

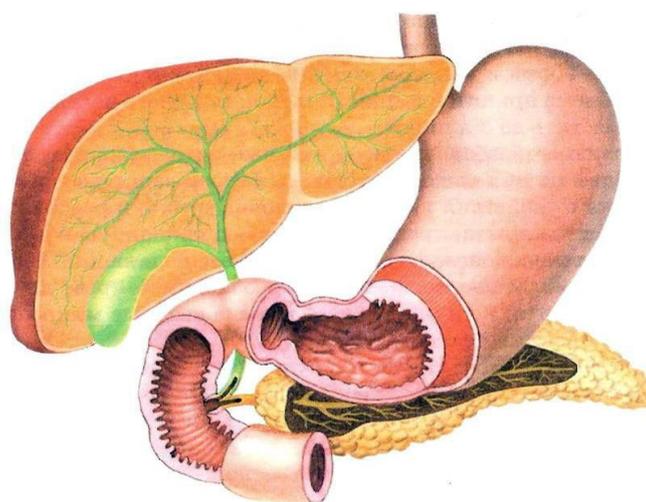
**МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ**  
**УЧРЕЖДЕНИЕ ОБРАЗОВАНИЯ**  
**«ГОМЕЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**Кафедра нормальной физиологии**

**Г. А. МЕДВЕДЕВА**

# **ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ**

**Учебно-методическое пособие  
для студентов 2 курса всех факультетов  
медицинских вузов**



**Гомель  
ГомГМУ  
2017**

УДК 612. 3 ( 072 )  
ББК 28. 91 я 73  
М 42

**Рецензенты:**

доктор медицинских наук, профессор кафедры нормальной физиологии  
Витебского государственного ордена Дружбы народов  
медицинского университета

***И. В. Городецкая;***

кандидат биологических наук, доцент,  
доцент кафедры зоологии, физиологии и генетики

Гомельского государственного университета им. Ф. Скорины

***Д. Н. Дроздов***

**Медведева, Г. А.**

М 42 Физиология пищеварения: учеб.-метод. пособие для студентов  
2 курса всех факультетов медицинских вузов / Г. А. Медведева. —  
Гомель: ГомГМУ, 2017. — 48 с.  
ISBN 978-985-506-873-1

В учебно-методическом пособии представлены современные сведения по физиологии пищеварения. Материал пособия изложен в соответствии с действующими программами по нормальной физиологии для студентов медицинских вузов, утвержденными Министерством здравоохранения Республики Беларусь.

Представленные материалы позволят облегчить усвоение студентами-медиками учебного материала, обеспечат более эффективное его изучение и могут быть использованы при подготовке к занятиям.

Предназначено для студентов 2 курса всех факультетов медицинских вузов.

Утверждено и рекомендовано к изданию научно-методическим советом учреждения образования «Гомельский государственный медицинский университет» 11 ноября 2016 г., протокол № 5.

**УДК 612. 3 ( 072 )  
ББК 28. 91 я 73**

**ISBN 978-985-506-873-1**

© Учреждение образования  
«Гомельский государственный  
медицинский университет», 2017

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>Введение</i> .....	4
<i>Общая характеристика функциональной системы питания</i> .....	6
<i>Типы пищеварения</i> .....	8
<i>Функции пищеварительной системы</i> .....	9
<i>Методы исследования пищеварительных функций</i> .....	11
<i>Пищеварение в полости рта</i> .....	12
<i>Пищеварение в желудке</i> .....	18
<i>Пищеварение в кишечнике</i> .....	27
<i>Роль поджелудочной железы в пищеварении</i> .....	27
<i>Роль печени в пищеварении</i> .....	30
<i>Пищеварение в тонком кишечнике</i> .....	33
<i>Пищеварение в толстом кишечнике</i> .....	37
<i>Всасывание</i> .....	40
<i>Приложение 1</i> .....	47

## ВВЕДЕНИЕ

Организм человека постоянно нуждается в поступлении пищи. В ней содержатся питательные вещества: белки, углеводы и жиры. Кроме того, в состав пищи входят вода, минеральные соли и витамины. Питательные вещества необходимы для построения различных клеточных структур и служат источником энергии, за счет которой совершаются все жизненные процессы (сокращения мышц, работа сердца, нервная деятельность и т. д.). Таким образом, питательные вещества являются для организма пластическим и энергетическим материалом. Вода, минеральные соли и витамины не являются питательными веществами и источником энергии, но входят в состав клеток и тканей и участвуют в различных жизненных процессах.

Белки, углеводы и жиры пищи представляют собой сложные органические вещества и в таком виде организмом не усваиваются. В пищеварительном канале пища подвергается механической и химической обработке, в результате чего питательные вещества расщепляются на более простые и растворимые в воде вещества, которые могут всасываться во внутреннюю среду организма (кровь или лимфу) и усваиваться. Этот процесс обработки пищи в пищеварительном канале называется пищеварением.

Формирование знаний о физиологии пищеварения, и связанных с ними процессов всасывания питательных веществ, является необходимым элементом обучения студентов-медиков.

Согласно действующим типовым программам количество лекционных часов по разделу «Физиология пищеварения» уменьшено и больший объем теоретического материала студенты должны осваивать самостоятельно. Поэтому целью подготовки настоящего учебно-методического пособия являлось оказание помощи студентам в углубленном изучении данного раздела курса «Нормальная физиология». Материал пособия иллюстрирован схемами и рисунками, которые дополняют теоретический материал и позволяют улучшить усвоение знаний студентами.

В настоящем пособии рассматриваются общие вопросы: характеристика функциональной системы питания, физиологические основы голода и насыщения, типы пищеварения, виды пищеварительных ферментов и их свойства, общие принципы регуляции пищеварительных функций и защитные механизмы пищеварительной системы.

Раздел «Пищеварение в полости рта» посвящен особенностям начальной обработки веществ, поступивших в составе пищи. Рассматривается состав и свойства слюны, а также механизмы регуляции процесса слюноотделения. Особое внимание уделено сущности, фазам и механизмам регуляции процессов жевания и глотания.

В разделе «Пищеварение в желудке» изложены особенности процессов желудочного пищеварения, методы исследования, химический состав и

свойства желудочного сока, механизм образования соляной кислоты, фазы желудочной секреции и механизмы ее регуляции.

Раздел «Пищеварение в кишечнике» включает современные сведения об особенностях пищеварения в тонком кишечнике, физико-химических свойствах кишечного, панкреатического соков и желчи, их роли в процессах пищеварения, механизмах регуляции их секреции, сущности и значении мембранного пищеварения. В разделе анализируется роль толстого отдела кишечника в пищеварении, дается характеристика моторной деятельности кишечника.

В разделе «Всасывание» излагается сущность и механизмы всасывания, а также особенности всасывания различных неорганических и органических веществ.

Понимание особенностей процессов пищеварения и всасывания в различных отделах пищеварительного канала, а также механизмов регуляции их функционирования, поможет в будущем специалисту-медику грамотно оценивать причины их повреждения при развитии заболеваний.

Автор будет признателен за конструктивные замечания и предложения по улучшению содержания материала данного учебно-методического пособия.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ПИТАНИЯ

Процесс жизнедеятельности организма связан с потерей энергетических ресурсов и пластического материала, восполнение которых обеспечивается путем поступления в организм питательных веществ (белков, жиров, углеводов), воды, минеральных солей и витаминов. Однако большинство веществ, особенно высокомолекулярных, не могут быть усвоены организмом в таком виде, в каком они поступают с пищей. Эти вещества в пищеварительном тракте в результате физической, химической и биологической переработки, подвергаются расщеплению до состояния пригодности к всасыванию во внутреннюю среду (кровь, лимфу). Таким образом, начальный этап обмена веществ между организмом и окружающей средой представляет собой пищеварение.

**Пищеварение** — сложный биологический процесс физической и химической обработки пищи, при котором происходит гидролитическое расщепление питательных веществ до мономеров, способных всасываться в кровь и лимфу и транспортироваться в другие органы. Не всосавшиеся компоненты пищи удаляются из организма.

Процесс пищеварения осуществляется в пищеварительной системе, которая начинается ротовым и заканчивается анальным отверстием. Также к пищеварительной системе относится ряд органов, обеспечивающих секрецию пищеварительных соков (слюнные железы, печень, поджелудочная железа).

Пищеварение является составной частью функциональной системы питания (рисунок 1), полезным приспособительным результатом которой является обеспечение метаболизма пластическими и энергетическими веществами.

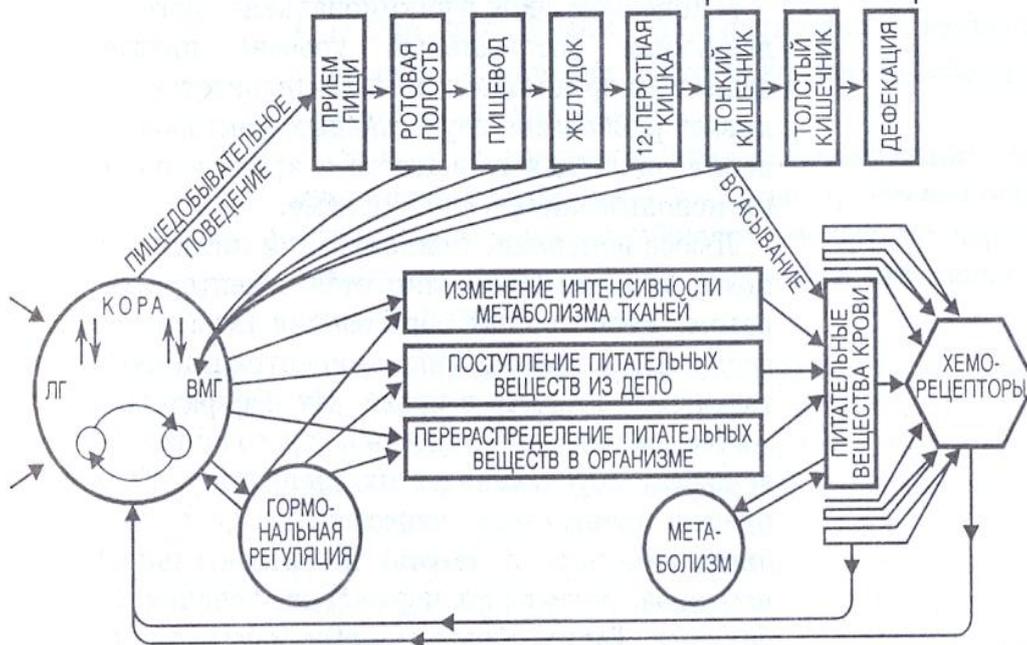


Рисунок 1 — Функциональная система питания

В результате пищеварения и всасывания продуктов переваривания пищи поддерживается относительно постоянный уровень питательных веществ в организме. Лишение человека пищи влечёт за собой состояние, называемое голодом.

**Голод** — это физиологическое состояние, выражающееся в потребности организма в питательных веществах.

*Субъективными проявлениями* голода являются неприятные ощущения — «жжения», «сосания под ложечкой», тошнота, головокружение, чувство общей слабости.

*Объективными проявлениями* голода является поведенческая реакция поиска пищи, направленная на устранение причины, вызвавшей состояние голода.

Субъективные и объективные проявления голода обусловлены возбуждением нейронов различных отделов и уровней ЦНС. Совокупность этих нейронов И. П. Павлов назвал **пищевым центром**.

**Пищевой центр** — это сложный гипоталамо-лимбико-ретикулокортикальный комплекс. Его центральными структурами являются *центр голода*, расположенный в латеральных ядрах гипоталамуса и *центр насыщения*, расположенный в вентромедиальных ядрах гипоталамуса. При раздражении латеральных ядер наблюдается *гиперфагия* — усиленное потребление пищи, при разрушении — *афагия* (отказ от пищи). При раздражении вентромедиальных ядер — афагия, при их разрушении — гиперфагия. Между центрами голода и насыщения существуют реципрокные отношения (при возбуждении одного тормозится другой).

Гипоталамические ядра возбуждаются или тормозятся в зависимости от состава крови, а также поступления сигналов от периферических рецепторов (например, механорецепторов желудка). В зависимости от механизмов этих влияний предложено несколько **теорий голода**:

1) *глюкостатическая* — ощущение голода связано с уменьшением содержания глюкозы в крови;

2) *аминцидостатическая* — ощущение голода вызвано уменьшением содержания в крови аминокислот;

3) *липостатическая* — возбуждение центра голода возникает вследствие высвобождения липидов из жировых депо;

4) *метаболическая* — объединяет все предыдущие и связана с недостатком в целом питательных веществ в крови;

5) *гидростатическая* — при дегидратации организма происходит торможение центра голода, что проявляется уменьшением потребления пищи;

6) *термостатическая* — при увеличении температуры крови, омывающей пищевой центр его активность угнетается;

7) *локальная теория голода / теория «пустого желудка»* — ощущение голода вызвано импульсами от периодически сокращающего свобод-

ного от пищи желудка (сокращения повторяются каждые 1,5 часа и длятся 15–20 мин).

В настоящее время доказано, что повышение активности нейронов центра голода наблюдается под влиянием гормона *грелина*, образующегося в пустеющем желудке, а снижение — под действием гормона *лептина*, синтезируемого жировыми клетками и циркулирующего в крови в свободной и связанной формах.

Приём пищи вызывает состояние **насыщения** — субъективно и объективно ощущаемое чувство полного удовлетворения потребности в пище. Различают следующие виды насыщения:

— *первичное / сенсорное* — вызвано поступлением в гипоталамус сигналов от рецепторов верхних отделов пищеварительного тракта;

— *вторичное / обменное / истинное* — связано с поступлением в кровь продуктов переваривания (через 1,5–2 ч после приема пищи). В это время активность нейронов центра насыщения поддерживается за счёт сигналов от рецепторов пищеварительной системы, а также влиянием инсулина и лептина.

**Аппетит** — ощущение, связанное со стремлением человека к определённой пище. Может быть частью чувства голода, но может возникать и самостоятельно, независимо от физиологических потребностей, т. е. аппетит не всегда связан с чувством голода.

