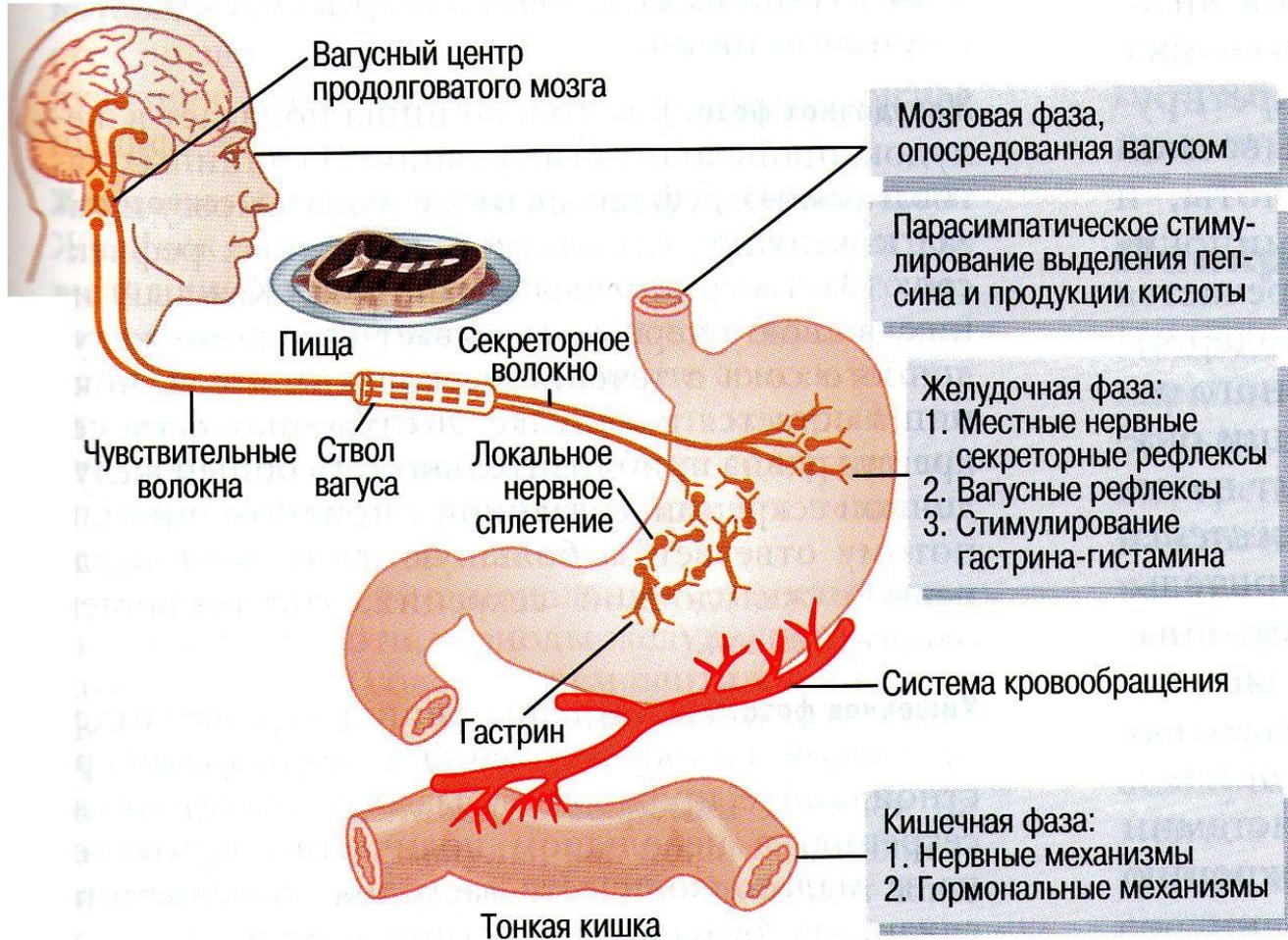


ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ

Лекция 2

Желудочная секреция

Фазы желудочной секреции



Цефалическая (мозговая, сложнорефлекторная) фаза желудочной секреции запускается мыслями о еде, а также видом, вкусом и запахом пищи при участии эфферентных волокон блуждающего нерва, иннервирующих желудок.

а) Секреция HCl париетальными клетками, гастрина – G-клетками и пепсиногена – главными клетками стимулируется эфферентными волокнами вагуса.

б) Почти половина всей желудочной секреции происходит во время еды в результате активности волокон блуждающего нерва, вызванной цефалической фазой.

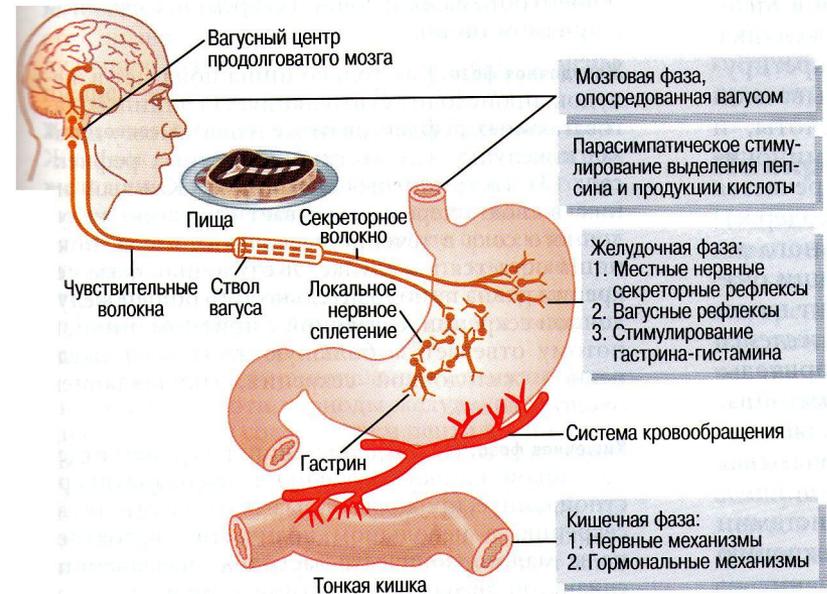
Желудочная фаза секреции начинается при попадании пищи в желудок.

