

Роль эндогенных образований в формировании химуса у рыб и птиц

Е.П. Полякова, М.Е. Барбосова, Л.Х. Казакова

ФГБОУ ВПО Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия имени К.А. Тимирязева, Москва

Контактная информация: к.б.н. Казакова Лейли Хыдыркулыевна, scolt@mail.ru

В опытах на разных классах позвоночных (цыплятах-бройлерах и рыбах) изучали структуру химуса желудочно-кишечного тракта и механизмы его формирования. Авторы разработали методику деления химуса на эндогенные и экзогенные образования, с помощью которой определили соотношение этих образований химуса в разных отделах ЖКТ указанных животных. Установили, что по весу химус на 85-99% состоит из гидратированной полостной слизи сложного состава, которой дали название «плотная эндогенная фракция химуса» (ПЭФ), и на 1-16% из пищевых частиц. Авторы выдвигают гипотезу, что ПЭФ играет важную роль в формировании структуры химуса и является основным эндогенным образованием, организующим полостной гидролиз и обеспечивающим направленное движение нутриентов к апикальной поверхности энтероцитов.

Ключевые слова: энтеральное пищеварение, структура химуса, полостная слизь, цыплята-бройлеры, рыбы.

Введение

Механизм усвоения организмом питательных веществ из пищи интересовал исследователей во все времена. Первые экспериментальные данные в этом направлении были получены в балансовых опытах. Фистульные методы, предложенные академиком И.П. Павловым, позволили изучить химический состав содержимого желудочно-кишечного тракта. Следующим этапом изучения механизма усвоения питательных веществ организмом стала предложенная А.М. Уголевым теория пристеночного (мембранного) пищеварения, в которой основную функцию финального гидролиза приписывают уникальному строению слизистой оболочки с её энтероцитами,

щёточной каймой и гликокаликсом. Однако в этой схеме не учитывается слой слизи, покрывающий слизистую оболочку по всей длине кишечника, который был назван слизистыми наложениями, и который продукты полостного гидролиза должны преодолевать на пути к апикальной поверхности слизистой оболочки. Изучением свойств этого слоя в 1980-х гг. занималась группа учёных (И.А. Морозов, Ю.А. Лысыков, Б.В. Питран и др.).

Однако представления о полостном пищеварении и о химусе как таковом полностью не сформировались. Определение химусу, данное ещё Е.С. Лондоном в 1924 г. как «смеси пищевых частиц и пищеварительных соков», до сих пор является господствующим.

В теории пристеночного пищеварения А.М. Уголева [11] химус рассматривается так: «...ферменты растворены в жидкой фазе, и их перемещение определяется законами теплового движения. В связи с этим, возможна любая ориентация активных центров ферментов относительно субстратов, причём структурная организация ферментных систем ограничена или невозможна», то есть химус рассматривается как механическая смесь ПЧ с ферментами, в которой господствует броуновское движение.

Однако исследования последних десятилетий [1, 3, 4, 5, 10, 13] показали, что полостное пищеварение как первый этап обмена веществ и энергии животного организма представляется сложным многоступенчатым процессом. В 1950-х гг. А.Д. Синещёков экспериментально показал, что химус всех отделов кишечника гомеостатизируется независимо от принятого корма [10]. Это явление не имело объяснения, пока Гальперин, рассматривая химус под микроскопом, не обнаружил, что пищевые частицы составляют не более 30% от объёма плотной фазы химуса, а основная её часть состоит из рыхлых эндогенных структур, в состав которых входят десквамированные энтероциты, слизистые наложения, секреты бокаловидных клеток, секреты пищеварительных желез и т.д. [3]. В настоящее время содержимое желудочно-кишечного тракта животных и человека рассматривается как гомеостатизированная среда, состав которой мало зависит от химического состава рациона и достаточно близок к составу плазмы крови. Однако вопросы о том, каковы механизмы энтерального гомеостаза и насколько универсально это явление, остаются за пределами понимания ученых.

В лаборатории минерального обмена на кафедре физиологии, морфологии и

биохимии животных РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева эта среда получила название «плотная эндогенная фракция химуса», здесь же была разработана методика разделения (фракционирования) химуса на эндогенные и экзогенные составляющие и экспериментально определено их объёмное соотношение. Эти опыты были проведены на курах, кроликах, овцах, козах и крупном рогатом скоте [5, 7, 8, 12], авторы показали, что на долю эндогенных образований приходится от 70 до 90% объёма нативного химуса.