Расстройства аппетита:

- *анорексия* — полная потеря аппетита;
- *булимия* — повышение аппетита;
- *извращенный аппетит* — стремление принимать несъедобные вещества.

## ТИПЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Главной функцией пищеварительной системы является переваривание пищи, заключающееся в ее поэтапной физической и химической обработке и образовании из нее питательных веществ, которые всасываются в кровь и лимфу. Пища содержит питательные вещества в сложной форме, которые не могут быть усвоены организмом. Система пищеварения позволяет путём поэтапного гидролиза получать из пищевых веществ их мономеры. Основную роль в процессе поэтапного гидролиза белков, жиров и углеводов до их мономеров играют *гидролазы* — ферменты, обеспечивающие расщепление сложных органических веществ на более простые при участии молекул воды.

В зависимости от происхождения гидролаз различают три типа пищеварения (по Уголевому):

1) *собственное* — осуществляется ферментами, синтезированными самим организмом (желудок, тонкая кишка);

2) **симбионтное** — гидролиз питательных веществ происходит под действием ферментов микроорганизмов, населяющих ЖКТ (толстая кишка);

3) **аутокаталитическое** — осуществляется за счет экзогенных гидролаз, которые содержатся в составе пищи (например, в материнском молоке).

В зависимости от локализации процесса гидролиза питательных веществ пищеварение делят на:

1) **внутриклеточное** — сложные вещества, поступившие в клетку путем пино- и фагоцитоза гидролизуются клеточными ферментами;

2) **внеклеточное** — обеспечивается ферментами, находящимися во внеклеточной среде.

Внеклеточное пищеварение делится на:

- **полостное / дистантное** — совершается в полостях пищеварительного тракта и осуществляется ферментами слюны, желудочного сока, соков поджелудочной железы и кишечника;

- **пристеночное / контактное** — осуществляется в тонкой кишке на поверхности, образованной складками, ворсинками и микроворсинками слизистой, покрытых гликокаликсом. Заключительным этапом пристеночного пищеварения является **мембранное пищеварение**, которое происходит на мембране эпителиоцитов кишечника с помощью ферментов, встроенных в мембраны.

## ФУНКЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Функции пищеварительной системы можно разделить на две группы:

### 1. Пищеварительные функции:

➤ **Сенсорная** — заключается в восприятии физико-химических параметров принимаемой пищи (температуры, консистенции, вкусовых качеств и др.) и ее изменений в процессе пищеварения.

➤ **Секреторная** — заключается в синтезе пищеварительных соков железами ЖКТ (в сутки вырабатывается до 6–10 л). Железы, расположенные на протяжении ЖКТ выполняют две основные функции:

- выделяют пищеварительные ферменты;
- слизистые железы выделяют слизь, которая смазывает поверхность ЖКТ, а также защищает слизистую от повреждений.

Пищеварительные соки, вырабатываемые ЖКТ осуществляют химическую обработку пищи, т. е. расщепление сложных органических веществ на более простые. Химическая обработка осуществляется под действием **ферментов** — биологических катализаторов белковой природы, обладающих следующими свойствами:

а) Специфичностью (определённый фермент катализирует 1 биологическую реакцию).

В зависимости от расщепляемого субстрата ферменты делятся на:

- 1) *протеазы* — расщепляют белковые молекулы;
- 2) *липазы* — расщепляют молекулы липидов;
- 3) *карбоангидразы / амилазы* — расщепляют молекулы углеводов;
- 4) *нуклеазы* — расщепляют нуклеиновые кислоты.

б) Действуют при определенной рН и температуре.

в) Их активность зависит от наличия ингибиторов.

➤ **Моторная** — обеспечивает поступление пищи в организм, её измельчение, перемешивание с пищеварительными соками и продвижение по ЖКТ в дистальном направлении. Моторная функция обусловлена, в основном, гладкомышечными клетками (за исключением начального и конечного отделов ЖКТ, где расположена поперечнополосатая мускулатура).

➤ **Всасывательная** — заключается в переносе питательных веществ из полости пищеварительного тракта через слизистую оболочку во внутреннюю среду организма.

## 2. Непищеварительные функции:

➤ **Экскреторная** — заключается в выведении в полость ЖКТ продуктов метаболизма и различных чужеродных веществ (билирубин, мочевины, креатинин, соли тяжелых металлов, алкоголь и др.).

➤ **Защитная** — обеспечивается неспецифическими и специфическими механизмами за счет:

- рефлекторного отторжения (выплёвывание или рвота) некачественной пищи;
- барьерных неспецифических механизмов слизистой пищеварительного тракта и печени;
- бактерицидного и бактериостатического действия компонентов пищеварительных соков;
- неспецифического и специфического клеточного и гуморального иммунитета.

➤ **Эндокринная** — осуществляется клетками APUD – системы, клетками поджелудочной железы и печени, которые секретируют гастроинтестинальные гормоны, регулирующие как деятельность самого ЖКТ, так и других органов, и систем.

➤ **Гемопоэтическая** — осуществляется за счёт выработки веществ, обеспечивающих всасывание железа, связывание и предупреждение переваривания витамина В<sub>12</sub>, необходимого для эритропоэза (фактор Касла).

➤ **Витаминообразовательная** — микрофлора толстого кишечника синтезирует витамины группы В (пантотеновую, фолиевую и никотиновую кислоты), витамин К, витамин Н (биотин).

➤ **Метаболическая** — заключается в круговороте эндогенных и экзогенных веществ между кровью и пищеварительным трактом, что создаёт возможность их повторного использования в обмене веществ.

➤ ЖКТ обладает собственной иммунной системой, которая оказывает влияние на водно-солевой обмен и кислотно-щелочное состояние крови.

## **МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФУНКЦИЙ**

У животных функции пищеварительной системы исследуются методами:

➤ *острого эксперимента*. Острые опыты на наркотизированных животных продолжают применять для решения аналитических задач. Для этих же целей используют опыты на изолированных *in vitro* органах, тканях и клетках. Например, мембранное пищеварение было открыто и детально исследовано в острых опытах на изолированных отрезках тонкой кишки крыс, однако перенос результатов таких опытов на деятельность целого организма ограничен;

➤ *хронического эксперимента*. Принцип хронического эксперимента заключается в хирургической (оперативной) подготовке животных, в ходе которой накладывают *фистулу* (отверстие, снабженное специальной трубкой, выходящей наружу) того или иного отдела пищеварительного тракта или выводных протоков пищеварительных желез. Опыты ставят на выздоровевших после операции животных.

У человека используют следующие методы:

*а) Исследование процессов секреции:*

➤ получение слюны путём катетеризации и с помощью капсул Лешли — Красногорского;

➤ зондовые и беззондовые методы (секреция желез желудка, поджелудочной железы, тонкой кишки, желчевыделения).

При зондовых исследованиях испытуемый проглатывает (или ее вводят через нос) эластичную трубку, которая проводится в желудок, двенадцатиперстную или тощую кишку. Существуют двухканальные зонды для одновременного получения содержимого желудка и двенадцатиперстной кишки, которое можно отсасывать как натощак, как и после стимуляции пищеварительных желез различными методами (прием пробного завтрака, различных фармакологических стимуляторов и т. д.).

Применение эндоскопических управляемых зондов позволило вводить тонкий катетер в проток поджелудочной железы и получать ее секрет без примеси к нему других секретов, что неизбежно при аспирации содержимого двенадцатиперстной кишки.

Зондовые методы позволяют определять объем секрета и содержание различных его компонентов: электролитов, ферментов, а также рН и др. Стимуляторы секреции вводят в пищеварительный тракт или парентерально. Знание механизмов их действия позволяет определить место, характер и причины нарушения секреции.

Существуют методы зондирования, с помощью которых возможно определение ряда параметров непосредственно в полости пищеваритель-

ного тракта, наблюдения за их динамикой в содержимом желудка или кишечника. Для этого зонды снабжают соответствующими датчиками (например, датчиками рН, давления, электродами для отведения регистрируемых потенциалов и др.). Методы эндоскопического исследования желудка и кишечника, кроме визуального контроля за состоянием слизистой оболочки, позволяют брать ее кусочки для последующего морфологического и биохимического исследования.

Существуют зонды, с помощью которых полость желудка или кишки перфузируют растворами разного состава. Так, перфузируя отрезок кишки раствором какого-либо вещества, например, крахмала, можно по разности его концентрации во вводимом и аспирируемом растворах определить переваривание крахмала и оценить соответствующую ферментативную активность исследуемого отрезка кишки.

*б) Исследование моторной функции:*

➤ мастикациография — регистрация жевательных движений нижней челюсти;

➤ электромиография — регистрация электрической активности жевательных мышц;

➤ гнатодинамометрия — определение максимального давления, которое могут развивать на разных зубах жевательные мышцы при сжатии челюстей;

➤ электрогастрография — регистрация биопотенциалов, которые генерируют гладкие мышцы желудка;

➤ рентгенологическое исследование — проводят с применением рентгеноконтрастных веществ (например, солей бария). Продвижение рентгеноконтрастного вещества изучают либо непосредственно по изображению на экране аппарата (*рентгеноскопия*), либо по серии рентгеновских снимков, сделанных через короткие промежутки времени (*рентгенография*), или производят видеозапись (*рентгенокимография*);

➤ ультразвуковой метод — позволяет оценить характер эвакуации из желудка, сократительную способность желчного пузыря.

*в) Исследование процессов всасывания:*

➤ ангиостомия — забор крови, оттекающей от пищеварительного тракта и исследование ее состава.

## **ПИЩЕВАРЕНИЕ В ПОЛОСТИ РТА**

Полость рта является начальным отделом пищеварительной системы. Она осуществляет следующие функции:

**1. Пищеварительные:**

➤ *сенсорная* — определение физико-химических свойств поступившей пищи и ее пригодности для дальнейшей обработки (опробование пищи);

- *моторная* — механическая обработка пищи (измельчение, смачивание, перемешивание);
- *секреторная* — выработка слюны и начало ферментативной обработки углеводов;
- *всасывательная* (в незначительной степени) — всасывание некоторых лекарственных препаратов (нитроглицерин, валидол).

## **2. Непищеварительные:**

- *защитная* — лизоцим слюны обладает бактерицидными свойствами;
- *дыхательная* — проведение воздуха при повреждении носовой полости;
- *речеобразовательная*.

Пища в ротовой полости находится 15–30 с. Поступившая пища раздражает тактильные, температурные и вкусовые рецепторы. От них импульсы передаются в ЦНС по нервным волокнам тройничного, лицевого, языкоглоточного, блуждающего и подъязычного нервов. По эфферентным волокнам информация поступает практически во все отделы ЖКТ, в результате чего стимулируется их секреция и моторика, т.о. полость рта является важной рефлексогенной зоной для регуляции работы всей пищеварительной системы.

Процесс механической обработки пищи в ротовой полости, который состоит в измельчении её твёрдых составных частей и перемешивании её со слюной называется **жеванием**. Осуществляется при помощи зубов, жевательных и мимических мышц. Акт жевания частично рефлексорный, частично произвольный. При попадании пищи в полость рта происходит раздражение рецепторов (тактильных, температурных, вкусовых) её слизистой оболочки, откуда импульсы передаются по афферентным волокнам тройничного нерва к центру жевания продолговатого мозга, а также через ядра зрительного бугра в КБП и ретикулярную формацию. В регуляции жевания принимают участие двигательные ядра продолговатого мозга, красное ядро, черное вещество, подкорковые ядра и КБП. Совокупность управляющих жеванием нейронов различных отделов мозга называется **центром жевания**. Импульсы от него по двигательным волокнам (нижнечелюстная ветвь тройничного нерва) поступают к жевательным мышцам.

В акте жевания выделяют следующие фазы: покой, введение пищи в рот, ориентировочная, основная, формирование пищевого комка, глотание.

Химическая обработка пищи в ротовой полости осуществляется с помощью слюны. Слюна продуцируется тремя парами крупных слюнных желез: околоушными, подчелюстными, подъязычными и множеством мелких железок, находящихся на поверхности языка, в слизистой оболочке неба и щек (рисунок 2).

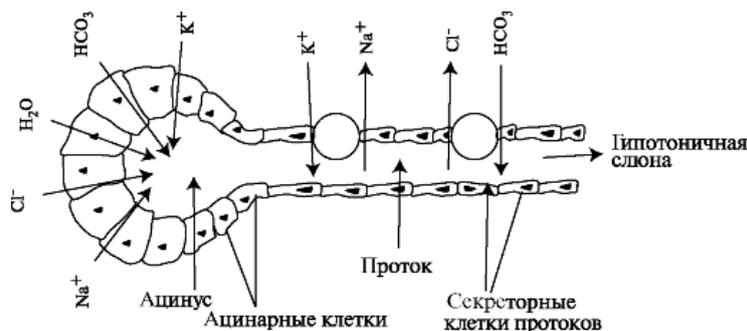
В зависимости от вырабатываемого секрета слюнные железы бывают трех типов:

1) **серозные** — вырабатывают жидкий секрет, не содержащий слизи — муцина (околоушная железа и малые железы боковых поверхностей языка);

2) **слизистые** — вырабатывают слюну, богатую муцином (железы, расположенные на корне языка и неба);

3) **смешанные** — вырабатывают серозно-слизистый секрет (подчелюстная (серозно-слизистая) и подъязычная железы (слизисто-серозная)).

В сутки вырабатывается до 1,5 л слюны. Она всегда гипотонична плазме. Первичный секрет, вырабатываемый в дольках слюнных желёз, изотоничен плазме, но во время прохождения по протокам слюна становится гипотоничной в связи с реабсорбцией натрия и ионов хлора.



**Рисунок 2 — Транспортные системы в слюнных железах, участвующие в формировании слюнного секрета**

рН слюны 5,8–7,8. Она содержит 99,5 % воды и 0,5 % сухого остатка (2/3 приходится на органические, 1/3 на неорганические вещества).

