

**Рис. 3.9.** Строение кишечных ворсинок (Физиология человека. Т. 4, под ред. Р. Шмидта и Г. Тевса, 1986)

Высота ворсинок варьирует в широких пределах - от практически нулевых значений в случае полной атрофии при целиакии до 500-700 мкм при гипертрофии СО. Выделяют диапазоны:

- гипертрофии (более 450 мкм);
- эутрофии (300-450 мкм);
- гипотрофии (200-300 мкм);

- субатрофии (100-200 мкм);
- атрофии (50-100 мкм).

При атрофии ворсинок на поверхности СО формируются ямки или короткие извитые валики (рис. 3.11, см. вклейку), которые можно увидеть лишь при исследовании тонкой кишки под стереомикроскопом. Высота ворсинок зависит от толщины СО тонкой кишки: при увеличении толщины СО развивается гипертрофия ворсинок, а при уменьшении - гипотрофия или субатрофия ворсинок. В луковице двенадцатиперстной кишки ворсинки могут быть короткими (вплоть до субатрофии), что связано с забросом кислого содержимого. Высота ворсинок тонкой кишки, также как и толщина СО, постепенно снижается в дистальном направлении в связи с уменьшением функциональной нагрузки. При нарушении пищеварения и всасывания в верхних отделах тонкой кишки может развиваться гипертрофия СО подвздошной кишки с увеличением высоты ворсинок до 800-900 мкм. Общее число, форма и длина ворсинок могут изменяться при изменении характера питания. Высота ворсинок в каждом отделе тонкой кишки, как правило, одинаковая. Однако при гипертрофии СО ворсинки могут иметь разную длину (рис. 3.12, см. вклейку).

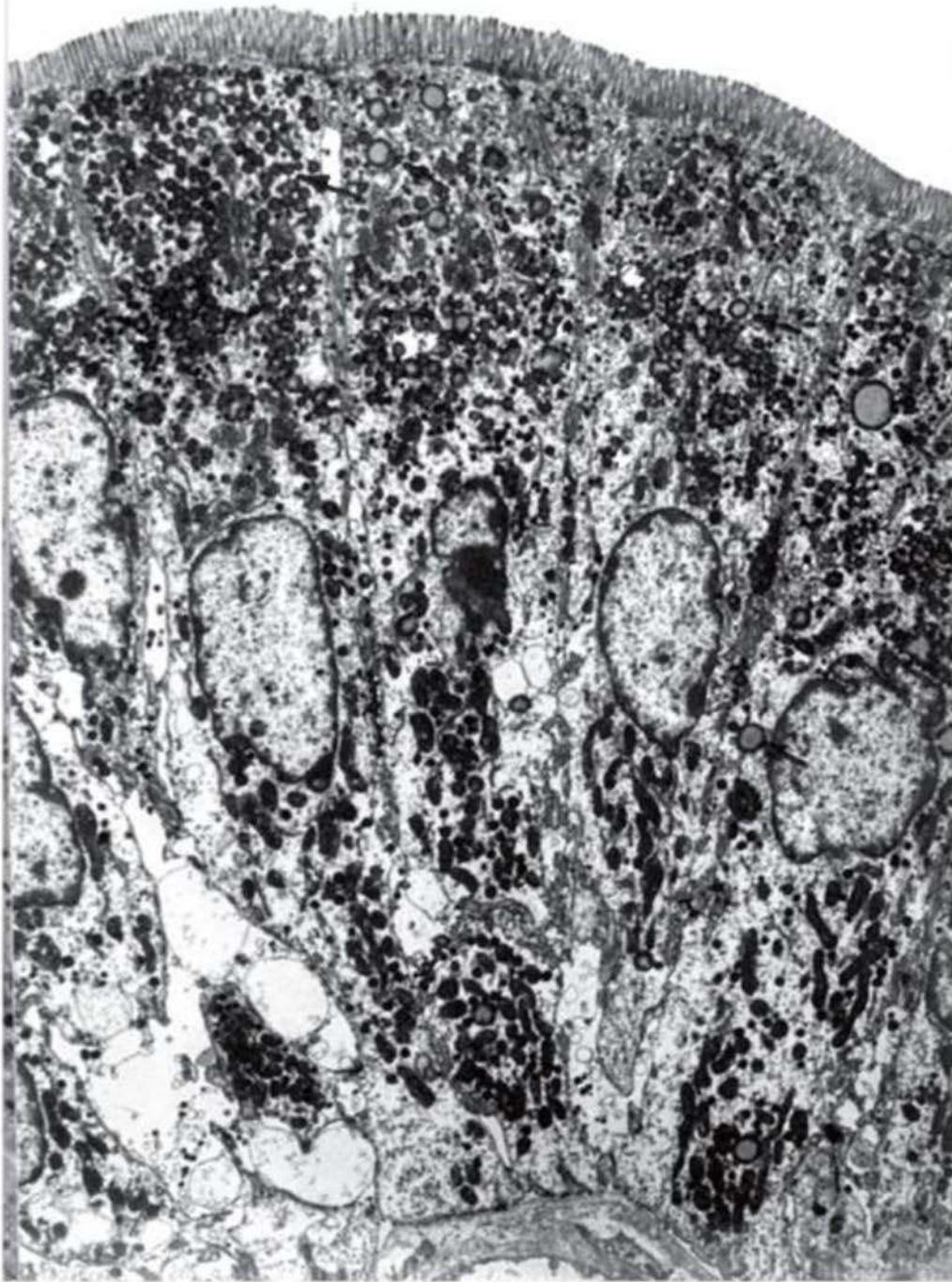
**Кишечные крипты** - закрытые и защищенные от внешней среды базальные участки эпителиаля. Само слово крипта означает «закрытое». Защита от проникновения в крипты пищевых субстратов и бактерий также способствует секреторная активность крипт, которые также называют либеркюновыми железами. Эпителий крипт секретирует в просвет кишки электролиты, гликопротеины слизи, секреторные иммуноглобулины, лизоцим и другие вещества. Основное назначение кишечных крипт - обеспечение условий для регенерации энтероцитов за счет деления стволовых клеток, находящихся в нижней трети крипт. После завершения митотического деления начинается миграция энтероцитов из крипт к вершине ворсинок, в ходе которой происходят дифференцировка и созревание клеток.

