



ЛЕКЦІЯ №15

з курсу «Фізіологічна екологія»

на тему: «Еколого-фізіологічна

характеристика харчування, харчодобувної

діяльності та травлення»

Викладач курсу: доцент кафедри
фізіології, імунології і біохімії
з курсом цивільного захисту та медицини
Григорова Наталя Володимирівна

ПЛАН



1. Типи харчування тваринних організмів.
2. Типи травлення.
3. Адаптація травних ферментів.
4. Адаптації рухової функції травного тракту.
5. Прийом їжі та типи харчодобувної діяльності.
6. Симбіонтне харчування та травлення.
7. Випадіння харчових рефлексів та фізіологічне голодування

РЕКОМЕНДОВАНА ЛІТЕРАТУРА



1. Гончаренко М. С., Бойчук Ю. Д. Екологія людини : підручник. Суми : Університетська книга. 2023. 400 с.
2. Дуденко Н. В., Павлоцька Л. Ф., Артеменко В. С. Основи фізіології та гігієни харчування : підручник. Суми : Університетська книга, 2023. 558 с.
3. Дуденко Н. В., Павлоцька Л. Ф., Димитрієвич Л. Р. Основи фізіології, гігієни харчування та проблеми безпеки харчових продуктів : навч. посібник. Суми : Університетська книга, 2023. 441 с.
4. Зубар Н. М. Основи фізіології та гігієни харчування : підручник. Київ : Центр навчальної літератури, 2019. 330 с.
5. Екологічна фізіологія людини : навч. посіб. для студентів спеціальності 091 Біологія, освітньо-професійних програм Біологія, Лабораторна діагностика / укладачі : Т. Ф. Поручинська, І. Ф. Пасичнюк, А. І. Поручинський. Луцьк : ВНУ імені Лесі Українки, 2021. 272 с.
6. Мазуркевич А. Й., Карповський В. І., Камбург М. Д., Федорук І. С. Фізіологія тварин. Вінниця : Нова книга, 2012. 424 с.
7. Петрук В. Г., Васильківський І. В., Петрук Р. В., Іщенко В. А., Трач І. А. Екологія з основами біобезпеки. Частина 1. Інгрєдієнтне забруднення : навч. посібник для практ. занять. Херсон : Олді-плюс, 2019. 196 с.

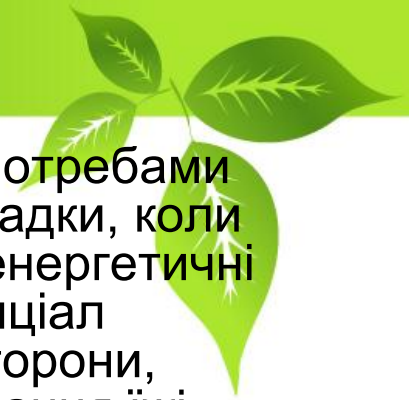
1. Типи харчування тваринних організмів



Речовини, які перетворюються тваринами в енергію росту, розмноження, рухової активності та ін., а також ті, що використовуються ними у процесі життєдіяльності та для підтримки структур свого тіла, можуть бути розділені на невелику кількість груп. Це біополімери – білки, вуглеводи, жири, а також вітаміни, вода, неорганічні солі. Однак, процеси харчування, перетравлювання, всмоктування та засвоєння харчових речовин у різних тварин відрізняється виключним різноманіттям. Таким же різноманіттям відрізняються і харчові зв'язки тварин із зовнішнім світом. Ці зв'язки та їх класифікація засновані на вивченні характеру їжі, яку приймають тварини даного виду. При вивченні харчових зв'язків в екології прийнято розрізняти **еврифагію**, тобто харчування різноманітною їжею (часто і рослинною, і тваринною) та **стенофагію** – харчування однорідною їжею. Інколи розрізняють **монофагію**, тобто харчування одним видом їжі, **олігофагію** – небагатьма видами їжі, та **поліфагію** – харчування різноманітною їжею (всеїдність).



Однак, незважаючи на все це різноманіття форм харчових (трофічних) зв'язків тваринних організмів із зовнішнім світом, кінцевий їх підсумок – забезпечення повного енергетичного балансу з фізіологічним станом та особливостями діяльності тварини. Воно досягається цілим рядом фізіологічних особливостей травлення та всмоктування, асиміляції та дисиміляції, а також спеціальними формами харчодобувної діяльності та акту харчування. Уся ця сукупність рухових та вегетативних процесів і складає сутність **процесу харчування** – початкового етапу здійснення обміну речовин, етапу, що в значній мірі визначає характер обміну та його особливостей. За основу формування харчових зв'язків із зовнішнім світом у фізіології вже давно прийнята наступна схема. Обмін речовин викликає відповідне зменшення енергетичних потенціалів організму. Це призводить до підвищення харчової збудливості, до збудливості тих нервових утворів, які І. П. Павлов назвав **харчовим, або хімічним центром**. У результаті збудження хімічного центру виникає **харчодобувна діяльність тварини**, а якщо їжа є, то і **харчовий акт**. Тварина видобуває їжу чи поїдає її до тих пір, доки збудження харчового центру не знизиться – тоді тварина перестає їсти. Настає період перетравлювання, всмоктування та асиміляції. Ця елементарна схема лежить в основі вивчення всякого **харчового рефлексу** та **рефлекторної харчодобувної діяльності**.



