб проглоченного корма убедительно

показано, что утомлению жевательного аппарата при-
надлежит лишь второстепенная роль.

Моторика рубца и сетки складывается из их первичного (охватывающего сетку) перистальтического и вторичного (исключая сетку) антиперистальтического движения. У коров измерено от 1400 до 2000 сокращений сетки, частота которых во время приема корма составляет 1,5, а до или после него 1,25 в минуту. Она возрастает с ростом потребления корма и повышением концентрации сырой клетчатки.

Виды кормовых растений, их химический состав и роль в регляции приема корма. Углеводы и компоненты клеточной стенки растений. Связи между химическим составом и переваримостью и поедаемостью корма весьма специфичны для злаков и бобовых. Так, по мере снижения переваримости уменьшается их потребление. Однако при равных коэффициентах переваримости поедается больше бобовых, чем злаков.

В клевере и люцерне содержание компонентов клеточной стенки возрастает позже, чем у злаков. Поэтому на практике сочетание злаков с бобовыми благоприятно оказывается на поедаемости. Подобные различия существуют и между отдельными злаками. Так, тимофеевка и лисохвост поедаются хуже, чем райграс английский, причем диплоидные сорта с более высоким содержанием пепсинрастворимого материала потребляются на 16% лучше, чем тетрапloidные.

Скорость прохождения зависит также от происхождения сырой клетчатки и лигнина. При изучении скорости расщепления компонентов клеточных стенок — пектина, гемицеллюлозы, целлюлозы и лигнина — оказалось, что пектин исчезал из рубца быстрее, чем гемицеллюлоза и целлюлоза, расщепление которых начиналось лишь через 3 ч после приема корма.

С увеличением доли компонентов клеточных стенок скорость прохождения кормовой массы и переваримость снижаются. В связи с этим скошенные в ранние сроки травы стимулируют поедаемость. Так, с травой, скошенной в середине июня, поступало на 64% больше переваримой энергии, чем в том случае, когда траву косили на

четыре недели позже. Коровы поедали сена вдвое больше, чем соломы, причем частицы соломы задерживались в рубце дольше.

Непосредственный анализ содержимого рубца сразу по окончании приема корма показал, что при кормлении соломой сухого вещества находилось в рубце на 35% больше, чем при кормлении сеном. К моменту следующего кормления это различие составляло лишь 6%. В дальнейших опытах в рубце обнаруживали 16 кг сухого вещества, если ежедневно оттуда исчезало 8 кг. В следующее кормление потреблялось ровно столько, чтобы к моменту очередного кормления в рубце оставалось около 8,5 кг сухого вещества.

При скармливании коровам вволю грубого корма трех различных видов установили, что количество вещества в пищеварительном тракте было одинаково для всех трех видов корма. Очевидно, что потребление корма определяется вместимостью пищеварительного тракта в целом.

Содержание сырого протеина. При высокой концентрации протеина потребление корма у животных с однокамерным желудком снижается, однако разница по сравнению с контрольной группой стирается по мере адаптации. Корреляции с концентрацией свободных аминокислот в плазме крови не найдено, но отмечена зависимость потребления корма от активности трипсина в кишечнике.

Показано четкое снижение аппетита на рационах, не сбалансированных по аминокислотам.

У жвачных при очень низком содержании сырого протеина в корме (от 3 до 4%) поедаемость снижается. При добавке 75 г мочевины через fistulу рубца с помощью капельницы поедаемость повысилась на 40%. В дальнейших же опытах суточные дозы в 25 и 150 г мочевины оказывались одинаково эффективными (критерием служила скорость расщепления волокон хлопка). Благодаря добавкам мочевины продолжительность пребывания корма в желудочно-кишечном тракте снижалась с 104 до 82 ч.

Если в грубом корме содержалось 7% сырого протеина, эффекта азотистой добавки уже не наблюдалось. Азот дольше оставался в рубце при низких концентрациях протеина в корме, чем при высоких. С другой стороны, при больших концентрациях аммиака в соке рубца потребление корма снижалось.

Минеральные вещества и вода. По имеющимся данным, высокое содержание фосфора в корме способствует

его поеданию. Для рационов жвачных оптимальным считается содержание 0,4% фосфора в сухом веществе корма. В опытах с молочными коровами показано, что при содержании 0,27% серы на сухое вещество рациона потребление корма существенно выше, чем при 0,19%. Рекомендуется, чтобы содержание серы в рационе составляло 0,2%. При высоких концентрациях *кобальта* (оптимальное содержание 0,1 мг на 1 кг сухого вещества корма) прием корма уменьшается, равно как и при избытке *фтора*. Данные о влиянии щелочных добавок противоречивы.

Сообщается, что при добавке к рациону из богатого концентратами гранулированного корма 2,5% $\text{Ca}(\text{OH})_2$ или 5% NaHCO_3 у молодняка крупного рогатого скота, а также у овец существенным образом возрастало потребление корма. То же отмечалось и при кормлении силосом. У лактирующих коров такого рода добавки вызывали снижение поедаемости. Добавка 2,6% NaHCO_3 приводила к снижению потребления корма на 6%; при щелочных добавках отмечено существенное увеличение потребления воды и повышение pH мочи.

Добавки NaCl , KCl или ацетата Na способствуют повышению осмолярности сока рубца, в результате чего снижается потребление корма. Еще больше оно снижалось при добавке NaCl и KCl , если животные получали мало воды. Это еще раз подтверждает, что осмолярность рубцовой жидкости необходимо рассматривать как важный фактор регуляции приема корма. Причиной снижения поедаемости может быть вода, содержащаяся главным образом в корме. Потребление сочного корма увеличивалось, если животные длительное время имели к нему доступ. Однако на высокопреваримой пастищной траве воздействия высокого содержания воды не наблюдалось. Сочетание райграса с сеном, напротив, вызывало отчетливое увеличение поедаемости. Питьевая вода или вода, имеющаяся на растениях, не играют никакой роли; добавка воды к сену или введение ее в рубец перед кормлением не снижали приема корма. При даче смешанных рационов (грубые корма, концентраты) следует учитывать, что при кормлении вволю соотношение «сухое вещество : вода» составляет 1 : 5. Количество принятого корма оказывает выраженное влияние на процессы пищеварения в рубце. С уве-

личением потребления корма длительность пребывания частиц сена снижалась от 75–95 до 65–80 ч, а число сокращений сетки во время еды и жвачки увеличивалось с 1100 до 1800 в сутки, что указывает на усиление моторики рубца. Увеличение потребления корма сопровождается и нарастанием силы сокращений. С увеличением дачи сена скорость расщепления хлопкового волокна в рубце не изменялась. Если с сеном скармливали концентраты, скорость прохождения возрастала, причем продолжительность пребывания сена увеличивалась, а переваримость сырой клетчатки понижалась.

При изучении на овцах и крупном рогатом скоте влияния уровня потребления корма на переваримость использовали широкий спектр рационов, а именно с содержанием сырого протеина от 13 до 27%, сырого жира от 1 до 12%, сырой клетчатки от 15 до 28% и безазотистых экстрактивных веществ от 42 до 62%. В качестве мерила уровня питания (УП) была принята потребность в корме для поддержания жизни (уровень основного обмена). Если дачу корма увеличивали на один уровень питания, переваримость падала на 0,9–5,1 единицы, в среднем — на 3,0 единицы. Рационы с низким содержанием сырой клетчатки (< 19%) оказывали более сильное депрессивное действие (3,7 единицы), чем рационы с содержанием клетчатки более 19% (2,1 единицы). Снижение переваримости вследствие повышенного потребления корма сопровождалось уменьшением потерь в виде метана и мочевины приблизительно на 1% на каждую единицу УП, в результате чего обменная энергия снижалась только на 1%. Таким образом, 2/3 энергетических потерь вследствие высокого потребления корма компенсируются благодаря снижению количества энергии, выделяемой с мочой и метаном.

Физическая форма корма. Уменьшение размеров частиц корма достигается путем размола и прессования. При скармливании тонко размолотого грубого корма скорость его прохождения возрастает. Связанное с этим повышение потребления корма (понижение переваримости сырой клетчатки были отмечены еще в 20-е годы) детально изучено. Так, добавка 25% груборазмолотого грубого корма в неразмолотые смеси для волов при свободном

доступе способствует лучшему поеданию кормов в отличие от той же смеси, даваемой в гранулированной форме.

Значение физической формы рациона и структуры составляющих его частиц продемонстрировано в опытах на овцах.

Рационы содержали 0, 20, 40 или 60% овсяной мякины в размолотой (сито 3 мм) и неизмельченной форме. Корма были или в натуральной форме, или гранулированными (12 мм). Поедаемость натуральных смесей особенно возрас- тала при добавлении размолотой овсяной мякины, причем и в том случае, когда доля мякины в рационе была высокой. У ягнят массой менее 27 кг этот эффект не обнаруживался.

Таким образом, жвачные способны и при скармливании «измельченных» рационов потреблять большое количество переваримой энергии. Решающая роль здесь принадлежит размеру частиц и способу обработки рациона. Эффективность размалывания и прессования повышается с увеличением доли сырой клетчатки в грубых кормах, и при использовании кормов более высокого качества (низкое содержание сырой клетчатки) может вновь снижаться. Так, механическая обработка соломы гранулированием или брикетированием способствует увеличению потребления, как это установлено в опытах на овцах, откормочных быках и молочных коровах.

Плотность корма. Плотность корма зависит от его химического состава и физической формы и тесно связана с его потреблением. Путем умножения величины плотности корма на величину переваримости можно получить показатель для характеристики кормовых средств. Разработанная с этой целью практическая система показала самое высокое потребление энергии в том случае, когда произведение плотности корма на коэффициент переваримости всего рациона составляло около 40. Потребление корма возрастает до определенной, «калорической плотности» (концентрации энергии), которая составляет 2,5 ккал переваримой энергии на 1 г корма. При превышении этой величины поедаемость снижается. Приводимые в литературе данные по плотности отдельных кормовых средств сильно различаются в зависимости от того, рассчитаны ли они по сухому весу или по испарению воды.

Кратность кормления. По мере увеличения кратности кормления возрастает потребление обычных рационов. При непрерывном доступе к корму поедаемость сена была на 21% выше, чем при доступе в течение 4,5 ч. Увеличение кратности кормления особенно повышает потребление неохотно поедаемого корма. Частое кормление небольшими порциями способствует тому, что жвачные лучше переносят корм чрезмерно тонкой структуры, поскольку обеспечивается более равномерная ферментация. Воздействие кратности кормления на потребление корма и продуктивность до сего времени еще недостаточно выяснено.

Скорость поедания корма. Существует положительная корреляция между количеством поедаемого за 1 мин корма и уровнем его потребления. В числе других факторов здесь играют роль и нижеследующие.

Структура грубого корма. Грубый корм позднего укуса поедается медленнее, чем скошенный в более ранние сроки. Гранулирование старого грубого корма отчетливо увеличивает быстроту его поедания. Высокопродуктивные коровы затрачивают 10,1 мин для поедания 1 кг искусственно высушенного клевера позднего укуса в виде резки и 4,4 мин — в прессованной форме. Для клевера более раннего укуса эти показатели составляют соответственно 7,2 и 3,9 мин.

Физическая форма концентрированного корма. Гранулированные концентраты поедаются значительно быстрее. Для поедания 1 кг плющеного, дробленого и гранулированного концентрированного корма высокопродуктивные коровы затрачивают 3,40; 3,71 и 2,39 минуты соответственно.

Состав концентрированного корма. Коровы отдают предпочтение отдельным видам зерна злаков в следующей последовательности (по мере убывания): ячмень, овес, пшеница. При добавках мочевины (> 1,5%) у крупного рогатого скота снижается скорость поедания корма, а следовательно, и его потребление. Добавками 5% сахара, 10% зеленой люцерновой муки или 1,5% эугустерей (90% NaH_2PO_4 + 10% лимонной кислоты) удается компенсировать отрицательный эффект мочевины. Комплексные смеси концентрированных кормов, включающие

многочисленные компоненты, в том числе минеральные вещества, поедаются медленнее, чем чистое зерно.

Другие факторы. Отмечены большие как индивидуальные, так и межпородные различия в скорости поедания корма (от 2 до 7 мин на 1 кг корма). Коровам черно-пестрой породы требовалось 4,8, джерсейской — 6,6 мин на 1 кг.

На своем месте в стойле коровой в среднем затрачивалось 4,8 минуты, при ожидании в доильном зале — 4 мин, при больших дачах — 3,7, при малых — 4,4 мин. Отмечено увеличение скорости поедания корма при ограничении времени доступа к нему.

Из пары одногорловых близнецов нестельные поедали корм быстрее, чем стельные, а лактирующие коровы, в свою очередь, быстрее нестельных. Наряду с этими факторами укажем и на значение социального ранжирования в стадах, которое оказывает влияние на формирование индивидуальных привычек при поедании корма.

Форма консервации. В сравнении с сеном силос того же происхождения поедается примерно на 20% хуже. Хотя причины этого явления еще окончательно не выяснены, но можно допустить участие следующих факторов.

1. Депрессивный характер действия силосного сока, молочной кислоты и других органических кислот, а также продуктов распада. Однако к этим данным, полученным путем вливания указанных веществ в рубец, следует отнести критически. Во всяком случае, слишком высокие концентрации молочной кислоты вызывают снижение поедаемости, что удается предотвратить добавками нейтрализующих веществ.

2. Частицы силоса дольше задерживаются в рубце, чем частицы сена. При кормлении силосом в равной мере удлиняются время поедания и время жвачки. В отличие от силоса частицы сена обладают большей ломкостью, что, возможно, ускоряет их механическое измельчение. Однако сухого вещества в рубце при кормлении силосом всегда меньше, чем при кормлении сеном, поэтому вместимость рубца не может служить лимитирующим фактором. Более быстрое усвоение силоса по сравнению с се-

ном наблюдалось, особенно в течение первых трех часов после кормления. При кормлении силосом на 1 кг сухого вещества потребляется больше воды, чем при кормлении сеном. Осмолярность сока рубца при кормлении силосом возрастает. Удалось установить, что при гиперосмолярности потребление корма снижается.

3. Депрессивное действие оказывает также высокое содержание в силосе сырого протеина и образующихся в нем азотистых метаболитов. В связи с тем, что гистамин угнетает моторику рубца, изучалось содержание этого соединения в силосах как возможного фактора, влияющего на поедаемость корма. Однако никакой связи между концентрацией гистамина и потреблением корма обнаружить не удалось.

Оказалось, что переваримость сухого вещества ($\times 1$), содержание сырого протеина ($\times 2$) и сырой клетчатки ($\times 3$), а также потребность в энергии ($\times 4$) определяли потребление корма на 93%. Таким образом, поедаемость сухого вещества = $17,60 + 0,209 \times 1 - 0,477 \times 2 - 0,293 \times 3 + 0,346 \times 4$.

Отрицательное значение величины содержания сырого протеина связывали с повышением концентрации азотсодержащих продуктов распада. Приведенная формула, однако, применима только для определенных условий кормления.

Отмеченные различия между сеном и силосом уменьшаются с увеличением содержания сухого вещества в силосуемой массе. Повышенное потребление подвяленной массы связывают с улучшением ее структуры. Именно она вызывает повышенное слюноотделение и более интенсивное расщепление целлюлозы как следствие большей буферной емкости. Концентрация кислот в силосе из подвяленной зеленой массы в общем ниже (в расчете на 1 кг сухого вещества), чем в силосе из влажной массы. В результате подвяливания затрудняется доступ микроорганизмов к клеточному содержимому.

Для поедаемости силоса имеет значение и его физическая форма. При одинаковом исходном материале поедаемость снижается в следующей убывающей последовательности: измельченный до длины частиц 2–4 см; неизмельченный; раздавленный. Лучшему потреблению

силоса способствуют также добавки мелассы, ферментных препаратов, специальных консервантов в момент силосования. Положительное действие приписывается и муравьиной кислоте, поскольку она подавляет нежелательное при силосовании брожение, вызываемое бактериями группы коли. Добавка метабисульфита натрия ухудшает вкусовые качества силоса, как и попадание в силос дождевой воды. Хорошо сохраняющийся силос, который к концу силосования не содержит остатка сбраживаемых углеводов (как, например, богатый белком силос из подвязенной массы), охотно поедается даже через несколько дней после выемки из силосной башни в отличие от силоса с большим количеством остаточных углеводов (кукурузный силос). Если коровы привыкли к употреблению определенного силоса, его поедаемость не снижается и при временной замене другим кормом.

Различия в потреблении сена и сенажа при добавках концентратов пропадают. При одновременном скармливании легкорастворимых углеводов, например в виде кормовой свеклы, поедаемость увеличивается, что связано с повышением целлюлолитической активности микроорганизмов.

В заключение можно сказать, что потребление силоса определяется химическим составом, физической формой, характером продуктов брожения (кислоты, кислотность, азотсодержащие вещества), а также привычками животных. Качественный и количественный состав продуктов брожения зависит от обработки силосуемой массы (подвязывание, добавка консервантов, техника силосования).

Пастбище. В условиях естественного поведения степень мотивационного возбуждения можно охарактеризовать по работе, проделанной животными с целью добить себе пищу (поиск пищи) и по количеству съеденной пищи.

Для изучения питания растительноядных животных применяется методика кормовых площадок. Суть ее в том, что на определенном участке тщательно регистрируется растительность, а затем туда помещают животных, после чего производится вторичный количественный учет растительности. Для определения количества

корма, поедаемого животными на пастбище, ему дают навеску окиси хрома. После собирают кал и, определив степень разведения окиси хрома, рассчитывают количество съеденного корма. Методика кормовых площадок дополняется хронометражными наблюдениями за пасущимися животными. Измерить потребление корма в условиях пастбища значительно труднее, чем в помещении. Для этой цели используют или вещества, содержащиеся в растениях, такие, как хромогены, азот, или добавляемые извне индикаторы типа окиси хрома. Животное на пастбище находится в значительно более сложных условиях окружающей среды, чем в помещении. Наряду с уже отмеченными факторами, влияющими на потребление корма, в условиях пастбища приходится учитывать и следующие.

1. Изменение вкуса различных видов растений в зависимости от сезона. Райграс особенно вкусен весной и осенью, лисохвост — весной, тимофеевка — летом и осенью, овсяница луговая — в течение всего сезона вегетации, клевер и злаки потребляются особенно хорошо по окончании периода быстрого роста, если только они не содержат избытка воды и имеют достаточно сырой клетчатки. Листьям отдается предпочтение перед стеблями.

2. Райграс поедается лучше, чем тимофеевка и лисохвост. Диплоидные сорта райграса поедаются лучше тетрапloidных (потребление выше на 16%), что может объясняться более высоким содержанием легкорастворимых углеводов.

3. Отсутствие явного отрицательного влияния на потребление корма высоких доз удобрения пастбищ азотом.

4. Движение животных во время пастьбы и связанная с этим возможность выбора способствуют более высокому потреблению корма, чем в условиях стойлового содержания. В среднем суточное потребление сухого вещества у коров составляет 13–14 кг (2,3–2,5 кг на 100 кг живой массы); ранней весной до выгона скота на выпас эти цифры ниже. Сочетанием различных благоприятных обстоятельств удается достичь приема корма более 18 кг сухого вещества на одно животное в день.

ГЛАВА 6. ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ПОЕДАЕМОСТИ КОРМА

Вопросы прогнозирования приема корма представляют большой интерес, особенно при содержании на приготовляемых промышленностью рационах и кормлении вволю. Для свиней и птицы имеются достаточно полные данные, которые являются важным вспомогательным средством в организации рационального кормления. Из-за большого разнообразия состава кормовых средств этот вопрос в приложении к жвачным еще не получил удовлетворительного решения.

До настоящего времени исходят из следующих положений:

- балласт представляет собой непереваримую часть органического вещества корма, причем в суточном рационе крупного рогатого скота массой 500 кг содержится 4,3 кг балласта;
- из других показателей применяются такие, как степень насыщения, скорость поедания корма, содержание сырой клетчатки и единица поедаемости;
- индекс питательной ценности учитывает взаимосвязь между переваримостью и потреблением корма.

Большинство данных получено для отдельных кормовых средств, кроме того, потребление сухого вещества корма может в значительной мере зависеть от типа рациона. Исходя из классификации грубого корма 1 кг крахмального эквивалента концентрированного корма можно заменить от 0,20 до 0,54 кг крахмального эквивалента грубого корма.

Коэффициент для замены концентрированного корма возрастает с улучшением качества грубого корма. Другим фактором, затрудняющим прогнозирование потребления корма, являются большие индивидуальные различия между животными одной породы и одного направления продуктивности. Сюда присоединяются и такие факторы, как продуктивность, число лактации, беременность и кондиция. Поэтому точное прогнозирование с помощью одной единственной переменной представляется маловероятным.

В последнее время сделаны попытки использовать для прогнозирования уравнения множественных регрессий. Наиболее эффективными факторами оказались концентрированный корм, переваримость и молочная продуктивность (при пересчете на базисную жирность). По всей вероятности, реальной возможности для более или менее точного прогнозирования потребления определенного рациона отдельными животными еще не существует. Решить этот вопрос только на базе изучения корма невозможно, поскольку большую роль здесь играет физиологическое состояние животного.

Потребление корма является решающим этапом сложного процесса регуляции обмена энергии в организме животного. Механизм контроля процесса потребления корма весьма сложен и находит свое объяснение в трех предложенных теориях регуляции; термостатической, хемостатической, а также в теории о роли физических факторов в растяжении стенок желудочно-кишечного тракта. В то время как у животных с однокамерным желудком сильнее выражена регуляция метаболитами крови, у жвачных дополнительно действует такой специальный фактор, как вместимость рубца, который утрачивает свое значение лишь при более высоком содержании энергии в корме.

Эти взаимосвязи получили свое объяснение лишь в интенсивных исследованиях последнего времени. Если переваримость энергии составляет менее 68–69%, то в регуляции потребления корма начинают доминировать физические факторы. В этом случае следует более четко разделять оценку переваримости (т. е. расщепление

питательных веществ корма без учета требуемого для этого времени) и скорость прохождения (время, требующееся для появления непереваренных компонентов рациона в кале или в каком-либо определенном месте желудочно-кишечного тракта). За счет физической формы скорость прохождения корма в отдельных отрезках тракта может несколько изменяться, поскольку, например, малые частицы корма быстрее покидают рубец, но дольше задерживаются в кишечнике. Помол и гранулирование грубых кормов, как это хорошо видно на примере соломы, в значительной мере способствуют повышению потребления корма. Если соотношение основных питательных веществ в корме находит свое выражение в переваримости, химический состав имеет значение и в смысле содержания специфических компонентов. Так, чувствительность увеличивается в последовательности: сладкое, соленое, кислое, горькое. Отмечено предпочтительное потребление отдельных кормовых растений. Заслуживает внимания и вариабельность в поедаемости определенных кормов у животных одного направления продуктивности.

Следует различать долговременную и кратковременную регуляцию приема корма. Первая включает ежедневно возникающий дефицит энергии как выражение потенциала продуктивности животного и его физиологического состояния (например, отложение жира). Кратковременное действие оказывают специфические вещества (например, ацетат) и факторы, способствующие более сильному наполнению рубца и всего пищеварительного тракта при низкой переваримости, а также экзогенные факторы, например консервирование. При этом имеет значение адаптация животных.

Регуляция потребления корма зависит от многих факторов, интенсивность действия которых в различных условиях меняется. Современное состояние наших знаний еще не позволяет точно выделить причинные связи в регуляции, однако данные последних лет способствовали более четкому пониманию значения потребления корма для продуктивности жвачных. Точное прогнозирование потребления какого-либо кормового средства

или рациона было бы очень желательным для современных систем кормления, однако сейчас оно еще недостижимо и возможно лишь для малых групп животных определенного направления продуктивности. В то же время наших знаний достаточно для того, чтобы сформулировать определенные принципы составления рационов. Уровень потребления энергии, который решающим образом определяет продуктивность, зависит от концентрации энергии в корме и от потребления корма. В отношении жвачных речь всегда будет идти и о том, чтобы наиболее полно использовать их способность к поеданию богатых клетчаткой кормовых средств для покрытия потребности в энергии.

Для зооинженера важно акцентировать внимание на поведенческих коррелятах пищевого возбуждения. Поведение голодного животного достаточно сложно, но складывается из двух основных компонентов: общей генерализованной голодной активности и активного целенаправленного поиска пищи. Это выражается в непрерывном двигательном и голосовом беспокойстве. Животное постоянно движется, мычит, обнюхивает пол и стены, вылизывает пустые кормушки, проявляет отчетливую требовательную реакцию на человека. Пищедобывательный стереотип у разных видов животных формировался в процессе эволюции. Например, характерным свойством пищевого поведения жвачных является то, что они не могут принимать пищу большими порциями. Жвачные продолжительное время либо пасутся, либо кормятся у кормушек.

У овец в процессе эволюции выработалась приспособленность к пастбищному содержанию. Овцы поедают почти все виды растений, что делает их особо ценными в практическом отношении, так как дает возможность использовать неудобья или пастбища после содержания на них других видов животных. Подвижные губы и острые зубы позволяют овцам низко скусывать траву, выбирать опавшие зерна и мелкие листья. На срывание травы и ее переваривание жвачные тратят до 30% всей потенциальной энергии, содержащейся в съеденном корме. Акт еды у жвачных весьма длителен

и может составлять в среднем около 30% времени суток при стойловом содержании и до 70% времени при пастбищном.

Поглощение корма открывает новую серию поведенческих актов, которые обеспечивают процесс насыщения, что вызывает снижение голодной мотивации. Поведенческим коррелятом насыщения будет общая успокоенность животного и отказ от еды. Теперь поведение животного переключается на другие формы активности. Таким образом, уровень потребления пищевых веществ, который решающим образом определяет продуктивность сельскохозяйственных животных, зависит не только от концентрации энергии в корме, но и от характера потребления корма и регуляции пищевого поведения.

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

ПИЩЕВАРЕНИЕ У ЖВАЧНЫХ

ГЛАВА 7. ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ РАСТИТЕЛЬНОЯДНЫХ

Вслед за приемом и поглощением корма следует этап расщепления сложных полимерных структур до мономеров. Это происходит под влиянием гидролитических ферментов. Образующиеся мономеры всасываются во внутреннюю среду организма. Начальный этап ассимиляции пищи, т. е. превращение исходных пищевых структур в компоненты, лишенные видовой специфичности и пригодные к всасыванию и участию в промежуточном обмене, обозначается как *процесс пищеварения*.

Способность разных видов животных усваивать корма определенного качества сформировалась в ходе эволюции. В связи разным характером питания и разными условиями жизни животных в процессе филогенеза по разному развивается и пищеварительный аппарат. Растительная пища менее питательна, чем животная, и поэтому травоядные животные вынуждены поглощать значительно больше корма, чем плотоядные. Так, корова весом 600–700 кг съедает в день около 100 кг корма. В связи с этим у травоядных пищеварительный тракт значительно длиннее, чем у плотоядных. Вот некоторые данные, показывающие различия в отношении длины туловища к длине кишечника у различных видов животных.

Летучая мышь — 1:2	Кролик — 1:10
Горностай — 1:4	Лошадь — 1:12
Собака — 1:5	Корова — 1:20

Как видно, питание труднопереваримыми веществами, особенно богатыми клетчаткой, во всех группах животных приводит к удлинению пищеварительного канала и сопровождается развитием его дополнительных отделов. Особенное показателен в этом отношении пищеварительный тракт жвачных, в пищеварении которых огромную роль играют симбионты (бактерии и простейшие). Аналогичное усложнение пищеварительной системы отмечается и у мелких жвачных — задние отделы кишечника у мелких травоядных млекопитающих хорошо развиты и предназначены для протозойного и бактериального гидролиза целлюлозы.

На основании изучения пищеварительной системы можно сделать заключение, что основным направлением эволюции растительноядных видов, начиная с раннего миоцена (4-й период кайнозойской эры) был переход от белково-липоидного к клетчатковому питанию. Этот процесс был весьма ускорен за счет происходившего в период плиоцена процесса великого остеопения суши. Смена белкового типа питания на клетчатковый означает переход от питания высококалорийными, но труднодобываемыми кормами к потреблению малокалорийных, но легкодобываемых кормов. Этот переход привел к сокращению индивидуального участка и, следовательно, к уменьшению подвижности животных, к увеличению общего объема потребляемых кормов и к соответствующему адаптивному морфофизиологическому изменению желудочно-кишечного тракта.

С упрощением отыскания пищи упрощаются локомоторные органы, редуцируются органы чувств: обоняние, зрение, вкус. Изменяется и пищеварительная система. Так, с увеличением объема потребляемой пищи усиливается жевательная мускулатура. Изменяется при этом характер движения челюстей (перетирание), а в связи с этим преобразуется и зубной аппарат (буторчатость заменяется складчатостью). Происходит редукция чувствительных сосочков языка, увеличивается размер пищеварительной трубки, увеличивается длина тонкого и толстого отделов кишечника. Изменяется печень, и, поскольку при поедании малокалорийной пищи желчь

должна выделяться непрерывно, это в ряде случаев приводит к редукции желчного пузыря (у лошадей, лосей, оленей, верблюдов). Адаптация пищеварительного аппарата произошла в полном соответствии с классическими представлениями, идущими от Кювье (1812), который считал, что при смене условий существования органы одной системы преобразуются более или менее синхронно в одном и том же направлении. Это положение хорошо иллюстрируется на примере адаптивных перестроек отделов пищеварительного тракта.

Таким образом, часть млекопитающих в процессе исторического развития перешла на питание растительными кормами, которые резко отличаются от кормов животного происхождения.

1. Растительные корма легко доступны для потребления, но не столь выгодны для переваривания и усвоения.

2. Растительные корма значительно уступают кормам животного происхождения по питательной ценности.

3. Растительные корма содержат, в отличие от животных кормов, большой процент углеводов, в том числе труднопреваримых (целлюлоза, гемицеллюлоза и др.).

4. Основной структурный компонент тела растений — целлюлоза (клетчатка) у большинства животных не расщепляется из-за отсутствия в пищеварительных соках фермента целлюлазы. Этот фермент синтезируется лишь бактериями, простейшими и некоторыми беспозвоночными. Что касается млекопитающих, то они не способны синтезировать целлюлазу. Поэтому использование млекопитающими растений в качестве пищи может быть реализовано только с помощью микроорганизмов-симбионтов, способных синтезировать и секретировать целлюлазу.

5. Растительные корма характеризуются низким содержанием протеина и липидов и, что особенно существенно, бедным аминокислотным составом. Питание грубыми растительными кормами повлекло за собой возникновение многих анатомо-физиологических преобразований органов пищеварения: изменение зубной системы, увеличение объема пищеварительного тракта, образование специальных камер (преджелудков и слепой кишки).

ГЛАВА 8. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ В РОТОВОЙ ПОЛОСТИ У ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Жвачные животные занимают особое место среди других растительноядных. Это прежде всего связано с их огромной хозяйственной важностью. Кроме того, жвачные отличаются уникальными особенностями функционирования пищеварительного аппарата. Только знание этих особенностей может ориентировать на решение прикладных задач, связанных с их рациональным кормлением.

Первичная обработка корма в полости рта. Коровы и мелкие жвачные осуществляют прием пищи, используя все компоненты ротовой полости: язык, губы, зубы, щеки, десны, твердое и мягкое небо и слюнные железы. Поиск корма, его оценка происходят с использованием анализаторов: зрительного, обонятельного и тактильного (осаждания). Примером высокой значимости обоняния в приеме корма является отказ от выпаса на территории, где недавно вносились минеральные удобрения, тогда как сконченная на этом участке трава охотно поедалась. Используя возможности анализаторов, можно сделать корм привлекательным для животных, применяя вкусовые добавки и ароматизаторы.

Крупный рогатый скот пользуется для захвата травы, сена, силоса языком, имеющим острые ороговевшие сосочки. На пастбище корова захватывает траву и удерживает ее между резцами нижней челюсти и дентальной пластинкой резцовой кости. Обрывание пучка травы происходит в результате рывка головой. Прием сочного корма

из кормушки в основном проходит с использованием языка, а поедание мучнистых комбикормов происходит с помощью губ. Овцы захватывают корм раздвоенной верхней губой и языком, траву подрезают резцами. Мелкие жвачные способны использовать травостой после выпаса крупного рогатого скота, поскольку могут подрезать растения на более низком уровне.

Во время **жевания** корм измельчается в результате координированных движений челюстей, причем коренные зубы способны перемещаться и в вертикальном, и в боковом направлении. Боковыми движениями корм по-переменно перетирается на одной стороне челюсти. В ходе жевания корм измельчается, смачивается **слюной** и подготавливается к проглатыванию. Растворение слюной вкусовых веществ обеспечивает возникновение вкусовых ощущений. Грубые корма измельчаются до частиц размером 12–15 мм. При кормлении недробленым зерном большая часть зерен поступает в рубец неразжеванными. Для подготовки одного пищевого корма корове необходимо сделать 15–30 жевательных движений, а овцам 5–10. Жевание способствует слюноотделению и может влиять на состояние насыщения.

Особенности слюноотделения у жвачных. Образование у жвачных функциональной связи системы пищеварения с определенными видами симбионтов требует и соответствующей специфики секретируемых пищеварительных соков и, в первую очередь, слюны.

Значение слюны состоит в:

- **обеспечении** микроорганизмов жидкостью и электролитами;
- **регуляции** кислотно-щелочного равновесия рубца: pH слюны = 8,1–8,8;
- **смачивании** и мацерации корма при жевании, глотании и отрыгивании жвачки;
- **обеспечении** процессов всасывания и поддержания водного баланса организма;
- **участии** в азотистом обмене (экскреция мочевины);
- **секреции** аскорбиновой кислоты: со слюной у крупного рогатого скота выделяется в сутки около 86 мг аскорбиновой кислоты, которая активизирует микро-

флору рубца и подавляет рост некоторых патогенных микроорганизмов;

- выполнении защитной роли при пищевых отравлениях.

Количество слюны, ее состав определяются структурой корма, моторикой рубца, интенсивностью жвачки и особенно характером бродильных процессов в рубце, в первую очередь, pH содержимого рубца (оптимум pH рубца около 6,8). В слюне взрослых жвачных ферменты отсутствуют. У коровы в сутки отделяется 90–190 л слюны, у овцы 6–16 л. Околоушные слюнные железы жвачных секретируют непрерывно (так называемая «спонтанная» или хроническая секреция). Подчелюстные и подъязычные железы секретируют только при приеме корма. Повышает уровень секреции грубый корм, снижают размельченные корма, влажные корма. В осуществлении непрерывной секреции участвуют рефлексы с механорецепторами (растяжение стенок рубца) и хеморецепторами преджелудков. Накапливающиеся в ходе брожения кислоты могли бы повысить кислотность рубцового содержимого, однако существенного подкисления не происходит из-за того, что рефлекторно выделяется большое количество щелочной слюны, нейтрализующей кислые продукты.

Введение в рубец растворов уксусной и молочной кислот приводит к усилению секреции слюны, а если на фоне усиленной секреции слюны ввести в рубец соду, то секреторная активность околоушных слюнных желез существенно снижается. Скармливание животным кислого сироса, содержащего большое количество органических кислот, вызывает активную секрецию слюны. При этом слюна становится более щелочной и содержит больше органических веществ. Повышение внутрирубцового давления за счет раздувания введенного через фистулу баллона или помещение в рубец груза усиливает непрерывную секрецию слюны, а понижение давления внутри рубца, напротив, вызывает снижение секреторной активности. Новокаиновая блокада чревных нервов и пограничного симпатического ствола прерывает стимулирующие импульсы, поступающие со стороны рубца.

Таким образом, непрерывное отделение слюны околоушной железой обусловлено влиянием химических и механических раздражителей, обеспечивающих тоническое возбуждение слюноотделительного центра. Раздражителями,

поддерживающими его тонус, являются умеренное растяжение стенок рубца кормовыми массами, сокращения преджелудков, образование в процессе брожения летучих жирных кислот.

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

В опытах на лактирующих овцах показано, что наивысшие показатели секреции слюны наблюдаются в первый месяц лактации, затем в связи со снижением уровня секреции молока уменьшается и объем секретообразования в слюнных железах. Минимум секретообразования в слюнных железах приурочен ко времени запуска.

Определенная взаимосвязь отмечается между химическими компонентами слюны и составом молока у лактирующих животных. При уменьшении в молоке количества жира и белка, наблюдающемуся в конце лактационного периода, существенно снижается и содержание основных компонентов слюны (сухой остаток, карбонаты, бикарбонаты, азотистые вещества). Усиление работы слюнных желез с наступлением лактации объясняется интенсивным обменом веществ, усиливанием функций органов пищеварения, которое напрямую не связано с объемом потребляемой пищи, а является следствием функциональных перестроек организма, наступающих в этот период. Следует учитывать, что слюна не только регулирует состояние кислотно-щелочного равновесия в рубце, но и является источником белковых, минеральных и азотистых веществ, которые, поступая в пищеварительный тракт, используются организмом как пластический и энергетический материал, необходимый и для образования составных частей молока.

Экскретируемое со слюной азотистое вещество *мочевина* при попадании в рубец разрушается уреазами мик-

рофлоры до аммиака, который используется в процессах микробиального синтеза для образования аминокислот и последующего синтеза микробного и протозойного белка. Наиболее эффективно проходит экскреция мочевины и окколоушной железе (20–30 мг%), что выше содержания этого соединения в крови (10–15 мг%), тогда как в секрете подчелюстной и подъязычной желез мочевины явно меньше (10–15 мг% и 8–10 мг%).

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

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

Общее количество выделяемой жвачными слюны в значительной степени зависит от химического состава и физической формы корма: так, при поедании силоса и травы слюны выделяется меньше, чем при поедании сена. У жвачных животных слюна имеет сравнительно низкое

поверхностное натяжение, почти в 1,5 раза ниже воды. Это свойство слюны препятствует образованию пенистой массы в рубце и сетке.

Регуляция слюноотделения. Околоушные слюнные железы крупного рогатого скота и других жвачных животных функционируют непрерывно, но уровень секреции увеличивается во время жвачки и приема корма. Качество и количество секрета слюнных желез зависит от характера и состава пищи, прежде всего ее физико-химических показателей.

Состав слюны может существенно варьировать в зависимости от участия в регуляции слюноотделения тех или иных нервов. При стимуляции симпатических нервов слюна выделяется обычно в небольшом количестве и содержит значительное количество органических веществ. Слюна, выделяющаяся при раздражении парасимпатических нервов, является более жидкой и содержит меньше органических веществ. Поэтому симпатические нервы называют трофическими, а парасимпатические — секреторными. Парасимпатические влияния на слюнные железы являются более сильными, чем симпатические.

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

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

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

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

Глотание — двигательная реакция, благодаря которой пищевой комок переводится из полости рта по пищеводу в желудок. Акт глотания делится на две фазы: произвольную и непроизвольную.

В произвольной фазе пищевой комок движениями языка передвигается к его спинке. Затем происходит прижимание комка к твердому небу и перемещение его в глотку. С момента перемещения комка за небные дужки начинается непроизвольная фаза глотания. Раздражение рецепторов мягкого неба вызывает сокращение некоторых мышц, в том числе приподнимающих мягкое небо. При этом полость рта отделяется от глоточного пространства и замыкается носоглоточное пространство, где находятся хоаны и отверстия евстахиевых труб. Язык, проталкивая пищевой комок, надавливает на надгортанник и закрывает вход в дыхательные пути. Подъязычная кость и горталь поднимаются вверх. В результате вход в горталь плотно замыкается. Пищевой комок может теперь попасть только в отверстие пищевода, расширенного в результате сокращения некоторых мышц. Весь этот процесс занимает 0,5–1,0 с.

При глотании продвижение плотного пищевого комка по пищеводу обеспечивается перистальтическими движениями его стенки. Движения пищевода вызываются рефлекторно при каждом глотательном акте.

Глотание является типичным рефлекторным актом. До поступления пищи за небные дужки все процессы сокращения мышц являются произвольными. С момента поступления пищи за небные дужки процесс не зависит от коры головного мозга. Обязательным условием глотания является возбуждение рецепторов мягкого неба. Если его слизистую оболочку смазать новокаином, то глотание становится невозможным. Центр глотания находится в продолговатом мозгу. Во время глотания тормозится возбуждение дыхательного центра и происходит некоторое учащение сердцебиения.

ГЛАВА 9. ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У ЖВАЧНЫХ

Жвачным животным относятся: крупный рогатый скот, овцы, козы, лось, антилопы, жираф, а также мозоленогие (верблюд, лама, альпака, гуанако, викинья). Мозоленогие не имеют книжки. Жвачные животные имеют самый сложный желудок среди растительноядных млекопитающих. Желудок жвачных является классическим примером целесообразной соразмерности части и целого, единства формы и функции. Причинами возникновения многокамерного желудка следует считать следующие: 1) темп накопления пищевой массы и поглощение ее больших количеств значительно превосходит скорость ее химической обработки, в связи с чем часть желудка превращается в «депо» пищи; 2) часть желудка превращается в «бродильный чан», где труднопереваримая пища до усвоения подвергается бактериальному брожению.

Строение желудка жвачных. Желудок жвачного морфологически и функционально состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга (см. рис. 1). Три первых отдела не имеют желез и составляют в совокупности так называемый преджелудок, где пища подвергается механической и бактериальной обработке. Сычуг устроен как типичный однокамерный желудок, слизистая оболочка которого содержит железы, выделяющие желудочный (сычужный) сок. У коров массой в 550–650 кг желудок весит 75–125 кг. У взрослой коровы на долю рубца приходится 57%, книжки — 20%, сетки — 7%, сычуга — 11% от общего объема желудка.

Рис. 1
Преджелудки козы

1 — рубец; 2 — желоб; 3 — сетка; 4 — смыч; 5 — книжка.

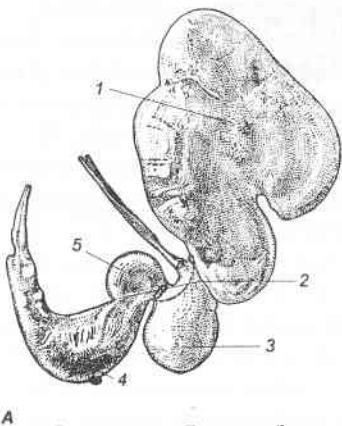
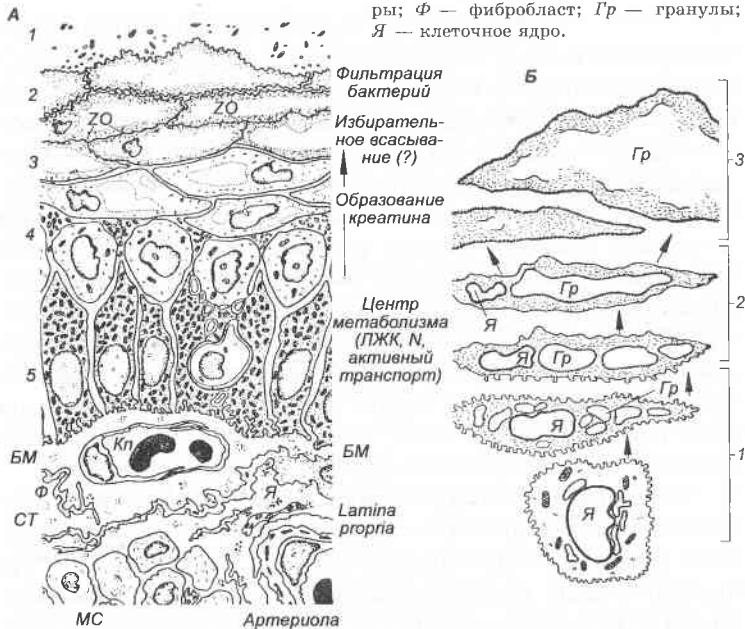


Рис. 2
Строение стенки рубца

A — общий вид; 1 — просвет, 2 — Str. corneum, 3 — Str. transitionale, 4 — Str. spinosum, 5 — Str. basale; *B* — изменение клеток от Str. spinosum до Str. corneum: 1 — Str. spinosum, 2 — Str. transitionale, 3 — Str. corneum (внизу слева — грушевидная, вверху — чешуйчатая ороговевшая клетка). ZO — Zonulae occludentes; BM — базальная мембрана; CT — соединительная ткань; MC — мышечный слой; Кп — капилляры; Ф — фибробласт; Гр — гранулы; Я — клеточное ядро.



Стенка преджелудков образована тремя оболочками: серозной, мышечной и слизистой. Доля слизистой оболочки от всей массы органа составляет примерно 51–75% (рис. 2).

Слизистая оболочка рубца и ее функции. Слизистая оболочка рубца представлена плоским многослойным эпителием, слегка ороговевшим и образующим ворсинки,

которые увеличивают поверхность рубца примерно в 7 раз. У крупного рогатого скота насчитывается около 520 тысяч ворсинок. Ворсинками покрыто около 80–85% всей поверхности слизистой. Встречаются ворсинки разной формы — лентовидные, листовидные, куполообразные, в виде язычков, бородавок и т. п. Размеры их колеблются в пределах от 2 (длина) × 1 мм (ширина) до 9 × 3 мм. В различных зонах рубца за счет образования ворсинок активная поверхность может увеличиваться в 14–21,6 раза. Нередко в рубце крупного рогатого скота встречаются ворсинки размером более 12 × 5 мм. Наибольшая плотность крупных ворсинок у всех изученных животных наблюдается в преддверии рубца. Описаны как видовые различия в строении рельефа слизистой оболочки рубца, так и не зависящие от видовой принадлежности принципиально сходные структуры, определяемые типом питания. Рельеф слизистой оболочки рубца у диких животных, питающихся грубым кормом, соответствует таковому у домашних жвачных. У животных, предпочитающих мягкую пищу (жираф, газели), во всех зонах рубца слизистая плотно и равномерно покрыта ворсинками. Самые крупные ворсинки, по-видимому, имеются в рубце жирафы (22 × 7 мм).

Многослойный эпителий толщиной 200–300 микрон насчитывает 15–20 рядов клеток, разделенных на 4 слоя — базальный, остистый, переходный, роговой. Базальный слой (Str. basale) состоит из одного ряда клеток, непосредственно контактирующего с базальной мембраной, разделяющей эпителий и собственную пластинку слизистой оболочки (Lamina propria). Клетки примыкают к базальной мемbrane либо своим уплощенным основанием, либо длинными цитоплазматическими отростками, которые отходят как от основания клетки, так и от боковых ее поверхностей. Клеточные ядра округлой или овальной формы располагаются в нижней трети клетки. В клетках много митохондрий. Остистый слой (Str. spinosum) состоит из 2–20 рядов клеток неправильной многоугольной формы, сильно вытянутые отростки которых могут достигать базальной мембраны. Шиповатая форма клеток объясняется наличием многочисленных коротких

отростков, при помощи которых соседние клетки контактируют друг с другом. Ядра клеток имеют округлую форму, а митохондрий отмечается меньше, чем в клетках базального слоя. По мере приближения к *переходному слою* (*Str. transitionale*) клетки эпителия уплощаются и ориентируются параллельно поверхности слоя. Этот слой морфологически неоднороден и состоит из 2–3 рядов сильно уплощенных клеток со складчатыми мембранами. В клеточных ядрах наблюдается уплотнение ядерного материала и сморщивание. По периферии клеток накапливается плотный фибрillлярный материал. Клетки содержат как более крупные гранулы, так и тонкие фибрillлярные и ламеллярные структуры. Переход к *роговому слою* (*Str. corneum*) происходит внезапно, как своего рода «скачок в ороговении». При этом во многих ороговевших клетках сохраняются дериваты ядер, содержащие ДНК. Различают три типа клеток. Чешуйвидные клетки особенно тесно скреплены между собой. В чешуйвидных роговых клетках можно обнаружить максимум одну щелевидную полость. Эти клетки состоят из однородного или ячеистого рогового вещества. Веретенообразные клетки характеризуются наличием широкой периферической зоны кератина и расширенным внутриклеточным пространством с аморфным и гранулярным содержимым. Клеточные мембранны обоих типов клеток сильно складчаты. Отмечены также и грушевидные клетки, которые характеризуются наличием толстой ороговевшей стенки, в центре большого клеточного пространства располагается фибрillлярный материал. При слущивании (десквамации) отделяются связанные между собой роговые чешуйки или отдельные роговые клетки. В местах соединения соседних клеток в эпителии рубца образуются десмосомы, пронизанные тонофибрillлами. Клетки *Str. basale* связаны с базальной мембраной гемидесмосомами (полудесмосомами). В *Str. spinosum* и *Str. transitionale* образуется значительно больше десмосом, чем в *Str. basale*. Размеры межклеточных пространств уменьшаются по мере перехода от *Str. basale* к *Str. transitionale*. Уже в *Str. basale* и *Str. spinosum* обнаруживаются слияния наружных листков клеточной мембра-

ны. Эти *Macule occludentes* располагаются в области десмосом двух соседствующих клеток. На границе между *Str. transitionale* и *Str. corneum* располагаются вытянутые в длину слияния мембран, которые в виде *Zonulae occludentes* замыкают межклеточные пространства. Межклеточные щели между чешуйвидными роговыми клетками *Str. corneum* очень узки.