Цель наших исследований – изучить структуры химуса позвоночных животных, находящихся на разных ступенях эволюционного развития, с разным типом питания.

Материалы и методы

Объектами исследований являлись цыплята-бройлеры и рыбы.

Первый опыт проводился на цыплятах-бройлерах отечественного кросса «Смена-7». Цыплята получали полноценный сбалансированный комбикорм по схеме с трехразовой сменой рациона: стартовый комбикорм (ПК 5-1) использовался до 14-суток; ростовой (ПК 5-2) – с 15 до 28 суток; и финишный (ПК 5-3) – с 29 до 42 суток. Кормление осуществлялось два раза в день, утром и вечером. Убой подопытной птицы производили в возрасте 42 дней через 2 ч после кормления методом обескровливания в соответствии с рекомендациями FELASA (Federation of European Laboratory Animal Science Associations). Во время каждого убоя производилось вскрытие цыплят и отбор образцов химуса из пяти отделов желудочно-кишечного тракта: зоба, мускульного желудка, двенадцатиперстной, тощей и прямой кишок. Из

каждого отдела отбирали 2 образца химуса: первый – для исследования цельного химуса, а второй образец химуса желудочно-кишечного тракта по разработанной на кафедре методике разделяли на отдельные фракции: очищенные от эндогенных примесей непереваренные пищевые частицы (ПЧ), растворимая фракция (РФ) и плотная эндогенная фракция химуса (ПЭФ). После высушивания всех исследуемых биологических проб в сушильном шкафу при температуре 105°C определяли содержание сухого вещества и рассчитывали относительное содержание каждой фракции в цельном химусе.

Объектом исследований во втором опыте были рыбы: ленский осётр (*Acipenser baeri*), ручьевая форель (*Parasalmo mykiss*) и клариевый сом (*Clarias gariepinus*). Рыб брали из промышленных условий, где они содержались по

технологии, рекомендованной для каждого вида. В лабораторных условиях рыб содержали в аквариумах с водопроводной дехлорированной водой объемом 400 л при температуре 27°C, ежедневно производили подмену 1/3 объема воды. Рыбы получали комбикорм «AQUAVALENT» FM 44/18 EX по поедаемости. Таким образом, рыб содержали 3 мес., после чего убивали через 1 ч после кормления, извлекали желудочно-кишечный тракт и разделяли его на отделы (желудок, проксимальный и дистальный отделы кишечника), из которых извлекали химус, и далее каждый образец химуса исследовали также как в первом опыте.

Результаты и их обсуждение

На рис. 1 показан процент сухого вещества в содержимом зоба, мускульного желудка и в химусе двенадцатиперстной, тощей и прямой кишки цыплят-бройлеров.

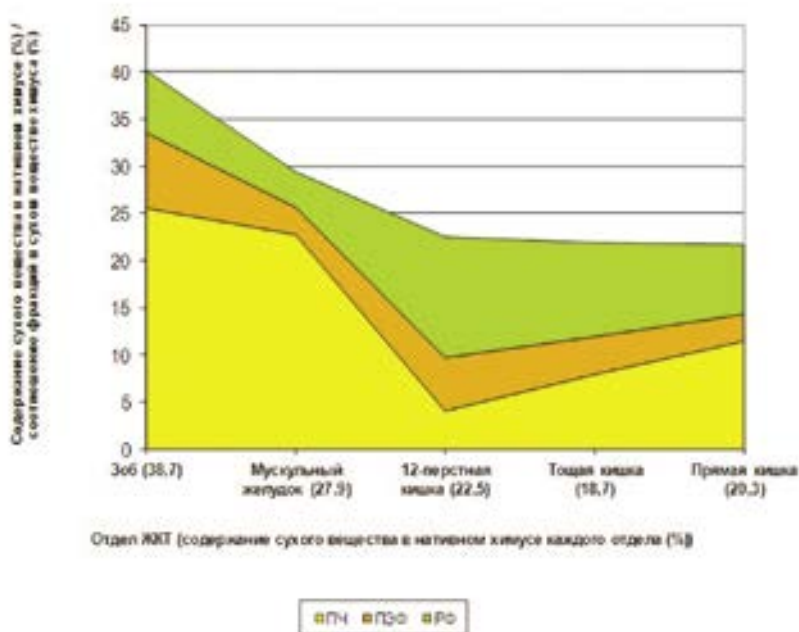


Рис. 1. Содержание сухого вещества в нативном химусе разных отделов желудочно-кишечного тракта и соотношение фракций в сухом веществе химуса цыплят-бройлеров.