Кількість вживаної їжі прямо пов'язана з енергетичними потребами організму. Однак у природі постійно спостерігаються випадки, коли тварини вживають значно більше їжі, ніж потребують їх енергетичні витрати, тобто вони підвищують свій енергетичний потенціал головним чином за рахунок накопичення жиру. З іншої сторони, ці жирові запаси витрачаються у несприятливих для добування їжі пори року чи в умовах годування потомства. Це спостерігається, наприклад, у ведмедей, самки якого народжують та годують дитинчат взимку, не виходячи з барлоги. Самки тюленів, що годують молоком, деякий час після пологів не приймають їжі зовсім.

Від стану накопичення та витрачання енергетичного потенціалу слід відрізнити такий стан балансу речовини, коли в організмі затримуються головним чином азотовмісні сполуки (**ретенція азоту**), що пов'язано з ростом та розвитком організму, формуванням статевих продуктів та внутрішньоутробним розвитком плоду. До цієї ж групи явищ відноситься лактація та ріст шерстяного покриву після лінки чи стрижки. До звичайних джерел харчування тварин відносять зелені та сухі рослини, інших тварин, а також мікроорганізми (бактерії та грибки). Ці основні групи містять майже незчисленну кількість різних видів харчових речовин та настільки відрізняються типи один від одного за механізмами харчування.

У 1954 році С.М. Йонджем була представлена класифікація механізмів часточок їжі, що вживають. Не дивлячись на те, що запропонована класифікація розроблена перш за все для безхребетних, вона створює зручну основу для короткого огляду апаратів та способів харчування більшості тварин.

Класифікація способів та апаратів харчування тварин

Апарати поїдання малих часточок їжі:

1. Псевдоподіальний.
2. Джгутиконосцевий.
3. Циліарний.
4. Фільтруючий (тентакулярний).
5. Мукоїдний.

Способи поїдання великих часточок їжі:

1. Заковтування нерухомої їжі.
2. Зскрібання та риття.
3. Захоплення здобичі:
 - а) Захоплення та проковтування;
 - б) Захоплення та жування перед проковтуванням;
 - в) Захоплення та зовнішнє перетравлювання до проковтування.

Способи поїдання рідин чим м'яких тканин:

1. Проколювання та висмоктування.
2. Висмоктування.
3. Абсорбування всією поверхнею тіла.



У відповідності до цих особливостей харчування та харчодобування надзвичайно різноманітною виявляються і морфологія апарату харчодобування та травлення. В якості прикладу наведемо відмінності у будові дзьоба у різних видів птахів: хижих, комахоїдних, зерноїдних, всеїдних. Форми дзьоба відповідають не тільки цим великим групам харчування, але і відображає особливості харчування рибою, комахами (в землі, під корою дерев), дрібними плаваючими організмами. У представників одного класу сильно відрізняються як апарат їждобування, так і акт споживання їжі. Як загальне правило, по відношенню до харчових адаптацій найбільших адаптивних змін у процесі еволюції зазнають їждобувна діяльність та акт вживання їжі, далі йдуть особливості будови шлунку та шлункового травлення. Травлення в кишечнику піддається значно меншим адаптивним видовим розходженням. Це можна наочно бачити при співставленні процесів харчування у комах, птахів, ссавців, котрі належать до різних класів тварин. І навіть такий акт, як жування, опиняються досить специфічним не тільки у ссавців деяких отрядів, але і деяких видів всередині отряда, наприклад різних видів гризунів.



Особливу будову має їжоприймальний апарат у організмів, які перетравлюють їжу поза шлунково-кишкового тракту; виділення ферментів (з соками) може розчинити тверді харчові речовини, що потім всмоктуються. Такий тип харчування зустрічається у багатьох хижих комах (наприклад, жужелиці), а також у крабів.

До цього типу харчування відноситься і **адсорбція харчових речовин всією поверхнею тіла**. Крім найпростіших такий тип харчування притаманний багатьом екзо- та ендопаразитам: червам, комахам та їх личинкам.

2. Типи травлення



Під **травленням** розуміється сукупність процесів, які забезпечують ферментативне розщеплення (частіше за все гідролітичне) полімерних харчових речовин на прості частини, що складають в основному мономери. До теперішнього часу в залежності від умов дії ферментів на харчовий субстрат встановлено три типи травлення: **внутрішньоклітинне травлення, дистантне (порожнинне) та пристінкове (контактне, чи мембранне) позаклітинне травлення.**

У вищих тварин протікають процеси травлення всіх трьох типів і є всі підстави думати, що вони можуть доповнювати одне одного в залежності від характеру субстрату та умов виділення ферментів, а також від концентрації окремих ферментів. Усі ці форми травлення вивчені у різних видів з різною екологічною спеціалізацією неоднаково.