Несмотря на то что в норме высота ворсинок тонкой кишки превышает глубину крипт в 1,5-3,5 раза, энтероцитов в криптах больше, чем на ворсинках, поскольку на одну ворсинку приходится несколько крипт. Всего насчитывается 150 млн крипт (на 1 мм<sup>2</sup> СО тонкой кишки находится 80-100 крипт диаметром 70 мкм). Глубина крипт в норме составляет 150-200 мкм и колеблется от 100 мкм до величины, близкой к толщине СО (при атрофии ворсинок). Увеличение глубины крипт связано не только с пролиферацией эпителия, но и с адаптацией кишки в ответ на неблагоприятные условия пищеварения (энтероциты в составе крипт защищены от внешнего воздействия). Гипертрофия крипт часто возникает в СО луковицы и постбульбарного отдела двенадцатиперстной кишки при гиперсекреции соляной кислоты.

**Эпителий** СО тонкой кишки - однослойный цилиндрический с выраженной полярностью клеток, среди которых преобладают всасывающие клетки (около 90%) с характерной щеточной каймой - микроворсинками апикальной плазматической мембраны (рис. 3.13). Во всасывающих клетках хорошо развита цитоплазма с большим числом везикулярных и мембранных структур, а также с сильно извитой латеральной плазмалеммой. На поперечном

срезе эти клетки имеют форму шестигранника, высота их колеблется от 24 до 39 мкм, а ширина - от 6 до 9 мкм (эти параметры зависят от тонуса осевых мышечных волокон). Основная функция этих клеток - всасывание и транзитный транспорт пищевых веществ из просвета кишки во внутреннюю среду организма (межклеточное пространство эпителия).

Второй по величине пул энтероцитов составляют бокаловидные клетки, вырабатывающие слизь. Число их колеблется в пределах 1-0,5% и возрастает в дистальном направлении, 0,5% приходится на эндокринные клетки и клетки Панета. В основании крипт располагаются стволовые клетки, дающие начало всем популяциям энтероцитов. В составе эпителиального пласта могут находиться клетки, мигрирующие туда из СП. К ним прежде всего относят лимфоциты, а также эозинофилы, макрофаги и некоторые другие мононуклеарные клетки. В норме на 100 энтероцитов может приходиться от 15 до 30% межэпителиальных лимфоцитов. Их число увеличивается при пищевой непереносимости (пищевой аллергии), воспалительных заболеваниях кишечника, нарушении микробиоценоза, при гельминтозах и др. Наибольшее количество межэпителиальных лимфоцитов (100-150%) отмечают при целиакии.