- a) Растяжение тела желудка через местные и ваго-вагальные рефлексы, повышает секрецию соляной кислоты.
- b) Растяжение антрального отдела желудка вызывает местные и ваго-вагальные рефлексы, усиливающие высвобождение гастрина G-клетками антрального отдела. Процесс тормозится, при $\text{pH} < 3$.
- c) Низкие значения pH активируют местные рефлексы, усиливающие секрецию пепсиногена.
- d) Хотя скорость желудочной секреции во время желудочной фазы ниже, чем в течение цефалической, она продолжается дольше.

Таким образом, в обеих фазах выделяется приблизительно одно и тоже количество секрета.

Кишечная фаза секреции

- Начинается тогда, когда химус начинает переходить из желудка в двенадцатиперстную кишку.
- Обусловлена нервными и гуморальными механизмами.
- В целом, в кишечную фазу выделяется небольшое количество секрета.



Желудочный сок

pH 0,8–1,5; 2-2,5 л/сут.

Содержит воду, электролиты, мочевины, ферменты, мукоиды

Его основные компоненты:

- Соляная кислота
- Пепсины и желудочная липаза
- Муцин
- Внутренний фактор Кастла
(гастромукопротеид, необходимый для всасывания витамина В₁₂)

Секреторные железы желудка

- **Кардиальные** – содержат добавочные клетки, выделяют слизь (муцин)
- **Фундальные** – содержат обкладочные, главные и добавочные клетки, выделяют HCl, ферменты, муцин
- **Пилорические** – содержат главные и добавочные клетки, а также G-клетки, выделяющие гастрин

Обкладочные (париетальные, кислотные) клетки

- Секретируют HCl
- Отвечают за секрецию **внутреннего фактора**, который необходим для всасывания витамина B12 в подвздошной кишке тонкого кишечника

Главные (пепсиновые) клетки

Секретируют **пепсиногены**, предшественник ферментов **пепсинов**:

- **Пепсин А** – гидролизует белки при оптимуме рН 1,5-2
- **Пепсин В** (желатиназа) – гидролизует белки при рН<5,6
- **Пепсин С** (гастриксин) – гидролизует белки при оптимуме рН 3,2-3,5
- **Пепсин D** (реннин, химозин) – расщепляет казеин (белок молока) в присутствии ионов Ca^{2+} при рН 5,6

Непротеолитические ферменты:

- **Желудочная липаза** – расщепляет жиры молока при рН 5,9-7,9
- **Лизоцим** (муромидаза) – усиливает бактерицидные свойства сока
- **Уреаза** – расщепляет мочевину при рН 8,0

Слизистые (мукозные) клетки выделяют слизь (муцин)

Функции муцина

- Защищает от механических и химических влияний
- Присоединяет витамины В и С, защищая их от переваривания желудочным соком
- Адсорбирует ферменты, способствуя их задержке и работе в желудке

G-клетки, отвечающие за выработку гормона гастрина

- a)** Существует две формы гастрина: G-17 (малый гастрин, пептид, состоящий из 17-ти аминокислот) и G-34 (большой гастрин, пептид, состоящий из 34-х аминокислот). Хотя G-17 мощнее, чем G-34, более «крупный» гастрин обнаруживается в кровотоке в больших концентрациях.
- b)** Гастрин высвобождается с базолатеральной поверхности G-клеток, попадает в кровоток и доходит до проксимального отдела желудка, где стимулирует секрецию соляной кислоты париетальными клетками.

Функции гастрина:

- 1) Гастрин стимулирует секрецию HCl;
- 2) Он повышает моторику желудка и кишечника;
- 3) Он повышает панкреатическую секрецию;
- 4) Он необходим для правильного роста слизистой оболочки ЖКТ.

Стимуляция секреции гастрина

- **Бомбезин (гастрин-высвобождающий пептид)** – наиболее вероятный нейромедиатор энтеральной нервной системы, ответственный за стимуляцию секреции гастрина G-клетками.
- **Блуждающий нерв повышает секрецию бомбезина** во время цефалической фазы.
- Некоторые **продукты питания** и продукты расщепления пищевых веществ (**секретагоги**) напрямую стимулируют выделение гастрина.
- Среди них: продукты переваривания белка, алкоголь и кофе.

Торможение секреции гастрина

- Соматостатин тормозит секрецию гастрина.
- Блуждающий нерв тормозит выделение соматостатина во время цефалической фазы.

Функции HCl:

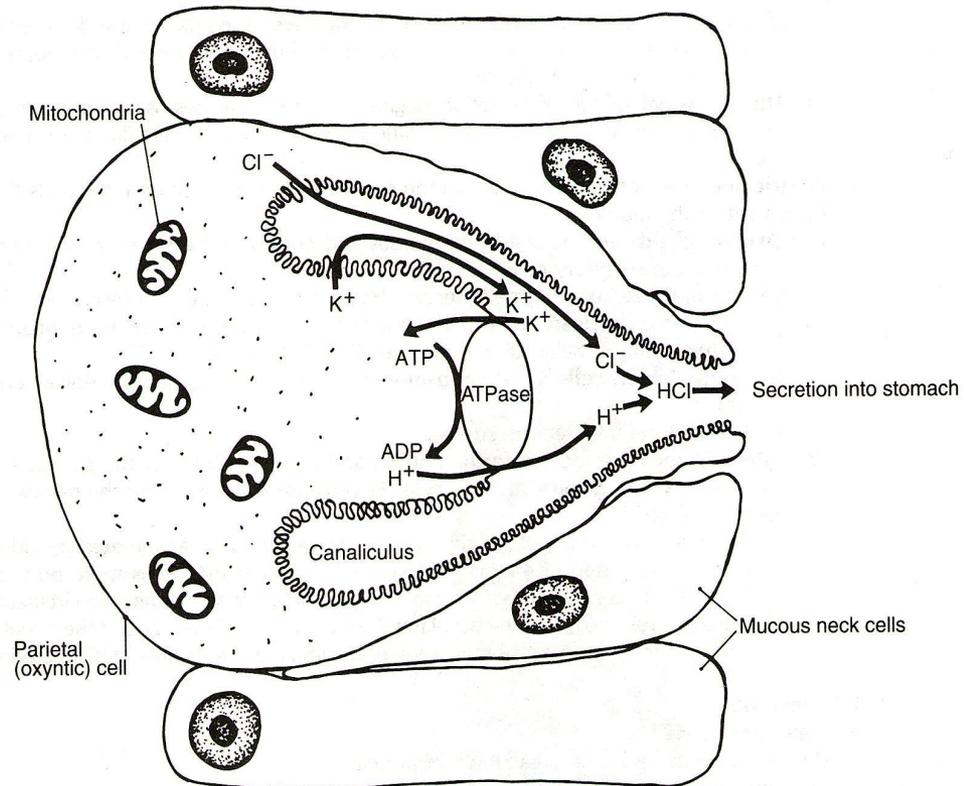
- Создает оптимальную среду для работы желудочных ферментов
- Активирует пепсиноген
- Переводит прогастрин в гастрин
- Вызывает набухание и денатурацию белков (что способствует их обработке ферментами)
- Створаживает молоко
- Подавляет патогенную микрофлору
- Стимулирует моторную активность желудка