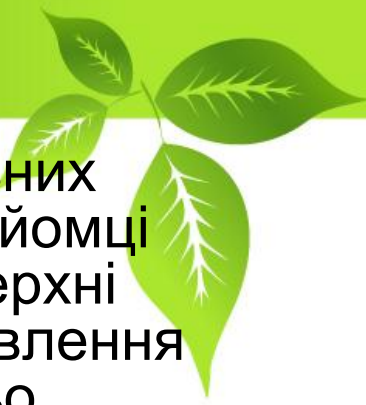
Внутрішньоклітинне травлення має найбільше значення у одноклітинних тварин, однак часто зустрічається і у вищих форм у вигляді фагоцитозу, так і у вигляді піноцитозу – поглинання окремими клітинами (наприклад, епітелієм) рідких речовин.

Характерна риса внутрішньоклітинного травлення – утворення вакуолі, тобто обмеженого від протоплазми клітини пухирця (простору), куди надходять ферменти, що розщеплюють тверді чи рідкі субстрати їжі.



Найбільш вивчене **дистантне позаклітинне травлення** характеризується тим, що сам процес розщеплення протікає головним чином у спеціальних порожнинах травного апарату. Рідше ферменти виділяються назовні, впливаючи на харчові речовини, що потім у розщепленому вигляді так чи інакше всмоктуються твариною. До останніх випадків слід віднести позаклітинне травлення у деяких комах жужелиць, мурашиного лева та ін. Загальною ознакою позаклітинного травлення слугує значна відстань цих порожнин (шлунка, кишечника, зобу) від секреторних клітин залоз. Цей тип травлення є об'єктом досліджень давно, починаючи з класичних досліджень І.П. Павлова та його попередників.

Пристінкове (контактне, мембранне) травлення було відкрито в 60-х роках ХХ століття А. М. Угольєвим. Воно здійснюється ферментами, фіксованими на клітинній мембрані. Клітинні мембрани здійснюють, таким чином, не тільки перенос речовин із зовнішнього середовища в клітину, але й приймають участь у процесі травлення (розщеплення), орієнтуючись головним чином активні центри ферментів, подібно тому, як при гетерогенному каталізі.

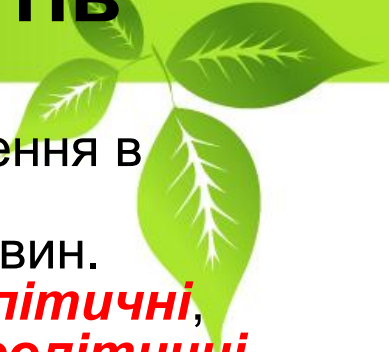


Пристінкове травлення здійснюється на спеціальних поверхових структурах, наприклад на щітковій кайомці тонкої кишки. Воно може проходити і на всій поверхні клітин у одноклітинних організмів. Дистантне травлення набуває найбільше значення, коли безпосередньо харчова речовина відокремлена від середовища впливаючого на нього ферменту різними важко проникними бар'єрами, наприклад оболонками рослинних клітин, сполучною тканиною. Внутрішньоклітинне травлення забезпечує харчовими речовинами безпосередньо дану клітину. Пристінкове травлення здійснює одночасно спрямовану дію ферменту на харчовий об'єкт та створює умови для всмоктування, тобто переносу через оболонку травного тракту чи для одноклітинних організмів оболонку клітини. Еколого-фізіологічне значення описаних вище типів травлення вивчено ще зовсім недостатньо. Найбільш важливий в цьому відношенні факт стосується залежностей у розвитку порожнинного та пристінкового травлення у ссавців в постнатальному онтогенезі.



У цей період життя ссавців як піноцитозна активність клітин кишечника, так і порожнинне травлення (вміст ферментів) дуже обмежені, а між тим здійснюється інтенсивне перетравлювання молока та всіх його складових частин, зокрема гідроліз крохмалю. У цей період травлення здійснюється за рахунок дії ферментів на зовнішній поверхні клітинних мембран. Цю функцію кишечник тварин починає здійснювати вже до кінця ембріонального періоду розвитку, попереджаючи, таким чином, наставання фази молочного харчування. Пристосувальний характер пристінкового харчування можна проілюструвати ще і наступним фактом. У круглих червив – кишкових паразитів аскарид структура щіточної кайомки така ж сама, як і у вищих тварин. Ферменти теж абсорбовані на цих поверхнях. Важливо й те, що у спороцист деяких кишкових паразитів щіточна кайма вкриває ектодермальну поверхню тіла, тобто ектодерма є аналогом кишкової поверхні вищих тварин.

3. Адаптація травних ферментів



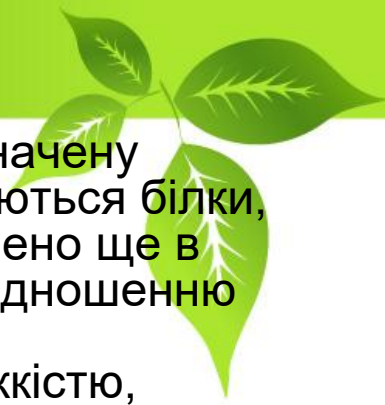
Різноманіття об'єктів харчування призводить до утворення в організмі великої кількості ферментів, активність яких направлена на розщеплення складних харчових речовин. Ці ферменти угруповуються наступним чином: **амілолітичні**, що розщеплюють вуглеводи різної складності; **протеолітичні**, що розщеплюють білки, та **ліполітичні** – жири.