**Рис. 3.13.** Эпителиальные всасывающие клетки тонкой кишки

**Регенерация и обновление эпителия.** СО тонкой кишки - высоко динамичная система, очень быстро реагирующая на изменения функциональной нагрузки. В основе механизма адаптации лежит высокая скорость клеточного обновления кишечного эпителия. В тонкой кишке человека в течение 1 мин образуется от 10 до 60 млн энтероцитов, одновременно такое же число клеток гибнет в результате апоптоза. Большое значение имеют:

- длительность цикла пролиферации;
- скорость дифференцировки и миграции;
- общая продолжительность жизненного цикла клеток.

Цикл деления в криптах продолжается около 24 ч, через сутки энтероциты появляются у основания ворсинок, а еще через 2-3 дня выходят на ее вершину, где завершают свой жизненный цикл и слущиваются в просвет кишки. В тощей кишке время клеточной миграции составляет 4-5 дней, в подвздошной - 3 дня, что связано с меньшей длиной ворсинок. Полное обновление эпителиальных клеток происходит каждые 5-6 дней. По мере продвижения энтероцитов от основания крипт к вершине ворсинки происходят дифференцировка и созревание клеток. При увеличении скорости миграции энтероцитов на вершину ворсинок могут выходить не до конца созревшие клетки.

Интенсивное обновление кишечного эпителия вызвано необходимостью поддержания пула энтероцитов, которые быстро вырабатывают свой ресурс в результате пищеварительной нагрузки, и мало зависит от состава транспортируемых веществ.

В тех отделах ЖКТ, где пищеварительная нагрузка на эпителий высокая, увеличивается размер пролиферирующей популяции клеток, сокращается цикл пролиферации и ускоряется темп миграции клеток, что ведет к увеличению числа энтероцитов и высоты ворсинок. С увеличением функциональной нагрузки в процессы всасывания включается большее число энтероцитов за счет клеток середины и нижней трети ворсинок, а также дистальных участков тонкой кишки. При этом пищеварительные и транспортные возможности каждого энтероцита ограничены. Поэтому при увеличении функциональной нагрузки скорость обновления кишечного эпителия возрастает, а при ее уменьшении, например, при использовании легкоусвояемых элементных диет или при полном ПП и голодании, снижается, что ведет к уменьшению общего пула клеток, снижению высоты ворсинок и площади пищеварительной поверхности эпителия. Резекция тонкой кишки вызывает увеличение пролиферации эпителия и гипертрофию СО. Высокую скорость пролиферации и миграции клеток отмечают у больных целиакией при полной атрофии ворсинок («гиперрегенераторная атрофия»).

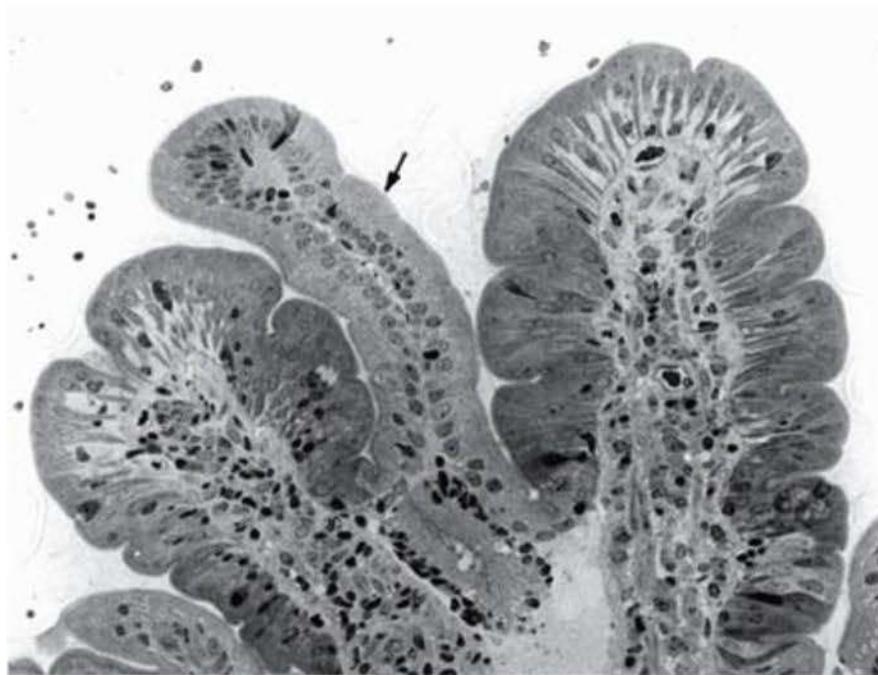
Скорость пролиферации и миграции энтероцитов изменяется с возрастом. У новорожденных время генерации и продолжительность миграции клеток сравнительно велики. При переходе с грудного на обычное питание эти показатели скачкообразно меняются, когда возникает необходимость компенсировать увеличение пищеварительной нагрузки на тонкую кишку. При этом уменьшается время генерации и ускоряется миграция энтероцитов. Однако при ранней отмене грудного вскармливания и задержке созревания СО тонкой кишки время генерации кишечного эпителия остается недостаточно высоким, что проявляется сохранением гипотрофии СО тонкой кишки и снижением высоты ворсинок. В СО желудка это проявляется уменьшением глубины желез и снижением пищеварительной функции желудка. С течением времени пролиферативная активность в СО тонкой кишки и СО желудка возрастает, что ведет к нормализации структурных параметров тонкой кишки и желудка, а также функции пищеварения и всасывания. С началом старения время генерации кишечного и желудочного эпителия снова увеличивается, а миграция клеток замедляется.