ров. Максимальная концентрация сухого вещества отмечена в содержимом зоба (38,5%), далее этот показатель достоверно снижается в мускульном желудке (27,9%) из-за выделения секрета из самого зоба и железистого желудка. В кишечнике (двенадцатиперстной, тощей, прямой) масса сухого вещества практически не меняется и составляет 19-22%.

На том же рис. представлено соотношение фракций в сухом веществе содержимого всех отделов ЖКТ. Содержимое зоба и желудка ещё не является химусом, и, как видно из рис. 1, максимальная доля ПЧ в содержимом зоба и желудка составляет соответственно 66,0% и 81,5%. В сухом химусе двенадцатиперстной кишки на долю ПЧ приходится только 18%, после чего содержание ПЧ закономерно увеличивается до 36,3% в химусе тощей и до 53,4% в прямой кишках.

В противоположность этому, доля РФ в сухом веществе химуса закономерно увеличивается, достигая максимума (56,8%) в двенадцатиперстной кишке, после чего закономерно снижается до 34,4% в прямой. Содержание ПЭФ в хи-

мусе желудочно-кишечного тракта изменяется в меньшей степени и находится во всех отделах примерно на одном уровне.

В нативном же химусе растворимая фракция и плотная эндогенная фракция образуют единую функциональную систему. Влага, составляющая в химусе 80-85%, удерживается мукополисахаридами ПЭФ, и вместе с ней образует гидратированную ПЭФ, которая и составляет энтеральную среду, в которой распределены ПЧ. На рис. 2 нами показано количественное соотношение ПЧ и гидратированной ПЭФ в нативном химусе.

Из рис. 2 видно, что на долю пищевых частиц в содержимом желудка приходится 27,24%, в двенадцатиперстной кишке – только 4,80%, в тощей – 9,48%, в прямой – 13,68%. Весь остальной объем химуса занимает гидратированная слизь.

У рыб с разным типом питания содержание сухого вещества в цельном химусе изменяется несколько иначе, чем у цыплят-бройлеров. Так, у клариевого сома, всеядного животного, в рационе которого в нашем опыте преобладали растительные корма, процент сухого ве-

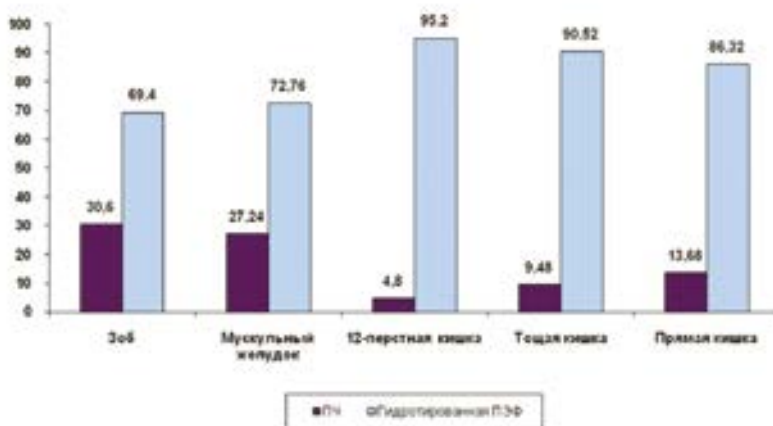


Рис. 2. Соотношение пищевых частиц и энтеральной среды в нативном химусе цыплят-бройлеров, %.