Функции HCl (продолжение)

- Регулирует эвакуацию желудочного содержимого в двенадцатиперстную кишку
- Стимулирует секреторную активность желез желудка (в том числе, выделение муцина)
- Стимулирует выработку энтерогастронов (секретина и ХЦК) в двенадцатиперстной кишке
- Возбуждает секрецию фермента энтерокиназы энтероцитами двенадцатиперстной кишки
- Влияет на Ca^{2+} -обмен у человека (способствует декальцинации костей)

Механизм секреции HCl.

- a) Процесс активного транспорта начинается с **поступления K^+ и Cl^- в канальцы.**
 Cl^- транспортируется либо за счет Cl^- насоса, либо - через канал. Поток Cl^- создает отрицательный потенциал в канальцах, что является причиной пассивного выхода K^+ в канальцы.
- b) **H^+ затем обменивается на ион K^+ K^+/H^+ - АТФазой.**
- c) **Вода поступает в канальцы по осмотическому градиенту, создаваемому движением HCl.**



Ион водорода, поступающий в каналцы, образуется путем диссоциации угольной кислоты H_2CO_3 на H^+ и HCO_3^- .

а) H_2CO_3 образуется в париетальных клетках в процессе реакции:

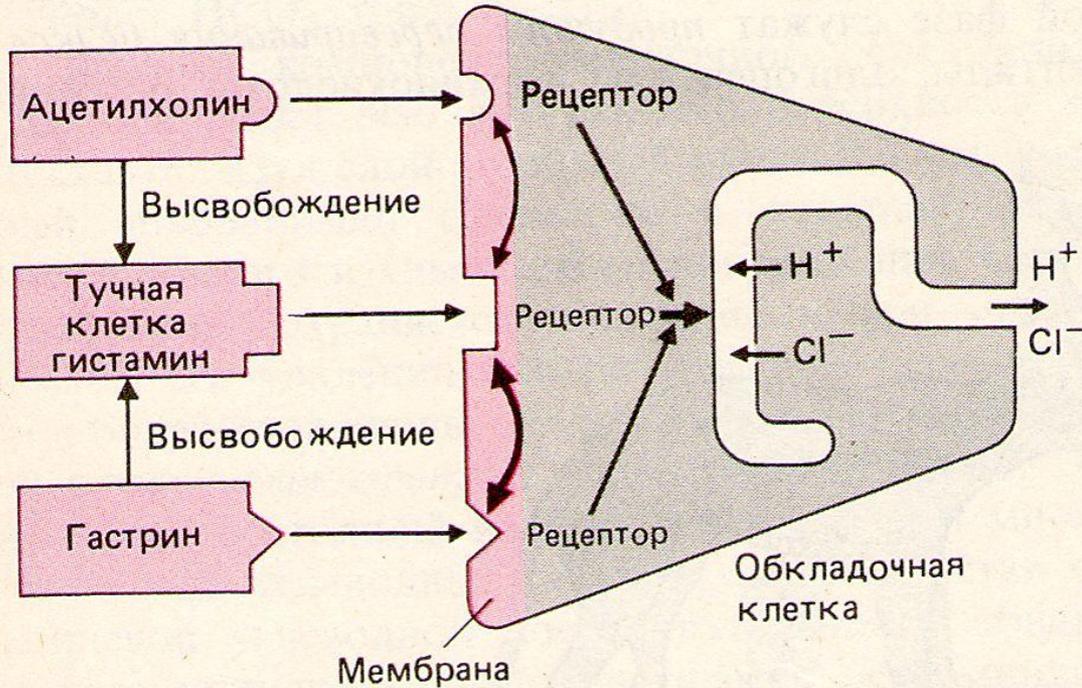


б) Формирование H_2CO_3 из CO_2 катализируется ферментом **карбангидразой (КА)**.

Ацетазоламид, ингибитор КА, блокирует формирование HCl париетальными клетками.

с) HCO_3^- диффундирует обратно в плазму крови (создавая приток оснований, связанный с желудочной секрецией) в обмен на Cl^- , таким образом поставляя хлорид-ион для начального этапа секреторного процесса.