Полостное пищеварение - наиболее мощный фактор, оказывающий влияние на структуру СО тонкой кишки и скорость клеточной пролиферации. Важную роль в регуляции активности

пролиферации эпителия играет панкреатическая и билиарная секреция. Гипертрофия СО возникает при увеличении секреции энтероглокагона. Более выраженный трофический эффект оказывают гастрин и холецистокинин, тогда как секретин и кортикостероиды обладают антитрофическим действием. При этом решающее значение имеет чувствительность эпителия к тому или иному гормону. Иммунная система влияет на пролиферацию кишечного эпителия двояко, стимулируя или, наоборот, ингибируя эти процессы.

**Микрополиповидные образования.** Увеличение скорости пролиферации эпителия должно сопровождаться развитием стромы и наоборот. Если это равновесие нарушается, а пролиферация начинает превалировать над апоптозом, то в СО тонкой кишки образуется избыток энтероцитов, которые перестают укладываться на поверхности ворсинок. В результате в СО могут появляться пальцевидные и листовидные выросты эпителия на разном уровне ворсинок, а также в криптах - микрополиповидные образования (рис. 3.14) Они не имеют стромы, лишены кровеносных капилляров, поэтому эпителиальные клетки микрополипов достаточно быстро деградируют и слущиваются в просвет кишки. Подобные структуры можно наблюдать в СО желудка в составе слизистого эпителия и желез, а также в СО толстой кишки.

**Мышечная оболочка** тонкой кишки состоит из внутреннего циркулярного и наружного продольного слоев гладких мышц. Мышечные волокна в обоих слоях располагаются косо относительно длины кишки, поэтому направление волокон спиральное.



**Рис. 3.14.** Микрополиповидное образование в тощей кишке (указано стрелкой)

Это приводит к тому, что при сокращении мышц образуется перистальтическая волна, распространяющаяся по спирали, обеспечивая лучшее перемешивание химуса. В МО тонкой кишки спонтанная ритмическая деполяризация возникает периодически и может генерировать медленные волны, основной ритм которых в двенадцатиперстной и подвздошной кишки

составляет 12 и 8 сокращений в минуту соответственно. При средней скорости перемещения химуса 1-4 см/мин первая волна химуса достигает слепой кишки за 2-4 ч. Скорость продвижения химуса снижается в ряду углеводы-белки-жиры, что связано с необходимостью обеспечить их более полное переваривание и всасывание. Стимулируют кишечную моторику мотилин, ВИП (блокируя тормозное действие ацетилхолина на циркулярные мышцы), гастрин, холецистокинин, блуждающий нерв, пища. В тонкой кишке имеется несколько типов перистальтики.

- **Перистальтическая волна** - результат сокращения обоих мышечных слоев, при этом происходит последовательное чередование сокращений и расслаблений, что продвигает химус в определенном направлении.

- **Ритмическая сегментация**, или стационарная волна, - результат сокращения циркулярных мышц с частотой 20-30 в мин на расстоянии 7-8 см друг от друга, при этом происходит размельчение и перемешивание химуса с медленным продвижением его вперед.

- **Маятникообразное движение** - сокращение отдельных продольных волокон, которое длится 3-7 с и приводит в движение небольшую часть кишечной петли, поэтому химус продвигается на короткое расстояние сначала в одном, а затем в обратном направлении.