*Неорганические компоненты*, входящие в состав слюны, представлены анионами  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{SCN}^-$ ,  $\text{I}^-$ ,  $\text{Br}^-$ ,  $\text{F}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ , катионами  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  и микроэлементами: Fe, Cu, Mn, Ni, Li, Zn, Cd, Pb, и др. Все минеральные макро- и микроэлементы находятся как в виде простых ионов, так и в составе соединений — солей, белков и хелатов.

К *органическим веществам* слюны относятся:

а) **Ферменты:**

- **альфа-амилаза** (расщепляет альфа-1,4-гликозидную связь полисахарида крахмала до дисахарида мальтозы). Секретируется преимущественно околоушными железами, стабильна при рН 4–11, максимально активна при рН = 6,9;

- **мальтаза** (расщепляет мальтозу на 2 молекулы глюкозы);

- протеиназы: катепсины, калликреин, саливаин;

- липазы;

- щелочная и кислая фосфатазы;

- РНК-азы.

Но роль протео-, липо-, нуклеолитических ферментов и фосфатаз в процессе пищеварения в ротовой полости незначительна.

б) **Муцины** (мукополисахариды) — обеспечивают смачивание поступившей пищи, формирование пищевого комка и облегчают его проглатывание.

в) **Белки:** группоспецифические белки крови, иммуноглобулин А.

г) **Лизоцим** — разрушает клеточную мембрану бактерий, обеспечивая неспецифическую антибактериальную защиту организма.

д) **Азотистые вещества:** мочеви́на, мочева́я кислота.

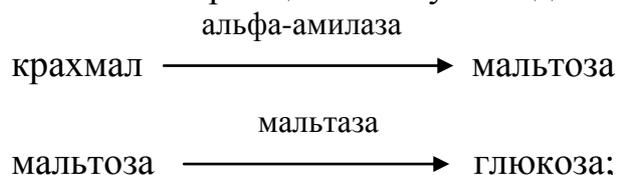
**Значение слюны:**

1) вкусовая апробация пищи — восприятие молекул химических веществ, обеспечивающих вкусовое ощущение, происходит только после их предварительного растворения в слюне;

2) увлажнение и растворение пищи;

3) формирование пищевого комка (муцин);

4) ферментативное расщепление углеводов:



5) увлажнение ротовой полости, участие в речеобразовании;

6) защита слизистой;

7) антибактериальная защита (лизоцим);

8) нейтрализация кислых продуктов;

9) обеспечивает набухание белков;

10) участвует в регуляции обмена Са (околоушными железами вырабатывается полипептидный гормон **паратин**, который уменьшает содержание кальция в крови, способствует росту зубов и скелета).

Методика собирания слюны у человека. Чистую слюну крупных слюнных желез получают путем катетеризации их протоков и с помощью капсул Лешли — Красногорского (рисунок 3).



**Рисунок 3 — Собирание слюны у человека с помощью капсулы Лешли — Красногорского:**

1 — трубка для отсасывания воздуха из внешней камеры капсулы;

2 — трубка для слюны из внутренней камеры капсулы

Капсула, фиксируется к слизистой оболочке рта над протоками околоушных или поднижнечелюстной и подъязычной слюнных желез (у них проток открывается единым сосочком). Человек с капсулой во рту может жевать пищу, что вызывает *саливацию* (выделение слюны). Применяют и другие стимуляторы. Учитывают объем выделившейся за определенное время слюны, определяют ее состав и свойства (вязкость, рН, содержание электролитов, ферментов, муцина).

У животных используют фистульный метод Павлова — фистула околоушной или подъязычной слюнной железы выводится наружу на щеку (рисунок 4).

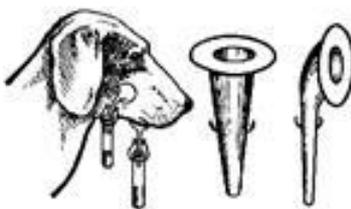


Рисунок 4 — Собака с фистулой слюнной железы

### **Иннервация слюнных желёз**

**Афферентная иннервация:** от вкусовых, механо-, термо-, хеморецепторов ротовой полости волокна идут в составе языкоглоточного, лицевого, тройничного, блуждающего нервов в слюноотделительный центр продолговатого мозга.

#### **Эфферентная иннервация:**

а) парасимпатическая иннервация околоушной железы осуществляется волокнами, идущими в составе языкоглоточного нерва, подчелюстная и подъязычная железы получают иннервацию волокнами, проходящими в составе барабанной струны из лицевого нерва; иннервируются кровеносные сосуды и слизистые клетки;

б) симпатическая иннервация осуществляется из верхнего шейного узла, иннервируются кровеносные сосуды и серозные клетки.

### **Безусловные и условные слюноотделительные рефлексy**

Безусловные рефлексy возникают при раздражении вкусовых, обонятельных и тактильных рецепторов ротовой полости. Условно-рефлекторное выделение слюны происходит на запах, вид пищи, обстановку, в которой обычно происходит прием пищи, на время приема пищи, на описание пищи, а также на произвольно подобранные раздражители (звонок, загорание лампочки), действие которых совпадает с приемом пищи. Замыкание рефлексy происходит не только в продолговатом мозге, но и на нейронах коры головного мозга, где имеется представительство безусловно-рефлекторного пищевого центра. При раздражении парасимпатических волокон или введении холиномиметиков выделяется большое количество жидкой водянистой

слюны с низким содержанием органических веществ; раздражение симпатических нервов сопровождается незначительным увеличением объема секреции слюны, богатой органическими веществами — ферментами и муцином (рисунок 5).

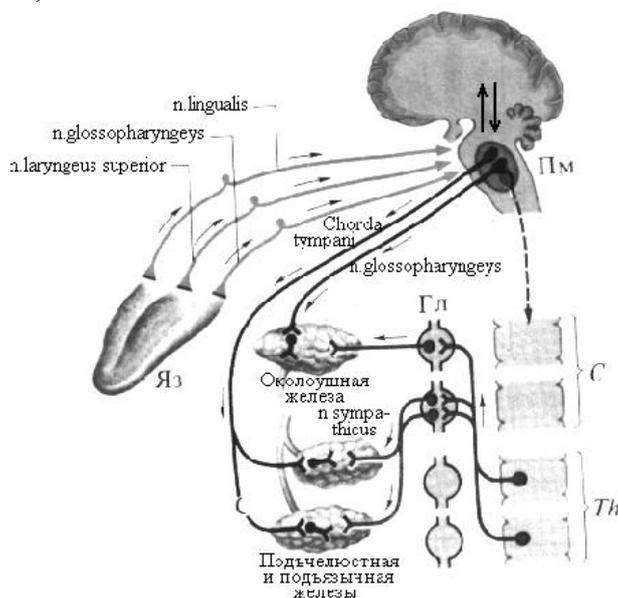


Рисунок 5 — Регуляция слюноотделения

Гуморальная регуляция слюноотделения осуществляется за счёт **гастрин** (с кровью гормон попадает к слюнным железам и *стимулирует* слюноотделение), **каликкреина** (увеличивает кровоснабжение слюнных желез, что *стимулирует* образование слюны), **угольной кислоты** (при асфиксии происходит прямое раздражение слюноотделительного центра продолговатого мозга угольной кислотой).

Избыточное выделение слюны (*гиперсаливация*) может наблюдаться при беременности, действии веществ, стимулирующих структуры парасимпатической нервной системы (мускарин и др.), отравлении ртутью или йодом, глистной инвазии, при язве желудка и (или) кишечника, заболеваниях поджелудочной железы, паркинсонизме, бешенстве, рвоте.

Снижение выделения слюны (*гипосаливация*) наблюдается при лихорадке, сахарном диабете, ботулизме, уремии, двустороннем параличе лицевого нерва.

## Глотание

**Глотание** — сложный рефлекторный акт, вызванный раздражением рецепторов ротовой полости и глотки, возбуждением центра глотания продолговатого мозга и представляющий собой передвижение пищевого комка из полости рта в пищевод в результате согласованной деятельности мышц рта, глотки и пищевода (600 раз в сутки: 200 раз во время еды, 50 раз во время сна, 350 раз в остальное время суток).

Методы исследования процесса глотания:

- ✓ рентгенография;
- ✓ рентгенокинематография;
- ✓ баллонография (с помощью специальных зондов);
- ✓ эзофагоскопия;
- ✓ аускультация глотательных шумов.

Рефлекс глотания состоит из трёх последовательных фаз:

**1. Ротовая / быстрая / произвольная** (длиться 1 сек). Осуществляется осознанно, находится под влиянием КБП. Может осуществляться и произвольно.

**2. Глоточная / быстрая / непроизвольная** (длиться 1 сек). Осуществляется без участия сознания. Находится под контролем центра глотания продолговатого мозга. Эфферентная иннервация осуществляется по волокнам VII, IX, X, XII пар ЧМН.

**3. Пищеводная / медленная / непроизвольная** (в случае жидкой пищи длиться 5 сек, в случае твёрдой пищи — 10 сек). Регуляция осуществляется рефлекторно центрами блуждающего нерва через соматические и вегетативные волокна, интрамуральной НС пищевода и миогенными механизмами гладких мышц.

Во время глотания приподнимается мягкое нёбо, препятствуя попаданию пищи в полость носа, а надгортанник, закрывая вход в гортань, исключает попадание пищи в дыхательные пути. Объем пищевого комка 5–15 мл.

## ПИЩЕВАРЕНИЕ В ЖЕЛУДКЕ

Желудок выполняет пищеварительные и непиварительные функции. К **пищеварительным функциям** относятся:

- депонирующая (пища в зависимости от состава и объёма находится в желудке 6–10 часов);
- секреторная (выработка желудочного сока);
- моторная / двигательная;
- всасывательная.

**К непиварительным функциям желудка относятся:**

- кроветворная — принимает участие в эритропоэзе (вырабатывает внутренний фактор Касла);
- поддержание постоянства рН крови;
- защитная / бактерицидная (за счёт выработки HCl);
- экскреторная (с желудочным соком выделяются продукты обмена белка (мочевина), углеводов (молочная кислота), различных лекарственных веществ (йод, хинин, морфин, мышьяк, салициловый натрий);

➤ эндокринная (клетки APUD-системы слизистой оболочки желудка выделяют БАВ: серотонин, гастрин, глюкагон);

➤ участие в обмене веществ.

Одной из главных функций желудка является выработка желудочного сока для переваривания пищевого комка.

Существуют следующие методики получения желудочного сока:

• У животных:

а) наложением фистулы желудка (рисунок 6);

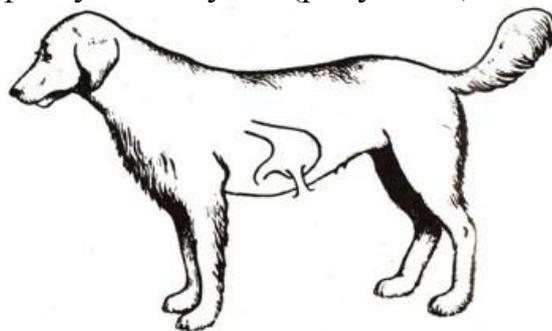


Рисунок 6 — Собака с фистулой желудка

б) опытом «мнимого кормления»: у животного пересекается пищевод, концы подшиваются к коже шеи. Проглоченная пища не попадает в желудок, и через фистулу получают чистый желудочный сок без примесей пищи (рисунок 7);

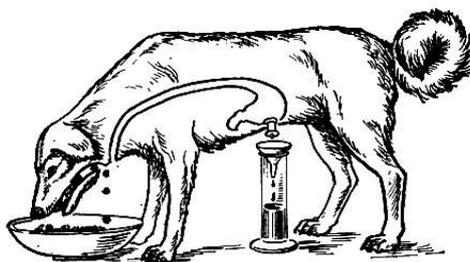


Рисунок 7 — Опыт «мнимого кормления»

в) формированием «малого желудка по Гейденгайну» — с большим желудком сохраняется только общая гуморальная регуляция (рисунок 8);

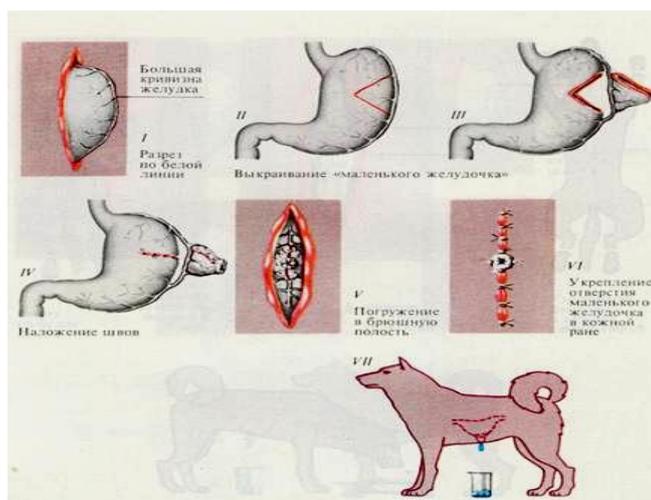


Рисунок 8 — Формирование «малого желудка» по Гейденгайну

г) формированием «малого желудка по И. П. Павлову» — с основным желудком сохраняется общая и гуморальная и нервная регуляции (рисунок 9).

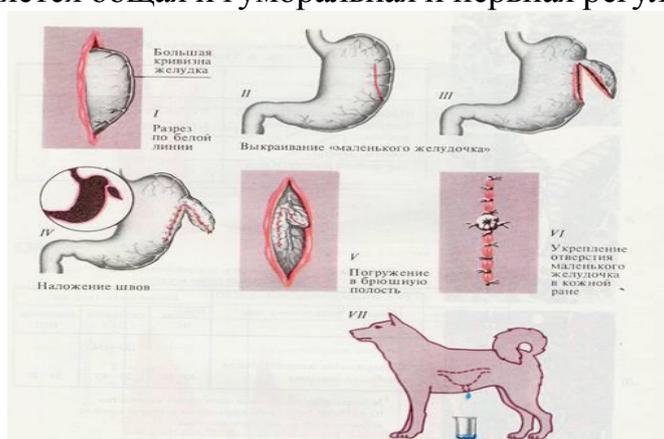


Рисунок 9 — Формирование «малого желудка» по Павлову

- **У человека:** при помощи зонда, гастродиброскопа (стимулированная и нестимулированная желудочная секреция). Существуют беззондовые способы ориентировочного определения кислотности желудочного сока.