Детальный анализ ультраструктуры эпителиального слоя, выстилающего поверхность рубца, показывает, что стенке рубца и особенно слизистой принадлежат важные физиологические функции, в первую очередь, в поддержании постоянства рубцового содержимого. Благодаря системе замыкательных пластинок (*Zonulae occludentes*) внутреннее содержимое рубца надежно отгораживается от внутренней среды организма, прежде всего от собственной пластинки слизистой (*Lamina propria mucosae*). В ней локализована мощная капиллярная сеть слизистой оболочки рубца, разветвления которой проникают почти до самого эпителия.

Слизистая обладает двусторонней проницаемостью, благодаря чему обеспечивается пассивный транспорт воды и ионов в кровь и обратно по законам осмоса и активный перенос веществ путем фаго-, пино- и экзоцитоза. Особую роль играет базальный слой, осуществляющий активный транспорт метаболитов, в первую очередь летучих жирных кислот (ЛЖК) и аммиака. Благодаря возможности транспортировки метаболитов из крови в полость рубца организм хозяина может влиять на популяцию микроорганизмов.

Роговой слой эпителия рубца выполняет роль надежного бактериального фильтра. Бактерии обнаруживаются лишь в лопнувших грушевидных роговых клетках или широких межклеточных промежутках между этими клетками. Поверхностные слои определяют прохождение воды и растворимых метаболитов через эпителий. Если на поверхность слизистой со стороны полости рубца воздействует гидростатическое давление порядка 20–40 см вод. ст., то прохождение воды в сторону серозной оболочки усиливается. Давление со стороны серозной оболочки вызывает постепенное и сильное увеличение

потока воды в сторону полости. В этих условиях наблюдается расширение межклеточных пространств и повреждение эпителия, выражющееся в образовании вакуолей. Такое состояние может способствовать поступлению воды в рубец и разжижению его содержимого при ацидозе.

Барьерные функции поверхностных слоев связаны главным образом с областью Zonulae occludentes. Именно здесь прохождение веществ затруднено, если не становится совсем невозможным. Не исключено, что эта область выполняет функцию избирательного абсорбционного фильтра, проницаемого для высокомолекулярных веществ с величиной частиц 75 Å. Сильноразветвленная подсистема каналцев Zonulae occludentes, образованных щелевидными межклеточными промежутками, создает благоприятные условия для транспорта веществ между клетками. Внутриклеточному транспорту способствуют многочисленные контакты между соседствующими и даже сильно удаленными друг от друга клетками. Предполагается, что в глубоких слоях эпителия рубца существует еще один функциональный барьер, лимитирующий поток воды через стенку рубца.

Поглощение, накопление и внутриклеточное переваривание высокомолекулярных веществ, а также транспорт их через поверхностные слои слизистой оболочки рубца осуществляются системой фагосом и гетеролизосом, осуществляющих контролируемый транспорт через эпителий рубца. Даже роговые клетки сохраняют способность к образованию мембранных везикул, в связи с чем клетки могут выполнять такие важные функции как фаго- и экзоцитоз. Мембранные везикулы могут двигаться внутри клеток, минуя ячейки кератинового скелета роговых клеток. Диффузно распределенные в Str. corneum гидролазы (эстеразы, кислая фосфатаза) начинают переваривание веществ, оказавшихся в результате фагоцитоза в гетеролизосомах.

Процессы диффузии через эпителий рубца в значительной степени определяются более высокой проницаемостью для лиофильных метаболитов, чем для гидрофильных. Это объясняется тем, что липиды легче проходят через липидные участки мембран, тогда как гидрофиль-

ные вещества должны диффундировать через заполненные водой поры. Таким образом, диффузия зависит не только от химических или электрохимических градиентов, но и от физико-химических свойств самого диффундирующего метаболита. Качественные различия в проницаемости цитоплазматических мембран в условиях неодинакового распределения этих параметров в клетке составляет предпосылку активного направленного транспорта, что особенно важно в тех случаях, когда не учитывают специфические переносчики.

Это положение получило следующее экспериментальное подтверждение. Торможение транспорта Na^+ убаином (специфическим ингибитором $\text{Na}^{+}, \text{K}^+$ -АТФазы) отмечается только в том случае, если ингибитор воздействует с серозной стороны слизистой оболочки. По отношению к крови содержимое рубца электроотрицательно, и этот электрохимический потенциал объясняется транспортом Na^+ . Транс-эпителиальная разность потенциалов увеличивается с ростом концентрации Na и исчезает при подавлении транспорта убаином или при кислородном голодании. В опытах *in vitro* в рубце овец зарегистрирован максимальный потенциал 15 мВ, а у телят — 36 мВ; *in vivo* разность потенциалов у овец составляет около 30 мВ. Таким образом, более половины Na из корма и слюны (у овец 1200 мэкв) активно транспортируется через эпителий рубца.

Наряду с механизмом ионного насоса для сильных электролитов в рубцовом эпителии обнаружен и неспецифически действующий насос для активного транспорта слабых электролитов. Движущей силой такого насоса является постоянство электрохимической разности потенциалов водородных ионов между тканью и окружающими внутренними жидкостными средами (кровь, лимфа). При этом в клетки эпителия могут входить и диссоциированные, и недиссоциированные молекулы, а в кровь поступают только недиссоциированные соединения.

Метabolизм рубцового эпителия оказывает влияние и на пассивный транспорт, осуществляемый путем диффузии. Это происходит, во-первых, при транспорте диссоциированных веществ под действием рубцового потенциала, который стимулирует диффузию из рубца в кровь анионов и тормозит этот процесс для катионов. В соответствии с электрохимической разностью потенциалов

диффузия одновалентных катионов становится возможной при 3-кратном, а двухвалентных катионов 9-кратном превышении концентрации этого иона в крови. Во-вторых, на химический градиент влияет использование диффундирующих метаболитов в обмене веществ эпителия рубца. Градиент потенциала утрачивает непрерывность и становится ступенчатым. В этих случаях поглощение метаболитов тканями ускоряется, а дальнейший транспорт в пределах ткани замедляется. Эти выводы основаны на исследованиях транспорта летучих жирных кислот. В опытах *in vitro* скорость поглощения слизистой оболочкой в сторону полости рубца оказалась прямо пропорциональной, а скорость транспорта в сторону серозной оболочки обратно пропорциональной скорости превращений уксусной, пропионовой и масляной кислот. При подавлении обмена веществ в условиях аноксии различия в направлении диффузационных процессов исчезают.

Количественная сторона обмена веществ в рубце тесно связана с абсолютной величиной площади внутренней поверхности. При этом на свободных от ворсинок поверхностях поглощение веществ на 1/3 ниже, чем на тех участках, где плотно располагаются ворсинки. Уменьшение скорости всасывания метаболитов в рубце при склеивании ворсинок можно объяснить уменьшением площади активной поверхности всасывания.

Превращения веществ в рубце. Летучие жирные кислоты (ЛЖК). Концентрация ЛЖК в рубце определяется равновесием между образованием ЛЖК и их превращением, с одной стороны, и всасыванием и переходом в другие отделы — с другой. В кровь поступает от 13 до 15% всех образовавшихся в рубце ЛЖК. Проникновение ЛЖК через рубец происходит очень быстро — спустя 5–30 мин после введения в рубец смеси ЛЖК концентрация ЛЖК в яремной вене достигала «пика». Транспорт ЛЖК из просвета рубца можно представить как диффузию, модифицированную в результате функциональной активности тканей. Факторами, влияющими на всасывание ЛЖК и транспорт их в эпителии, являются pH абсорбируемого раствора, степень диссоциации ком-

понентов, общая концентрация ЛЖК, липофильность, метаболизм кислот в ткани стенки рубца и активные транспортные механизмы.

Скорость всасывания возрастает со снижением pH и составляет *in vivo* при pH 5,7 более 7,5 мМ. При ацидозе рубца (pH 4–5) следует ожидать увеличения скорости роста всасывания в 2–4 раза. Скорость всасывания возрастает по мере увеличения общей концентрации кислот, и такая зависимость справедлива для физиологического диапазона pH от 5,7 до 6,7, когда ЛЖК присутствуют в виде анионов. При этом скорость всасывания различных ЛЖК характеризуется следующей последовательностью: масляная кислота — пропионовая кислота — уксусная кислота. В венозной крови, оттекающей от рубца, последовательность концентраций для всасываемых кислот обратная. Одна из причин различной скорости всасывания ЛЖК заключается в увеличении липофильности недиссоциированных кислот по мере возрастания числа С-атомов в молекуле. Другая причина состоит в различном масштабе превращений отдельных кислот в эпителии рубца. В опытах *in vitro* за 2,5 часа 1 см² слизистой оболочки рубца абсорбирует со стороны рубца 6,48 мкмоля уксусной, 14,1 мкмоля пропионовой, 13,8 мкмоля масляной кислот. Со стороны серозной оболочки были обнаружены 2,14 мкмоля уксусной, 2,66 пропионовой, 1,18 мкмоля масляной кислоты. Недостающее количество кислот было израсходовано в процессе обмена веществ. При повышении концентрации ЛЖК со стороны рубца существенно возрастает транспорт масляной кислоты в сторону серозной оболочки за счет насыщения реакций обмена. Транспорт пропионовой кислоты в сторону серозной оболочки ускоряется в присутствии бутират и ацетата. Очевидно, необходимая для транспорта разность электрохимических водородных потенциалов постоянно поддерживается за счет диссоциации угольной кислоты карбоангидразой, локализованной в стенке рубца.

Концентрация в рубце молочной кислоты, образующейся в ходе брожения, при высоком содержании углеводистых кормов в рационе может достигать 150 ммоль/л. Повышение концентрации молочной кислоты сопровождается

резким понижением рН. При рН < 5,5 наблюдается линейная зависимость увеличения всасывания лактата от его концентрации в полости рубца. Затрудненная диффузия молочной кислоты через плазматические мембранны объясняется, по-видимому, сильной гидратацией ее молекул — при рН 5,2 всасывание ЛЖК происходит в 5–10 раз быстрее, чем всасывание молочной кислоты. Возможно, что ЛЖК оказывают конкурирующее влияние на всасывание лактата.

Глюкоза активно транспортируется (транспорт блокируется моноиодацетатом) через эпителий рубца. Всасывание глюкозы возрастает по мере увеличения концентраций, вплоть до насыщения транспортных механизмов. При обычных условиях кормления концентрация глюкозы исключительно мала и процесс ее всасывания из рубца не имеет значения. Лишь при высоком содержании в рационе крахмала концентрация глюкозы возрастает до 27 мг%, что приводит к тяжелым расстройствам пищеварения.

Небелковые соединения азота. Для NH₃ и мочевины эпителий рубца представляет собой своего рода «промежуточную станцию». В физиологических условиях имеет значение всасывание NH₃ из полости рубца и транспорт мочевины в обратном направлении; NH₃ очень быстро диффундирует через стенку рубца, тогда как для NH₄ слизистая малопроницаема. Для азотистого баланса жвачных животных существенное значение имеет обратный поток мочевины через слизистую оболочку рубца. Особенно ярко это проявляется при бедном белковом питании — при дефиците белков клиренс рубца для мочевины может превышать почечный клиренс.

Представления об активном транспорте мочевины обоснованы данными о возможном перемещении ее против градиента концентрации и необходимости АТФ для поддержания оптимального уровня транспорта. От 60 до 70% мочевины при обратном поступлении ее в полость рубца расщепляется уреазой слизистой оболочки, что приводит к образованию новых порций аммонийного азота. Можно думать, что транспорт мочевины ускоряется благодаря ее гидролизу в пределах слизистой, поскольку

более мелкая и более липофильная молекула NH₃ может легче, чем мочевина, преодолеть диффузионный барьер эпителия. Таким образом, уреолитическая активность стенки рубца и транспорт мочевины связаны положительной корреляцией. При повышении осмолярности содержимого рубца увеличивается и поступление мочевины, входящей вместе с «растворителем» — водой.

Аминосоединения. Ориентировочные подсчеты показывают, что всасывание аминного азота в рубце может достигать 6% всего абсорбируемого в рубце азота. Из 11 различных аминосоединений, появляющихся в рубце после кормления сеном или концентратами, через рубцовый эпителий транспортируются глицин, серин, треонин, аспарагиновая кислота, изолейцин, лейцин, аспарагин, глутамин, а также метионин в форме метионинсульфоксида. Имеются сведения об участии активного транспорта аминокислот, поскольку их перенос через слизистую стимулируется в присутствии веществ, богатых энергией (глюкоза, ЛЖК) и подавляется ингибиторами энергетического обмена (2,4-динитрофенол, моноиодацетат). На всасывание и транспорт аммонийного и аминного азота, а также мочевины оказывают влияние специфические процессы азотного обмена, происходящие в эпителии рубца (аминирование, дезаминирование, переаминирование, синтез мочевины).

Метаболическая активность слизистой оболочки рубца. В слизистой оболочке рубца биохимическими методами обнаружена активность многих ферментов и гистохимически определена их локализация. Это свидетельствует о высокой метаболической активности тканей слизистой оболочки рубца, причем ферменты локализованы преимущественно в эпителии и в меньшей степени связаны с Lamina propria слизистой оболочки. Активность НАД-зависимой малатдегидрогеназы наиболее высока в слизистой оболочке сетки, а НАДФ-зависимого малатфермента — в слизистой оболочке рубца. Фермент оксиметилглутарил-КоА-синглетаза в покрытых ворсинками зонах рубца вдвое активнее, чем в лишенной ворсинок дорсальной зоне. Следует отметить, что слизистая рубца у овец весит 0,6 кг, а у коров 3 кг, т. е. почти

столько, сколько весит печень у этих видов животных. Достоверно установлена «взаимозаменяемость» этих органов в обмене жирных кислот и азотистых соединений. Выполняя роль «функциональной предпечени», слизистая оболочка рубца гипертрофируется при избытке ЛЖК. Присутствие ферментов лимоннокислого цикла, пентозофосфатного пути и цитохромоксидазы свидетельствует о том, что в слизистой оболочке проходят процессы генерации энергии.

Эпителий рубца метаболически активен по отношению ко всем ЛЖК, однако превращения *уксусной кислоты* происходят в других тканях (особенно в молочной железе в период лактации). Обмен *пропионовой кислоты* связан преимущественно с печенью. Обмен *масляной кислоты* главным образом осуществляется в эпителии рубца, а также в печени. Обмен отдельных кислот начинается с их активирования КоA, причем скорость обменных процессов определяется наличием ацетил-КоА-синтетазы и, возможно, КоА-трансфераз. Превращение ЛЖК в эпителии рубца зависит от присутствия кислорода, однако до CO₂ окисляется лишь небольшая часть кислот. Из масляной и частично из уксусной кислот образуются кетоновые тела. Фракция кетоновых тел состоит в основном из D-оксимасляной кислоты. Как последовательно включаемые системы обмена веществ, слизистая оболочка рубца и печень путем синтеза кетоновых тел препятствуют проникновению масляной кислоты в кровь, где она может вызвать выделение глюкагона и гипогликемию. Однако в силу особенностей метаболизма слизистая оболочка рубца способна производить кетоновые тела в значительных количествах, что крайне опасно при заболевании кетозом. Вместе с масляной кетогенными являются насыщенные жирные кислоты с неразветвленной цепью от C₈ до C₁₀, которые образуются в рубце из галактозилгликозидов растений.

Обмен пропионовой кислоты идет иными путями, и в качестве продукта обмена в крови обнаруживается *молочная кислота*. Пропионовая кислота действует как антикетогенный фактор и тормозит образование кетоновых тел. Имеются доказательства утилизации глюкозы в

синтетических процессах, происходящих в «слизистой рубца — образовании мукоидных соединений и синтезе гликопротеидов крови».

В слизистой оболочке рубца аммиак подвергается метаболическим превращениям, причем поглощение кислорода, необходимое для этих процессов, возрастает пропорционально концентрации аммиака. Путем восстановительного аминирования при присоединении аммиака к молекуле кетоглутаровой кислоты образуется *глутамин*. Синтез глутаминовой кислоты и глутамина необходим для обезвреживания аммиака и экономии азота. Соединенный с глутаминовой кислотой аммонийный азот может в конечном итоге путем трансаминирования включаться в молекулы различных аминокислот. В слизистой оболочке рубца обнаружено несколько аминотрансфераз, и при введении в рубец смеси меченых предшественников, содержащих ¹⁵N, метка включается в белки рубца и аланин, цистин, гистидин, изолейцин, лейцин и валин. Из аммонийного азота в слизистой оболочке рубца образуется мочевина. Важно отметить, что ферменты, ответственные за синтез и гидролиз мочевины, имеют различную локализацию: синтез происходит в нижних, метаболически активных слоях эпителия, а уреазная активность в верхних. Возможно, верхний роговой слой эпителия импрегнирован уреазой бактериального происхождения.

Таким образом, стенка рубца выполняет следующие функции: всасывательную, выделительную, трансформирующую, детоксикационную, синтезирующую, защитную, обеспечение рубцового брожения. Ряд факторов, связанных с характером, формой и количеством поедаемого корма, может оказывать влияние на структуру и функцию слизистой оболочки рубца. Формирование специфического рельефа слизистой оболочки рубца в зависимости от типа питания может служить примером воздействия пищевых факторов в процессе филогенетического развития. Однако и в ходе индивидуального развития в связи с переходом к питанию, характерному для жвачных животных, наблюдается рост и развитие ворсинок рубца, формирование абсорбционных и метаболических

механизмов. Влияние питания можно наблюдать визуально и при микроскопическом исследовании ворсинок рубца. В зависимости от характера питания изменяются длина и толщина ворсинок, а также густота их распределения. Обнаружена положительная корреляция между длиной ворсинок и потреблением корма, а также суточным приростом массы тела.

Обращено внимание на пигментацию слизистой рубца. Окраска также определяется характером корма, и при кормлении соломой бывает желтоватой, сухим зеленым кормом — от светло- до темно-коричневой, силосом — коричневой, зерновыми продуктами — серой, свекольной ботвой — от темно- до черно-коричневой, мелассой — от черно-коричневой до черной. Оказалось, что густо пигментированные участки более активно участвуют в метаболизме и всасывании веществ. Темное окрашивание объясняется, очевидно, присутствием флавоноидов кормовых растений, образующих с Fe^{2+} окрашенный комплекс. Интенсивность пигментации слизистой рубца коррелирует с привесами животных.

Рубцовая жидкость. Двусторонний обмен и транспорт метаболитов между кровью и содержимым преджелудков осуществляется через рубцовую жидкость. В состав рубцовой жидкости входит вода, слюна, аминокислоты, липиды, мочевина, ЛЖК, грубый остаток корма, микроорганизмы. Благодаря постоянному поступлению органических и минеральных веществ с кормами и со слюной, процессам микробиальной ферментации органических соединений, эвакуации смешанных измельченных пищевых масс и транспорту веществ через стенку преджелудков в содержимом рубца сохраняется слабокислая среда с pH от 6,1 до 6,9 и общая ионная концентрация от 150 до 190 мэкв/л. На натрий приходится более половины катионов, на калий 30%, на магний, кальций и аммоний — от 5 до 7%. Среди анионов основную часть (свыше 60%) занимают органические кислоты, 18–20% фосфаты и хлориды и около 1% сульфаты. Различают щелочной и кислотный характер ионного равновесия при различных типах рационов. Следует учитывать, что всасывание ацетата в стенке рубца сопровождается выделением эквива-

лентного количества бикарбонатов. С этим связан повышенный расход CO_2 при усиленном всасывании органических кислот. Углекислый газ образуется в значительных количествах при интенсивных процессах брожения (до 70% из всех 300 л газов в сутки). За минуту может всасываться от 800 до 1200 мл углекислоты. В клетках сосочеков слизистой рубца с помощью фермента карбоангидразы происходит гидратация молекулы CO_2 в молекулу угольной кислоты, которая мгновенно разлагается на ионы H^+ и HCO_3^- . Аналогичный процесс может протекать и в некоторых бактериях, способных поглощать в ходе своего метаболизма углекислый газ. Бикарбонаты вместе с всосавшимися катионами натрия поступают в кровь, создавая «щелочной резерв» организма. Избыток щелочных ионов выводится через почки, в основном с калием, при этом моча приобретает щелочную реакцию. Часть анионов бикарбонатов возвращается в полость преджелудков в ходе избирательного эквивалентного ионообмена на анионы летучих жирных кислот и хлориды.

В зависимости от условий питания в организме жвачных животных чаще всего наблюдается нарушение ионного равновесия с ацидотическими явлениями. Особенно это проявляется при увеличении доли концентрированных кормов при одновременном уменьшении грубых и сочных. Даже при непродолжительном кормлении «кислым» рационом у коров уменьшается концентрация бикарбонатов в слюне, причем их недостаток компенсируется увеличением выделения слюны. В рубцовом метаболизме при поступлении «кислого» рациона наблюдается снижение pH среды, увеличение количества аммиака, изменение соотношения летучих жирных кислот. Несмотря на поправки, вносимые деятельностью слюнных желез, в рубцовом содержимом происходят значительные изменения ионного состава — уменьшение доли катионов калия, иногда кальция и магния, а также фосфата. Изменение соотношения ЛЖК и увеличение доли аммиачного азота приводят и к изменению эквивалентного избирательного ионообмена через стенку преджелудков. Неусвоенная часть органических и минеральных соединений выбрасывается через пищеварительный

тракт с каловыми массами, что приводит к удалению фосфатов кальция и магния. В этот период химический состав мочи оказывается тесно связанным с основными изменениями ионного состава крови. У лактирующих коров при общей высокой ионной концентрации рН мочи уменьшается до 5,9. Уменьшение катионов калия, анионов хлорида и бикарбонатов сопровождается увеличением органических анионов и аммония.

На долю жидкой части приходится 67–78% объема, грубого остатка корма — 19–30%, бактерий — 1,2–3,4%, инфильтрий — 1,1–2,9%. Соотношение различных частей рубцового содержимого непостоянно и зависит от структуры и характера рациона. Кормовые частицы рубцового содержимого являются раздражителями рецепторов слизистой, которые обеспечивают моторику преджелудков. Кроме того, поверхность кормовых частиц адсорбирует микробиальные ферменты и реагирующий субстрат, т. е. участвует в пищеварении как функциональная единица.

Содержимое располагается в рубце послойно и зависит от физических свойств корма, а не от очередности его поступления. В верхней части располагаются газы, в средней — плотные частицы, причем чем они мельче, тем ниже. Внизу располагается жидкость с небольшой взвесью плотных частиц. Такое 3-слойное размещение рубцового содержимого характерно при регулярном включении в рацион сена. При скармливании грубого корма мелкой резки или одних свекольных листьев возникает чрезмерное уплотнение содержимого рубца, и возникают серьезные нарушения его моторики. В зависимости от наполненности рубца и промежутков времени между кормлениями соотношение между слоями изменяется, но примерное их расположение всегда сохраняется.

Моторика рубца. Нормальное течение пищеварительных процессов в рубце зависит от сокращения стенок рубца. Участие и усиление сокращений рубца (и сетки) во время еды обеспечивает быстрое перемешивание поступающего корма с уже имеющейся в преджелудках пищевой массой. Сетка и пищеводный желоб сокращаются в форме двухфазного сокращения (стягивания), а во время жвачки перед каждым двухфазным сокращени-

ем появляется дополнительное сокращение сетки. В первую фазу сетка стягивается примерно на 50% объема, а затем, чуть расслабившись, вновь стягивается максимально, уменьшаясь до 25% начального объема. Двухфазные сокращения сетки повторяются каждые 30–60 мин. Во время каждого сокращения содержимое выжимается в преддверие рубца и частично в книжку. Если мышцы рубца растянуты больше, чем сетка, книжка и сычуг, то обязательно после каждого сокращения сетки наступают два тура сокращений частей рубца, а если наполнение более или менее равномерное, то повторное сокращение отделов рубца появляется только по мере накопления газов под куполом дорсального мешка рубца.

Сокращения рубца проходят в следующей последовательности: вначале в каудальном направлении в форме поочередного стягивания сокращаются преддверия, дорсальный мешок, вентральный мешок, каудо-дорсальный слепой выступ. Затем повторно сокращаются друг за другом дорсальный и вентральный мешки. Тяжи гладкой мускулатуры, сконцентрированные в рубце в складки, играют роль неполных сфинктеров в процессе продвижения содержимого. Серповидная складка, располагающаяся между сеткой и преддверием рубца, слегка приподнимается во время первого сокращения сетки, но больше напрягается во время сокращения преддверия рубца и тем самым разобщает сетку и рубец. При этом задерживается продвижение плотной массы корма из рубца в сетку и таким образом происходит сортировка жидких и плотных частей содержимого. Когда, сокращаясь, стягивается вентральный мешок рубца, плотная масса выжимается в сторону левой голодной ямки, а разжиженная масса выжимается преимущественно в сторону преддверия рубца и сетки и частично в каудо-вентральный слепой выступ. В итоге плотная масса содержимого рубца медленно вращается против часовой стрелки (если смотреть на животное слева), а жидкое содержимое выжимается вперед и заполняет преддверие рубца и сетку.

Свежепроложенный комок корма, попадая в преддверие рубца, быстро обсыпается жидкостью, выбрасываемой сеткой. Видимо, при этом происходит «закваска»

корма микроорганизмами, что является необходимым условием для последующего течения микробиологического гидролиза питательных веществ. Через 1,5–2 ч после сложных перемещений пищевой комок возвращается к пищеводному желобу и отрыгивается в ротовую полость. Жвачка возникает при раздражении тактильных рецепторов внутренней поверхности преджелудков. Особенно чувствительны рецепторы сетки и пищеводного желоба. При наличии в сетке грубых частиц корма обязательно возникает жвачка. При растяжении отделов преджелудков и раздражении барорецепторов наступление жвачки тормозится.

Жвачка (руминация). Одна из особенностей сложного процесса пищеварения у жвачных состоит в том, что корм дважды подвергается пережевыванию в ротовой полости. Отрыгивание, повторное пережевывание и заглатывание корма называется жвачкой. Начинается жвачка спустя 30–70 мин после кормления. Жвачка происходит определенными жвачными периодами, продолжительностью в 30–60 мин. В течение суток у взрослого животного может быть 6–12 жвачных периодов. Каждый период включает в себя от 5 до 80 жвачных циклов. Каждый цикл состоит, в свою очередь, из четырех фаз.

1. Открытие кардиального отверстия с дополнительным сокращением сетки, благодаря чему кормовая кашица поступает в дистальную часть пищевода.

2. Отрыгивание корма и антиперистальтика пищевода.

3. Поступление кормовой кашицы в ротовую полость и проглатывание избыточной жидкости.

4. Пережевывание и проглатывание пищевого кома.

Каждый цикл продолжается 50–60 с, перерыв между фазами жвачки приблизительно 3–5 с. При пережевывании корма животное делает около 55 жевательных движений в минуту. Общее время жвачки у крупного рогатого скота приблизительно семь часов в сутки. Во время жвачки происходит дополнительное измельчение корма, который, разбухая, заполняет весь рубец и на время ограничивает дополнительный прием корма; во время жвачки усиливается эвакуация корма в сычуг; учитывая, что

жвачка происходит в лежачем положении, возможно, экономится энергия.

С точки зрения организации нервных процессов жвачка — сложный рефлекторный акт, обусловленный деятельностью продолговатого мозга (здесь локализован жвачный центр). Однако в регуляции жвачного процесса участвуют и другие структуры мозга: ретикулярная формация, гипоталамус, лимбическая система, кора больших полушарий. Жвачка подвержена экзогенным и эндогенным влияниям. Последовательность событий, развивающихся при жвачке, следующая: раздражение mechanорецепторов рубца и сетки, передача импульсов в жвачный центр, формирование возбуждения в жвачном центре, передача импульсов на центробежные пути, в результате чего происходит глубокий вдох, расслабляется диафрагма, открывается отверстие пищевода с одновременным расслаблением его стенок, образуется «пустое» пространство в пищеводе. Затем происходит выдох, отверстие пищевода закрывается и начинается его антиперистальтика. В итоге пищевой ком попадает в ротовую полость, где пережевывается и проглатывается. В передаче возбуждения из жвачного центра к исполнительным органам важная роль принадлежит блуждающим нервам. После их перерезки жвачка прекращается. Жвачка — проявление сложного висцеро-моторного цепного рефлекса, включающего раздражение тактильных рецепторов многокамерного желудка, проведение импульсации по центростремительным первым волокнам в составе вагосимпатического ствола, раздражение нейронов центра жвачки, переключение импульсации на ядро блуждающего нерва и на дыхательный центр, передача импульсов по центробежным путям, обслуживающим мускулатуру сетки, пищеводного желоба, гортани и дыхательную мускулатуру. Последовательность рефлекса: 1) в начале появляется дополнительное сокращение сетки и пищеводного желоба, в результате чего жидкое содержимое сетки поднимается к кардиальному отверстию; 2) одновременно с сокращением сетки появляется остановка дыхания в фазе выдоха, а затем происходит попытка вдоха при закрытой гортани, при этом легкие не растягиваются, отрицательное давление

(46–75 мм рт. ст.) в грудной полости расширяет пищевод и содержимое сокращающейся сетки оказывается в грудной части пищевода, при этом большее значение имеет сила засасывания со стороны грудной клетки, чем нагнетание со стороны сетки; 3) после заполнения пищевода грудная клетка осуществляет выдох, а в пищеводе возникают антипиросталтические сокращения, при этом пищевые массы направляются в ротовую полость; 4) после попадания отрыгиваемой массы в ротовую полость, животное, процеживая, пьет маленькими глотками жидкую часть, а плотную массу пережевывает в течение 20–60 с и затем, оформив в комок, проглатывает.

Моторика рубца контролируется ЦНС через блуждающий нерв. На моторику рубца влияют экзогенные и эндогенные факторы. К числу экзогенных факторов относится физическая форма корма и его химический состав, а также активность потребления корма. Сокращение преджелудков регулирует находящийся в продолговатом мозге нервный центр. Парасимпатические нервы усиливают, а симпатические тормозят сокращения преджелудков. На сокращения преджелудков влияет также кора больших полушарий. Раздражение рецепторов ротовой полости при пережевывании корма учащает и усиливает сокращения преджелудков. Раздражение рецепторов двенадцатиперстной кишки тормозит сокращение преджелудков. Отделы преджелудков рефлекторно влияют на моторику друг друга. Например, переполнение съчуга тормозит сокращения книжки, а переполнение книжки тормозит сокращения рубца и сетки. Моторика преджелудков сохраняется и при нарушении их связи с центральной нервной системой, однако при этом различные отделы сокращаются несогласованно. Эти сокращения зависят от интрамуральных нервных сплетений.

Среди эндогенных факторов ведущую роль играет раздражение механо- и хеморецепторов пищеварительного канала. Чрезмерное растяжение стенок рубца вызывает замедление моторики, а в крайнем случае — полное прекращение сокращений преджелудков. Сдвиг кислотно-щелочного равновесия, например при кормлении легкопреваримыми углеводами, когда интенсивно образуется

молочная кислота, ведет к торможению моторики преджелудков. Через кровь усиливают моторику хлористые соли натрия, калия, магния, бария.

Продолжительность пребывания корма в рубце. Корм остается в рубце до тех пор, пока 70–85% его общей массы не подвергнется микробной ферментации. Оказалось, что разные корма задерживаются в рубце разное время. Так, солома у крупного рогатого скота и овец находится в рубце 14 дней, иногда до 20 дней. В среднем корм находится в рубце 7–8 дней, при этом, чем мельче частицы корма, тем скорее происходит их эвакуация в съчуг и тем сильнее ослабевает преджелудочное пищеварение. Таким образом, степень измельченности кормов определяет продолжительность их пребывания в преджелудках, и, следовательно, время воздействия микроорганизмов на корм. Давно ведутся поиски оптимального индекса измельченности, т. е. процентного соотношения тонкоизмельченных и крупностебельчатых компонентов. Считается, что максимум ферментации кормов в преджелудках, а также их переваривание и всасывание достигается при индексе измельченности равном единице.

Увеличение коэффициента измельченности кормов, главным образом из-за снижения доли грубых кормов (сена, соломы) в рационах, приводит к тому, что переход корма в съчуг ускоряется, что отрицательно оказывается на переваривании клетчатки. Из-за этого содержание жира в молоке может снизиться на 0,25%. Особенно резко снижается жирность молока в первые месяцы после отела, в период так называемого раздоя, когда доля концентратов составляет более половины питательности рациона. К тому же результату приводит большой удельный вес в рационе сочных кормов и недостаток крупнополюкнистых. Особенно резкое снижение жирномолочности, иногда более чем на 1%, может быть в ранний период пастбищного содержания, что связано с низким содержанием клетчатки в траве.

ГЛАВА 10. СИМБИОНТНОЕ ПИЩЕВАРЕНИЕ

Симбиоз (сум — гр. совместно, biosis — гр. жизнь) — такой тип пищеварения, при котором снабжение организма хозяина необходимыми питательными веществами, пригодными к всасыванию и ассимиляции, осуществляется симбионтами — бактериями и простейшими. Термин «симбиоз» предложил в 1879 г. А. Де Бари. Обычно этот термин используется для обозначения взаимовыгодных для обоих партнеров отношений. В данном случае речь идет о трофическом симбиозе. Симбиоз у жвачных облигатный, т. е. существование одного партнера (партнеров) без другого невозможно. Переход млекопитающих к питанию растительными кормами повлек за собой возникновение специализированных форм симбиоза. Только благодаря усилинию связи с симбионтами пищеварительного тракта организма жвачного может широко использовать растительные корма.

Биологическая сущность симбиоза заключается в том, что микроорганизмы обеспечивают за счет деятельности своих энзиматических систем переработку таких составных частей корма, которые организм хозяина не способен расщеплять (например, клетчатку). В свою очередь, организм хозяина создает оптимальные условия для жизнедеятельности микроорганизмов, т. е. для их роста и размножения. В процессе сопряженной эволюции жвачные получили возможность широкого использования энзиматических систем микроорганизмов. Растущая на пищеварительном субстрате масса микроорганизмов имеет огром-

ную поверхность, чем обеспечивается высокая эффективность их метаболизма. При этом функции преджелудков организма хозяина сводятся в основном к всасыванию питательных веществ и секреции субстанций, регулирующих размножение и рост микроорганизмов. Симбионтами пищеварительного тракта организма жвачного может широко использовать растительные корма. О масштабах симбионтного пищеварения говорят следующие данные: в преджелудках расщепляется до 60% клетчатки, до 95% легкопреваримых углеводов, 60–80% белков корма. Видовой состав микроорганизмов рубца достаточно хорошо изучен. Это бактерии, инфузории и низшие грибы.

Бактерии рубца. Общая бактериальная масса рубца коровы составляет 4–7 кг, это примерно 10% содержимого рубца. В 1 мл рубцового содержимого находится от 6 до 40 миллиардов бактерий.

Видовой состав бактерий достаточно обширен — обнаружено около 150 видов, которые классифицируются по форме (палочки, кокки, спирохеты, вибрионы и др.); по используемому субстрату (клетчатка, липиды, мочевина); по конечному продукту (молочная кислота, янтарная кислота, аммиак, метан).

Среди бактерий рубца имеются амилолитические (расщепляют крахмал и мальтозу до янтарной, уксусной и муравьиной кислот); протеолитические (расщепляют белки последовательно до пептидов, аминокислот, аммиака); липолитические (расщепляют жиры до глицерина и жирных кислот); целлюлозолитические, составляющие до 5% бактериальных клеток, расщепляют клетчатку до ди- и моносахаридов; молочнокислые (переваривают крахмал и сахар, продуцируют молочную кислоту). В состав популяции бактерий входят клостридии, селеномонады, бактериоиды, уреолитические (аммиакобразующие), метанобразующие и другие, многие из которых еще не идентифицированы. Кроме так называемой облигатной (обязательной) микрофлоры в преджелудки вместе с кормом попадает большое количество бактерий, которые следует рассматривать как факультативную (необязательную) микрофлору.

Практический интерес имеет вопрос о стимуляции роста рубцовых бактерий. Такие стимуляторы обнаружены

в листьях люцерны, в клевере, тимофеевке, соевых бобах, в пивных дрожжах, в некоторых силосах, в кровяной муке. Из гидролизата казеина выделен пептид-фактор, стимулирующий рост бактерий. Рост бактерий стимулирует смесь аминокислот: валина, лизина, изолейцина, пролина, аланина, метионина, а также витамины группы В и минеральные вещества, содержащие в оптимальных дозах железо, цинк, кобальт, а также кальций, фосфор, натрий, калий и др.

Грибы рубца. Описано 23 вида грибов (дрожжи и плесени), которые обладают целлюлозолитической активностью, участвуют в синтезе аминокислот и гликогена, в синтезе липидов, сбраживают простые сахара, синтезируют витамины группы В, возможно, вырабатывают антибиотики (стрептомицин, тетрациклин). Количественный вклад грибов в процессах переваривания и биосинтеза изучен недостаточно.

Простейшие рубца. В преджелудках жвачных встречается до 120 видов инфузорий, у коров около 60 видов, у овец — 30 видов, у козы и северного оленя — 20 видов. Это микроскопические организмы продольно-овальной или овальной формы, в большинстве своем имеющие реснички (рис. 3). Величина их варьирует от 20 до 200 мкм. Снаружи тело инфузории покрыто трехслойной кутикулой. Под ней располагается слой мелкозернистой эктоплазмы. Остальная часть тела, по данным электронной микроскопии, представлена цитоплазмой, состоящей из набора внутриклеточных органоидов. В цитоплазме располагается одно или несколько ядер (макро- и микрону-

клеус), сократительные вакуоли, скелетные пластинки, митохондрии и т. д. Цитоплазматическая сеть, обеспечивающая синтез белков, богата рибосомами. На переднем конце тела инфузории располагается ротовое отверстие (цитостом), окруженное ресничками (адоральная зона мембрanelл). Эти зоны ресничек служат для перемещения и захватывания пищи. Ротовое отверстие ведет в глотку, через которую пища попадает в центральную зону эктоплазмы — своеобразную внутриклеточную пищеварительную полость. Пищеварительная полость в задней части тела сообщается с цитопрокатом, через который у простейших выделяются продукты метаболизма. Выделительная система представлена многочисленными (до 15) сократительными вакуолями.

Обычно в рубце конкретного животного обнаруживается 14–16 видов инфузорий. Все инфузории рубца — анаэробы. Это высокоспециализированная группа, способная жить и размножаться только в условиях рубца. В рубце жвачных встречаются две большие группы инфузорий — равноресничные (голотрихи) и малоресничные (олиготрихи), главным образом семейства офориоско-лецидов. Количество и видовой состав инфузорий рубца в значительной степени зависит от состава рациона и разных технологических схем кормления. Общая биомасса инфузорий в рубце коровы около 3 кг. В 1 мл содержимого рубца насчитывается от нескольких тысяч до нескольких миллионов инфузорий (в среднем 100–120 тысяч). Период деления у инфузорий 4–6 ч (у бактерий 1–1,5 ч); продолжительность жизни 6–54 ч. Процент инфузорий увеличивается при повышении в рационе доли грубостебельчатых кормов. Высокий коэффициент измельченности (более 50%) и концентрированные корма резко снижают количество инфузорий. Отрицательно влияют на их биомассу гранулированные корма, дача карбамида увеличивает количество инфузорий.

При голодании животного в течение 3–4 дней инфузории почти полностью исчезают из рубцовой жидкости, а количество бактерий снижается наполовину. Переваримость целлюлозы снижается на 70–90% и нормализуется только через 3–4 дня после возобновления кормления.

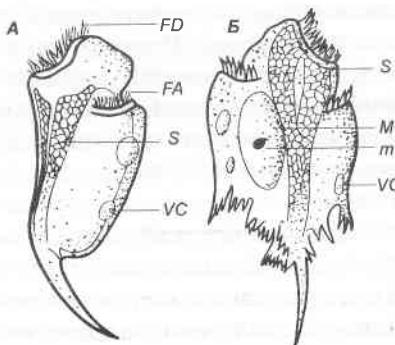


Рис. 3
Инфузории родов *Epidinium* и *Ophryoscolex*
А — *Epidinium ecaudatum caudatum*; Б — *Ophryoscolex caudatus quadricornatus*; FA — адоральная зона мембрanelл; FD — дорсальная зона мембрanelл; M — макронуклеус; m — микронуклеус; VC — сократительная вакуоль; S — скелетная пластинка.

Во время кормления и в первые три часа после кормления биомасса инфузорий увеличивается, а через 48 ч после кормления катастрофически падает. Небелковые азотистые вещества и жировые добавки увеличивают биомассу инфузорий, а некоторые антигельминтики и сульфат меди резко снижают численность простейших рубца.

Простейшие рубца не образуют цист. В преджелудках молодняка жвачных простейшие появляются с началом потребления ими грубых кормов в первый месяц жизни при тесном контакте с взрослыми животными. Инфузории могут передаваться через слону, попадающую на корм, воду, предметы ухода за животными. Постоянными обитателями рубца телят простейшие становятся с 2–3-месячного возраста. Функциональное значение инфузорий до конца не изучено. Раньше считалось, что простейшие не имеют сколько-нибудь существенного значения для организма хозяина. Однако исследования последних лет показали, что инфузории активно участвуют в обмене углеводов (расщепление крахмала и целлюлозы, накопление гликогена), обладая протеазной и пептидазной активностью, гидролизуют белки до пептидов и аминокислот, а также синтезируют протеины. Оказалось, что инфузории обладают липидосинтезирующей функцией, а также сбраживают углеводы до ЛЖК. Установлено, что жирномолочность коров положительно коррелирует с биомассой инфузорий, содержанием фосфолипидов и ацетата в рубцовом содержимом. Рационы, отрицательно отражающиеся на указанных показателях, вызывают снижение жирности молока. Инфузории являются поставщиками высокоценных белков, углеводов и липидов для организма хозяина, которые используются как питательное вещество на 100%. Не случайно поэтому некоторые ученые сравнивают жвачных с планктоноядными млекопитающими, которые культивируют собственный планктон.

Экосистема рубца. Взаимоотношения между симбионтами рубца (бактериями, грибами, инфузориями) очень сложны и недостаточно изучены. Широко распространенное раньше мнение о синергизме между бактериями

и простейшими все больше подвергается сомнению. В популяциях микроорганизмов рубца возникают антагонистические отношения. Так, офирлсколеоиды рубца могут питаться не только тканями растений, разрывая их на более мелкие части, но также бактериями и более мелкими инфузориями, то есть ведут себя как хищники. Голотрихи, не способные сами утилизировать клетчатку, поглощают вместе с ней целлюлозолитических бактерий. Таким образом, можно констатировать, что условия кормления оказывают решающее влияние на численность и видовой состав инфузорий в преджелудках жвачных. Поскольку простейшие, принадлежащие к различным родам и видам, существенно различаются по размерам, особенностям метаболизма и химическому составу, в частности аминокислотному, изучение родовой и видовой структуры их в преджелудках приобретает не только теоретическое, но и практическое значение, так как протозойная фауна принимает непосредственное участие в обеспечении животного необходимыми метаболитами, а сама является важным источником высокоценного белка. Поэтому естественно, что от того, как сложатся взаимоотношения между простейшими преджелудков при разных условиях кормления, во многом

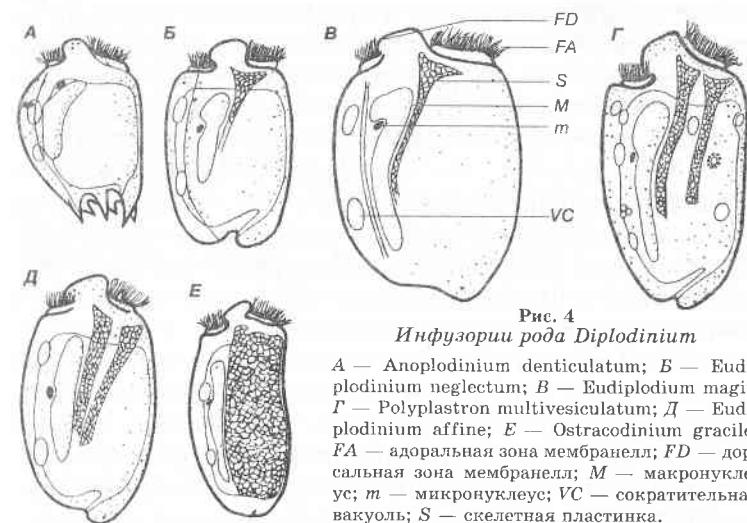


Рис. 4
Инфузории рода *Diplodinium*

A — *Apoplodinium denticulatum*; B — *Eudiplodinium neglectum*; C — *Polyplastron multivesiculatum*; D — *Eudiplodinium affine*; E — *Ostracodinium gracile*; FA — дорсальная зона мембринелл; FD — дорсальная зона мембринелл; M — макронуклеус; m — микронуклеус; VC — сократительная вакуоль; S — скелетная пластинка.

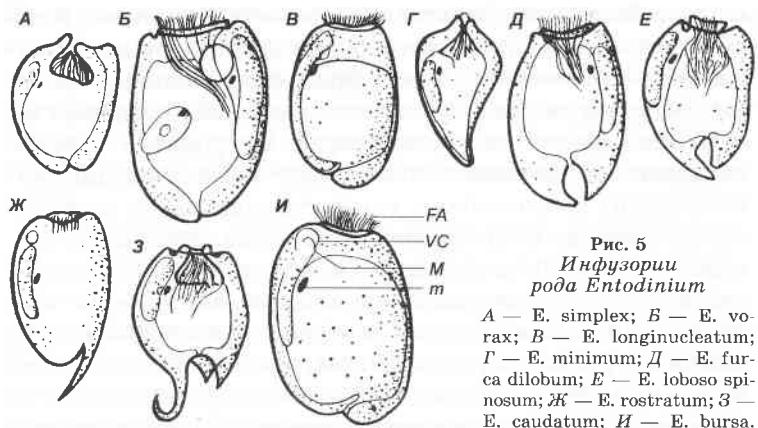


Рис. 5
Инфузории
рода *Entodinium*

A — *E. simplex*; B — *E. longinucleatum*; C — *E. minimum*; D — *E. furca dilobum*; E — *E. loboso spinosum*; Ж — *E. rostratum*; З — *E. caudatum*; И — *E. bursa*.

зависит их вклад в питание животного. Так, при повышении в протозойной фауне доли крупных инфузорий из родов *Diplodinium*, *Isotricha* и *Ophryoscolex* можно ожидать большего накопления биомассы простейших в преджелудках без заметного увеличения их количества, а при сдвиге в сторону рода *Entodinium* в протозойном протеине возрастает содержание лизина (рис. 4, 5).

Взаимоотношения простейших между собой и с бактериями рубца. Как отмечалось выше, количество и родовой состав простейших в преджелудках жвачных не остается постоянным и изменяется в зависимости от условий кормления. Между тем нередко даже при идентичном кормлении и содержании животных можно наблюдать различные соотношения числа отдельных особей. По-видимому, это обусловлено межродовыми и межвидовыми антагонистическими и ассоциативными взаимоотношениями, которые служат факторами регуляции состава инфузорий в преджелудках жвачных. Так, еще в 1925 г. Догель указывал на то, что численность инфузорий в рубце меняется в зависимости от антагонизма между ними. Ресничных простейших условно делят на два типа: А и Б. Тип А включает *Polyplastron multivesiculatum*, *Diploplastron affine*, *Ophryoscolex tricornutus*; к типу Б отнесены *Eudiplodinium maggi*, *Epidinium*, *Eremoplastron*, *Ostracodinium*. Отмечен антагонизм между *Epidinium* и *Ophryoscolex*. Антагонистами оказались

Polyplastron и *Eudiplodinium*. Популяция простейших типа А необратимо устраняет из фауны рубца инфузории типа Б. Основные причины антагонизма — конкуренция различных видов за источники питания. Факты хищничества среди инфузорий: *P. multivesiculatum* является высокоспецифичной плотоядной инфузорией, которая может поедать или *Epidinium ecaudatum caudatum*, или *E. caudatum tricaudatum*, или *Eudiplodinium maggi*. Каннибализм у *Polyplastron* обычно проявлялся при недостатке корма. Хищничество и каннибализм связаны с размерами инфузорий — большие клетки являются более активными хищниками по сравнению с особями средних размеров.