У лабораторії І.П. Павлова давно вже було встановлено кардинальний факт, що виділення травних соків по кількості та якості, тобто по вмісту в них ферментів, залежить від хімічних особливостей харчового продукту, що вживається. Для багатьох пойкилотермних організмів ферментативні системи характеризуються оптимумом активності, відповідним температурі тіла тварини, що залежить від температури середовища існування у періоди активності. Для гомойотермних організмів температурний оптимум активності ферментів знаходиться у порівняно вузькому діапазоні температур від 37 до 40°C.

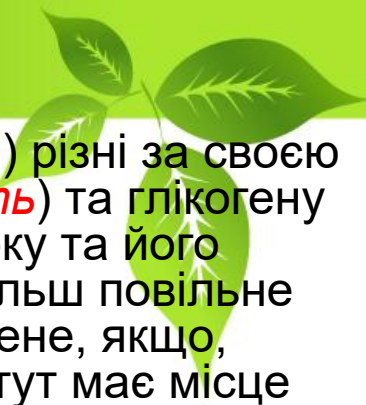
При розгляданні адаптацій травних ферментів слід розрізняти їх за походженням – видові генетичні адаптації, котрі притаманні видам з визначеним типом харчування, та індивідуальні, що виникли у процесі харчування яким-небудь одним видом їжі.



Всеїдні організми, як загальне правило, володіють значно більшим набором ферментів, ніж хижі чи рослиноїдні. У перших переважають протеази, у других – карбоангідрази (амілази). Однак спостерігається і більш тонка спеціалізація ферментів, що виявляється особливо яскраво у процесі індивідуального розвитку організму. Наприклад, багато комах у личинковій стадії мають більш багатий набір ферментів у кишечнику, ніж у стадії імаго. Це особливо помітно для гусениць метеликів, бджіл, у яких залишаються тільки амілолітичні ферменти. У шлунковому соку новонароджених ссавців постійно є хімосин – фермент, який створює молоко; він відсутній у дорослих. У соку шлункових та підшлункових залоз багатьох рептилій, амфібій та ссавців міститься хітиназа, що розщеплює хітинові оболонки комах. Таким чином, є значна відповідність між змінами в об'єктах харчування та травними ферментами в онтогенезі. Велику роль у процесі розщеплення харчових речовин відіграють і ферменти тканин, які слугують об'єктом харчування. Це особливо стосується рослинних тканин та має велике значення для рослиноїдних комах, особливо для поліфагів.



У ссавців ферментативний склад шлункового соку має визначену направленість. Легше всього у кожної тварини перетравлюються білки, якими в нормі харчується один вид. Це було чітко встановлено ще в лабораторії І. П. Павлова для шлункового соку собаки по відношенню до білків тваринного та рослинного походження. Останні перетравлювалися шлунковим соком собаки з великою важкістю, тобто потребували більшої кількості ферменту. Ферменти травних соків різних тварин не ідентичні за своєю активністю по відношенню до однакових харчових речовин у видів з різною екологічною спеціалізацією. Є свідчення про те, що навіть кристалічні препарати пепсину бика, свині та курчати неоднакові за своєю активністю по відношенню до різних білків. Протеїнази гідролізують нативні білки тварини іншого виду чи денатуровані білки того ж виду. Травна роль та вміст, а також активність ферментів слини у різних тварин порівняно невеликі. У слині деяких тварин, наприклад коня, зовсім не вдається виявити амілолітичний фермент, який присутній у інших тварин. Майже немає цих ферментів також у слині хижих ссавців. Значна ясність у питаннях з еколого-фізіологічної точки зору внесена роботами А.М. Угольова. Була вивчена порівняльна активність ферментів травних соків (слини, шлункового та кишкового соку) у багатьох видів ссавців за співвідношенням до крохмалю та глікогену як основним продуктам, близьким за хімічною структурою, але різним за походженням - тваринному та рослинному.



Виявляється, що ферменти травних соків (наприклад, слини) різні за своєю активністю у відношенні крохмалю (**фітолітична активність**) та глікогену (**зоолітична активність**). По відношенню до шлункового соку та його ферменту пепсину виявилось, що постійно спостерігаємо більш повільне перетравлювання рослинних білків у собаки може бути змінене, якщо, наприклад, напередодні нагодувати її хлібом. Таким чином тут має місце визначене пристосування ферментного складу травних соків до роду їжі, не кількісне – по відношенню до вмісту ферменту, а кількісне – по відношенню до направленості дії цих ферментів. Пепсин шлункового соку та його властивості дуже тонко регулюються у залежності від режиму харчування тварини.

Очевидно, харчовий режим тварини визначає не тільки кількість шлункового соку, що виділяється на різні харчові речовини, але і спектр його ферментативної активності. індивідуальні адаптації травних ферментів знайдені у багатьох організмів. Так, у таргана при утриманні його на харчових висівках виробляється більше протеази, ніж при годуванні білим хлібом. При утриманні на картоплі у комах різко підвищується активність амілази. Подібні ж дані відомі для молюсків.

Порівняння складу соку у різних видів ссавців показують значні особливості, пов'язані як з відмінностями вікового харчування, так і з характером харчування даного виду. Однак ці відмінності набагато менше відповідних відмінностей у ферментативному складі слини.



