

STANISŁAW KOŹNIEWSKI

Kat. Fizj. Zwierząt, Wydz. Weterynaryjnego SGGW

REGULACJA AKTYWNOŚCI RUCHOWEJ ŻWACZA

W badaniach procesów trawienia u przeżuwaczy dotychczas najwięcej uwagi skupiono na aktywności ruchowej dwóch pierwszych przedżołądków. Przy tym żwacz zajmuje tu zasadnicze miejsce ze względu na swoją objętość (która wg Balcha (7) wynosi powyżej 70% całkowitej pojemności przewodu pokarmowego przeżuwaczy) oraz funkcje niezmiernie istotne w życiu tego gatunku zwierząt.

Ruchy przewodu pokarmowego bada się w doświadczeniach ostrych i chronionych, przede wszystkim na małych przeżuwaczach (owce, kozy). Porównawcze badania Dziuka i wsp. (32) wskazują, że różnice w charakterze ruchów przedżołądków u dużych i małych przeżuwaczy są mało istotne.

W niniejszym artykule chciałbym przedstawić niektóre czynniki mające wpływ na zjawiska ruchowe przedżołądków i ich regulację, ze szczególnym uwzględnieniem żwacza¹.

Zwierzęta doświadczalne i metody rejestracji ruchów

Badania motoryki przedżołądków najczęściej bywają wykonywane na małych przeżuwaczach (owce, kozy) chociaż nie rzadkie są prace przeprowadzane na bydle, a ostatnio nawet na dzikich zwierzętach przeżuwających (bawoły, jelenie, jaki) — (32, 38, 39).

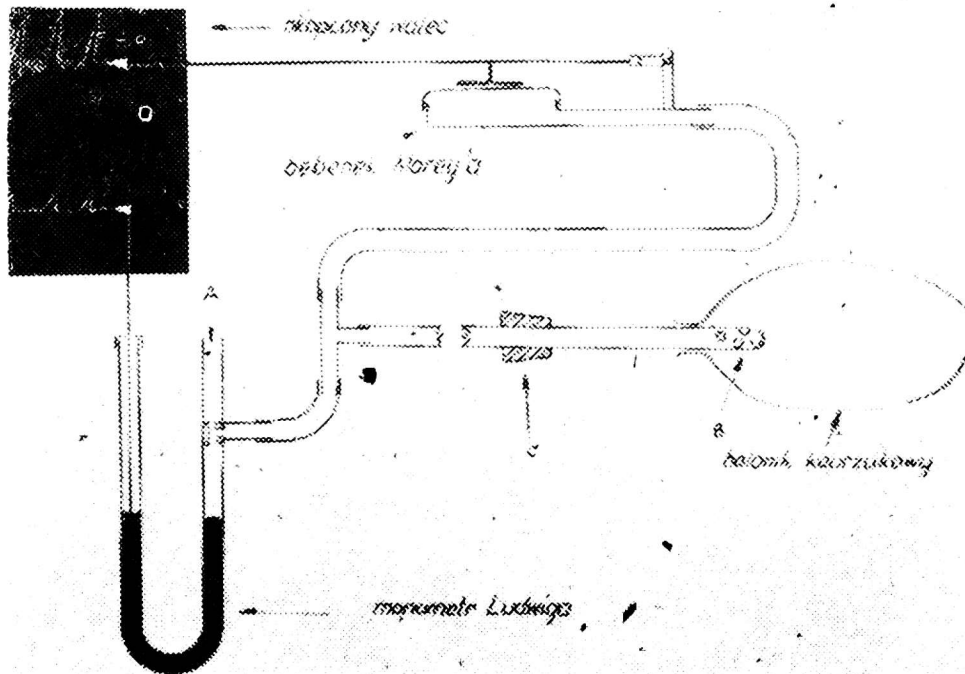
Przygotowanie zwierząt do badań motoryki przedżołądków w doświadczeniach chronicznych najczęściej wymaga wykonania przetoki i założenia kaniuli. Przegląd metod zakładania przetok kaniulowanych do przedżołądków przeżuwaczy podano w innym miejscu (51, 52).

Motorykę przedżołądków u zwierząt kaniulowanych bada się rejestrując zmiany mechaniczne, najczęściej zmiany ciśnienia wewnątrz badanego narządu. Rzadziej istotę pomiarów stanowią zmiany grubości fałdów śluzówki żwacza w czasie jego skurczu (63).

Większość badaczy ciśnienie w żwaczu zapisuje za pomocą pojemników kauczukowych wypełnionych powietrzem lub płynem (metoda balonikowa) i połączonych z przyrządami rejestrującymi — bębenkiem

¹ Zamieszczone reprodukcje kimogramów i wykresów pochodzą z prac autora artykułu.

Mareya i niekiedy dodatkowo z manometrem rtęciowym (rys. 1) albo poprzez odpowiedni „transducer” — z pisakiem poligrafu.



Rys. 1 Schematyczny układ przyrządów używanych do rejestracji balonikowej ruchów żwacza. A — wejście dla wypełnienia balonika i transmisji powietrznej, nieco niżej — kran. B — zakończenie rurki kauczukowej. C — korek uszczelniający wejście do żwacza poprzez koniulę.

Niektórzy eksperymetatorzy czynność balonika, przejmującego zmiany ciśnienia, zastępują odbiornikiem tranzystorowym. Przy tym informacja o zmianach ciśnienia może być przekazywana za pomocą transmisji elektrycznej lub w postaci fal radiowych na odpowiednie aparaty rejestrujące (27).

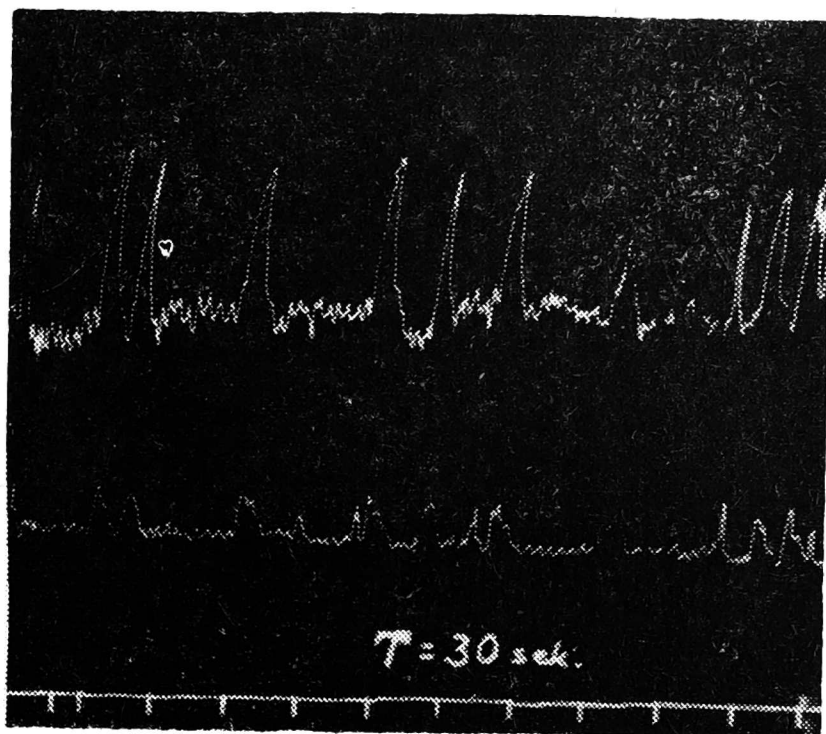
Załucki (89), w celu doskonalszego przestudiowania regulacji motoryki przedczołdków, wytworzył operacyjnie u owcy tzw. izolowany żwacz i badał jego ruchy porównując je z ruchami żwacza właściwego.

W określonych przypadkach można rejestrować ruchy wyosobnionych mięśni żwacza według zasad opracowanych do badań narządów izolowanych zwierząt stałocieplnych (30, 48, 81).

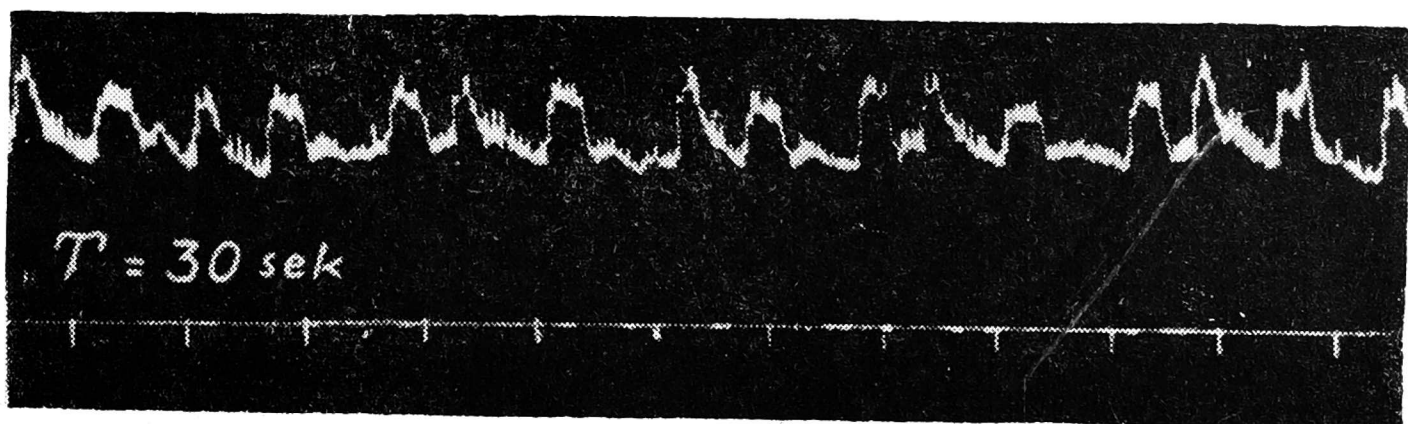
Badania ruchów przedczołdków za pomocą radioskopii, zapoczątkowane obszerną pracą Czepy i Stiglera (22), nie znalazły licznych zwolenników, prawdopodobnie z powodu trudności jednoznacznego odczytania masy kontrastowej wypełniającej przedczołdkę (które nakładają się na siebie w przestrzeni) oraz ze względu na wprowadzenie w tej metodzie promieni Roentgena.

Większość stosowanych metod wymaga dokonania zabiegu operacyjnego, dlatego też dla potrzeb klinicznych opracowano sposób rejestracji

ruchów żwacza u zwierząt nieprzetokowanych (rys. 2 i 3). Skonstruowano kilka typów ruminografów mechanicznych i mechaniczno-elektrycznych, które szczególnie u dużych przeżuwaczy pozwalają łatwo zapisywać ruchy żwacza poprzez powłoki ciała (1, 26, 50, 68, 74).