щества в химусе разных отделов кишечника изменялся незначительно: от 18% в желудке до 11% в проксимальном отделе кишечника и до 15% в дистальном отделе (рис. 3). У ручьевой форели, которая, как хищник, питалась мясными продуктами, процент сухого вещества в цельном химусе закономерно снижался с 35% в желудке до 14% в дистальном отделе кишечника (рис. 4). У бентософага осетра сухая масса цельного химуса изменялась от 23% в содержимом желудка до 16% в дистальном отделе кишечника (рис. 5). Это говорит о том, что тип питания влияет на динамику содержания сухой массы цельного химуса. Однако при разложении сухого химуса этих рыб на фракции (рис. 3-5) нами показано, что соотношение фракций в сухом химусе у этих рыб и цыплят-бройлеров примерно одинаково, при наличии некоторых различий. Так, у всех трёх рыб доля сухой

массы ПЧ относительно сухого химуса существенно ниже с идентичной динамикой по мере эвакуации химуса.

Доля сухой массы РФ в химусе рыб существенно выше, чем у цыплят-бройлеров, и по мере эвакуации химуса в нижележащие отделы у сома возрастает, а у форели и осетра снижается в меньшей степени, чем у цыплят-бройлеров. Это связано с тем, что у наземных животных более высокая абсорбция воды из химуса толстого кишечника.

Доля сухой массы ПЭФ у всех трех видов рыб составляет 23-30% и менее всего изменяется по мере эвакуации его в нижележащие отделы ЖКТ. Однако в нативном химусе кишечника рыб на долю ПЧ, как это видно из рис. 6-8, приходится от 1 до 4%, остальной объем занимает гидратированная ПЭФ. В содержимом желудка гидатированная ПЭФ занимает от 84 до 98% объема.

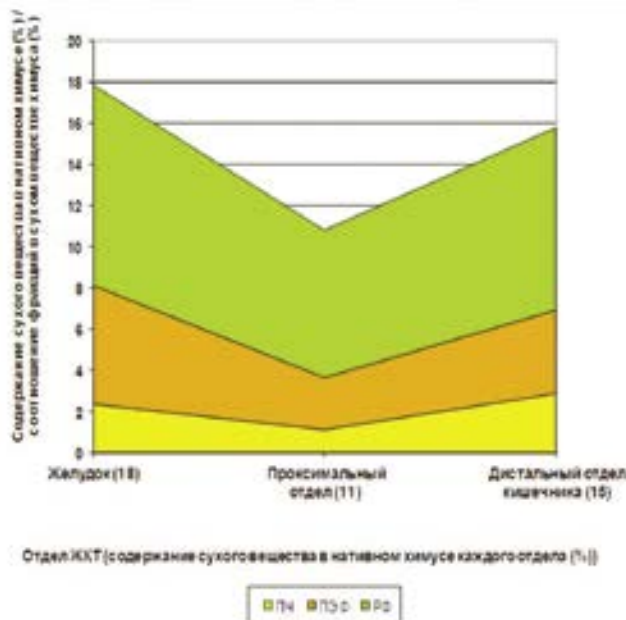


Рис. 3. Содержание сухого вещества в нативном химусе разных отделов желудочно-кишечного тракта и соотношение фракций в сухом веществе химуса клариевого сома (*Clarias gariepinus*).

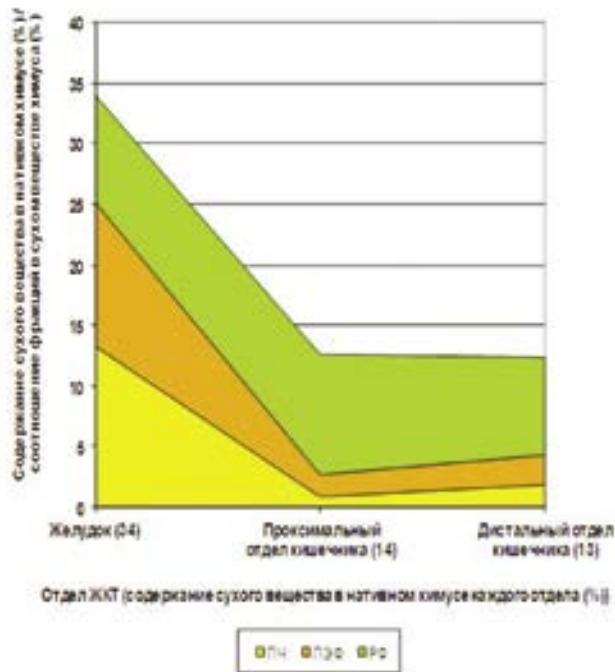


Рис. 4. Содержание сухого вещества в нативном химусе разных отделов желудочно-кишечного тракта и соотношение фракций в сухом веществе химуса ручьевой форели (*Parasalmo mykiss*).