Протеоліз у кислому середовищі, розщеплення білків м'яса та молока і тільки часткове розщеплення жиру – ось загальна практично для усіх ссавців функція ферментів шлункового соку. У жуйних вона замінюється частковим перетравлюванням рослинних білків та білків, що складають тіла симбіонтних мікроорганізмів (бактерій та інфузорій).

У щурів у беззалозистому відділі шлунку протікають процеси, аналогічні рубцевим, що утворюються, летючі жирні кислоти (триацетат, трипропіонат та трибутірат) можуть слугувати джерелами енергії, що з'ясувалось при додаванні цих речовин у їжу. Як відомо, підшлункова залоза є джерелом не тільки ферментів підшлункового соку, але і ферментів травного тракту – трипсину, амілази та ліпази. Кількість та співвідношення останніх можуть змінюватися у залежності від харчового режиму організму. Була досліджена активність амілази у лабораторних мишей, щурів, морських свинок, кролів, хом'яків, кішок, собак, африканських білих тхорів та їжаків. Виявилось, що незалежно від приналежності до того чи іншого отряду в рослиноїдних видів амілолітична активність крові переважала над глікогенолітичною, у всеїдних обидві були рівні, а у м'ясоїдних переважала глікогенолітична активність.

4. Адаптації рухової функції травного тракту



Різні типи харчування, особливо поїдання їжі твердої (кісток), інкапсульованої (зерна), а також різні типи харчодобувної діяльності пов'язані з особливостями будови та руховими функціями порожнини рота, порожнини рота та шлунку; рухи тонкого та товстого кишечника досить однотипні у різних видів ссавців.

Акти жування та гризіння. Жування у різних видів надзвичайно різноманітно. Краще за все вивчена механічний бік жування у людини та частково собаки. Графічна методика, котра використовується звичайно для реєстрації жувальних рухів (так звана **мастикаціографія**), дозволяє встановити час та інтенсивність змикання та розмикання зубних рядів, розтираючих та переламлюючих рухів щелеп. Для кожного виду їжі можна спостерігати своєрідне сполучення цих компонентів жувального акту; така структура акту жування спостерігається у людини.

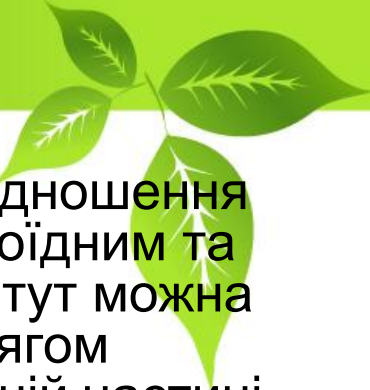
У жуйних характер жування та жувального рефлексу змінюється у залежності від кількості вхопленого корму, його фізичних та хімічних властивостей. Уведення у рот солодкого, солоного, кислого та гіркого змінює проз ікання жувального рефлексу. Чим грубіша їжа та голодніше тварина, тим більше число жувальних рухів під час їжі. У непарнокопитних жування здійснюється дуже довго з передуванням роботи двох протилежних сторін.

У комахоїдних (їжака) жування носить характер розламуючих рухів. Воно характеризується таким же чергуванням роботи щелеп.



У гризунів різних видів процес жування дуже важкий та набуває характер гризіння. Гризіння деревини у кролів не пов'язано з прийомом їжі, а входить у загальний життєвий стереотип цих тварин. Рухи губ та щічної мускулатури приймають безпосередню участь у акті їжі. Губи приймають безпосередню участь у акті пиття у копитних, мавп, частково гризунів. Пиття хижаків, комахоїдних здійснюється лакаючими рухами язика.

Функція защічних мішків. Парні защічні мішки є у деяких представників отряду гризунів та у нижчих мавп. Вони розташовані у передній порожнині рота та несуть функції запасання їжі. Важливе значення для ссавців набуває звичайна перистальтика верхньої частини шлунково-кишкового тракту, пов'язана з актом нудоти, відригуванням прийнятої їжі та відригуванням жуйки. Акт блювоти - найважливіший оборонний рефлекс, притаманний багатьом нижчим хребетним (рибам, амфібіям, рептиліям), ссавцям (хижим, приматам, жуйним; у непарнокопитних - відсутній), птахам. Він виникає при сильних подразненнях шлунку, всього кишечника та його тонкого відділу. Це оборонний рефлекс у нормі легше за все виникає у відповідь на надмірне розтягування шлунку та є свого роду охоронним при надмірному споживанні їжі. Однак самий акт блювоти біологічно використовується не тільки як охоронний рефлекс. Так, у хижаків (наприклад, вовка) прийнята їжа відригується при запасанні її чи при годуванні молодняку у лігві. Багатьма хижаками (собаками, кішками) відригуються неперетравлені рештки їжі (наприклад кістки значної величини). У гризунів акт блювоти відсутній та замінюється своєрідним затримуванням отруйних речовин, що надійшли у шлунок з їжею.