Интересные взаимоотношения сложились в преджелудках между бактериями и простейшими. В рубце животных, лишенных фауны (дефаунизованных), популяция бактерий увеличивается, и наоборот, она уменьшается после введения простейших в рубец через fistуллу или другим путем. В присутствии *Entodinium* численность бактерий в рубце снизилась до $35-40 \times 10^9$ мл. *Polyplastron* также сдерживали размножение бактерий, количество которых через 3–4 ч после кормления не превышало $21-24 \times 10^9$ мл.

В настоящее время считается, что существует конкуренция между простейшими и бактериями из-за корма, а сами бактерии являются абсолютно необходимыми источниками питания для инфузорий и уменьшение численности бактерий в преджелудках связано с их поглощением простейшими.

Внутриклеточные бактерии у голотрихов обнаружили Вретшнейдер и Ван Форштенбош (1964), затем Грэн (1966). Вретшнейдер и Ван Форштенбош отмечают, что большое ядро изотрих может содержать бактерии. Электронно-микроскопическими исследованиями показано, что *Entodinium caudatum* поглощают клетки *E. Coli*, которые первоначально включались в большие везикулы, а затем размещались в везикулах эндоплазмы, в каждой из которых находилась одна бактерия.

Инфузории проглатывают бактерии в том соотношении, в котором они содержатся в рубце, а это означает,

что какая-либо избирательность отсутствует. Расчеты, основанные на средней скорости проглатывания 50 бактерий одной инфузорией в минуту, показывают, что в рубце, содержащем 10^{10} мл бактерий и 10^5 мл простейших каждую минуту может быть поглощено 5×10^6 бактерий. Это составляет до 180 г сухой бактериальной массы в день для рубца объемом 100 л у крупного рогатого скота, принимая что 4×10 бактерий весят 1 г. Данная цифра, по-видимому, является минимальной, поскольку имеются сведения о большей скорости проглатывания бактерий.

Составные части микробной популяции рубца можно разделить на четыре фракции.

Первая фракция — свободноживущая взвесь микроорганизмов. Эта фракция очень активна в обменном отношении и имеет важное значение в осуществлении связи с внешней средой. Потребленный корм попадает именно в эту фракцию.

Вторая фракция — микроорганизмы, слабо связанные с частицами корма.

Третья фракция — микроорганизмы, прочно связанные с частицами корма. Именно в этой фракции происходит наиболее интенсивное переваривание клетчатки. Подавление микроорганизмов второй и третьей фракций резко снижает переваримость клетчатки.

Четвертая фракция — популяция микроорганизмов, связанная со стенкой рубца.

Прикрепление микробов к частицам корма играет важную роль, поскольку обеспечивает тесный контакт с субстратом и увеличивает время пребывания микробов в рубце и благодаря этому способствует их выживанию. Между фракциями микроорганизмов существует постоянный обмен.

Подводя итог, можно сказать, что рубцовая популяция микроорганизмов является достаточно хрупкой экосистемой со сложными трофическими связями, адаптированная к условиям рубца и функционирующая по принципу саморегулирующейся системы. Накопление биомассы бактерий и инфузорий в рубце происходит лишь при оптимальных условиях. Нормальными считаются

температура +38–40°C и pH среды, близкая к нейтральной (6,0–7,3). Соотношение протеинов и сахаров должно составлять 1 : 0,8–1,5, т. е. на 100 г протеина должно приходиться 100–150 г растворимых углеводов (сахаро-протеиновое отношение). Всякое отклонение от оптимальных условий нарушает экосистему рубца, изменяет активность или состав микроорганизмов, что приводит к нарушению функций преджелудков, всего пищеварительного аппарата и отрицательно отражается на продуктивности животных.

Снижение pH рубцового содержимого до 5,4–4,9 обозначается как ацидоз рубца. Ацидоз рубца развивается при поедании большого количества свеклы, злаковых концентратов, кукурузы в стадии молочно-восковой спелости, картофеля и других кормов, богатых сахаром и крахмалом, а также при обильном поедании кислого силюса (pH 3,2), который содержит большое количество молочной кислоты. Ацидоз рубца приводит к угнетению жизнедеятельности бактерий и инфузорий, снижению их численности и изменению видового состава. К снижению pH рубцового содержимого наиболее чувствительны инфузории из рода Офириосколекс, затем инфузории из рода Энтолиниум, относящиеся к наиболее крупным. Мелкие формы инфузорий родов Диплодиниум и Изотриха менее чувствительны к снижению pH. При ацидоze рубца уменьшается количество целлюлозолитических бактерий, а количество амилолитических увеличивается. Образуется большое количество пропионовой кислоты, а содержание уксусной кислоты снижается, что служит причиной снижения жирности молока, так как уксусная кислота — основной предшественник молочного жира. Следовательно, взаимоотношения между инфузориями и бактериями очень сложны. Однако широко распространенное мнение о симбиозе простейших и бактерий последние годы все больше подвергается сомнению, поскольку принято рассматривать бактерии как значительный источник питания для простейших. При этом бактерии не вмешиваются своими ферментными системами в физиологические процессы простейших, а являются поставщиками белка или витаминов.

ГЛАВА 11. МЕТАБОЛИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ ПРОСТЕЙШИХ И ИХ РОЛЬ В ПИТАНИИ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Долгое время считалось, что бактерии являются единственными организмами, обеспечивающими ферментацию корма и производство белков, углеводов и липидов. Однако сейчас накоплено достаточно данных, свидетельствующих об активной роли протозойной флоры в решении проблем питания макроорганизма.

Метabolизм азота. Протеолитические ферменты обнаружены у бактерий и простейших, однако трудно оценить конкретное участие бактерий и инфузорий в смешанной природной культуре, которой является микрофлора рубца.

Протеолитические ферменты имеются и у *Entodinium* sp., *Eudiplodinium medium*, и *Ophryoscolex*. Ферменты, которые воздействуют на бактериальный белок, могут быть важными для простейших, поскольку главным источником азота для их роста служат бактериальные клетки. *Entodinium caudatum*, *Isotricha intestinalis* и *I. prostoma* после гидролиза бактериального белка до свободных аминокислот включают их в собственные белки. О природе протеолитических ферментов простейших, а также катализме аминокислот простейшими рубца известно сравнительно немного.

Углеродные скелеты аминокислот катализируются или взаимопревращаются клетками *E. caudatum* не интенсивно, но некоторая часть лейцина, изолейцина и валина из бактериальных клеток разрушается соответственно до

изовалериановой, 2-метилмасляной и изомасляной кислот. Летучие продукты из аланина — это уксусная и муравьиная кислоты, а фенилуксусная кислота является главным катаболическим продуктом метаболизма фенилаланина. Когда простейших, проглатывавших меченные специфическими аминокислотами бактерии, разрушали, то в образовавшихся продуктах были обнаружены меченные М-ацетил- и N-формилдериваты аланина. Некоторая часть меченого углерода из глутаминовой кислоты была представлена N-формилглутамином, а C¹⁴ из глицина был представлен N-ацетилглицином.

Метabolизм углеводов. Метabolизм азота в организме жвачных отличается от метabolизма азота у моногастрических животных синтезом в рубце микробных белков. Изучение разрушения и использования простейшими бактериальных белков с последующим их превращением в протозойные белки представляет большой интерес в смысле взаимоотношений простейших с организмом животного-хозяина — протозойные белки имеют более высокую переваримость и питательную ценность, чем коровье и бактериальные.

Простейшие, поступая из преджелудков в сырцуг, разрушаются, а их белки используются животным. В 100 кг содержимого рубца быка 2 кг составляют простейшие, в которых 150 г приходится на долю протозойных белков.

Простейшие делятся по меньшей мере один раз в сутки. Исходя из этого, подсчитали, что каждые сутки в рубце жвачных образуется и поступает в следующий отдел желудка (книшка) 69% инфузорий от их количества в рубце. Это означает, что ежедневно животное-хозяин переваривает более 100 г белка в виде простейших. У овец доля протозойного азота в общем количестве азота, поступающего в сырцуг, варьирует в пределах 20–30% и повышается при увеличении уровня энергии в рационе. Следовательно, вклад простейших в азотистое питание жвачных весьма значителен.

Основную массу питательных веществ растительных кормов, поедаемых жвачными, составляют углеводы, среди которых преобладают полисахариды. К полисахаридам растений относятся целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин, крахмал, инулин, фруктозаны и др., а к простым

сахарам — моно- и олигосахариды. В зависимости от вида растений доля углеводов может составлять 40–80%.

В настоящее время установлено, что простейшие рубца подродов *Eudiplodinium* и *Polyplastron* проглатывают частицы растительной целлюлозы и переваривают их (по крайней мере, частично). Их бесклеточные экстракты образуют растворимые сахара из целлюлозы, но целлюлазы могут иметь бактериальное происхождение. *Epidinium* и *Ophryoscolex* sp. не обладают целлюлазной активностью, но проглатывают хлоропластины. Показано, что бесклеточные экстракти *Epidinium ecaudatum* проявляют целлодекстриназную активность. В отношении простейших рода *Entodinium* было установлено, что они гидролизуют карбоксиметилцеллюлозу интенсивнее, чем нативную целлюлозу. На этом основании высказано предположение, что *Entodinium* обладают целлюлозолитическим ферментом C_x, т. е. полиглюкозидазой, и почти не проявляют активность, свойственную целлюлозолитическому ферменту C₁. После часовой инкубации культуры простейших с целлюлозолитическими бактериями вида *Bacteroides succinogenes* в теле инфузорий оставались живыми 8,6% бактерий от числа проглоченных, а после 5-часовой инкубации — только 1,7%.

Кроме целлюлозы, простейшие гидролизуют и другие углеводы.

Способностью к гидролизу гемицеллюлозы обладают и некоторые энтомодиоморфы. Экстракти *Epidinium* гидролизуют ксиланы, арабино-ксиланы и другие полимеры, а ферменты, гидролизующие пентозаны, найдены у *Polyplastron* и *Ophryoscolex*. *Eudiplodinium medium*, выделенная от буйволов, также разрушала ксиланы и арабаны, тогда как инфузории рода *Entodinium* не способны ферментировать ксиланы и пентозаны. Ферментация пектина простейшими изучена мало, однако установлено, что за исключением *Entodinium* многие роды обладают пектинэстеразой и полигалактуроназой.

Простейшие рубца принимают активное участие в переработке крахмала. Они успешно конкурируют за крахмал с бактериями, поскольку способны заглатывать сразу значительные количества крахмальных зерен за очень небольшой промежуток времени. Это обстоятель-

ство обеспечивает стабилизацию условий функционирования рубца, предупреждая развитие метаболического ферментационного взрыва. Значительно меньше известно относительно ферментации других запасных полисахаридов. Один из них — фруктозан, содержащийся в листьях трав.

Метаболизм липидов. Поступающие в преджелудки с кормом жиры подвергаются быстрому гидролитическому расщеплению микрофлорой, которая осуществляет также гидрогенизацию ненасыщенных жирных кислот. Образующиеся в результате гидролиза триглицеридов, фосфатидов, эфиров холестерина, моно- и дигалактозилглицеридов глицерин и галактоза сбраживаются до летучих жирных кислот. Простейшие рубца образуют жирные кислоты при ферментации углеводов корма. Они гидролизуют также липиды. У инфузорий видов *Epidinium ecaudatum*, *Eudiplodinium magpii*, *Ophryoscolex caudatum* и *Polyplastron multivesiculatum* обнаружена α- и β-галактозидаза, но у них не найдена липаза. У простейших, проглатывающих хлоропластины, таких как *Entodinium caudatum* и *Epidinium ecaudatum*, по-видимому, могут функционировать иные гидролитические пути, поскольку галактоза освобождалась из растительных галактолипидов без образования свободных жирных кислот. Липолитическая активность обнаружена как в смешанных культурах простейших рубца и слепой кишки лошади, так и в бесклеточных фильтратах жгутиковых инфузорий.

Простейшие рубца используют летучие жирные кислоты для синтеза липидов de novo. Фосфолипиды синтезируются главным образом инфузориями, а их структурные липиды образуются как из липидных, так и из нелипидных компонентов корма. У жвачных, в рубце которых нет простейших, их функции могут выполнять бактерии. Однако на основании подсчетов простейших и изучения уровня ферментаций клетками становится ясно, что 30–60% общей ферментативной активности рубца обеспечивается простейшими.

На основании изложенного материала можно заключить, что обитающие в рубце простейшие необходимы

жвачному животному. Эти простейшие обладают метаболической активностью, проявляющейся в преобразовании углеводов, белков и липидов рациона, они являются также поставщиками высокоценных белков. Кроме того, поскольку простейшие содержат 35–44% внутриклеточных углеводов, они играют важную роль в удовлетворении потребностей животного в этих питательных веществах. Если сравнивать, кто полезнее хозяину: бактерии или простейшие, — то можно констатировать, что простейшие не являются жизненно необходимыми, так как животное может жить и без протозойной фауны, но ее метаболическая активность способствует образованию веществ, улучшающих рост животного. Исходя из этого, становится очевидным, что изучение взаимосвязей животного с протозойной фауной представляет не только теоретический, но и практический интерес.

ГЛАВА 12. БАКТЕРИОФАГИЯ – И АИЗОГЕНИЯ В ПРЕДЖЕЛУДКАХ ЖВАЧНЫХ

В процессе эволюции между простейшими, бактериями и организмом животного-хозяина сложились определенные взаимоотношения. Знание этих взаимосвязей позволяет направленно воздействовать на обменные процессы в преджелудках и на питание животных. Однако при этом нельзя не считаться с явлением *бактериофагии*, которое зачастую оказывает существенное влияние на биологические свойства микроорганизмов. Актуальность значения проблемы бактериофагии определяется также широким распространением фагов в природе, и трудно себе представить в преджелудках жвачных биоценоз без бактериофагов, которые могут играть важную роль в регуляции численности микробных популяций, их бродильной и синтетической активности.

Из рубца крупного рогатого скота выделили шесть фагов, активных против *Str. durans*, и подробно охарактеризовали их свойства. Обнаружены бактериофаги и в рубце овец и описаны их морфологических формы: крупные фаги с длинными отростками, которые чаще находились в свободном состоянии и реже были адсорбированы на мелких кокках. Таким образом, спад микроорганизмов в рубце начинается под воздействием бактериофагов.

Исследованиями, выполненными с помощью электронной микроскопии, показано, что в рубце коров постоянно присутствуют в значительных количествах разные по форме и размерам бактериофаги, которые встречаются как в свободном состоянии, так и адсорбированными на микробных клетках. Бактериофаги адсорбируются на всех основных формах микроорганизмов, обитающих

в рубце. Описаны восемь морфологических типов бактериофагов и четыре фага, специфичных для селеномонад.

Адсорбция фагов отмечена на палочковидных, овальных и корковидных бактериях, а также на селеномонадах и почковидных кокках. Установлено, что взаимоотношения микроорганизмов с бактериофагами в рубце не ограничиваются только адсорбцией последних на чувствительных бактериях. Адсорбированные фаговые частицы инфицируют нуклеиновую кислоту внутрь клеток, что, в конечном счете, заканчивается лизисом микроорганизмов и освобождением фагового потомства.

Таким образом, среди бактерий рубца наблюдается типичный инфекционный процесс, инициируемый бактериофагами, а поражаемость всех основных форм микроорганизмов говорит о широком распространении бактериофагии в рубце. Этот вывод подтвердили данные, которые показали, что бактериофаги содержатся в рубце крупного рогатого скота независимо от состава рациона, времени взятия проб и места обитания животных. Фаги были обнаружены даже в преджелудках северных оленей, которые паслись на летних тундровых пастбищах северной части Кольского полуострова.

В содержимом рубца оленей, кроме типичных фаговых частиц с отростками различной длины и ширины, найдены частицы сферической и полигональной формы диаметром 720–1250 Å, с очень короткими отростками.

Лизогения среди амилолитических стрептококков. Лизогения — это нормальное состояние микроорганизмов многих систематических групп. Установлено, что лизогенные культуры нередко спонтанно освобождают вирулентные мутанты умеренных фагов, являющихся причиной лизиса своих хозяев. Учитывая имеющиеся данные, можно полагать, что лизогения наблюдается и среди микроорганизмов, обитающих в своеобразной экологической нише пищеварительного тракта жвачных — в рубце, и что лизогенные культуры могут быть одним из источников фагов в этом органе. Было установлено, что лизогения широко распространена среди культур *Str. bovis*, обитающих в рубце овец и коров; процент выявленных лизогенных культур составлял соответственно 55,5 и 47,9. Лизогенные культуры освобождают умеренные фаги и их вирулентные мутанты как спонтанно, так и после индукции ультрафиоле-

товыми лучами и обработки хлороформом. Поскольку лизогенные культуры — источники фагов в преджелудках, необходимо знать, насколько условия кормления животных, а следовательно и питания микроорганизмов рубца, оказывают влияние на жизнедеятельность обитающих в преджелудках лизогенных культур и, в частности, на функцию освобождения последними фагов. Особое значение для *Str. bovis* это имеет в случае скармливания животным картофеля или кукурузы, крахмал которых существенно отличается по размерам и строению гранул, а также по содержанию амилазы. Условия энергетического питания, его уровень и источник служат важными факторами регуляции жизнедеятельности лизогенных культур *Str. bovis* и, в частности, функции освобождения ими фагов.

Бактериофаги *Str. bovis*, их распространение и биологические свойства. Определение численности бактериофагов, поражающих культуры *Str. bovis*, показало, что в содержимом преджелудков крупных и мелких жвачных, получающих как традиционные сено-силосно-концентратные рационы, так и измельченные гранулированные кормосмеси, присутствуют бактериофаги, активные против крахмалгидролизующих стрептококков вида *Str. bovis*.

Данные свидетельствуют о том, что независимо от условий кормления большей концентрации фагов *Str. bovis* в содержимом рубца, как правило, соответствовало меньшее количество амилолитических бактерий т. е. между этими показателями наблюдалась хотя и недостоверная ($P > 0,05$), отрицательная ($r = 0,22\text{--}0,45$) корреляция. Следовательно, бактериофаги регулируют численность популяции крахмалгидролизующих стрептококков вида *Str. bovis* в рубце.

Бактериофагия и регуляция метаболических процессов в преджелудках. Явления бактериофагии и лизогении в преджелудках жвачных пока еще изучены недостаточно, но, тем не менее, уже сейчас можно констатировать следующее: бактериофагия — неотъемлемая составная часть микробиологических процессов в преджелудках; специфическим фактором регуляции численности клеточных популяций микроорганизмов в преджелудках жвачных служат бактериофаги, численность которых, в свою очередь, регулируется микробными метаболитами.

ГЛАВА 13. ОБРАЗОВАНИЕ МИКРОФЛОРОЙ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА ВИТАМИНОВ ГРУППЫ В, КАРОТИНОВ, АНТИБИОТИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

Микроорганизмы, участвующие в синтезе витаминов группы В. Герант и Дутчер (1935) показали, что фекалии крыс оказывали благоприятное действие при скармливании их животным, которые получали рацион, недостаточный по рибофлавину. Вагнер с сотр. (1941) установили, что в рубце животных, получавших естественные корма, витамины группы В содержалось больше, чем в корме. Особенно большая разница была при скармливании животным синтетического рациона. По данным Тири с сотр. (1951), у молочных коров экскреция витамина B_{12} может в 50 раз превышать поступление его с кормом. Стродэ (1955) сообщает, что у телят содержание витамина B_6 в кале увеличивается в 2-месячном возрасте и продолжает нарастать до 3-месячного. В кале телят было найдено больше витамина B_6 , чем поступило с кормом, что свидетельствует о биосинтезе его кишечной микрофлорой. Из микроорганизмов желудочно-кишечного тракта в наибольшем количестве синтезируют витамины группы В *Bact. coli*, *Propionibacterium*, *Str. bovis*. Однако большая часть витаминов в желудочно-кишечном тракте животных образуется в результате симбиоза различных микроорганизмов. Стродэ (1955) установил способность синтезировать витамин B_6 кишечной палочкой, энтерококками и *Bact. proteus*, выделенных из фекалий телят. По данным Кудряшова (1953), *E. coli* способна синтезировать девять витаминов группы В. В рубце жвачных животных витамин B_{12} проду-

цируют пропионовокислые бактерии. Драйден с сотр. (1962) в результате изучения 48 штаммов бактерий рубца, принадлежащих к 211 видам, пришли к выводу, что основными микроорганизмами рубца животных, синтезирующими витамин B_{12} , являются *Selenomonas ruminantium* и *Peptostreptococcus elsdenii*. Эти культуры производят не только витамин B_{12} , но и пропионовую кислоту. Известна способность *B. megatherium* синтезировать витамин B_{12} , который можно изолировать из помета птиц. В экспериментах Кона и Портера (1954) изолированные из рубца пять штаммов *Str. bovis* и пять штаммов *E. coli* синтезировали никотиновую кислоту, рибофлавин, тиамин, биотин, витамин B_{12} , пантотеновую кислоту, витамин B_6 и фолиевую кислоту.

Роль микрофлоры рубца в обеспечении животных витаминами группы В и факторы, влияющие на активность этой группы микроорганизмов. Витамины — это органические вещества, обеспечивающие функции биохимических катализаторов. Основными катализаторами биохимических реакций в организме животных служат ферменты, в состав которых входят специфические белки, синтезируемые организмом, и активные группировки, или коферменты, которыми часто являются витамины. Поэтому недостаток витаминов в рационах неизбежно ведет к нарушению обмена веществ, проявляющемуся в задержке роста и развития, нарушении воспроизводства, снижении продуктивности сельскохозяйственных животных. Витамин К — единственный жирорастворимый витамин, который синтезируется бактериями рубца и кишечника. Витамин К необходимо добавлять в рационы птицы, хотя в кишечнике у них он тоже синтезируется. В печени откладывается 25–51% витамина К, причем у разных животных он может депонироваться в разных формах. Известно, что в процессе свертывания крови происходит превращение протромбина в тромбин. Протромбин образуется из протромбиногена при участии витамина К. Этот витамин ускоряет заживление ран. Многие исследователи считают его стимулятором клеточных элементов печени, в которых формируются основные компоненты, участвующие в процессе свертывания крови. При дефиците

витамина К наблюдается торможение процессов дыхания и фосфорилирования. У сельскохозяйственных животных всех видов недостаток витамина К приводит к снижению свертываемости крови и образованию геморрагий.

Витамин В₁ (тиамин). В связи с тем, что в молекуле витамина обнаружены сера и аминогруппа, его назвали тиамин. Соединение тиамина с фосфором образует ко-карбоксилазу — кофермент, который вместе с белком образует декарбоксилазу, участвующую во многих реакциях обмена веществ. При дефиците тиамина пиро-виноградная кислота накапливается в крови, тканях и мозге, вызывает токсикоз, нервные расстройства и параличеврит.

Витамин В₂ (рибофлавин) выделен в 1933 г. и синтезирован в 1934 г. Свое название он получил в связи с тем, что в состав его молекулы входит рибоза. Желтые светочувствительные кристаллы рибофлавина растворимы в воде, имеют горьковатый вкус, сравнительно устойчивы к воздействию высокой температуры. Этот витамин входит в состав ферментов, принимающих участие в процессах окисления и восстановления многих промежуточных продуктов обмена. Он необходим для нормального функционирования половых желез и нервной системы, развития плода, синтеза гемоглобина. При дефиците его в рационе белки, некоторые аминокислоты и жир плохо усваиваются организмом. Витамин В₂ слабо резервируется в организме, и при его недостатке в рационе быстро наступает авитаминоз у птицы, замедляется рост животных, ухудшается использование питательных веществ.

Витамин В₃ (пантотеновая кислота) как стимулятор роста дрожжей и антидерматитный фактор известен давно. В чистом виде выделен в 1939 г., синтезирован в 1940 г. Недостаток витамина В₃ в организме животных может возникнуть, если корма подвергаются варке или автоклавированию, при поражении желудочно-кишечного тракта или печени, а также при дефиците в рационе других витаминов (В₁₂, С, фолиевая кислота). В₃-авитаминоз вызывает общие для животных симптомы: замед-

ление роста, потерю живой массы, дерматит, огрубение перьев и шерсти, нарушение координации движений, понос, рвоту, возникновение язв в кишечнике, торможение образования антител, гипертрофию надпочечников и их гипофункцию.

Витамин В₅ (никотиновая кислота, ниацин, витамин РР) синтезирован в 1867 г., но как биологически активное вещество стал известен лишь в 1987 г., когда из печени было получено кристаллическое вещество, излечивающее пеллагру собак. Попадая в организм животного, никотиновая кислота или ее амид превращаются в кодегидрогеназу I — никотинамидаденин динуклеотид (НАД) или в кодегидрогеназу II — никотинамидадеин динуклеотидфосфат (НАДФ). Эти кодегидрогеназы участвуют в более чем 150 важных ферментных реакциях превращения углеводов, жиров и многих продуктов внутриклеточного обмена, катализируют окислительные процессы в организме, способствуют образованию пищеварительных соков, улучшают кровообращение, участвуют в других реакциях.

Витамин В₆ (пиридоксин, адермин) выделен из дрожжей в 1938 г. Пиридоксин непосредственно не участвует в обмене веществ. В организме он превращается в пиридоксаль или пиридоксамин. Витамин В₆ в растениях содержится в виде пиридоксина, в животных тканях — в форме пиридоксаль-5-фосфата и пиридоксамин-5-фосфата. В животных тканях из всех фосфорпиридоксалевых ферментов наибольшее значение и распространение имеют трансамины. Они свидетельствуют об уровне обеспеченности животных витамином В₆.

Общие симптомы В₆-авитаминоза следующие: задержка роста, изменения кожи, шерсти и оперения, нарушение обмена триптофана с выделением ксантуреновой кислоты с мочой, конвульсионные припадки, нарушение воспроизводительных функций.

Витамин В₁₂ состоит из кобальтсодержащего циклического соединения (кобамида) и перпендикулярно к ней расположенного нуклеотидного соединения, основанием которого является 5, 6-диметилбензимидазол. Обе части связаны между собой аминопропанолом и обозначаются

кобаламином. При соединении с кобальтом группы циана образуется цианкобаламин. Содержание кобальта в витамине В₁₂ обуславливает красный цвет его кристаллов и растворов. Группа циана в молекуле витамина В₁₂ относительно подвижна и может заменяться на другие группы и атомы (ОН, ОНО, ОСН, SCN, Cl, Br и др.), давая производные, называемые соответственно оксинитрито-, цианато-, тиоцианато-, хлор-, бромкобаламин и др. Биологическая активность производных витамина В₁₂ почти такая же, как и у цианкобаламина.

В анаэробных условиях кишечника жвачных и других животных микроорганизмами производятся главным образом псевдовитамины В₁₂. Псевдовитамины В₁₂ в большом количестве находятся в содержимом кишечника и фекалиях, но в тканях организма их нет. Это объясняется тем, что стенка кишечника проницаема только для настоящего витамина. Если же они попадают в ткани, то быстро удаляются из организма вследствие слабой фиксации тканями. Псевдовитамины В₁₂ являются ростовыми факторами для некоторых микробов, но они не обладают витаминной активностью.

В организме витамин В₁₂ осуществляет две весьма важные функции: метилирование гомоцистеина с образованием метионина и изомеризацию метилмалоновой кислоты в янтарную. Синтез метильной группы *in vitro*, используемый в первой реакции, осуществляется системой фолиевой кислоты из одноуглеродистых остатков, которые последовательно восстанавливаются на ней до метилтетрагидрофолиевой кислоты (метил-Н₄ФК). Метильная группа метил-Н₄ФК вначале переносится на витамин В₁₂, а с него — на гомоцистеин с образованием метионина. При недостатке витамина В₁₂ нарушается синтез метионина, так как он является единственным в организме метилирующим агентом, снижается синтез холина, креатина, адреналина, метилированных РНК, ДНК и др. Кроме того, происходит накопление метил-Н₄ФК, которая не может иначе отдать метильную группу, как только в реакции с витамином В₁₂. Вследствие этого исчезают другие формы фолиевой кислоты, принимающие участие в синтезе пуринов, пиримидинов и др. Все

это ведет к ряду нарушений, в том числе синтеза нукleinовых кислот и белка.

Витамин В_c (фолиевая, птероилмоноглутаминовая кислота, фолацин). В 1941 г. из листьев шпината было выделено чистое вещество, стимулировавшее рост *L. casei* и получившее название фолиевой кислоты (*folium* — лат. лист). Она была аналогична выделенному ранее из печени активному веществу, названному витамином В_c. В 1945 г. фолиевая кислота получена синтетически и установлено ее химическое строение. Витамин В_c дает начало большому количеству активных производных (птеропротеинов), ускоряющих перенос одноуглеродистых остатков муравьиной кислоты, формальдегида и метильной группы. Их производные участвуют в синтезе пуринового и пиримидинового ядра нукleinовых кислот и холина, вызывают распад гистидина и образование форменных элементов крови. Антагонисты фолиевой кислоты (аминоптерин, аметоптерин) нашли применение при лечении лейкозов.

Витамин Н (биотин). Было замечено, что при скармливании яичного белка у крыс возникают характерные кожные заболевания и облысение. Заболевание предотвращалось при даче им дрожжей и печени. Из них и было извлечено активное вещество, оказавшееся аналогичным ранее выделенному из яичных желтков фактору роста дрожжей, названному биотином. Как фактор, предупреждающий кожные заболевания, его назвали витамином Н (от первой буквы слова *Haut* — кожа), одновременно сохранив и название биотин (*biosis* — гр. жизнь).

Определить потребность жвачных в витаминах группы В довольно сложно, так как она тесно связана с биосинтезом этих витаминов микроорганизмами, который, в свою очередь, зависит от состава и структуры рациона. Скармливание жвачным зеленого корма вместо сена, силюса или концентратов более благоприятно отражается на синтезе витаминов группы В.

При скармливании быкам вико-овсяной смеси, убранной в поздние стадии вегетации, отмечался низкий уровень витамина В₁₂ в рубце, а при даче смеси ранней уборки — высокий. Активность микроорганизмов и биосинтез

витаминов В₂, В₆, пантотеновой и никотиновой кислот усиливается при введении в рубец козы экстракта клевера. Более активный биосинтез витамина В₁₂ наблюдался при включении в рацион быков люцернового сена, чем лугового. Рацион из измельченного люцернового сена в большей степени стимулировал образование рибофлавина, чем рацион из цельного сена или дробленой кукурузы в початках. При скармливании коровам долго хранившегося сена синтез тиамина в рубце снижается. В исследованиях на валах наименьшее количество витамина В₂ было обнаружено в рубце при использовании рациона, состоящего только из стеблевого сена. Дополнительное введение в него сортового силоса, кукурузных початков и соевой муки или только кукурузных початков и соевой муки в 3–5 раз увеличивало количество витамина В₁₂ в рубце по сравнению с первоначальным. Оптимальный синтез тиамина наблюдался в рубце телят при отношении в рационе сена к комбикорму 1 : 1 и 3 : 2. При отношении клеверо-тимофеевого сена и комбикорма 2 : 1 отмечалось более активное образование и рубце телят рибофлавина. Увеличение в рационе сена или концентратов приводило к снижению уровня В₂ в рубце.

В работе на овцах выявлена прямая зависимость биосинтеза витаминов В₁, В₂ и никотиновой кислоты в рубце от фактической обеспеченности животных протеином. Многочисленными исследованиями показано, что замена 20% общего азота рациона азотом некоторых азотсодержащих солей или мочевиной не оказывает отрицательного воздействия на синтез витаминов микроорганизмами желудочно-кишечного тракта. При скармливании силоса, обогащенного серосодержащими аминокислотами, в рубцовой жидкости повышается концентрация тиамина и витамина В₁₂.

Пропионово-кислый аммоний также стимулирует синтез витаминов В₁, В₂ и В₁₂ в рубце крупного рогатого скота.

С увеличением дозы сернокислого аммония содержание в рубце витамина В₂ уменьшалось, а В₁ и В₁₂ возрастило, вероятно, в результате благоприятного действия серы на жизнедеятельность микроорганизмов. Повышение содержания (свыше 20%) азота в виде уксуснокислого аммония и мочевины в рационе в большинстве случаев отрицательно сказалось на синтезе всех этих витаминов. При использовании рациона, бедного углеводами, в рубце синтезировалось 16,6 мкг/г витамина В₂ со средним содержанием

нием — 17,0 и с высоким — 24,4 мкг/г, а на фоне углеводистых кормов добавка в рацион азота в виде мочевины способствовала образованию рибофлавина в рубце.

Эндогенный биосинтез витамина В₁₂ находится в большой зависимости от обеспеченности животного кобальтом. Что касается действия антибиотиков на синтез витаминов микроорганизмами желудочно-кишечного тракта жвачных, то результаты опытов противоречивы.

При скармливании с рационом хлортетрациклина ежедневно (по 400 мг бычкам и 200 мг баранам) обнаружено снижение его содержания в крови, появление антибиотиков наблюдалось и в моче. Биосинтез рибофлавина под действием хлортетрациклина увеличивался на 100% в рубце баранов и на 50% в рубце бычков. Резко возросло его содержание в кале. Включение окситетрациклина в рацион 7-недельного теленка незначительно стимулировало синтез витаминов В₁ и В₂. Уровень этих витаминов в рубце телят старшего возраста при даче антибиотика значительно повышался. Высокая доза пенициллина в рационе ухудшала переваримость клетчатки, но не влияла на синтез витамина В₁₂ в рубце.

Микрофлора не только рубца, но и слепой кишки активно реагирует на состав рациона. Следовательно, видовой состав микрофлоры и ее витаминсинтезирующая активность во многом зависят от входящих в рацион кормов, их качества и физиологического состояния животных.

Известно, что многие представители эпифитной микрофлоры (грибы, дрожжи, микобактерии, коринобактерии и др.), которые попадают с кормом в пищеварительный тракт животных, обладают способностью синтезировать каротины. Известно также, что каротинов в содержимом желудочно-кишечного тракта жвачных животных может быть больше, чем в съеденном корме. На основании таких данных высказано предположение о возможном синтезе каротинов микрофлорой пищеварительного тракта.

Характеристика и основные функции отдельных видов каротинсintéзирующих микроорганизмов. Исследуя нормальную микрофлору желудочно-кишечного тракта животных, выделили каротинсintéзирующие микроорганизмы из рубца, тонкой, толстой, слепой и прямой

кишок овец. Было выделено 190 штаммов микроорганизмов, образующих желтые пигменты, 126 из которых показали каротинсintéзирующую активность. Эти штаммы синтезировали 0,5–98,6 мкг каротинов на 100 мл питательной среды.

Была проведена идентификация каротинсintéзирующих культур, из которых 62% отнесли к семейству *Bacteriaceae* рода *Flavobacterium* и группе неидентифицированных микроорганизмов, а 38% — к семейству *Coccaceae*, из которых 28,8% оказались представителями рода *Streptococcus* и *Micrococcus*. Наибольшее количество продуцентов каротинов было изолировано из рубца, затем примерно в одинаковых количествах — из содержимого тонкой и слепой кишок, несколько меньше — прямой и толстой. В 1 мл содержимого рубца, тонкой, слепой и прямой кишок количество пигментных бактерий достигает 10^6 и более. Пигментные бактерии, 60% которых представляют каротинобразующие, являются истинно функционирующими микроорганизмами желудочно-кишечного тракта.

Таким образом, проведенными исследованиями установлено, что в желудочно-кишечном тракте жвачных функционируют микроорганизмы, синтезирующие каротин, оказывая положительное влияние на обеспеченность им организма. Эти микроорганизмы представлены видами родов *Flavobacterium*, *Brevibacterium*, *Micrococcus* и неидентифицированной группой бактерий. Выделены они были из всех отделов желудочно-кишечного тракта животных и во все сезоны года. В опытах *in vitro* эти микроорганизмы в условиях анаэробиоза синтезируют а-, р- и у-каротины, что имеет важное значение в определении их роли в процессах питания. Возможность стимуляции каротиногенеза микроорганизмами пищеварительного тракта скармливанием ацетата натрия, антибиотиков и живых микроорганизмов открывает перспективы регулирования микробиологического синтеза каротинов в желудочно-кишечном тракте и обеспечения потребности животных в каротине и витамине А принципиально новым способом.

Синтез антибиотических веществ. Пищеварительный тракт животных населяет микрофлора, которая постоянно образует определенное количество антибиотических

веществ. Концентрация этих веществ сильно колеблется в зависимости от состава микрофлоры.

Антибиотики стимулируют синтез витаминов кишечной микрофлорой. Так же, как и витамины, ферменты и гормоны, они выполняют специфическую функцию в обмене веществ. Таким образом, роль антибиотических веществ в организме весьма разнообразна, поэтому они получили широкое применение в животноводстве как ростстимулирующие добавки.

Молочнокислые бактерии. Широким спектром антагонистического действия обладают молочнокислые бактерии пищеварительного тракта. Наиболее распространены из них следующие: *Streptococcus lactis*, *Bact. acidophilum*, *Lactobacterium bulgaricum*, *Lactobacterium casei*. Они подавляют развитие таких видов микроорганизмов, как гемолитические стрептококки, протей, пневмококки, патогенные кишечные палочки, возбудители тифа и паратифа, коринобактерии, стрептококки, молококки, туберкулезные палочки, стафилококки и др. Антагонистические свойства ацидофильной палочки сильнее проявляются при интенсивном размножении ее в пищеварительном тракте. Она устойчива к кислой среде, благодаря чему сохраняет жизнеспособность в желудке и тонком отделе кишечника. Некоторые авторы объясняют антагонистическое действие ацидофильных бактерий образованием главным образом бактерицидных веществ. Метаболиты ацидофильной культуры подавляли рост патогенных *E. coli* и *Staph. aureus* в разведениях 1:9, когда титруемая кислотность практически была сведена к нулю. При обогащении пищеварительного тракта ацидофильными бактериями активизируется секреторная деятельность желез желудка и кишечника, активируются ферментные функции, усиливается перистальтика.

Бифидобактерии являются также облигатными представителями кишечной микрофлоры. Они синтезируют витамины группы В и обладают антагонистическим действием, которое связано с образованием как кислот, так и антибиотических веществ. При изучении способности различных штаммов бифидобактерий к кислотообразованию установлено, что они продуцируют уксусной кислоты

больше (60%), чем молочной (около 40%). Это один из признаков, отличающих их от молочнокислых бактерий. Титр антибиотической активности бифидобактерий по отношению к кишечной палочке колеблется в пределах 1/4–1/16, а протеолитическая активность ниже, чем у молочнокислых палочек (200–340 мкг/мл и 400–600 мкг/мл тирозина). Бифидобактерии безвредны; находясь в больших количествах в кишечнике, они не вызывают заболеваний и имеют важное физиологическое значение для организма — препятствуют развитию гнилостных и газообразующих микробов, подавляют грам-отрицательную микрофлору, продуцируют витамины группы В, улучшают перистальтику и способствуют всасыванию кальция, витамина D и железа.

Кишечная палочка. Это представитель нормальной микрофлоры желудочно-кишечного тракта, она обладает весьма широким спектром антагонистического действия на различные микроорганизмы, подавляет развитие патогенной микрофлоры. Антагонизм кишечной палочки впервые был установлен Бинштоком в 1889 г. в отношении *B. putrificus* и других гнилостных микроорганизмов. Колиантагонизм объясняется рядом факторов: изменением pH среды, электропотенциала, митогенетическим излучением, удалением питательных веществ из среды и выделением антибиотиков. Установили, что антагонизм кишечной палочки в искусственных средах проявляется при сбраживании сахара, когда происходит подкисление среды. Однако в дальнейших исследованиях параллелизма между отношением pH и усилением антагонистического действия кишечной палочки не наблюдалось. Антагонистическая активность кишечной палочки обусловлена изменением окислительно-восстановительного потенциала среды. При повышении потенциала антагонистическая активность кишечной палочки усиливалась; когда активность микрофлоры падала — снижался и окислительно-восстановительный потенциал.

Опытами на агаровых пластинках показано, что кишечная палочка оказывает влияние на рост тифозной палочки на расстоянии. Установлено, что митогенетическое излучение *Bact. coli* в зависимости от интенсивности может

подавлять или стимулировать рост других микробов. Истощение питательной среды как момент антагонистического влияния микробов друг на друга отмечалось многими исследователями — частичное угнетение роста шигелл в смешанных культурах начиналось в период, когда клетки антагониста накапливались в максимальном количестве. Полное угнетение роста достигалось при пропускании в среду вместо воздуха азота с примесью углекислого газа. При этом если в среду добавляли глюкозу или пропускали воздух, то угнетающее действие прекращалось.

Многие микроорганизмы не способны расти и развиваться при отсутствии определенных витаминов и аминокислот, при отсутствии одних питательных веществ использовать другие или синтезировать их. Кишечная же палочка хорошо приспособлена к этим условиям. Она имеет развитую ферментную систему и может расти на самой скучной питательной среде.

Колицины (антибиотики, выделяемые кишечной палочкой) продуцируются и другими видами кишечных бактерий, возбудителями тифо-паратифозных инфекций, сальмонеллами, шигеллами, протеем, к которым чувствительна типичная кишечная палочка. Образуются они и патогенными штаммами кишечной палочки. Рядом исследователей отмечено усиление синтеза колицинов и распространение колициногенности при желудочно-кишечных заболеваниях разной этиологии. Наличие колициногенности среди патогенных микробов и подавление этими колицинами нормальной кишечной палочки — весьма нежелательное явление для организма животных. Колициногенность свободно передается от одного вида энтеробактерий к другому, от представителей нормальной кишечной флоры к патогенной, и наоборот. Из-за такого свойства колицины не могут быть антагонистами в межвидовой борьбе.

Колицины имеют большое сходство с фагами. В действии их, как и фагов, существует строгая специфичность, т. е. поражаются ими близкородственные виды. Синтез колицинов и лизогения способны индуцироваться одними и теми же индукторами, например ультрафиолетовыми лучами. Кроме колицинов, кишечная палочка производит бактерицидные вещества. При культивировании

кишечной палочки обнаружили антибиотик колиформин. Он активен в отношении грибов. Ряд авторов антагонизм кишечной палочки объясняет непосредственным контактом ее с подавленным микробом. Кишечная палочка не обладает наследственно закрепленной способностью выделять антибиотик в чистой культуре и для проявления своей антагонистической активности нуждается в непосредственном контакте с микробом, который она подавляет.

Микроорганизмы пищеварительного тракта находят широкое применение в практике. Еще Мечников предложил использовать молочнокислые бактерии для борьбы с гнилостной микрофлорой кишечника. По его мнению, эта микрофлора выделяет ряд ядовитых продуктов обмена, которые постоянно отравляют организм. Для изменения микрофлоры кишечника ученый рекомендовал использовать молочнокислую бактерию — болгарскую палочку.

Препараты с молочнокислыми бактериями. Идея приживления в желудочно-кишечном тракте сельскохозяйственных животных полезных видов микроорганизмов с целью повышения резистентности организма и улучшения использования кормов привлекает внимание многих исследователей. Ведутся разработки по применению бактериальных препаратов в качестве кормовых добавок с целью активизации процессов пищеварения, улучшения переваримости и усвоемости корма, а также стимуляции роста молодняка. Для производства препаратов используют в основном молочнокислые бактерии как представителей нормальной флоры. Так, в США в 1975 г. запатентован способ приготовления кормовой добавки, состоящей из двух культур молочнокислых бактерий — *Lactobacillus bulgaricus* и *Streptococcus thermophilus*. Культивируют их в течение 3–5 ч на снятом или цельном молоке, сыворотке или бульоне, затем высушивают при низкой температуре до получения порошкообразной массы.

В Чехословакии разработана технология получения препарата, названного микробиотиком, основу которого составляет концентрат бактерий *Streptococcus faecium*.

Введение этого препарата в рационы животных способствует увеличению приростов и улучшению использования кормов. В США в 1973 г. запатентована кормовая добавка, приготовленная на основе культуры *Streptococcus faecium*. Эти бактерии обладают способностью размножаться в пищеварительном тракте животных, синтезируют молочную кислоту, подавляют патогенные кишечные бактерии и нормализуют кишечную микрофлору. Особенно эффективно скармливание этого препарата телятам-молочникам. При использовании четырех штаммов лактобацилл изготовлен препарат, названный пробиотиком. Этот препарат оказывает стимулирующее действие на рост животных. Изучена возможность использования ассоциаций рубцовых бактерий, взятых от быка, адаптированного к зерну, и рубцовых бактерий *Peptococcus asaccharolyticus* для быстрой адаптации крупного рогатого скота к высокоэнергетическому рациону.

Одной из форм нарушения оптимального функционирования экосистемы рубца является *тимпания* — острое вздутие рубца, которая была описана римскими авторами еще в 60 г. н. э.

При поедании большого количества бобовых трав, загнивших кормов, карбамида, длительном отсутствии в рационах поваренной соли развивается *алкалоз* (защелачивание) рубца, при котором также нарушается рубцовое пищеварение. Экосистема рубца может быть нарушена при резком изменении рациона, заболеваниях пищеварительного аппарата, при некоторых терапевтических вмешательствах (особенно при использовании антибиотиков), поступлении в организм животных вместе с кормом гербицидов, инсектицидов, пестицидов и т. п., при воздействии различных экстремальных факторов (стресс). Таким образом, экосистема рубца может быть нарушена целым рядом специфических и неспецифических воздействий, при этом считается, что адаптивные возможности инфузорий по сравнению с бактериями ниже. Не анализируя весь комплекс факторов, нарушающих экосистему рубца, ограничимся одним примером. Известно, какое важное значение для животного в выборе кормов имеет качественный состав и питательная ценность растений.

Однако питательная ценность не является единственным фактором, определяющим, какому растению животное отдает предпочтение. Оказалось, что питательная ценность многих непоедаемых видов растений не уступает тем, которым животное отдает предпочтение. Но в непоедаемых растениях обнаружены ароматические вещества (эфирные масла), подавляющие развитие симбионтов рубца.

В зеленых кормах найдены вещества, обладающие эстрогенными и антибактериальными (фитонцидными) свойствами. Так, установлено, что еловая хвоя, скормленная зимой яловому крупному рогатому скоту, кобылам и свиноматкам, стимулировала охоту и оплодотворение животных. Кал крупного рогатого скота, поедаемый цыплятами с кормом, вызывает выраженное андрогенное действие, способствуя формированию гребешков. Из зеленой люцерны выделено гормональное вещество, способное вызвать развитие вторичных половых признаков у баранчиков-кастратов.

Подведем некоторые итоги. Широкое использование растительных кормов млекопитающими могло осуществляться только благодаря их связи с симбионтами пищеварительного тракта. Бактерии и инфузории рубца становятся как бы дополнительными микроорганизмами, обладающими функциями гидролиза, трансформации и синтеза. Однако высокая специализация жвачных к симбиотному пищеварению, как и всякая другая, делает их легко уязвимыми. Резкие нарушения установившегося баланса симбиотических микроорганизмов, вызванные, например, резкой сменой диеты, могут привести к гибели всех бактерий и простейших как поставщиков организму-хозяину питательных веществ и даже к гибели самого хозяина от голода.

ГЛАВА 14. ИЗМЕНЕНИЕ КОРМА В ПРЕДЖЕЛУДКАХ

Несмотря на отсутствие в преджелудках жвачных собственных ферментов, здесь происходят интенсивные процессы расщепления корма ферментами, содержащимися в клетках растений (автолиз), и ферментами, которые вырабатываются микроорганизмами-симбионтами.