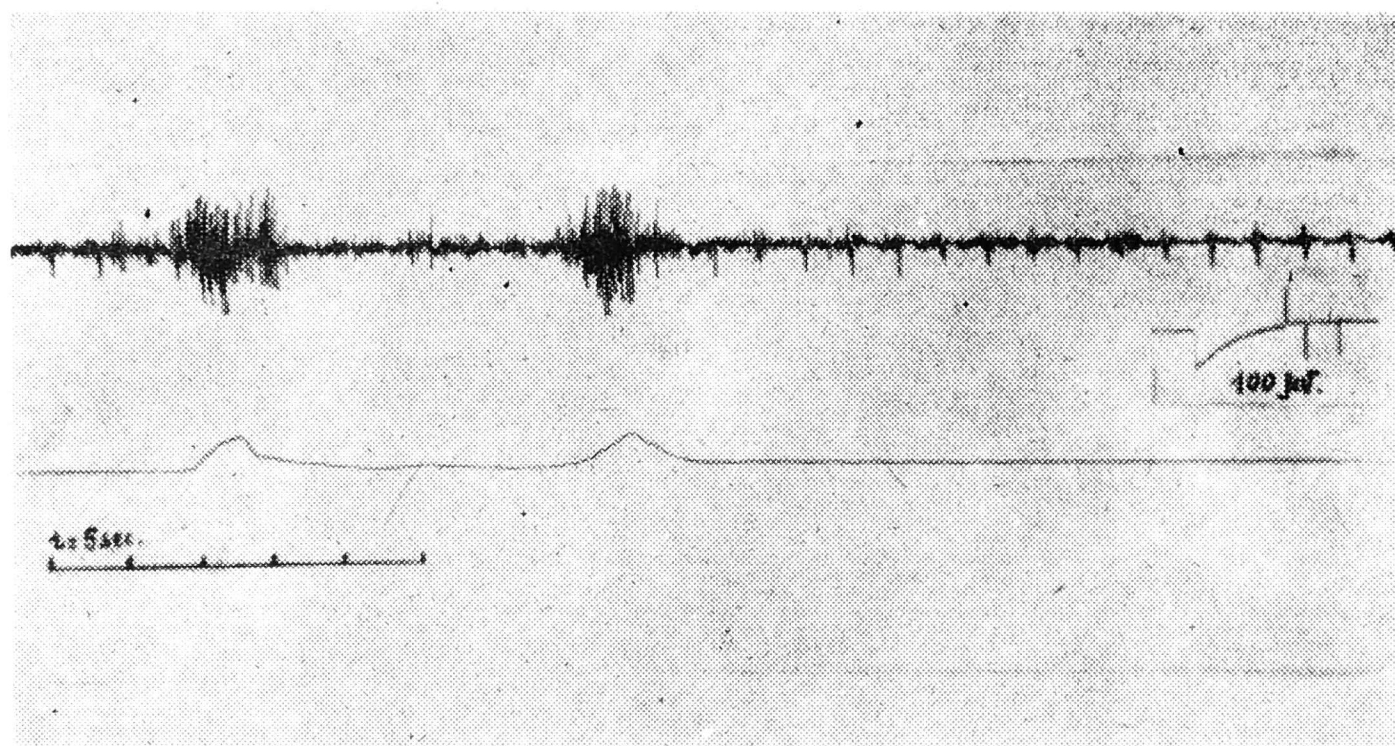


Rys. 2 Rejestracja ruchów żwacza krowy. Górna krzywa przedstawia ruchy żwacza zapisane metodą balonikową, na dolnej ruminogram zarejestrowany na powierzchni skóry w okolicy dołu słabiznowego. Na linii czasu oznaczenia = 30 sek.

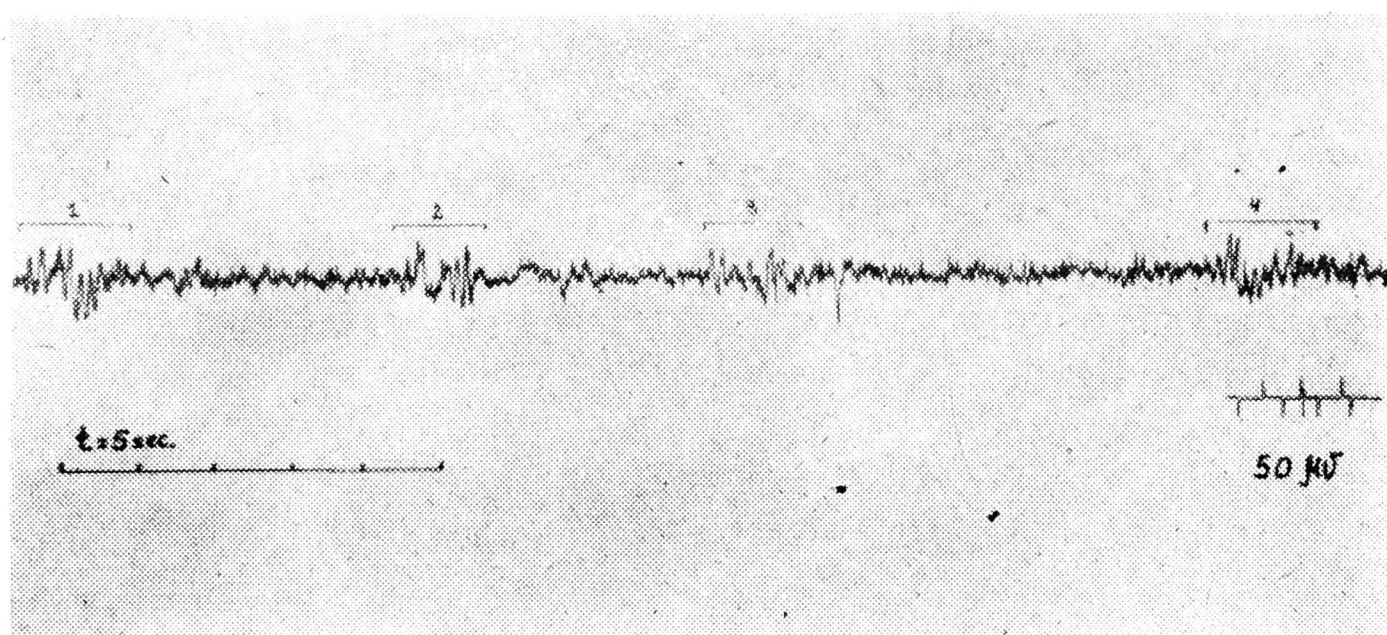


Rys. 3 Ruminogram krowy bez przetoki przedżołądków. Krzywa przedstawia ruchy żwacza w czasie karmienia. Na linii czasu oznaczenia = 30 sek.

Ostatnio coraz częściej zjawiska ruchowe przedżołądków, przede wszystkim żwacza, bada się bezpośrednio rejestrując potencjały elektryczne mięśni ściany narządu (elektroruminografia — rys. 4) lub zapisując zmiany elektryczne, odprowadzone za pomocą elektrod umiejscowionych na powierzchni skóry (rys. 5) — (49, 56, 77).



Rys. 4 Elektroruminogram owcy. Dolna krzywa przedstawia zmiany ciśnienia w żwaczu zapisane bębniem Marya równoległe do zmian elektrycznych (górny zapis). Z prawej strony podano kalibrację zapisu; jedno wychylenie pisaka = $100 \mu\text{V}$. Z lewej — linia czasu — oznaczenia = 5 sek.



Rys. 5 Zmiany elektryczne zapisu na powierzchni skóry, w okolicy dołu słabiznowego u owcy nieprzetokowanej. Z prawej strony u dołu podano oznaczenie czasu = 5 sek. Z lewej — kalibrację zapisu; jedno wychylenie pisaka = $50 \mu\text{V}$.

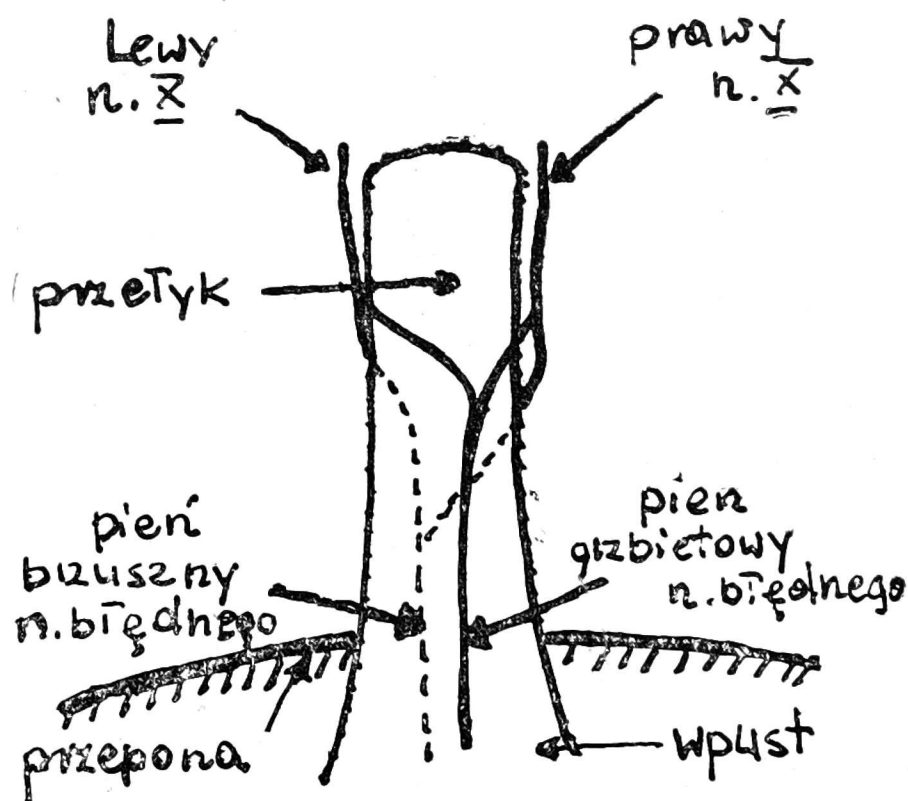
Unerwienie przedżołądków

Żwacz i pozostałe przedżołądki unerwione są przez nerwy błędne i sympatyczne. O ile stosunkowo dużo wiemy o unerwieniu parasympatycznym, to dane dotyczące układu sympatycznego są raczej skąpe.

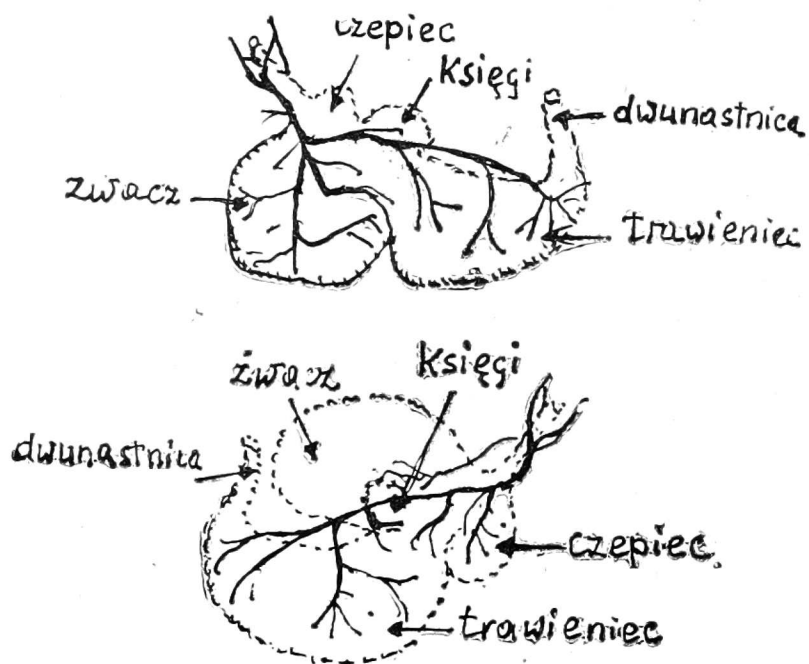
Nerwy błędne, prawy i lewy, na wysokości przepony dzielą się na gałęź brzuszną i grzbietową. Jednoimienne gałęzie łączą się i tworzą pień brzuszny oraz grzbietowy (*truncus vagalis ventralis* i *truncus vagalis dorsalis* — rys. 6), które następnie na terenie jamy brzusznej łączą się ze sobą tylko nielicznymi rozgałęzieniami (41). Żwacz unerwiony jest prawie wyłącznie przez pień grzbietowy nerwu błędnego (rys. 7). Częściowo unerwia on też księgi. Brzuszny pień nerwu błędnego dzieli się na liczne gałęzie. Część z nich unerwia czepiec, większość zaś przechodzi na księgi i trawieniec (rys. 7).

Przecięcie pnia grzbietowego nerwu błędnego prowadzi do zatrzymania skurczów żwacza, podczas gdy usunięcie pnia brzusznego wywołuje tylko niewielkie zaburzenia w motoryce (84). Przecięcie natomiast lewego lub prawego nerwu błędnego powyżej rozgałęzień nie powoduje żadnych, bądź też tylko nieznaczne zmiany w występowaniu ruchów żwacza.