Рухова функція травного тракту. Найбільш прості відношення у моториці шлунку спостерігається у організмів з плотоїдним та всеїдним типом харчування. В якості загальної схеми тут можна прийняти наступне. їжа, що надходить у шлунок, протягом довгого часу залишається нерухомою у його фундальній частині, не змішується з шлунковим соком, який при цьому виділяється. Скорочення проштовхують її по напрямку до pylorus. Однак тут завдяки роботі так званого передпілоричного сфінктеру виникає відкидання частини блювотних мас назад та перемішування їх з шлунковим соком. Пілоричний сфінктер є у собаки, нижчих мавп, а також людини. У зерноїдних гризунів їжа також довго залишається у шлунку, де вона, однак, залишається зовсім незмінною, піддається перетравлюванню лише у тонкому кишечнику. Рухова функція рубця жуйних тварин складається з періодичних скорочень, які стимулюються як умовами наповнення рубця, так і самим актом прийому корму. Виникнення жуйки може бути пов'язано з подразненням грубими кормами стінок передшлунків жуйних (експерименти на вівцях та козах).

5. Прийом їжі та типи харчодобувної діяльності



Різноманіття типів харчування супроводжується й значним різноманіттям поведінкових актів, котрі приводять організм у контакт з об'єктами харчування. У багатьох випадках ця діяльність викликається рефлексорно при подразненні видом, запахом їжі, звуками, котрі робить жива здобич та ін.; у багатьох випадках тут мають значення хімічні зміни у крові («голодна» кров) чи подразнення окремих органів, наприклад шлунка. У **гіпоталамічній області** розташовані специфічні нервові центри регуляції харчової поведінки, його стимуляції та гальмування. Розрізняють два центри: латеральний – **«харчовий центр»**, котрий викликає харчову поведінку, потяг до об'єкта харчування та підтримання стану голоду, медіальний – **центр насичення**, гальмує цю поведінку, пригнічуючи активність харчового центру. Активність «центру насичення» визначається головним чином змінами внутрішнього середовища при надходженні їжі.

До **факторів внутрішнього середовища**, що впливають на центр насичення, відносять рівень вмісту глюкози у крові, стан специфічної динамічної дії, рівень вмісту жиру у депо. Розтягнення шлунково-кишкового тракту слугує додатковим джерелом сигналів, які збуджують центр насичення та пригнічує прийом їжі. Таким чином, стан голоду та насиченості, обумовлює потяг тварини до їжі, залежать від взаємодії гіпоталамічних центрів.

Потяг тварини до визначеного виду їжі здійснюється завдяки сполученню збудження гіпоталамічних центрів та інтеграції цього збудження у **лімбічній системі**. Гіпоталамічна область є і центром осморецепції, що регулює прийом води.

Ці фактори говорять про центральну гіпоталамічну регуляцію прийому їжі а води, котра, однак, безперервно корегується сигналами з внутрішнього середовища організму, а також сигналами з вищих відділів центральної нервової системи – **кори головного мозку**. Останнє може бути доведене утворенням численних умовних рефлексів не тільки спрямовуючих і змінюючих харчову поведінку, але і всю діяльність травного апарату.

Важливе значення мають і натуральні умовні рефлекси, що утворені на різних етапах індивідуального розвитку. Так, був описаний факт, що цуценята, що виросли на молоці, до 6-місячного віку дуже повільно та «невпевнено» поїдали м'ясо. Ці факти були підтверджені пізніше. Також у ягнят та козлят, які виросли на молочному раціоні, до 5-місячного віку відсутній акт пасовища; вид та консистенція звичайного корма і у таких штучно вирощених цуценят, та у ягнят не викликають збудження харчового центру, що має рефлексорне походження. При вивченні часу, необхідного для здійснення харчодобувної діяльності, було встановлено, що тварини з хижим типом харчування втрачають на поїдання їжі набагато більше часу, ніж рослиноїдні. Особливо довге пасовище копитних у різних умовах та при різній поживності пасовищного корму, його розрідженості та ін. Особливий інтерес у цьому відношенні представляє зимнє пасовище (**тебенівка**) оленів, пов'язана з викопуванням корму з-під снігу та погребує великих втрат енергії на їждобування.

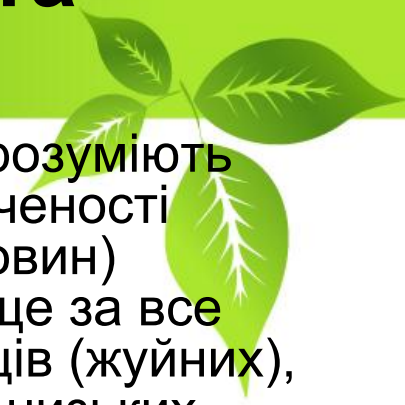


6. Симбіонтне харчування та травлення

Під **симбіонтним харчуванням та травленням** розуміють участь тваринних та рослинних організмів у забезпеченості харчування (чи розщеплення окремих харчових речовин) тварини-хазяїна. Хоча ці симбіонтні відношення краще за все виражені в організмі деяких комах (термітів) та ссавців (жуйних), їх можна спостерігати і у тварин, які стоять на більш низьких ступенях еволюції.

Довільно розповсюджено у нижчих організмів – коралів, турбелярій, деяких молюсків симбіонтне харчування за допомогою зооксанти та зоохлорели. Одноклітинні зоохлорели утворюють завдяки фотосинтезу крохмаль, який потім поглинається рухливими клітинами – амебоцитами. Зоохлорелли поглинаються поліпами.