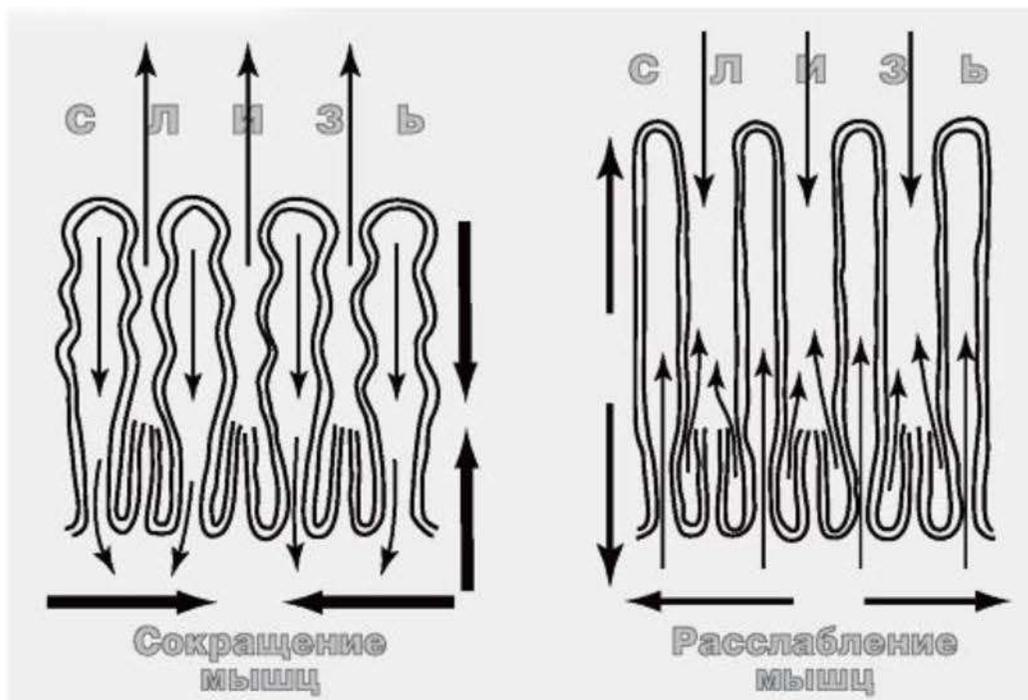
- **Тоническое сокращение** характерно для сфинктеров и чередуется с расслаблением, разделяя отдельные участки кишки и останавливая продвижение химуса.

**Мышечный аппарат слизистой оболочки.** Если всасывание пищевых веществ через эпителий носит активный характер, то транспорт веществ из просвета кишки к поверхности эпителия через мощный пристеночный слой слизи, через цитоплазму энтероцитов и далее в СП СО объясняют диффузией. Расчеты показывают, что процессы диффузии достаточно медленные, чтобы обеспечить всасывание пищевых веществ как по скорости, так и по объему. Между тем в СО тонкой кишки имеется механизм, способный ускорить продвижение веществ через диффузионные барьеры. Этот механизм связан с сократительной активностью гладкомышечных волокон МП СО.

Сокращение волокон МП СО происходит циклически.

- **Расслабление** волокон МП вызывает расхождение ворсинок, увеличение их длины, что вызывает движение потока жидкости из просвета кишки к поверхности ворсинок. В составе этого потока могут двигаться пищевые и другие вещества, преодолевая диффузионный барьер ПСС (рис. 3.15).

- **Сокращение** волокон МП вызывает сближение ворсинок и уменьшение их длины и объема, что формирует секреторный поток жидкости, направленный от основания ворсинок в просвет кишки. Одновременно пищевые субстраты выталкиваются из межклеточного пространства эпителия, преодолевают базальную мембрану и попадают в СП СО, в кровеносные и лимфатические капилляры. В этом случае кишечные ворсинки работают в качестве своеобразной помпы.



**Рис. 3.15.** Работа мышечной пластинки слизистой оболочки

Таким образом, с помощью циклических процессов сокращения и релаксации гладких мышц кишечных ворсинок облегчается перенос пищевых веществ с потоком жидкости из просвета кишки к поверхности эпителия, продвижение пищевых субстратов в СП, а также их движение в крови и лимфы в капиллярах СО. Этот же механизм обеспечивает кишечную секрецию, формирующуюся в криптальной зоне СО. Поэтому нарушение моторики в СО тонкой кишки способно полностью блокировать всасывание пищевых веществ и активную кишечную секрецию при сохранении структурной целостности кишечного эпителия.