Вещества, влияющие на секрецию HCl:

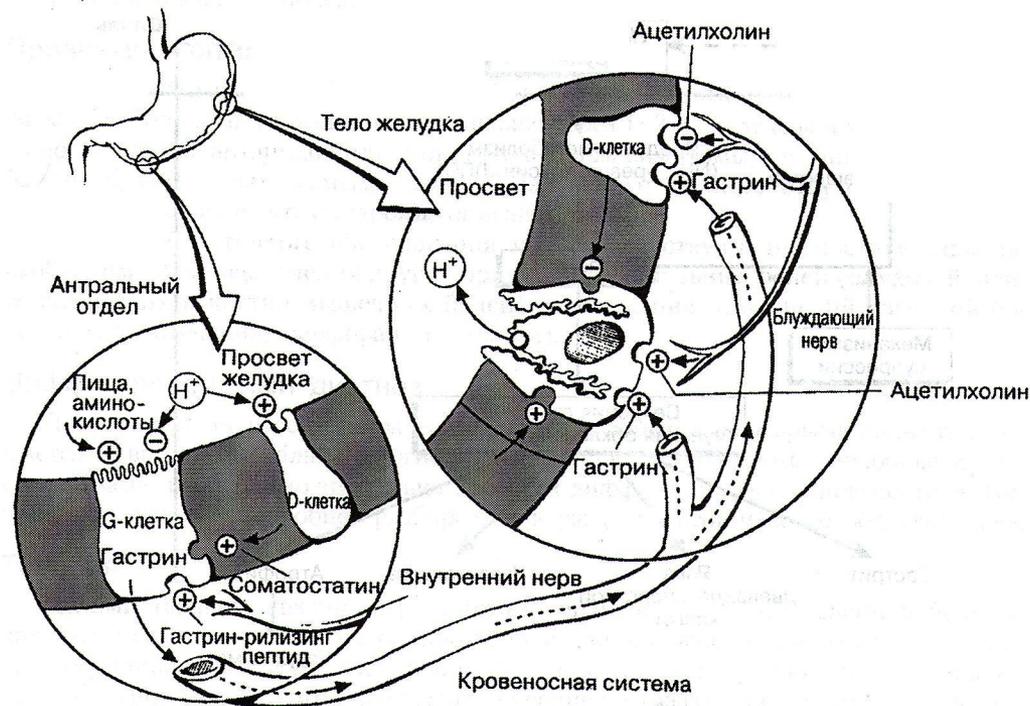


Трехрецепторная модель обкладочной клетки. Предполагается, что существует сильное обязательное взаимодействие между рецепторами гистамина и гастрин и более слабое, необязательное, — между рецепторами гистамина и ацетилхолина. Антагонисты H₂-рецепторов блокируют рецепторы гистамина

- **Ацетилхолин, гистамин и гастрин** влияют на париетальные клетки, стимулируя секрецию HCl.
- **Ацетилхолин и гастрин** могут стимулировать тучные клетки, вызывая секрецию гистамина.

Торможение секреции HCl

- **Соматостатин** угнетает секрецию соляной кислоты париетальными клетками и секрецию гастрина G-клетками. Соматостатин выделяется D-клетками - интернейронами энтеральной нервной системы.



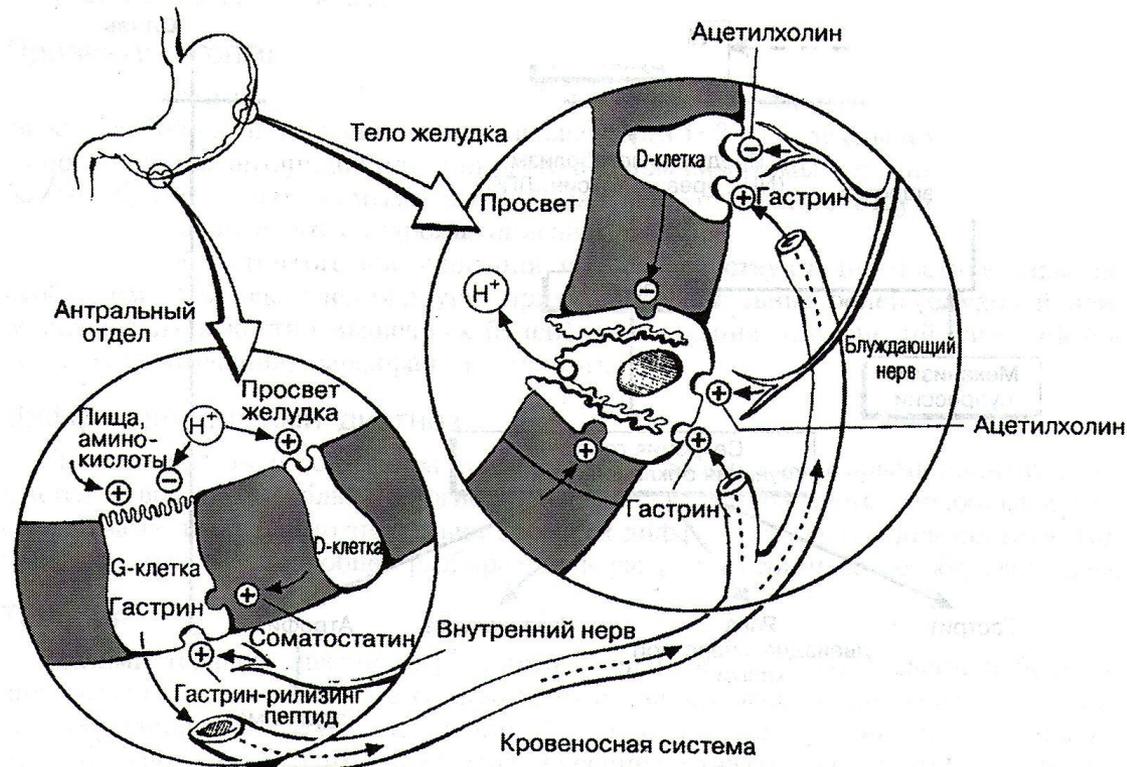
Регуляция секреции кислоты в желудке. Показаны основные лиганды рецепторов, регулирующих секрецию соляной кислоты париетальными клетками. D-клетки – клетки, продуцирующие соматостатин; G-клетки – клетки, продуцирующие гастрин.

Регуляция секреции желудочной кислоты (HCl).

Стимуляция во время цефалической фазы.

Блуждающий нерв усиливает секрецию HCl, т.к.:

- стимулирует выделение ацетилхолина;
- тормозит высвобождение соматостатина.



Регуляция секреции кислоты в желудке. Показаны основные лиганды рецепторов, регулирующих секрецию соляной кислоты париетальными клетками. D-клетки — клетки, продуцирующие соматостатин; G-клетки — клетки, продуцирующие гастрин.