Особливо велике значення набуває симбіонтне харчування при засвоєнні целюлози. У більшості організмів немає ферменту, котрий розщеплює целюлозу – целюлази. Тільки деякі організми, в тому числі дощові черви, здатні самотійно засвоювати целюлозу. Більшість молюсків перетравлює целюлозу за допомогою бактерій. З комах жуки-вусачі, златки та жуки-точильники мають у кишечнику целюлазу та можуть харчуватися деревиною. Інша група жуків-рогачі, личинки котрих також харчуються деревиною, містять у кишечнику бактерії, що розщеплюють целюлозу.



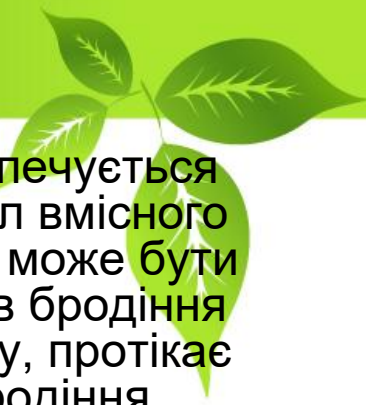


Однак симбіонтне харчування не обмежується використанням целюлази. У жуйних велика маса інфузорій та бактерій, які заселяють рубець, перетравлюється у сичузі та нижче розташованих відділах кишкового каналу, так задовольняється близько 1/3 загальної потреби тварини у білку. Мікроорганізми рубця здатні синтезувати білок з таких простих азотистих сполук, як сечовина, амонійні солі та навіть аміак. Це слугує основою для використання синтетичної сечовини при годуванні сільськогосподарських тварин. Є причини вважати, що у сліпій кишці гризунів протікають аналогічні процеси, та поїдання **цекотрофів** калу слугує джерелом білка, так як в основному цекотрофи складаються з тіл мікробів та інфузорій. При утриманні тварин у стерильних умовах для них потребується більша кількість білка. Те ж саме спостерігається при виключенні цекотрофії.

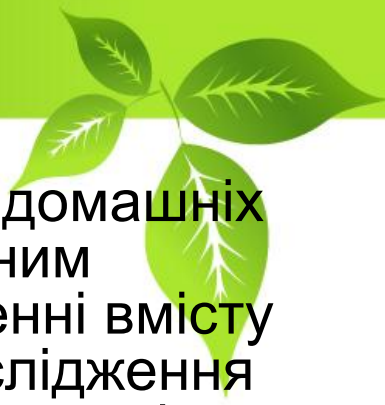
Перебування їжі у рубці жуйних характеризується цікавішим серед вищих організмів прикладом симбіозу бродильних бактерій, інфузорій з макроорганізмом жуйної тварини. Рубцеве «травлення» пов'язано з діяльністю мікроорганізмів, котрі розщеплюють целюлозу, та з утворенням глюкози, молочної кислоти та летючих жирних кислот (оцтової, пропіонової, масляної, мурашиної та ін.). При цьому виділяється й значна кількість теплоти. Якщо бактеріальна флора рубця забезпечує хімічне розщеплення целюлози шляхом бродіння, то інфузорії механічно розщеплюють целюлозу, впливаючи тим самим більш повному її розщепленню.



Бродіння протікає з утворенням великої кількості нелетучих жирних кислот та CO_2 . І ті, й інші всмоктуються у крові, а вуглекислота частково відригується. Близько 40% енергетичного обміну поповнюється в організмі жуйних за рахунок мікрофлори та найпростіших рубця. Годування коренеплодами, які містять багато вуглеводів, посилює процес переходу рослинних білків у тваринні білки тіл мікроорганізмів у рубці. Перехід на грубі корми в новонароджених жуйних супроводжується появою інфузорій у рубці. Таким чином, в передшлунках жуйних, оскільки у ссавців немає ферментів, котрі розщеплюють целюлозу, здійснюється розщеплення целюлози разом з населяючими передшлунки бактеріями та частково інфузоріями. Тут забезпечується перетравлювання до 45% усієї клітковини, котра надійшла з їжею. Сітка та книжка слугують, безпосередньо, фільтрами, котрі забезпечують більш повне розкладання грубої їжі у рубці та перешкоджаючими переходу її у сичуг.



Перетравлювання клітковини у непарнокопитних (кінь) забезпечується інтенсивно розвиненою сліпою кишкою, котра вміщає до 37 л вмісного (вдвічі більше шлунку). За характером процесів сліпа кишка може бути вподобана рубцю з тією різницею, що інтенсивність процесів бродіння та нейтралізації жирних кислотої, котрі утворюються при цьому, протікає за рахунок виділення кишкового слизу. Частково процеси бродіння протікають у товстій (ободовій) кишці. У жуйних сліпа кишка є місцем інтенсивного бродіння. Найбільшого розвитку сліпа кишка досягає у травоядних форм – полівок. Відсутня сліпа кишка у зимосплячих форм сонь, однак для цих тварин характерно виключно зерноїдне харчування, головним чином горіхами та насінням хвойних. У домашніх кролів багато дослідників вже давно помітили поїдання свого калу (**копрофагія**) та накопичення калу в області дна шлунку. При втрачанні можливості поїдання частини свого калу кролі гинули на протязі декількох місяців. Копрофагія грає важливу роль у травленні багатьох гризунів: щурів, морських свинок та хом'яків. Кал кролів складається з двох частин: більш щільної частини – мілких шариків, котрі поїдаються тваринами, та більш крупних, котрі складають звичайний кал. Було зроблено припущення, що два види калу пов'язані у своєму походженні з однократним чи двократним проходженням його по кишечнику. Було встановлено, що у кишечнику кроля формуються особливі слизові часточки, котрі заковтуються тваринами та відкладаються в області дна шлунку. Часточки калу заковтуються тваринами одразу ж після виходу їх з анального отвору.