Nerwy układu wegetatywnego zaopatrujące żwacz tworzą coraz liczniejsze rozgałęzienia i łączą się z siecią włókien i splotów nerwowych w warstwie mięśniowej żwacza. Kończą się one delikatną formacją nerwową, która osiąga poszczególne włókienka mięśniowe (41). Na uwagę zasługuje brak w błonie śluzowej przedzoładek splotów nerwowych znanych ze swej obecności w żołądku gruczołowym i jelitach. Oprócz wspomnianych końcowych struktur stwierdzono w ścianie żwacza istnie-



Rys. 6 Schemat splotu nerwu błędnego w okolicy przepony (według Duncan — 1953).



Rys. 7 Unerwienie przedżołądków przez nerw błędny.
U góry unerwione części przedżołądków przez pień grzbietowy nerwu błędnego, u dołu — przez pień brzuszny nerwu X.

nie tworów nerwowych, spełniających prawdopodobnie rolę receptorów. Największe zagęszczenie ich zaobserwowano w okolicy wpustu, rynienki przełykowej i otworu księgowo-czepcowego, co potwierdza fizjologicznie ważną rolę tych okolic przedżołądków (41, 90). Można też przypuszczać, że w rejonach tych znajdują się ośrodki koordynujące pracę przedżołądków, tymczasem jednak nie ma na to dostatecznych dowodów (24).

Unerwienie intramuralne nie wystarcza więc dla zachowania motoryki żwacza, niezależnej od wpływów centralnych. Wynika stąd, że ośrodkowy układ nerwowy ma decydującą rolę w powstawaniu i koordynacji ruchów przedżołądków, a połączenie ze żwaczem utrzymywane jest za pośrednictwem nerwów błędnych.

W odróżnieniu od wpływów parasympatycznych udział w regulacji ruchów żwacza układu sympatycznego jest niewielki. Początkowo uważano, że układ ten odgrywa rolę antagonistyczną do unerwienia błędnego, jak to ma miejsce w wielu innych narządach (43, 67), później wykazano doświadczalnie, że znaczenie jego jest bardzo ograniczone. Po obustronnym przecięciu nerwu trzewnego u owcy nie obserwowano żadnego wpływu na motorykę żwacza (29). Jednak pobudzenie nerwu trzewnego obniżało wielkość odpowiedzi skurczowej żwacza na drażnienie nerwu błędnego (17). Podobne działanie o nieco krótszym okresie trwania zostało stwierdzone po wstrzyknięciu adrenaliny. Nie udało się jednak nigdy wyłączyć w ten sposób mięśni żwacza spod wpływów nerwów błędnych. Niektórzy autorzy uważają, że hamujące działanie nerwu trzewnego na ruchy żwacza

powodowane jest przez adrenalinę uwalnianą podczas drażnienia z nadnerczy (24).

Kora mózgowa nie posiada ośrodka bezpośrednio wpływającego na motorykę przedżołądków. Clark (20) po usunięciu kory mózgowej u owiec przez blisko rok nie obserwował istotnych zmian w ruchach przedżołądków. Po dalszych, głębszych ekstyrpacjach motoryka była zachowana, przedłużał się natomiast około dwukrotnie czas przeżuwania (z 5,5 do 11,5 godzin). Zniszczenie *corpus callosum* przedłużało jeszcze bardziej okres przeżuwania. Uszkodzenie zaś tkanki w okolicy podwzgórza prowadziło do utraty koordynacji aktu przeżuwania. W dalszych badaniach Clark dostarczył danych, że pole ku przodowi od lejka przysadkowego jest ściśle związane z motoryką żwacza. Iggo w roku 1951 (44) znalazł miejsce w dognonowym kierunku od *intercollicularum plane*, którego drażnienie powodowało skurcz żwacza. Zaproponował on nazwę dla tego ośrodka „*reticulo-ruminal motor activity centre*”. Bell w roku 1960 (8) stwierdził występowanie skurczów czepca i żwacza podczas drażnienia grzbietowej części bocznej formacji retikularnej rdzenia przedłużonego. Andersson (4) natomiast drażniąc elektrycznie okolice jądra ruchowego nerwu błędnego obserwował zatrzymanie ruchów żwacza.

Według Clarka (20), Iggo (44) i Titchena (84) rdzeń kręgowy nie posiada ośrodków wpływających na motorykę przedżołądków.

Jak z powyższych danych można wnioskować, dotychczasowe badania nie określiły jeszcze dokładnie lokalizacji ośrodka motorycznego przedżołądków, wskazując jedynie miejsca, które mogą być związane z tym ośrodkiem. Brunaud (11) przypuszczał, że w centralnym układzie nerwowym istnieje ośrodek koordynujący ruchy żołądka przeżuwaczy, podobny w swym działaniu do ośrodka oddechowego.

Ruchy żwacza w normie fizjologicznej

Wester (86), obserwując ruchy żwacza u krów z dużymi przetokami, określał te ruchy jako fale perystaltyczne i antyperystaltyczne. Schalk i Amadon (83), pracując tą samą metodą, podzielali jego opinię. Mangold i Klein (67) widzieli u zwierząt po laparatomii ograniczone fale skurczowe przebiegające przez ściany żwacza. Czepa i Stigler (22) wprawdzie obserwowali również przechodzenie fal perystaltycznych, ale oprócz nich zauważyli silne skurcze dotyczące grzbietowego lub brzuszego worka żwacza. Habel (41) jest zdania, że wyżej wymienieni autorzy przyjęli nazwę „fale perystaltyczne” określając nimi skurcze żwacza pod wpływem znanego prawa jelita „law of the intestine” Alverezza. Phillipson (70) odrzucił teorię fal perystaltycznych, Weiss zaś (85), rejestrując równocześnie zmiany ciśnienia w przedniej i tylnej części worka grzbieto-

wego zwacza, stwierdził, że skurcze ich są wzajemnie niezależne. Brunaud i Dussardier (14) także nie przyjęli teorii falowej, tłumacząc, że fala perystaltyczna jest falą skurczową, która przemieszcza się wzdłuż ściany narządu, a za nią występuje rozluźnienie mięśni. Natomiast zjawiska ruchowe zwacza są innego typu.

Dotychczasowe spostrzeżenia własne skłoniły nas do przyjęcia nazwy „skurcze” lub „ruchy zwacza”. Uważamy, że nazwa ta w sposób bardziej prawidłowy określa charakter zmian rejestrowanych używaną przez nas metodą (53, 54).

Według naszych obserwacji ruchy zwacza owiec, podobnie jak i innych przeżuwaczy, zasadniczo składają się z poszczególnych cykli skurczów. Pełny cykl zwykle rozpoczyna się podwójnym lub dwufazowym skurczem czepca, po którym następuje skurcz worka grzbietowego, po tym worka brzusznego i ponownie grzbietowego i brzusznego. Pełny cykl ruchów najłatwiej jest zarejestrować podczas przeżuwania (53, 74).

Spostrzeżenia Magee (64) wskazują, że worek grzbietowy zwacza kurczy się często już przed rozkurczem czepca, a w dwie sekundy później następuje skurcz worka brzusznego. Cykl powtarza się, a długość przerw jest zależna od stanu emocjonalnego zwierzęcia. Phillipson (70) podaje, że u krów po dwufazowym skurczu czepca występują dwa lub trzy, rzadziej cztery skurcze zwacza. Dla owiec przyjmuje on cykl 3 lub 6 skurczów czepco-zwacza, tzn. po pojedynczym skurczu czepca notuje dwa skurcze zwacza lub po podwójnym skurczu czepca — cztery skurcze zwacza. Drugi skurcz worka grzbietowego zwacza, który według Westera (36) powiązany jest z odbijaniem, Phillipson (70) nazwał skurczem odbijania (balching contraction).

Skurcze te, jak wyżej wspomniano, mogą nie występować, co prawdopodobnie jest związane z intensywnością procesów fermentacyjnych w zwaczu (72). Stąd też niektórzy autorzy podają dwa ruchy zwacza w jednym cyklu. Dla takiego skróconego cyklu u owcy McAnally i Phillipson (71) oznaczyli czas trwania dwufazowego skurczu czepca na 5 sek., skurczu worka grzbietowego zwacza na 5 do 20 sek. i worka brzusznego — na 20 do 35 sek. Cały cykl, według wspomnianych badaczy, trwa około 60 sekund.

Ogólnie panuje opinia, że częstotliwość skurczów przedżołądków wzrasta w czasie jedzenia (53, 58, 73, 90). Również wielu badaczy podaje większą częstotliwość ruchów zwacza podczas przeżuwania niż w okresie spokoju (53, 58, 74).

Zagadnienie zmiennej liczby skurczów w poszczególnych cyklach ruchowych zwacza nieco wyjaśniły badania Ohge'a i wsp. (69), którzy wskazywali na różnice w występowaniu sekwencji skurczów zwacza w jednym

cyklu (w % przypadków) u owiec między poszczególnymi osobnikami, a mianowicie:

	D_1V_1	$D_1V_1V_2$	D_1	$D_1V_1D_2V_2$	$D_1V_1D_2$	$D_1V_2V_2$	D_1D_2
w spokoju	47,7	7,0	1,5	39,2	0,4	4,2	0
przeżuwanie	47,6	3,2	3,8	30,0	1,3	12,8	1,3
jedzenie	41,1	6,2	0	46,0	1,8	0,9	0

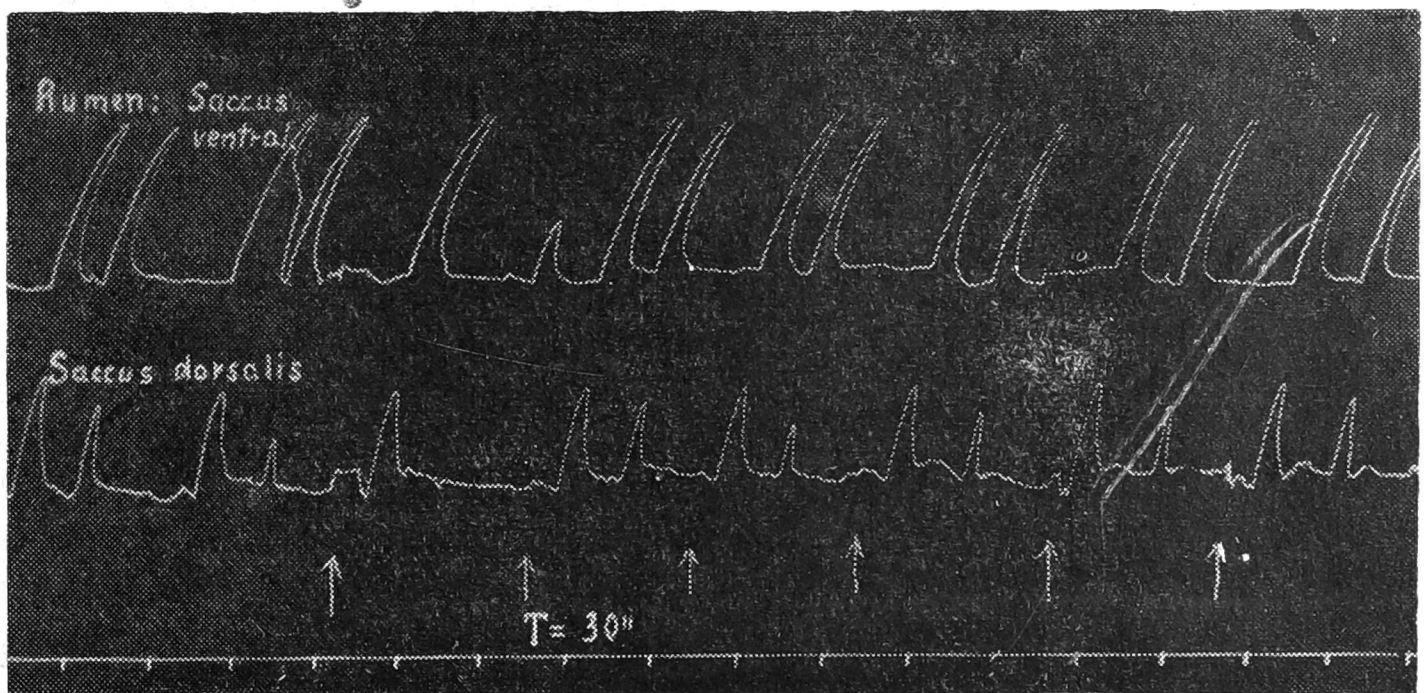
D_1 — skurcz pierwszy worka grzbietowego

V_1 — skurcz pierwszy worka brzusznego

D_2 — skurcz drugi worka grzbietowego

V_2 — skurcz drugi worka brzusznego

W badaniach własnych pełny cykl skurczów żwacza rejestrowano najczęściej podczas przeżuwania (rys. 8).