Метаболизм углеводов в рубце. В рационах основных видов сельскохозяйственных животных на долю углеводов приходится около 70% питательности корма. В растительных кормах содержится 40–80% углеводов. Это полисахариды — крахмал, инулин, целлюлоза, гемицеллюлоза, пектиновые вещества и дисахариды — сахароза, мальтоза, целлобиоза, целлотриоза. После смачивания слюной и пережевывания растительные корма подвергаются в преджелудках воздействию рубцовых микроорганизмов, которые расщепляют поли- и дисахариды до моносахаридов. Так, гидролиз целлюлозы (клетчатки) осуществляется под действием бактериального фермента целлюлазы, при этом образуются дисахариды целлобиоза и целлотриоза, которые в свою очередь под действием бактериальной глюкозидазы расщепляются до глюкозы. Полисахарид гемицеллюлоза под действием целлюлозолитических бактерий расщепляется до ксилобиозы, а затем под действием ксилобиазы до ксилозы. Конечными продуктами расщепления гемицеллюлозы могут быть также пентозы (рибоза, арабиноза, ксилулоза, рибулоза) и гексозы (глюкоза, галактоза, манноза, фруктоза). Крахмал расщепляется по схеме: крахмал — декстрины — мальтоза — глюкоза. Разрушение пектиновых веществ,

входящих в состав межклеточного вещества, до галактоуроновой кислоты обеспечивает доступ ферментов к растительным клеткам. Микробиальные ферменты не выделяются во внешнюю среду, а локализованы на поверхности микроорганизмов, поэтому расщепление клетчатки происходит только при непосредственном контакте микроорганизмов с субстратом.

В преджелудках жвачных переваривается менее 30–38% клетчатки, остальная часть переходит в нижележащие отделы пищеварительного аппарата, где и продолжается ее переваривание. Метаболизм углеводов в рубце зависит от многих причин:

- источника и уровня клетчатки в рационе (оптимальное ее содержание около 17%); вида корма;
- целлюлозолитической активности: наивысшей при скармливании зеленой травы, наименьшей — при даче веточного корма (березовые веники);
- уровня легкопреваримых углеводов. При высоком содержании крахмала и сахара гидролиз клетчатки снижается, так как микроорганизмы в первую очередь используют легкопреваримые углеводы. Вместе с тем, отсутствие легкопреваримых углеводов также уменьшает использование клетчатки из-за недостаточного развития микрофлоры;
- содержания в рационе аминокислот. В оптимальных дозах стимулируют переваривание клетчатки аминокислоты пролин, лизин, цистеин, метионин, однако высокие дозы метионина ингибируют расщепление клетчатки;
- наличия в рационе биологически активных веществ (микроэлементов, витаминов, антибиотиков). Так, включение в рацион крупного рогатого скота 30 мг хлористого кобальта на голову в сутки повышает активность целлюлозорасщепляющей микрофлоры на 35–40%. Низкие концентрации антибиотиков стимулируют активность микроорганизмов, тогда как высокие концентрации подавляют ее;
- степени лигнификации растений (*lignum* — лат. дерево).

Продукты полимеризации ароматических спиртов относятся к так называемым инкрустирующим соединениям. Лигнин структурно связан с целлюлозой и служит

физическими барьером, препятствующим воздействию микроорганизмов рубца на клетчатку. По мере созревания растений количество лигнина в них увеличивается. С разрушением клеточной оболочки (лигнина) составные части растительной клетки становятся доступными для микрофлоры. Поэтому измельчение, пропаривание, обработка грубого корма кислотами и щелочами повышают его переваримость.

Знание причин, определяющих метаболизм углеводов, свидетельствует о возможности направленной регуляции метаболических процессов в преджелудках жвачных. Одновременно с расщеплением углеводов в рубце происходит синтез микробиальных полисахаридов, которые затем перевариваются в тонком кишечнике, как и у моногастрических животных. Процесс расщепления полисахаридов заканчивается стадией образования глюкозы, которая затем всасывается в кровь и используется для энергетических целей.

Уникальная особенность жвачных состоит в том, что поступающие с кормом и образовавшиеся в результате микробного расщепления моно- и дисахариды в анаэробных условиях сбраживаются до летучих жирных кислот (ЛЖК) и некоторых других продуктов. Наличие *анаэробной ферментации (брожения)* углеводов в рубце существенно отличает метаболизм углеводов у жвачных. Известно, что процесс брожения энергетически невыгоден, так как образуются недоокисленные продукты; с этой точки зрения углеводный баланс у жвачных неэкономичен, поэтому при повышенной потребности в углеводах, например, при лактации, легко может возникнуть углеводная недостаточность. Сбраживание углеводов — основная причина низкой концентрации глюкозы в крови жвачных, так называемый гипогликемический тип обмена, при котором глюкоза расходуется исключительно экономно и почти целиком синтезируется в печени в процессе глюконеогенеза. Глюконеогенез — это образование глюкозы из эндогенного жира и белка. У жвачных потребность в глюкозе за счет поступления из пищеварительного тракта удовлетворяется не более чем на 10%, а остальные 90% удовлетворяются за счет глюконеогенеза.

Энергетически невыгодный этап сбраживания углеводов у жвачных компенсируется возможностью переваривать трудно расщепляемые растительные корма. В ходе брожения освобождается энергия, необходимая для жизнедеятельности микроорганизмов, и образуются химические соединения, которые микроорганизмы используют для биосинтеза белков, липидов и других органических соединений. Известно несколько типов брожения: молочнокислое, маслянокислое, пропионовокислое, спиртовое и др. Каждый тип брожения вызывается особой группой микроорганизмов и дает специфические конечные продукты. В зависимости от исходного вещества, подвергающегося сбраживанию, различают целлюлозное, пектиновое брожение и др. Простые сахара в рубце сбраживаются с образованием органических кислот и газов — водорода, углекислого газа, метана. Все моносахариды вначале превращаются в пищевиноградную кислоту (пируват), а затем, в зависимости от вида бактерий, из пищевиноградной кислоты могут образоваться молочная кислота (лактат), муравьиная кислота, щавелево-уксусная кислота. Из муравьиной кислоты образуется уксусная кислота (ацетат), а из уксусной кислоты — валериановая и масляная (бутират) кислоты. Из молочной кислоты образуется пропионовая кислота (пропионат). Из щавелево-уксусной кислоты образуется янтарная кислота.

Примерно 35–45% моносахаридов превращается в ЛЖК — уксусную, пропионовую, масляную — которые покрывают потребности жвачных в энергии примерно на 40%. Из ЛЖК больше всего образуется уксусной кислоты (60–70%). Уксусная кислота служит источником энергии и предшественником молочного жира, она ослабляет процесс депонирования жира и усиливает мобилизацию жирных кислот из жировых депо, которые используются молочной железой. Много уксусной кислоты образуется при высоком содержании в рационе клетчатки и корнеплодов, при кормлении животных сеном, луговой травой, силосом. Повышение в рационе жвачных количества крахмалистых кормов меняет направленность бродильных процессов, сопровождающихся снижением доли уксусной кислоты, следовательно, и падением жирности молока. Такая метаболическая ситуация нежелательна для лактирующих коров,

но положительно отражается на продуктивности откормочного молодняка крупного рогатого скота, т. е. приросте мяса.

Рационы, богатые крахмалом и сахаром, и концентраты способствуют образованию пропионовой кислоты (15–20%). Пропионовая кислота образуется организмом как основной предшественник глюкозы (глюконеогенез в печени) и используется в синтезе жиров, стимулируя привесы телят. Увеличение в рационе кормовых белков вызывает увеличение количества масляной кислоты (10–15%). По энергетической ценности масляная кислота в 2 раза превышает уксусную и пропионовую кислоты.

Соотношение и количество ЛЖК в значительной степени определяется видом и способом приготовления кормов. При недостатке углеводистых кормов кислый силос способствует уменьшению концентрации пропионовой и увеличению содержания уксусной и масляной кислот, что может привести к заболеванию типа кетозов, которое характеризуется расстройством пищеварения и обмена веществ. Концентраты при отсутствии грубоволокнистых кормов снижают уровень уксусной кислоты и повышают концентрацию пропионовой и масляной.

Молочная кислота была открыта в 1780 г. Шееле в кислом молоке, называлась также мясо-молочной, так как содержится в мышечной ткани. Молочная кислота является промежуточным продуктом брожения и предшественником пропионовой. Особенно много молочной кислоты образуется при скармливании сахарной свеклы в больших количествах. Внезапный переход с сена и сочных кормов на концентрированные корма ведет к чрезмерному накоплению молочной кислоты. Если использование молочной кислоты превышает скорость ее использования, наблюдается угнетение пищеварительных процессов и даже отравление животных.

В сутки в организме крупного рогатого скота образуется от 1,5 до 5 л (в среднем 4 л) ЛЖК, у овец — около 0,5 л. Большая часть ЛЖК всасывается в преджелудках. Механизм всасывания изучен недостаточно.

Ингибирование газообразования в рубце с целью повышения использования энергии кормов. В процессе сбраживания кормов в пищеварительном тракте животных идет

значительное газообразование. В рубце обнаруживаются углекислый газ, метан, водород, азот и сероводород. Кислород в рубце обнаруживается только после приема корма, а затем его концентрация быстро снижается. Наиболее интенсивно в процессах микробиальной ферментации образуется углекислый газ — до 10 л на 100 г переваримой клетчатки. Наряду с углекислым газом в рубце обнаруживается значительное количество метана, образующегося в результате деятельности специальных метанообразующих бактерий, восстанавливающих углекислый газ водородом. Азот в состав газов рубца включается при метаболизме белков корма, а сероводород образуется при деградации серосодержащих аминокислот и восстановления сульфатов. В основном газы рубца удаляются с отрыжкой или, растворившись в крови, удаляются через легкие. На уровень газообразования в рубце существенное влияние оказывает характер кормления. Установлено, что преобладание в газовой атмосфере рубца углекислого газа обычно связано со сбраживанием простых сахаров, а повышенное количество метана — с перевариванием клетчатки. Образование метана в преджелудках является нежелательным явлением, поскольку при этом теряется энергия корма. Ингибирующая метаногенез активность обнаружена у полигалогенных спиртов и их эфиров с триметилуксусной кислотой. Антиметаногенным действием обладают и производные полигалоакминов, применение которых повышает поедаемость корма. Ингибиторами образования метана могут быть C₁₈-ненасыщенные жирные кислоты, причем этот эффект связан не с конкуренцией за доступный водород, а с токсическим действием этих кислот на метаногенные бактерии. Имеющиеся данные, однако, показывают, что ингибиторы метанового брожения воздействуют не только на метанообразующие, но и на другие физиологические группы бактерий. Это приводит к нарушению оптимального соотношения летучих жирных кислот (уксусной и пропионовой). Вследствие тесной взаимосвязи образования метана с процессами переваривания энергетических веществ и белков пока еще не удалось найти ингибиторы метаногенеза, не нарушающие основные про-

цессы пищеварения. Поэтому антиметаногенные препараты не получили пока широкого использования. Поиск новых технологий для предупреждения излишнего газообразования представляется весьма актуальным.

Азотистый обмен у жвачных. Содержание азотсодержащих соединений в растительных кормах сравнительно невелико (7–30% сырого протеина в сухом веществе корма). Сырой протеин — это смесь белковых и небелковых азотистых веществ. В состав корма входят простые белки (альбумины, глобулины, протамины, гистоны), сложные белки (фосфопротеиды, глюкопротеиды, хромопротеиды). Кроме того, в азотистом обмене участвуют небелковые азотсодержащие вещества (НВА) — свободные аминокислоты, пептиды, амиды, пуриновые и пиридиновые основания, нитраты. Большая часть белков и других соединений азота подвергается превращениям в рубце с участием микроорганизмов. Примерно 1/3 белков рациона в неизменном виде переходит в сычуг и другие нижележащие отделы пищеварительного тракта.

Бактерии и инфузории рубца осуществляют гидролиз белка с помощью протеолитических ферментов до пептидов и аминокислот. В рубце происходит дезаминирование аминокислот. В результате дезаминирования аминокислот под действием бактериальных дезаминаэз образуется основной метаболит азотистого обмена в рубце жвачных — *аммиак*. Аммиак является токсическим продуктом. Его токсичность обусловлена тем, что он:

- вызывает заметный сдвиг pH среды в щелочную сторону (алкалоз рубца), что сопровождается подавлением жизнедеятельности полезной микрофлоры вплоть до ее гибели;
- сильно ингибирует катаболизм аминокислот и образование энергии в клетке;
- существенно нарушает активный перенос одновалентных ионов через клеточные мембранны.

Все это накладывает жесткие ограничения на количество аммиака, которое может содержаться в клетках и жидкостях тела без вреда для организма. Проблему обезвреживания аммиака решает либо быстрое его удаление из организма, либо образование из него менее токсичных продуктов

(например, мочевины) — так называемый цикл мочевины, который происходит в печени. Образующаяся мочевина переходит в кровь, переносится в почки и выделяется с мочой. Но жвачным мочевина совершенно необходима, и они специально обергают свой организм от потери этого вещества. Значительное количество образовавшейся в печени мочевины возвращается в рубец как со слюной, так и через стенку рубца — румено-тепатическая циркуляция азота. Механизм обратного потока мочевины является фактором экономии азота и непрерывного возвращения его в рубец, где он вновь используется для синтеза бактериального белка. Мочевина в рубце расщепляется бактериальной уреазой до углекислого газа и аммиака. Часть аммиака всасывается в кровь, а другая часть используется для биосинтеза аминокислот.

Одновременно с расщеплением бактериями белков растительных кормов в рубце происходит синтез микробиальных белков. В сутки у коровы может синтезироваться 500–1500 г, а у овцы — 300–100 г микробиального белка, что составляет 20–30% суточной потребности, 50–80% азота корма превращается в микробиальный азот. Синтезируемый микробами протеин характеризуется хорошим качеством. При этом скорость образования микробного белка в 10 раз выше, чем у позвоночных животных. Важная роль в биосинтезе белка принадлежит простейшим, которые синтезируют белок более высокого качества, чем бактерии. Микроорганизмы рубца способны синтезировать все заменимые и незаменимые аминокислоты, поэтому взрослые жвачные почти не чувствительны к недостатку аминокислот в рационе и могут существовать без кормового белка, но при полном обеспечении небелковым азотом. Однако биосинтез белка в рубце не обеспечивает интенсивного роста молодняка (прирост живой массы 1000–1200 г в сутки). Аналогичный дефицит возникает при высокой молочной продуктивности (12–15 кг в сутки), когда недостаток белка не удовлетворяется ни в количественном, ни в качественном отношении. Поэтому в рацион высокопродуктивных животных необходимо включать незаменимые аминокислоты, такие как метионин, изолейцин, лизин, гистидин.

В связи с тем, что микрофлора рубца синтезирует аминокислоты и протеин из небелкового азота (аммиака,

мочевины и других азотсодержащих соединений) следует практически важный вывод о замене дефицитного и дорогостоящего белка сравнительно дешевыми синтетическими азотистыми веществами (САВ) — карбамидом, углекислым аммонием, сернокислым аммонием, бикарбонатом аммония. Добавка в корм в оптимальных дозах карбамида (мочевины) способствует повышению молочной и мясной продуктивности. Однако использовать мочевину следует с большой осторожностью, поскольку, как уже говорилось, в рубце мочевина расщепляется с образованием аммиака. Перегрузка печени большим количеством образовавшегося аммиака, который она не в состоянии преобразовать в мочевину, вызывает симптомы отравления. Симптомы отравления становятся острыми при концентрации 1 мг аммиака в 100 мл крови, концентрация в 2–4 мг в 100 мл крови смертельна. Отравление животных может быть вызвано поеданием большого количества карбамида.

Теоретически возможность отравления аммиаком сводится к минимуму в случае, если скорость образования аммиака близка к скорости его утилизации. Наиболее благоприятный бактериальный синтез белка в рубце происходит, когда на каждые 100 г мочевины приходится не менее 1 кг легкодоступных углеводов, из которых 2/3 должен составлять крахмал. Оптимальная доза мочевины 120 г на 1 голову в сутки. Кроме белков корма и мочевины, азот поступает в рубец из других источников: белков крови, пищеварительных ферментов, слущенных клеток слизистых оболочек — это так называемый эндогенный азот.

Заканчивая раздел, отметим, что полученные с кормом белки используются жвачными менее эффективно, чем моногастрическими животными. Вместе с тем, жвачные способны более длительное время переносить неблагоприятные условия кормления в результате повторного вовлечения азота в промежуточный обмен и его утилизации рубцовыми микроорганизмами. Кроме того, в качестве источника азота жвачные могут использовать небелковые соединения этого элемента. В тонкий кишечник из рубца жвачных поступает 20–40% не расщепленного в преджелудках кормового белка и 60–80% микробного белка.

Обмен липидов в рубце жвачных. В растительных кор-
мах содержится 1–10% липидов от общего количества су-
хого вещества. Особенно много жиров в подсолнечниковом
и хлопковом жмыхах. В состав липидов входят моно-, ди- и
триглицериды, фосфолипиды, стеролы, воск, свободные
жирные кислоты. Главная составная часть растительных
жиров — непредельные кислоты. Установлено, что микро-
организмы рубца (бактерии и простейшие) могут изменять
липиды корма и только незначительная их часть транспортируется в съчуг и тонкий кишечник в неизменном виде.
Микроорганизмы с помощью липолитических ферментов
расщепляют жиры корма до жирных кислот и глицерина.
Установлено, что этот процесс происходит вне клетки.

В рубце происходит *гидрогенизация жиров*, т. е. реакция присоединения водорода, в результате растительные жиры (масла) превращаются в твердые. При гидрогенизации непредельные (ненасыщенные) жирные кислоты (например, линолевая) превращаются в насыщенные (стеариновую и пальмитиновую). Преобладающей липидной фракцией становятся насыщенные жирные кислоты, которые удерживаются на поверхности кормовых частиц.

Значение гидрогенизации для жвачных:

- ▣ предупреждение токсического эффекта ненасыщенных жирных кислот на микроорганизмы;
- ▣ предупреждение образования избыточного количества свободных радикалов и ингибирование ряда ферментных систем;
- ▣ снижение потребности животных в витамине Е и других природных антиоксидантах.

Гидрогенизация, являясь, безусловно, важным процессом для жвачных, нежелательна с народно-хозяйственной точки зрения, так как между потреблением ненасыщенных жирных кислот и состоянием здоровья населения существует прямая связь. Дело в том, что ненасыщенные жирные кислоты (линолевая, линоленовая) относятся к числу незаменимых факторов питания человека. Чтобы предотвратить процессы гидрогенизации в рубце, кормовые жиры или семена растений покрывают защитной оболочкой, устойчивой к воздействию микробов рубца, но разрушающейся в тонком кишечнике и не препятствующей образованию жира.

При использовании этого метода наблюдается резкое увеличение содержания линолевой кислоты в тканях и молочном жире коров. Увеличение в рационе травяных гранул также достоверно увеличивает содержание линолевой кислоты в тканях и молоке. У новорожденных жвачных статус незаменимых жирных кислот можно улучшить путем добавления в молоко или заменитель молока линолевой кислоты.

Наряду с расщеплением жиров в преджелудках жвачных осуществляется микробный *синтез липидов*. Количество микробных липидов составляет около 1/4 общего их количества. У коровы в сутки синтезируется примерно 140 г липидов. Источником для синтеза липидов в преджелудках являются не только липидные, но и нелипидные вещества, главным образом уксусная кислота и другие ЛЖК. Установлено, что в преджелудках жвачных синтезируются стероиды. Теоретически можно допустить, что для коров с высоким уровнем стероидов должна быть характерна более высокая скроспелость и плодовитость. Однако вопрос о судьбе стероидов рубца в организме жвачных почти не изучен.

Таким образом, микроорганизмы рубца играют важную роль как в переваривании липидов корма, так и в синтезе новых липидов, поэтому метаболизм преджелудков вносит значительный вклад в липидное питание жвачных и оказывает существенное влияние на их продуктивность. Как считает Алиев (1980): «Без минимального уровня жира в рационе не осуществимы не только высокая продуктивность и воспроизводительная функция жвачных, но и их жизнедеятельность вообще». Отсюда вытекает необходимость нормирования липидов в рационах жвачных. Считается, что без жировых добавок вряд ли удастся обеспечить оптимальную скорость роста молодняка и молочную продуктивность выше 6000–7000 кг. Необходимо иметь в виду, что часть липидов поступает в рубец из крови — эндогенные липиды. Установлена транссудация фосфатидов и липопротеидов через стенку рубца. Таким образом, фракции липидов преджелудков складываются из жиров корма, жиров инфузорий и бактерий и эндогенных липидов. Основная масса липидов поступает в съчуг и тонкий кишечник, где расщепляется липазами съчуга и поджелудочной железы.

ГЛАВА 15. РЕГУЛЯЦИЯ ПРОЦЕССОВ РУБЦОВОГО БРОЖЕНИЯ С ЦЕЛЬЮ ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОРМОВ

Интенсивность и направленность осуществляемых микрофлорой преджелудков бродильных процессов, обуславливающих характер превращения корма и эффективность его использования, определяются многими факторами. К ним относятся: состояние животного, состав кормов, а также соотношение отдельных групп микроорганизмов в рубце.

Регуляция интенсивности и направленности ферментативных процессов в рубце кормлением, введением добавок биологически активных веществ и ингибиторов. Работами отечественных и зарубежных исследователей установлено, что изменение набора кормов в рационе приводит к перестройке соотношения отдельных видов в популяции микроорганизмов рубца, а следовательно, к изменению направленности биохимической деятельности микрофлоры преджелудков. С этой точки зрения несомненный интерес представляют рационы жвачных, различающиеся уровнями энергии и протеина, соотношениями различных источников энергии и форм азота, включенными добавками и биологически активными веществами.

Интересными представляются изменения микрофлоры рубца в связи с условиями протеинового питания жвачных животных, в частности при замене части или всего азота корма синтетическими азотистыми веществами (САВ). В опытах на лактирующих коровах в рационе которых 20, 30 и 40% переваримого протеина было заменено эквивалентным по азоту количеством мочевины, показали, что длительное скармливание животным средних доз мочевины (20 и 30%) не вызывает значительных изменений общего числа микроорганизмов в рубце и их целлюлозолитиче-

ской активности. Замена же 40% переваримого протеина корма мочевиной сопровождалась снижением в содержимом рубца численности стрептококков и ослаблением целлюлозолитической активности. В дальнейших исследованиях с использованием смеси мочевины с сульфатом и фосфатом аммония было установлено, что при восполнении 40% переваримого протеина смесью САВ в содержимом рубца уменьшается количество иодофильных микробов и снижается его амилолитическая активность. Положительное влияние на микрофлору преджелудков у откармливаемых бычков оказывало восполнение 19–30%-го дефицита протеина амидоfosфатом. В содержимом рубца общее количество микроорганизмов повышалось на 17,2%, а простейших — на 87,3%. При этом возрастали концентрации нуклеиновых кислот и белкового азота, что свидетельствует об эффективном использовании азота амидоfosфата в синтезе микробного белка. Скармливание амидоfosфата приводило также к усилению и изменению направленности углеводного обмена в преджелудках. Так, общий уровень летучих жирных кислот в преджелудках бычков, получавших подкормку, возрос до 10,4 ммоля на 100 мл содержимого по сравнению с 9,2 ммоля у контрольных животных; уровень уксусной кислоты увеличился до 62,5% (51,5% в контроле), а пропионовой и масляной кислот снизился. Аналогичное действие амидоfosфата наблюдали и в опытах на овцах, в сбалансированных рационах которых 26% протеина (примущественно соевого протеина) заменили амидоfosфатом.

Большое значение имеет вопрос скармливания жвачным САВ в качестве единственного или основного источника азота. В подобных исследованиях обычно используют очищенные или полусинтетические рационы. В литературе отмечается, что при таких условиях кормления микрофлора и микрофауна рубца жвачных претерпевают глубокие количественные и качественные изменения. Так, при даче крупному рогатому скоту кормосмесей из чистых питательных веществ в содержимом рубца уменьшается число простейших или они исчезают полностью, в то время как количество бактерий значительно возрастает. Кроме того, установлено, что как источник азота, так и соотношение питательных веществ в кормосмесях оказывают существенное влияние на микрофлору преджелудков. Опыты, проведенные на бычках, получавших рацион из мочевины и древесной пульпы, показали, что замена последней крахмалом приводила к уменьшению пропорции гидролизующих мочевину микроорганизмов, а количество лактобацилл и руминококков существенно не изменялось. При сравнительном изучении четырех небелковых источников азота

обнаружено преобладание в микробной флоре анаэробных лактобацилл и *Bacteroides amylophilus*. Последних в содер-жимом рубце бычков, получавших мочевину и фосфат мочевины, было больше, чем у животных, которым скармливали биурет и мочевую кислоту. Процент факультативных анаэробов и микробов, продуцирующих сероводород, был более высоким у бычков, в рацион которых вводили биурет. Целлюлозолитических микроорганизмов было больше в рубце животных, содержавшихся на рационе с мочевой кислотой, а у бычков, которым скармливали мочевину, возрастила численность амилолитических бактерий. Переводить овец с натурального рациона на синтетический следует в течение 12–24 дней. В процессе адаптации микрофлоры к кормосмеям с мочевиной в содер-жимом рубца увеличивалось количество йодофильных микробов и селеномонад, повышалась его амилолитическая активность, но наблюдались уменьшение числа простейших, обеднение их родового состава и падение целлюлозолитической активности.

Сравнительное изучение кормосмесей с разными источниками азота показало, что при скармливании мочевины (I группа) и казеина (II группа) метаболические процессы в преджелудках поддерживаются на достаточно высоком уровне и обеспечивается равноценный биосинтез липидов и микробного белка, но существенно изменяется интенсивность и направленность углеводного обмена. Карбамид усиливает использование углеводов и благоприятствует образованию пропионата, тогда как скармливание казеина сопровождается повышенным накоплением бутиратов. Интересные данные получены при включении в кормосмесь для овец протеина подсолнечникового шрота (менее растворимого, чем казеин), а также карбамида в комбинации с донаторами металлических групп. При замене в кормосмесси протеина подсолнечникового жмыха на эквивалентное по азоту количество мочевины с добавкой 2 г метионина не обеспечивалась адекватная интенсивность метаболических процессов в преджелудках, холинхлорид же, вносимый в дозе 1 г на 1 кг кормосмеси, оказался эффективным стимулятором синтеза микробного белка из мочевины, поддерживающим высокую бродильную активность микрофлоры.

Из приведенных данных видно, что условия азотистого питания жвачных животных являются мощным фактором регуляции интенсивности и направленности метаболических процессов в преджелудках.

Одна из особенностей питания жвачных животных — их способность использовать значительные количества клетчатки. Ее расщепление в преджелудках до более простых

углеводов осуществляется целлюлозолитическими микроорганизмами, бродильная активность которых в зависимости от удовлетворения пищевых потребностей может значительно изменяться.

Однако на переваримость клетчатки у жвачных влияет не только видовой состав целлюлозолитической микрофлоры. Большое значение имеют структура скармливаемого животному рациона, источник и уровень клетчатки, а также степень ее лигнификации, степень измельчения грубого корма и другие факторы.

Установлено, что существенное влияние на формирование и метаболическую активность целлюлозолитической микрофлоры в рубце коров оказывает *уровень клетчатки в рационе*. Максимальной способностью к перевариванию клетчатки обладала микрофлора, формирующаяся в рубце при содержании клетчатки в рационе 17%, при уровне 13 и 22% способность микрофлоры к ее перевариванию снижалась. Изучение потребности в ростовых факторах показало, что отмытые бактерии рубца, выделенные от животных, в рационе которых клетчатка составляла 13 и 22%, нуждались в смеси изомасляной, изовалериановой и валериановой кислот. Макрофлора, формированная в рубце коров при уровне клетчатки в рационе 17%, в этих кислотах не нуждалась.

Эти данные, по-видимому, свидетельствуют о том, что содержание клетчатки в рационе оказывает существенное влияние на соотношение видов целлюлозолитических бактерий в рубце, потребность которых в питательных веществах и факторах роста различна. Об этом, хотя и косвенно, можно судить по соотношению образуемых метаболитов углеводного обмена.

Минимальные количества ацетата и пропионата и максимальные C₄–C₅-кислот нормального изостроения продуцировали отмытые бактерии из рубца коровы, получавшей рацион с небольшим содержанием клетчатки. Наблюдавшееся соотношение метаболитов в культуральной жидкости, вероятно, указывает на то, что для целлюлозолитических руминококков и палочек вида *Bacteroides succinogenes*, образующих главным образом уксусную кислоту, условия для развития были неоптимальными. Наоборот, устанавливающийся в рубце при низком уровне клетчатки тип брожения способствовал более полному удовлетворению пищевых потребностей бактерий из рода *Butyrivibrio*, главным продуктом углеводного обмена которых является бутират, а также *Cilibacterium cellulosolvens*, образующие вместе с лактатом заметные количества масляной и валериановой кислот.

С увеличением клетчатки в рационе способность отмытой микрофлоры к образованию ацетата из целлюлозы заметно возрастала. При содержании в рационе 17% клетчатки в составе ЛЖК 38% приходилось на ацетат, а при 22% уксусная кислота составляла уже 57,7% суммы ЛЖК. Вместе с этим наблюдалось повышение уровня пропионата и резкое снижение молярных процентов 4-5-углеродных жирных кислот. Отмеченные изменения в соотношениях метаболитов углеводного обмена могут быть объяснены только различиями в видовом составе целлюлозолитической микрофлоры.

Аналогичные данные были получены и при инкубации в этих же условиях цельного содержимого рубца. Как и с отмытыми бактериями, большее количество ацетата образовывалось целлюлозолитической микрофлорой, формирующейся в рубце при максимальном уровне клетчатки в рационе. Молярный процент ацетата с 21,2–26,9 при среднем и низком уровне клетчатки возрастал до 47,8 при высоком, в то время как доля бутиратов уменьшалась соответственно с 20–14,8 до 10%. Определение соотношений ЛЖК в содержимом рубца коров также показало, что молярный процент уксусной кислоты повышался с увеличением клетчатки в рационе. Следовательно, способность складывающейся в преджелудках ассоциации микробных видов к образованию ацетата из целлюлозы находится в прямой зависимости от количества клетчатки в рационе. Низкое содержание ее благоприятствует развитию микрофлоры с повышенной способностью к продуцированию из клетчатки бутиратов.

Как уже было отмечено, переваримость клетчатки зависит не только от ее уровня в рационе, но и от степени лигнификации. Замена в рационе лактирующих коров 40 и 70% сена соломой с одновременным увеличением крахмала, но при постоянном содержании клетчатки в пределах 20,2–20,6% приводит к повышению в рубце коров численности йодофильных, амилолитических, лактатферментирующих бактерий и селеномонад, уменьшению количества простейших и снижению целлюлозолитической активности. В опытах на козлах, получавших рационы с разными источниками клетчатки (сено и силос, свежескошенная трава и березовые веники), обнаружено, что самая низкая целлюлозолитическая активность была при даче веточного корма, а наиболее высокая — при скармливании зеленой травы.

Не менее выраженное регулирующее действие на целлюлозолитическую активность микрофлоры рубца оказывают уровни и соотношения легкогидролизуемых углево-

дов в рационе. Рационы, содержащие сахар из расчета 3–4 г на 1 кг живой массы животного, обеспечивают оптимальное соотношение различных групп микроорганизмов и простейших в рубце овец и максимальную целлюлозолитическую активность. Снижение уровня сахара до 0,7 г/кг (сахаро-протеиновое отношение 0,3) не приводит к резким сдвигам в структуре микрофлоры рубца, но сопровождается ослаблением ее целлюлозолитической активности. При даче овцам сахара в дозе 5,5 г на 1 кг живой массы в содержимом их рубца резко возрастало количество молочнокислых, амилолитических и лактатферментирующих бактерий, но значительно уменьшалась численность простейших и в первые 6 ч после кормления несколько снижалась целлюлозолитическая активность. Высокая целлюлозолитическая активность микрофлоры рубца овец наблюдалась при использовании рационов, в которых легкогидролизуемые углеводы (сахар + крахмал) составляли 5–6 г в расчете на 1 кг живой массы животных при соотношении сахара к крахмалу, близком 1 : 2. Повышение уровня легкогидролизуемых углеводов в рационе до 8,5 г на 1 кг живой массы, независимо от соотношения сахара и крахмала, приводит к ингибированию целлюлозолитической активности микрофлоры рубца. Важными факторами регуляции целлюлозолитической активности микрофлоры рубца могут быть аминокислоты. Показано, что переваривание клетчатки стимулирует пролин, который преобразуется путем восстановительного дезаминирования в валериановую кислоту. Лизин и цистеин, добавленные к содержимому рубца, усиливают его целлюлозолитическую активность. В опытах на овцах, которым вместе с мочевиной скармливали смесь лизина с метионином, не обнаружили стимулирующего влияния этих аминокислот на переваримость клетчатки. Из 19 изученных аминокислот переваривание клетчатки *in vitro* улучшал только L-метионин, а L-формы лейцина, триптофана и треонина незначительно ингибировали ее.

Влияние различных доз L-лизина и DL-метионина на переваривание целлюлозы микроорганизмами жвачных *in vitro* изучал Тараканов (1974). Автор отмечает, что как лизин, так и метионин стимулировали переваривание целлюлозы, но этот эффект в значительной степени зависел от концентрации аминокислот в среде. Если небольшие концентрации лизина улучшали переваривание целлюлозы незначительно, то с повышением дозы этой аминокислоты заметно возрастал и стимулирующий эффект. Особенно четко положительное влияние лизина на переваривание целлюлозы проявилось при дозе его в среде 5 и 10 мг/мл.

Стимулирующее действие метионина на переваривание целлюлозы микроорганизмами рубца, наоборот, наблюдалось при низких концентрациях этой аминокислоты (0,01–0,1 мг/мл). При содержании в среде 1 мг/мл аминокислоты переваривание целлюлозы существенно не отличалось от такового в контроле, в то время как дальнейшее повышение концентрации метионина ингибировало расщепление целлюлозы, причем особенно четко при дозе 10 мг/мл. Необходимо отметить, что, как правило, влияние аминокислот на переваривание целлюлозы не зависело от получаемого животными корма и лишь в четвертом опыте на овцах, которым давали метионин, стимулирующее действия как лизина, так и метионина не наблюдалось.

Механизм стимуляции переваривания целлюлозы лизином и метионином, по-видимому, тесно связан с катаболизмом этих аминокислот микроорганизмами рубца. Известно, что одним из продуктов катаболизма лизина является 6-аминовалериановая кислота, судьба которой в рубце жвачных все еще не ясна. Однако показано, что 8-аминовалериановая кислота, образующаяся из L-пролина, первоначально превращается в валериановую кислоту. Штамм *Clostridium*, выделенный из сточных вод, разрушал 6-аминовалериановую кислоту путем сопряженного окислительно-восстановительного процесса, в котором 2 моля этой аминокислоты превращалось в 2 моля амиака и по 1 молю валериановой, пропионовой и уксусной кислот. Эти данные позволяют считать, что в случае применения лизина стимулирующее действие его на переваривание целлюлозы микроорганизмами рубца опровергалось через образование валериановой кислоты, положительное действие которой на целлюлозолитические микроорганизмы хорошо известно. Это подтверждают данные, полученные на овцах, которым скармливали L-лизин в дозе 5 г на голову в день. В содержимом рубца подопытных животных через 16 часов после последней дачи лизина повышалась целлюлозолитическая активность, что положительно коррелировало с суммарным увеличением молярных процентов валериановой и изовалериановой кислот.

Стимулирующее действие низких концентраций метионина, вероятно, было связано с удовлетворением потребности микроорганизмов рубца в сере, поскольку некоторые из них в чистой культуре предпочитают серу сульфаминокислот неорганической. Ингибирующий эффект относительно высоких доз метионина (5–10 мг/мл), по-видимому, объясняется его токсичностью, которая наблюдалась в опытах на животных.

Необходимо отметить, что при скармливании жвачным аминокислот они не только воздействуют на целлю-

лозолитическую активность микрофлоры рубца. Так, дача лактирующим коровам и овцам метионина сопровождается изменениями в соотношениях различных групп микроорганизмов и способствует увеличению синтеза микробного белка. Введение в рацион овец кормовых препаратов L-лизина, DL-метионина и их смеси приводит к изменениям в соотношениях различных групп микрофлоры и микрофлоры преджелудков, что обеспечивает высокую ферментативную активность последней и повышенный синтез микробного белка без дополнительных затрат энергии и протеина. Лизин, скармливаемый в дозе 5 г на 1 голову в сутки, способствует развитию лактатферментирующих микроорганизмов, угнетает амилолитическую и протеолитическую активность содержимого и не оказывает отрицательного влияния на целлюлозолитическую активность и уровень ЛЖК в рубце. Применение метионина (2 г) и аминокислотной смеси, состоящей из 5 г лизина и 5 г метионина, благоприятствует развитию в рубце амилолитических, лактатферментирующих и усваивающих азот мочевины микроорганизмов, а также усиливает целлюлозолитическую активность микрофлоры. При совместном введении в рацион метионина и лизина ингибирующее действие последнего на амилазную активность не проявляется, тогда как протеолитическая и липолитическая активность микрофлоры рубца снижается.

Эксперименты показали, что L-формы цистеина, глутаминовой кислоты, лизина и DL-формы треонина, лейцина, глицина, серина, валина и метионина в концентрации 1 мг/мл среды в условиях *in vitro* ингибируют протеолитическую активность микрофлоры рубца овец. Подобный эффект на протеолитическую активность оказывало скармливание овцам L-лизина, DL-метионина или их смеси, а также дача лизина или метионина лактирующим коровам. Максимальное ингибирование протеолитической активности микрофлоры рубца у овец и коров отмечено при дополнительном введении в рацион L-лизина.

Механизм действия аминокислот на протеолитическую активность микроорганизмов рубца, по-видимому, состоит в подавлении синтеза микробами протеиназ. Это мнение подтверждается тем, что протеолитическая активность бесклеточной жидкости при ее инкубации в частности с лизином или метионином, *in vitro* не снижалась, т. е. аминокислоты не ингибировали действия свободных протеиназ.

Ингибирующее действие аминокислот на протеолитическую активность микрофлоры рубца дает основание предполагать, что добавление в рацион жвачным лизина и метионина частично предохраняет кормовые белки от гидролиза

в преджелудках и тем самым способствует лучшему их использованию в кишечнике.

Все изложенное не оставляет сомнения в том, что направленная регуляция метаболических процессов в преджелудках вполне возможна. Однако проведенные в этом плане исследования пока еще сравнительно малоочисленны. Поэтому определение уровней, соотношения и источников питательных веществ в рационах жвачных, особенно высокопродуктивных, а также поиск других факторов регуляции, обеспечивающих оптимальные условия для деятельности микрофлоры в преджелудках, — актуальные задачи науки о питании жвачных животных.

Защита от разрушения микробами в рубце белков и аминокислот, ненасыщенных жирных кислот и легкорастворимых углеводов. В последние годы все большее внимание уделяется протеиновому и аминокислотному питанию жвачных, метаболизм протеина в пищеварительном тракте которых существенно отличается от метаболизма у моногастрических животных прежде всего интенсивным расщеплением белка и аминокислот под действием микрофлоры рубца. По мнению некоторых исследователей, синтез бактериального белка не может в полной мере обеспечить потребность высокопродуктивных животных в протеине и аминокислотах, в связи с чем и были предприняты исследования по разработке способов защиты протеина корма от разрушения в рубце. Уменьшение степени распада белков позволит не только значительно улучшить использование кормового протеина, но и открывает новые перспективы по применению небелкового азота.

Защита протеинов корма от разрушения в рубце. В целях уменьшения распада кормовых белков в рубце применяли как физические, так и химические средства. **Физическая обработка** включает размалывание и нагревание, а для **химической обработки** используют чаще всего формальдегид, танины, дубильную кислоту и другие средства. Предохранение белков от разрушения может быть достигнуто также подбором труднорастворимых белков и повышением скорости прохождения корма через рубец.

Известно, что растворимость белков в содержимом рубца варьирует в очень широких пределах. Так, для белка конских бобов при pH 8,5 она составляет около 27%.

Уменьшить растворимость белка можно прогреванием его при температуре 149°C. В результате обработки растворимость белков соевого шрота снижалась с 72 до 35%, а при скармливании такого корма значительно увеличивались приrostы ягнят и улучшалась оплата корма. Известно, что термическая обработка казеина, арахисового, соевого и хлопчатникового шротов ведет к улучшению питательности корма и использования азота благодаря уменьшению его растворимости в преджелудках. Следует помнить, что нарушение режима тепловой обработки, как правило, приводит к ухудшению переваримости азота.

Из химических средств, применяемых для снижения расщепления кормовых белков в рубце, наибольшее распространение получил формальдегид. Его использование основано на том, что он образует метиленовые «мостики» в белке между лизином и пептидными группами, которые при поступлении корма в кислую среду сычуга при pH ниже 3,5, разрушаются. В большинстве экспериментов, проведенных с обработанным формальдегидом казеином, получены положительные результаты, тогда как при использовании обработанной соевой и арахисовой муки, грубого корма данные были противоречивыми. Так, в опытах на ягнятах, которым давали обработанный формальдегидом казеин и арахисовую муку, в кишечник поступало больше аминокислот, чем при скармливании необработанных белковых добавок. При лучшем снабжении аминокислотами повышалось содержание их в плазме крови и увеличивался прирост живой массы. Формальдегидная обработка белков гороха снижает их растворимость, уровень протеолиза, дезаминирования и синтеза микробного белка в рубце, а также объем всасывания аммиака из рубца в кровь. Защищенный таким способом белок в большем количестве поступает из рубца в кишечник и лучше усваивается.

Обработка формальдегидом рапсового шрота снижала растворимость его протеина с 52,8 до 5,6%, но не влияла на приросты бычков и оплату корма. В этом случае уменьшалось образование в рубце аммиака и незначительно изменялись переваримость сухого вещества и сырого протеина, а также использование азота. Эвакуация

общего и неаммонийного азота из рубца в кишечник усиливалась при скармливании только обработанного казеина. При обработке протеиновых добавок формальдегидом содержание в рубце бактериального азота снижалось на 40–60% по сравнению с количеством его на контрольных рационах. Концентрация аминокислот в содержимом рубца достоверно возрастала только при скармливании обработанного казеина. При этом замедлялся распад незаменимых аминокислот в рубце, что увеличивало их поступление в кишечник. Включение в рацион овец обработанного формальдегидом подсолнечникового шрота не дало положительного эффекта.

Формальдегид испытывали также и для предохранения белков грубых и сочных кормов. Опрыскивая при тюковании люцерновое сено (влажностью 20–34%) формальдегидом из расчета 0,4–2,66% сухого вещества корча, выяснили, что эта обработка не влияла на потерю сухого вещества при хранении. Увеличение дозы формальдегида снижало образование аммиака при инкубировании сена с рубцовой жидкостью *in vitro* и повышало скорость переваривания белка пепсином. При скармливании овцам обработанного сена наблюдалось снижение концентрации аммиака, ЛЖК и молярных долей изомеров валериановой кислот в рубцовой жидкости, тогда как переваримость энергии практически не изменялась. Поедаемость сена не ухудшалась, если его тюковали при нормальной влажности. Обработка сена с повышенной влажностью приводила к несколько лучшей его поедаемости, но это сопровождалось снижением переваримости. При кормлении таким сеном вволю скорость роста шерсти возрастила на 14,5%, а при ограниченном — на 5,5%.

Когда скармливали коровам консервированную формальдегидом (0,2% от массы) кукурузу, то переваримость питательных веществ была не ниже, чем в обычном силосе, за исключением протеина. Однако, несмотря на это, азота в теле животных, получавших консервированный силос, откладывалось больше, чем у коров, которым давали обычный силос (31,9–46,3% против 25,8–36% в контроле). Скармливание консервированной фор-

мальдегидом кукурузы не оказалось отрицательного влияния на здоровье коров. Разницы в удоях, кислотности и плотности молока, содержании в нем жира, казеина и сахара между контрольными и подопытными животными не было.

Сравнивали силос из люцерны, райграса, луговой травы, кукурузы и сои с использованием в качестве консерванта формальдегида в дозе 0,6–3 кг на 1 т силосуемого сырья. Каждый вид силоса скармливали животным и сравнивали между собой силос с консервантом и без него, с добавкой диаммонийцитрата и мочевины. Дача силоса с формальдегидом в дозе 2–3 кг/т замедляет процессы ферментации, снижает концентрацию аммиака, ЛЖК и численность микроорганизмов в рубце, но несколько повышает pH. Если в силос добавляют мочевину или диаммонийцитрат, то процессы брожения приходят в норму.

Проведена сравнительная оценка различных методов защиты белка от разрушения в рубце, в ходе которой обрабатывали белковый концентрат из молочной сыворотки и казеина формальдегидом, дубильной кислотой и нагреванием (1–3 ч при 104°C). Эффективность обработки оценивали при инкубации белков с содержимым рубца и в опытах на мышах. Обработка формалином, в меньшей степени дубильной кислотой и нагреванием уменьшала растворимость белка и образование аммиака *in vitro*. Применение формальдегида в концентрации большей, чем 0,5% сухой массы, снижало приросты у мышей. Аналогичный эффект давала длительная тепловая обработка и высокая концентрация дубильной кислоты. Таким образом, дубильная кислота оказалась малоэффективным средством защиты кормовых белков.

Считается, что содержание танинов в кормах является положительным фактором как в отношении профилактики тимпании, так и для частичной защиты протеина от разрушения в преджелудках, что способствует лучшему использованию азота. Поскольку в некоторых кормах, в том числе и ячмене, очень много танинов, установлена отрицательная взаимосвязь между содержанием танина в ячмене и переваримостью протеина. Оказалось также, что танин неблагоприятно действует на всасывание пролина, глутаминовой кислоты и глицина.

Выяснено влияние муравьиного альдегида на аминокислотный состав и питательную ценность для крыс белка кормовых бобов (*Vicia faba var. minor*).

Муравьиный альдегид использовали в водном растворе из расчета 0,4; 0,8 и 1,2% массы корма. При высоких дозах альдегида снижалось содержание лизина, аргинина и тирозина. Биологическая ценность естественного белка и обработанного альдегидом (0,4; 0,8 и 1,2%) составила соответственно 52,5; 49,6; 50,1 и 49,7%, а естественная переваримость — 87; 88,2; 85,4 и 83,2%. Таким образом, установлено, что муравьиный альдегид в концентрации 1,2% существенно ($P < 0,05$) ухудшает переваримость протеина кормовых бобов. В опытах по защите белка вики от дезаминирования в рубце обнаружено, что муравьиный альдегид снижает растворимость его с 78,4 до 12,9% (0,8% альдегида), а способность к дезаминированию в условиях *in vitro* — с 37,8 до 7,7%. Более высокие концентрации муравьиного альдегида незначительно уменьшали растворимость и дезаминирование белка вики в условиях *in vitro*.

Предложен новый метод повышения использования протеина кормов бычками при содержании на откормочных площадках. По этому методу протеиновую добавку, например льняной шрот, покрывали жировой оболочкой (технический жир из расчета 0,3 кг на 1 кг добавки). В опытах на овцах было показано, что такая обработка улучшает переваримость азота и увеличивает его использование. Понижение при этом уровня аммиака в рубце свидетельствовало о том, что жировое покрытие протеина предохраняло его от разрушения в рубце. При скармливании бычкам защищенного жиром льняного шрота оплата корма приростом живой массы возрасала на 14–15%.

Предохранение аминокислот от дезаминирования в рубце. Для более эффективного использования аминокислот в кишечнике их следует защищать от разрушающего действия микрофлоры рубца. Предохраняют метионин от разрушения в рубце, покрывая его казеинатом кальция с последующей обработкой пленки казеинового комплекса формалином. Разработан метод изготовления капсул диаметром 300–1000 мкм, содержащих метионин, гидрогенизированные триглицериды и коллоидальный каолин. Капсулы покрывали пленкой триглицеридов. При испытании этих капсул в рационах бычков было отмечено существенное увеличение содержания аминокислот в плазме крови, возрастание среднесуточного прироста животных. Проведены также исследования по предохра-

нению аминокислот от дезаминирования в рубце с помощью различных химических аналогов метионина, а также метионина, различающегося по физической форме, размеру частиц и покрытию его поверхностно-активными веществами или микропленками с использованием липидных и парафиновых препаратов или синтетических полимеров. В ряде этих опытов наблюдалось значительное увеличение поступления метионина в кишечник.