### Секреторная функция желудка

Заключается в выработке желудочного сока. Желудочную секрецию подразделяют на *базальную* и *стимулируемую*. Натощак в желудке вырабатывается до 50 мл сока слабокислой реакции (рН 6,0 и выше). При приёме пищи вырабатывается сок с высокой кислотностью. В сутки выделяется 2–2,5 л желудочного сока.

Желудочный сок продуцируется неоднородными в морфологическом отношении клетками, входящими в состав желудочных желез, и клетками поверхностного эпителия. Железы, располагающиеся в области дна и тела желудка, содержат клетки трёх типов:

1) **главные glandулоциты / главные клетки** — вырабатывают комплекс протеолитических ферментов;

2) **париетальные glandулоциты / обкладочные клетки** — вырабатывают соляную кислоту;

3) **мукоциты / добавочные клетки** — вырабатывают слизь (муцин), мукополисахариды, гастромукопротеид (внутренний фактор Касла) и бикарбонаты.

В пилорической части желудка отсутствуют обкладочные клетки, но находится большое количество гастринпродуцирующих клеток (G-клеток), а также клеток, образующих предшественник серотонина.

**Желудочный сок** — бесцветная прозрачная жидкость, состоящая из воды (99,5 %) и плотных веществ (0,5–1 %). Плотный остаток образован неорганическими и органическими компонентами. Среди анионов преобладают хлориды, меньше фосфатов, сульфатов, гидрокарбонатов; из катионов больше натрия и калия, меньше магния и кальция.

Осмотическое давление желудочного сока больше, чем плазмы крови.

Основным неорганическим компонентом желудочного сока является **соляная кислота**.

В обкладочных клетках желез желудка ионы водорода образуются в эквимольных количествах с  $\text{HCO}_3^-$  при диссоциации  $\text{H}_2\text{CO}_3$ . Затем они переносятся активным транспортом в просвет желудка в обмен на ион калия. Одновременно с ионами водорода в просвет желудка против градиента концентрации и электрического градиента выводятся ионы хлора и происходит образование соляной кислоты (рисунок 10).

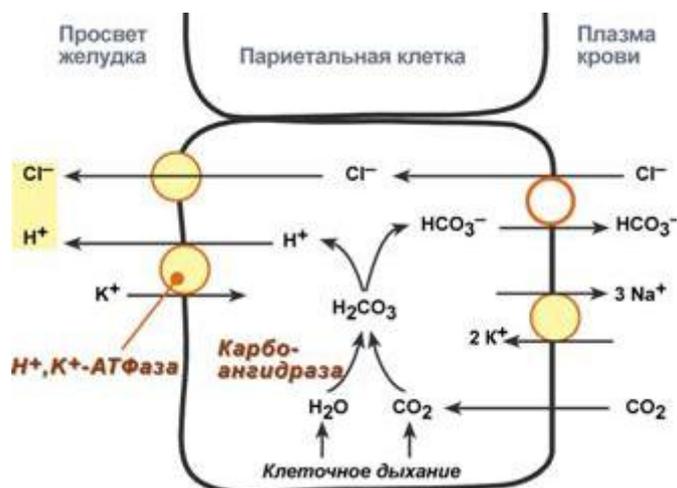


Рисунок 10 — Секретция соляной кислоты в желудке

**Значение соляной кислоты желудочного сока:**

- создаёт оптимум рН для действия ферментов;
- участвует в превращении пепсиногена в пепсин;
- обеспечивает денатурацию белков;

- обладает бактерицидным действием;
- участвует в регуляции работы пилорического сфинктера;
- вместе с продуктами расщепления пищи способствует превращению прогастрина в гастрин;
- в 12-перстной кишке стимулирует выделение энтерогастрона и торможение желудочной секреции;
- участвует в саморегуляции выделения HCl по принципу обратной связи;
- влияет на рН крови.

*Органические компоненты* желудочного сока представлены ферментами, мукоидами и азотсодержащими веществами небелковой природы (мочевина, мочевая кислота, креатин).

Основным ферментативным процессом, происходящем в желудке, является начальный гидролиз белков до полипептидов и олигопептидов под действием протеаз. Протеолитические ферменты — **пепсины**, представляют собой смесь эндопептидаз, расщепляющих пептидные связи в белках. Образование пепсинов осуществляется из неактивных предшественников — пепсиногенов, находящихся в клетках желудочных желез в виде гранул зимогена. Поступив путем экзоцитоза в просвет желудка пепсиногены активируются HCl путем отщепления от них ингибирующего белкового комплекса. В дальнейшем, в ходе секреции желудочного сока активация пепсиногенов осуществляется аутокаталитически под действием уже образовавшегося пепсина.

Пепсины обладают протеолитической активностью только в кислой среде. В зависимости от величины рН, оптимальной для их действия, и расщепляемого субстрата различают следующие формы этих ферментов:

- **Собственно пепсин** / пепсин А — оптимум действия при рН = 1,5–2,0.
- **Гастриксин** / пепсин С – оптимум рН = 3,2–3,5.

Соотношение пепсины / гастриксины составляет 1:2–1:5. Пепсин А и гастриксин, действуя вместе на различные виды белков, обеспечивают 95 % протеолитической активности желудочного сока (*1 г пепсина в течение 2 часов способен расщепить 50 кг яичного альбумина*);

- **Парапепсин / желатиназа** / пепсин В — обеспечивает расщепление желатина; оптимум действия при рН = 5,6.

- **Химозин / реннин** / пепсин Д — расщепляет казеин молока (*1 г химозина расщепляет 100 тыс. литров молока*).

Желудочный сок содержит также не протеолитические ферменты. К ним относятся:

- **липаза**, расщепляющая жиры, которые находятся в пище в эмульгированном состоянии (жиры молока), на глицерин и жирные кислоты при

pH 5,9–7,9. У грудных детей желудочная липаза расщепляет до 59 % жиров молока. В желудочном соке взрослых людей липазы мало. Поэтому основное количество жиров переваривается в тонком кишечнике;

- **уреаза** — расщепляет мочевины при pH = 8,0. Освобождающийся при этом  $\text{NH}_3$  нейтрализует соляную кислоту и предотвращает избыточную кислотность химуса, поступающего из желудка в двенадцатиперстную кишку;

- **лизоцим** / мурамидаза — обуславливает бактерицидные свойства желудочного сока.

**Амилолитических ферментов** железы желудка не вырабатывают, но расщепление углеводов в желудке продолжается под действием ферментов слюны. Расщепление углеводов происходит до тех пор, пока содержимое желудка не пропитается кислым желудочным соком.

Важным компонентом желудочного сока являются **мукоиды**, которые представлены гликопротеидами и протеогликанами. Вместе с бикарбонатами они образуют мукозо-бикарбонатный барьер, предотвращающий повреждение слизистой оболочки желудка HCl и пепсинами. Нарушению защитной функции слизистого барьера желудка способствует деятельность микроорганизмов *Helicobacter pylori*. В условиях нарушенного слизистого барьера и при наличии кислой среды в желудке возможно самопереваривание слизистой оболочки пепсинами.

К мукоидам относится и гастромукопротеид — **внутренний фактор Касла**. Он связывается в желудке с витамином  $\text{B}_{12}$  (внешний фактор кроветворения), поступающим с пищей, и предохраняет его от расщепления пищеварительными ферментами. В тонкой кишке комплекс гастромукопротеид — витамин  $\text{B}_{12}$  взаимодействует со специфическими рецепторами, после чего витамин  $\text{B}_{12}$  всасывается в кровь, с которой переносится к печени и костному мозгу, где участвует в синтезе гемоглобина. При отсутствии фактора Касла наблюдается железодефицитная анемия.

### **Фазы желудочной секреции**

В секреторном цикле желудка выделяют 3 фазы (рисунок 11):

1. **Сложнорефлекторная / мозговая (30–40 %)** — представляет собой комплекс условных и безусловных рефлексов, возникающих в результате действия условных раздражителей (вид и запах пищи, обстановка) на рецепторы органов чувств и безусловного раздражителя (пища) — на рецепторы рта, глотки и пищевода. Реализуется через волокна блуждающего нерва. Безусловнорефлекторный компонент мозговой фазы доказан опытом «мнимого кормления» — собаке перерезали пищевод и его концы вшивали в кожу шеи, а в желудок вставляли фистулу. После выздоровления собаке, давали пищу, которая попадала в рот и выпадала назад в тарелку из отверстия пищевода. В это время в желудке начинал выделяться

желудочный сок. Если собаке перерезали блуждающие нервы, то сокоотделения в желудке не происходило.

В результате первой фазы желудочной секреции образуется **запальный (аппетитный) желудочный сок**, обладающий высокой ферментативной активностью.

**2. Желудочная фаза (50 %)** — начинается с момента попадания пищи в желудок. Является основной фазой секреции желудочного сока, объем и переваривающая сила которого адекватны физическому и химическому составу пищи.

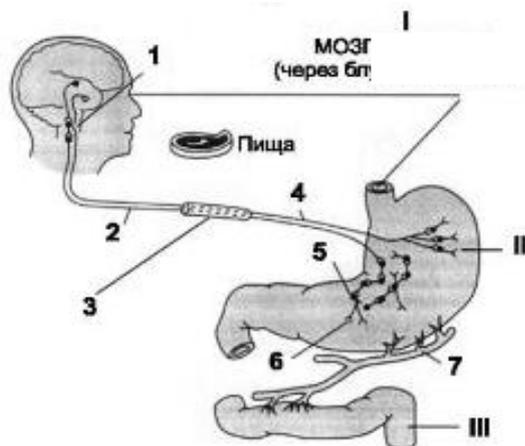
Механизмы: а) центральный рефлекторный, б) местный рефлекторный, в) гуморальный.

При растяжении желудка пищей усиливается секреция в результате центрального ваго-вагального и местного (интрамурального, с участием метасимпатической нервной системы) рефлексов. При этом выделяется ацетилхолин, вызывающий сокоотделение (прямо, а также через изменение секреции гистамина и гастрин). Гуморальными стимуляторами секреции являются продукты гидролиза белков (полипептиды и аминокислоты), они также усиливают выделение гастрин, гистамина и ацетилхолина. Гормоны: **гастрин** — усиливает, **соматостатин** и **секретин** — тормозят желудочную секрецию в этой фазе.

Желудочная фаза доказана опытом «изолированного желудочка» — влияние пищи на механо- и хеморецепторы «основного» желудка через нервные и гуморальные механизмы вызывает секрецию желудочного сока и в изолированном желудочке.

**3. Кишечная фаза (10 %)** — обусловлена действием химуса на рецепторы тонкого кишечника через рефлекторные и гуморальные механизмы. Поступление в 12-типерстную кишку недостаточно обработанного химуса слабокислой реакции стимулирует секрецию желудочного сока. Также усиливают секрецию продукты гидролиза, поступившие в кровь и гормон **гастрин**, выделяемый G-клетками 12-перстной кишки.

Если рН поступившего в кишечник химуса меньше 3, то желудочная секреция тормозится. Аналогичный эффект на желудочную секрецию в кишечной фазе будут оказывать продукты гидролиза жиров и крахмала, полипептиды и аминокислоты.



**Рисунок 11 — Фазы желудочной секреции:**

- I — мозговая фаза (условно- и безусловнорефлекторные механизмы);  
 II — желудочная фаза (местные и вагальные рефлексы, стимуляция выделения гастрина);  
 III — кишечная фаза (нервный и гуморальный механизмы).  
 1 — центр блуждающего нерва (продолговатый мозг);  
 2 — афференты; 3 — ствол блуждающего нерва; 4 — секреторные волокна;  
 5 — нервные сплетения; 6 — гастрин; 7 — кровеносные сосуды.

Регуляция желудочной секреции осуществляется нервным и гуморальными механизмами. Нервная регуляция реализуется вегетативной нервной системой: симпатическая часть ВНС — угнетает секрецию, парасимпатическая часть — стимулирует.

Стимулирующее действие на выработку ферментов желудочного сока будут оказывать: секретин, холецистокинин, глюкокортикоиды и продукты гидролиза белков. Ацетилхолин, гастрин и гистамин усиливают образование и ферментов, и соляной кислоты желудочного сока.

Угнетают образование соляной кислоты: секретин, холецистокинин, серотонин, адреналин, глюкагон, простагландины группы E, вазоактивный интестинальный пептид (ВИП), желудочноингибирующий пептид (ЖИП), а также pH дуоденального содержимого ниже 4. В торможении секреции HCl при поступлении химуса из желудка в 12-перстную кишку определённую роль играет энтеро-гастральный рефлекс.

Характер сокоотделения зависит от характера пищи. Раздражители с сильно выраженным рефлекторным воздействием (мясо) стимулируют выделение сока с более высоким содержанием в нём пепсина, чем раздражители со слабо выраженным рефлекторным воздействием (молоко).

### **Моторная функция желудка**

Моторная функция желудка обеспечивает: депонирование пищи, перемешивание с желудочным соком, передвижение и порционную эвакуацию химуса в 12-перстную кишку.

Во время приема пищи и в первое время после него желудок расслабляется — происходит **пищевая рецептивная релаксация**. Она проявляется снижением внутриполостного давления, тонуса желудка и угнетением сократительной активности мышц фундального отдела. Такая реакция обеспечивает объемную адаптацию желудка. Спустя 5–30 минут после приёма пищи моторная деятельность желудка усиливается. Характер пищевой моторики и ее амплитудные значения зависят от вида поступившей в желудок пищи.

Сокращения наполненного пищей желудка первоначально возникают в области большой кривизны вблизи кардии, где локализован **пейсмекер** — кардиальный водитель ритма, задающий максимальную частоту сокращений мышцам других областей желудка. Вторым водителем ритма локализован в пилорической части желудка.