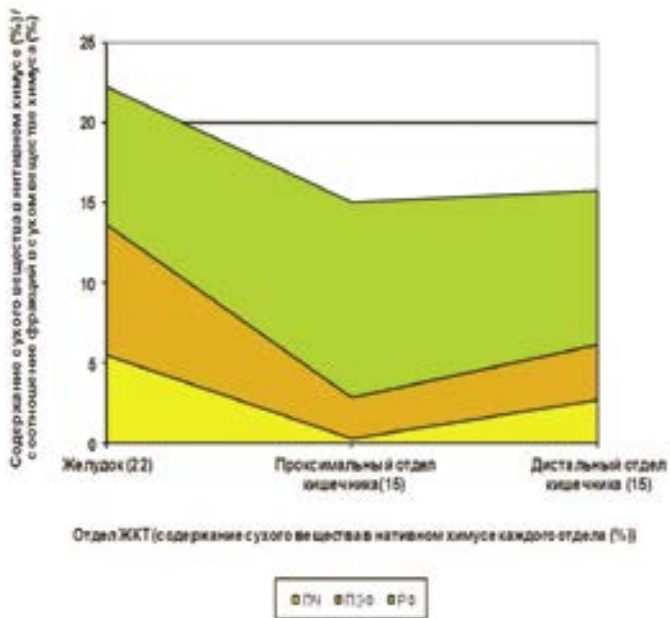


Рис. 5. Содержание сухого вещества в нативном химусе разных отделов желудочно-кишечного тракта и соотношение фракций в сухом веществе химуса ленского осетра (*Acipenser baeri*).

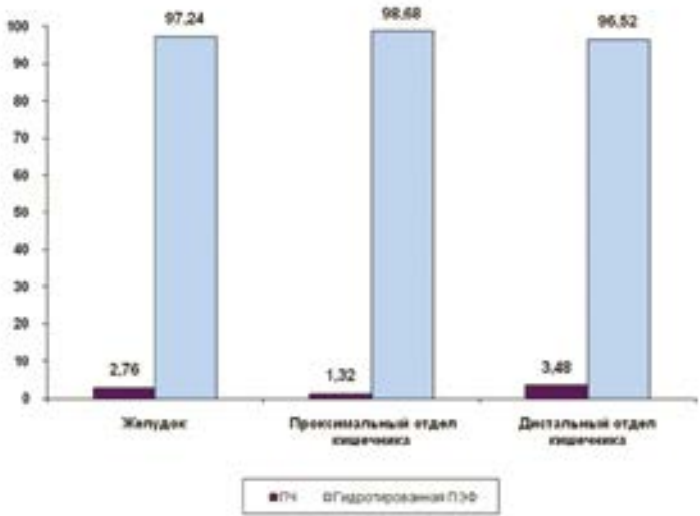


Рис. 6. Соотношение пищевых частиц и энтеральной среды в нативном химусе клариевого сома (*Clarias gariepinus*), %.

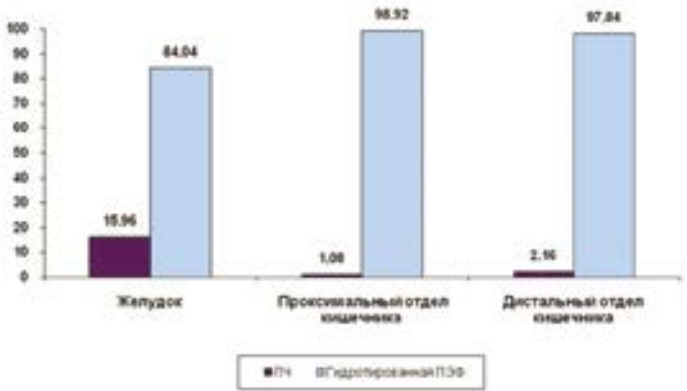


Рис. 7. Соотношение пищевых частиц и энтеральной среды в нативном химусе ручьевой форели (*Parasalmo mykiss*), %.