Стимуляция секреции HCl во время желудочной фазы

- Наиболее сильным регулятором, определяющим секрецию HCl в желудочную фазу, является **количество поглощенного белка**.
- a)** Белок – это хороший буфер, и, таким образом он поддерживает pH на оптимальном для секреции кислоты уровне.
- b)** Аминокислоты и пептиды напрямую стимулируют секрецию кислоты париетальными клетками.

Торможение секреции HCl во время желудочной фазы

- Если $\text{pH} < 2$, секреция кислоты прекращается. Секреция HCl тормозится двумя механизмами:
 - a) Низкий pH прямо тормозит секрецию соляной кислоты и секрецию гастрина;
 - b) Снижение pH способствует секреции соматостатина, который угнетает секрецию гастрина G-клетками и HCl – париетальными клетками.

Стимуляция секреции HCl во время кишечной фазы

- Присутствие продуктов переваривания белка в двенадцатиперстной кишке вызывает усиление секреции HCl.
- Хотя G-клетки обнаружены в двенадцатиперстной кишке, **гастрин не считается причиной усиления секреции соляной кислоты.**
- Еще не идентифицированный гормон, называемый **энтеро-оксинтин (entero-oxynтин)**, как предполагается, **отвечает за повышение секреции HCl.**
- **Аминокислоты**, циркулирующие в крови после того, как они всасываются в кишечнике, могут также **стимулировать секрецию HCl.**

Торможение секреции HCl во время кишечной фазы

- Ионы водорода, жирные кислоты и повышенная осмолярность стимулирует выделение энтерогастронов из двенадцатиперстной кишки.
- Наиболее важным из энтерогастронов является **желудочно-ингибирующий пептид (ЖИП)**, который тормозит как высвобождение гастрина, так и секрецию HCl париетальными клетками.
- Предполагается, что ЖИП стимулирует выделение соматостатина, который, в свою очередь, ингибирует париетальные и G-клетки.

Регуляция секреции пепсиногена

- 1) **Цефалическая фаза.** Блуждающий нерв активирует холинергические нейроны энтеральной нервной системы. Они, в свою очередь, стимулируют главные клетки, выделяющие пепсиноген.
- 2) **Желудочная фаза.**
 - Низкий pH активирует местные рефлексy, которые усиливают секрецию пепсиногена.
 - Низкий pH желудка также обеспечивает перевод пепсиногена в активную форму (пепсин).
 - Ацетилхолин является медиатором, который стимулирует главные клетки.
- 3) **Кишечная фаза.**

При переходе кислого содержимого желудка в двенадцатиперстную кишку выделяется секретин. Секретин повышает выделение пепсиногена.

Всасывание и экскреция в желудке не имеют большого физиологического значения

- В достаточной мере **всасываются хорошо растворимые в липидах вещества** (например, деионизированные триглицериды уксусной, пропионовой и масляной кислот).
- **Аспирин** при желудочном значении pH является деионизированным и жирорастворимым. После всасывания он ионизируется внутри клеток, повреждая клетки слизистой оболочки желудка и иногда приводя к кровотечениям.
- **Алкоголь** быстро всасывается, в зависимости от его концентрации.
- **Вода** движется в обоих направлениях через слизистую оболочку желудка. Однако она **не следует по осмотическому градиенту**.
- Водорастворимые вещества, включая ионы натрия, калия глюкозу и аминокислоты, всасываются в незначительных количествах.

ПИЩЕВАРЕНИЕ В ТОНКОМ КИШЕЧНИКЕ

- **Тонкий кишечник** – это основное место **переваривания и всасывания** углеводов, белков и жиров в пищеварительном тракте.
- Работа и секреторная активность некоторых **вспомогательных органов** играет существенную роль в процессах переваривания и всасывания в тонком кишечнике.
- Питательные вещества и жидкости, которые не всасываются в тонком кишечнике, проходят в толстую кишку.

Тонкий кишечник

- Тонкий кишечник состоит из трех отделов: двенадцатиперстная кишка (**duodenum**), тощая кишка (**jejunum**) и подвздошная кишка (**ileum**).
- **Вспомогательными органами**, которые вовлечены в процессы переваривания и всасывания в тонком кишечнике, являются следующие: **поджелудочная железа (pancreas)**, **печень** и **желчный пузырь**.

Поджелудочная железа (pancreas)

- выделяет различные вещества, способствующие пищеварению в тонком кишечнике, включая бикарбонат, нейтрализующий кислое содержимое желудка, поступающее в двенадцатиперстную кишку
- содержит эндокринные и экзокринные клетки, а также клетки протоков.

Типы панкреатических клеток и их функции

- **а. Эндокринные (островковые) клетки**, выделяют **инсулин, глюкагон и панкреатический полипептид** прямо в кровоток.
- **б. Экзокринные клетки** объединены в ацинусы, которые производят четыре типа пищеварительных ферментов: **пептидазы, липазы, амилазы и нуклеазы**, которые отвечают за переваривание белков, жиров, углеводов и нуклеиновых кислот. В отсутствии этих ферментов развивается синдром мальабсорбции.
- **с. Клетки протоков** секретируют панкреатический сок, содержащий бикарбонаты в высокой концентрации.

Ионы бикарбоната

- нейтрализуют кислоту желудочного сока;
- регулируют рН в верхней части тонкого кишечника.
- Неспособность нейтрализовать химус, поступающий из желудка в кишечник, приводит к язве двенадцатиперстной кишки.