Регистрируют следующие типы двигательной активности желудка:

1) **перистальтические** — последовательные, строго координированные циркулярные сокращения зон по окружности желудка и расслабление ранее сокращенных участков. Перистальтические волны возникают на малой кривизне вблизи кардии и распространяются по направлению к пилорическому отделу. Скорость распространения составляет 1 см/сек и увеличивается в пилорической части до 3–4 см/сек. В течение первого часа после приема пищи перистальтические волны слабые, в дальнейшем они усиливаются;

2) **систолические** — обеспечивают эвакуацию пищи из желудка: во время сокращения антрального сегмента значительно повышается внутриполостное давление, и порция желудочного содержимого через открытый пилорический сфинктер переходит в 12-типерстную кишку. Оставшаяся часть желудочного содержимого возвращается в проксимальную часть пилорического отдела. Такие движения желудка обеспечивают перемешивание и перетирание пищевого содержимого. В результате этого образуется новая порция желудочного химуса, которая с помощью систолических и перистальтических сокращений эвакуируется в 12-типерстную кишку;

3) **тонические** — сокращения большой амплитуды и длительности, оказывающие давление на пищевое содержимое, сдвигая его из фундального отдела в антральную часть желудка. Они также способствуют более эффективной механической обработке желудочного содержимого и его эвакуации в 12-типерстную кишку.

Регуляция моторики желудка обеспечивается нервно-гуморальными механизмами при раздражении рецепторов полости рта, пищевода, желудка и кишечника. Замыкание рефлексорных дуг может осуществляться в ЦНС,

ганглиях ВНС, метасимпатической нервной системе. Парасимпатические влияния увеличивают ритм и силу сокращений, увеличивают скорость распространения перистальтической волны; симпатические влияния — действуют противоположно.

Гуморальная регуляция моторики желудка осуществляется гастроинтестинальными гормонами: усиливают моторику — гастрин, мотилин, серотонин, инсулин; тормозят — секретин, холецистокинин, глюкагон, вазоактивный интестинальный пептид (ВИП), желудочноингибирующий пептид (ЖИП).

Переход химуса из желудка в 12-перстную кишку осуществляется благодаря разности давлений в полости желудка и в кишке, которая возникает благодаря перистальтическим сокращениям стенки желудка. Скорость эвакуации пищи из желудка зависит от многих факторов: объема, состава и консистенции, степени измельченности, разжиженности, осмотического давления, температуры и рН пищевого содержимого желудка.

Пища, богатая углеводами, меньше задерживается в желудке, чем богатая белками. Липиды эвакуируются из желудка медленнее, чем продукты расщепления белков. Жидкости начинают переходить в кишку сразу же после поступления в желудок.

На открытие пилорического сфинктера значительное влияние оказывает рН химуса в 12-перстной кишке. Если рН в 12-перстной кишке ниже 5,5, то наблюдается задержка эвакуации химуса. Также эвакуация будет тормозиться под влиянием гипертонических растворов, глюкозы, продуктов гидролиза жира. Все факторы, которые влияют на моторику, влияют и на эвакуацию.

Рефлекторный процесс передвижения пищи из желудка в пищевод в обратном (антифизиологическом) направлении называется **гастроэзофагальный рефлюкс**. Вследствие него возникает чувство изжоги.

Непроизвольный выброс содержимого желудочно-кишечного тракта через рот, называется **рвотой**. Является защитной реакцией, направленной на освобождение организма от токсических веществ, но может возникать и при различных заболеваниях. **Центр рвоты** расположен на дне 4-го желудка в ретикулярной формации продолговатого мозга.

## **ПИЩЕВАРЕНИЕ В КИШЕЧНИКЕ**

Из желудка химус поступает в кишечник, где осуществляется кишечное пищеварение. Основная роль в кишечном пищеварении принадлежит процессам, происходящим в 12-перстной кишке. Кислый химус, поступивший из желудка, постепенно нейтрализуется за счет выделения бикарбонатов в составе соков поджелудочной железы, кишки и желчи. Выделение бикарбонатов зависит от рН содержимого кишки и чем выше его кислотность, тем больше выделяется щелочных продуктов, и замедляется эвакуация хи-

муса в тощую кишку. Действие пепсина в 12-перстной кишке прекращается, т. к. рН ее содержимого колеблется от 4 до 8,5. В 12-перстной кишке продолжается гидролиз питательных веществ под действием ферментов сока поджелудочной железы.

## РОЛЬ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В ПИЩЕВАРЕНИИ

Поджелудочная железа является железой смешанной секреции. При выполнении внутрисекреторной функции островковая часть железы (островки Лангерганса) вырабатывает гормоны, поступающие в кровь. Внешнесекреторная функция поджелудочной железы заключается в выработке поджелудочного / панкреатического сока.

*Панкреатический сок* — бесцветная прозрачная жидкость,  $V = 1,5\text{--}2$  л, плотностью 1,005–1,014, рН = 7,8–8,4. Панкреатический сок изотоничен плазме.

Панкреатический сок содержит неорганические и органические компоненты. Среди неорганических компонентов преобладает  $\text{H}_2\text{O}$  (98,7 %), анионы  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$  и катионы натрия, калия, кальция, магния.

Главной особенностью неорганического состава панкреатического сока является высокая концентрация в нем бикарбонатов (до 150 ммоль/л), которая на максимуме секреции в 5 раз превышает их концентрацию в плазме крови. Концентрация  $\text{HCO}_3^-$  определяет щелочные свойства панкреатического сока, обеспечивающие нейтрализацию кислого химуса в 12-перстной кишке.

Главными органическими компонентами панкреатического сока являются ферменты, часть из которых синтезируется в виде предшественников (пептидазы и фосфолипаза А), а часть (липаза, амилаза, рибонуклеаза) — в активном виде.

Наиболее широким спектром ферментов представлена группа пептидаз. Различают:

➤ *Эндопептидазы* — расщепляют белки и высокомолекулярные полипептиды до низкомолекулярных полипептидов. К эндопептидазам относятся:

- *трипсиноген* — превращается в активную форму *трипсин* под действием фермента кишечного сока *энтерокиназы*. Последующее образование трипсина происходит аутокаталитически;

- *химотрипсиноген* — превращается в активную форму *химотрипсин* под действием трипсина;

- *проэластаза* — превращается в активную форму *эластазу* под действием трипсина. Гидролизует белки соединительной ткани — эластин и коллаген.

➤ *Экзопептидазы* — катализируют расщепление пептидов до аминокислот. К экзопептидазам относятся:

• **прокарбокسينептидазы А и В** — превращаются в активную форму **карбоксии-пептидазы А и В** под действием трипсина. Катализируют отщепление аминокислотных остатков с карбоксильного конца;

• **аминопептидаза** — катализирует отщепление аминокислот с аминного конца.

Панкреатический сок содержит  **$\alpha$ -амилазу**, которая расщепляет полисахариды до дисахаридов. Оптимум рН для  $\alpha$ -амилазы — 7,1.

Гидролиз жиров в тонком кишечнике обеспечивают несколько липолитических ферментов панкреатического сока:

• **панкреатическая липаза** — расщепляет триглицериды до моноглицеридов и свободных жирных кислот;

• **профосфолипаза А** — превращается в активную форму **фосфолипазу А** под действием трипсина. Гидролизует фосфолипиды;

• **холестеролэстераза** — расщепляет эфиры холестерина до холестерина и жирной кислоты.

В составе панкреатического сока имеются нуклеолитические ферменты — **рибонуклеаза** и **дезоксирибонуклеаза**, расщепляющие РНК и ДНК до нуклеотидов, а также **щелочная фосфатаза**, которая гидролизует моноэфиры ортофосфорной кислоты в щелочной среде.

Фазы секреции сока поджелудочной железы те же, что и секреции желудочного сока:

1. **Сложнорефлекторная / мозговая** (20 % от всей секреции). Определяется безусловно- и условно-рефлекторными механизмами. При воздействии пищи на рецепторы ротовой полости афферентная импульсация поступает в продолговатый мозг к нейронам ядра блуждающего нерва, а затем эфферентные импульсы по его волокнам достигают ацинарных панкреатитов и стимулируют выработку сока, богатого ферментами.

2. **Желудочная / нейрогуморальная** (5–10 %). Выделение сока стимулируется рефлекторно при раздражении механо- и хеморецепторов желудка химусом, а также выделяемым при этом гастрином.

3. **Кишечная** (75–80 %). Секреция сока происходит рефлекторно при действии кислого химуса на слизистую 12-перстной кишки. В результате этого воздействия происходит выделение гормонов **секретина** и **холецистокинина**, которые и определяют соотношение в панкреатическом соке ферментов и бикарбонатов.

Секреция панкреатического сока регулируется нервными и гуморальными механизмами.

Главным секреторным нервом поджелудочной железы является блуждающий нерв. При повышении его тонуса происходит *увеличение* выработки панкреатического сока с высоким содержанием ферментов. Раздражение симпатических волокон оказывает *тормозное* влияние на отделение подже-

лудочного сока, но усиливает синтез в панкреоцитах органических веществ.

Натуральными химическими раздражителями, вызывающими усиление панкреатической секреции, являются HCl, овощные соки и жиры. Ведущая роль в регуляции панкреатической секреции принадлежит гормонам *секретину* (вырабатывается S-клетками 12-перстной кишки) и *холецистокинину* (вырабатывается ССК-клетками 12-перстной кишки). При этом секретин стимулирует выработку панкреатического сока, богатого бикарбонатами, а холецистокинин — панкреатического сока, богатого ферментами.

Кроме влияния на панкреатическую секрецию, секретин:

✓ усиливает секрецию пепсина и тормозит секрецию соляной кислоты желудком;

✓ вызывает замыкание привратника и тормозит моторную функцию ЖКТ;

✓ снижает уровень гастрина;

✓ стимулирует инкрецию инсулина и тормозит инкрецию глюкагона;

✓ усиливает активность холецистокинина;

✓ оказывает трофическое влияние на поджелудочную железу;

✓ снижает абсорбцию воды и натрия в ЖКТ.

Секреция панкреатического сока также стимулируется гастрином, серотонином, бомбезином, инсулином, солями желчных кислот, а тормозится соматостатином, кальцитонином, глюкагоном, ЖИП, вазопрессинном, АКТГ, панкреатическим полипептидом, энкефалинами (нейро-пептиды с морфиноподобным действием), субстанцией Р.

ВИП может оказывать на панкреатическую секрецию как стимулирующее, так и тормозное действие.

Натошак панкреатический сок выделяется в небольших количествах, секреция резко усиливается через 2–3 мин после приема пищи и продолжается 6–14 часов в зависимости от ее состава: наибольшее количество — на хлеб, несколько меньше — на мясо, еще меньше — на молоко. Чем выше кислотность пищи, поступающей из желудка, тем больше выделяется бикарбонатов. Прием пищи вызывает увеличение всех ферментов в составе сока, но при углеводной пище в наибольшей степени повышается секреция амилазы, при белковой — трипсина и химотрипсина, при жирной — липаз.

## РОЛЬ ПЕЧЕНИ В ПИЩЕВАРЕНИИ

Выделяют непищеварительные и пищеварительные функции печени.

***К непищеварительным функциям печени относятся:***

➤ детоксикационная — обеспечивает обезвреживание токсических соединений, образовавшихся в кишечнике — индола, скатола, аммиака. Происходит биотрансформация лекарственных препаратов;

➤ регуляция углеводного обмена. Образование гликогена — *гликогенез*;

➤ регуляция липидного метаболизма — синтез триглицеридов и хо-

лестерола, экскреция холестерина в желчь, образование кетоновых тел из жирных кислот;

➤ синтез белков — альбумина, протромбина, фибриногена, транспортных белков плазмы;

➤ депонирование белков, жиров, углеводов, витаминов, микроэлементов;

➤ депонирование крови;

➤ участие в метаболизме гормонов (происходит синтез тромбopoэтина, разрушение — 75 % альдостерона извлекается из кровотока при его однократном прохождении через печень).

Для пищеварения наиболее важны **секреторная** (образование и выделение желчи) и **экскреторная** (участие в печеночно-кишечной циркуляции желчных кислот, желчных пигментов) функции печени.

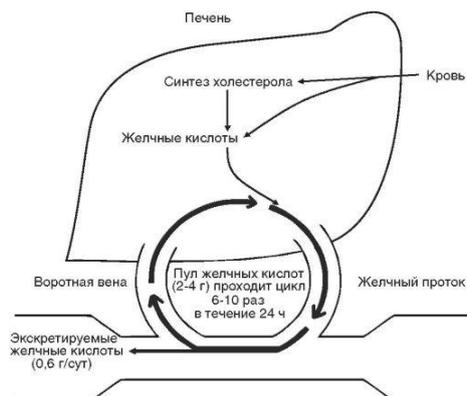
Образование желчи происходит непрерывно.

**Желчь** — жидкость золотистого цвета, изотоничная плазме крови, с рН 7,3–8.

В сутки образуется 0,5–1,5 л желчи. Вне приема пищи желчь поступает в желчный пузырь, поскольку сфинктер Одди закрыт. В желчном пузыре происходит активная реабсорбция натрия, хлора, гидрокарбонатов и воды. Концентрация органических компонентов значительно возрастает, рН уменьшается до 6,5. В итоге желчный пузырь объемом 50–80 мл вмещает желчь, образующуюся в течение 12 часов. В связи с этим различают желчь *печеночную* и *пузырную*.

Состав желчи: H<sub>2</sub>O — 92 % (в печеночной 97,5 %), гидрокарбонаты, хлориды, ионы калия, кальция, магния, натрия, витамины (А, В, С), холестерин (1,6–8,3 ммоль/л), в небольшом количестве — ферменты.