Скармливание коровам до 45 г покрытого оболочкой метионина в сутки не отразилось положительно на их удоях, т. е. тристеариновая оболочка метионина защищает его от разрушения в рубце, но и в кишечнике аминокислот освобождалось очень мало. Положительные результаты получены при скармливании овцам метионина, покрытого пленкой шеллака. Изготавлия микропранулы из метионина, которые покрывали пленкой из каолина или тристеарина, и добавляли к корму формальдегид или другие альдегиды. Также предложено для покрытия аминокислот и других биологически активных веществ использовать амидные полимерные соединения. В исследованиях на овцах установлено повышенное поступление в кишечник метионина при включении в рацион азотоил-DL-метионина и азот-кокоил-DL-метионина. Для улучшения использования жвачными животными белка и аминокислот предложен метод ингибирования микробного дезаминирования в рубце путем введения в рацион дифенилиодониевые соли, из которых наиболее эффективными оказались 4,4-диметилдифенилиодониевые соли. Считается целесообразным для защиты аминокислот от дезаминирования в рубце использовать малеиновый ангиридрид.

Защита растительных жиров и ненасыщенных жирных кислот от биогидрогенизации в рубце. Проведение исследований в этом направлении диктуется, с одной стороны, необходимостью удовлетворения потребностей жвачных в незаменимых полиненасыщенных жирных кислотах (линолевая, линоленовая), а с другой стороны, улучшением диетических качеств продукции животноводства. Известно, что в результате биогидрогенизации в рубце триглицериды жировой ткани взрослых жвачных

характеризуются высоким содержанием насыщенных жирных кислот, а также наличием продуктов неполной гидрогенизации.

В настоящее время описаны различные способы приготовления для крупного рогатого скота и овец кормовых добавок, содержащих растительные жиры. В основном они состоят в том, что полиненасыщенные растительные жиры заключают в белковую оболочку с последующей обработкой формальдегидом. Белковая оболочка, обработанная формальдегидом, устойчива в нейтральной среде рубца ($\text{pH } 6\text{--}7$). После гидролиза в более кислой среде нижележащих отделов желудочно-кишечного тракта полиненасыщенный жир переваривается и всасывается, в результате чего молоко и мясо животных содержат большое количество полиненасыщенных жиров.

При скармливании коровам в течение семи дней 2278 г высущенной распылением и обработанной формальдегидом эмульсии казеината натрия и сафлорового масла, концентрация линолевой кислоты в молочном жире увеличивалась до 30–35%, пальмитиновой снизилась с 35 до 14% и миристиновой — с 13 до 14%. Длительное скармливание добавки не оказывало токсического действия на животных.

Инкубация защищенного белковой оболочкой сафлорового масла с содержимым рубца снижала гидрогенизацию ненасыщенных жирных кислот. Скармливание этой добавки волов улучшало переваримость энергии, сухого вещества и липидов. В конце опыта уровень липидов в сыворотке крови животных, получавших защищенное сафлоровое масло, составлял 930 мг% и был в 2 раза выше, чем у волов, которым скармливали смесь из 6% обработанного формальдегидом казеина и 6% необработанного сафлорового масла. У волов, получавших защищенное сафлоровое масло, уровень олеиновой кислоты в сыворотке крови снижался, а линолевой кислоты — повышался. Аналогичная картина наблюдалась и в жирнокислотном составе фосфолипидов, глицеридов, свободных жирных кислот и эфиров холестерина.

Обработка кормов формальдегидом — наиболее перспективный метод защиты белков, аминокислот и жира от разрушения, он способствует более полной их утилизации

в организме жвачных. Этот метод обеспечивает заметный рост шерсти, мало влияет на увеличение массы мышц и лактацию, а также защищает жиры от биогидрогенизации в рубце и способствует образованию в тканях и молоке жира, содержащего до 35% ненасыщенных жирных кислот. В ряде случаев дача концентратов, обработанных формальдегидом, существенно повышает содержание жира и белка в молоке, что улучшает его вкус. Однако масло из такого молока сбивается плохо.

В опытах на коровах изучено влияние обработанных формальдегидом высококалорийных добавок, включавших до 45% жиров, на удои, содержание в молоке белка и жира и его жирно-кислотный состав. Скармливание 1,25 кг (на 1 голову) жировой добавки, состоящей из 25% говяжьего жира и 75% соевых бобов (45% жира), повышало содержание жира в суточном удое, но не изменяло количества белка. Добавка в рацион коров защищенного жира вызывала некоторое снижение в молоке кислот с длиной углеродной цепочки от C_4 до C_{14} , но значительно увеличивала концентрацию $C_{16}\text{--}C_{18}$ -насыщенных кислот. Около 24% добавленного жира переходило в жир молока в виде высокомолекулярных кислот.

При подкормке коров семенами подсолнечника, обработанными формальдегидом, наблюдали увеличение удоя, содержания жира в молоке, уровня холестерина в крови животных и снижение количества белка в молоке с повышением дозы подкормки (от 0 до 3,1 кг на 1 голову в сутки). Изменялись технологические свойства молока, в молочном жире в 3–5 раз увеличивалась концентрация линолевой кислоты, а соотношение жирных кислот от C_{12} до C_{16} снижалось, уменьшалась термостойкость и сыропригодность молока, сырчужный сгусток был слабый, а молочный жир был менее устойчив к окислению.

Изучено влияние обволакивания жиров белками сои и казеина, обработанными формалином, на степень гидрогенизации ненасыщенных жирных кислот в рубце коров. При такой обработке соевого масла гидрогенизация в рубце линолевой кислоты снижалась с 90 до 64%. Переваримость отдельных жирных кислот колебалась от 70 до 80%, а линолевой кислоты равнялась 90%. Обработка корма формалином не оказала отрицательного влияния на переваримость жира. При низких уровнях линолевой кислоты в рационе (60 г) 40% ее из кишечника переходило в молоко. Защита жира от гидрогенизации позволяет скармливать его жвачным в больших количествах без нарушения ферментативных процессов в рубце.

В рационы лактирующих коров и коз включали холестерин, защищенный и не защищенный от биогидрогенизации в рубце. Скармливали его с концентратами в количестве 1,5 г козам в день и 2 г коровам. При даче защищенного холестерина количество жира в молоке коров и коз снижалось на 20–30%, тогда как содержание СОМО и белка не изменялось. В триглицеридах молочного жира наблюдалось понижение отношения жирных кислот с длинной цепью. При скармливании незащищенного холестерина депрессирующего действия на секрецию жира не выявлено.

Существенное влияние оказывает использование жировых добавок, защищенных от биогидрогенизации в рубце, и на липидный обмен у овец.

Овцематки в последние восемь недель суяности получали рацион из сена райграса хорошего качества и концентратов (контроль) и рацион, в котором часть концентратов заменили жировой добавкой (70% подсолнечникового и 30% соевого масла), защищенной от гидрогенизации в рубце обработанным формалином белком (опыт). Было установлено достоверное повышение содержания $C_{18:2}$ и $C_{20:4}$ -кислот в эфирах холестерина, фосфолипидах, триглицеридах и неэстерифицированных жирных кислотах (НЭЖК) плазмы коров и овцематок уже спустя четыре недели после начала применения подкормки. У ягнят, родившихся от подопытных маток, наблюдалось более высокое, чем в контроле, содержание $C_{18:2}$ и $C_{20:4}$ -кислот в эфирах холестерина и фосфолипидах плазмы крови и ткани печени, меньшая концентрация $C_{20:3}$ и меньше отношение $C_{20:3} : C_{20:4}$. Исследование *in vitro* показало, что обработка подсолнечниковой муки формальдегидом предохраняла ее от распада в рубце на 60–80%.

Защита углеводов от сбраживания в рубце. Защита легкогидролизуемых углеводов от сбраживания в рубце представляет интерес при организации кормления молочных коров, имеющих высокую потребность в глюкозе. Исходя из теоретических предпосылок, скармливание защищенных углеводов (особенно крахмала) должно уменьшить расход белка на глюконеогенез и таким образом сократить потребность в аминокислотах. В настоящее время установлена возможность увеличения поступления крахмала в тонкий кишечник и всасывания глюкозы в кровь, однако не определено, изменяется ли при этом потребность белка на производство молока.

Использование защищенных от разрушения в рубце протеиновых и жировых добавок, а также аминокислот в рационах жвачных животных пока не вышло за рамки экспериментов. Тем не менее, накопленные данные свидетельствуют о том, что в будущем скармливание высокопродуктивным коровам защищенного протеина станет эффективным способом его экономии и позволит значительно шире применять небелковые источники азота. Включение в рационы, состоящие из сена, силоса и концентратов, 50% протеина в защищенном виде обеспечивает на 100% потребность коров в протеине при скармливании его в количестве 60% от нормы. В этом случае нижний предел использования небелкового азота с 13% протеина в обычном рационе возрастает до 15–16%. Положительные результаты, полученные при испытании защищенных кормовых добавок, обнадеживают и указывают на необходимость дальнейших поисков в этом направлении.

Подведем некоторые итоги.

Рубец жвачного можно рассматривать как реактор непрерывного действия, в котором осуществляется гидролиз и синтез различных веществ под влиянием различных микроорганизмов. Выход «конечного продукта» зависит:

- от структуры и свойств исходного сырья и его предварительной подготовки;
- скорости процесса, активности ферментов;
- условий процесса (температуры, pH, действия активаторов и ингибиторов);
- своевременного удаления продуктов реакции;
- подачи новых порций «сырья»;
- регуляции (управления) процессами.

ГЛАВА 16. ПИЩЕВАРЕНИЕ В СЕТКЕ, КНИЖКЕ И СЫЧУГЕ ЖВАЧНЫХ

Функции сетки. Сетка получила название за то, что слизистая образует ячеистые складки, напоминающие пчелиные соты (рис. 6). Емкость сетки у коров 5–10 л. Реакция содержимого сетки слабошелочная или нейтральная. В сетке происходит дальнейшая физическая (увлажнение, размягчение, набухание), химическая и микробиологическая обработка корма. Сетка выполняет моторно-эвакуаторную функцию. При сокращении ее стенок крупные частицы выталкиваются обратно в рубец, а измельченные поступают в книжку. Таким образом, сетка — это своеобразный сортировочный орган, пропускающий разжиженную массу и задерживающий крупные частицы в рубце. Сетка является важной рецепторной зоной. Здесь расположены механорецепторы, при раздражении которых возбуждение передается в жвачный центр, где формируется система возбуждений, обеспечивающих жвачный процесс.

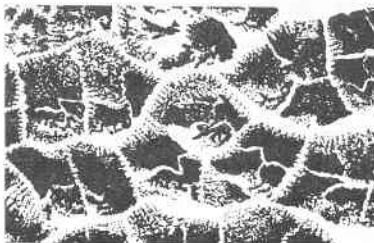


Рис. 6
Внешний вид стенки сетки



Рис. 7
Внешний вид стенки книжки

Функции книжки. Объем книжки у коров 7–18 л (рис. 7). Реакция содержимого слабокислая. До недавнего времени считалось, что книжка выполняет исключительно механическую роль, отпрессовывая из пищевой кашицы жидкость и перетирая между своими листочками оставшиеся твердые пищевые частицы («присасывающе-выжимающая помпа»). Микробиологический гидролиз в книжке существенно снижается. Считается, что в книжке гидролизуется до 20% клетчатки. Слизистая книжки является зоной интенсивного всасывания воды, электролитов, амиака и особенно ЛЖК (до 70%). Здесь используется принцип противотока, аналогичный тому, который имеется в жабрах рыб и в почках млекопитающих: содержимое книжки и венозная кровь движутся в противоположных направлениях, благодаря чему эффективность всасывания повышается.

С слизистой книжки образуются кетоновые тела (ацитон, ацетоуксусная кислота и β -оксимасляная кислота), которые, являясь нормальными метаболитами жвачных, используются как энергетический и пластический материал.

Пищеварение в сырце. Сычуг жвачных является истинным желудком, слизистая которого содержит типично секреторный эпителий. Сычуг делят на переходную, фундальную и пилорическую зоны. Емкость сырца у коров колеблется от 8 до 20 л, у овец — 3,3–7 л. В составе химуса (*chymos* — гр. сок), поступающего из преджелудков, находятся не подвергшиеся расщеплению в рубце белки, жиры и углеводы. Большая часть протеина находится в составе микробиальной массы. В сырце происходит начальная стадия переваривания белка, а также нерасщепленного белка растительных кормов. Здесь же происходит всасывание некоторых продуктов переваривания корма. В просвет сырца из крови интенсивно выделяется мочевина. В сутки у коров продуцируется 40–80 л, у овец — 4–11 л сырчужного сока. Чистый желудочный сок — бесцветная жидкость кислой реакции. У коров общая кислотность — 0,27–0,39%, у овец — 0,3%. Кислотность обеспечивается, главным образом, свободной соляной кислотой.

Основной фермент желудочного сока — пепсин (персис — гр. пищеварение). Он образуется главными клетками желудочных желез в форме неактивного пепсингена, активизируется соляной кислотой. Пепсин катализирует расщепление белков до полипептидов. Второй протеолитический фермент химозин (реннин, сычужный фермент) вырабатывается у жвачных в период молочного питания в виде неактивного предшественника — прореннина. Химозин створаживает молоко, т. е. переводит растворенный в молоке белок казеин в нерастворимую фазу. Это приводит к более длительной задержке казеина в сычуге, что способствует перевариванию его пепсином. В сычужном соке содержится фермент липаза, которая катализирует расщепление жиров на глицерин и жирные кислоты. Секреция сычужного сока изучается с использованием методики изолированного желудка по Гейденгайну или Павлову.

Хотя генетически и гистологически сычуг сходен с простым желудком моногастрических, в ходе эволюции в его функциях возникли некоторые особенности. Одна из характерных особенностей сычужной секреции — ее *непрерывность*. Механизм, обуславливающий непрерывность сычужной секреции, до конца не выяснен. Некоторые исследователи объясняют это постоянным поступлением химуса из преджелудков. Не менее важным считается постоянное напряжение пищевого центра, однако опыты на гейденгайновском, т. е. денервированном желудочке, показали, что непрерывный тип секреции сохраняется и в условиях денервации, т. е. непрерывная секреция сычужных желез поддерживается за счет гуморального механизма регуляции.

В регуляции секреторной деятельности желез выделяют две фазы. Сычужная секреция зависит от рефлекторных раздражений, связанных с актом кормления (вид и запах корма, раздражение рецепторов полости рта и глотки). Эта фаза может быть обозначена как *рефлекторная*. Основной периферический нерв, регулирующий функцию сычуга, — блуждающий. После перерезки блуждающего нерва секреция сычужного сока резко снижается вследствие расстройств моторики преджелудков и за-

держки эвакуации корма. Некоторые исследователи отрицают наличие у жвачных рефлекторной фазы, считая ее физиологически нецелесообразной. Усиление секреции сычужного сока при кормлении объясняется ускоренным переходом содержимого из преджелудка в сычуг. Предполагается что функция блуждающего нерва не секреторная, а адаптационно-трофическая, обеспечивающая определенную интенсивность процессов обмена в слизистой оболочке сычуга.

Вторая фаза сычужной секреции — *нейрогуморальная*. Установлено, что раздражение механорецепторов преджелудков и сычуга увеличивает сычужную секрецию, к такому же результату приводят раздражение хеморецепторов сычуга летучими жирными кислотами и некоторыми белками микробного происхождения. Существенную роль в регуляции сычужного сокоотделения играют собственные гормоны пищеварительной системы — гистамин, гастрин, энтерогастрин и др.

Важная роль в регуляции секреторной функции сычужных желез принадлежит *эндокринной системе*. Так, инсулин вызывает обильную секрецию, а внутривенное введение адреналина тормозит ее. Инъекция кортикостероидов стимулирует секрецию. Гипофункция щитовидной железы приводит к резкому снижению сокоотделения и исчезновению соляной кислоты в соке. Введение тиреоидина нормализует функцию сычужных желез.

Практический интерес представляют данные о зависимости сычужной секреции жвачных от их *физиологического состояния*. Оказалось, что сычужная секреция у коров зависит от фазового цикла, в период течки и охоты она уменьшается в среднем на 17%, снижается также кислотность сока. Во время лактации динамика сокоотделения изменяется: по мере развития беременности сычужная секреция постепенно повышается, максимум секреции приходится на последний месяц беременности. Особенно активизируется деятельность сычужных желез после отела в период лактации и особенно ярко выражена у высокоуродийных коров. Очевидно, что повышение секреторной активности железистого аппарата во время беременности и лактации связано с перестройкой

обмена веществ, направленной на обеспечение потребностей развивающегося плода и молокообразование.

Установлено, что *экстрактивные вещества* сена, силоса, свеклы стимулируют секрецию, так же действует раствор бикарбоната натрия и уксусная кислота, стимулирующим действием обладают и другие жирные кислоты. Учитывая, что ЛЖК покрывают у жвачных до 70% их потребности в энергии, можно предположить, что они значительно влияют на ход секреторного процесса и являются одним из факторов, обусловливающих непрерывную секрецию желудочного сока.

Отмечены изменения сырчужной секреции по сезонам года. Максимальный ее уровень отмечен в осенне-зимний период, в летний период секреция снижается, видимо, под действием высоких температур. Выявлены суточные колебания секреции сырчужного сока. Как правило, ночью секреция проходит на более высоких цифрах, чем днем. На сырчужную секрецию влияет *режим и кратность кормления*. При одном и том же количестве корма в рационе, но при увеличении частоты кормления секреция повышается.

Количество сырчужного сока зависит от количества воды в организме. На сырчужное сокоотделение влияет вид корма, при этом отмечено, что хотя динамика сокоотделения и меняется, но весьма незначительно. Это объясняется тем, что химус, поступающий в сырчуг, в значительной степени теряет свою специфичность при переваривании корма в рубце. Видимо, на характер сырчужного сокоотделения влияет не столько вид корма, сколько моторика преджелудков, уровень бродильных процессов, степень наполнения рубца и другие факторы. Технологические способы подготовки кормов в виде дрожжевания, запаривания, добавки сдабривающих веществ (соль, меласса), улучшая поедаемость кормов, повышают количество и качество сырчужного сока (переваривающую силу и кислотность). Грубые корма усиливают сырчужную секрецию в течение 6–8 ч, сочные — 4–5 ч, концентрированные — 3–4 ч. По длительности действия на сырчужную секрецию корма можно расположить в следующем порядке: свежеубранное сено, зе-

леный овес, силос. Наибольшая секреция сырчужного сока отмечается при скармливании зеленой люцерны. Сокогонным действием обладают силосованные корма, что можно объяснить наличием в них органических кислот.

Процессы всасывания в сырчуге изучены недостаточно. Установлено, что в сырчуге всасывается до 70% ЛЖК. По скорости всасывания они располагаются в следующем порядке: масляная, пропионовая, уксусная. В сырчуге всасываются витамины группы В и минеральные соли. Установлено, что некоторые продукты *выделяются в сырчуг*, в частности белковый и небелковый азот (аминокислоты, мочевина, аммиак). Всего в сутки в сырчуг выделяется до 2 г эндогенного азота (напомним, что с кормом потребляется 8–30 г азота). Мочевина и аммиак переходят в сырчуг из крови. Происхождение аминокислот точно не определено. Они либо поступают в просвет сырчуга из крови, либо образуются в результате гидролиза белков сырчужным соком. Установлено, что в период беременности и лактации количество поступающего в сырчуг азота увеличивается в 1,5 раза. В период беременности и лактации изменяется не только секреторная функция желудка, определенные изменения наблюдаются и со стороны выделительной способности железистого аппарата его. Во время суягности и лактации у овец повышается выделение как общего, так и остаточного азота железами сырчуга. Содержание аминокислот в сырчужном соке у овец во время суягности и лактации ниже, чем в сухостойный период.

Таким образом, приведенный литературный материал свидетельствует, что на работу желез желудка оказывают влияние различные корма и некоторые фармакологические вещества; выявлены также видовые и возрастные особенности в функциональной активности их. Однако влияние таких факторов, как беременность и лактация, до настоящего времени изучено недостаточно. Если и имеются отдельные работы по исследованию желудочных желез у лактирующих животных, то изучались они без учета молочной продуктивности и анализа некоторых сторон их регуляции.

Исследования проводились на овцематках с живым весом по 50–55 кг и двух козах. Подопытные животные имели изолированный малый желудочек из сырчуга. Наблюдения велись во время беременности и лактации. Желудочный сок собирался и измерялся через каждые 15 мин в течение 4 ч. Определялись общая кислотность и свободная соляная кислота, pH, процент плотного вещества, переваривающая сила по Метту, общий и остаточный азот. Параллельно с изучением количества и качества желудочного сока на протяжении лактационного периода учитывались суточные удои и состав молока по общепринятой зоотехнической методике.

Результаты исследований показали, что секреция желудочного сока, так же как слюны, изменяется по ходу лактации. В первый месяц лактационного периода у подопытных животных за 4 ч выделилось $41,8 \pm 5,12$ мл желудочного сока с содержанием $1,35 \pm 0,17\%$ сухого вещества. Общая кислотность сока составляет $26 \pm 5,92$ единицы, а свободная соляная кислота равна $0,05 \pm 0,007\%$. Переваривающая сила сока в этот период равна $3,2 \pm 0,22$ мм по Метту, содержание общего и остаточного азота составляет соответственно 44 и 23 мг%. Желудочный сок имеет pH $4,2 \pm 14$. Некоторое увеличение количества желудочного сока наблюдается во втором месяце лактации и достигает $53,2 \pm 91$ мл. В связи с повышением секреции сока содержание в нем сухого вещества снижается до $0,77 \pm 0,08\%$. Отмечается уменьшение переваривающей силы сока до $2,8 \pm 0,14$ мм. Общая кислотность сока в данном случае составляет $67,5 \pm 0,80$ единицы, свободная соляная кислота — $0,16 \pm 0,01\%$. Общего азота содержит $34 \pm 5,0$ мг%, остаточного азота — $1,0 \pm 5,63$ мг%. Показатель концентрации водородных ионов сока равен $3,5 \pm 0,08$.

Таким образом, из приведенных данных видно, что во втором месяце лактации кислотность желудочного сока повышается, в связи с чем среда становится кислой. Содержание плотного вещества и переваривающая сила сока на белок значительно уменьшаются. Последнее, по-видимому, связано с интенсивным выделением жидкой части желудочного сока.

При сопоставлении данных, полученных в экспериментах во второй и третий месяцы лактации, можно обнаружить разницу как в количестве, так и в качестве желудочного сока. Эта разница более отчетливо выражена в последующем месяце лактации. Так, в четвертом месяце секреция желудочного сока максимально снижается и составляет $28,6$ мл плотного вещества $0,549 \pm 0,006$, общего азота — $0,015 \pm 0,002$, остаточного азота — $0,007 \pm 0,001$ г, кислоты — $0,039 \pm 0,02$, фермента на белок — $428,0 \pm 2,02$ единицы.

Во втором месяце лактации, несмотря на некоторое увеличение сокоотделения, количество плотного вещества уменьшается до $1886 \pm 0,004$ г, содержание белкового фермента снижается до $426,1 \pm 1,02$ единицы. Величина остаточного азота, особенно количество соляной кислоты, повышается. В третьем месяце лактации уровень химических показателей желудочного сока меньше, чем во втором месяце лактационного периода. Наименьшее количество составной части сока наблюдается в последнем месяце лактации и составляет: плотного вещества — $0,251 \pm 0,001$, общего азота — $0,011 \pm 0,002$, остаточного азота — $0,007 \pm 0,001$, кислоты — $0,048 \pm 0,006$ г и белкового фермента — $257,4 \pm 0,64$ единицы.

Следовательно, по ходу лактации количество выделяющихся с желудочным соком химических компонентов снизилось и достигло наименьшей величины к моменту запуска животных. В течение экспериментального периода у подопытных животных определялись суточные удои и химический состав молока. Как видно из приведенных данных, убой животных снижается по ходу лактации. С уменьшением количества молока повышается процент содержания жира и белка. Однако если последнее перевести на суточную продукцию, количество жира и белка по ходу лактации заметно снижается и достигает минимума в конце лактационного периода. Таким образом, между желудочной секрецией и суточными удоями на протяжении лактации наблюдается закономерная динамическая связь. Причем наибольшая активность секреторной деятельности желудочных желез совпадает с интенсивной лактацией животных. По мере уменьшения

количества молока снижается и уровень сокоотделения, достигая наименьшей величины к моменту запуска. Последнее у овцематки наблюдается в конце четвертого месяца лактации.

После анализа особенностей деятельности желудочных желез у лактирующих животных была предпринята попытка изучить состояние различных секреторных полей желудка в период лактации. Наши исследования проводились на четырех лактирующих овцематках. Подопытные животные были одного возраста, имели одинаковый живой вес и принадлежали к одной породе. Овцематкам была произведена операция для получения: 1) малого желудочка с сохранением иннервации со стороны фундальной части съчуга; 2) малого желудочка с сохранением нервной связи со стороны пилоруса; 3) малого желудочка с двусторонней иннервацией. Четвертая овцематка была оперирована по методу Гейденгайна (денервированный желудочек). Кроме того, под опытом находились две лактирующие козы с двумя малыми изолированными желудочками.

Проведение операции в различных вариантах позволило получить желудочный сок из разных полей желудка. Для сравнительной оценки секреции желудочного сока у лактирующих животных наблюдения проводились и в период их беременности.

Рассмотрим секрецию малого желудочка с сохраненной нервной связью со стороны пилорической части. В период сухости из малого желудочка отделяется 233,4 мл сока в сутки, т. е. в два с половиной раза меньше по сравнению с фундальным желудочком. Общая кислотность составляла 52 единицы, свободная соляная кислота — 0,17%. Во время сухости желудочный сок (с pH 3,5) имел низкую переваривающую силу. С наступлением лактации количество выделяющегося желудочного сока увеличилось почти в два раза, повысилась как общая кислотность, так и концентрация свободной кислоты.

В связи с возрастанием кислотности сока среда становится кислой (1,4), снизилось и содержание плотного остатка (0,61%). В период лактации значительно увеличилась и переваривающая белок сила желудочного сока — 2,9 мм по Метту. Следовательно, из малого желудочка с сохраненной иннервацией со стороны пилорической части отделяется сока меньше, но он с высокой кислотностью и большим содержанием белкового фермента, чем из малого желудочка, имеющего нервную связь со стороны фундальной части съчуга.

Опыты были проведены на лактирующих животных, имеющих по два изолированных малых желудочка. Один

желудочек был выкроен из фундальной части съчуга, другой — пилорической. Из двух изолированных малых желудочков, полученных из разных участков съчуга, отделяется неодинаковое количество сока с различным химическим составом. Из фундального желудочка сока выделяется в 3 раза больше по сравнению с пилорическим. Желудочный сок из фундальной части съчуга имеет более высокую кислотность и низкую переваривающую силу на белок. Однако если концентрацию фермента перевести на абсолютное число ферментных единиц, то количество его превышает такое из пилорического желудочка. После того как была установлена разница в секреторной активности двух малых желудочков, имеющих иннервацию (один — с фундальной части, другой — с пилорической), можно было исследовать секрецию малого желудочка с двусторонней нервной связью.

Если сопоставить секреторную деятельность трех типов желудочков как в период сухости, так и во время лактации, то можно заметить, что из малого желудочка с двусторонней иннервацией отделяется сока меньше, чем из желудочка с сохраненной нервной связью со стороны блуждающего нерва, и больше по сравнению с желудочком, имеющим симпатическую иннервацию. Последующие эксперименты были проведены на овцематках с изолированным съчугом по методу Гейденгайна.

Итак, из малого желудочка, лишенного нервной связи с съчугом, отделялось наибольшее количество сока с высокой кислотностью и низкой переваривающей силой по Метту. Полагают, что связанная с операцией гейденгайновского желудочка перерезка блуждающих нервов влечет за собой устранение их тормозящего влияния на деятельность желудочных желез, особенно на их способность отделять кислоту. Данные, полученные в экспериментах на овцематках во время сухости и в период лактации, подтверждают эти предложения, показывают, что перерезка блуждающего и особенно симпатических нервов устраниет тормозящее влияние их на секреторную деятельность желудочных желез. Так, например, из малого желудочка, имеющего только парасимпатическую иннервацию, отделяется сока больше, чем из малого желудочка с сохраненной иннервацией со стороны симпатической системы. Среднюю величину по уровню секреции составляет малый желудочек с двусторонней нервной связью. Из малого желудочка, лишенного иннервации полностью, отделяется наибольшее количество сока с высокой кислотностью и низкой переваривающей силой по Метту.

С наступлением лактации секреторная деятельность желудочных желез повышается по сравнению с периодом

беременности. Малый желудочек с двойной иннервацией с наступлением лактации увеличивает секрецию сока на 10–12%, имеющий нервную связь со стороны кардиальной части съчуга, на 40% и желудочек, иннервируемый со стороны пилоруса, на 80%. Следовательно, с наступлением лактации наибольшему изменению подвергается секреторная функция малого желудочка, выкроенного из пилорической части съчуга. Затем по характеру изменения секреции следует малый желудочек из фундальной части съчуга. Отмеченная нами особенность секреции малых желудочков объясняется, по-видимому, спецификой их морфофункциональных структур. Так, например, иннервация желудка и распределение кровеносных сосудов по его поверхности, а следовательно, и кровоснабжение, неравномерны. Пилорическая часть съчуга у жвачных животных обладает большей массой нервов по сравнению с остальной его частью.

Таким образом, выявлена значительная роль нервной системы в регуляции деятельности съчужных желез. Очевидно также и то, что нервы съчуга, как парасимпатический, так и симпатический, находятся в тесных взаимоотношениях. Малейшее нарушение их ведет к потере функционального равновесия органа, что было показано экспериментами на лактирующих овцах и козах с различными типами изолированных желудочков.

ГЛАВА 17. ОСОБЕННОСТИ ЖЕЛУДОЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У МОЛОДНЯКА ЖВАЧНЫХ

Пищеварительные процессы в желудочно-кишечном тракте новорожденных телят, ягнят и других значительно отличаются от аналогичных процессов у взрослых животных. У новорожденных жвачных преджелудки недостаточно развиты в морфологическом и функциональном отношении (по объему рубец, сетка и книжка составляют около половины съчуга). Интенсивный рост преджелудков происходит в первые месяцы жизни и стимулируется поеданием твердого корма. В годовалом возрасте рубец уже составляет около 80% объема сложного желудка. У новорожденных телят, питающихся молоком, рубец недостаточно заселен бактериями и не принимает участия в процессе гидролиза и сбраживания питательных субстратов. В связи с этим содержание глюкозы и летучих жирных кислот в крови молодняка жвачных, питающихся молоком, аналогично таковому у животных с однокамерным желудком. По мере развития рубца содержание глюкозы в крови жвачных падает более чем в два раза. Параллельно повышается содержание летучих жирных кислот в крови.

У молодняка жвачных молоко, минуя рубец, переходит из пищевода в книжку по так называемому *пищеводному желобу*, образованному складками слизистой оболочки. Главным стимулом для рефлекторного смыкания пищеводного желоба является сам акт сосания. Рецепторы, раздражение которых вызывает этот рефлекс, находятся в слизистой оболочке языка, губ и глотки. При

медленной выпойке молока телятам желоб смыкается полностью, и проглощенное молоко направляется непосредственно в съчуг. При быстром заглатывании большого количества молока пищеводный желоб смыкается не полностью, и молоко частично попадает в рубец, где может задерживаться и загнивать. Поэтому телятам-молочникам нужно давать молоко не из ведра, а из поилок с соской. Рефлекс пищеводного желоба проявляется у телят до 2-месячного возраста, а затем постепенно угасает.

По мере развития рубца в нем появляется популяция микроорганизмов, попадающих с кормом и водой. Важным фактором, участвующим в этом процессе, является контакт телят с взрослыми животными и с растительными кормами. Достаточно высокая целлюлозолитическая активность отмечается в рубце 2–3-месячных животных.

В первые дни после рождения у молодняка жвачных отсутствуют *жвачные периоды*. У телят и ягнят они впервые отмечаются в возрасте 9–10 дней. Вначале жвачные периоды возникают редко (2–4 раза в сутки) и делятся всего 2–8 мин. С возрастом их частота и продолжительность возрастают.

Съчуг также претерпевает определенные изменения в ходе онтогенеза. К моменту рождения теленка все слои стенки съчуга оформлены, однако его железы не достигают полного развития. У новорожденных телят большая часть соляной кислоты находится в съчуге в связанным состоянии. В первые дни после рождения в желудочном соке содержится мало ферментов, поэтому важную роль в гидролизе питательных веществ играют ферменты материнского молока. С возрастом в съчужном соке увеличивается кислотность и концентрация активных протеолитических ферментов, причем у телят, получающих молочную пищу, преобладают химозин и желудочная липаза.

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ В КИШЕЧНИКЕ ЖВАЧНЫХ

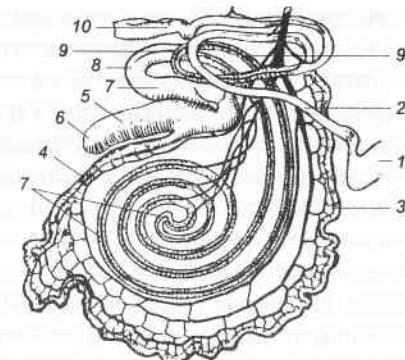
ГЛАВА 18. ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ

В тонком кишечнике совершаются основные биохимические процессы *переваривания и всасывания*. Пищеварение в тонком кишечнике обеспечивает расщепление сложных питательных веществ до тех форм (в основном мономеров), в которых они могут всосаться из кишечника в кровь и лимфу. В кишечнике происходит окончательный гидролиз пищевых веществ под действием секретов поджелудочной железы, кишечного сока и желчи и всасывание продуктов гидролиза. К тонкому отделу кишечника относят *двенадцатиперстную, тонкую и подвздошную кишки*. В полость двенадцатиперстной кишки открываются протоки *поджелудочной железы и желчного протока*. Натощак содержимое двенадцатиперстной кишки имеет слабощелочную реакцию ($\text{pH } 7,2\text{--}8,0$). При переходе в нее порций желудочного содержимого реакция среды становится кислой, однако быстро происходит ее нейтрализация за счет желчи, поджелудочного сока и кишечного сока. Эти секреты прекращают действие желудочного пепсина. Чем выше кислотность дуоденального содержимого, тем больше выделяется поджелудочного сока и желчи.

Ритм моторики кишечника не зависит от моторики съчуга. В связи с тем, что панкреатический и желчный протоки впадают в кишечник на значительном удалении от пилоруса, в начальной части двенадцатиперстной кишки сохраняется кислая реакция и продолжаются характерные для съчуга процессы (рис. 8).

Рис. 8
Кишечник
крупного
рогатого скота

1 — пилорус желудка; 2 — двенадцатиперстная кишка; 3 — тощая кишка; 4 — подвздошная кишка; 5 — слепая кишка и ее 6 — верхушка; 7 — ободочная кишка и ее 8 — начальная; 9 — конечная петля; 10 — прямая кишка.



Поджелудочный сок и его значение. Роль поджелудочной железы в пищеварительном процессе определяется ее внешнесекреторной деятельностью, то есть выделением поджелудочного сока в просвет двенадцатиперстной кишки. Количество выделяемого в сутки поджелудочного сока в среднем составляет у жвачных 6–7 л.

Поджелудочный сок представляет собой бесцветную жидкость щелочной реакции, которая обусловливается высокой концентрацией анионов HCO_3^- . Кроме того, в поджелудочном соке присутствуют хлористый натрий, хлористый кальций, фосфаты и другие неорганические ионы.

В поджелудочном соке содержатся ферменты, действующие на все группы питательных веществ: протеолитические, гликолитические (амилолитические) и липолитические.

К протеолитическим ферментам относятся:

■ **трипсин** — основной протеолитический фермент поджелудочного сока. Трипсин первоначально выделяется в своей неактивной форме — в форме трипсиногена. Последний активируется под действием фермента, вырабатываемого слизистой оболочкой двенадцатиперстной кишки — энтеропептидазы (энтерокиназы). Трипсин активен в щелочной среде. Этот фермент гидролизует белки и их промежуточные соединения — альбумозы и пептоны — до полипептидов, дипептидов и даже аминокислот;

- **химотрипсин** — также выделяется в неактивном состоянии в виде химотрипсина и активируется трипсином. Химотрипсин расщепляет белки преимущественно после их обработки пепсином и трипсином;
- **панкреатопептидаза (эластаза)** — осуществляет гидролиз специфических белков соединительной ткани и мукополисахаридов, расщепляя их на пептиды и аминокислоты;
- **карбоксипептидаза** — отщепляет от пептидов свободные аминокислоты со стороны карбоксильной группы;
- **дезоксирибонуклеаза и рибонуклеаза** — осуществляют гидролиз нукleinовых кислот;
- **липаза** поджелудочного сока обладает широким диапазоном действия на жиры, расщепляя их на глицерин и жирные кислоты. Этот фермент растворяется в воде и действует на жиры только на границе раздела вода–жир. Липаза активируется ионами кальция и желчными кислотами.

К гликолитическим (или амилолитическим) ферментам поджелудочного сока относятся:

- **амилаза** — расщепляет крахмал, гликоген и амилопектин на декстрины и мальтозу;
- **глюказидаза (мальтаза)** — расщепляет мальтозу на две молекулы глюкозы;
- **фруктофурунодаза** — расщепляет сахарозу на глюкозу и фруктозу.

У молодняка в молочный период в поджелудочном соке отмечается высокое содержание галактозидазы, расщепляющей молочный сахар — лактозу на глюкозу и галактозу.

Изучением секреции поджелудочного сока и отделения желчи занимались в прошлом многие исследователи (Бернар, 1856, 1859; Бернштейн, 1869; Ландау, 1873; Гейденгайн, 1875; Лебедев, 1876 и др.). В 1888 г. Павлов установил роль блуждающего нерва в секреции поджелудочной железы. Несколько позднее Метт (1889) путем раздражения блуждающего нерва электрическим током подтвердил данные Павлова. Он показал, что раздражение блуждающего нерва увеличивает количество белкового ферmenta в поджелудочном соке. При раздражении блуж-

дающего нерва электрическим током наряду с усилением секреции отмечалось и ее снижение.

Считается, что секреция поджелудочного сока при действии соляной кислоты происходит рефлекторно и «первый центр» заложен интрамурально в области при-пратника желудка. В регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы принимает участие симпатическая нервная система. При раздражении симпатического нерва панкреатического сока отделяется больше, чем при раздражении блуждающего. Однако в последнем случае увеличивалось количество ферментов и плотного остатка. Установлено, что в период расщепления жира в двенадцатiperстной кишке количество сока увеличивается. Введение атропина в период расщепления жира в кишечнике не снижает секрецию поджелудочной железы, но уменьшает количество сухого остатка и азота. В составе блуждающего нерва показано наличие как секреторных, так и тормозящих волокон. При этом малые дозы атропина почти не влияли на тормозящие волокна блуждающего нерва, в то время как большие дозы снижали секрецию сока.

Существование секретина в дальнейшем было подтверждено многими исследователями. Участие симпатической нервной системы в гуморальной фазе секреции поджелудочной железы подтверждают данные о том, что новокаиновая блокада чревных нервов и симпатических стволов снижает секрецию поджелудочного сока, отделяемого в ответ на введение секретина и соляной кислоты, в 2–3 раза. При этом изменяется и химический состав сока, в частности, понижается щелочность и амилолитическая активность и, наоборот, повышается протеолитическая сила сока. При введении соляной кислоты в двенадцатiperстную кишку после двусторонней перерезки симпатических веток секреция поджелудочного сока снижается. Значительное уменьшение объема сока сопровождается снижением количества плотного остатка и концентрации ферментов. Таким образом, к деятельности поджелудочной железы имеют отношение как парасимпатическая, так и симпатическая системы. Павлов указывал, что поджелудочная железа благодаря нервной

регуляции на каждый вид пищи выделяет сок соответствующего количества и качества. Полагают, что поджелудочная железа к роду пищевых режимов не приспособливается и в отличие от слюнных и желудочных желез регулируется преимущественно гуморальным механизмом при слабом участии нервного фактора. И это является, видимо, основным моментом, объясняющим отсутствие изменений в деятельности поджелудочной железы при качественно различном питании. Возбудителем поджелудочной железы является вода и овощные соки, причем влияние последних более сильное. Сокогонное действие на поджелудочную железу оказывают также жир и продукты его расщепления.

Минеральная вода, введенная через фистулу двенадцатиперстной кишки собак натощак, понижает секрецию поджелудочного сока, в то время как та же вода, но введенная за 5–10 мин до еды, повышает сокоотделение на пищевой раздражитель. При изучении влияния высокой температуры и инсоляции на ферментовыделяющую функцию поджелудочной железы показано, что при перегревании организма концентрация ферментов в соке возрастает.

При содержании животных на солнце количество поджелудочного сока и протеолитического фермента в нем становится значительно меньшим, чем в условиях оптимальной температуры.

Опыты на телятах с хронической фистулой панкреатической железы показали наличие непрерывной секреции поджелудочного сока и постоянное содержание в нем белкового, углеводного и жирового ферментов. Они же впервые доказали влияние кормового рациона на непрерывную секрецию поджелудочной железы у сельскохозяйственных животных. Замена в рационе отрубей овсянкой или сена силосом увеличивает переваривающую силу сока на белок. И, наоборот, замена отрубей соломой понижала протеолитическую активность сока. Скармливание животным меляссы повышало концентрацию белкового фермента. В опытах на быке с фистулами сычуга, двенадцатиперстной кишки и поджелудочной железы показано, что соляная кислота и олеиново-кислый на-

трий при введении их в двенадцатиперстную кишку усиливают секрецию панкреатического сока.

В дальнейшем на свиньях была разработана методика наложения хронической фистулы на проток поджелудочной железы. Преимущество этой методики состоит в том, что вне опыта поджелудочный сок через систему трубок поступает в полость двенадцатиперстной кишки и участвует в пищеварении.

Разработана и методика наложения хронической фистулы на проток поджелудочной железы овец. Поджелудочный сок у них выделяется непрерывно и представляет слегка мутноватую жидкость со слабокислой реакцией (рН 6,5) и содержанием значительного количества сухого вещества. Суточное количество поджелудочного сока у овец колеблется в пределах 240–290 мл и зависит от состава рациона. Наибольшее количество сока отделяется при содержании овец на рационе, состоящем из сена и жмыхов. Наименьшая величина выделяемого сока отмечается при скармливании животным травы. У овец наиболее высокий уровень секреции поджелудочной железы наблюдается в дневные часы и наименьший — в ночное время. Жвачка усиливает секрецию поджелудочного сока. Секреция натощак выше, чем после кормления. Зимой поджелудочного сока отделяется меньше, чем летом.

В первые месяцы жизни ягнят, когда основная часть рациона состоит из молока, протеолитическая активность химуса двенадцатиперстной кишки очень высока. На этом уровне она находится до 3–4-месячного возраста ягнят, затем идет на снижение и к 7–8 месяцам достигает величины, характерной для взрослых животных. Исследования, проведенные на ягнятах с хронической фистулой общего протока поджелудочной железы, показали, что количество и качество поджелудочного сока и желчи с возрастом животного заметно изменяются и изменения имеют определенную закономерность.

Изучение изменений в поджелудочном сокоотделении у телят показало, что количество поджелудочного сока у телят с возрастом увеличивается и достигает к 6 месяцам 1400 мл в сутки, параллельно с этим отмечено

снижение переваривающей силы сока. Кроме того, выявлено, что секреция поджелудочного сока у телят в течение суток также неравномерна и зависит от возраста животных и характера кормления. Молоко, подогретое до 45–50°C, увеличивало амилолитическую активность сока и снижало его протеолитическую способность. Концентрированные корма для телят являются сильным раздражителем деятельности поджелудочной железы.

У сельскохозяйственных животных поджелудочная железа отделяет сок непрерывно, даже в период длительного голодания.

Желчеобразование и желчевыделение. Секреция желчи осуществляется клетками печеночной паренхимы, собранными в печеночные дольки. От печеночных клеток начинаются желчные капилляры, которые собираются в желчные протоки. Последние, сливаясь между собой, образуют печеночный проток, открывающийся в желчный пузырь. У лошади, верблюда, оленя желчный пузырь отсутствует, его функцию выполняют хорошо развитые желчные ходы. Общее количество выделяющейся желчи в сутки составляет у лошади и жвачных до 6 л, у овец — 300–400 мл.

В образовании желчи основная роль принадлежит трем процессам:

- ▣ активной секреции, например, билирубина, желчных кислот;
- ▣ фильтрации из плазмы крови воды и растворенных в ней веществ — глюкозы, креатинина, ионов калия, натрия, хлора;
- ▣ реабсорбции — всасывания обратно в кровь некоторых элементов первичной или печеночной желчи.

Таким образом, часть веществ, входящих в состав желчи, синтезируются клетками печени, другие поступают в нее из плазмы крови.

В желчном пузыре происходит реабсорбция из желчи некоторых солей и воды, в результате чего из печеночной желчи образуется более густая, концентрированная, так называемая пузырная желчь. Плотность печеночной желчи 1,009–1,013, она содержит 1–5% плотных веществ, pH 7,5. Пузырная желчь содержит 9–20% плотных ве-

ществ, плотность ее 1,026–1,048, pH 6,8. Кроме того, в ее состав входит слизь, выделяющаяся бокаловидными клетками слизистой оболочки желчного пузыря. Образование желчи в печени идет непрерывно, однако сфинктер желчного протока находится в сокращенном состоянии, пока в полость кишечника не поступит пищевая кашица.

В состав желчи входят вода, слизь и пигменты (билирубин и биливердин), желчные кислоты (холевая, дезоксихолевая, литохолевая), желчнокислые соли, холестерин и лецитин, соли неорганических кислот. Ферментов в желчи не содержится.

Поступление желчи в кишечник облегчает пищеварение за счет щелочной реакции, нейтрализующей кислый химус, поступающий из желудка. Натриевые соли желчных кислот уменьшают поверхностное натяжение воды и жира, способствуя эмульгированию жиров пищевой кашицы, при этом их поверхность увеличивается и облегчается процесс взаимодействия с липополитическими ферментами. Кроме того, соли желчных кислот активируют липазу поджелудочного сока и ускоряют всасывание конечных продуктов расщепления жира. Желчные кислоты усиливают моторику кишечника. Они соединяются с нерастворимыми в воде жирными кислотами, в результате чего образуются водорастворимые комплексы, всасывающиеся в кишечнике.

В желчи овец содержится до 35 мг% сахара. Внутреннее введение глюкозы увеличивает количество сахара в желчи. Установлено, что с ростом и развитием ягнят и телят, с переходом от молочного питания на растительные корма и повышением потребления кормов количество желчи увеличивается, возрастает щелочность ее и изменяются другие показатели химического состава. Летом секреция желчи выше, чем зимой, но высокая температура и инсоляция, наоборот, угнетают желчеобразовательную функцию печени и снижают концентрацию желчных кислот. На высоте 1850 м над ур. м. при температуре воздуха от +10 до +24°C секреция желчи на пищевые раздражители снижается. Желчеобразование в клетках печени является непрерывным процессом, однако оно

может быть стимулировано актом еды, раздражением блуждающего нерва или гуморальным путем, например действием секретина.

Первые порции желчи поступают в кишечник через 5–10 мин после приема пищи. Для накопления и выделения желчи важна синхронная работа мышц сфинктера желчного протока и мускулатуры желчного пузыря. При эвакуации желчи сокращение стенок пузыря сопровождается расслаблением сфинктера. При накоплении желчи наблюдается обратная картина — расслабление мускулатуры стенок пузыря и сокращение сфинктера. Эта согласованная работа мышц регулируется *нервно-рефлекторным и гуморальным путем*. Раздражение блуждающего нерва приводит к сокращению мышц пузыря и расслаблению круговой мышцы сфинктера, т. е. эвакуации желчи.

Стимуляция симпатического нерва прекращает поступление желчи в кишечник. Гуморальная регуляция выделения желчи связана с выработкой в слизистой оболочке двенадцатиперстной кишки гормона холецистокинина. Его образование стимулируют промежуточные продукты гидролиза белков и жиров. Данный гормон вызывает сокращение мышц пузыря и расслабление мышцы сфинктера желчного протока. Важным гуморальным возбудителем желчевыделения является сама желчь. Поступление желчи в кишечник способствует желчеобразованию.