Rys. 8 Cykle skurczów żwacza u owcy w czasie przeżuwania. Na krzywych od góry ku dołowi: ruchy żwacza rejestrowane w worku grzbietowym, ruchy żwacza w worku brzusznym, linia czasu — oznaczenia = 30 sek. Strzałkami oznaczono moment regurgitacji.

Inną terminologię i nieco inny układ poszczególnych ruchów żwacza zaproponował Reid (76). Przyjmuje on dwojaki rodzaj sekwencji: A i B. W sekwencji A skurcze żwacza są poprzedzone każdorazowo jedno lub dwufazowym skurczem czepca. Poza tym charakterystyczna jest kolejność skurczów żwacza: najpierw kurczy się cały worek grzbietowy, potem przedni i główny worek brzuszny, wreszcie tylny worek brzuszny,

zwany ślepym. Sekwencja B skurczów zwacza obejmuje ruchy nie poprzedzone skurczami czepca, przy czym kolejność skurczów poszczególnych części zwacza jest także inna. Najpierw kurczy się tylna część worka grzbietowego, potem skurcz przechodzi sukcesywnie na części przednie. W końcowej fazie kurczy się worek brzuszny zwacza.

U owiec normalnie żywionych albo głodzonych sekwencja B przebiega bezpośrednio po sekwencji A. W obu tych stanach sekwencja B może też występować całkiem niezależnie od sekwencji A. Stwierdzono także, iż te same sekwencje skurczów, które stwierdzono u owiec, pojawiają się również u krów. Wzajemne zależności tych sekwencji u krów zmieniają się w podobny sposób, jak u owiec zarówno podczas karmienia, jak i głodzenia.

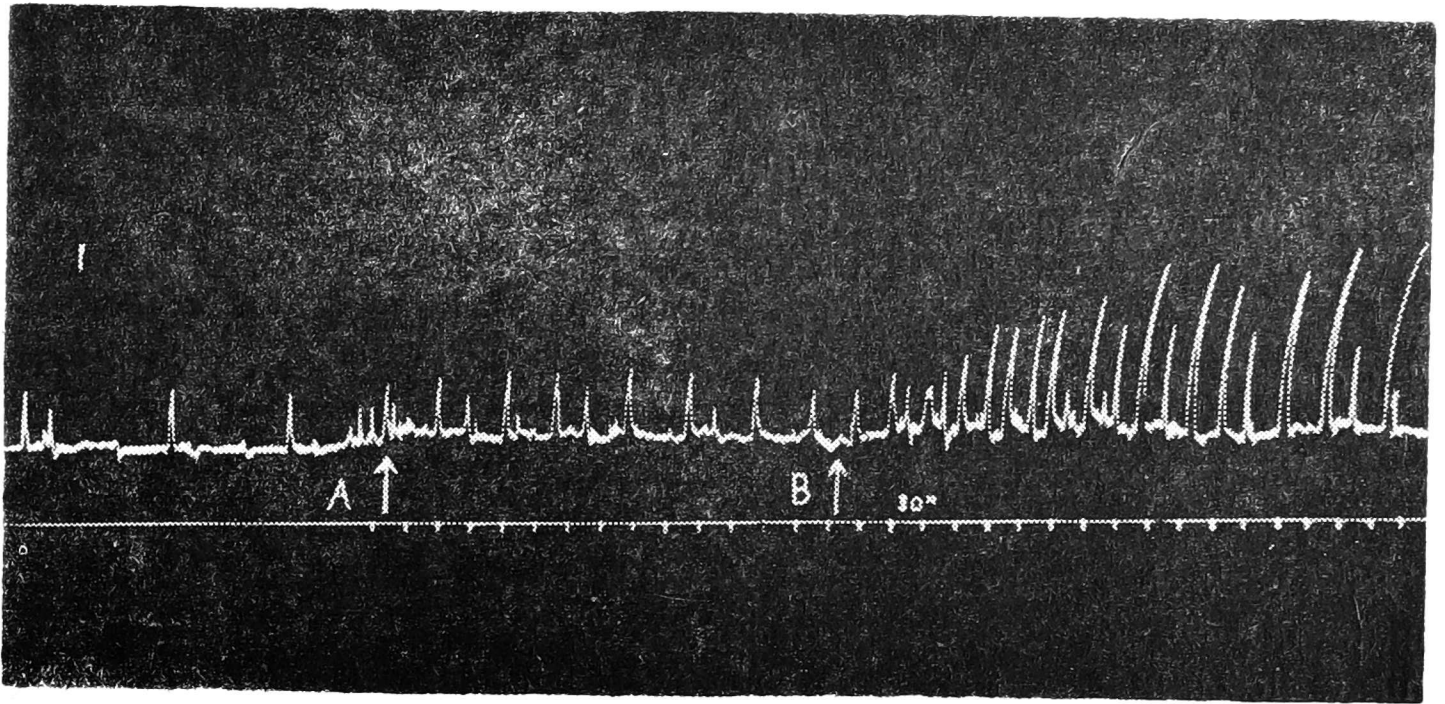
Rytm dobowy ruchów zwacza

Aktywność motoryki zwacza wykazuje znaczne wahania dobowe. U owiec najmniejszą liczbę skurczów w jednostce czasu zarejestrowano w godzinach nocnych, co niekoniecznie musiało być połączone ze snem zwierząt (36, 23). Najintensywniej zwacz kurczył się w porze popołudniowej (23). U krów w kilkudniowych badaniach ciągłych obserwowaliśmy dłuższe przerwy w motoryce przedzoładek, które jak się wydawało miały miejsce podczas snu zwierzęcia (37). Podobne wyniki uzyskał Rathore (75), który wykonał kompleksowe badania zmian dobowych motoryki zwacza, oddychania, pulsu i temperatury u dojnego bydła rasy Holstein.

W czasie dłuższych zapisów kimograficznych zaobserwowano występowanie oscylacji amplitudy rejestrowanych skurczów zwacza (37, 57). Zjawisko to Le Bars i wsp. (57) tłumaczą okresowymi zmianami napięcia ośrodkowego układu nerwowego. Własne spostrzeżenia wskazują, że aktywność przedzoładek zwykle wzrasta w okresach po podaniu zwierzętom paszy, kiedy zwacz jest wypełniony pokarmem.

Czynniki wpływające na ruchy zwacza

Określone podniety zewnętrzne mają wpływ na ruchy zwacza. Andersson i wsp. (4) obserwowali pobudzenie ruchów zwacza podczas dojenia. Małe dawki atropiny nie znosiły występowania tego odruchu. W licznych doświadczeniach stwierdziliśmy także, że widok pokarmu, osoby związanej z karmieniem lub odgłosy towarzyszące zadawaniu paszy znacznie zwiększają częstotliwość skurczów przedzoładek. I odwrotnie, wszelkie nietypowe bodźce akustyczne i wizualne wpływają hamująco na ruchy zwacza. Wykazaliśmy w badaniach, że zahamowaną motorykę zwacza można łatwo wznowić na drodze odruchowej, podając owcy pokarm (rys. 9).



Rys. 9 Wpływ odruchów pokramowych na ruchy żwacza u owcy. A — strzałką oznaczono zbliżenie do owcy pojemnika z pokarmem, B — początek karmienia. Oznaczenia czasu na dolnej linii = 30 sek.

Rodzaj podawanej paszy również wpływa na ruchy żwacza. Suche pasze objętościowe (słoma, siano) wpływają dodatnio na motorykę przedżołądków, utrzymują odpowiednie napięcie mięśni żwacza i ułatwiają odruchy odbijania (21). Gordon (40) zaobserwował ponad to, że częste karmienie powiększa liczbę regurgitacji i ruchów żwacza.

Motoryka przedżołądków związana jest ściśle z pH ich treści. Wzmoczenie procesów fermentacyjnych i towarzyszące im zwiększenie wytwarzania lotnych kwasów tłuszczowych prowadzi do zakwaszenia treści żwacza. Pasze bogate w węglowodany mogą być przyczyną zbytniego zakwaszenia żwacza i wywołać nawet jego atonię. Scarisbrick (82) podaje, że pH treści żwacza poniżej 4,5 hamuje ruchy przedżołądków. Przy czym zmiany zaznaczają się tym silniej, im gwałtowniej występują wahania pH treści. Owce przyzwyczajone do paszy węglowodanowej oraz te, którym inokulowano treść żwacza innych owiec żywionych paszą bogatą w węglowodany, przystosowywały się dużo łatwiej do zwiększonych dawek pasz skrobiowych (2).

Wpływ mocznika na motorykę żwacza u przeżuwaczy

Z badań Annicolas i wsp. (6) wynika, że mocznik stosowany w pokarmie w dawkach 0,1 g/kg ciężaru ciała nie wpływał na motorykę żwacza owiec. Podwyższenie dawki do 0,3 g/kg obniżało już częstotliwość ruchów, a po dawce mocznika 0,5 g/kg ruchy żwacza ulegały całkowitemu zatrzymaniu. Podobnie Feliński (35) uzyskał zmniejszenie liczby i osła-

bienie skurczów żwacza po podaniu 0,14 g mocznika w 17% roztworze wodnym, na kg ciężaru ciała, stosowanym poprzez przetokę żwaczową. Autor wykazał ponadto, że dopiero zastąpienie 30 do 50% ogólnego azotu przez azot mocznikowy, powoduje wyraźne zmniejszenie częstotliwości i siły skurczów żwacza.

Le Bars i Simonnet (61) u niektórych zwierząt nie obserwowali wpływu na motorykę żwacza nawet stosunkowo dużych dawek mocznika (1 g/kg ciężaru ciała). Z doświadczeń ich wynika, że przy niskim poziomie białka w paszy większe dawki mocznika dużo łatwiej wywołują zahamowanie ruchów żwacza niż dawki małe.

Farries i Zgajnar (34) w doświadczeniach wykonywanych na młodych byczkach stwierdzili zależność hamującego wpływu mocznika na motorykę żwacza od stężenia amoniaku w żwaczu. Stosowali oni mocznik w ilości, która zastępowała białko sojowe w paszy, 2 razy lub 8 razy na dobę. Ta sama ilość mocznika podawana w 8 porcjach nie powodowała zmian w motoryce żwacza w przeciwieństwie do dwukrotnego skarmiania mocznika, po którym obserwowano znaczne zwolnienie częstotliwości skurczów żwacza. Autorzy ci utrzymują, że hamujący wpływ na motorykę żwacza wywiera amoniak, który uwalnia się w procesach bakteryjnego rozkładu mocznika, a którego stężenie ($\text{NH}_3\text{—N}$) nie powinno przekraczać 50 mg na 100 ml soku żwaczowego.