Основным компонентом желчи являются желчные кислоты. Первичные желчные кислоты (ЖК) — *холевая и хенодезоксихолевая*, образуются в гепатоцитах из холестерина, соединяются с глицином и таурином и выделяются в виде натриевой соли гликохолевой (80 %) и калиевой соли таурохолевой кислот (20 %). В кишечнике под влиянием бактериальной флоры они превращаются во вторичные ЖК — *дезоксихолевую и литохолевую*. До 90 % желчных кислот активно реабсорбируются из кишечника в кровь и по портальным сосудам возвращаются в печень — происходит печеночно-кишечная рециркуляция ЖК (рисунок 12). За сутки весь цикл повторяется 6–10 раз, около 10% ЖК выделяется с калом и замещается путем ресинтеза в печени.



**Рисунок 12 — Печеночно-кишечная рециркуляция желчных кислот**

Также в состав желчи входят *желчные пигменты (билирубин и биливердин*, небольшое количество уробилиногена) — экскретируемые печенью продукты распада гемоглобина. Основным желчным пигментом является билирубин — пигмент красно-желтого цвета, придающий печеночной желчи характерную окраску. Биливердин — пигмент зеленого цвета, в желчи содержится в следовых количествах, а появление его в кишечнике обусловлено окислением билирубина.

Образование желчи происходит путем активного и пассивного транспорта веществ из крови через клетки и межклеточные контакты (вода, глюкоза, креатинин, электролиты, витамины и др.), активной секреции компонентов желчи (желчные кислоты) гепатоцитами и последующего обратного всасывания воды и ряда веществ из желчных капилляров, протоков и желчного пузыря (рисунок 13). Основная роль в образовании желчи принадлежит секреции.

#### **Роль желчи в пищеварении:**

- способствует ощелачиванию кишечного содержимого в 12-перстной кишке;
- обеспечивает эмульгирование жиров и ускорение их гидролиза липазами;
- растворяет продукты гидролиза жиров, способствует их всасыванию и ресинтезу триглицеридов в энтероцитах;
- повышает активность панкреатических и кишечных ферментов, особенно липаз;
- усиливает гидролиз и всасывание белков и углеводов;
- стимулирует моторную и эвакуаторную функции тонкой кишки, пролиферацию эпителия слизистой кишки;
- обладает бактериостатическим действием;
- гидролиз и всасывание жиров при участии желчи обеспечивает всасывание жирорастворимых витаминов А, D, E, К;
- обеспечивает иммунитет за счет секреции Ig А.



Рисунок 13 — Механизмы желчеобразования и его регуляция

Процесс образования желчи — желчеотделение (*холерез*) — осуществляется непрерывно, а поступление желчи в 12-перстную кишку — желчевыделение (*холекинез*) — периодически, в основном в связи с приемом пищи.

Холерез регулируется нервными и гуморальными механизмами. Возбуждение парасимпатического отдела ВНС *усиливает* холерез, симпатического — *тормозит*.

Усиливают желчеобразование сами желчные кислоты, секретин, гастрин, холецистокинин, прием пищи (мясо — хлеб — молоко). Уменьшает образование желчи соматостатин.

Желчевыделение обусловлено разностью давлений и состоянием сфинктеров. Уровень давления определяется степенью заполнения их желчью и сокращением гладких мышц протоков и желчного пузыря.

Различают следующие периоды желчевыделения:

- *латентный* — происходит расслабление желчного пузыря, а затем его сокращение (7–10 мин);
- *эвакуаторный* — происходит чередование периодов сокращения с расслаблением: в 12-перстную кишку сначала поступает пузырная желчь, а затем печеночная.

Желчевыведение также регулируется нервными и гуморальными механизмами. Блуждающие нервы повышают сократительную активность мышц желчного пузыря и желчевыводящих протоков, одновременно снижая активность мышц сфинктера Одди. Симпатические нервы оказывают противоположное действие. Таким образом, активность симпатической нервной системы способствует накоплению желчи, а парасимпатической — ее выведению.

Важное значение в регуляции холекинеза принадлежит гуморальным механизмам: усиливают желчеотделение — холецистокинин, гастрин, секретин, бомбезин, прием пищи (яичный желток — мясо — молоко), тормозят — глюкагон, кальцитонин, ВИП, панкреатический полипептид.

## ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ

В тонкой кишке пища подвергается механическим воздействиям, происходит расщепление белков, жиров, углеводов до конечных продуктов под действием сока поджелудочной железы, желчи и секрета кишечных желез и всасывание в кровь продуктов их гидролиза.

### Секреторная функция тонкого кишечника

Заключается в выработке кишечного сока. Он продуцируется кишечными железами: бруннеровыми и либеркюновыми. Бруннеровы железы находятся в проксимальной части 12-типерстной кишки и секретируют слизь, содержащую муцин и бикарбонаты. Либеркюновы железы находятся в остальной части тонкого кишечника. Их бокаловидные клетки секретируют слизь, а энтероциты — воду, электролиты, ферменты. Таким образом, в сутки образуется до 2,5 л кишечного сока — это бесцветная мутноватая жидкость, имеющая щелочную реакцию (7,2–8,6).

При центрифугировании кишечный сок разделяется на жидкую и плотную части. Плотная часть содержит: спущенные клетки кишечного эпителия, слизь и **ферменты**; жидкая часть — воду (98 %), минеральные соли: хлориды, гидрокарбонаты, фосфаты, ионы натрия, калия, кальция.

В кишечном соке содержится около 20 различных ферментов, принимающих участие в дальнейшем расщеплении белков, жиров, углеводов и нуклеиновых кислот. Среди амилолитических ферментов различают:

- **мальтазу** — расщепляет мальтозу на две молекулы глюкозы;
- **сахаразу** — расщепляет сахарозу на глюкозу и фруктозу;
- **лактазу** — расщепляет лактозу на глюкозу и галактозу.

Протеолитические ферменты представлены **полипептидазами** — расщепляют полипептиды до аминокислот.

К липолитическим ферментам кишечного сока относятся:

- **фосфолипаза** — расщепляет фосфолипиды, лецитин и изолецитин;
- **моноглицеридлипаза** — расщепляет моноглицериды до глицерина и жирных кислот;
- **холестераза** — гидролизует сложные холестериды на холестерин и жирные кислоты.

В составе панкреатического сока имеются нуклеолитические ферменты — **нуклеотидазы** (расщепляют нуклеотиды), **нуклеозидазы** (расщепляют нуклеозиды), а также **щелочная фосфатаза**.

Регуляция секреции кишечного сока осуществляется преимущественно местными механизмами. Стимуляция механорецепторов слизистой тонкой кишки рефлекторно с участием энтеральной нервной системы вызывает усиление секреции кишечного сока. Парасимпатическая нервная система усиливает секрецию сока, богатого ферментами, симпатическая система тормозит секрецию. Химическими стимуляторами кишечной секреции являются продукты расщепления белков и жиров, HCl, мотилин, секретин, холецистокинин, VIP; ингибитором секреции является соматостатин.

В зависимости от локализации процессы переваривания питательных веществ в тонком кишечнике могут осуществляться как в полости тонкой кишки (*полостное пищеварение*), так и на поверхности слизистой оболочки кишечной стенки и на мембране энтероцитов – *пристеночное пищеварение* (рисунок 14). Пристеночное пищеварение было открыто в 1957 году советский физиологом *А. М. Уголевым*.

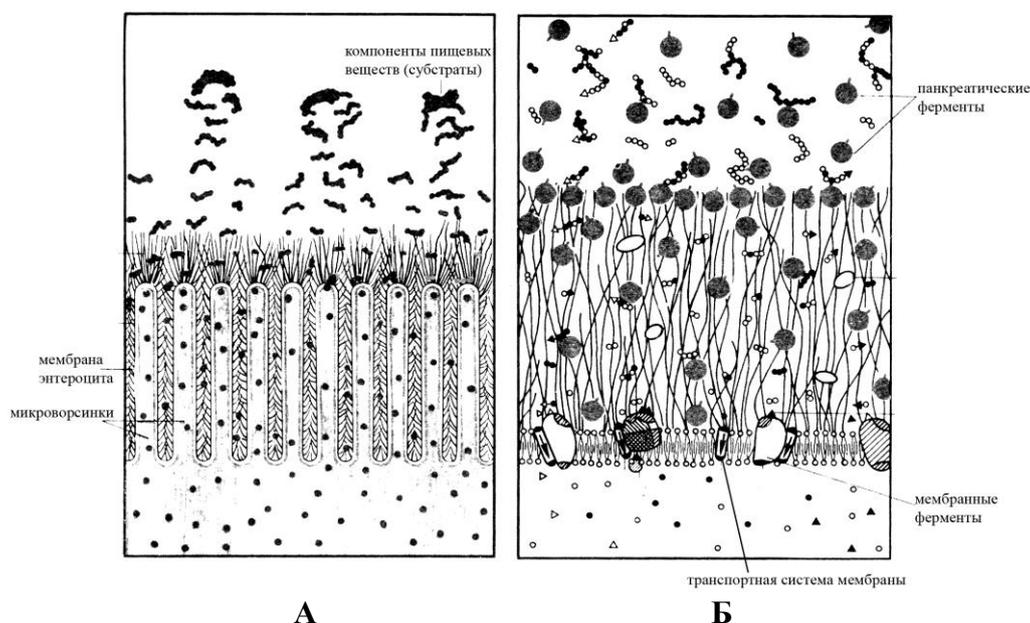


Рисунок 14 — Схема полостного (А) и пристеночного (Б) пищеварения

Пристеночное пищеварение имеет ряд преимуществ перед полостным пищеварением:

1) оптимальная ориентация фермента и его субстрата увеличивает скорость гидролиза, обеспечивается максимальная активность ферментов;

2) в связи с непосредственной близостью трансмембранных переносчиков происходит объединение в пространстве процессов окончательного расщепления пищи и всасывания конечных продуктов (это предотвращает развитие патогенной микрофлоры, всасывание веществ происходит из стерильной зоны);

3) пищеварение изолировано от конкурирующей флоры (обитающие в кишечнике условнопатогенные микроорганизмы не могут пройти в промежутки между микроворсинками);

4) увеличивается «длительность жизни» ферментов (полостные ферменты удаляются с химусом).

### **Моторная функция тонкого кишечника**

Моторная деятельность тонкого кишечника обеспечивает перемешивание пищевого содержимого, продвижение химуса по кишке; увеличивает внутрикишечное давление, которое способствует транспорту веществ через гликокаликс энтероцитов.

Сокращения тонкого кишечника происходит в результате координированных движений продольных (наружных) и циркуляторных (внутренних) слоев гладких мышц.

По функциональному принципу все сокращения делят на:

1) локальные — обеспечивают перемешивание и растирание содержимого;

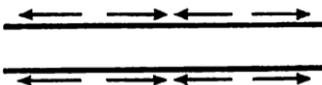
2) направленные на передвижения содержимого кишечника.

Различают следующие типы сокращений:

➤ **Ритмическая сегментация** — обеспечивается сокращениями циркулярного слоя мышц, содержимое кишечника при этом делится на части. Через некоторое время мышцы в суженных участках расслабляются, а сокращение возникает в ранее расширенных участках кишки, в результате чего химус тщательно перемешивается.



➤ **Маятникообразные сокращения** — обеспечиваются продольными мышцами. Химус при этом перемещается вперед-назад, перемешивается и медленно продвигается в направлении толстой кишки.



➤ **Перистальтические сокращения** циркулярных мышц, которым предшествует волна расслабления, обеспечивают продвижение химуса по кишечнику. Скорость распространения перистальтической волны в тонкой кишке составляет 1–2 см/с.



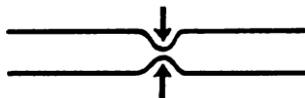
Различают:

• *пропульсивную перистальтику* — осуществляет продвижение химуса на большие расстояния;

• *непропульсивную перистальтику* — обеспечивает перемешивание пищи, передвижение ее на небольшие расстояния.

➤ **Антиперистальтические сокращения** — волна сокращений движется в обратном (оральном) направлении. Наблюдается при патологических состояниях (рвота).

➤ **Тонические сокращения** — суживают просвет кишки на большом протяжении, определяют соответствие ее емкости объему содержимого, состояние сфинктеров, создают давление в кишечнике и участвуют в регуляции перемещения содержимого из тонкого кишечника в толстый.



Регуляция моторики тонкой кишки обеспечивается миогенными, нервными и гуморальными механизмами. В основе миогенной регуляции лежат свойства гладкомышечных клеток спонтанно сокращаться, а также отвечать сокращением в ответ на растяжение миоцитов. Возбуждение с одного миоцита на другие передается через нексусы. Спонтанные сокращения кишки инициируются нейронами ауэрбахова сплетения, обладающими ритмической пейсмейкерной активностью (рисунок 15).



Рисунок 15 — Местные механизмы нервной регуляции кишечника

Важное значение в регуляции моторики имеют рефлекторные механизмы, которые реализуются через вегетативную нервную систему. Парасимпатические влияния происходят через волокна блуждающих нервов и преимущественно стимулируют моторику, симпатические – через чревные нервы и преимущественно тормозят моторику.

Для регуляции моторики тонкого кишечника большое значение имеют рефлексы от различных отделов пищеварительного тракта:

➤ *пищеводно-кишечный* — возникает при раздражении механорецепторов пищевода и проявляется в виде повышения тонуса и амплитуды перистальтических сокращений тонкой кишки;

➤ *желудочно-кишечный* — возникает в результате раздражения механорецепторов желудка при заполнении его пищей, что приводит к появлению сокращений тонкой кишки;

➤ *кишечно-кишечный* — возникает при раздражении хемо- и механорецепторов тонкой кишки и проявляется усилением сокращений нижерасположенных отделов кишечника; тормозной кишечно-кишечный рефлекс возникает во время приема пищи проявляется торможением моторики верхних отделов тонкой кишки;

➤ *ректоэнтеральный* — возникает в результате раздражения механорецепторов прямой кишки, что приводит к снижению моторики тонкого кишечника.