Таким образом, желчеотделительная функция печени, как и секреторная деятельность поджелудочной железы, изменяется в зависимости от характера кормления, возраста животного и температуры окружающей среды.

Эксперименты показали, что секреторная активность поджелудочной железы и желчеотделение меняются в зависимости от *физиологического состояния* животного. Полученные данные свидетельствуют, что по ходу сухости изменяется как количество желчно-панкреатического сока, так и его качество. Причем эти изменения становятся более заметными начиная со второй половины беременности животных.

После установления определенного фона в деятельности поджелудочной железы и желчеотделения у беременных животных приступают к основному опыту — выяснению особенности секреции желчно-панкреатического сока в период лактации. С наступлением лактации среднесуточное количество желчно-панкреатического сока составило 2525 мл. Сок имел рН $6,8 \pm 0,12$.

Следовательно, секреторная деятельность поджелудочной железы и печени во втором месяце лактации находится на уровне предыдущего месяца. Заметное уменьшение секреции желчно-панкреатического сока наблюдается в третьем месяце лактации — $2103 \pm 103,83$ мл в сутки — с содержанием плотного вещества $4,65 \pm 0,19\%$. Переваривающая сила на белок ($3,4 \pm 0,062$ ед.), на углеводы ($266 \pm 0,054$ см 3) и на жиры ($5,4 \pm 0,763$ см 3) остается на исходном уровне; рН сока смещается в щелочную сторону и равен $7,05 \pm 0,065$. Значительное изменение в секреторной деятельности поджелудочной железы и желчеотделительной функции печени происходит в последнем месяце лактации. Так, количество желчно-панкреатического сока снижается до $1955 \pm 91,165$ мл с содержанием плотного вещества $4,39 \pm 124\%$. В связи с уменьшением количества желчно-панкреатического сока повышается переваривающая сила его на белок ($3,8 \pm 0,206$ ед.), увеличивается количество углеводов ($80 \pm 35,751$ см 3) и жиров ($5,0 \pm 0,671$ см 3), рН сока равен $7,04 \pm 0,07$.

Если сравнить количество желчно-панкреатического сока, отделившегося в период лактации, с характером секреции во время сухости и после отъема ягнят, то видно, что максимальная секреция сока падает на период лактации. При этом наибольшее количество сока выделяется в первый период. Со второй половины лактации интенсивность отделения сока постепенно снижается. Если нарастание количества его по ходу лактации выразить в процентном отношении, то в первом месяце лактации объем сока увеличивается на 54% по сравнению с исходным уровнем. Во втором месяце лактации это повышение составляет 40, в третьем — 20%. В последнем месяце лактации секреторная активность поджелудочной железы и печени превышает контрольную величину на 11%. Из этих данных видно, что к концу лактационного периода секреция сока резко снижается, в то время как концентрация плотного вещества и ферментов колеблется в пределах исходных величин, а в большинстве случаев имеет

тенденцию к увеличению. Однако, принимая во внимание обильную секрецию поджелудочного сока и желчи в начальный период лактации, можно заметить, что наибольшее количество ферментов выделяется в первой половине лактационного периода.

Так, например, самое высокое число ферментных единиц наблюдается в первом месяце лактации и составляет: на белок — $8702 \pm 648,6$, углеводы — $616\ 118 \pm 89\ 215$ и жиры — $13\ 705 \pm 2293,52$. Количество плотного вещества в суточном объеме сока равно $118,22 \pm 8,15$ г. Во втором месяце лактации отмеченные показатели желчно-панкреатического сока незначительно снижаются и составляют: белкового ферmenta — 8690 ± 470 ед., углеводного — $572\ 779 \pm 70\ 746$ и жирового — $11\ 357 \pm 2198$ см³. В суточном количестве сока содержится $112,55 \pm 5,15$ г плотного вещества. В третьем месяце лактации количество ферментов в желчно-панкреатическом соке меньше, чем в предыдущем месяце, и составило соответственно $7437 \pm 422,0$, $550,242 \pm 52\ 660$ и $10\ 741 \pm 2364$ см³. Содержание плотного вещества в данном случае также ниже — $99,65 \pm 7,62$ г. В последнем месяце лактации с желчно-панкреатическим соком ферментов выделяется столько же, сколько выделилось их в третьем месяце лактационного периода, и составляет: для белка — $7429 \pm 412,0$ ед., углеводов — $547\ 400 \pm 50\ 210$ и жиров — 9775 ± 1311 см³.

Увеличение количества желчно-панкреатического сока и повышение его ферментативной активности в период лактации связано, по-видимому, с физиологической перестройкой обмена веществ в организме, вызванной процессом молокообразования. Об этом свидетельствуют показатели изменения суточных удоев и химического состава молока у подопытных животных по ходу лактации.

В первом месяце лактации среднесуточный убой у овцематок составил $1136 \pm 71,50$ мл, с содержанием жира $5,53 \pm 0,383\%$ и белка — $4,15 \pm 0,112\%$; в переводе на суточную продукцию: жира — $62,821$ и белка — $47,144$ г. В третьем месяце лактации суточный убой уменьшается до 758 мл. Значительное снижение количества молока наблюдается в последнем, четвертом, месяце лактации и равняется $508 \pm 71,26$ мл в сутки. При этом в молоке содержится: жира — $7,72 \pm 0,516\%$, белка — $5,70 \pm 54\%$, что в переводе на суточную продукцию составляет соответственно 39,217 и 28,956 г.

При сравнении секреции желчно-панкреатического сока с суточным удеем подопытных животных на протяжении всей лактации между ними обнаруживается определенная динамическая связь. Так, интенсивная секреция поджелудочного сока и желчи наблюдается в первом месяце лактации и совпадает с наибольшим суточным удеем и высокими показателями химического состава молока. Затем, по ходу лактации, по мере снижения молочности, отмечается уменьшение количества желчно-панкреатического сока. Наименьший объем сока и молока устанавливается в последнем месяце лактации.

Отмеченная связь между секреторной функцией поджелудочной железы и печени, с одной стороны, и деятельностью молочной железы, — с другой, у лактирующего животного возникла не случайно, а развивалась постепенно в ходе эволюции и в своей основе имеет биологический смысл. Последний состоит, по-видимому, в том, что обилие желчно-панкреатического сока с высокой переваривающей силой ускоряет расщепление большего количества корма и улучшает усвоение его организмом.

Это предположение подтверждается экспериментами по выяснению влияния частичного удаления поджелудочного сока и желчи на процессы пищеварения и молокообразования. Вне опыта поджелудочный сок и желчь через фистульную трубку поступали в двенадцатиперстную кишку. При относительно длительном времени лишения животных определенного количества пищеварительных соков удалось проследить влияние дефицита их на организм. В контрольном опыте было установлено, что у лактирующих коров в сутки выделяется 4–4,3 л поджелудочного сока и 16 л желчи. Наибольшее количество поджелудочного сока и желчи выделяется в дневные часы, во время и после кормления животных. Наименьшая секреция пищеварительных соков наблюдается ночью, когда животные отдыхают. После установления фона сокоотделения у подопытных животных удаляли некоторое количество поджелудочного сока. Наблюдения показали, что исключение из процессов пищеварения 50–70% от общего количества поджелудочного сока, почти не отражаясь на состоянии животных, снижало жирность молока с 4,5 до 3,7%. При этом отмечалось незначительное уменьшение суточного удея.

Более глубокое изменение в организме подопытных животных происходило при исключении из процессов пищеварения желчи. Следует отметить, что при удалении 50% желчи в рубцовом пищеварении и общем состоянии животных резких изменений не отмечалось: незначительно повысилась общая кислотность среды рубцового содержимого, соотношение кислот осталось неизменным (уксусной — 60–70, пропионовой — 16–19 и масляной — 12–14%).

Надой молока снизился на 30–33% и находился на таком уровне 3 дня после восстановления поступления желчи. Значительно снизилась жирность молока — в среднем на 1,5%. Плотность и кислотность молочного жира колебались в пределах нормы. Заметно отклонился показатель Рейхерта — Мейселя: он снизился с 26 до 22,80. При исключении в течение суток 70% выделившейся желчи общее состояние животных было несколько угнетено. Нарушилось пищеварение в желудочно-кишечном канале, удой молока снижался на 40–50% и восстанавливался только на 4–5-й день. Наиболее низкий удой приходился на 2–3-й день после начала опыта. Жирность молока снижалась с 4,5–5 до 3,8% и восстанавливалась в течение 4 дней после окончания опыта. Пищеварение в рубце существенно не изменилось, претерпевало изменение только соотношение кислот. Так, концентрация уксусной кислоты на следующий день после опыта повысилась с 60 до 70 м·экв/л, а пропионовой — снизилась с 14 до 10 м·экв/л.

Как видно из приведенных данных, при исключении части указанных пищеварительных соков наступало довольно стойкое и глубокое нарушение процессов молоко- и жирообразования. Кроме того, было парализовано нормальное пищеварение в кишечнике, в результате большее количество питательных веществ корма, по-видимому, не использовалось организмом. При этом надо учесть, что при исключении желчно-панкреатического сока пищеварение в преджелудках не подвергалось заметному изменению. Микробиологические и биохимические процессы в рубце во время опытных дней протекали на уровне исходных величин, характерных для нормы. Эти данные еще раз свидетельствуют о том, что поджелудочный сок и желчь имеют важное значение для процесса пищеварения и обмена веществ и в конечном итоге оказывают большое влияние на продуктивность животного.

Наибольшему уровню отделения желчно-панкреатического сока в период лактации соответствует наивыс-

ший суточный удой и максимальное содержание жира и белка в молоке. Таким образом, выявляется связь между секрецией желчно-панкреатического сока с секрецией молока. Чем выше секреторная деятельность поджелудочной железы и печени, тем больше молочная продуктивность животного.

Глубокое и длительное снижение молочной продуктивности наблюдалось при исключении из процессов пищеварения смешанного сока (поджелудочный сок + желчь). Наряду с указанными изменениями у животных отмечено полное расстройство деятельности желудочно-кишечного канала и некоторое нарушение в обменных процессах. Уменьшился щелочной резерв по Неведову и снизилась концентрация сахара в крови.

Данные, полученные в экспериментах на лактирующих животных, показывают, что с наступлением лактации также увеличиваются секреторная деятельность околоушных слюнных и желудочных желез и желчеотделение. Причем наибольшее количество пищеварительных соков выделяется в первой половине лактации и зависит от уровня молочной продуктивности. Чем выше молочная продуктивность животного, тем больше выделяется пищеварительных соков с высокой переваривающей силой. Со второй половины лактационного периода интенсивность отделения соков снижается до минимума к моменту запуска.

Усиление деятельности пищеварительных желез у лактирующего животного, по всей вероятности, связано с повышением обмена веществ. У лактирующих животных потребность в кормах увеличивается, в связи с чем повышается и деятельность органов пищеварения. Усиление функции пищеварительной системы у лактирующих животных связано не с обильным кормлением, а с повышением деятельности всего организма. Наибольший уровень кровообращения, газообмена и дыхания у коров наблюдается после отела и совпадает с вершиной лактационной кривой. Значительное повышение деятельности дыхательной, сердечно-сосудистой систем отмечено у коров-рекордисток.

Определенные взаимоотношения отмечались между химическими компонентами пищеварительных соков

и составной частью молока. Наибольшее количество пищеварительных ферментов и наивысшая суточная продукция молочного жира и белка отмечались в первой половине лактации. Начиная со второй ее половины вышеуказанные показатели постепенно снижались и достигали наименьшей величины к моменту запуска.

Следовательно, путем повышения секреторной функции пищеварительных желез можно увеличить скорость переваривания корма и количество используемых организмом питательных веществ. Согласно учению Павлова (1897), обильное отделение сока с самого начала еды есть наилучшее условие для появления аппетита, от которого в значительной степени зависит перевариваемость и усвояемость пищи. Наибольшее отделение пищеварительных соков совпадает с периодом наивысшей продуктивности — с наступлением лактации усиливается деятельность пищеварительной системы, повышается степень использования кормов, а значит, увеличивается и продуктивность животных. Снижение секреции соков наблюдалось при охлаждении поверхности вымени и воздействии высокой температуры. Следовательно, воздействие неадекватных раздражителей, сопровождающееся болевой реакцией, по-видимому, приводит к торможению секреторной деятельности пищеварительных желез.

Таким образом, в период лактации у животных с рецепторами молочной железы постоянно поступают импульсы, которые усиливают или ослабляют деятельность пищеварительной системы. Специальной серией опытов установлено, что взаимосвязь между пищеварительными и молочными железами осуществляется с помощью рефлекторного механизма. Причем степень проявления рефлекса зависит от вида и индивидуальных особенностей животного. У коз рефлекторное отделение пищеварительных соков в ответ на раздражение молочной железы происходит более активно и с меньшим латентным периодом, чем у овцематок. Следовательно, раздражение рецепторов молочной железы, связанное с процессом доения, является не только стимулом для усиления функции молочной железы, но и оказывает определен-

ное влияние на деятельность пищеварительных систем. Это имеет особо важное значение для лактирующего организма, особенно в период раздоя животного.

В период раздоя животного все процессы, связанные с подготовкой молочной железы к дойке, и акт доения вызывают усиление секреции пищеварительных соков. Последние способствуют появлению аппетита, в результате повышается поедаемость корма, а в итоге увеличивается продуктивность животного. Из практики раздоя коров можно привести множество примеров, когда при сочетании обильного кормления с подготовкой молочной железы к доению добивались высоких удоев.

Дальнейшие исследования показали, что импульсы, возникающие при раздражении рецепторов молочной железы во время дойки, массажа вымени и т. д., передаются по афферентным нервам молочной железы в центральную нервную систему, а затем по эfferентным нервам достигают органов пищеварения. В данном случае афферентные волокна проходят в составе наружного семенного нерва, в дорзальных и боковых канатиках спинного мозга. Эфферентными нервами пищеварительной системы являются блуждающий нерв и секреторные волокна чревных нервов. Переключение афферентного пути на эfferентный происходит на разных уровнях ЦНС. По предположению Грачева (1964), это может происходить на уровне продолговатого, среднего и промежуточного мозга, подкорковых образований и в коре больших полушарий. По нашим данным, место замыкания рефлекторных дуг пищевых реакций, возникающих при раздражении рецепторов молочной железы, находится в передних и средних ядрах гипоталамуса. Не исключена возможность участия в указанной рефлекторной дуге других отделов ЦНС.

Таким образом, установлено, что у животных в период лактации с молочной железы постоянно поступают импульсы, которые усиливают или ослабляют деятельность пищеварительной системы. Адекватные раздражители, которые обычно применяются в практике (дойка, массаж, обмывание и обтирание вымени), способствуют повышению деятельности пищеварительных желез.

Неблагоприятные воздействия на организм животных, такие как чрезмерное нагревание поверхности вымени или высокое внутривыменное давление, тормозят секрецию пищеварительных соков. В том и другом случае влияние осуществляется с помощью нервного механизма.

В настоящее время показано, что в регуляции деятельности пищеварительных и молочных желез наряду с нервным фактором участвует *эндокринная система*, в частности щитовидная железа, надпочечники и половые железы. Гипофункция щитовидной железы вызывает снижение секреции пищеварительных соков, удоя и особенно содержания жира в молоке.

Кроме щитовидной железы, на деятельность пищеварительной системы и молочной железы оказывают влияние надпочечники. Выключение хромаффинной ткани надпочечников снижает секрецию пищеварительных желез и содержание ферментов в соках. При введении адреналина адреналэктомированным животным сокоотделение восстанавливается до исходного уровня. У этих животных снижалась удой и содержание жира в молоке, а введение адреналина восстанавливало их до нормы. В регуляции деятельности пищеварительных желез у животных определенную роль играют и половые железы. Хорошо известна тормозящая роль половых гормонов, обеспечивающих подавление пищеварительной функции в период течки и охоты.

После удаления яичников секреция пищеварительных соков у овец и коз временно снижалась и восстанавливалась через 60 дней после кастрации. У этих животных не отмечалось посткастрационного увеличения сокоотделения, характерного для кастрированных плотоядных животных.

Структурно-функциональная организация эпителиального слоя тонкого кишечника. Для эпителия, выстилающего полость кишечника, характерна складчатая поверхность, проявляющаяся на разных уровнях организации кишечными складками, ворсинками и микроворсинками апикальной мембранны эпителиальных клеток. Кишечные ворсинки увеличивают поверхность эпителия в 8 раз, а микроворсинки — в 30–60 раз.

Основной структурной единицей слизистой тонкой кишки является *ворсинка*, имеющая свой сосудистый, мышечный и нервный аппарат. Каждая ворсинка пронизана густой сетью кровеносных капилляров, в ней также расположены несколько лимфатических синусов. Капилляры ворсинок находятся в тесном контакте с эпителиальными клетками, что облегчает путь пищеварительных субстратов и обмен между эпителием и кровеносной системой. В строме ворсинок находятся гладкомышечные клетки, благодаря которым ворсинки могут сокращаться в продольном направлении. Подобные ритмические сокращения микроворсинок способствуют микроциркуляции и продвижению питательных веществ.

Поверхность кишечных ворсинок покрывает однослойный цилиндрический эпителий с ярко выраженной полярностью; 90% клеток эпителиального пласта представлены энteroцитами с характерной исчерченной (или щеточной) каемкой, образованной микроворсинками апикальной плазматической мембранны. Кроме них, в составе кишечного пласта встречаются бокаловидные клетки, секретирующие мукополисахариды, а также эндокринные клетки и клетки Панета, содержащие ацидофильные гранулы. В составе эпителиального пласта присутствуют лимфоциты, проникающие в строму ворсинок через базальную мембрану. Их количество может существенно варьировать в зависимости от физиологического состояния желудочно-кишечного тракта.

Слизистую оболочку тонкой кишки покрывает непрерывный слой так называемых слизистых наложений. В его состав входят слизь, фрагменты слущенных эпителиоцитов, мембранные везикулы, отдельные лимфоциты. Здесь могут также находиться пищевые частицы, бактерии, простейшие. От физико-химических свойств слизи зависит скорость проникновения через слой слизистых наложений тех или иных веществ. Доказано содержание в слизистом слое ряда гидролитических ферментов. В ряде экспериментов отмечались сорбционные свойства данного слоя. Таким образом, слой слизистых наложений выполняет защитную (механическую и химическую), буферную, пищеварительную и транспортную функции.

Эпителиальный пласт кишечника является чрезвычайно сложной саморегулирующейся системой, находящейся под строгим нервно-гуморальным контролем. Простейший механизм регуляции его функций локализован в пределах самого эпителия. Роль рецепторов в данном случае играют нейроэндокринные клетки (совмещающие функции нервных и эндокринных клеток). В случае изменения тех или иных условий в полости кишечника эти клетки приходят в состояние возбуждения и выделяют в базальную часть эпителиального пласта биологически активные вещества. Эти биологически активные вещества (например, серотонин) могут действовать непосредственно на клетки эпителия, изменяя их всасывающую, секреторную и другие функции.

Кроме того, в регуляции функций кишечного эпителия могут участвовать клетки интрамуральных нервных ганглиев. Регистрируемое раздражение (изменение параметров внутрикишечного содержимого) либо по нервно-синаптическим связям, либо дистантно, посредством биологически активных веществ вызывает активацию нейронов подслизистого и межмышечного сплетений. Выделяемые нейронами классические медиаторы и вещества типа коротких пептидов действуют на клетки эпителиального слоя, приводя к изменению его функционального состояния.

Состав и значение кишечного сока. В слизистой оболочке тонкого кишечника содержатся либеркюновы железы, вырабатывающие кишечный пищеварительный сок. Кишечный сок — бесцветная жидкость, которая при отстаивании разделяется на два слоя: нижний, содержащий слизистые комочки, и верхний — жидкий прозрачный слой. Слизистые комочки состоят из секрета бокаловидных желез и слущенных эпителиальных клеток, на которых адсорбировано до 70–80% ферментов. Кишечный сок обладает протеолитической, липолитической и амилолитической активностью.

Энтеропептидаза (энтерокиназа) продуцируется в начальной части тонкого отдела кишечника. Она гидролизует трипсиноген и прокарбоксипептидазу, превращая их в активные ферменты. Действие ее на другие белки ограничено вследствие высокой специфичности.

Аминопептидаза, аминотриптидаза и другие кишечные пептидазы расщепляют в основном пептиды, образующиеся в результате действия пепсина и трипсина. Пептидазы расщепляют пептиды до свободных аминокислот.

Кишечный сок не гидролизует нативные белки, за исключением казеина. Щелочная фосфатаза принимает участие в отщеплении фосфатидов от различных соединений и фосфорилировании углеводов, аминокислот и липидов, обеспечивая их транспорт через клеточные мембранны. Щелочная фосфатаза имеется почти во всех тканях организма, но в эпителиальных клетках ворсинок тонкого кишечника ее в 30–40 раз больше, чем в печени или поджелудочной железе.

В кишечном соке имеются все ферменты, действующие на углеводы. Но особенно высока активность ферментов, расщепляющих дисахарида: **глюкозидаза, фруктофурунидаза, галактозидаза**.

Кишечная липаза расщепляет жиры, но ее содержание в кишечном соке незначительно. **Фосфолипаза** действует на эфирные связи в фосфолипидах, расщепляя их на жирные кислоты, глицерин и фосфаты. В отличие от ферментов желудочного или поджелудочного сока ферменты кишечного сока действуют на продукты промежуточного гидролиза питательных веществ. Так, пептидазы кишечного сока не действуют на нативные белки или высокомолекулярные продукты их разложения, но разлагают пептиды невысокой молекулярной массы до отдельных аминокислот.

Основным возбуждающим фактором в регуляции образования и выделения кишечного сока является сама пищевая кашица — химус. Вероятно, нервно-рефлекторная регуляция выделения кишечного сока осуществляется за счет нервных сплетений (мейнерова и ауэрбахова), расположенных в стенке кишечника. Симпатическая и парасимпатическая регуляция осуществляется посредством чревного и блуждающего нервов. Гуморальная регуляция сокоотделения в тонком кишечнике осуществляется возбуждающими (вазоактивный кишечный полипептид, энтерокинин, холецистокинин, гастрин)

и тормозящими (желудочный тормозной полипептид, секретин) гормонами.

Пристеночное (мембранные) пищеварение. В тонком кишечнике проходят заключительные этапы расщепления питательных веществ и всасывание конечных продуктов гидролиза. Ведущее место в осуществлении этих процессов занимает пристеночное или мембранные пищеварение, осуществляющее ферментными системами, локализованными на границе вне- и внутриклеточной среды. Необходимое для этого увеличение площади поверхности, на которой могут идти пищеварительные процессы, достигается, как говорилось выше, путем образования специфических выростов плазматической мембраны энteroцитов — микроворсинок, которые образуют так называемую *щеточную каемку*. На поверхности микроворсинок в свою очередь имеется слой гликопротеидов — *гликокаликс*. Таким образом, проникнуть к мембране, т. е. месту локализации пищеварительных ферментов, могут только небольшие по размеру молекулы. Поэтому пристеночное пищеварение наиболее эффективно для промежуточных продуктов гидролиза. Кроме того оно происходит в стерильных условиях, поскольку размеры бактерий и других микроорганизмов не позволяют им проникать через сеть гликокаликса. Это одно из его основных отличий от полостного пищеварения.

Другая особенность — это его топография. В отличие от полостного пищеварения, наиболее эффективного в двенадцатиперстной кишке, эффект пристеночного пищеварения максимален в тонкой кишке. Пристеночное пищеварение сопряжено с процессами *всасывания* питательных веществ. Питательные вещества всасываются в основном в виде мономеров. Причем, если они являются продуктами расщепления олигомеров, то всасывание их происходит быстрее, чем просто мономеров как таковых. Например, глюкоза, введенная в кишку, всасывается медленнее, чем глюкоза, которая образуется как продукт гидролиза введенного в кишку крахмала. Это говорит о сопряженности на мембранах энteroцитов процессов гидролиза и транспорта и активизации транспорта процессами гидролиза.

Ферменты пристеночного пищеварения имеют двоякое происхождение: частично они адсорбируются из химуса, а частично синтезируются в самих эпителиальных клетках. На поверхности мембраны ферменты, и соответственно, их активные центры локализованы в определенном порядке, что повышает эффективность процессов гидролиза. В щеточной кайме обнаружены: *щелочная фосфатаза, аминопептидаза, липаза, амилаза, фруктофуронидаза* и другие ферменты.

Моторика тонкого кишечника. Моторная деятельность кишечника обеспечивает смену пристеночного слоя химуса, повышает внутриклеточное давление, усиливает всасывание пищеварительных веществ и передвижение содержимого по пищеварительному тракту. Моторика кишечника осуществляется благодаря координированным сокращениям и расслаблениям наружного продольного и внутреннего циркулярного слоев мышц. Волокна гладкой мускулатуры кишечника обладают автоматией, т. е. свойством ритмически сокращаться в отсутствии внешних раздражителей.

Известно четыре типа кишечных сокращений — ритмическая сегментация, перистальтика, маятникообразные и тонические сокращения.

Ритмической сегментацией называются ритмические (8–10 раз в минуту) сокращения слоя циркулярных мышц, в результате чего возникает перетяжка шириной 1–2 см, и расслабления мышц между этими перетяжками (ширины 15–20 см). Перетяжки сегментируют кишку, делят ее содержимое на части. Растижение расслабленного участка возбуждает миоциты, что сопровождается образованием новой перетяжки. При этом расслабляются мышцы ранее образованной перетяжки.

Перистальтические сокращения подобны волне, распространяющейся вдоль по кишке и продвигающей ее содержимое. Волна начинается с сокращения циркулярных мышц выше порции химуса и растяжения продольной мускулатуры ниже этой порции. Вдоль кишки могут одновременно осуществляться несколько перистальтических сокращений. Слабые волны перемешивают поверхностный слой химуса вблизи стенки кишки.

Мощные перистальтические волны могут распространяться по тонкой кишке вплоть до илеоцекальной застенки и довольно быстро освобождать кишечник от пищевых масс.

Маятникообразные движения возникают при сокращении продольного, в меньшей степени циркулярного мышечных слоев. Такие движения перемещают химус «вперед-назад».

Чередование ритмической сегментации и маятникообразных движений способствует тщательному перемешиванию пищевых масс.

Тонические сокращения обусловлены определенным тонусом гладких мышц тонкой кишки. Они являются основой перистальтического, маятникообразного сокращений и ритмической сегментации. Отсутствие тонуса мышц кишечника (атония) исключает возможность любого вида сокращений.

Наконец, постоянно происходят сокращения и расслабления ворсинок кишечника. Сокращения ворсинок обновляют химус, способствуют всасыванию и оттоку лимфы.

Двигательная активность тонкого кишечника регулируется нервно-рефлекторным и гуморальным путями. Сокращение мускулатуры вызывается механическим и химическим раздражением слизистой оболочки пищевой кишки. Гуморальная регуляция двигательной активности тонкого кишечника связана с действием ацетилхолина, энтерокинина и серотонина. Кроме того, возбуждают моторику экстрактивные вещества, желчь, соли кальция и магния.

В тонкой кишке содержимое находится около 2,5 ч, двигаясь со скоростью 11,4 м/ч. Эта скорость перемещения химуса характерна для различных представителей жвачных: крупного рогатого скота, буйволов и овец. Сочетание различных видов сокращений кишки обеспечивает активное взаимодействие содержимого кишки и слизистой оболочки кишечника.

Всасывание — это процесс транспорта компонентов пищи из полости желудочно-кишечного тракта во внутреннюю среду организма, его кровь и лимфу. Всасыва-

ние воды, электролитов, продуктов гидролиза питательных веществ осуществляется в основном в тонкой кишке, а также в подвздошной кишке и толстом кишечнике. Первостепенная роль в осуществлении этих процессов принадлежит клеткам кишечного эпителия — энteroцитам.

В зависимости от интенсивности пищеварения в процесс всасывания в тонкой кишке может включаться большее или меньшее число эпителиоцитов. Наиболее активно участвуют в процессах всасывания эпителиоциты верхней и средней части ворсинок. В среднем каждая эпителиальная всасывающая клетка обеспечивает жизнедеятельность 10^3 – 10^5 клеток организма. При длительном голодаании активная всасывающая деятельность энteroцитов продолжается. В это время они абсорбируют эндогенные вещества из просвета кишки.

Различают два основных пути транспорта веществ в эпителиальные клетки слизистой оболочки кишечника — через клетку (трансцеллюлярный) и через плотный контакт по межклеточным пространствам (парацеллюлярный). Посредством последнего переносится очень небольшое количество веществ, но наличие этого способа транспорта объясняет проникновение из полости кишечника во внутреннюю среду некоторых макромолекул (антител, аллергенов и т. д.) и даже бактерий.

Основным способом переноса веществ принято считать трансцеллюлярный. Он, в свою очередь, может осуществляться посредством двух основных механизмов — трансмембранныго переноса и эндоцитоза. Эндоцитоз (пиноцитоз) — это транспорт с помощью образования эндоцитозных (пиноцитозных) инвагинаций апикальной мембраны между основаниями микроворсинок энteroцита. В результате этого процесса в цитоплазме энteroцита образуются многочисленные эндоцитозные везикулы — пузырьки, содержащие те или иные вещества. В процессе образования эндоцитозных везикул важная роль принадлежит цитоскелету микроворсинок и апикальной части эпителиальных кишечных клеток. Следует отметить, что параллельно с формированием эндоцитозных пузырьков в полость кишечника отделяются замкнутые фрагменты

микроворсинок. Эти окаймленные везикулы несут на своей поверхности встроенные в мембрану ферменты и таким образом участвуют в процессах гидролиза питательных веществ.

В настоящее время основным транспортным механизмом у взрослых животных считается *трансмембранный* перенос. Трансмембранный перенос может осуществляться с помощью пассивного и активного транспорта. Пассивный транспорт осуществляется по градиенту концентрации и не требует затрат энергии (диффузия, осмос и фильтрация). Активный транспорт — это перенос веществ через мембранные против электрохимического или концентрационного градиента с затратой энергии и при участии специальных транспортных систем — мембранных переносчиков и транспортных каналов.

Всасывание большинства веществ происходит за счет их активного «закачивания» через апикальную мембрану с затратой энергии и последующим пассивным оттоком пищевых субстратов через латеральную мембрану в межклеточные пространства. Отсюда они поступают в кровь и лимфу. В настоящее время не было обнаружено прямого использования АТФ в исчерченной каемке. Источником энергии для трансмембранного переноса субстрата, по-видимому, является градиент Na^+ , т. е. постоянный поток ионов через мембрану, который создается за счет откачки этих ионов из клетки с затратой энергии $\text{Na}^+ \text{-K}^+$ -АТФ-азой, локализованной в базолатеральной мембране. Таким образом, транспорт большинства веществ через апикальную мембрану энтероцитов является Na^+ - зависимым. Отсутствие Na^+ в растворе приводит к снижению активного транспорта субстрата.

Всасывание углеводов происходит только в виде моносахаридов, в основном в тонком кишечнике. Небольшое их количество может также всасываться в толстом кишечнике. Всасывание глюкозы активизируется всасыванием ионов натрия, и не зависит от ее концентрации в химусе. Глюкоза аккумулируется в эпителиоцитах, и последующий ее транспорт в межклеточные пространства и в кровь происходит в основном по градиенту концентрации. Парасимпатические нервные волокна уси-

ливают, а симпатические угнетают процесс всасывания моносахаридов в тонком кишечнике. В регуляции данного процесса важная роль принадлежит железам внутренней секреции. Всасывание глюкозы усиливают гормоны надпочечников, гипофиза, щитовидной железы, серотонин, ацетилхолин. Гистамин, соматостатин тормозят этот процесс.

Всосавшиеся моносахариды из капилляров ворсинок переходят в систему воротной вены печени. В печени значительное их количество задерживается и превращается в гликоген. Часть глюкозы используется всем организмом как основной энергетический материал.

Всасывание белков. Белок, поступающий с пищей, всасывается в виде аминокислот. Поступление аминокислот в эпителиоциты происходит активно с участием переносчиков и с затратой энергии. Из эпителиоцитов в межклеточную жидкость аминокислоты транспортируются по механизму облегченной диффузии. Некоторые аминокислоты могут ускорять или замедлять всасывание других. Транспорт ионов натрия стимулирует всасывание аминокислот. Поступив в кровь, аминокислоты по системе воротной вены попадают в печень.

Всасывание жиров. Жиры в желудочно-кишечном тракте под воздействием ферментов расщепляются на глицерин и жирные кислоты. Глицерин хорошо растворим в воде и легко всасывается в эпителиальные клетки. Жирные кислоты являются нерастворимыми в воде и могут всасываться только в комплексе с желчными кислотами. Желчные кислоты, кроме того, повышают проницаемость эпителия кишечника для жирных кислот. Липиды наиболее активно всасываются в двенадцатиперстной кишке и проксимальной части тощей кишки. Из моноглицеридов и жирных кислот с участием солей желчных кислот образуются мельчайшие мицеллы (диаметром около 100 нм), которые через апикальные мембранны транспортируются в эпителиоциты. В эпителиоцитах происходит ресинтез триглицеридов. Из триглицеридов, холестерина, фосфолипидов, глобулинов в цитоплазме эпителиоцитов образуются хиломикроны — мельчайшие жировые частицы, заключенные в белковую оболочку.

Они покидают эпителиоциты через латеральные и базальные мембранны, проходя в строму ворсинок, где попадают в центральный лимфатический сосуд ворсинки.

Грудной лимфатический проток впадает в переднюю полую вену, где лимфа смешивается с венозной кровью. Первым органом, в который попадают хиломикроны, являются легкие, где хиломикроны разрушаются и липиды попадают в кровь.

На скорость гидролиза и всасывания жира влияет ЦНС. Парасимпатический отдел вегетативной нервной системы усиливает, а симпатический замедляет этот процесс. Всасывание жиров усиливают гормоны коры надпочечников, щитовидной железы, гипофиза, а также дуodenальные гормоны — секретин и холецистокинин. Вместе с лимфой и кровью жиры разносятся по организму и откладываются в жировых депо. Здесь они используются для энергетических и пластических целей.

Всасывание воды и солей. Всасывание воды происходит на всем протяжении желудочно-кишечного тракта. Большая часть жидкости поглощается в тонком кишечнике. Оставшаяся часть воды вместе с растворимыми солями всасывается в толстом кишечнике.

Всасывание воды происходит по законам осмоса. Вода легко проходит через клеточные мембранны из кишечника в кровь и обратно — в химус. Гиперосмотический химус желудка, поступив в кишечник, вызывает перенос воды из плазмы крови в просвет кишки. Это обеспечивает изоосмотичность среды кишечника. По мере всасывания веществ из просвета кишки в кровь происходит снижение осмотического давления химуса, что вызывает абсорбцию воды.

Решающая роль в переносе воды через эпителиальный слой принадлежит неорганическим ионам, особенно ионам натрия. Поэтому все факторы, влияющие на его транспорт, влияют и на транспорт воды. Кроме того, транспорт воды сопряжен со всасыванием аминокислот и сахаров.

Ионы натрия, калия и кальция в основном всасываются в тонком кишечнике. Ионы натрия переносятся в кровь как через кишечные эпителиоциты, так и по меж-

клеточным пространствам. В разных отделах кишечника их транспорт может происходить по-разному. Так, в толстой кишке всасывание натрия не зависит от наличия сахаров и аминокислот, а в тонкой — зависит от них. В тонкой кишке сопряжен перенос ионов натрия и хлора, в толстой — перенос ионов натрия и калия. При снижении содержания в организме натрия его всасывание в кишечнике резко увеличивается. Всасывание ионов натрия усиливают гормоны надпочечников и гипофиза, угнетают гастрин, секретин и холецистокинин.

Всасывание основного количества ионов калия происходит в тонкой кишке посредством активного и пассивного транспорта (по электрохимическому градиенту). Роль активного транспорта меньше, он, вероятно, сопряжен с транспортом ионов натрия.

Ионы хлора начинают всасываться уже в желудке, наиболее интенсивен их транспорт в подвздошной кишке, где он осуществляется по типу как активного, так и пассивного транспорта.

Двухвалентные ионы всасываются из полости желудочно-кишечного тракта очень медленно. Так, ионы кальция всасываются в 50 раз медленнее ионов натрия. Еще медленнее всасываются ионы железа, цинка, марганца.

ГЛАВА 19. ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОЛСТОМ КИШЕЧНИКЕ

Из тонкого кишечника через илеоцекальный сфинктер химус поступает в начальный отдел толстого кишечника — *слепую кишку*. Вместимость слепой кишки у коров около 10 л, овец и коз — 1 л. Важнейшая функция слепой кишки жвачных состоит в остаточном пищеварении нерасщепившихся в вышележащих отделах целлюлозы и растительных белков. Они расщепляются под влиянием бактерий, населяющих слепую кишку. Это главным образом молочнокислые бактерии и коли, вырабатывающие ЛЖК (молочную, масляную, уксусную) и газы (углекислый газ, метан, водород). Поступление химуса в толстый кишечник из тонкого регулируется специальным образованием, включающим клапанный аппарат и илеоцекальный сфинктер. Обычно сфинктер находится в сокращенном состоянии. При его кратковременном расслаблении порция содержимого из тонкого кишечника поступает в слепую кишку. Увеличение давления в толстой кишке повышает тонус сфинктера и тормозит поступление новой порции химуса. Симпатическая нервная система вызывает сокращение круговой мышцы сфинктера, парасимпатическая — вызывает его расслабление и поступление порции химуса в слепую кишку.

К моменту поступления химуса в слепую кишку гидролитическое расщепление и всасывание питательных веществ в основном заканчивается. Пищеварительный сок толстой кишки выделяется в очень небольшом количестве и имеет щелочную реакцию (рН 8,5–9,0). При ме-

ханических раздражениях толстой кишки сокращение усиливается в 8–10 раз. Ферменты в соке практически отсутствуют. В соке толстой кишки нет энтерокиназы и сахаразы, щелочной фосфатазы в 15–20 раз меньше, чем в соке тонкого кишечника. В очень небольшом количестве содержатся пептидазы, липазы, амилазы и нуклеазы. Гидролитическое расщепление непереварившихся веществ может идти за счет пищеварительных соков, поступивших вместе с химусом из тонкого кишечника. Кроме того, в толстом кишечнике содержится богатая бактериальная флора. Ферменты бактериального происхождения расщепляют растительную клетчатку — целлюлозу, которая не поддается действию пищеварительных соков. Бактериальная флора вызывает гниение белка, в результате чего образуется ряд вредных химических веществ — индол, скатол, фенол и др. Они всасываются в кровь и обезвреживаются в печени. Микрофлора толстой кишки синтезирует необходимые для организма витамины (К, Е и группы В). Сбалансированный рацион питания уравновешивает процессы брожения и гниения в толстой кишке.

Вместимость толстого кишечника у крупного рогатого скота 30–40 л, у овец и коз — 5–6 л. Основная функция толстого кишечника — остаточное пищеварение с помощью бактериальной флоры. В толстом кишечнике происходит всасывание значительного количества воды и невсосавшихся ранее мономеров и минеральных солей, за счет чего резко уменьшается объем химуса, происходит его уплотнение и образование каловых масс.

Каловые массы содержат непереваренные остатки, пигменты желчи, холестерин, нерастворимые соли, бактерии, клетки пищеварительного тракта.

Моторика толстой кишки обеспечивает задержку кишечного содержимого, всасывание преимущественно воды и солей, формирование каловых масс и их удаление. В толстой кишке имеют место антипепистальтические движения, вызывающие ретроградное перемещение кишечного содержимого, и маятникообразные движения. Это способствует перемешиванию и сгущению химуса за счет всасывания.

Все виды моторики толстой кишки регулируются интрамуральной нервной системой. Симпатическая нервная система тормозит моторику толстой кишки, а парасимпатическая активирует ее. Моторика толстой кишки возбуждается при раздражении пищей механо- и хеморецепторов рта, пищевода, желудка и двенадцатиперстной кишки. Раздражение рецепторов прямой кишки вызывает торможение моторики толстой кишки. Высшие отделы ЦНС (эмоции, страх) могут влиять на характер движений толстой кишки. Некоторые гуморальные факторы, такие как серотонин, адреналин, глюкагон, тормозят моторику толстой кишки, а стимулирует ее кортизон.

Дефекация — выведение кала. Процесс удаления каловых масс осуществляется координированным сокращением и расслаблением мышц стенки прямой кишки, внутреннего гладкомышечного сфинктера и наружного поперечно-полосатого мышечного сфинктера, а также мышц промежности и брюшного пресса. Между актами дефекации внутренний и наружный сфинктеры находятся в состоянии тонического сокращения. До начала дефекации прямая кишка не содержит кала. Акт дефекации вызывается механическим раздражением каловыми массами нижних отделов толстого кишечника. Центр дефекации локализован в пояснично-крестцовой части спинного мозга. Акт дефекации начинается с сокращения продольных мышц прямой кишки, последующим сокращением кольцевых мышц стенки кишки и расслаблением мышц промежности одновременно с открытием сфинктеров. Акту дефекации способствует увеличение давления в брюшной полости, достигаемое сокращением брюшного пресса. Количество кала у крупного рогатого скота — 15–45 кг в сутки, у овец и коз — 1–3 кг. Дефекация — каждые 1–3 ч.

ГЛАВА 20. НЕПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФУНКЦИИ ЖЕЛУДОЧНО-КИШЕЧНОГО ТРАКТА

Защитная функция желудочно-кишечного тракта.

Стенка всех отделов желудочно-кишечного тракта на всем своем протяжении по существу является границей между внешней средой и внутренней средой организма. Вместе с пищей в полость пищеварительного тракта может попадать значительное количество чужеродных веществ, бактерий, простейших и т. д. Поэтому не удивительно, что желудочно-кишечный тракт обладает многоступенчатой системой защиты от чужеродных факторов внешней среды.

Важное защитное значение имеет сама система пищеварения, которая осуществляет гидролиз чужеродных макромолекул до универсальных мономеров. Существенный вклад в контрольные механизмы вносит *слой слизистых наложений*. Помимо избирательного транспорта веществ, слизистый слой нейтрализует некоторые антигены в составе химуса за счет содержания иммуноглобулинов.

Следующим барьером для чужеродных агентов является *гликокаликс*, который играет двоякую роль. Прежде всего, он задерживает крупные негидролизованные молекулы, не пропуская их к апикальной мембране энтероцитов. Кроме того, за счет содержания в его составе иммуноглобулинов происходит нейтрализация некоторых антигенов. В межклеточных пространствах эпителиального пластика и в собственно пластинке слизистой оболочки кишки имеет место *лимфоцитарный контроль* всосавшихся нутриентов. Таким образом, в тонкой кишке

в настоящее время выделяют три основных компонента иммунологических и неиммунологических защитных механизмов. Пищеварительные секреты желудочно-кишечного тракта (слюна, желудочный сок, желчь) также выполняют защитную функцию за счет своих антибактериальных и обеззаражающих свойств.

Экскреторная функция желудочно-кишечного тракта. Для поддержания гомеостаза внутренней среды организма необходимо постоянное удаление продуктов метаболизма из кровотока. Такая экскреция обеспечивается ренальными (почечными) и экстравенозными (внепочечными) путями, среди последних важная роль принадлежит желудочно-кишечному тракту.

Через желудочно-кишечный тракт удаляются продукты обмена веществ (мочевина, мочевая кислота, креатинин), вода, минеральные вещества (натрий, калий, кальций, магний и др.), а также лекарственные вещества.

Различные отделы пищеварительного тракта обладают способностью удалять определенные вещества. Так, со слюной выделяются калий, натрий, кальций, йод; через стенку желудка и кишечника удаляются мочевина, мочевая кислота, креатинин, молочная кислота, хлориды. Поджелудочной железой и печенью выделяются пуринны, цинк и др.

Экскреторная функция пищеварительного тракта регулируется центральной нервной системой, в частности парасимпатическая нервная система усиливает экскрецию.

Таким образом, желудочно-кишечный тракт участвует в поддержании гомеостаза — постоянства состава и свойств внутренней среды организма.

ЧАСТЬ ПЯТАЯ

ПИЩЕВАРЕНИЕ У МОНОГАСТРИЧНЫХ СЕЛЬСКО- ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ И ПТИЦ

ГЛАВА 21. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У ЛОШАДИ

С точки зрения адаптационных способностей пищеварительной системы лошадь относится к травоядным животным. Поедание корма зависит от многих экзогенных и эндогенных факторов.

Секреторная функция слюнных желез. В смачивании слюнной корма у лошади участвуют все слюнные железы, но особую роль играют околоушные.

Слюноотделение у лошади прерывистое (периодическое), т. е. вне приема корма оно отсутствует и наступает только при кормлении. При этом отмечена функциональная асимметрия в работе слюнных желез. Больше слюны выделяется на стороне жевания. Период одностороннего жевания может продолжаться до 40 мин. Ведущим раздражителем является механическое раздражение рецепторов ротовой полости, но отмечена их реакция на химические вещества. Возможно и условно-рефлекторное возбуждение. У лошади за сутки в среднем выделяется 40–50 л слюны (у пони — 5–7 л). Наибольшее количество слюны выделяется на сухие корма. В слюне обнаружены амилолитические ферменты, но их мало. При кормлении концентратами количество ферментов увеличивается.

Пищеварение в желудке. Желудок лошади относительно небольшой, однокамерный, вместимость составляет 7–25 л. В желудке различают кардиальную, фундальную и пилорическую части. Кардиальная часть соединяется с пищеводом, представлена слепым мешком,

слизистая которого образована плоским эпителием и не имеет желез. Слепой мешок является функциональным аналогом преджелудков жвачных. Щелочная реакция в слепом мешке обусловлена поступающей сюда из ротовой полости слюной. Здесь протекают амилолитические процессы при участии ферментов слюны, корма и бактериальных ферментов, которые адсорбируются на микроворсинках слизистой, что значительно увеличивает их активность.

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

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

Фундальная (донная) часть желудка выделяет основную массу желудочного сока. Желудочный сок лошади имеет кислую реакцию. Общая кислотность — 0,24%, содержание свободной кислоты 0,14% (колебания 0,05–0,25%), pH колеблется от 1,13 до 6,78. Низкая концентрация соляной кислоты является важным условием для развития бродильных процессов. В состав желудочного сока входят соли натрия, калия, фосфаты, сульфаты, белки (нуклеопротеиды, глобулины), а также пищеварительные ферменты — пепсин, химозин, липаза (главным образом у молодых животных). Желудочный сок лошадей обладает бактерицидным действием в отношении стафилококков и стрептококков. В фундальной части желудка протекают главным образом протеолитические процессы.

Пилорический отдел желудка выделяет сок щелочной реакции, в составе сока содержится слизь, пепсин,

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

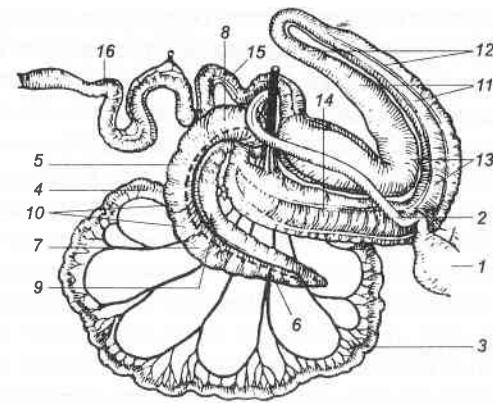
Кормление усиливает фоновую секрецию. При этом динамика и количество выделенного сока зависят от вида корма. Сильными возбудителями желудочного сокоотделения являются зеленая трава, клеверное сено, морковь, отруби, овес, комбикорма. Добавки к кормам поваренной соли, горечей и технологическая обработка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

Так же, как и у собак, у лошадей выделены две фазы желудочного сокоотделения: сложнорефлекторная и нейрогуморальная. Доказана возможность образования условных рефлексов на процедуру кормления.

Пищеварение в кишечнике. Тонкий кишечник у лошади по сравнению с другими животными средних размеров. Секреция поджелудочного сока и желчи непрерывная. Напомним, что у лошадей отсутствует желчный пузырь (рис. 9).