Панкреатический сок

(рН 7,5-8,8; 1,5-2,5 л/сут)

- **Электролиты**

- 1) Концентрации Na^+ и K^+ в панкреатическом соке такие же, как в плазме крови (соответственно 142 ммоль/л и 4,8 ммоль/л)
- 2) Концентрация HCO_3^- в панкреатическом соке гораздо выше, чем в плазме крови (100 ммоль/л против 24 ммоль/л в плазме)
- 3) Панкреатический сок также содержит небольшие количества других ионов, таких как кальций, магний, цинк, гидрогенмонофосфат (HPO_4^{2-}) и сульфат (SO_4^{2-})

Секреция бикарбонатов клетками протоков:

- Ионы HCO_3^- и H^+ формируются путем диссоциации H_2CO_3 :
$$\text{H}_2\text{CO}_3 = \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$$
- H^+ активно переносятся из клетки через базальную мембрану посредством Na^+ / H^+ -антипорта.
- HCO_3^- переносится через апикальную мембрану клеток протоков. Механизм этого транспорта пока не установлен.
- Na^+ следует за HCO_3^- в проток поджелудочной железы. Большая часть Na^+ следует пассивно по промежуткам между клетками протоков. Однако некоторые из ионов Na^+ могут активно переноситься через апикальную мембрану.

Секреция бикарбонатов (продолжение)

- Вода поступает в протоки по осмотическому градиенту, который формируется благодаря секреции бикарбоната натрия (NaHCO_3). Максимальная скорость потока, которая при этом достигается – 1 мл/мин.
- По мере того, как панкреатический сок протекает по протокам, Cl^- обменивается на HCO_3^- . Чем больше скорость потока, тем менее интенсивно происходит обмен. Таким образом, концентрация HCO_3^- наиболее высока, когда панкреатическая секреция достигает наибольшей интенсивности.

Ферменты поджелудочной железы

- 1) **Панкреатическая альфа-амилаза** секретируется в активной форме. Она гидролизует гликоген, крахмал и другие сложные углеводороды, исключая целлюлозу, до дисахаридов.
- 2) **Панкреатические липазы** (липаза, липаза холестерина и фосфолипаза) секретируются в активной форме. Ферменты, гидролизующие водонерастворимые эфиры, требуют для своей работы присутствия желчных солей.
- 3) **Панкреатические протеазы** (трипсин и химотрипсины) секретируются в неактивной зимогенной форме (трипсиноген и химотрипсиногены)
 - a) Трипсиноген превращается в трипсин под действием энтерокиназы или самого трипсина (автокатализ).
 - b) Превращение химотрипсиногенов в соответствующие активные формы происходит под действием трипсина.
- 4) **Ингибитор трипсина** секретируется теми же самыми клетками и в то же самое время, что и панкреатические проферменты. Ингибитор трипсина защищает поджелудочную железу от самопереваривания.

Регуляция панкреатической секреции

Цефалическая фаза (мозговая, сложнорефлекторная).

- Мысли о еде, вид, запах или вкус пищи вызывают мозговую фазу панкреатической секреции. Стимуляция блуждающего нерва усиливает активность как ацинарных клеток, так и клеток протоков.

1) Секреция ферментов ацинарными клетками стимулируется энтеральными нейронами, выделяющими ацетилхолин.

2) Секреция бикарбонатов клетками протоков стимулируется энтеральными нейронами, выделяющими нехолинергический и не-адренергический медиатор, предположительно VIP.

Желудочная фаза панкреатической секреции

- Во время желудочной фазы панкреатическая секреция усиливается; стимулами являются растяжение желудка и продукты переваривания пищи.
- 1) Растяжение** антрального отдела и тела желудка инициирует ваго-вагальный рефлекс, результатом которого является выделение небольшого количества панкреатического сока, содержащего как бикарбонаты, так и ферменты. Медиатором является ацетилхолин.
 - 2) Продукты переваривания пищи** (преимущественно аминокислоты и пептиды) могут стимулировать панкреатическую секрецию из-за их способности вызывать выделение гастрина G-клетками антрального отдела желудка. Гастрин стимулирует выделение небольшого количества панкреатического сока, богатого ферментами.

Кишечная фаза панкреатической секреции

- Основными стимуляторами панкреатической секреции являются гормоны холецистокинин и секретин. Они выделяются эндокринными клетками двенадцатиперстной и тощей кишки в течение кишечной фазы панкреатической секреции.

1) Холецистокинин (ХЦК)

а) является мощным стимулятором секреции **панкреатических ферментов**.

б) Действие ХЦК усиливается секретинном, хотя сам по себе секретин не влияет на секрецию ферментов.

2) Секретин

а) Его первичный эффект – повышение секреции **бикарбоната** поджелудочной железой.

б) Действие секретина усиливается холецистокинином. Сам по себе ХЦК не оказывает влияния на секрецию бикарбонатов.

Взаимодействие секретина и холецистокинина

Из-за того, что гормоны секретин и ХЦК усиливают действие друг друга, небольшие количества ХЦК и секретина совместно могут вызывать значительное повышение панкреатической секреции ферментов и бикарбоната.

Регуляция секреции холецистокинина и секретина.

- ХЦК и секретин выделяются эндокринными клетками в ответ на поступление химуса в тонкий кишечник.
- а) Аминокислоты** (преимущественно **фенилаланин**), **жирные кислоты и моноглицериды** являются основными стимулами для секреции ХЦК.
- б) Низкие значения рН** ($< 4,5$), вызванные присутствием желудочной кислоты (HCl) в кишечнике, являются мощным стимулом для выделения секретина.

Влияние блуждающего нерва на эффекты секретина и холецистокинина

- Вагус активируется на протяжении кишечной фазы пищеварения.
- Активация блуждающего нерва значительно усиливает эффекты секретина и ХЦК.
- Ацетилхолин усиливает как эффекты ХЦК, так и секретина. Таким образом, стимуляция вагуса гораздо сильнее стимулирует панкреатическую секрецию, когда в плазме крови присутствуют ХЦК и секретин.

Секреция желчи

- **Образование.** Желчь формируется клетками печеночного эпителия (**гепатоцитами**), и эпителиальными **клетками желчных протоков**, или **дуктальными клетками**. Ежедневно секретруется от 600 до 1500 мл желчи.
- рН печеночной желчи 7,3-8,0
- **Хранение.** Хотя желчь секретруется постоянно, она накапливается в желчном пузыре в промежутках между пищеварительными циклами.
- рН пузырной желчи 6,0-7,0
- **Выделение.** Желчь выделяется в двенадцатиперстную кишку во время пищеварительного цикла только после того, как химус запустит высвобождение ХЦК, который, в свою очередь, вызывает сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера Одди.