Таким образом, мы показали, что наши данные о структуре химуса цыплят-бройлеров и рыб с разным типом питания идентичны структуре химуса других видов животных [5, 7, 8, 12]. Это подтверждает гипотезу о том, что основная масса нативного химуса (до 90%) – это гидратированная плотная эндогенная фракция (слизь), которая силь-

но разбавляет поступающую из желудка пищу большим количеством эндогенных образований (секреты застенных и кишечных желёз, бокаловидных клеток, отторгающиеся энтероциты). Давно известно, что слизи в кишечнике много, но мы впервые разработали методику разделения эндогенных и экзогенных образований и определили их количе-

ственные соотношения. Мы показали, что у разных видов животных с разным типом питания в химусе одинаковое соотношение экзогенных и эндогенных образований.

Такая масса слизи не может выполнять только защитную функцию, как это принято считать. По-видимому, слизь в таком количестве физиологически необходима и в процессах пищеварения выполняет собственную специфическую функцию. Вероятно, она же (гидратированная слизь) обеспечивает и гомеостатичность химуса в целом. Ранее методом малоугловой рентгеновской дифракции нами было показано, что рентгенограммы от различных ПЭФ ЖКТ очень похожи [13, 14].

Согласно литературным данным, слизь представляет собой мукополисахаридные образования, взаимодействие которых друг с другом через катионные мостики определяет физико-химическое состояние формируемой ими среды – гель или золь [3, 6, 14]. В основе плотной эндогенной фракции – полостная слизь. Поэтому структура плотной эндогенной фракции аналогична структу-

ре слизистых образований разного происхождения (кожная слизь рыб, слизь верхних дыхательных путей, слюны и т.п.). Рентгеноструктурный анализ ПЭФ разных отделов ЖКТ кролика, проведенный нами совместно с учеными-биофизиками, показал структурированность слизистых образований данной составляющей химуса. Наиболее упорядоченный характер мицелл мукополисахаридов ПЭФ характерен для химуса двенадцатиперстной кишки [2, 9].

Выводы

Данные, полученные нами ранее [5, 7, 8, 12], и результаты этих опытов дают право пересмотреть традиционный взгляд о защитной роли полостной слизи: по-видимому, она выполняет и важные физиологические функции.

Во-первых, плотная эндогенная фракция, составляя большую часть химуса кишечника, определяет гомеостазирование химуса в целом каждого отдела ЖКТ путем эндогенного регулирования.

Во-вторых, она обеспечивает контакт экзогенного субстрата с гидролитиче-

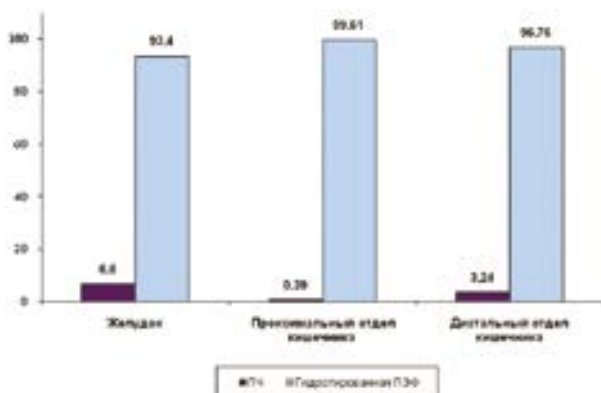


Рис. 8. Соотношение пищевых частиц и энтеральной среды в нативном химусе ленского осетра (*Acipenser baeri*), %.

скими ферментами поджелудочного и кишечного соков в полости кишки путём обволакивания каждой пищевой частицы слоем слизи с фиксированными на ней гидролитическими ферментами.

В-третьих, в желудке каждая пищевая частица прошла подготовительную обработку под действием соляной кислоты, которая её разрыхлила и привела к образованию в пищевой частице микропор. Мы предполагаем, что эти микропористые пространства в проксимальной части кишечника заполняются слизистыми компонентами с фиксированными на них гидролитическими ферментами. Таким образом, полостное пищеварение в нашей схеме не является низкоэффективным, поскольку контакт пищевой частицы с полостным ферментом не имеет вид случайного события. По нашим представлениям, пищевая частица в полости кишки подвергается гидролизу не только снаружи, но и изнутри.