Установлен основной закон рефлекторной регуляции моторной деятельности желудочно-кишечного тракта: адекватное раздражение любого участка желудочно-кишечного тракта вызывает возбуждение моторики в данном и нижележащих участках и усиление продвижения содержимого в каудальном направлении от места раздражения; одновременно происходит торможение моторики и задержка продвижения химуса в вышележащих участках и отделах ЖКТ (Богач П. Г., 1961).

Моторная деятельность кишечника регулируется высшими отделами центральной нервной системы. Раздражение передних ядер гипоталамуса стимулирует моторику кишечника, а задних — тормозит. Существенные изменения в моторной активности кишечника наблюдаются при раздражении различных участков коры головного мозга. Об участии последней в регуляции моторики кишечника свидетельствует возможность выработки условных рефлексов. Известно, что при различных эмоциональных состояниях (страхе, испуге, беспокойстве и боли) происходит торможение моторики тонкого кишечника.

Гуморальными факторами, оказывающими *активирующее влияние* на моторику кишечника являются — грубая пища (черный хлеб, овощи), серотонин, гистамин, гастрин, мотилин, холецистокинин, вещество Р, вазопрессин, окситоцин, брадикинин; секретин, ВИП, ЖИП — угнетают моторику.

## **ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОЛСТОМ КИШЕЧНИКЕ**

В толстом кишечнике подвергается гидролизу оставшаяся часть непереваренных в тонком кишечнике веществ, в первую очередь растительная клетчатка. Пищеварение осуществляется ферментами сока, поступившего из тонкого кишечника, а также соком толстой кишки и ферментами микроорганизмов толстого кишечника. Вне пищеварения в толстом кишечнике происходит отделение незначительного количества сока, при механическом раздражении слизистой оно увеличивается в 8–10 раз.

Сок толстой кишки состоит из жидкого и плотного компонентов. Ферменты кишечного сока образуются и накапливаются в кишечных эпителиоцитах. После слущивания и разрушения эпителия ферменты попадают в жидкую часть сока, рН которой составляет 8,5–9,0.

Плотный компонент состоит из слущенных эпителиоцитов, лимфоидных клеток и слизи.

Активность ферментов сока толстой кишки значительно ниже, чем тонкой. В соке содержатся небольшие количества катепсинов (ферментов катализирующих гидролиз белков), пептидаз, липаз, амилаз, нуклеаз, щелочной фосфатазы (в 15–20 раз меньше, чем в тонком кишечнике).

Регуляция сокоотделения осуществляется преимущественно местными механизмами.

Продвигаясь по толстой кишке химус приобретает все более плотную консистенцию за счет активного всасывания воды (1–1,5 л/сут), что способствует формированию каловых масс (150–250 г/сут).

Одной из особенностей толстого кишечника является наличие микрофлоры ( $10^{11}$ – $10^{12}$  на 1 мл содержимого). Преобладающими микроорганизмами являются облигатные анаэробные бифидобактерии и бактероиды — почти 90 % от всех микробов. Остальные 10 % — молочнокислые бактерии, стрептококки, стафилококки, кишечная палочка и др.

*Кишечная микрофлора выполняет ряд важнейших функций для организма:*

- ферменты бактерий расщепляют целлюлозу, пектины, лигнины;
- обеспечивает механическую защиту слизистой оболочки (за счет комплементарности гликолипидов стенки бактерий гликопротеидам мембран энтероцитов);
- осуществляет ингибирование патогенных и условно-патогенных микроорганизмов;
- помогает в расщепление остатков пищеварительных веществ, в результате чего образуются кислые продукты (молочная и уксусная кислоты), токсические вещества (индол, скатол, фенол, крезол), которые обезвреживаются печенью, БАВ (гистамин, тирамин), а также водород, сернистый газ, метан;
- поддерживает равновесие между процессами брожения и гниения;
- принимает участие в инактивации ферментов пищеварительных соков;
- синтезирует витамины (К, группы В);
- стимулирует естественный иммунитет (осуществляет продукцию интерферонов, стимулирует образование Ig A);
- участвует в обмене белков, фосфолипидов, желчных и жирных кислот, билирубина, холестерина.

### ***Моторная функция толстого кишечника***

Содержимое тонкого кишечника через илеоцекальный сфинктер переходит в толстый. В обратном направлении переход химуса невозможен. Илеоцекальный сфинктер работает согласованно с пилорическим, т. е. их расслабление происходит одновременно. Это обеспечивается *бисфинктерным рефлексом* — значительное повышение давления в толстой кишке по-

вышает тонус илеоцекального сфинктера и тормозит поступление содержимого из тонкой кишки в толстую.

Для толстой кишки характерны следующие типы сокращений:

➤ **маятникообразные / гаустральные сокращения:** в результате сокращения отдельных участков циркулярного мышечного слоя стенка толстой кишки образует складки и вздутия (гаустры), движущиеся вдоль кишки за счет сокращения продольных мышечных лент (волны гаустрации). Они обеспечивают перемешивание химуса, что ускоряет всасывание воды;

➤ **перистальтические сокращения** — способствуют продвижению химуса в дистальном направлении;

➤ **антиперистальтические сокращения** — перемещают содержимое кишки в ретроградном направлении, что также ускоряет всасывание воды и приводит к сгущению содержимого;

➤ **пропульсивные / масс-сокращения** — обеспечивают продвижение химуса на большие расстояния — из поперечной ободочной в сигмовидную и прямую кишку. Прием пищи ускоряет возникновение пропульсивных сокращений;

➤ **тонические сокращения** — в норме продолжаются от 15 сек до 5 минут, на них накладываются вышеперечисленные сокращения.

Основными механизмами регуляции моторной активности толстой кишки являются рефлекторные, реализуемые преимущественно за счет интрамуральной нервной системы. В ее основе лежит способность мембран гладкомышечных клеток к спонтанной деполяризации при раздражении механорецепторов толстой кишки.

Экстрамуральная иннервация осуществляется парасимпатическими волокнами блуждающего и тазового нервов; симпатические волокна выходят из верхнего и нижнего брыжеечных узлов. Так же, как и на другие отделы желудочно-кишечного тракта, парасимпатические волокна на толстую кишку оказывают стимулирующее, а симпатические — тормозное действие.

Моторика толстой кишки возбуждается во время еды, прохождения пищи по пищеводу, раздражения хемо- и механорецепторов желудка и тонкой кишки. Стимулирует моторику раздражение рецепторов толстой кишки. Гуморально стимулируют моторику толстой кишки серотонин, глюкокортикоиды, ацетилхолин; тормозят — адреналин, глюкагон.

*Формирование кала.* В состав кала входит 3/4 воды и 1/4 плотного вещества. В плотном веществе содержится 30 % бактерий, от 10 до 20 % жира, 10–20 % неорганических веществ, 2–3 % белка и 30 % непереваренных остатков пищи, пищеварительных ферментов, слущенного эпителия. Коричневый цвет кала определяют производные билирубина — стеркобилин и уробилин. Запах создается деятельностью бактерий и зависит от бактериальной флоры каждого индивидуума и состава принимаемой пищи. Вещества, придающие калу характерный запах, — индол, скатол, меркаптаны и сероводород.

Опорожнение нижних отделов толстой кишки от экскрементов осуществляется с помощью акта **дефекации**. Раздражение рецепторов прямой кишки при ее заполнении каловыми массами и повышении давления в ней до 40–50 мм рт. ст. вызывает позыв к дефекации. Регуляция осуществляется интрамуральной нервной системой, парасимпатическими и соматическими нервами из центра дефекации, расположенного в крестцовых сегментах S<sub>1</sub>–S<sub>4</sub>. Афферентные импульсы от слизистой толстой кишки передаются по срамным и тазовым нервам в спинальный центр, откуда через парасимпатические волокна, идущие в составе этих же нервов, поступают к мышечной оболочке и сфинктерам толстой кишки (рисунок 16).



**Рисунок 16 — Рефлекс дефекации**

При реализации акта дефекации тонус внутреннего сфинктера ослабляется, возбуждается моторика. Тонус наружного сфинктера вначале повышается, а при достижении надпороговой силы раздражения тормозится, и происходит акт дефекации. Произвольный акт дефекации осуществляется при участии центров продолговатого мозга, гипоталамуса и коры больших полушарий, рефлекс вырабатывается в течение первого года жизни. Естественный акт дефекации является отчасти волевым, отчасти непроизвольным. При значительном раздражении прямой кишки происходит ее сокращение и расслабление внутреннего анального сфинктера. Произвольная часть заключается в расслаблении наружного сфинктера, сокращении диафрагмы и брюшных мышц. Это повышает внутрибрюшное давление до 220 см вод. ст. Рефлекс дефекации полностью исчезает после разрушения крестцовых сегментов спинного мозга. Разрушение спинного мозга выше этих сегментов сопровождается сохранением спинальных рефлексов дефекации, но не осуществляется произвольный компонент рефлекса.

## **ВСАСЫВАНИЕ**

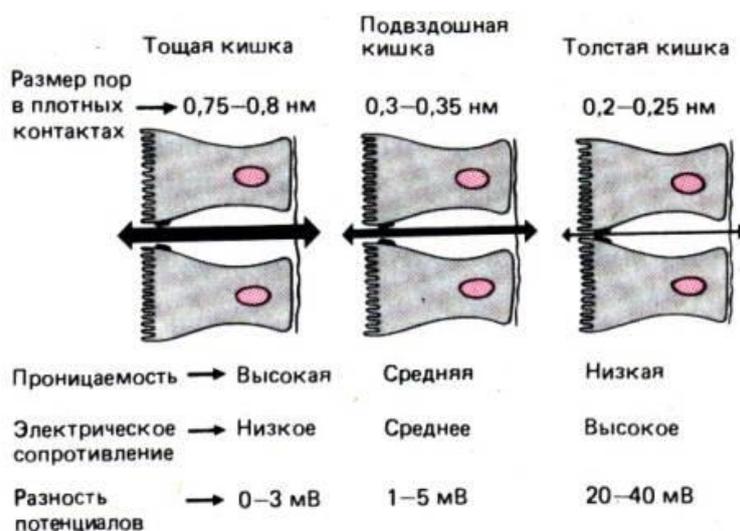
**Всасывание** — это сложный физиологический процесс транспорта веществ из просвета пищеварительного канала во внутреннюю среду организма (кровь и лимфу).

Всасывание происходит на всем протяжении пищеварительного тракта, но в разных отделах с различной интенсивностью. В полости рта питательные вещества практически не всасываются вследствие их кратковременного пребывания (15–30 сек). Однако доказательством всасывательной способности ротовой полости является быстрое поступление в системный кровоток некоторых лекарственных препаратов (валидол, нитроглицерин и др.) при их «рассасывании» в ротовой полости, что объясняется обильным кровоснабжением этого отдела пищеварительного канала.

В желудке происходит незначительное всасывание веществ. Это связано с тем, что в желудке отсутствует ворсино-подобный тип мембран и эпителиальные клетки плотно примыкают друг к другу. В желудке происходит всасывание воды, глюкозы, минеральных веществ и алкоголя.

Основными всасывающими отделами являются тонкий и толстый кишечник. Проникновение веществ из кишечника в кровь и лимфу возможно двумя путями: либо через энтероциты, либо через межклеточное пространство. При этом осуществляются следующие **виды транспорта**:

➤ **Пассивный транспорт** — происходит без затрат энергии. Осуществляется в основном через межклеточное пространство и называется **персорбцией**. Соединение между двумя соседними энтероцитами в области апикальной мембраны получило название **плотных контактов**. В местах контакта имеются тончайшие нити из белка **окклюдина**, связанные с актиновым цитоскелетом. Эта структура действует по принципу молекулярного сита. Размер пор межклеточных контактов различен и уменьшается по мере удаления в дистальные отделы кишечника. Самые большие поры имеются в 12-перстной и тощей кишке (0,75–0,8 нм), в толстой кишке диаметр пор плотных контактов заметно уменьшается (0,2–0,25 нм) (рисунок 17).



**Рисунок 17 — Различия в диаметрах пор плотных контактов, трансэпителиальной разности потенциалов и электрического сопротивления в различных отделах кишечника**

Поскольку в верхних отделах тонкого кишечника межклеточные контакты более рыхлые, чем в толстом, здесь самый высокий объем пассивного всасывания. Пассивно транспортируется вода и растворенные в ней вещества, которые способны пройти через поры.

Проницаемость для ионов определяется не только размерами пор, но и электрическими зарядами на поверхности эпителия. Апикальная мембрана энтероцитов и плотные контакты имеют отрицательный заряд, что облегчает вхождение в эти зоны ионов натрия и других положительных ионов и затрудняет вхождение хлора. Трансэпителиальная разность потенциалов, поддерживается активным транспортом натрия и увеличивается в дистальном направлении. В этом же направлении возрастает электрическое сопротивление эпителия. Этот фактор также влияет на проницаемость кишечной стенки. В отделах с большим электрическим сопротивлением – проницаемость меньше.

Различают следующие **виды пассивного транспорта**:

- **диффузия** — происходит по концентрационному градиенту (вещество перемещается из области его большей концентрации в область меньшей);
- **облегченная диффузия** — происходит при помощи переносчика, но без затрат энергии. Всасывание идет по градиенту концентрации, скорость всасывания высокая (например, транспорт фруктозы);
- **осмос** — происходит по осмотическому градиенту (вода из области с низким осмотическим давлением стремится в область с высокой осмолярностью);
- **фильтрация** — происходит по градиенту гидростатических давлений.

➤ **Активный транспорт** — осуществляется с затратами энергии.

Активный транспорт веществ происходит с помощью конформационных переносчиков, локализованных на апикальной или базолатеральной мембране энтероцита. Переносчик потребляет энергию, обладает субстратной специфичностью и определенным порогом насыщения. Активный транспорт однонаправленный и, как правило, осуществляется против электро-химического градиента с высокой скоростью.