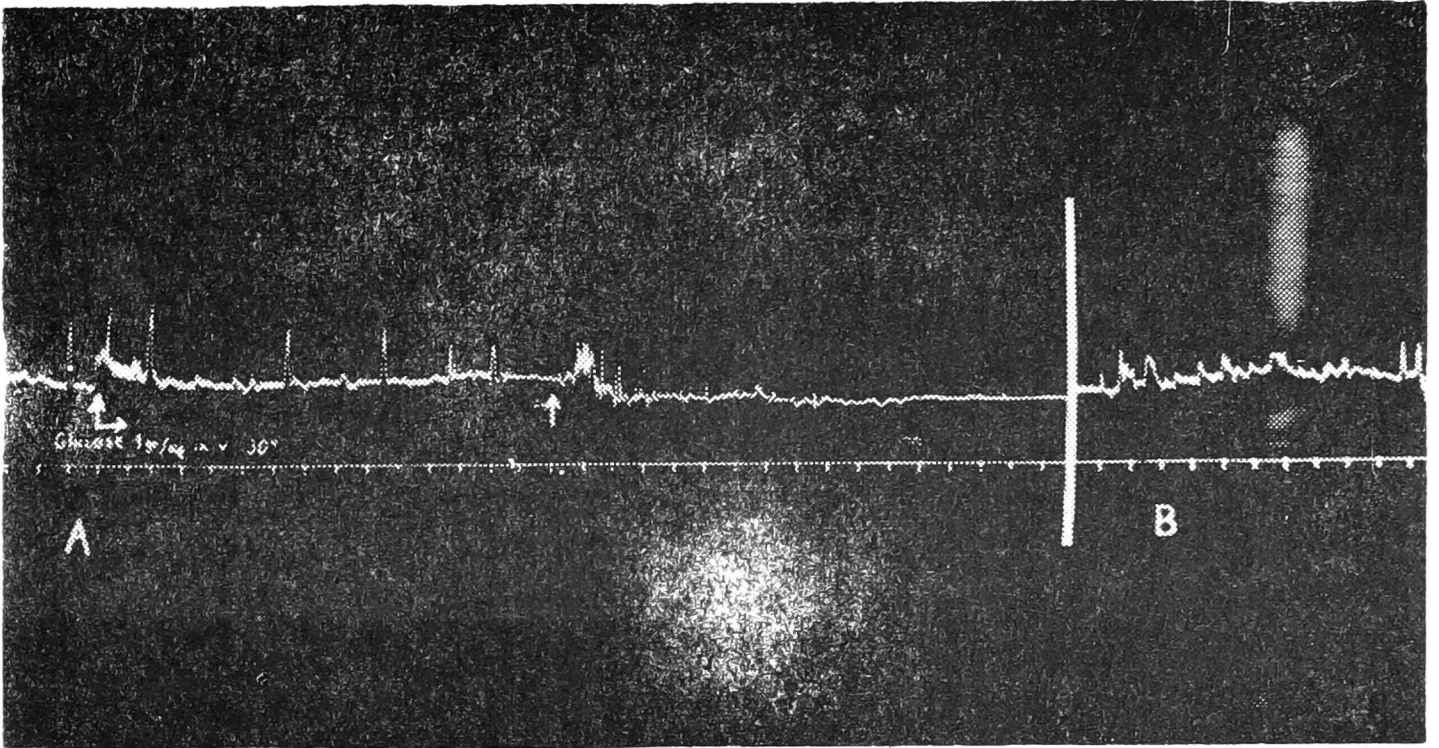
Mocznik wprowadzony do krwi pobudza motorykę żwacza owiec (61). Podczas skarmiania mocznika zauważono również wzmożenie ruchów dalszego odcinka przewodu pokarmowego (jelito ślepe) — (35).

Ruchy żwacza w stanie hipo- i hiperglikemii

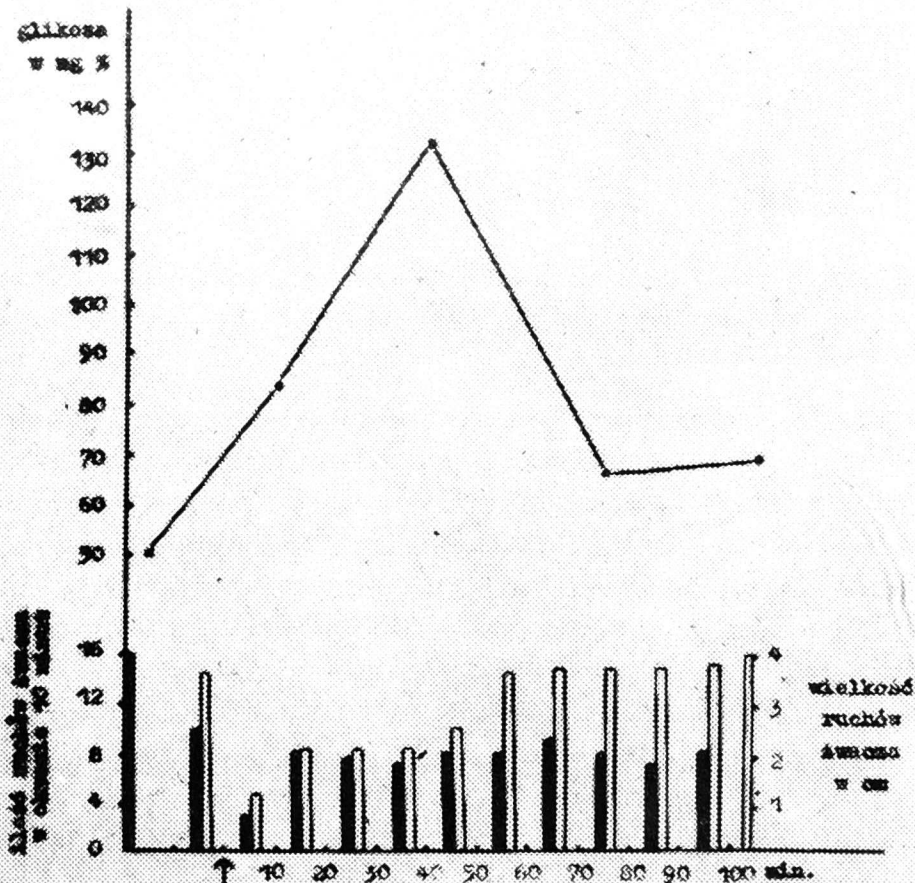
Badania McCandlessa i Dye'a (66) wykazały zależność między stężeniem cukru w krwi a wiekiem przeżuwaczy. Prace te były bodźcem do podjęcia szerszych badań, między innymi nad ustaleniem związku jaki łączy hipo i hiperglikemię z aktywnością ruchową żwacza u zwierząt dojrziałych.

Le Bars i wsp. (58, 59) wykryli obniżenie aktywności ruchowej żwacza po skarmianiu cukru i podczas hiperglikemii poadrenalinowej. Zagadnieniem tym zajmowali się również Hill (42), Vallenas (87), Bowen (9). Autorzy ci dochodzili zasadniczo do zgodnych wniosków w sprawie istnienia zależności między poziomem cukru w krwi a ruchami przedżołądków, chociaż regulacja nerwowa, bądź hormonalna tych zjawisk nie została wyjaśniona.

Podobnie w naszych doświadczeniach stwierdziliśmy, że spadek poziomu cukru w krwi po dożylniej iniekcji insuliny pobudza motorykę przedżołądków, natomiast hiperglikemia wywołana wprowadzeniem do

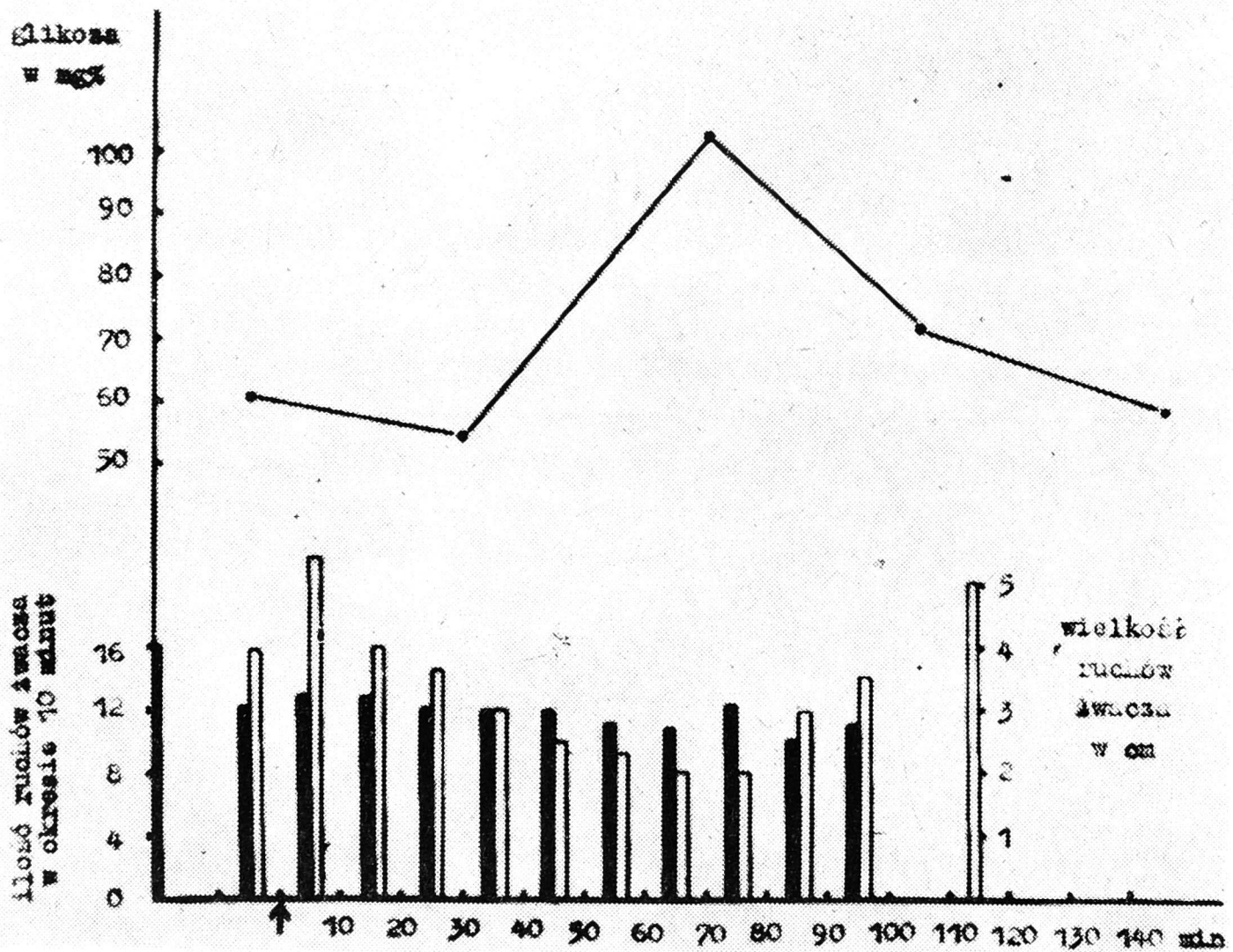


Rys. 10 Wpływ glukozy na ruchy żwacza owcy. Strzałkami oznaczono początek i koniec dożylnego wlewu glukozy w ilości 1 g/kg, w 20% roztworze. B — zapis ruchów żwacza po upływie 1 godziny. Na dolnej linii podano czas, oznaczenia = 30 sek.



Rys. 11 Wpływ noradrenaliny na aktywność ruchową żwacza i na poziom cukru w krwi owcy. Górny wykres przedstawia zmiany w poziomie cukru w krwi żyłnej owcy (według skali w mg % podanej z lewej strony). W dolnej części ryciny podano liczbę (czarne słupki) i wielkość (białe słupki) skurczów żwacza rejestrowanych w tym samym czasie bębenkiem Mareya. Strzałką oznaczono wstrzyknięcie i. v. 0,5 mg noradrenaliny (arterenol).

krwi glukozy (rys. 10) oraz po dożylnym wstrzyknięciu noradrenaliny (rys. 11) powoduje zwolnienie lub zahamowanie ruchów żwacza u owiec (55). Niewielki spadek liczby, ze znacznym zmniejszeniem wielkości skurczów żwacza uzyskiwaliśmy po wprowadzeniu glukozy bezpośrednio do żwacza. Poziom cukru w krwi wzrastał w tym czasie z 60 do ponad 100 mg % (rys. 12).



Rys. 12 Wpływ glukozy podanej do żwacza na jego aktywność ruchową i na poziom cukru w krwi owcy. Górny wykres przedstawia zmiany w poziomie cukru w krwi żyłnej owcy (według skali w mg % podanej z lewej strony). U dołu przedstawiono liczbę (czarne słupki) i wielkość (białe słupki) skurczów żwacza rejestrowanych w tym samym czasie przy pomocy bębena Mareya. Strzałką oznaczono wlew do żwacza przez przetokę 200 g glukozy w roztworze 40%.