В-четвертых, ПЭФ, составляя большую часть химуса, неминуемо вступает в контакт со слизистыми наложениями. При этом образуется структурируемая система транспорта между полостью кишки и щеточной каймой слизистой оболочки, обеспечивающая направленное и регулируемое движение нутриента к энтероцитам через систему гликокаликса.

Список литературы

1. Алиев А.А. Обмен веществ у жвачных животных. - М. НИЦ «Инженер». 1997.
2. Вазина А.А., Симонова Н.Б., Герасимов В.С., Полякова Е.П. Изучение слизи разных отделов ЖКТ методом малоугловой рентгеновской дифракции. Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии. Прил. 17. Т. XII. № 5 (Мат-лы 8 Российской гастроэнтерологической недели). - М. 2002.

3. Гальперин Ю.М., Лазарев П.И. Пищеварение и гомеостаз. - М.: Наука. 1986. 304 с.
4. Георгиевский В.И., Полякова Е.П. Кишечный химус и процессы всасывания: новые аспекты // Актуальные проблемы биологии в животноводстве. - Боровск. 1997. 128 с.
5. Георгиевский В.И., Полякова Е.П., Шевелёв Н.С. Динамика формирования химуса в желудочно-кишечном тракте жвачных // Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии и колопроктологии. Прилож. 11. Т. X. № 5. (Мат-лы 6 гастроэнтерологической недели). - М. 2000. С. 50.
6. Железная А.Н. Муцины – новый подкласс гликопротеидов // Успехи биологии. 1997. Т. 37. С. 115-146.
7. Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А., Барбосова М.Е. Абсорбция аминокислот, кальция и марганца в разных отделах желудочно-кишечного тракта кур в зависимости от уровня марганца в рационе // Проблемы биологии продуктивных животных. 2013. № 1. С. 75-84.
8. Ревякин А.О. Энтеральный обмен и абсорбция минеральных элементов у коз при различном содержании цинка в рационе: дисс... канд. биол. наук - 03.00.13. - М. 2006. 120 с.
9. Симонова Н.Б., Полякова Е.П. Рентгенодифракционное и рентгенофлуоресцентное исследование слизи разных отделов желудочно-кишечного тракта кролика (Мат-лы национальной конференции по применению рентгеновского, синхротронного излучения нейтронов и электронов для исследования материалов). - М. 2003. 163 с.
10. Синицёв А.Д. Биология питания сельскохозяйственных животных. - М.: Колос. 1965. 145 с.
11. Уголев А.М. Мембранное пищеварение. - Л.: Наука. 1972. 358 с.
12. Шевелёв Н.С., Полякова Е.П., Лабунская Н.А. Слизистые образования и их роль в обмене минеральных элементов у валухов // Доклады ТСХА. – М.: Изд. МСХА. 2002. Вып. 274. С. 205-210.
13. Шлыгин Г.К. Межорганный обмен нутриентами и пищеварительная система. - М.: Изд-во МГУ. 1997. 136 с.
14. Allen A., Carroll N.J.H., Hirst B.H., Kaura R. High viscosity mucus glycoproteins aggregate in cat gastric juice following secretion // J. Physiol. 1984. Vol. 349. P. 111-116.

The role of endogenous formations in the formation of chyme in fish and birds

E.P. Polyakova, M.E. Barbosova, L.Kh. Kazakova

The structure of the chyme of the gastrointestinal tract and the mechanisms of its formation were studied in experiments on different classes of vertebrates. The authors have developed a technique of separation the chyme to endogenous and exogenous formations to determine the ratio of these chyme formations in different parts of the gastrointestinal tract of said animal. Found that chyme weight at 85-99% consists of hydrated cavitary mucus complex composition, which was named “a dense endogenous fraction” (DEF), and 1-16% of the food particles. The authors hypothesize that DEF plays an important role in texturing the structure of the chyme and is the main endogenous formation of organizing luminal hydrolysis and provide directional movement of nutrients to the apical surface of enterocytes.

Key words: enteric digestion, chyme structure, cavernous mucus, fish, chicken broiler.