Состав желчи

- **Первичные желчные кислоты (тригидроксихолевая и дигидроксихолевая)** синтезируются из холестерина и превращаются в желчные соли в гепатоцитах
- **Вторичные желчные кислоты** формируются путем деконъюгации и дегидроксилирования первичных желчных солей **интестинальными бактериями** с образованием деоксихолевой и литохолевой кислот.
- **Желчные пигменты. Билирубин и биливердин**, два основных желчных пигмента, являются метаболитами гемоглобина.
- **Фосфолипиды** (преимущественно, **лецитины**) являются, после желчных солей, наиболее обильным органическим компонентом желчи.
- **Холестерол.** Секреция холестерина с желчью это один из немногих путей регуляции запасов холестерина.
- **Электролиты.** Электролитный состав желчи такой же, как электролитный состав панкреатического сока и плазмы крови.

Функции желчи

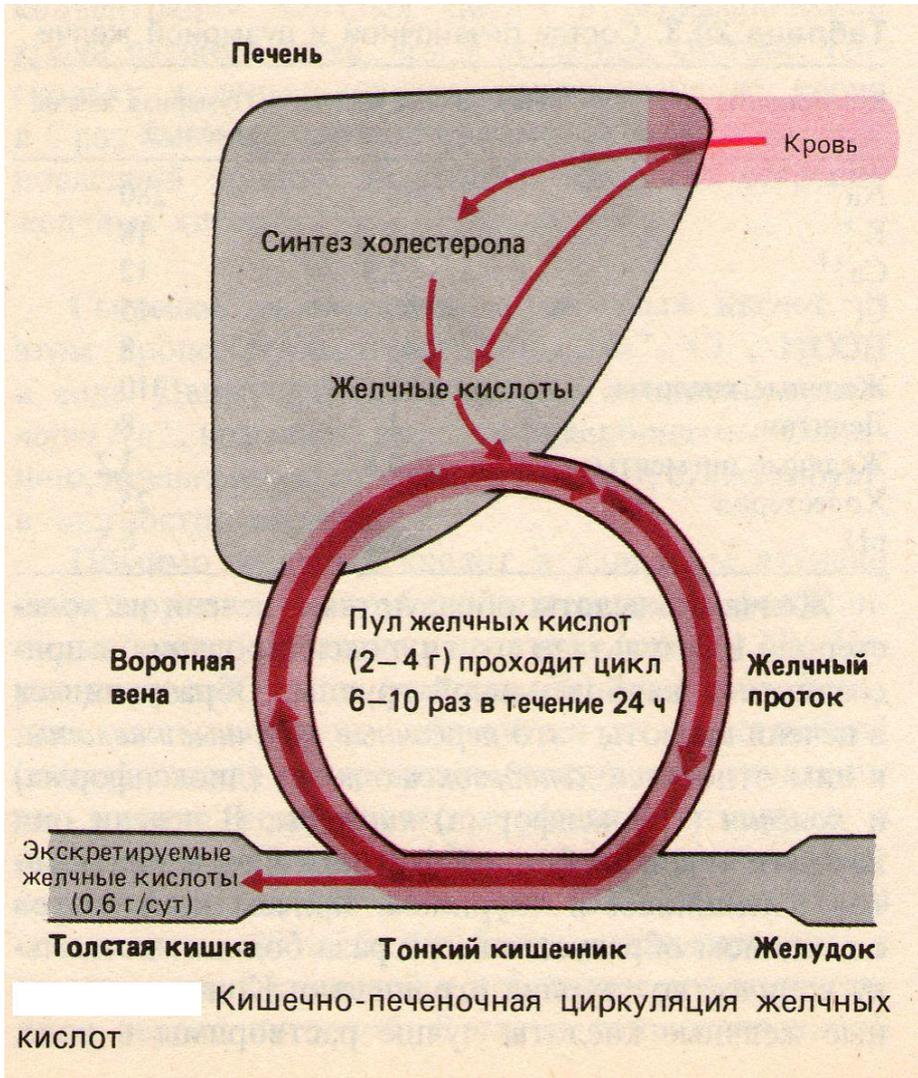
1. Нейтрализация кислого содержимого, поступающего в 12-ти перстную кишку из желудка
2. Создание оптимального рН для работы кишечных ферментов (активность липаз в присутствии желчи возрастает в 20 раз)
3. Собственная ферментативная активность
4. Эмульгирование жиров
5. Обеспечение всасывания жиров, жирорастворимых витаминов (D, E, K), холестерина, солей кальция
6. Повышение тонуса и моторики кишечника
7. Стимуляция секреции самой желчи
8. Бактерицидное действие
9. Регуляция выделения гормонов 12-ти перстной кишки
10. Участие в пристеночном пищеварении (создание условий для фиксации ферментов на щеточной каемке)

Кишечно-печеночный круговорот –

это рециркуляция желчных солей из печени в тонкий кишечник, а затем снова в печень.

- Этот круговорот необходим, т.к. пул желчных солей, доступных для расщепления и всасывания жира, ограничен.
- Общий циркулирующий пул желчных солей приблизительно составляет 3,6 г.
- Для переваривания одной порции пищи требуется 4-8 г желчных солей
- Следовательно, общий пул должен циркулировать дважды после каждого приема пищи.
- Т.о., желчные кислоты ежедневно циркулируют 6-8 раз.