Wpływ pobudzenia nerwu błędnego na motorykę żwacza

Początkowo sądzono, że ruchy przedżołądków zależne są przede wszystkim od mechanizmu lokalnego, podobnie jak to ma miejsce w żołądku jednokomorowym lub w jelitach. Doświadczenia Fluorensa już w roku

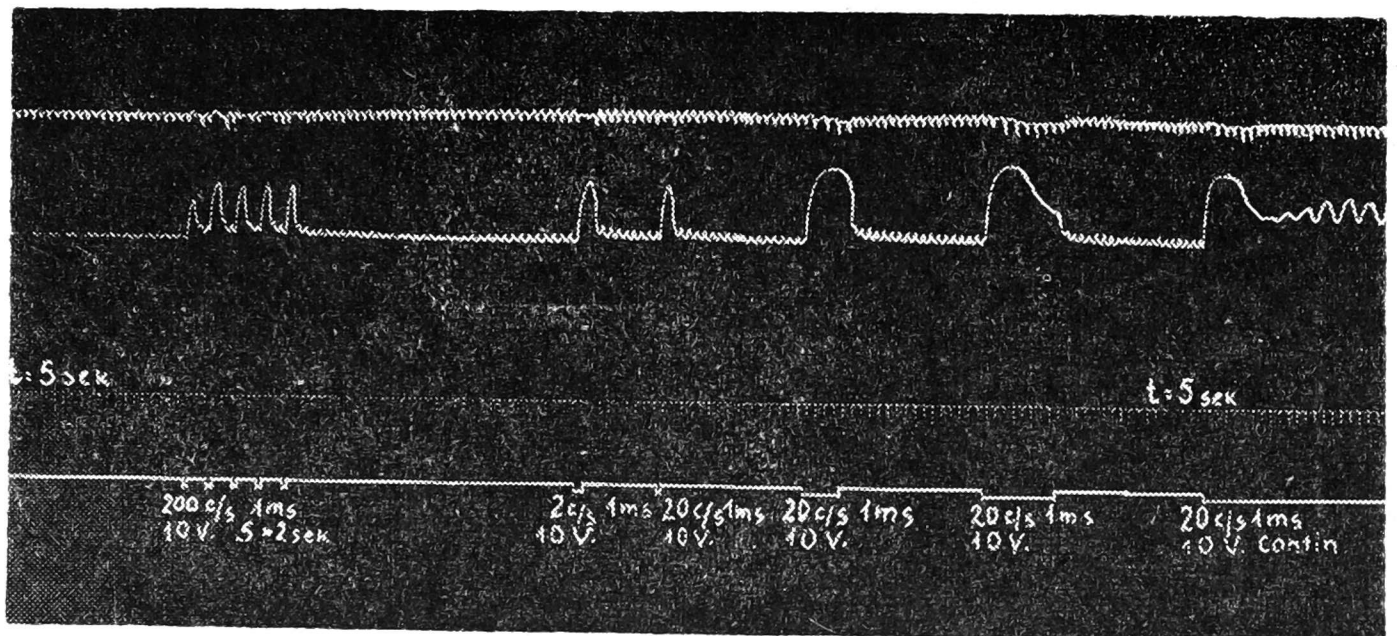
1833 wykazały jednak, że decydującą rolę w motoryce przedżołądków ma unerwienie błędne. Prace te przez dłuższy okres czasu były zapomniane. Dopiero badania Mangolda i Kleina w roku 1927 (67), Hoflunda w roku 1940 (43), później Duncana (30), Phillipsona (70), Clarka (20), Iggo (45) i Habela (41) zaktualizowały zagadnienie, rzucając nieco więcej światła na rolę układu nerwowego ośrodkowego i wegetatywnego w procesach ruchowych żołądka u przeżuwaczy.

Stwierdzono, że pobudzenie nerwu X prowadzi do skurczu przedżołądków, przeciwnie — przecięcie go powoduje całkowity zanik ruchów (29). Drażniąc wybiórczo za pomocą bodźców elektrycznych różne włókna nerwu błędnego, otrzymywano oddzielny skurcz poszczególnych części żwacza. Podobne efekty obserwowano pobudzając poszczególne rozgałęzienia nerwów błędnych. Odnerwiona część żwacza, w tym przypadku, nie brała udziału w skurczu. Wynika stąd, że drażnienie nerwu X nie powoduje powstania fali perystaltycznej rozchodzącej się w ścianach przedżołądków, ale same nerwy odpowiedzialne są za transmisję pobudzenia (11). Zniesienie przewodnictwa obu nerwów błędnych w wyniku przecięcia, zamrożenia lub blokady prokainowej prowadzi do całkowitej atonii żwacza, kończącej się przeważnie wzdęciem i szybką śmiercią zwierzęcia (11).

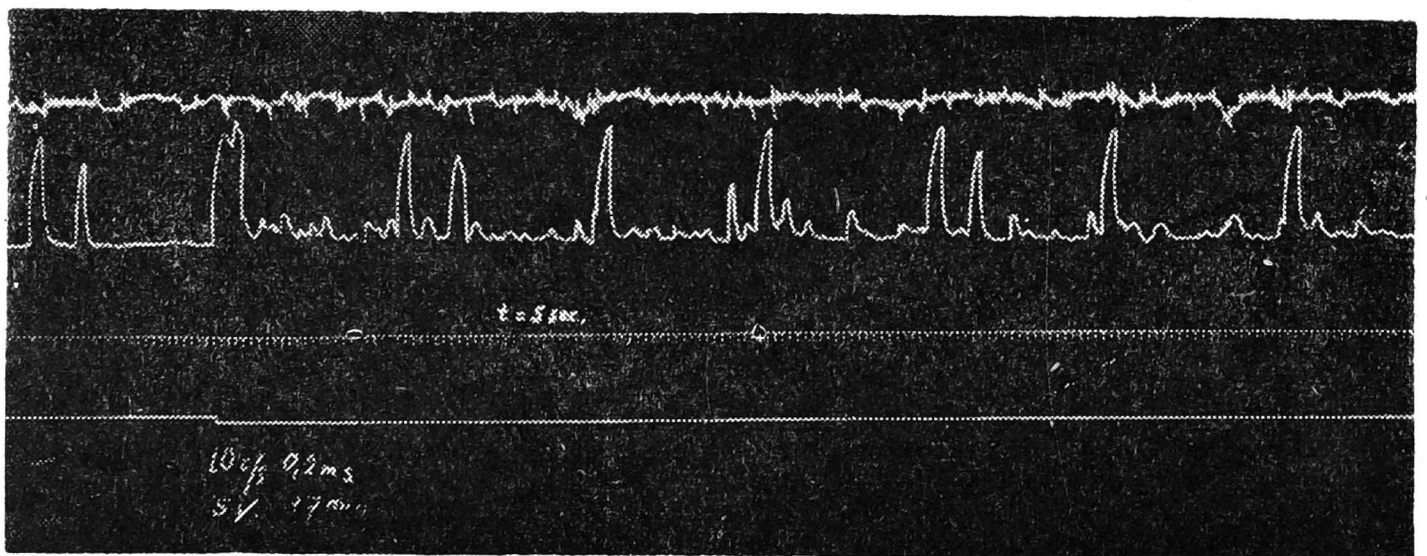
Ciekawe spostrzeżenia dokonano porównując efekty drażnienia nerwu błędnego w narkozie i w doświadczeniu chronicznym (46). Otóż w narkozie samoistne ruchy żwacza nie występują, ale każdorazowe drażnienie nerwu błędnego powoduje powstanie skurczu żwacza (rys. 13). Drażnienie ciągłe w tych warunkach prowadzi również do powstania skurczu, lecz o charakterze tępcowym, którego plateau po kilkudziesięciu sekundach przechodzi w linię falistą (rys. 13). W doświadczeniu chronicznym (bez narkozy) podobne drażnienie wywołuje jedynie miejscowe i rozproszony zwiększenie aktywności mięśni żwacza, natomiast rytm zasadniczych skurczów jest zachowany (rys. 14). Jest to jeszcze jednym dowodem mówiącym o ośrodkowym charakterze podstawowej regulacji motoryki żwacza.

Odruchowa regulacja ruchów żwacza

Odruchy z interoceptorów przewodu pokarmowego wpływają na prawidłowy przebieg procesów trawiennych. Na nich opierają się wzajemne stosunki czynnościowe różnych odcinków przewodu pokarmowego również u przeżuwaczy. Stwierdzono, że drażnienie innych oddziałów żołądka zmienia motorykę żwacza. Zmiany te zachodzą zależnie od nasilenia stosowanego bodźca. W przypadku drażnienia chemoceptorów trawienca 10% siarczanem miedzi dochodzi do zmniejszenia liczby i wielkości



Rys. 13 Wpływ pojedynczego i ciągłego drażnienia nerwu błędnego na skurcze żwacza owcy w narkozie chloralozowej. Na krzywych od góry ku dołowi: Oddychanie, skurcze żwacza, linia czasu; oznaczenia = 5 sek., linia sygnału Depreza, na której oznaczono czas drażnienia. Pod linią — charakterystyka stosowanych bodźców.



Rys. 14 Wpływ ciągłego drażnienia nerwu błędnego na ruchy żwacza owcy. Na krzywych od góry ku dołowi: oddychanie, ruchy żwacza, linia czasu, linia sygnału Depreza, na której zaznaczono moment rozpoczęcia drażnienia.

skurczów żwacza (91). Odruchowe zmiany w motoryce żwacza zachodzą także wskutek drażnienia dalszych odcinków przewodu pokarmowego. Załucki (88) badał wpływ pobudzenia interoceptorów jelita cienkiego na ruchy żwacza owiec i stwierdził, że drażnienie chemoceptorów daje zawsze największe zmiany, słabsze wyniki uzyskał drażniąc mechanoceptory, a prawie bez odpowiedzi na ruchy było pobudzanie termoreceptorów. W jelicie ślepym i prostnicy największe wpływy na ruchy żwacza wykazywały mechanoceptory (88).

Działanie niektórych substancji farmakodynamicznych na ruchy żwacza

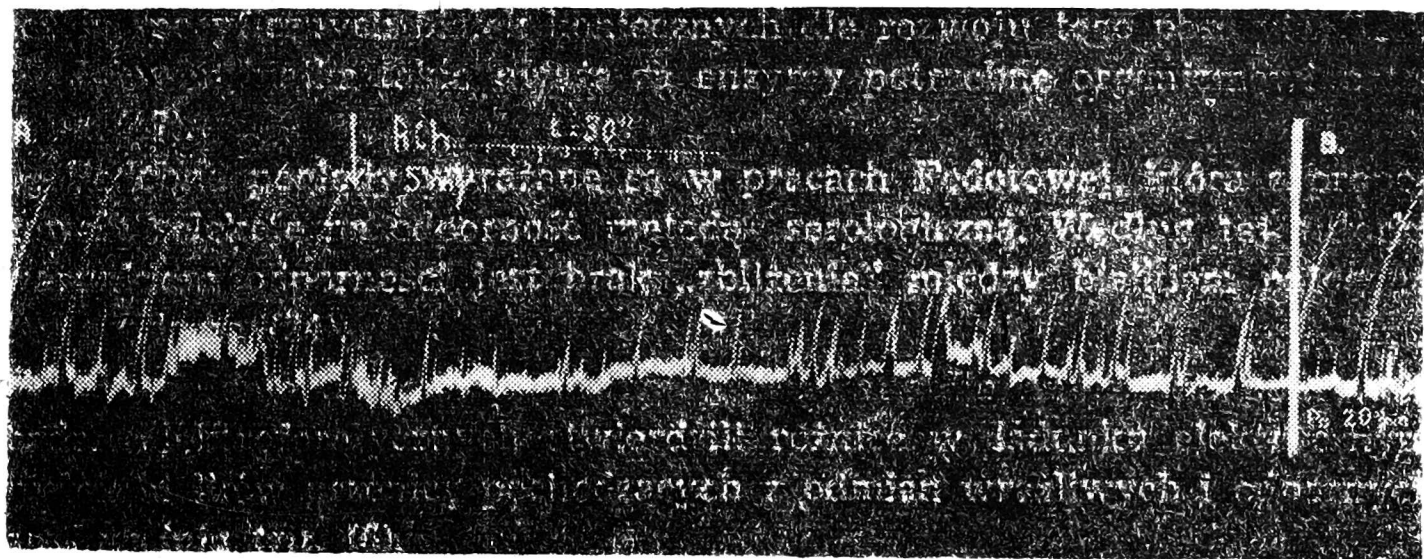
Substancje parasympatykomietyczne. Obok wpływów nerwowych również czynniki humoralne mogą modyfikować motorykę przedzołędków. Już Amadon w roku 1930 (3) podał dosyć wyczerpujący wykaz związków chemicznych — leków pobudzających ruchy żwacza. Emetyna, ezeryna, arekolina i pilokarpina w małych dawkach oraz słabiej działający chlorek baru, oto ówczesne środki stosowane dla pobudzenia aktywności żwacza.