Деякі дослідники вважають копрофагію у кролів (домашніх та диких), а також зайців нормальним фізіологічним явищем та критерієм повноцінності їжі в відношенні вмісту вітамінів групи В (В₁₂). На основі детального-дослідження часточок калу, їх хімічного складу, була висунута теорія цекотрофії, тобто значення утворюваних у сліпій кишці кульок-цекотрофів у травленні гризунів. Цекотрофи містять значну кількість білка, велику кількість бактеріальних тіл (кал – 2700 млн. бактеріальних тіл, цекотрофи 9560 млн.). Цекотрофи, котрі формуються у сліпій кишці, поїдаються потім тваринами одразу після виходу з анального отвору та відкладаються у сліпому кінці шлунку. Звідти окремими порціями вони надходять у кишковий канал та підтримують та протязі всього травного каналу перетравлювання целюлози. Найбільш розвинений механізм цекотрофії у кроля, хоча є всі основи надавати йому велике значення у всіх без виключення травоядних гризунів.

7. Випадіння харчових рефлексів та фізіологічне голодування



Харчування тварин, як сказано вище, не завжди веде до повного врівноваження приходу – розходу речовини та на коротких відрізках часу (інколи у межах цілих сезонів) можна спостерігати чи накопичення чи витрачання харчових резервів організму. З цього боку особливий інтерес представляє фізіологічний стан, коли організм на довгий час повністю (або частково) припиняє прийом їжі та текучі енергетичні витрати здійснюються за рахунок накопиченої речовини.

Вперше на стан **фізіологічного голодування** звернув увагу В.В. Пашутін (1902), котрий розглядав явища зимової сплячки та зимового сну. Як вже вказувалось (Слонім, 1961), одне з перших проявів зимової сплячки полягає повному випадінні харчових рефлексів, припинення харчування та харчодобувної діяльності. По суті, не можна проводити повну аналогію між станом зимової сплячки та станом фізіологічного голодування, так як у сплячці одночасно з припиненням прийому їжі спостерігається і різке обмеження загального обміну речовин, тобто скорочення витрачання харчових ресурсів.



Набагато більше до стану дійсного голодування зимовий сон деяких хижих ссавців (ведмедя, борсука, єнотоподібного собаки), не супроводжується значним зниженням температури тіла та обміну речовин. Звідси дуже велика втрата у вазі цих тварин, різкі зрушення у всій регуляції обміну речовин та травлення. Деяке зниження обміну при зимовому сні виникає, вочевидь, за рахунок майже повного випадіння специфічної динамічної дії їжі. Стан органів травлення на період фізіологічного голодування майже зовсім не вивчено. Звісно, що при глибокій зимовій сплячці (температура тіла приблизно 17-18 °C) у ховрашка виділяється кислий шлунковий сік – рН 3,5-3,8. Це явище пов'язано з необхідністю підтримувати лужно-кислотну рівновагу в організмі при різкому обмеженні легеневого дихання та сечовиділенні.

Вдалося вивчити деякі особливості функції шлунку у деяких видів тюленем під час лактації, коли ці тварини на протязі довгого часу (до 6 тижнів) не приймали їжі. На вбитих тюленях вивчались рН шлункового соку, характер вмісту та титруєма кислотність. У самок-годувальниць тюленя-хохлача, що не їли, рН шлункового вмісту коливається від 5,0 до 6,0. В окремих випадках можна спостерігати і дуже високі величини рН, пов'язані з закиданням дуоденального вмісту. Таким чином, у тварин, котрі не харчуються у процесі голодування встановлюється стійка лужна реакція у шлунку. Підтримування лужно-кислотної рівноваги, не дивлячись на сильне виділення молока та зв'язану з цим втрату лугів, протікає за рахунок змін дихання та сечовиділення.



У морського зайця (*Erignatus barbatus*), при харчуванні знайдено вже значний вміст кислот у шлунку а рН шлункового вмісту коливався від 1,0 до 4,0. Стан фізіологічного голодування призводить не тільки до випадіння харчових та їжодобувних рефлексів (відказу від їжі), але й до глибокої зміни реакції травних залоз. Це голодування особливого роду, не супроводжується підвищенням збудливості харчового центру. Центральний фізіологічний механізм такого голодування можна роздивлятися як прояв негативної індукції з інших центрів та формування на такій основі відповідної «негативної харчової домінанти». Однак ці загальні фізіологічні зміни потребують свого підтвердження спеціальними дослідженнями.



ДЯКУЮ ЗА УВАГУ!