Различают:

- **первично-активный транспорт** — для транспорта вещества используется энергия, выделяемая при гидролизе АТФ;
- **вторично-активный транспорт** — перенос вещества осуществляется против концентрационного градиента за счет энергии градиента концентрации другого вещества, создаваемого в процессе активного транспорта (например, вместе с натрием транспортируется глюкоза и некоторые аминокислоты);
- **пиноцитоз**. Некоторые макромолекулы (преимущественно белки с диаметром молекулы около 100–200 нм) присоединяются к специфическим рецепторам мембраны энтероцитов. Их присоединение сопровождается

ется активизацией сократительных белков клетки, которые образуют и закрывают полость с этим внеклеточным белком и небольшим количеством внеклеточной жидкости. При этом образуется пиноцитозный пузырек. В него выделяются гидролитические ферменты, расщепляющие этот белок. Продукты гидролиза усваиваются клетками. Пиноцитоз требует энергии АТФ и наличия  $Ca^{2+}$  во внеклеточной среде.

Основной процесс всасывания происходит в тонком кишечнике, где его интенсивность связана с площадью абсорбции. Она составляет около  $200\text{ м}^2$ , что связано с наличием в тонком кишечнике круговых складок слизистой, ворсинок и микроворсинок щеточной каемки у энтероцитов. В каждой ворсинке имеется сеть кровеносных сосудов и лимфатический капилляр, куда поступают продукты гидролиза питательных веществ (рисунок 18).

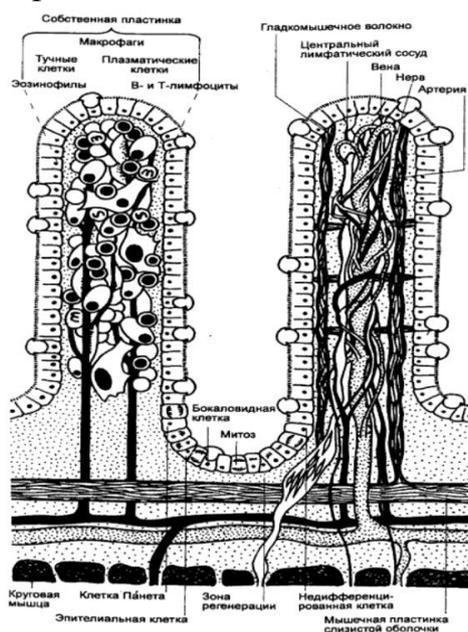


Рисунок 18 — Строение ворсинки

В ворсинке имеется гладкая мышца, благодаря сокращению которой ворсинка совершает ритмические движения с определенной частотой и функционирует как микронасос. За 1 минуту все ворсинки могут всосать из кишечника 15–20 мл жидкости. Ритмическое сокращение ворсинок способствует лучшему контакту их поверхности с содержимым кишечника и облегчает отток крови и лимфы с всосавшимися мономерами в результате сжатия кровеносных и лимфатических капилляров. На сокращение ворсинок влияют механические и химические свойства химуса (воспринимаются нервными элементами ворсинок), важным стимулятором движения ворсинок является гормон **вилликинин** (образуется в слизистой оболочке 12-перстной кишки).

### Всасывание неорганических веществ

**Вода.** Перемещение воды в ЖКТ происходит вслед за осмотически активными веществами (ионами натрия, хлора и др.). В обычных условиях

в сутки из полости пищеварительного канала в кровь переходит около 9 л воды (1,5–2 л попадает в организм с пищей, 6–7 л с секретами пищеварительных желез). Всасывание воды начинается в желудке, но наиболее интенсивно происходит в кишечнике. Этому способствует высокая проницаемость эпителиоцитов кишечника для воды, за счет наличия в их мембранах белков аквапоринов, создающих водные поры. Благодаря аквапоринам вода может быстро переходить из полости кишечника в кровь и обратно в химус по законам осмоса. Это обуславливает изотоничность химуса по отношению к плазме крови на всем протяжении пищеварительного тракта. Наиболее интенсивное всасывание воды происходит в тонком кишечнике (60 % всасывается в 12-перстной, 20 % — в подвздошной кишке), до толстого кишечника доходит около 1,5 л, 100–150 мл выделяется с каловыми массами.

### *Минеральные соли*

*Всасывание натрия* происходит активным и пассивным механизмами. Активный транспорт натрия связан с работой Na-K-АТФ-азы (натриевый насос). Натриевый насос выкачивает натрий через базолатеральную поверхность клетки, в клетку же натрий входит пассивно по электрохимическому градиенту. При вторично-активном транспорте вместе с натрием транспортируются еще гексозы, аминокислоты, некоторые водорастворимые витамины, а в нижних отделах подвздошной кишки желчные кислоты. Пассивный транспорт натрия осуществляется через межклеточное пространство с током воды и составляет около 80 % от всего количества всасываемого натрия.

*Ионы  $K^+$*  всасываются преимущественно пассивным транспортом по градиенту концентрации.

*Ионы хлора* всасываются частично вместе с натрием, частично обмениваются на анион  $HCO_3^-$ .

*Кальций* транспортируется активным механизмом, но при высоких его концентрациях возможен пассивный транспорт. Всасывание происходит в верхних отделах тонкой кишки при участии кальцийсвязывающего белка щеточной каемки, который находится под контролем витамина  $D_3$  и паратгормона. Из энтероцита в межклеточное пространство ионы кальция активно транспортируются при участии  $Ca^{2+}$ -насоса или  $Na^+/Ca^{2+}$ -обменного механизма.

С пищей ежедневно поступает 10–20 мг *железа* и только 1–2 мг всасываются. Поступление железа в кровь происходит преимущественно в 12-перстной кишке. Железо всасывается либо в форме гема (из мясных продуктов), либо в виде свободного железа. Установлено, что двухвалентное железо всасывается лучше, чем трехвалентное. Витамин С способствует всасыванию железа тем, что превращает его из трехвалентного в двухвалентное, а также препятствуя образованию нерастворимых комплексов железа в химусе. Соляная кислота, вырабатываемая в желудке, способна разрушать нерас-

творимые комплексы железа, и тем самым, облегчать его всасывание. Процесс всасывания железа состоит из 4-х последовательных этапов:

1) железо транспортируется через апикальную мембрану в энтероцит при участии специфического переносчика;

2) в энтероците железо соединяется с железосвязывающим белком *апоферритином* и образуется *ферритин*;

3) для дальнейшего транспорта железо должно отсоединиться от ферритина и присоединиться к внутриклеточному белку-переносчику, который обеспечит выведение железа через базолатеральную мембрану в межклеточное пространство;

4) в межклеточном пространстве железо соединяется с белком-переносчиком *трансферрином* и поступает в кровь.

Таким образом, количество всосавшегося железа зависит от количества внутриклеточного белка ферритина и внеклеточного трансферрина.

### **Всасывание органических веществ**

**Углеводы**, пройдя поэтапный ферментативный гидролиз, в конечном итоге, расщепляются до моносахаридов — глюкозы, галактозы и фруктозы, и всасываются в основном в тонком кишечнике. Глюкоза и галактоза всасываются натрийзависимым вторично-активным транспортом; фруктоза — путем облегченной диффузии. Однако при высокой концентрации углеводов в кишечнике их всасывание может происходить и пассивным путем (диффузия, облегченная диффузия). Из эпителиоцитов через базолатеральные мембраны моносахариды транспортируются в межклеточную жидкость по градиенту концентрации без участия ионов натрия, а оттуда — **в кровь**.

Всасывание углеводов увеличивается под влиянием гормонов коры надпочечников (глюкокортикоидов), гипофиза, щитовидной железы, серотонина, ацетилхолина; уменьшается — при действии соматостатина и гистамина.

**Белки** в пищеварительный тракт поступают с пищей, с пищеварительными соками и извлекаются из отторгнутых энтероцитов. В результате их гидролиза, с помощью различных пептидаз образуются ди-, трипептиды, аминокислоты. Основная часть белков всасывается в тонком кишечнике и только 10 % всасывается в толстой кишке. Ди- и трипептиды поступают в клетку активным или пассивным путем и в цитозоле подвергаются гидролизу ферментами клетки. Аминокислоты, образуемые на мембране щеточной каймы, сразу поступают на транспортный конвейер. Существуют 4 основные транспортные системы: для нейтральных, двуосновных, дикарбоновых аминокислот и для иминокислот. Транспорт аминокислот натрийзависимый. Аминокислоты одной группы конкурируют за переносчик, поэтому если концентрация какой-либо аминокислоты находится за пределами насыщения — другие аминокислоты могут не всосаться.

Выход продуктов гидролиза белков из энтероцита **в кровь** происходит путем облегченной диффузии.

Незначительное количество белка (из материнского молока, иммуноглобулины, ферменты) может всасываться путем пиноцитоза.

*Липиды* у человека наиболее активно всасываются в 12-перстной кишке и верхнем отделе тощей кишки. Ведущую роль в процессе всасывания играют соли желчных кислот. Жирные кислоты с длинными цепями и моноглицериды образуют с желчными кислотами простые или смешанные мицеллы. Смешанная мицелла содержит внутри кроме жирных кислот холестерин, лецитин, моноглицериды. На поверхности такой мицеллы находятся гидрофильные группы желчных кислот. Благодаря этому мицелла проходит прилегающий к слизистой водный слой, слой слизи щеточной каемки и распадается, после чего липиды проникают в клетку путем пассивной диффузии (при высокой концентрации желчных кислот в химусе). И только в подвздошной кишке, где концентрация желчных кислот низкая, транспорт липидов в эпителий может происходить активным путем.

В энтероцитах из моноглицеридов и жирных кислот происходит ресинтез собственных жиров и липидов, которые в виде **хиломикронов** всасываются **в лимфатический сосуд** ворсинки. Хиломикроны содержат кроме триглицеридов большее или меньшее количество белка, в связи с чем образуются липопротеины различной плотности. В энтероците идет образование фосфолипидов, ретерификация холестерина, возможен синтез нового холестерина. Жирные кислоты со средними и короткими цепями всасываются путем диффузии непосредственно в кровь.

Жирорастворимые витамины (А, Д, Е, К) всасываются с участием солей желчных кислот. Водорастворимые витамины всасываются за счет диффузии (аскорбиновая кислота, рибофлавин), путем облегченной диффузии с помощью переносчика (витамин В<sub>12</sub>), либо вторично-активным транспортом.

**БАЗОВЫЕ КОНСТАНТЫ ПИЩЕВАРЕНИЯ**

Показатель	Значение
Слюна: количество в сутки рН	1,5 л 5,8–7,8
Желудочный сок: количество в сутки рН	2,0–2,5 л 1,5–1,8
Панкреатический сок: количество в сутки рН	1,5–2,0 л 7,8–8,4
Желчь: количество в сутки рН	0,5–1,5 л 7,3–8,0
Сок тонкого кишечника: количество в сутки рН	2,5 л 7,2–8,6
Сок толстого кишечника: рН	8,5–9

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Зинчук, В. В.* Нормальная физиология. Краткий курс : учебное пособие / В. В. Зинчук, О. А. Балбатун, Ю. М. Емельяничик; под ред. В. В. Зинчука. — Минск : Выш. шк., 2010. — 431 с.
2. Нормальная физиология: курс лекций / В. И. Кузнецов [и др.]; под ред. В. И. Кузнецова. — Витебск: Изд-во ВГМУ, 2003. — 611 с.
3. Нормальная физиология: учебник: в 2 ч. / А. И. Кубарко, А. А. Семенович, В. А. Переверзев; под ред. А. И. Кубарко. — Минск: Высшая школа, 2013. — Ч. 1. — 542 с.
4. Нормальная физиология: учебник. В 2 ч. Ч. 2 / А.И. Кубарко [и др.]; под ред. А. И. Кубарко. — Минск : Выш. шк., 2014. — Ч. 2. — 604 с.
5. Нормальная физиология: учебник для вузов / под общ. ред. Б. И. Ткаченко. — М. : ГЭОТАР-Медиа, 2012. — 688 с.
6. *Орлов, Р. С.* Нормальная физиология : учебник для вузов / Р. С. Орлов, А. Д. Ноздрачева. — М. : ГЭОТАР-Медиа, 2005. — 696 с.
7. *Питкевич, Э. С.* Основы физиологии человека: курс лекций для студентов медико-диагностического факультета / Э. С. Питкевич, Ю. И. Брель. — Гомель, 2011. — 311 с.
8. *Судаков, К. В.* Нормальная физиология : учебник для вузов / К. В. Судаков. — М.: Медицинское информационное агентство, 2006. — 920 с.
9. Физиология человека: учебник для вузов / В. М. Покровский [и др.]; под общ. ред. В. М. Покровского, Г. Ф. Коротько. — М.: Медицина, 2003. — 656 с.
10. Физиология человека: учебник для вузов / Н. А. Агаджанян [и др.]; под общ. ред. Н. А. Агаджаняна, В. И. Циркина. — Н. Новгород: Изд. НГМА, 2003. — 528 с.
11. Физиология человека: учебник для вузов / Е. Б. Бабский [и др.]; под общ. ред. Г. И. Косицкого. — М.: Медицина, 1985. — 544 с.
12. Физиология человека: учебник для студ. высш. мед. проф. образования / Н. А. Агаджанян [и др.]; под ред. В. М. Смирнова. — 4-е изд., испр. — М.: Издательский центр «Академия», 2012. — 480 с.
13. Физиология и основы анатомии: учебник для вузов / под ред. А. В. Котова, Т. Н. Лосевой. — М.: Медицина, 2011. — 1052 с.

Учебное издание

**Медведева** Галина Александровна

**ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ**

**Учебно-методическое пособие  
для студентов 2 курса всех факультетов медицинских вузов**

Редактор *Т. М. Кожемякина*  
Компьютерная верстка *А. М. Терехова*

Подписано в печать 14.02.2017.  
Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Бумага офсетная 80 г/м<sup>2</sup>. Гарнитура «Гаймс».  
Усл. печ. л. 2,79. Уч.-изд. л. 3,05. Тираж 165 экз. Заказ № 80.

Издатель и полиграфическое исполнение:  
учреждение образования «Гомельский государственный медицинский университет».  
Свидетельство о государственной регистрации издателя,  
изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/46 от 03.10.2013.  
Ул. Ланге, 5, 246000, Гомель.