Рис. 9
Кишечник лошади

- 1 — пилорус желудка;
- 2 — двенадцатиперстная кишка;
- 3 — тощая кишка;
- 4 — подвздошная кишка;
- 5 — слепая кишка и ее 6 — верхушка;
- 7 — тело;
- 8 — головка (ословление);
- 9 — тени;
- 10 — кармашки;
- 11 — ободочная кишка;
- 12 — левые вентральное и дорсальное положения;
- 13 — диффрагмальные положения;
- 14 — правые вентральное и дорсальное положения;
- 15 — малая ободочная кишка;
- 16 — прямая кишка.



Исследования секреторной деятельности поджелудочной железы у лошади установили, что соляная кислота является возбудителем секреции поджелудочного сока. Кроме того, они показали, что переваривающая сила его на белок, углеводы и жиры у лошади слабее, чем у собаки. С помощью дуоденального зонда извлекали содержимое двенадцатиперстной кишки у лошади и определяли в нем переваривающую способность панкреатического фермента. Обнаружено, что концентрация ферментов поджелудочного сока в обычных условиях гораздо выше, чем у собаки. Известно, что основные ферменты поджелудочного сока (трипсин и липаза) малодеятельны и активируются лишь после соприкосновения с кишечным соком и желчью. Имеются сведения о влиянии желчи на переваривание белков поджелудочным соком — желчь предохраняет активный трипсин от саморазрушения, поэтому время действия протеолитического фермента удлиняется, а количество переваренного белка увеличивается. Следовательно, между секреторной деятельностью поджелудочной железы и желчеотделительной функцией печени существует взаимосвязь. При прекращении тока желчи в двенадцатиперстную кишку наблюдается значительное снижение липолитической активности поджелудочного сока. Вода и крахмал не являются возбудителями выделения желчи. Введение соляной кислоты, раствора глицерина, мыла, желчи и пептона в желудок усиливало желчеотделение.

Установлено, что отделение желчи, как и секреция панкреатического сока, происходит непрерывно: кормление усиливает, а голодание снижает ее. Введение животным пилокарпина усиливает желчеотделение, атропин снижает его — очевидно, что желчеотделение при еде усиливается рефлекторно, с участием симпатических и парасимпатических нервов. В результате столкновения в эксперименте пищевого и оборонительного рефлексов у животных возникало нарушение желчеотделительной реакции печени. Причем это нарушение держалось в течение двух месяцев со дня сшибки, затем желчеотделение восстанавливалось до исходной величины. В состав кишечного сока входят слизь, протео-, липо- и амилолитические ферменты.

Толстый кишечник хорошо сформирован, имеет длину 6–9 м, вместимость 90–100 л, включает три отдела: *слепую, ободочную и прямую кишки*. Слепая кишка у лошадей (длина около 1 м, объем 30–35 л) считается «вторым желудком», так как здесь перевариваются 40–50% всей клетчатки и до 40% белка. В слепой кишке обитают бактерии, инфузории, дрожжи. Первые сведения о нахождении инфузорий в кишечнике лошади появились в середине XIX в. О происхождении инфузорий, располагающихся в кишечнике и адаптированных к эндопаразитическому образу жизни, существует предположение, позволяющее представить, что свободноживущие инфузории мелководных водоемов проглатывались во время водопоя и заселяли у лошадей толстый кишечник. Если продукты брожения, производимые микроорганизмами слепой и толстой кишок, могут всасываться в стенке кишки, то накопленные в теле инфузорий питательные вещества не могут перевариваться и, удаленные в ходе акта дефекации, безвозвратно теряются для организма хозяина.

Весьма интересным представляется мнение о том, что инфузории препятствуют слишком интенсивному росту гнилостных бактерий и выполняют роль «санитара» толстого кишечника. У лошадей частой причиной тяжелого заболевания и даже смерти животного становится тимпания кишечника, в ходе которой в кишечнике скапли-

ваются газы, полученные в ходе брожения. В 1 г содержимого примерно 15 млрд микроорганизмов, в том числе целлюлозолитические бактерии, аналогичные бактериям рубца жвачных, имеются бактерии, сбраживающие клетчатку с образованием ЛЖК. Установлен микробный синтез витаминов группы В и витамина К. В опытах, проведенных на лошадях, была установлена возможность использовать для синтеза белка ^{15}N -мочевину и фосфат аммония. Это обстоятельство может иметь практическое значение, поскольку позволяет снизить дефицит белка у моногастрических животных.

В толстом кишечнике всасываются питательные вещества и вода, формируется кал. Количество кала 15–25 кг в сутки. Среднее время пребывания корма в желудке лошади 13 ч, продолжительность эвакуации кормовых масс из пищеварительного тракта 3–5 дней.

ГЛАВА 22. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У СВИНЕЙ

Свиньи — всеядные животные, в связи с этим их пищеварительный аппарат хорошо приспособлен к перевариванию растительных и животных кормов. У свиней хорошо развита вкусовая рецепция. Они воспринимают различные вкусовые оттенки (сладкое, кислое, горькое, соленое). Хорошо развито обоняние и осязание. Важное значение как орган осязания имеет пятак. Для повышения поедаемости корма можно добавлять в рацион 3–10% раствор сахара или 4% раствор молочной кислоты при сухом кормлении и 0,25–0,75% — при влажном кормлении. Высокая концентрация поваренной соли в рационе (более 0,5%) вызывает отрицательную реакцию и снижает поедаемость корма на несколько дней.

Пищеварение в ротовой полости. В ротовой полости свиней в отличие от жвачных корм подвергается существенной первичной механической переработке. Продолжительность жевания зависит от консистенции и сухости корма. Слюнные железы у свиней секретируют периодически, т. е. слюна выделяется только во время кормления. Возможно условно-рефлекторное слюноотделение при виде и запахе корма. Наиболее сильным возбудителем слюнных желез является механическое раздражение рецепторов ротовой полости. На разные виды корма отделяется слюна разного качества и количества. Больше всего слюны отделяется на сухой корм, на жидкие корма отделяется мало слюны, поэтому для свиней рекомендуется готовить крутые каши. За сутки выделяется около

10–15 л слюны, при этом на долю околоушных желез приходится больше половины объема. В слюне содержатся амилолитические ферменты: амилаза и мальтаза. Особенностью много амилазы имеется в слюне при кормлении овсом и картофелем.

Пищеварение в желудке. Желудок у свиней однокамерный, емкостью 6,5–9 л, в отличие от плотоядных животных он имеет увеличенную *кардиальную часть*, занимающую около половины общей площади желудка. В области пищевода кардиальная часть желудка образует слепой мешок — *дивертикул*. Железистый эпителий кардиальной части вырабатывает щелочную слизь. Пепсина и соляной кислоты нет. Прилегающая к пищеводу пищеводная зона — безжелезистая, покрыта многослойным эпителием.

На долю *фундальной части* приходится примерно 35% общей площади желудка. Зона фундальных желез вырабатывает кислый желудочный сок (рН равен 0,7–2,0, а кислотность 0,35–0,45%), в котором содержатся ферменты пепсин, химозин и липаза.

Около 20% общей площади приходится на долю *пиорической части*. Здесь происходит переваривание липидов липазой, в том числе забрасываемой из двенадцатиперстной кишки.

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

В кардиальной зоне и зоне слепого мешка происходит интенсивное переваривание углеводов ферментами слюны и ферментами растительных кормов. Здесь же под влиянием симбиотической микрофлоры происходит сбраживание углеводов, преимущественно за счет молочнокислого брожения, однако молочной кислоты образуется очень

мало (приблизительно 0,1%). При использовании силосованных кормов бродильные процессы подавляются.

Совокупность процессов, связанных с перевариванием углеводов, обозначается как *фаза амилолиза*. В нижних слоях кормовой массы преобладают процессы переваривания белков — *фаза протеолиза*. В начальный период обработки корма идут главным образом процессы амилолиза, но по мере распространения желудочного сока начинают преобладать процессы протеолиза. Однако четко разграничить эти процессы в пространстве и во времени нельзя. Желудочный сок отделяется непрерывно, но прием корма резко усиливает секрецию — рефлекторная фаза. Количественный и качественный состав желудочного сока зависит от вида корма и аппетита животного. Усиливают желудочную секрецию силосованные корма, хлеб, крутое каши, технологически обработанная пища — размолотое и поджаренное зерно. Примерно через 4–6 ч из желудка эвакуируется около половины пищи, остатки корма могут находиться до 16 и более часов.

Имеется несколько работ, выполненных на супоросных свиноматках. У супоросных свиноматок к концу беременности количество пищеварительного сока увеличивается в 2 раза с повышением переваривающей белок активности сока. С наступлением лактации секреторная деятельность желудочных желез повышается почти в 3 раза по сравнению с исходной величиной, наблюдаваемой в начале супоросного периода. Организм свиноматки испытывает в период лактации огромное функциональное напряжение, особенно у высокопродуктивных животных. Представляется целесообразным знать динамику изменений содержания в организме пластических и энергетических веществ у высоко-продуктивных свиноматок в связи с интенсивностью их эксплуатации. Установлена характерная закономерность — с увеличением числа опоросов уровень пластического и энергетического обеспечения организма существенно снижается. В условиях интенсивного использования высокопродуктивных свиноматок с возрастом, особенно в период лактации, возникает дефицит в содержании энерго-пластических веществ, который начинает проявляться уже в период третьей лактации. В крови отмечено снижение содержания общего белка на 5,1, общих липидов — 4,6, холестерина — 12,5, глюкозы — 8,7, АТФ — 8,8, фосфора неорганичес-

го — 9,7, фосфора органического — 7,1, магния — 20,3, железа — 13,3% от величины аналогичных показателей в первую лактацию. При увеличении числа опоросов дефицит увеличивался, и снижение содержания энергетических и пластических веществ достигало 35% от уровня первой лактации, принятой за исходный уровень.

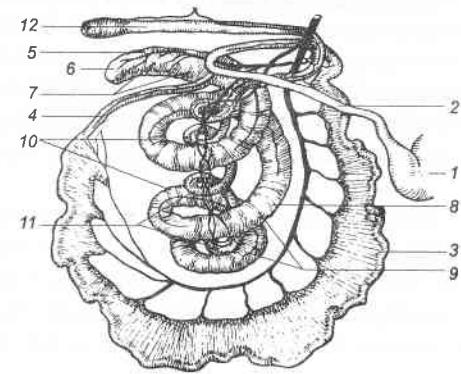
Пищеварение в кишечнике. У свиней по сравнению с другими видами домашних животных тонкий кишечник очень длинный и имеет относительно большую вместимость. В связи с этим значительная часть пищеварительных процессов протекает в этом отрезке. Установлено, что у свиней, как и у жвачных, секреция поджелудочного сока непрерывна. Сокоотделение у них не прекращается даже при длительном голодании. В отличие от жвачных у свиней существует тесная координация моторики желудка и кишечника (рис. 10).

Нейрогуморальные механизмы регуляции внешней секреции поджелудочной железы, состав панкреатического сока и его ферментативный профиль у свиней принципиально не отличается от других животных. Секреция поджелудочного сока непрерывная, что связано с непрерывной секрецией желудочного сока и его эвакуацией в двенадцатiperстную кишку. Из-за неполного смыкания пилорического сфинктера у свиней происходит забрасывание содержимого двенадцатiperстной кишки в *пилорическую часть желудка* — регургитация.

В толстом кишечнике, преимущественно в *слепой кишке*, происходят важнейшие биохимические процессы —

Рис. 10
Кишечник свиньи

- 1 — пилорус желудка;
2 — двенадцатiperстная кишка; 3 — тощая кишка;
4 — подвздошная кишка; 5 — слепая кишка и ее 6 — верхушка;
7 — тело; 8 — кармашки; 9 — ободочная кишка и ее 10 — центрипетальная, 11 — центрифугальная петли; 12 — прямая кишка.



переваривание целлюлозы и бродильные процессы, но в незначительной степени (в сутки образуется 40–50 г ЛЖК), продолжают действовать некоторые ферменты кормового сырья. Азотистые вещества в толстом кишечнике свиней используются микроорганизмами для построения белков своего тела и, поскольку в толстой кишке микроорганизмы не перевариваются, оказываются потерянными для животного-хозяина. В результате жизнедеятельности микрофлоры в толстом кишечнике накапливается значительное количество витаминов, особенно группы В, но возможность и степень их использования организмом хозяина пока не установлена. Поскольку большая часть витаминов сосредоточена в микробных клетках, которые, как отмечалось, в толстом кишечнике не перевариваются, доступность их, видимо, ограничена.

Время прохождения корма через пищеварительный тракт зависит от многих факторов и колеблется от нескольких часов до нескольких дней. В сутки выделяется 0,5–3 кг кала. Неприятный запах кала обусловлен в основном скатолом — это конечный продукт бактериального гниения.

ГЛАВА 23. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У КРОЛИКА

Кролики — животные с однокамерным желудком, питающиеся растительными кормами. Пищеварение у них имеет своеобразный характер, отличается от других травоядных животных, например жвачных. Ни желудок, ни толстый кишечник не получают у кроликов преобладающего развития как по объему, так и по массе. Основная особенность пищеварения кроликов заключается в поедании собственного кала — копрофагия.

Пищеварение в ротовой полости. У взрослых животных имеется 28 зубов, клыки отсутствуют. Хорошо развиты резцы, которые растут постоянно и самозатачиваются. Резцы служат для захватывания, срезания и грызения корма. При отсутствии грубого корма наблюдается чрезмерный рост резцов, которые загибаются в ротовую полость. Коренные зубы служат для перетирания корма. Корм хорошо пережевывается. Четыре пары слюнных желез функционируют постоянно, прием корма усиливает секрецию. Отмечается прямая зависимость между сухостью корма и количеством слюны. В слюне содержатся ферменты: амилаза, рибо- и дезоксирибонуклеаза.

Пищеварение в желудке. В желудке кролика различают три отдела: кардиальный, фундальный и пилорический. Поступивший в желудок корм располагается послойно. Содержимое не сразу пропитывается кислым желудочным соком, поэтому в течение некоторого времени

происходит переваривание корма ферментами слюны. Желудочный сок фундальных желез имеет кислую реакцию (рН 2,3–2,5). Кислота вырабатывается в основном клетками свода желудка, пепсин-клетками большой кривизны. Желудочный сок у кроликов обладает уреазной активностью, а также небольшой амилолитической и липополитической активностью. Свод желудка бывает заполнен мягким калом, его катышки состоят в основном из микроорганизмов, перемешанных с непреваренными растительными клетками. Катышки проглатываются целиком, не пережевываются и обычно не перемешиваются с кормом. Кроме пепсинового пищеварения, в фундальной части желудка происходит сбраживание глюкозы с образованием ЛЖК и молочной кислоты. Желудочные железы секрецируют постоянно. Прием корма усиливает секрецию. Наиболее обильная секреция отмечается утром с 8 до 11 ч. Меньше всего сока отделяется ночью.

Пищеварение в кишечнике. Пищеварение в тонком кишечнике соответствует закономерностям, установленным для других животных. В толстом кишечнике и особенно в слепой кишке происходят бродильные процессы, в результате образуются ЛЖК и другие кислоты, которые сдвигают pH в кислую сторону. Благоприятный для жизнедеятельности микрофлоры pH поддерживается благодаря всасыванию кислот стенкой кишки.

Основная масса клетчатки переваривается в слепой кишке целлюлозолитическими бактериями. Стенки толстого кишечника секретируют кишечный сок. В толстом кишечнике формируется кал. У кроликов два вида кала: мягкий (ночной) и твердый. В состав мягкого кала входит до 75% воды, катышки мелкие, более темные, имеют вид гроздей длиной до 40 см. Мягкий кал богат аминокислотами, среди которых преобладают глутаминовая, аспаргиновая, лейцин, валин. В мягком кале аминокислот примерно на 80% больше, чем в твердом. Мягкий кал поедается прямо из ануса и проглатывается без пережевывания. Твердый (обычный) кал содержит около 50% воды, он, как правило, не поедается или поедается в крайнем случае.

Вопрос о механизме образования твердого и мягкого кала окончательно не выяснен. На этот счет имеется несколько гипотез. Согласно резорбционной гипотезе твердый и мягкий кал образуется из содержимого слепой кишки в ободочной. Образование того или иного вида кала зависит от скорости прохождения химусных масс: при быстром прохождении образуется мягкий кал, а при медленном — твердый. С точки зрения разделительной гипотезы в ободочной кишке происходит избирательный отбор частиц (твердый кал) и мелких частиц и микроорганизмов (мягкий кал).

Значение копрофагии состоит в следующем:

- корм проходит через пищеварительный аппарат как минимум дважды, что способствует более полному его перевариванию;
- увеличивается время пребывания корма в пищеварительном тракте;
- лучше всасываются питательные вещества;
- организм получает большее количество полноценного микробиального белка;
- организм обогащается витаминами группы В и К. Этих витаминов следует вводить в рацион кролика меньше, чем, например, в организм свиней;
- организм дополнительно обеспечивается элементами минерального питания (фосфором, калием, натрием).

Лишние копрофагии вызывает ряд нежелательных явлений. Уменьшается скорость прохождения питательных веществ через пищеварительный тракт, снижается их переваримость, уменьшается количество микрофлоры, возникают расстройства обмена веществ. В результате снижается прирост живой массы, животные худеют и иногда гибнут.

Роль микроорганизмов в пищеварении кролика. Микроорганизмы заселяют желудочно-кишечный тракт у крольчат с первого дня жизни; распределяются в разных отделах пищеварительного аппарата неравномерно. Меньше всего микроорганизмов встречается в желудке. Самая богатая и обильная микрофлора в слепой кишке, в ободочной кишке их численность несколько снижается. В период молочного кормления (до 16-дневного возраста)

содержимое желудков стерильно, что объясняется антибактериальным действием кроличьего молока.

Состав кишечной флоры кроликов весьма разнообразен. Взаимоотношения бактерий и организма хозяина носят характер физиологического симбиоза. Кратко значение бактерий желудочно-кишечного тракта кролика можно свести к следующему:

- участие в переваривании питательных веществ корма, особенно клетчатки, которая переваривается только микробиальной целлюлазой;
- улучшение биологической ценности низкокачественных белков;
- синтез белков из небелковых азотистых соединений;
- участие в углеводном и жировом обмене;
- синтез витаминов группы В и К.

ГЛАВА 24. ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ У СЕЛЬСКО-ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПТИЦ

Пищеварительная система птиц имеет морфофизиологические особенности, связанные с адаптацией к полету. Из физиологических особенностей пищеварительного аппарата птиц отметим:

- быстроту и высокую интенсивность процессов переваривания, всасывания и усвоения питательных веществ;
- высокую скорость прохождения пищевых масс по пищеварительному тракту. Уровень продуктивности, вероятно, будет тем выше, чем выше скорость движения корма;
- высокую пластичность и приспособленность к характеру корма.

Основными кормовыми средствами для птиц служат продукты растительного (зерно злаковых и бобовых, корни, стебли и листья) и животного происхождения (черви, насекомые и их личинки).

По способу питания птиц принято делить на преимущественно растительноядных (гуси), преимущественно мясоядных (утки) и всеядных (куры).

В условиях интенсивного промышленного производства традиционное деление домашних птиц на группы в известной степени потеряло смысл, так как основным кормовым средством становится высококалорийные комбикорма с набором основных компонентов растительного и животного происхождения.

Пищеварение в ротовой полости. У кур отыскивание корма происходит под контролем зрения и осязания,

обонятельная и вкусовая рецепция играют второстепенную роль.

У гусей и уток хорошо развита вкусовая рецепция. Гуси отдают предпочтение моркови, морковной ботве, хвоцам.

Куры, индейки и голуби обладают только «дневным зрением», что обусловлено отсутствием в их сетчатке «колбочек». Поэтому световой режим сильно влияет на поедаемость кормов. Куры, даже будучи в голодном состоянии, не клюют зерно, если оно затенено.

Одна из особенностей птиц — отсутствие зубов. Корм захватывается клювом, форма которого неодинакова. У кур, индеек он короткий, заостренный, твердый. У уток мягкий, по краям находятся пластинки («зубы») для отщепления корма, на клюве имеется ороговевший выступ (ноготок или коготок), служащий для обрывания травы. На языке есть ороговевшие сосочки, помогающие брать и удерживать корм.

Число клевательных движений у кур 180–240 в минуту, у индеек — 60. В ротовой полости (полости клюва) находятся многочисленные, но слабо развитые слюнные железы, выделяющие немного слюны.

По характеру секрета слюнные железы относятся к типу слизистых. В слюне много муцина, из ферментов есть птиалин (амилаза) и мальтаза, но их действие выражено слабо. В связи с тем, что корм в полости клюва находится кратковременно и не пережевывается, действие амилолитических ферментов слюны проявляется в зобе. Из-за методических трудностей физиология слюноотделения разработана слабо.

Пищеварение в зобе. У зерноядных птиц (кур, индеек, цесарок и голубей) хорошо развит зоб — расширение пищевода. Входное и выходное отверстия зоба ограничены сфинктерами. У кур вместимость зоба 100–120 г зерна, время пребывания корма в зобе от 3–4 до 16–18 ч. Оно зависит от вида корма. Твердый и сухой корм находится дольше, чем мягкий и влажный. Жидкий корм в зобе не задерживается.

У уток и гусей имеется ложный зоб — ампуловидное расширение пищевода.

Слизистая зоба образована железистым эпителием, ферменты не вырабатываются.

Зоб является органом-депо корма, вместе с этим здесь происходит изменение корма, он размягчается, набухает, перемешивается. Здесь происходит частичное переваривание питательных веществ, главным образом за счет ферментов корма, ферментов слюны и микроорганизмов, поступающих вместе с кормом. Основные обитатели содержимого зоба — лактобациллы, кишечная палочка, энтерококки, грибы, дрожжи, инфузории. Микрофлора осуществляет расщепление белков, жиров и особенно углеводов. В зобе переваривается 15–20% углеводов. Довольно интенсивно сбраживаются углеводы с образованием ЛЖК и молочной кислоты.

Вопрос о всасывании продуктов переваривания стенкой зоба остается открытым. Одни авторы, учитывая хорошее кровообращение зоба, допускают возможность всасывания глюкозы и продуктов брожения, другие считают, что всасывания в зобе не происходит.

У голубей в зобе образуется «зобное молочко» — белая жирная масса, продукт модифицированных эпителиальных клеток зоба. «Зобным молочком» голуби кормят своих птенцов в первые 10–16 дней. В составе «молочка» до 16% белка, 1,3% липидов, минеральные соли, витамины А и витамины группы В.

Между наполнением зоба и желудка имеется взаимосвязь. Импульсация с «пустого» желудка рефлекторно вызывает сокращение зоба и эвакуацию его содержимого. «Полный» желудок тормозит моторику зоба. Иннервируется зоб блуждающими нервами. Эвакуация содержимого зоба начинается через 1–3 ч после кормления. Общая продолжительность пребывания пищи в зобе у кур, индеек, голубей колеблется в пределах 3–18 ч.

Основной формой сокращения зоба являются перистальтические сокращения. Сокращения зоба зависят от степени его наполнения. Пустой зоб сокращается чаще, но с малой амплитудой. Моторика зоба регулируется симпатическими и парасимпатическими нервами. Раздражение парасимпатических нервов усиливает моторику зоба, симпатических — тормозит.

Желудок. Желудок птиц делится на два отдела: железистый и мышечный. Железистый желудок напоминает простой желудок млекопитающих, сильнее развит у хищных птиц. В слизистой насчитывается 30–40 пар крупных трубчатых желез, выводные протоки которых открываются на складках слизистой специальными сосочками. Объем железистого желудка очень мал, корм здесь не задерживается, поэтому и переваривания практически не происходит. Железистый желудок — лишь «поставщик» желудочного сока.

В слизистой оболочке желудка обнаружен только один вид секреторных клеток, объединяющих морфологические и функциональные признаки главных и обкладочных клеток. Предполагают, что апикальная часть клетки вырабатывает соляную кислоту, а базальная — пепсиноген. Общая кислотность желудочного сока у кур 0,3%, свободная — 0,1–0,25%, pH 1,5–2.

Кроме пепсиногена, в желудочном соке обнаружены другие протеолитические ферменты, в частности, желатиназа и гастрексин.

Данные о наличии в желудочном соке птиц липазы и особенно химозина, очевидно, основаны на недоразумении, полное отсутствие в рационе птиц молока делает их наличие маловероятным.

В 1 ч на 1 кг веса отделяется 6–9 мл желудочного сока. Секреция желудочного сока непрерывная, с волнами колебаниями интенсивности, усиливается после приема корма. Количество сока зависит от уровня пищевой возбудимости, вида корма (усиливается при даче овса, комбикорма), физиологического состояния (секреция усиливается в период яйценоскости и снижается при линьке) и условий содержания: даже кратковременное повышение температуры до 35°C резко угнетает сокоотделение. Неполноценное и однообразное кормление, недостаток в рационе минеральных веществ и витаминов ослабляют секрецию. Установлены две фазы желудочной секреции: сложнорефлекторная и нейрохимическая.

Основные процессы желудочного пищеварения происходят в мышечном желудке. Этот специализированный орган является гомологом пилорического отдела

желудка млекопитающих, но выполняющий особую функцию. Мышечный желудок дискообразной формы с мощной гладкой мускулатурой. Его основная функция — сдавливание и перетирание пищи. Через каждые 20–30 секунд наблюдаются его периодические сокращения, в результате которых пища перемешивается. Давление в полости желудка достигает у кур 100–160, у уток — 180, у гусей — 265–285 мм рт. ст.

Слизистая оболочка ороговевает и называется кутикулой (кератиноидным покровом), состоящим из углеводно-протеинового комплекса, подобного мукополисахариду. Кутикула имеет механическое значение и предохраняет стенку желудка от действия пепсина и проникновения бактерий в кровь. Всасывания через кутикулу не происходит. Наиболее развита кутикула у птиц, получающих сухой и твердый корм. При длительном кормлении влажным кормом кутикула постепенно размягчается и даже исчезает.

В полости мышечного желудка присутствуют камешки, стекло, гравий и другие инородные тела — гастролиты, служащие для растирания и перемалывания корма. Курам лучше давать гравий из кварцита, не рекомендуется его заменять песком, ракушкой, известью, мелом, гипсом, так как, растворяясь соляной кислотой, они нарушают желудочное и кишечное пищеварение. При отсутствии гастролитов переваримость корма снижается. Основным стимулом для сокращения во время пищеварения является механическое раздражение стенки желудка. Регуляция моторной деятельности осуществляется нервно-гуморальным путем. Стимулирует моторику блуждающий нерв.

Помимо перетирания пищи, в мышечном желудке происходят интенсивные протеолитические процессы. Здесь расщепляется 17–25% углеводов, 9–11% жиров. Наиболее высокая интенсивность желудочного пищеварения у гусей, у них переваривается 20–40% корма. Опорожнение желудка у птиц происходит рефлекторно. Однако пилорический рефлекс птиц не аналогичен таковому у млекопитающих в силу особенностей строения сфинктера и наличия кислой среды по обе стороны от

него. У гусей в период пищеварения химус в кишечник поступает непрерывно, у кур и уток — небольшими порциями.

Наряду с собственно желудочным пищеварением в полости желудка происходит гидролиз корма ферментами, которые забрасываются сюда из двенадцатиперстной кишки.

Кишечное пищеварение. Кишечник у кур относительно короткий, подразделяется на тонкий и толстый отделы. Особенностью кишечного пищеварения у птиц по сравнению с млекопитающими является более высокая концентрация водородных ионов, т. е. более низкие показатели pH во всех отделах тонкого кишечника.

Основные закономерности кишечного пищеварения и механизм регуляции функций главных пищеварительных желез принципиально не отличаются от тех, которые установлены школой И. П. Павлова для млекопитающих. Поэтому, не вдаваясь в подробности, перечислим основные особенности кишечного пищеварения у птиц:

- наличие мощного ферментативного аппарата поджелудочной железы;
- кишечное пищеварение очень интенсивное;
- быстрое прохождение пищи через кишечник (у кур в среднем 24 ч).

Поджелудочный сок у всех видов сельскохозяйственных птиц отделяется непрерывно. Чистый сок представляет собой жидкость с удельным весом 1,0064–1,0108, pH 7,5–8,1. Поджелудочный сок птиц обладает протеолитической, амилолитической и липолитической активностью. Желчь у птиц представляет собой густую маслянистую жидкость темно-зеленого (пузырная желчь) или ярко-зеленого (печеночная желчь) цвета. Количество отделяемой желчи у птиц выше, чем у других сельскохозяйственных животных, кроме свиней (в пересчете на килограмм веса). Процесс желчеобразования у кур находится под нервно-гуморальным контролем.

Слизистая оболочка тонкого кишечника птиц подобна таковой млекопитающих. Особенностями строения слизистой птиц являются слабое развитие подслизистого слоя и отсутствие в нем бруннеровых желез. В теле вор-

синок плохо выражены лимфатические полости и отсутствуют системы лимфатических протоков. *Кишечный сок* у птиц содержит энтерокиназу и обладает амилазной, мальтазной, сахаразной и пептидазной активностью. Подавляющее большинство ферментов в тонком кишечнике имеет, как и у млекопитающих, пристеночную локализацию.

К толстому отделу кишечника относится *прямая кишка* с парными слепыми отростками. В этих отростках происходят следующие процессы:

- расщепление клетчатки с участием ферментов микрофлоры;
- процессы протеолиза под влиянием ферментов тонкого кишечника;
- процессы превращения азотистых веществ с участием микрофлоры;
- синтез витаминов группы В;
- всасывание воды и минеральных веществ.

Заполнение слепых кишок происходит за счет антиперистальтических движений прямой кишки и одновременной перистальтики самих отростков. Данный процесс происходит периодически, один раз в 35–70 мин. Моторика слепых отростков осуществляется автоматически. В слепых отростках толстого кишечника происходит гидролиз клетчатки целлюлозолитической микрофлорой, однако возможности переваривания клетчатки ограничены (расщепляется 10–30% клетчатки). После оперативного удаления слепых кишок переваривание клетчатки падает до нуля.

Заселение кишечника микрофлорой происходит после первого приема корма. Кроме целлюлозолитических бактерий, в толстом кишечнике обитают стрептококки, лактобациллы, кишечная палочка и другие. Бактерии осуществляют гидролиз белков, жиров и углеводов, а также осуществляют синтез витаминов группы В.

Следует, однако, учитывать, что микрофлора пищеварительного тракта нуждается в тех же питательных веществах, что и макроорганизм — происходит своеобразное соревнование за метаболиты. При сравнении влияния корма на рост стерильных (выращиваемых в стерильных

условиях и получающих стерильный корм) и нестерильных (зараженных кишечной микрофлорой) цыплят, оказалось, что стерильные цыплята растут значительно лучше зараженных микрофлорой.

Толстый отдел кишечника впадает в клоаку, куда открываются также отверстия мочеточников и спермиопроводы (или яйцеводы). Прямая кишка открывается в каловый синус, где и происходит формирование кала. Последний, проходя через мочеполовой синус, смешивается с мочой. Здесь мочевая кислота кристаллизуется и покрывает каловые массы белым налетом. В таком полужидком состоянии помет выделяется наружу.

Определение потребности птицы в аминокислотах. Высокая яичная продуктивность кур, вызывающая колосальное напряжение всего обмена веществ и в первую очередь белкового, обеспечивается в результате поступления с кормами достаточного количества протеина, качественно соответствующего потребности птицы. В среднем для образования одного яйца и осуществления обменных процессов взрослой курице требуется около 10–11 г усвоенного протеина с аминокислотным составом, сходным с аминокислотным составом яичного белка. Было установлено, что не только недостаток, но и избыток аминокислот вреден для цыплят.

В опыте, основанном на скармливании цыплятам пшеничного протеина, бедного лизином, было показано, что при добавлении его до 1% по отношению к воздушно-сухому веществу повышаются привесы и эффективность использования азота кормов. Если к пшеничному протеину, в котором не хватает лизина и содержится достаточно метионина и триптофана, добавить препараты двух последних аминокислот, привесы и использование азота поникаются по сравнению с соответствующими показателями, полученными при использовании такого же рациона без добавок. Введение избытка лизина в рацион дает также отрицательные результаты — при избытке лизина в корме у цыплят появляются признаки токсичности.

Недостаток хотя бы одной незаменимой аминокислоты в рационах несущек отрицательно влияет на продуктивность и качество яиц. В дальнейшем это положение было подтверждено многими исследователями.

В связи с тем, что избыток и недостаток аминокислот в рационах птицы — явление нежелательное, были проведены опыты, в которых установили потребность птицы в аминокислотах, особенно незаменимых. Балансирование рационов для цыплят по незаменимым аминокислотам и общему уровню протеина позволяет не только получать большие привесы, но и повысить эффективность использования кормов. При скармливании курам сбалансированных по аминокислотам кормов увеличивается яйценоскость и снижаются затраты на производство яиц.

В принципе методы определения потребности птицы в аминокислотах такие же, как и для других животных. Однако в технике проведения исследований на птице имеются особенности. Аминокислотную потребность устанавливают преимущественно в опытах при скармливании животным рационов с определенным набором кормов (или чистых аминокислот), дефицитных по требуемой аминокислоте. Рационы составляют с разным уровнем изучаемой аминокислоты. Результаты определяют по физиологическому состоянию, росту, продуктивности и балансу азота. Оптимальный уровень аминокислоты принимают за норму потребности. При оптимальном уровне аминокислоты в рационе физиологическое состояние птицы хорошее, продуктивность ее максимальная, молодняк дает наибольшие привесы, отмечается самая высокая эффективность использования корма и азота. Добсон, Андерсон и Варник (1964) опубликовали интересные исследования по изучению аминокислотной потребности цыплят на основе одновременного балансирования всех незаменимых аминокислот. Сущность их принципа сводится к следующему. За исходный берут рацион с оптимальным соотношением аминокислот на основании существующих литературных сведений. Затем в рационах уровень всех незаменимых аминокислот снижают на 10 или 15% и определяют уровень снижения привесов под действием каждой из этих аминокислот и рассчитывают среднее снижение. Если при уменьшении содержания данной аминокислоты в рационе снижение привеса больше, чем в среднем по всем группам, то уровень этой аминокислоты в рационе считается лимитирующим.

В результате проведения опытов по указанному выше принципу удалось получить такое соотношение аминокислот в рационе цыплят, при котором привесы их были на 25% выше привесов, полученных на рационах, составленных на основе рекомендаций по аминокислотной потребности

Национального научного комитета США по питанию животных (National Research Council, 1962).

По аминокислотному анализу яиц и мышечной ткани сделано заключение, что потребность птицы в аминокислотах для роста и производства яиц неодинакова. Потребность во многих аминокислотах, рассчитанная по результатам анализа тела, оказалась сходной с потребностью, определенной в кормовых опытах. Наиболее значительные расхождения обнаруживаются в аргинине, лейцине, триптофане, метионине с цистином и фенилаланине с тирозином. Можно заключить, что метод аминокислотного анализа организма дает вполне удовлетворительные результаты при определении потребности в лизине, гистидине, изолейцине, треонине, валине и глицине. Метод аминокислотного анализа организма с соответствующими поправками на скорость прохождения через него аминокислот можно использовать для определения потребности птицы в аргинине, лейцине, триптофане, метионине с цистином и фенилаланине с тирозином.

В последнее десятилетие для расчета аминокислотной потребности все шире используют метод, основанный на зависимости содержания свободных аминокислот в плазме крови от количества этих же аминокислот в рационе. Степень насыщения крови свободными аминокислотами согласуется со сравнительной концентрацией их в протеине корма. Потребность в аминокислотах, особенно при перерасчете на 100 г сырого протеина, у цыплят разного направления продуктивности неодинакова. Потребность цыплят разного направления продуктивности в аминокислотах изменяется с возрастом.

Установлено, что потребность в незаменимых аминокислотах возрастает в меньшей степени, чем увеличение протеина в рационе. Объяснить сущность этого явления пока трудно. Кроме того, в экспериментах установлено, что аминокислотная потребность цыплят и взрослой птицы зависит от энергетической ценности рациона.

В последнее время появляется все больше работ, свидетельствующих о влиянии заменимых аминокислот на потребность в незаменимых аминокислотах. При этом отмечается, что включение в рацион заменимых аминокислот оказывает больший эффект на привесы и использование азота, чем добавление соответствующих по количеству азота незаменимых аминокислот. Это убеж-

дает в необходимости определения потребности цыплят и кур не только в незаменимых аминокислотах, но и в заменимых.

Основываясь на взаимосвязи обмена аргинина и цитруллина, аргинина и креатина, ученые установили и экспериментально подтвердили, что цитруллин и креатин могут заменить аргинин в рационах цыплят и кур. Включение в рацион креатинина и гуанидиногидратата также обеспечивает хорошую продуктивность и увеличивает содержание аргинина и креатина в тканях. Оказалось также, что гомоцистеин способен заменять метионин в рационах цыплят и кур. Это основывается на его свойстве в присутствии донаторов метильных групп переходить в метионин. Известно также, что метионин в организме птицы может превращаться в цистин. Установлена взаимопревращаемость цистина и гомоцистеина. Никотиновая кислота в рационе птицы оказывает сберегающее действие на использование триптофана.

При изучении обмена глицина у цыплят выявлен целый ряд интересных закономерностей, которые следует учитывать при определении потребности в этой аминокислоте. Есть сведения, что включение ацетатов в рацион цыплят способствует увеличению синтеза глицина в их организме. Этаноламин также может замещать глицин в рационе цыплят. Предполагается, что этот процесс идет путем превращения этаноламина в соответствующий глюкоальдегид, который переходит в гликолевую кислоту, окисляющуюся далее в глиоксиловую. Этим не исключается возможность прямого окисления этаноламина в глицин без промежуточного дезаминирования.

Установлено, что ниацин имеет прямое отношение к обмену глицина, аргинина и аланина. Большие дозы глицина в рационе (свыше 2% к весу рациона) оказываются токсичными. При добавлении же ниацина цыплята безболезненно переносят даже 6% глицина в рационах. Возможно, что роль ниацина в обмене глицина и аргинина определяется участием его в обмене креатина или формировании хрящевой ткани. Фолиевая кислота и цианкобаламин (витамин B₁₂) так же, как и ниацин, смягчают вредное действие избытка глицина.

Пищеварительная система относится к числу наиболее лабильных систем организма. Пищеварительный канал как бы «пропускает» внешнюю среду через организм, при этом пища вступает с ним в тесное и сложное взаимодействие, происходит важнейший процесс — извлечение тех веществ, которые необходимы для роста, развития и возмещения энергетических затрат при накоплении продукта.

Пищеварение имеет прямую связь с продуктивностью: чем больше животное съедает и переваривает кормов, чем больше оно выделяет пищеварительных соков, тем выше его продуктивность.

ТИМПАНИЯ

Тимпания чаще наблюдается при скармливании зеленой массы бобовых, в том числе люцерны, клевера лугового, ползучего, а также гороха. Хлебные злаки, используемые как зеленый корм, и молодая трава тоже способствуют возникновению тимпании. Заболевание развивается и при скармливании бедных сырой клетчаткой кормов, например при интенсивном откорме на ячмене без добавок грубого корма. Газообразование в рубце достигает максимума (около 30 литров в час), причем углекислота образуется и как побочный продукт ферментации в рубце, и как результат реакции органических кислот с бикарбонатами слюны. Образование метана связано с восстановление углекислоты — примерно 4,5 г на 100 г переваренных кормов. Обычно большая часть газов удаляется с отрыжкой, однако образование пенистой массы препятствует отходу газов, они скапливаются в рубце, давят на сердце и легкие, и в зависимости от массы накопившихся газов возможно легкое вздутие (видимое заполнение головной ямки), умеренное вздутие (выраженное выпячивание живота с левой и правой стороны, учащенная дефекация и мочеотделение), сильное вздутие (недомогание животных, сопровождающееся затрудненным дыханием), смертельное вздутие — животное задыхается, лежит и не в состоянии подняться (для предотвращения летального исхода необходим прокол рубца).

При тимпании в рубцовой жидкости во много раз повышено содержание слизи. Концентрация углеводов, белков и РНК в ней значительно выше, чем в слизи здоровых. В слизи рубца найдены 17 аминокислот, D-рибоза, арабиноза, глюкоза, а также аденин, гуанин, цитозин и урацил. При вздутиях, вызываемых бобовыми, в рубцовой жидкости содержится больше РНК, после поедания зерна — ДНК; содержание белка в слизи после поедания вызвавших тимпанию бобовых тоже было почти вдвое

больше, чем после поедания хлебных злаков. Это наводит на мысль о том, что в первом случае возникновение тимпании, по-видимому, больше связано с веществами растительного происхождения, а во втором — с деятельностью микробов.

В то время как при тимпании, вызванной поеданием бедных сырой клетчаткой кормов с тонкой структурой, образующийся газ скапливается, как правило, в дорзальной части рубца, при брожении бобовых газы перемешиваются с содержимым рубца и образуется мало пены. Эта пена характеризуется большой стабильностью. Выход газа при тимпании прекращается, как только кардиальное отверстие закрывается пеной. Следовательно, здесь речь идет о механическом блокировании газоотделения. Относительно низкое давление, развивающееся при движении рубца у больных животных, недостаточно для преодоления этого механического препятствия. Точных методов дифференцирования стабильной и нестабильной пены не существует. Устойчивость пены можно измерить по скорости погружения перфорированного грузила, помещенного в заполненный пеной цилиндр. Эти данные могут быть использованы лишь в качестве одного из показателей, характеризующих стабильность пены. Ослабление движений рубца может быть вызвано ущемлением нерва, дачей лекарственных средств, ядовитыми веществами или недостаточностью питания (микроэлементы). При современных условиях кормления наряду с низким содержанием в рационах сырой клетчатки следует еще особенно учитывать слишком тонкую физическую форму корма.

Пенистое содержимое образуется в рубце после поедания молотого овсяного сена, пропущенного через сито 2,4 мм. Амплитуда и частота сокращений рубца меньше, чем в том случае, когда поедается длинностебельное сено. Волокнистый материал повышает тоническую активность нейронов, ответственных за моторику рубца. Отрыжка при наличии пенистой рубцовой жидкости практически прекращается либо по причине нервного торможения, либо из-за блокирования пеной кардиального отверстия. При потреблении молотых кормов тимпании способствует снижение моторики рубца. При использовании опилок в качестве подстилки склонность к вздутиям значительно уменьшалась.

Были изолированы пенообразующие вещества из цитоплазматического белка клевера красного, и установлено, что подобные вещества присутствуют и в люцерне, клевере луговом и ползучем. Полученный белок назван 18-S-белком, поскольку его коэффициент седиментации составляет 18 единиц Сведберга. Наряду с этим принято и другое название — белковая фракция I. Максимум поглощения света находится между 280 и 260 нм. Молекулярная масса 18-S-белка из клевера 600 000, а из люцерны — 500 000; 18-S-белок локализуется в хлоропластах и обладает свойствами фермента 1,5-дифосфорибулозокарбоксилазы, участвующего в одной из

важнейших стадий процесса фиксации CO₂ при фотосинтезе. Хотя в свойствах 18-S-белка разных видов растений отмечены качественные различия, но для появления тимпании, по-видимому, имеет значение его количество. Критический предел содержания 18-S-белка — 4,5%. Установлены точные взаимоотношения между количеством 18-S-белка в корме и заболеванием тимпанией. В пределах от 0,4 до 1,8% 18-S-белка тимпания не наблюдается. При повышении концентрации белка заболеваемость возрастает в логарифмической прогрессии. При селекции не вызывающих вздутия бобовых селекционеры и агрономы ориентируются на содержание 18-S-белка порядка 1,8%. Ежа сборная и клевер инкарнанный не вызывают тимпанию. Отмеченные сортовые различия в концентрации 18-S-белка могут служить указанием на целесообразность проведения селекции на бедные 18-S-белком сорта. Концентрация белка постоянно сохраняется на разных стадиях развития растения. Такие факторы окружающей среды, как плодородие и влажность почвы, погодные условия, без сомнения, оказывают влияние на содержание 18-S-белка.

Липиды бобовых растений способствуют уменьшению склонности к тимпании. Стабильная пена образуется в результате белково-липидного дисбаланса в хлоропластах. Галактолипиды и сульфосахар, связанный с жирами, способствуют вздутию. Поверхностной активностью обладают и сульфолипиды. Их концентрация в клевере красном зависит от времени года. Содержание минеральных веществ — Ca (1,6–2,2%), Zn (20–32 мг/кг) и Ni (0,25–1,05 мг/кг сухого вещества) — в значительной мере связывают с тимпанией. Если главной причиной тимпании является повышенное содержание 18-S-белка, то другими названными здесь факторами объясняется спорадическое появление заболевания и разная степень его тяжести. Связь между тимпанией и содержанием P в корме неясна. Если одни авторы такой связи не находили, другие обнаружили у заболевших животных повышение концентраций P в сыворотке крови, что, однако, могло быть связано и с высоким содержанием синильной кислоты в траве.

Танин предохраняет от вздутий, образуя комплексное соединение с активной фракцией 18-S-белка. В растениях содержится до 10% танина. Отсутствие вздутий у скота при пастьбе на лядвенце рогатом (*Lotus corniculatus*) отчасти объясняют повышенным содержанием в нем танина. В этой связи представляется интересным включение тропических бобовых с содержанием танина до 9,3% в травостой люцерновых и клеверных пастбищ.

Устойчивость пены наиболее высока при pH 5,5, в особенности при более высоких концентрациях белка. У животных с тимпанией pH обычно колеблется в пределах от 5,5 до 5,9. При концентрации белка в рубцовой жидкости 30 мг/100 мл пенообразования не происходит. При концентрации более 50 мг/100 мл

пенообразование увеличивается вплоть до достижения концентрации белка 100 мг/100 мл. Большую роль в этом процессе играет температура. При температуре выше 40°C пена утрачивает стабильность вне зависимости от содержания белка. Пенообразование начинает медленно возрастать вначале до 37°C, а затем растет вплоть до температуры 25–28°C. Следовательно, при нормальной температуре 39°C образование стабильной пены ограничено, но может резко усилиться потреблением холодной воды, причем степень увеличения пенообразования зависит как от pH, так и от концентрации цитоплазматического белка в рубцовой жидкости.

Флюктуация числа клеток простейших считается показателем предрасположения к тимпании у крупного рогатого скота. Прямой зависимости между числом простейших и степенью вздутия не найдено, однако отмечена связь между степенью вздутия и массой сухого вещества простейших (мг на 1 мл жидкости рубца). С возрастающим насыщением способности клеток простейших откладывать запасные углеводы увеличивается тяжесть заболевания тимпанией, поскольку в распоряжении газообразующих бактерий рубца оказывается больше углеводов. Высвобождение углеводов происходит вследствие разрыва клеток (особенно у *Isotricha*). Скармливание зеленой массы бобовых вызывает более сильные изменения у *Holotricha* и *Dasytricha* и более слабые у *Oligotricha*. Число простейших при кормлении клевером один раз в сутки было на два порядка больше, чем при двукратном кормлении.

В присутствии муцина слюны продукция газа усиливается. У двух из восьми штаммов *Streptococcus bovis* выявлена сильная муцинологическая активность. Если животным вводили культуру бактерий *Str. bovis* штамм FD 10, то тимпания у них была сильнее выражена и более продолжительна, чем у животных контрольной группы. Предрасположенные к тимпании особи всегда отличаются более высокой муцинологической активностью, нежели устойчивые к заболеванию животные. То же справедливо в случае поедания люцерны. Поэтому появлению тимпании способствует пониженная концентрация муцина в рубце, связанная либо с пониженным слюнообразованием, либо с деятельностью муцинологических бактерий. Имеются также указания на связь предрасположения к тимпании с особенностями обмена триптофана, в частности с выделением больших количеств 5-оксииндолилуксусной кислоты с мочой. При однотипном кормлении индивидуальные различия могут быть значительными. Если до достижения внутрирубцового давления 20 мм рт. ст. отделение богатой муцином слюны возрастает, то при дальнейшем повышении давления оно падает.