Путь циркуляции

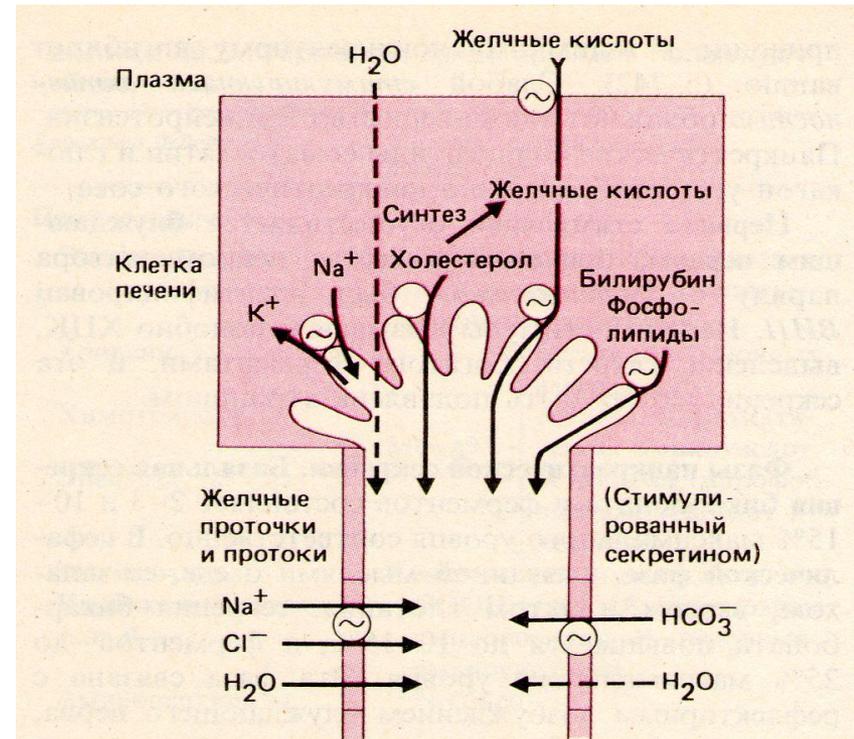


- Желчные соли поступают из печени в двенадцатиперстную кишку по общему желчному протоку.
- Желчные соли реабсорбируются только в терминальных отделах подвздошной кишки. Никакой реабсорбции этих веществ в двенадцатиперстной и тощей кишке не происходит.
- В нижней части подвздошной кишки в порталный кровоток активно реабсорбируется от 90 до 95% желчных солей, которые поступают в тонкий кишечник.

Механизм секреции желчи

Желчь секретируется:

- **гепатоцитами** - за счет выделения желчных кислот, холестерина, фосфолипидов, билирубина, электролитов;
- **клетками протоков** – за счет выделения электролитов



Механизмы секреции желчи. Секреция, зависящая от желчных кислот, — *вверху справа*. Желчные кислоты, поглощаемые клетками печени из портальной крови или синтезированные в них заново, активно транспортируются в каналы. Секреция, независимая от желчных кислот, — *вверху слева*. Электролиты секретируются за счет активной секреции ионов Na⁺. Модификация первичной желчи (внизу): ионы Na⁺, Cl⁻ и HCO₃⁻ активно секретируются в желчные протоки, а вслед за ними под действием осмотического давления выходит вода

Регуляция секреции желчи

Объем выделяемой желчи и количество желчи в секрете регулируются отдельно.

- 1. Независимая от самой желчи фракция желчной секреции («желчезависимая» секреция)** определяется количеством **жидкости**, состоящей из электролитов и воды, которая каждый день секретруется печенью.
- 2. Зависимая от желчи фракция желчной секреции** определяется **желчными солями**, которые секретуются печенью.

«Желчезависимая» секреция

определяется количеством жидкости, состоящей из электролитов и воды, которая каждый день секретруется с желчью.

- 1) Секреция жидкой фракции желчи контролируется гормоном **секретином**.
- 2) Эта жидкость представляет собой секрет клеток протоков.
 - a) Эта жидкость секретруется клетками протоков.
 - b) Их секреторная активность контролируется гормоном секретинном.
 - c) Эта жидкость содержит бикарбонаты в высокой концентрации.

Зависимая от желчи фракция желчной секреции

- определяется **желчными солями**, которые секретируются печенью.
- 1) Чем **больше желчи реабсорбируется** гепатоцитами из портального кровотока, тем **больше желчных солей секретируется** печенью.
 - Общее количество желчи относительно постоянно.
 - Секреторная способность печени ограничена.
 - Вещества, повышающие секрецию желчи, называются **холеретиками**. Основными холеретиками являются желчные соли и желчные кислоты.
 - 2) Синтез и секреция желчи печенью **не находится под прямым гуморальным или нервным контролем**.

ХЦК повышает выделение желчи непрямым путем, увеличивая ее высвобождение из желчного пузыря

Желчный пузырь

- 1) Хранение (накопление) желчи.** В промежутках между пищеварительными циклами желчь, секретлируемая печенью, собирается в желчный пузырь. Как правило, желчный пузырь накапливает 20-50 мл желчи.
 - Желчь сильно **концентрируется в желчном пузыре**, благодаря реабсорбции воды.
 - Вода реабсорбируется по осмотическому градиенту, который создается активной реабсорбцией натрия и бикарбонатов.
- 2) Сокращение желчного пузыря.** Во время активного пищеварения желчный пузырь сокращается, высвобождая желчь в двенадцатиперстную кишку.

Регуляция моторики желчного пузыря

- 1) **ХЦК** - основной стимул для сокращения желчного пузыря и расслабления сфинктера Одди. Во время **кишечной фазы** пищеварения **жир** и **продукты переваривания белков** прямо стимулируют секрецию ХЦК.
- 2) **Стимуляция желчного пузыря волокнами блуждающего нерва** вызывает сокращение желчного пузыря и расслабление сфинктера Одди. Стимуляция вагуса происходит прямо во время **цефалической фазы** пищеварения, а также через ваго-вагальный рефлекс в течение **желудочной фазы** пищеварения.

Камни желчного пузыря

- 1) **Холестерол** и лецитин, которые нерастворимы в воде, поддерживаются в солюбилизированном состоянии благодаря формированию мицелл. Когда пропорции холестерола, лецитина и солей желчных кислот нарушаются, холестерол выпадает в осадок, приводя к формированию камней. Эти камни ***не видны на рентгенограмме***.
- 2) **Камни из билирубината кальция** могут формироваться в результате инфекции желчевыводящих путей, которая приводит к бактериальной деконъюгации конъюгированного билирубина. Деконъюгированный билирубин, который нерастворим в желчи, затем преципитируется, начиная процесс образования камней. Камни билирубината кальция ***видны на рентгенограмме***.