Omówienie działania licznych substancji chemicznych na motorykę żwacza byłaby podał Dougherty (25). Nie potwierdził on pobudzającego wpływu ezeryny na ruchy żwacza, zwracając natomiast uwagę na hamowanie ruchów przez acetylocholinę. Podobnie Ruckebusch (80) nie wykazał pobudzającego wpływu ezeryny na ruchy czepca u krów. Nikotyna i siarczan miedzi, stosowane w niewielkich ilościach na język przeżuwa- czy, wywoływały pobudzenie skurczów żwacza przez okres około 1 godziny. Również wprowadzenie tlenu do tego przedzołędka zwiększało około trzykrotnie częstotliwość jego skurczów (26).

Brunaud i Navarro (15) wyjaśnili w swojej pracy, że ezeryna stosowana dożylnie pobudza ruchy żwacza u owiec dopiero w dawkach od 0,01 do 0,1 mg/kg ciężaru ciała. Natomiast dawki powyżej 0,1 mg/kg działają niekorzystnie; znoszą regularność skurczów przedzołędków.

Tematem pracy Brunaud i Dussardiera (13) było badanie pobudzającego działania emetyny i weratryny na ruchy żwacza.

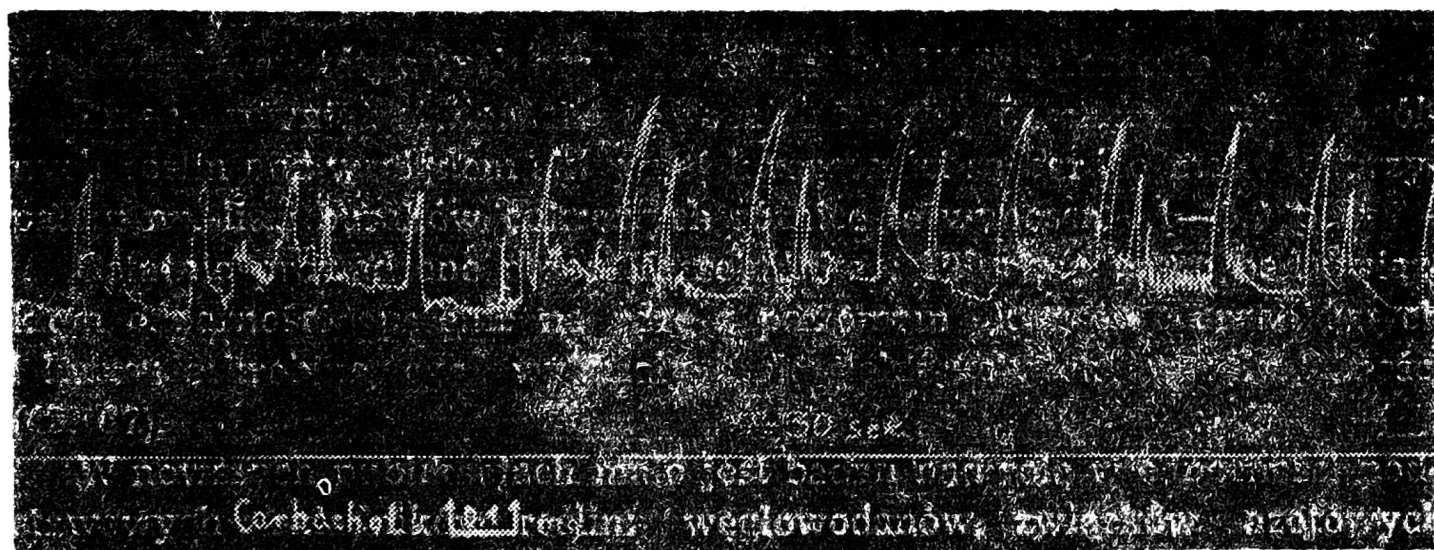
Acetylocholina, aczkolwiek zaliczana do środków parasympatykomietycznych, przejawia w obrębie przedzołędków działanie hamujące ich aktywność ruchową (rys. 15). Zagadnienie to było przedmiotem prac lic-



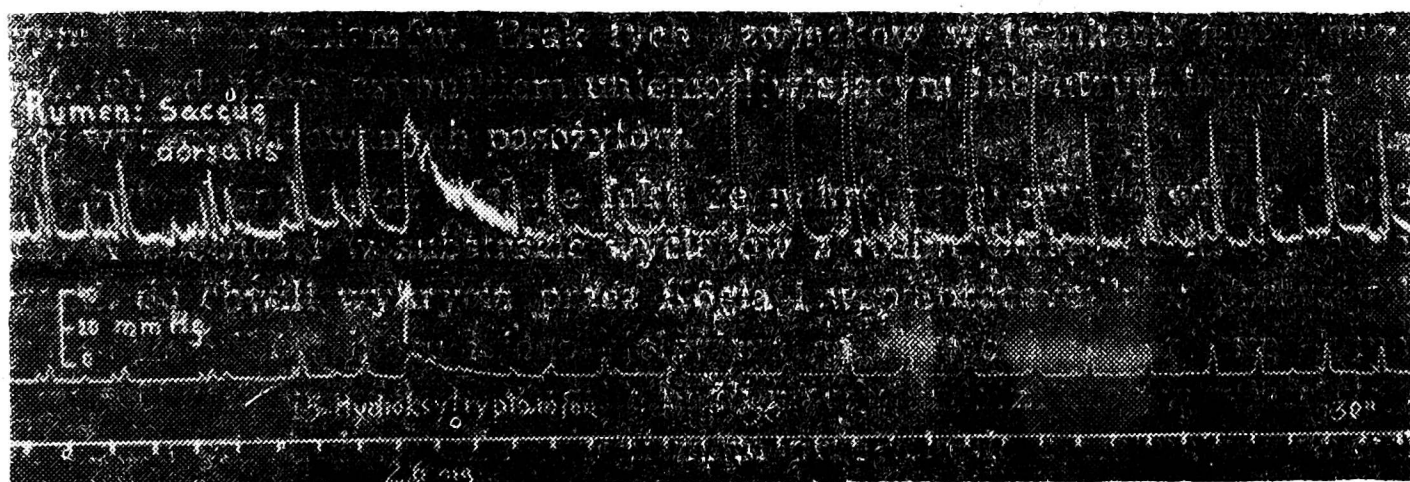
Rys. 15 Wpływ acetylocholino na ruchy żwacza owcy. Strzałką oznaczono wstrzyknięcie dożylnie 5 mg ACh. U góry pośrodku — linia czasu, oznaczenia = 30 sek.

nych badaczy (12, 28, 30, 31, 37, 46, 47, 48, 53, 73, 79). Ciekawe spostrzeżenia poczyniła Duncan (30), która po usunięciu badanym zwierzętom nadnerczy nie obserwowała występowania omawianego zjawiska. Badania własne wykazały, że mechanizm hamowania motoryki żwacza przez acetylocholinę jest związany z korową częścią nadnerczy — z powstawaniem „reakcji alarmowej”, która może mieć wpływ na ośrodki motoryczne przedzoładków w centralnym układzie nerwowym (6, 7).

Inne estry choliny (karbacholina, metylcholina) pobudzają aktywność motoryki żwacza (11, 18, 46 — rys. 16).



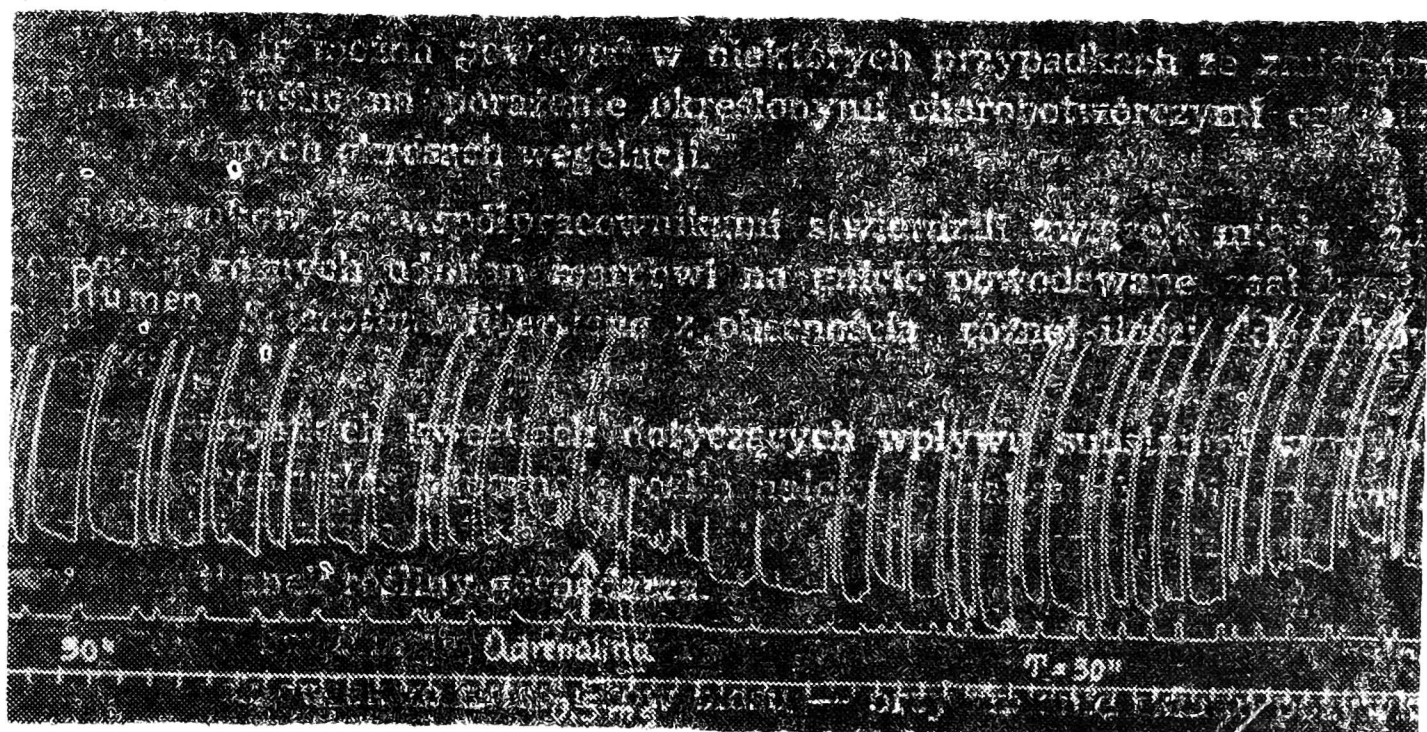
Rys. 16 Wpływ karbacholiny na ruchy żwacza owcy. Strzałkami oznaczono wstrzyknięcie dożylnie 0,1 mg karbacholiny. U dołu linia czasu, oznaczenia = 30 sek.



Rys. 17 Wpływ serotoniny (5-hydroksytrytaminę) na ruchy żwacza owiec. Na środkowej krzywej zarejestrowano manometrem rtęciowym zmiany w wielkości skurczów żwacza, wyrażone w mm Hg. Na dolnej linii oznaczono czas = 30 sek. Strzałką zaznaczono wstrzyknięcie dożylnie 2,6 mg serotoniny.

Również pobudzająco na ruchy żwacza u owiec, aczkolwiek po niedługim okresie hamowania, działa serotonina (53). Szczególnie po wstrzyknięciu serotoniny obserwuje się wzmożenie siły skurczów żwacza (rys. 17).