Добавка в среду рубца буферных веществ (например, 2% бикарбонат натрия) при кормлении бедными сырой клетчаткой

кормами позволяет снизить частоту возникновения тимпании. Положительный эффект оказывает опрыскивание пастищ эмульсией арахисового масла или жира незадолго до начала выпаса на определенном участке (40 г арахисового масла или жира, нанесенного на поверхность корма, в расчете на 1 корову предохраняли от тимпании, то же количество масла или жира с питьевой водой не давало эффекта). Столь же эффективны минеральные масла. Пенициллин (75–100 мг в капсулах) снижал частоту заболевания приблизительно на 80%, причем его можно применять через каждые три дня. Есть, правда, указания на постепенное ослабление эффективности, но в течение почти 2–3 недель действие его сохраняется на одном уровне. Результаты опытов с пенициллином несколько противоречивы, что может объясняться быстрой инактивацией его под действием пенициллиназы.

Веществом, препятствующим вздутию благодаря снижению количества простейших в рубце, оказался 1,2-диметил-5-нитроимидазол. Для борьбы с тимпанией в Новой Зеландии успешно применяется полимерное соединение плуроник, добавляемое в питьевую воду. Препарат полоксален, применяемый в США, представляет собой, как и плуроник, смесь полимеров полиоксипропилен и полиоксиэтилена. Он оказывает физическое воздействие, но не действует на микроорганизмы, не оставляя остатков в тканях и молоке; 94,3% скормленного препарата было найдено в кале и 4% — в моче. Он не оказывал влияния на продуктивность, здоровье и плодовитость животных. Дача 10 г полоксалена на корову массой 450 кг предохраняет от сильных вздутий, для овец потребовалась более высокие дозы — 3 г на каждые 50 кг массы тела. Наиболее целесообразной оказалась дача полоксалена в мелассо-соляных брикетах (30 г полоксалена на брикет весом 454 г). В больших дозах (100 г на 450 кг массы тела через желудочный зонд) полоксален оказывает и лечебное действие.

Наиболее эффективным средством против тимпании считается посев бобово-травяных смесей с целью снижения содержания в кормах 18-S-белка. В условиях более теплого климата можно предусмотреть повышение доли бобовых, богатых танином. Важной задачей селекционеров является выведение сортов бобовых с содержанием 18-S-белка менее 1,8%. Предохраняет от вздутий рубца подкормка кормами с низким содержанием белка.

Необходимо избегать переохлаждения рубца, связанного с выпаиванием холодной воды. Что же касается времени и кратности кормления, то следует учитывать снижение стабильности пены при более частом кормлении. Воздутия после поедания люцерны гораздо чаще наблюдаются во второй половине дня, чем с утра.

КЕТОЗ У МОЛОЧНЫХ КОРОВ И ОВЦЕМАТОК НА ПОСЛЕДНЕЙ СТАДИИ БЕРЕМЕННОСТИ

В отличие от растущих жвачных у взрослых высокопродуктивных коров, в особенности в начале лактации, а также у овцематок на последней стадии беременности наблюдаются кетозы (ацетонемия или ацетонурия). Они представляют собой нарушение обмена веществ, для которого характерно *повышение содержания кетоновых тел в жидкостях тела и снижение уровня глюкозы в крови*.

К кетоновым телам относятся β -оксимасляная кислота, ацето-уксусная кислота и ацетон. Поскольку при этом нарушении обмена веществ возрастает не только содержание ацетона, но и других соединений, его называют теперь не ацетонурией, а более правильно кетозом. Кетоз наиболее часто встречается у крупного рогатого скота там, где держат высокопродуктивных коров. В США ежегодно отмечается около одного миллиона заболеваний кетозом (4% поголовья коров), причем в отдельных стадах этот процент может быть выше. Эти данные носят ориентировочный характер, поскольку не известно, какова точность использованных диагностических показателей и какое количество субклинических случаев учтено. По-видимому, ни порода, ни местные условия на уровень заболеваемости не влияют.

Формы и клиническая картина. Кетоз у молочных коров определяется по ряду показателей:

- по этиологии — как следствие нарушения гормонального обмена, а также кормления силосом, содержащим масляную кислоту, избытка белков в корме или недостаточного питания;
- по уровню питания — как недокорм или перекорм.

Чаще всего применяется для классификации последний критерий, так как нарушение особенно распространено среди высокопродуктивных стад.

О первичном, или спонтанном, кетозе обычно говорят в случае причинно чистого кетоза у коров, находящихся в хороших условиях кормления, о вторичном — если он возникает как следствие других заболеваний, в частности метрита, вторичного задержания последа, нефрита, затвердения матки, заболевания преджелудков, легких или молочной железы и сопровождается повышением температуры тела. Примерно одна треть всех известных случаев кетоза носит вторичный характер. При кетозе беременных овец обнаруживаются, кроме того, нарушения функции центральной нервной системы, состояние слабости, ослабление зрения и рефлекторной активности и залеживание.

Образование кетоновых тел и гипогликемия. Присутствие в жидкостях тела кетоновых тел в ограниченных концентрациях считается нормальным, как и их образование при мобилизации резервных жиров для удовлетворения энергетических потребностей организма. Кетоновые тела могут использоваться различными тканями, например молочной железой для синтеза жира или в качестве дыхательного субстрата (20–30% CO_2 выдыхаемого воздуха). Таким образом, при кетозе речь идет не о нарушении утилизации кетоновых тел, а об их избыточном образовании. Кетоновые тела являются индикаторами для диагноза нарушенного обмена веществ. Они образуются в эпителии рубца, печени и молочной железе.

В рубцовом эпителии здорового жвачного кетоновые тела образуются из жирных кислот корма, преимущественно из масляной, которая либо потребляется с силосом, либо в большом количестве образуется в рубце из специфических, богатых сахарами кормовых средств. При выраженном кетозе большая часть избыточных кетоновых тел образуется в печени из свободных жирных кислот. В этом отношении имеют значение два фактора:

- 1) мобилизация свободных жирных кислот из депонированных жиров тела;
- 2) изменение путей использования свободных жирных кислот.

При недостаточном обеспечении глюкозой организм стремится компенсировать энергетический дефицит путем сжигания жирных кислот. Одновременно снижается интенсивность липогенеза, возникает избыток ацетил-КоА и ацетоацетил-КоА. В нормальных условиях ацетил-КоА поступает в лимоннокислый цикл в качестве источника энергии и вначале, соединяясь с оксалоацетатом, образует цитрат. Несмотря на усиленный глюконеогенез, преимущественно за счет белков, в цикл поступают недостаточные количества оксалоацетата. Это ограничивает окисление ацетил-КоА, в результате чего усиленно накапливается ацетоацетил-КоА. В дальнейшем ходе обмена веществ он превращается в ацетоуксусную кислоту, которая восстанавливается с образованием β -оксимасляной кислоты или декарбоксилируется до ацетона. Полагают, что увеличение концентрации кетоновых тел действует по типу обратной связи, ограничивая мобилизацию жира и предотвращая глубокое нарушение обмена веществ.

С пониженным потреблением корма снижается количество предшественников кофакторов (например, витамина B_{12}), участвующих в промежуточном обмене. Хотя это обстоятельство и рассматривается как весьма существенное нарушение при кетозе, трудно оценить, является ли оно причиной или следствием заболевания. В первом случае запас глюкозы быстро уменьшается и процесс замены ускоряется. Жир мобилизуется, и возникает печеночный кетогенез. Подобная картина

наблюдается и при токсемии беременности у овцематок незадолго до родов. Кетоз вследствие голодания не обязательно сопровождается гипогликемией. При введении глюкокортикоидов в период голодания можно предотвратить гипогликемию и появление клинических признаков кетоза, хотя уровень свободных жирных кислот и кетоновых тел в плазме крови сильно возрастает. И у голодающих лактирующих коров уровень глюкозы в крови увеличивается спустя 48–72 ч на фоне резкого снижения удоя.

Гипогликемия при кетозе встречается у высокопродуктивных коров при хорошей и очень хорошей упитанности. По данным исследований кинетики процесса с помощью меченых соединений, причиной гипогликемии является увеличение пространства распределения глюкозы. (Подобные изменения вызывались инсулином, противоположные — глюкокортикоидами.) Организм не в состоянии полностью перестроить эндокринную систему в соответствии с более интенсивным обменом веществ. Очевидно, это связано и с повышенной активностью щитовидной железы и гипофиза. Повышенная секреция гормонов роста и щитовидной железы не сопровождается эквивалентной секрецией глюкокортикоидов, в результате чего ограничивается глюконеогенез из пропионата и лактата и не удовлетворяется потребность молочной железы в глюкозе (1,2 кг при удое 20 кг). Всасыванием глюкозы в тонком отделе кишечника (около 500 г у крупного рогатого скота) удовлетворяется лишь малая часть потребности. Следствием такой гипогликемии является выделение адреналина и ростового гормона, что приводит к мобилизации депонированных жиров тела. Спонтанному кетозу больше подвержены коровы, у которых в последнюю стадию лактации и в течение сухостояного периода отложилось много жира. Из-за уменьшения в связи с этим объема рубца такие коровы поедают меньше корма и не располагают достаточным количеством предшественников для синтеза углеводов.

Изменения в печени. У страдающих кетозом коров особенно возрастает содержание жира, которое увеличивается в 7 раз по сравнению с этим показателем у здоровых животных. В печени больных кетозом коров превращения идут в двух направлениях: в направлении увеличения концентрации кетоновых тел и снижения концентрации глюкогенных оксикислот (пирувата, оксалоацетата и α -оксиглутарата) и аминокислот (аланина, глутаминовой кислоты) или их производных. Соотношение β -оксибутират : ацетоацетат сужается от 51 до 5,3. В активности ключевых ферментов, имеющих отношение к глюконеогенезу (пропионилкарбоксилаза, фосфоенолпириваткарбоксилаза, глутаматкалоацетаттрансаминаза), не отмечено каких-либо четких различий между здоровыми и больными животными.

Изменения в крови. Сильнее всего выражено снижение концентрации глюкозы — до уровня менее 40 мг на 100 мл сыворотки крови. У заболевших коров содержание глюкозы может доходить до 25–35 мг, что связано как с высокой потребностью

молочной железы в глюкозе для синтеза лактозы, так и с меньшим потреблением корма. Отмечена существенная корреляция между содержанием витамина B_{12} и глюкозы в сыворотке крови. У кетозных коров уже перед отелом отмечается самый низкий уровень витамина B_{12} . Усиление глюконеогенеза за счет белков тела не может обеспечить поддержание более или менее нормального уровня глюкозы в крови.

Второе характерное изменение в крови кетозных коров проявляется в форме повышенной концентрации кетоновых тел.

Наконец, третьим компонентом плазмы крови, который подвержен изменениям при кетозе, являются свободные жирные кислоты, концентрация которых возрастает от 3–10 до 20–40 мг на 100 мл. В условиях нормального кормления корреляция между глюкозой и свободными жирными кислотами не столь тесна. У голодающих или кетозных коров корреляция между сахаром крови и свободными жирными кислотами или кетоновыми телами резко отрицательна, а между кетоновыми телами и свободными жирными кислотами положительна. Однозначно установлено, что у голодающих или кетозных коров из свободных жирных кислот в печени в большом количестве образуются кетоновые тела. Концентрацию свободных жирных кислот у кетозных коров удавалось снизить путем вливаний карнитина. Очевидно, карнитин стимулирует β -окисление жирных кислот с длинной цепью в мышцах. У кетозных коров, по-видимому, возникает дефицит карнитина, который у них выделяется с молоком в количествах больших, чем у здоровых животных.

Доля триглицеридов в липидах снижается, особенно в первой фазе кетоза. Однозначно показано далее, что во всех фракциях липидов доля жирных кислот $C_{16:0}$ и $C_{18:1}$ возрастает, а $C_{18:0}$ и $C_{18:2}$ сокращается; это связано с высоким содержанием $C_{16:0}$ и $C_{18:1}$ — жирных кислот в запасаемых жирах.

По нетто-поступлению глюкозы и ацетата здоровые и кетозные коровы вполне сравнимы. Новым является факт образования ацетоацетата в молочной железе при кетозе; β -оксибутират и свободные жирные кислоты поступают значительно быстрее у кетозных коров, чем у здоровых, в то время как в нетто-поступлении ацетата существенных различий не наблюдается. Это подтверждается и характерными различиями при сравнении с состоянием кетоза при голодании. Продукция кетоновых тел (ацетоуксусной кислоты) в лактирующей железе достигает 173 г в день. Спустя 48 ч после внутривенной инъекции ^{14}C -ацетата в молочном жире здоровых, голодающих и кетозных коров обнаруживали соответственно 11, 4 и 2% введенной дозы. Следовательно, выделение ацетоацетата через вымя можно объяснить тем, что у кетозных коров поступает в молочную железу столько же ацетата, что и у здоровых, но использоваться он может в значительно меньшем количестве.

Решающее значение для скорости выделения молока имеет доступность глюкозы. Отсюда следует, что определяющим фактором высокой молочной продуктивности является способность коровы синтезировать глюкозу и обеспечивать ее быстрое поступление в вымя.

Изменения в рубце. Из сельскохозяйственных животных кетозом страдают только жвачные, и в связи с этим важно рассмотреть роль рубца в патогенезе этого заболевания. Введение в рубец ацетата не вызывало развития заболевания. Бутират, напротив, однозначно кетогенен, хотя в начале вливания возможно легкое повышение уровня сахара в крови. Такого рода временная стимуляция глюконеогенеза может объясняться, однако, действием и других факторов. Концентрация ЛЖК при кетозе снижается, хотя причиной этого скорее следует считать пониженное потребление корма. Влияние различных типов рациона или различных кормовых средств на возникновение кетоза еще не выяснено окончательно. Наряду с масляной кислотой, поступающей с силосом, уровень бутиратов в рубцовой жидкости может повышаться при кормлении свеклой, гранулированной кукурузой и при высоком содержании жиров в концентратах.

Хотя в настоящее время нет единого мнения о главной причине, вызывающей кетоз, известен ряд стимулирующих это заболевание факторов.

Недостаток глюкозы для синтеза лактозы. Высокопродуктивной корове для обеспечения синтеза лактозы в сутки требуется 2 кг глюкозы и, очевидно, поэтому кетоз — это заболевание высокопродуктивных коров. Кроме того, он экспериментально может воспроизводиться при глюкозурии, снижающей уровень сахара в крови.

Недостаточная адаптация эндокринной системы. Истощение гипофиза и коры надпочечников здесь проявляется в уменьшении секреции АКТГ и глюкокортикоидов. Возможным объяснением является предотвращение последствий стресса, вызываемого высокой продуктивностью. Роль тироксина неясна, но его избыток во всяком случае нежелателен.

Ожирение к моменту отела. Усиленное использование депонированного жира, так же как в случае снижения потребления корма после отела, способствует большему отложению жира в печени. Это может привести к повышению концентрации свободных жирных кислот и кетоновых тел.

Высокопродуктивные коровы, как правило, не удовлетворяют свою потребность в энергии за счет корма, поэтому невозможно предотвратить субклинический кетоз в тех случаях, когда в связи с низким качеством корма его потребление резко падает. Однако и при хорошем качестве корма наблюдаются большие индивидуальные различия в его потреблении. Введением

в рацион достаточных количеств легкогидролизуемых углеводов из зерна и корнеплодов при сохранении его структуры и содержания сырой клетчатки (18% сырой клетчатки в сухом веществе всего рациона) удается быстро восстановить равновесие.

Недостаток или избыток белков. Тот факт, что у других видов животных недостаток белка в питании приводит к ожирению печени, указывает на возможную связь кетоза с недостаточным обеспечением белком или определенными аминокислотами. Суточный синтез аминокислоты метионина составляет 3,4–4,6 г на 100 кг массы тела, а с 30 кг молока выделяется около 30 г метионина, т. е. возможность дефицита этой аминокислоты стала очевидной. При недостатке метионина снижается синтез фосфолипидов, что отрицательно оказывается на транспортной системе липидов крови. Добавка метионина к рациону кетозных коров вызывала изменение набора жирных кислот в сыворотке крови. Лейцин и изовалериановая кислота в отличие от валина оказывают кетогенное действие. Не доказано, стимулируется ли кетоз избытком белка. Однако это не исключено, поскольку избыток белка вызывает снижение содержания легкопереваримых углеводов и увеличение содержания кетогенных аминокислот. При стрессе, вызываемом высокой продуктивностью, обезвреживающая способность печени может оказаться недостаточной. Коровы особенно чувствительно реагируют в том случае, если во время сухостоя они получали бедное белком, а после отела — слишком богатое белком питание.

Дефицит минеральных веществ и витаминов. В настоящее время еще не ясно, в какой степени дефицит минеральных веществ и витаминов может быть причиной первичного кетоза. Однако дефицит кобальта может ограничить продукцию витамина В₁₂, который играет важную роль в превращении пропионата через сукцинат в глюкозу. Таким образом, витамин В₁₂ может предохранять от кетоза. В последнее время обнаружено, что никотиновая кислота подавляет мобилизацию свободных жирных кислот и вызывает снижение уровня кетоновых тел.

Повышенное потребление кетогенных веществ с кормом. Богатый водой и белком силос, например из травы или листьев свеклы, содержит обычно много масляной кислоты (0,4–0,6%), которая после скармливания вызывает повышение уровня кетоновых тел в чувствительной фазе после отела. Случай заболевания, первично вызванные поеданием силоса с высоким содержанием масляной кислоты, неизвестны.

Низкие температуры окружающей среды. Они способствуют повышению уровня глюкозы в крови, в то время как В₁₂ концентрация кетоновых тел остается неизменной. В холодных помещениях случаи кетоза наблюдаются значительно реже, чем в теплых. Неблагоприятно оказывается перевод животных из холодных помещений в теплые.

Лечение кетоза. Содержание ацетона в коровьем молоке порядка 2 мг/100 мл с достаточной надежностью указывает на субклинический кетоз. Величины порядка 6–7 мг ацетона на 100 мл молока соответствуют содержанию 300 мг кетоновых тел в 1 мл крови. Применение анализа молока из-за более простого способа взятия проб имеет преимущества перед анализом крови. Он может служить своевременным предостережением ветеринарного врача и зоотехнику об опасности заболевания. Еженедельная проверка подверженных кетозу высокопродуктивных коров в период от 2-й до 6-й недели лактации позволяет своевременно исправить погрешности в кормлении и принять меры профилактики для предотвращения острых форм кетоза. Предложено множество рекомендаций для лечения кетоза, эффективность которых не всегда удается точно оценить из-за отсутствия данных о характере первичного кетоза (концентрация кетоновых тел и др.). Укажем на следующие, наиболее важные.

Лечение гормонами путем инъекций глюкокортикоидов. Это приводит к возрастанию уровня глюкозы в крови благодаря стимуляции глюконеогенеза из аминокислот. Действие гормональных препаратов продолжается в течение многих дней и вызывает снижение использования глюкозы в мышцах и жировой ткани. Недостатками считаются нарушение гормонального равновесия и слишком сильный распад белков.

Внутривенное вливание глюкозы. Внутривенное введение 500 мл 50% глюкозы позволяет обеспечить организм глюкозой в кратчайшие сроки, однако глюкоза быстро расходуется и через два часа уровень сахара крови возвращается к исходному.

Добавки глутамата и метионина. Добавка глутаминовой кислоты (хотя последняя и является главной составной частью молочного белка) используется преимущественно для глюконеогенеза и лишь в меньшей степени для синтеза белков молока. Глутамат натрия (в дозировке 5% в комбикорме или 5,5 г внутривенно) оказывал быстрое действие, однако больные животные потребляют мало комбикорма.

Метионин при кетозе вызывает сдвиги в наборе жирных кислот, что связано с улучшением транспортной системы. Внутривенное вливание 20 г метионина после добавки в корм в течение трех дней по 60 г оксиметионина оказывало благоприятное действие.

Добавки пропионата и пропиленгликоля. Обычно дают 250–500 г пропионата натрия; его действие неодинаково, поскольку он подавляет кетогенез в печени, но не в слизистой оболочке рубца. Другим веществом, оказывающим глюкогенное действие, является пропиленгликоль. Даваемые ежедневно дозы лежат в пределах от 250 до 500 г. Пропиленгликоль обеспечивает усиление образования пирувата и оксалоацетата. Добавки в течение

4–5 дней пропиленгликоля с метионином вызывали у высоко-продуктивных коров (суточный удой 25–30 кг молока 4%-й жирности) четкое антикетогенное действие.

Преимуществом метода является возможность соответствующе дозировать добавки применительно к конкретной ситуации (профилактика, лечение), недостатком — его трудоемкость: необходимость дачи препаратов в течение нескольких (4–8) дней. При даче более 500 г пропионата натрия происходит нарушение баланса электролитов, слишком высокие концентрации пропиленгликоля могут вызвать поносы. Представляется целесообразным давать препараты дважды в день.

Практические профилактические мероприятия.

1. Не допускать чрезмерного ожирения коров перед отелом. Это отнюдь не противоречит требованию хорошей упитанности как предпосылки высокой продуктивности. Не допускать внезапной замены кормов, особенно грубых, в критические фазы как в отношении вида, так и их качества.

2. Обеспечить полную поедаемость грубого корма хорошего качества. Положительно сказывается многократное (более двух раз в сутки) скармливание сена и концентратов.

3. Постоянно проверять рационы на сбалансированность по сырому протеину; не допускать избытка последнего, особенно при скармливании больших количеств силоса. В зимних условиях обеспечить животным полноценное витаминное и минеральное питание.

4. У коров, предрасположенных к кетозам, с 1-й по 6-ю неделю лактации брать пробы молока для определения ацетона и при необходимости применять глюкогенные вещества (пропиленгликоль).

5. При селекции коров больше обращать внимания на хорошее потребление корма перед отелом. Недостаточное поступление энергии способствует возникновению кетоза. В этом случае может также играть роль слишком малая масса коровы при высокой начальной продуктивности.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ ЭНТЕРОСОРБЦИИ

Энтеросорбция используется в медицине и ветеринарии для лечения острых и хронических заболеваний, сопровождающихся токсикозами, нарушениями пищеварения, иммунного статуса, метаболизма липидов, желчных кислот и других видов обмена. С каждым годом показания для энтеросорбции расширяются, энтеральное использование сорбентов позволяет исключить или снизить интенсивность медикаментозной терапии, в том числе и антибиотикотерапии, гормонотерапии, десенсибилизирующего лечения. Энтеросорбенты компенсируют недостаток естественных

пищевых волокон в рационе, способны связывать многие виды ксенобиотиков, число которых уже исчисляется миллионами. При многих патологических процессах энтеросорбция стала основным методом лечения, на фоне которого используются фармакотерапия и экстракорпоральные методы детоксикации. Научные исследования в этом направлении активизировались в последнее время в связи с широким применением энтеросорбентов, обладающих различными сорбционными свойствами. Интерес к сорбционным методам детоксикации и коррекции гомеостаза инфекционных больных в последние годы существенно возрос в связи с полирезистентностью многих бактерий к антибиотикам и сульфаниламидам, увеличением частоты побочных явлений, связанных с их использованием. Сорбенты способны поглощать из многокомпонентных растворов эндо- и экзотоксины, а вещества с макро- и мезопорами, кроме того, могут фиксировать на своей поверхности возбудителей бактериальной и вирусной природы, выключая их таким образом из патологического процесса. В настоящий момент широко используются продукты переработки древесного сырья (лигнины, целлюлоза, активированный уголь), вещества минеральной природы (алюмоциликаты, цеолиты) и др.

В связи с разработкой все новых сорбционных материалов становится особо актуальной всесторонняя оценка свойств новых энтеросорбентов, анализ данных о рельефе поверхности, возможности связывать и удалять конечные продукты метаболизма. Следует отметить, что до настоящего времени не рассматривался вопрос о действиях на энтеросорбент пищеварительных соков: слюны, желудочного, поджелудочного и т. д. Если это отношение сложилось при использовании весьма инертных в химическом смысле сорбционных продуктов (активированного угля, целлюлозы), то при появлении энтеросорбентов нового поколения их инертность становится не столь очевидной и превращения сорбента по мере продвижения по желудочно-кишечному тракту требуют специального исследования. Сегодня актуален поиск оптимальных методов, способных осуществить общую детоксикацию организма животных с тем, чтобы, с одной стороны, нормализовать статус их здоровья, с другой — организовать разрыв порочной цепи перехода и кумуляции токсинов в системе: животное — продукция животноводства — человек.

Наиболее адекватным для решения задач детоксикации и наименее травматичным является метод энтеросорбции, заключающийся в пероральном введении ряда адсорбентов — веществ, способных удерживать на своей поверхности токсические компоненты химуса. Связанные вещества затем удаляются из организма с каловыми массами и исключаются из процессов всасывания и циркуляции. Разработаны и внедрены

в производство и лекарственную практику целые классы адсорбентов. Активное применение в ветеринарии нашли такие энтеросорбенты, как лечебный лигнин (полифепан), активированный уголь, хитин и хитозан, алюмоциликаты — каолин, энтеросорбент-В и др.

В зависимости от своей химической природы каждый адсорбент обладает рядом уникальных свойств, отличающих его от других адсорбентов. Для того чтобы оценить адсорбционную способность продукта, обычно используется набор параметров и технических характеристик. Прежде всего, это параметры *пористой структуры материала* и его *удельная поверхность*. Наиболее распространенными методами порометрии являются метод БЭТ и метод ртутной порометрии. В первом случае удельная поверхность образца определяется по величине адсорбции или десорбции какого-либо вещества, например, паров бензола. Недостатком метода БЭТ является получение разных значений при адсорбции различных веществ данным образом. С помощью метода ртутной порометрии изучают распределение пор по радиусам. Этот метод очень эффективен и нагляден, но при больших значениях прилагаемого давления может наблюдаться разрушение материала образца. Поэтому параметры пористой структуры часто изучают по данным рентгенографии и электронной микроскопии.

По принятой в настоящее время классификации, активированные угли являются адсорбентами, содержащими поры всех типов, цеолиты — микропористыми, алюмоциликаты — мезо-макропористыми, а адсорбенты на основе целлюлозы являются макропористыми. Отметим, что роль макропор в адсорбционных процессах возрастает при рассмотрении фиксации на адсорбентах микроорганизмов, вирусов и других частиц, размеры которых соизмеримы с размерами макропор.

Применение *активированного угля* в качестве энтеросорбента связано с его известными адсорбционными свойствами. Сырьем для активированных углей различных марок являются каменный уголь, торф, древесина, косточки плодов и другие природные материалы. В медицине и ветеринарии нашли применение угли из синтетического и природного сырья. По форме и размеру частиц активированные угли для энтеросорбции подразделяются на порошковые (карболен, корболонг), гранулированные (энтеросорбент СКН) и волокнистые (ваулен). Они имеют больший объем мезопор, что позволяет им сорбировать на себя вещества молекулярной массы широкого спектра.

Из природных адсорбентов на основе алюмоциликатов наиболее известны каолин — белая глина, выпускаемый в виде белого порошка, и препарат «Смекта» на основе природного минерала смектит-монтмориллонита. Применяются они внутрь в виде водной суспензии, обладают противодиарейными, обволакивающими, адсорбирующими, антацидными свойствами,

однако по сорбционным характеристикам уступают активированным углем и препаратам на основе лигнина.

Основными компонентами клеточных стенок растительного сырья, к которому относятся древесина различных пород (ель, сосна, береза, осина и др.) являются целлюлоза и лигнин, они служат ценным сырьем для производства адсорбентов различного назначения.

Целлюлоза представляет собой полисахарид, элементарным звеном макромолекулы которого является моносахарид — β -ангидро-D-глюкопираноза. Для целлюлозы характерны высокая степень гидрофильности и склонность к образованию многочисленных водородных связей между нитями полимеров. Водородные связи, являющиеся по сути спивками между линейными цепями целлюлозы, на отдельных участках могут образовывать псевдокристаллические структуры, которые чередуются с более рыхлыми, аморфными областями. Между этими областями не существует фазовых переходов и резкой фазовой разграниченности. В целом получается микрогетерогенная структура, характер которой зависит от исходного материала и технологии обработки целлюлозы.

Природная целлюлоза имеет волокнистую структуру. Зазоры между волокнами внутри агрегатов и между ними образуют пористую структуру целлюлозы, которая характеризуется, в основном, макропорами с радиусом более 500 нм. Удельная поверхность составляет $1 \text{ м}^2/\text{г}$. В силу своего большого сродства к молекулам воды целлюлоза хорошо адсорбирует воду и набухает, в результате чего ее удельная поверхность увеличивается до $108 \text{ м}^2/\text{г}$. При удалении воды в процессе сушки целлюлозы образуются дополнительные водородные связи, и объем пор резко уменьшается. Природная целлюлоза является одним из видов пищевых волокон (ПВ). Наиболее доступным и используемым источником ПВ являются отруби. Положительный результат введения ПВ в рацион заключается в связывании в кишечнике некоторых соединений, например, желчных кислот, в снижении гиперлипидемии, в адсорбции патогенной микрофлоры и ее токсинов.

Лечебный лигнин (полифепан) является сорбентом на основе гидролизного лигнина и представляет собой природный полимер растительного происхождения иррегулярного строения.

Будучи ковалентно связанным с целлюлозой и гемицеллюлозой, лигнин формирует клеточные стенки растений. Наибольшее количество лигнина обнаружено в древесине хвойных и лиственных пород деревьев, в стеблях злаков. Основные структурные единицы макромолекулы лигнина — фенилпропановые фрагменты — соединены между собой эфирными, алкил-алкильными, арил-алкильными связями. Полимер содержит большое количество свободных гидроксильных, метоксильных, карбонильных и карбоксильных функциональных групп как в алифатических, так и в ароматических частях.

Гидролизный лигнин получают при кислотном гидролизе целлюлозы в качестве побочного продукта с последующим облагораживанием, нейтрализацией и промывкой. В результате выпускают фармакопейные препараты *полифепан*, *лигносорб* и *энтеросорбент* для животных под названием *лечебный лигнин*. Полифепан является мелкодисперсным порошком без запаха и вкуса, имеющим мезо- и макропоры. Данные ртутной порометрии свидетельствуют о наличии у полифепана мезопор радиусом 3–10 нм и 100–150 нм и макропор с радиусами 500–5000 нм. Наличие данных структур предполагает возможную адсорбцию крупных олиго- и полимерных молекул физиологически активных веществ. Фармакологическое действие полифепана направлено на выведение из организма токсинов экзогенной и эндогенной природы, ксенобиотиков, микроорганизмов и продуктов их жизнедеятельности, продуктов биодеградации организма. Исследование сорбционной активности лечебного лигнина по отношению к ионам тяжелых металлов показало, что свинец, кадмий и медь сорбируются в количестве 0,04, 0,025 и 0,01 мг-ион/г соответственно. Проходя через желудочно-кишечный тракт, полифепан не всасывается ни в одном из его отделов; препарат химически инертен и биологически неактивен.

В наших исследованиях мы выявили микроструктуры энтеросорбентов, полученных в результате переработки лигнинов (полифепан), растений (фильтрум) и минерального сырья — вермикулита (энтеросорбент-В), провели подробный светооптический анализ различных фракций препарата фильтрум и широко используемых полифепана и энтеросорбента-В. Получили следующие результаты:

1. Препарат фильтрум получают, подвергая переработке растительное сырье. Имеется 4 фракции фитосорбера: фракция 0,1–1 мм — при микроскопическом исследовании наблюдали волокна бежевого цвета, слегка блестящие, длиной от 1 мм до 5 мм, шириной 0,1–1 мм; фракция 0,25–0,5 мм — волокна светло-бежевого цвета, гладкие, блестящие, а также частицы темно-коричневого и песочного цвета, имеющие пористую структуру, длина частиц до 4 мм, ширина 0,25–0,5 мм; фракция 0,125–0,25 мм — мелкие частицы коричневого цвета пористой структуры размером от 0,12 мм до 0,3 мм; фракция < 0,125 мм — длина пористых частиц 0,035–0,14 мм, ширина 0,014–0,125 мм.

2. Препарат полифепан — природный полимер растительного происхождения, состоящий в основном из лигнина (80%) и непрогидролизованной целлюлозы (20%). Морфологически представляет собой мелкодисперсный порошок, состоящий из фрагментов растительных частиц со слабо выраженной пористостью.

3. Препарат Энтеросорбент-В, получаемый из алюмоциликата, представляет собой чешуйчатые гранулы серо-белого цвета, размером частиц до 3 мм. Морфологическая картина представлена мелкозернистым рельефом и углублениями диаметром 10–15 мкм

Пероральное использование сорбента предусматривает, что сам сорбент, находясь в полости кишки, ведет себя как относительно инертный материал. Его присутствие не должно вызывать каких-либо реактивных изменений в ткани кишки или эти изменения должны быть минимальными и сопоставимыми с теми, которые прослеживаются при смене рациона. Отечественными авторами показано, что использование мелкодиспергированных энтеросорбентов сопровождается всасыванием субмикронной фракции и поступлением частиц сорбента в лимфу. Учитывая то, что активная поверхность сорбента, имеющая множество центров химического и физического взаимодействия, способна вызывать в биологических структурах определенные изменения, исследователи полагают, что лучше исключить использование пылевидных фракций адсорбентов (субмикронные размеры частиц), отдав предпочтение препаратам меньшего размельчения.

В зависимости от вида сорбента, структуры сорбатов, путей поступления в организм ядов, стадии токсикоза, состояния обмена между кровью и энтеральной средой возможны различные механизмы энтеросорбции. Токсины являются неоднородные по структуре и природе неорганические и органические вещества, продукты жизнедеятельности бактерий, растений и животных. При всех путях проникновения в организм токсины попадают в кровь и распределяются по органам и тканям с возможной альтерацией в зоне проникновения, а также избирательным действием на какой-либо орган или систему. В процессе распределения токсические компоненты в нативном или трансформированном виде через секрет слизистой оболочки, печени и поджелудочной железы поступают в просвет желудочно-кишечного тракта, откуда вновь могут всасываться в кровь. Первичное повреждение организма может усугубляться накоплением в организме эндогенных токсинов, к которым относятся: бактериальные экзо- и эндотоксины, поступающие в кровь из энтеральной среды и гнойных очагов; конечные метаболиты и промежуточные продукты обмена в высоких концентрациях; биологически активные вещества различных классов в концентрациях, превышающих физиологические; перекисные продукты; протеолитические, липолитические и другие виды ферментов. Эндогенные продукты также способны распределяться между кровью, тканями и энтеральной средой по известным путям массообмена.

Механизмы лечебного действия энтеросорбции связаны с прямым и опосредованным эффектами. В массообмене с сорбентом участвуют слюна, желудочный сок, желчь, панкреатический сок, соки тонкой и подвздошной кишок. Уже в желудке происходит равномерное распределение сорбента в жидкой фазе секрета и пищевых компонентов, с которыми препарат поступает

в двенадцатиперстную кишку. Вероятно, этап сорбции в желудке в кислой среде является весьма важным, так как сорбент не насыщен и имеет максимальную способность к связыванию токсических продуктов. В тонкой кишке происходит сорбция как веществ, принятых per os, так и компонентов секрета слизистой оболочки, печени и поджелудочной железы. При продолжительном по времени приеме энтеросорбента в тонкой кишке на 1 г препарата приходится в среднем 100 мл химуса. Площадь контакта с химусом обратно пропорциональна размерам частиц сорбента. В связи с этим можно предполагать, что скорость сорбции и насыщения сорбента при прочих равных условиях будет большей при использовании мелкодиспергированных препаратов. Увеличение размера частиц должно повлечь за собой пролонгирование и усиление этого процесса в дистальных отделах кишечника. По мере продвижения энтеросорбента по кишечнику соотношение между количеством препарата и химусом повышается за счет концентрации кишечно-го содержимого и составляет в терминальном отделе толстой кишки 1 : 2-1 : 4. Концентрация кишечного содержимого меняет условия сорбции, и сорбционная емкость препарата снижается. Компоненты, проходящие из сосудистого русла в интерстиций, а затем в просвет кишки через железистый аппарат, транс- или парацеллюлярно, достигают гликокаликса и транспортируются в слизистом слое в основном за счет диффузии. В просвете кишки транспорт веществ к сорбенту происходит путем облегченной диффузии по градиенту концентрации и за счет конвективных потоков, поддерживаемых перистальтикой кишечника. В тех случаях, когда слой слизистых наложений непрерывен, соприкосновения сорбента и эпителия не происходит. Возможно образование пристеночного слоя из сорбента: на поверхности и в складках слизистой оболочки выявляются гранулы адсорбента. Природный адсорбент полифепан оставляет тонкий коричневый слой на слизистых наложениях. Углеволокнистые адсорбенты способны острыми кромками перфорировать слизь, взаимодействуя с энteroцитами.

Начиная с двенадцатиперстной кишки, процесс сорбции идет в щелочной среде и включает широкий спектр потенциальных сорбатов (микрофлора, бактериальные токсины, индол, скатол, газы). Сорбенты связывают некоторые пищеварительные ферменты и продукты гидролиза. В тонкой кишке возможна сорбция большого перечня БАВ (регуляторных пептидов, простагландинов, серотонина, гистамина и др.), поступающих в просвет с соками кишечника и желчью. Сорбция микробных клеток и их токсинов начинается с того отдела желудочно-кишечного тракта, где существует бактериальная колонизация. При некоторых заболеваниях различные штаммы микробов встречаются во всех отделах желудочно-кишечного тракта.

Современные сорбенты связывают многие патогенные штаммы и их токсины. Первичные сорбционные эффекты сопровождаются вторичными позитивными реакциями. Сорбция токсинов и предотвращение их всасывания уменьшает метаболическую нагрузку на другие органы детоксикации и экскреции, способствует улучшению гуморальной среды и иммунного статуса. Известно, что прием пищи улучшает тканевую перфузию кишечника в полтора–два раза, усиливает моторику и потребление тканями кислорода во всех отделах желудочно-кишечного тракта. Голодная диета снижает моторику и эвакуацию гнилостных продуктов. Перераздутие кишечника газами приводит к блоку микроциркуляции и ингибированию обменных процессов. В процессе энтеросорбции происходит связывание газов при гнилостном брожении, что дает возможность устранить метеоризм и улучшить кровоснабжение кишечника. Проведенные электроэнтерограммы и механоэнтерограммы до и на фоне энтеросорбции у наркотизированной крысы показали увеличение амплитуды волн при наличии полифепана в кишечнике.

Продвигаясь по желудочно-кишечному тракту, сорбенты за счет раздражения рецепторных зон способны усиливать моторику кишечника и эвакуацию кишечного содержимого. Стимулирующий механизм энтеросорбции отмечен при острых и хронических поражениях желудочно-кишечного тракта. В литературе имеются сведения о позитивных изменениях биохимических и гематологических показателей крови при энтеросорбции. Так, при острых воспалениях, онкологических, аллергических заболеваниях, экзо- и эндотоксикозах наблюдалось восстановление показателей, характеризующих эндотоксемию (снижение лейкоцитоза, лейкоцитарного индекса интоксикации, исчезновение зернистости нейтрофилов, уменьшение токсичности плазмы), происходило снижение концентрации метаболитов (олигопептидов, мочевины, остаточного азота, креатинина, билирубина), улучшение клеточного и гуморального иммунитета, снижение сенсибилизации (увеличение количества Т-лимфоцитов, снижение эозинофилии, ЦИК, стабилизация иммуноглобулинов М и Е). Также было установлено, что энтеросорбенты не приводят к значительным изменениям гомеостаза у животных.

В работе с природными энтеросорбентами полифепаном и хитином было отмечено, что при достаточно устойчивом уровне общеклинических критериев отмечается отставание в росте белых крыс и смещение активности некоторых пищеварительных ферментов в слизистых наложениях желудка и кишечника. Соломенников (1988) установил изменение газового состава капиллярной крови кишечника и печени крыс на фоне длительной энтеросорбции, понижение метаболической нагрузки на органы и утилизации тканями кислорода. Длительное введение

гранулированных энтеросорбентов кроликам также замедляло прирост массы тела, но не влияло на биохимические и гематологические показатели крови и функцию печени. Снижение массы тела у животных авторы объясняют сорбцией нутриентов (сахаров, жиров, пептидов) или воздействием на процессы пищеварения и всасывания. В пользу первого механизма свидетельствует сорбция указанных веществ практически на всех неселективных энтеросорбентах. Сорбция пищеварительных ферментов и смещение ферментативной активности слизистых наложений допускает существование второго пути воздействия. В ряде случаев на фоне энтеросорбции выявлялось усиление роста молодых животных, что, вероятно, обусловлено в большей мере профилактикой кишечных инфекций и других заболеваний.

Система гомеостаза, поддерживающая относительное постоянство биохимического состава крови в физиологических условиях, дестабилизируется после приема пищи и всасывания ее компонентов и вновь восстанавливается в достаточно короткий период времени. Процесс носит циклический нестационарный характер. Избыток или недостаток тех или иных компонентов в рационе способны вызывать нарушения гомеостаза со сдвигами констант крови. Подобный эффект может прослеживаться при нарушении полостного, мембранныго или внутриклеточного пищеварения, например, в результате недостатка ферментов, изменения моторики или транспортных систем энтероцитов. Вещества, обладающие сорбционной активностью, могут применяться длительно в качестве пищевых добавок, использоваться для лечения ряда хронических заболеваний, выведения из организма ксенобиотиков. Таким образом, были сделаны выводы, что энтеросорбция в физиологических условиях не оказывает отрицательного действия на кишечную флору здоровых людей, а также на количественный состав анаэробной части микрофлоры (бифидобактерий). Прием препарата способствует значительному увеличению содержания сапрофитной микробной флоры — *E. coli* и кокковых форм — в тех случаях, когда в исходном состоянии оно ниже нормы, что можно рассматривать как позитивный факт. На фоне энтеросорбции организм адаптируется к новым условиям энтеральной среды, что сопровождается комплексом субъективных ощущений и биохимических изменений.

В опыте животным ввели зондом по одному литру культуры бактерий или литр свежего, процеженного через 4 слоя марли рубцового содержимого от быка-донора. После этого животные в течение 21 дня получали высокозергетический рацион (кукуруза — 68,4%, соя — 15%, лузга хлопковая — 15%, известняк — 1%, минеральные соли — 0,6%, витамин А — 3300 ИЕ/кг). Приросты и использование корма были выше в обеих опытных группах

на 30,5 и 21,5%. Использовали также лиофилизированное рубцовое содержимое от взрослых животных для ускорения адаптации телят в условиях раннего отъема. Телята опытной группы получали препарат лиофилизированного рубцового содержимого в течение пяти дней. Опыт продолжался 3 месяца. За период опыта в опытной группе была получена экономия заменителя цельного молока в 20% при одновременном увеличении прироста живой массы на 5%. Испытано влияние лиофилизированного рубцового содержимого на рост молодняка крупного рогатого скота и овец при интенсивном откорме — бычкам, переведенным на новый рацион заключительного периода откорма, в течение 5 дней на 1 голову в день давали по 3 г препарата «Валонор», содержащего 1,5 г лиофилизированного рубцового содержимого, а ягнятам — по 1 г препарата. Дача препарата повышала среднесуточные приросты у бычков с 1,0 кг (у контрольных животных) до 1,47 кг в опыте, у ягнят — с 245 г в контроле до 386 г в опыте. Препараты *Bact. acidophilum* широко изучены и внедряются в практику. Изучено формирование микрофлоры пищеварительного тракта у новорожденных телят при скармливании им культур *Bact. acidophilum*. Опыт был проведен на телятах в возрасте 1–30 дней, содержавшихся изолированно (в специально построенных камерах с подачей в них очищенного подогретого воздуха) и в обычных условиях хозяйства. Установлено, что условия содержания и скармливание ацидофильной культуры оказывают существенное влияние на формирование микрофлоры желудочно-кишечного тракта в первые сутки жизни животных. Через трое суток количество молочнокислых бактерий в кале телят, содержавшихся изолированно, особенно тех, которые получали ацидофилин, было значительно больше, чем в кале телят, выращиваемых в хозяйстве. По количеству кишечной палочки таких различий не наблюдалось.

Получены интересные данные о соотношении количества кишечной палочки и молочнокислых бактерий. У телят, помещенных в изолятор и получавших ацидофильную культуру с первых дней жизни, численность кишечной палочки и молочнокислых бактерий стабилизируется и соотношение их равно 1 : 1 до 30-дневного возраста. У телят, находившихся в изоляторе, но не получавших ацидофильной культуры, соотношение этих видов микроорганизмов в пищеварительном тракте составило 2 : 1, а у телят в условиях хозяйства — 5 : 1. Было выявлено, что соотношение количества кишечной палочки и молочнокислых бактерий характеризует физиологическое состояние организма и, в частности, пищеварительного тракта телят. При соотношении этих групп микроорганизмов 5 : 1 наблюдались частые расстройства пищеварения, а при соотношении 1 : 1 состояние телят было хорошее. Оценка состояния здоровья молодняка по соотношению кишечной палочки и молочнокислых бактерий — новый метод, позволяющий прогнозировать болезни желудочно-кишечного тракта молодняка крупного рогатого скота.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Физиологически активные компоненты питания. Рига: Зиннатне, 1969. 390 с.
- Курилов Н. В., Коцаров А. Н. Использование протеина кормов животными. М.: Колос, 1979. 343 с.
- Кочанов Н. Е. Метаболизм рубца и состояние ионного равновесия в организме жвачных. Сыктывкар, 1982. 19 с.
- Пивняя И. Г., Тараканов Б. В. Микробиология пищеварения жвачных. М.: Колос, 1982. 247 с.
- Алиев А. А. Липидный обмен и продуктивность жвачных животных. М.: Колос, 1980. 381 с.
- Ташенов К. Т. Деятельность пищеварительных желез у лактирующих животных. Алма-Ата: Наука, 1969. 263 с.
- Корнилова О. А. Фауна инфильтрий кишечника кулана. СПб.: ТЕССА, 2003. 216 с.
- Григорьев Н. Г. Аминокислотное питание сельскохозяйственной птицы. М.: Колос, 1972. 177 с.
- Биохимия липидов и их роль в обмене веществ. М.: Наука, 1981. 167 с.
- Физиология и биохимия питания жвачных животных. Сыктывкар, 1982. 105 с.
- Вебер А. Э. Транспорт ионов в преджелудках жвачных животных. Сыктывкар, 1984. 38 с.
- Использование питательных веществ жвачными животными. М.: Колос, 1978. 424 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
--------------------	---

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ

СОВРЕМЕННЫЕ ТЕОРИИ ПИТАНИЯ

Глава 1. Теория сбалансированного питания	8
Глава 2. Теория адекватного питания	10

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

РЕГУЛЯЦИЯ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОРМА

Глава 3. Роль центральной нервной системы и органов чувств в регуляции пищевого поведения	24
Глава 4. Физиологический контроль потребления корма	29
Глава 5. Физические факторы регуляции приема корма	42
Глава 6. Прогнозирование поедаемости корма	56

ЧАСТЬ ТРЕТЬЯ

ПИЩЕВАРЕНИЕ У ЖВАЧНЫХ

Глава 7. Эволюционные изменения пищеварительной системы растительноядных	62
Глава 8. Особенности пищеварения в ротовой полости у жвачных животных	65
Глава 9. Особенности желудочного пищеварения у жвачных	73
Глава 10. Симбионтное пищеварение	94
Глава 11. Метаболическая активность простейших и их роль в питании жвачных животных	104
Глава 12. Бактериофагия и лизогенез в преджелудках жвачных	109
Глава 13. Образование микрофлорой пищеварительного тракта витаминов группы В, каротинов, антибиотических веществ	112

Глава 14. Изменение корма в преджелудках	127
Глава 15. Регуляция процессов рубцового брожения с целью повышения эффективности использования кормов	138
Глава 16. Пищеварение в сетке, книжке и сырчуге жвачных	156
Глава 17. Особенности желудочного пищеварения у молодняка жвачных	167

ЧАСТЬ ЧЕТВЕРТАЯ

ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРЕНИЯ В КИШЕЧНИКЕ ЖВАЧНЫХ

Глава 18. Пищеварение в тонком кишечнике	170
Глава 19. Пищеварение в толстом кишечнике	198
Глава 20. Непищеварительные функции желудочно-кишечного тракта	201

ЧАСТЬ ПЯТАЯ

ПИЩЕВАРЕНИЕ У МОНОГАСТРИЧНЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ И ПТИЦ

Глава 21. Особенности пищеварения у лошади	204
Глава 22. Особенности пищеварения у свиней	210
Глава 23. Особенности пищеварения у кролика	215
Глава 24. Особенности пищеварения у сельскохозяйственных птиц	219
Заключение	230
Приложение	231
Рекомендуемая литература	253