Substancje o działaniu sympatykomimetycznym. Adrenalina i noradrenalina wywierają działanie hamujące motorykę przedzwołzków (17, 53, 60). Niejednokrotnie, po kilkuminutowym zatrzymaniu ruchów, obserwuje się przejściowe wzmożenie częstotliwości i siły skurczów żwacza (rys. 18), po którym następuje dłuższy okres hamowania, trwający około trzech godzin (60). Le Bars i wsp. (60) wyróżniają dwie fazy hamowania poadrenalinowego. Pierwsza faza, według tych autorów, jest wynikiem własnego działania adrenaliny, druga natomiast wywołana jest występującą w tym czasie hiperglikemią.



Rys. 18 Wpływ adrenaliny na ruchy żwacza owcy. Strzałką oznaczono wstrzyknięcie i.v. 0.5 mg adrenaliny. Na dolnej linii podano czas = 30 sek.

Atropina, znosząc wpływy nerwu błędnego na mięśnie żwacza, zatrzymuje jego motorykę. Stosowana w dawkach powyżej 40 mg/kg i.v. (dożylnie) u owcy hamuje ruchy żwacza na okres około 1 godz. (25, 46).

Wpływ związków fosforoorganicznych na ruchy żwacza

Od czasu kiedy Loewi i Navratil (1926) odkryli substancję hamującą czynność esterazy cholinowej, nie ustawały wysiłki badaczy w poszukiwaniu preparatów syntetycznych o podobnych własnościach. Z czasem wynaleziono wiele związków, a wśród nich związki fosforoorganiczne, które w ostatnich latach zaczęły odgrywać bardzo ważną rolę w zwalczaniu szkodników roślin i pasożytów zwierząt. Jednak jako związki rozkładające esterazę cholinową nie pozostały obojętne dla organizmu zwierzęcia, a w przypadku spożycia większej ilości pestycydu w paszy powodują ostre zatrucia. W wyniku tych zatruc, obok innych objawów, do-

chodzi do gwałtownego pobudzenia motoryki całego przewodu pokarmowego przeżuwaczy.

Atropina znosi szereg objawów zatrucia inhibitorami esterazy cholinowej, przede wszystkim jednak zespół tzw. objawów „muskarynowych”, wywoływanych przez acetylocholinę. Objawy „nikotynowe” usuwane są przez związki oksymów. Bubień i wsp. (19) zastosowali z dobrym skutkiem siarczan magnezu podawany dożylnie razem z atropiną. Dawka atropiny 0,25 mg/kg i siarczanu magnezu 100 mg/kg ciężaru ciała skutecznie usuwały większość symptomów zatrucia pestycydami fosforoorganicznymi, redukując też wzmożoną motorykę przewodu pokarmowego u przeżuwaczy (19).

LITERATURA

1. Alexander F., Modie E. W.: Res. Vet. Sci., 1960, 1, 248.
2. Allison M. J., Bucklin J. A., Dougherty R. W.: J. Anim. Sci, 1964, 23, 1164.
3. Amadon R. S.: J. Amer. Vet. Med. Ass., 1930, 76, 65.
4. Andersson B., Kitchell R., Persson R.: Acta Physiol. Scand., 1958, 44, 92.
5. Andersson B., Kitchell R., Persson R.: Acta Physiol. Scand., 1959, 46, 319.
6. Annicolas D., Le Bars H., Nuges J., Simonnet H.: Bull. Acad. Vet., 1956, 29, 257.
7. Balch C. C.: Proc. Nutr. Soc., London, 1959, 18, 97.
8. Bell F. R.: Digest. Physiol. Nutr. Ruminant, 1960, 6, 59.
9. Bowen J. M.: Amer. Jour. Vet. Res.; 1962, 23, 948.
10. Brunaud M.: Bull. Acad. Vet., 1953, 26, 375.
11. Brunaud M.: Rev. Med. Vet., 1954, 17, 535.
12. Brunaud M., Dussardier M.: Jour. de Physiol., 1951, 43, 281.
13. Brunaud M., Dussardier M.: Jour. de Physiol., 1952, 44, 224.
14. Brunaud M., Dussardier M.: Rec. Med. Vet., 1953, 129, 137.
15. Brunaud M., Navarro J.: Bull. Acad. Vet., 1953, 26, 381.
16. Brunaud M., Navarro J.: Bull. Acad. Vet., 1953, 26, 590.
17. Brunaud M., Navarro J.: Bull. Acad. Vet., 1953, 26, 597.
18. Brunaud M., Navarro J.: Bull. Acad. Vet., 1954, 27, 213.
19. Bubień Z., Garbuliński T., Wasilewski J.: Pol. Arch. Vet., 1969, 11, 571.
20. Clark C. H.: Amer. Jour. Vet. Res., 1953, 14, 376.
21. Colvin H. W., Musgrave S. D., Williams G. F.: Jour. Dairy Sci., 1958, 41, 744.
22. Czepa A., Stigler K.: Pflügers Arch., 1926, 212, 300.
23. Dejneka J., Zięba D., Leroch Z.: Roczn. Nauk Rol., 1966, 88, 418.
24. Dirksen G.: Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futter., 1964, 19, 13.
25. Dougherty R. W.: Cornell Vet., 1942, 32, 269.
26. Dougherty R. W., Crumb D.: Cornell Vet., 1949, 39, 3.

27. Dracy A. E.: Jour. Dairy Sci., 1964, 47, 1428.
28. Duncan Dorothy L.: Jour. Physiol. L., 1951, 115, 4, 75—P.
29. Duncan Dorothy L.: Jour. Physiol. L., 1953, 119, 157.
30. Duncan Dorothy L.: Jour. Physiol. L., 1954, 125, 475.
31. Dussardier M.: Jour. de Physiol., 1954, 46, 777.
32. Dziuk H. E., McCauley E. H.: Amer. Jour. Physiol., 1965, 209, 324.
33. Dziuk H. E., Fashingbauer B. A., Idstrom B. A.: Amer. Jour. Vet. Res., 1963, 24, 773.
34. Farries E., Zgajnar J.: Zeitsch. Tierzucht. Züchtenbiol., 1969, 85, 393.
35. Feliński L.: Acta Physiol. Pol., 1962, 12, 191.
36. Feliński L., Rotenberg S., Baranow-Baranowski S.: Acta Physiol. Pol., 1959, 10, 365.
37. Gill J., Koźniewski S., Michalska-Góra A.: Wpływ składu diety i pory dnia na efekty hamowania motoryki przedżołądków przez acetylocholinę i adrenalinę u krów (w przygotowaniu do druku).
38. Gill J., Rydzyński M., Starzyński W.: Biul. III Zjazdu PTNW, Lublin, 1966, 22.
39. Gill J., Rydzyński M., Starzyński W.: Biul. III Zjazdu PTNW, Lublin, 1966 30.
40. Gordon J. G.: Anim. Behavior, 1961, 9, 16.
41. Habel R. E.: Cornell Vet., 1956, 46, 555.
42. Hill K. J.: Quart. Jour. Exp. Physiol., 1954, 39, 253.
43. Hoflund S.: Svensk. Vet. Tidskr., 1940, Supl. 45 (cyt. Habel — 41).
44. Iggo A.: Jour. Physiol. L., 1951, 115, 74—P.
45. Iggo A.: Jour. Physiol. L., 1956, 131, 248.
46. Koźniewski S.: Acta Physiol. Pol., 1967, 18, 921.
47. Koźniewski S.: Acta Physiol. Pol., 1969, 20, 75.
48. Koźniewski S.: Acta Physiol. Pol., 1969, 20, 83.
49. Koźniewski S.: Biul. IV Zjazdu PTNW, Warszawa, 1970.
50. Koźniewski S.: Medycyna Weter., 1965, 10, 604.
51. Koźniewski S.: Medycyna Weter., 1969, 25, 627.
52. Koźniewski S.: Medycyna Weter., 1969, 25, 738.
53. Koźniewski S., Barej W.: Acta Physiol. Pol., 1960, 11, 291.
54. Koźniewski S., Malinowska A.: Mater. IX Zjazdu PTF, Toruń, 1963, 164.
55. Koźniewski S., Malinowska A.: Pol. Arch. Weter., 1965, 9 239.
56. Laplace J. P.: Sur les phénomènes mécaniques et électriques du tractus digestif le mouton, Imprimerie Terreaux Freres, Lyon, 1968.
57. Le Bars H., Lebrument J., Simonnet H.: Bull. Acad. Veter., 1954, 27, 69.
58. Le Bars H., Nitescu R., Simonnet H.: Bull. Acad. Veter., 1953, 26, 287.
59. Le Bars H., Nitescu R., Simonnet H.: Bull. Acad. Veter., 1953, 26, 351.
60. Le Bars H., Nitescu R., Simonnet H.: Bull. Acad. Veter., 1953, 26, 445.
61. Le Bars H., Simonnet H.: Ann. Zootech., 1959, 8, 81.
62. Loewi O., Navratil E.: Pflügers Archiv, 1926, 214, 689.
63. Lucas K. J.: Motility studies of the bovine reticulo-rumen. Thesis of Cornell University, Ithaca, 1961.

64. Magee H. E.: Jour. Exp. Biol., 1932, 9, 409.
65. McAnally R. A., Phillipson A. T.: Biol. Rev., 1944, 19, 41.
66. McCandless E. L., Dye J.: Amer. Jour. Physiol., 1950, 162, 434.
67. Mangold E., Klein W.: Bewegungen und Inervation des Wiederkäuermagens. G. Thieme, Leipzig, 1927.
68. Natscheff B., Iwanoff I.: Mn. Vet. Med., 1962, 3, 147.
69. Ohge Akira, Ota Yoshio, Nakazato Yoshikazu: Jap. Jour. Vet. Sci., 1965, 27, 151.
70. Phillipson A. T.: Quart. Jour. Exp. Physiol., 1939, 29, 395.
71. Phillipson A. T., Innes I. R. M.: Quart. Jour. Exp. Physiol., 1969, 29, 333.
72. Quin J. I., Van der Wath I. G., Myburgh S.: Onderst. Jour. Vet. Sci. Anim. Ind., 1938, 11, 341.
73. Quin J. I., Van der Wath I. G.: Onderst. Jour. Vet. Sci. Anim. Ind., 1939, 11, 361.
74. Radeff T., Stojanoff I. V.: Archiv Tierernähr., 1955, 5, 331.
75. Rathore A. K.: Brit. Vet. Jour., 1965, 121, 483.
76. Reid C. S. W.: The influence of the different innervation of the ruminant stomach on its motility, Thesis, Cambridge University, 1962.
77. Rousseau J. P.: Jour. Physiol. Paris, 1967, 59, 491.
78. Ruckebusch M., Santini R., Pernod R.: Jour. Physiol. Paris, 1968, 60, 296.
79. Ruckebusch Y., Ruckebusch M., Bost J.: C. R. Soc. Biol. 1961, 155, 1646.
80. Ruckebusch Y., Helfre J. A.: Rev. Med. Vet., 1965, 116, 429.
81. Sanford J.: Quart. Jour. Exp. Physiol., 1961, 46, 167.
82. Scarisbirck R.: Vet. Rec., 1954, 66, 131.
83. Schalk A. F., Amadon R. S.: North Dakota Agric. Coll. Bull., 1928, Febr., 216.
84. Titchen D. A.: Jour. Physiol. L., 1960, 151, 139.
85. Weiss K. E.: Onderst. Jour. Vet. Res., 1953, 26, 251.
86. Wester J.: Die Physiologie und Pathologie der Vormagen beim Rinde, R. Schoetz, Berlin, 1926 (cyt. Brunaud M. poz. 11).
87. Vallenias G. A.: Amer. Jour. Vet. Res., 1956, 17, 79.
88. Załucki G.: Mater. X Zjazdu PTF, Lublin — 1966, 262.
89. Załucki G.: Zesz. Nauk. WSR — Wrocław, 1963, 50, 179.
90. Załucki G.: Zesz. Nauk. WSR — Wrocław, 1965, 62, 73.
91. Zięba D., Dejneka J., Leroch Z.: Zesz. Nauk. WSR — Wrocław, 1965, 62, 151.