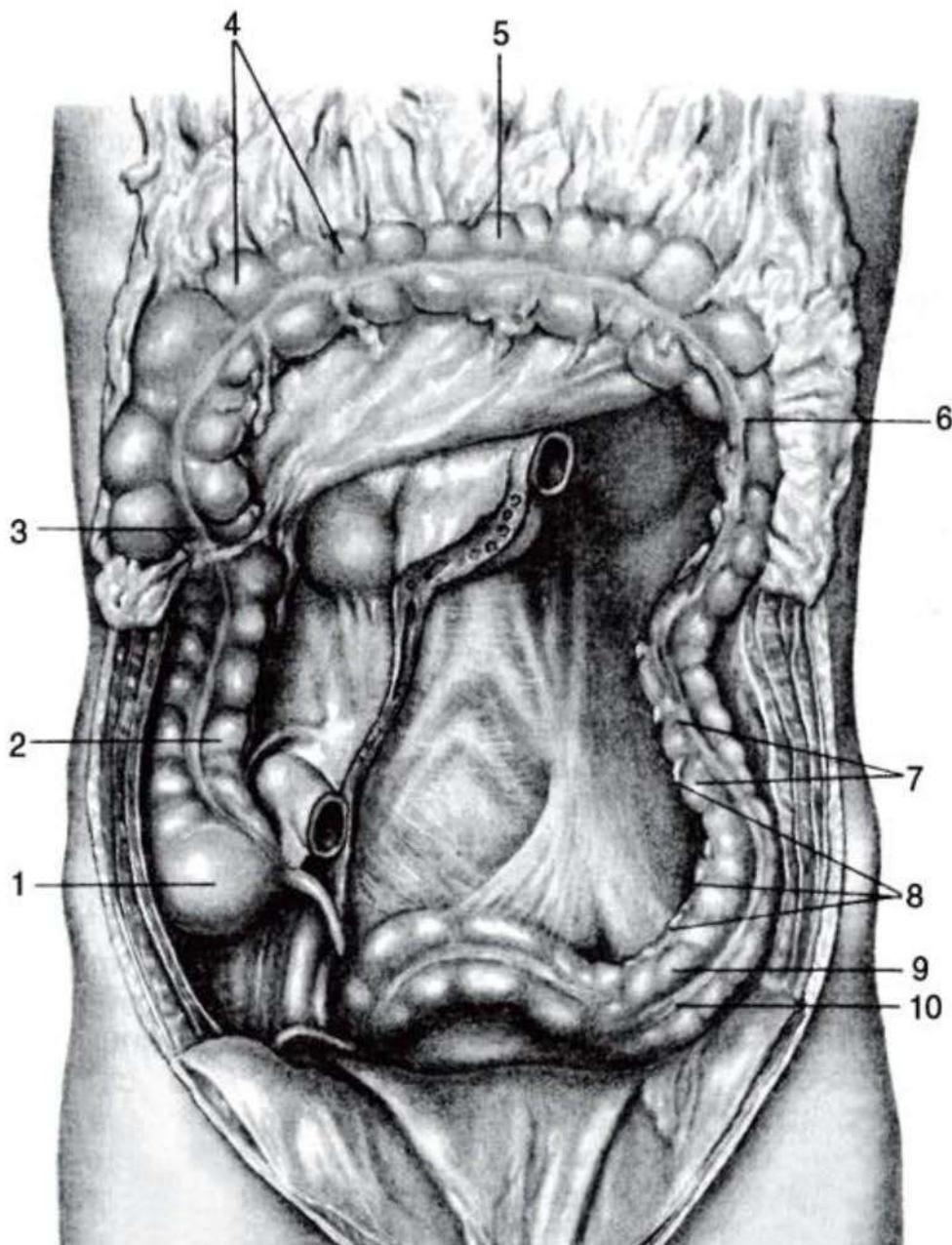
### Толстая кишка

Толстая кишка (*intestinum grassum*) играет заключительную роль в пищеварительном конвейере. В ней завершаются переваривание и всасывание пищи и эндогенных субстратов, а также происходит переваривание устойчивых к гидролизу пищевых веществ (резистентных крахмалов, пищевых волокон), в котором принимают участие кишечные микроорганизмы.

Толстая кишка - дистальный участок кишечной трубки, 120-160 см в длину и 6-9 см в диаметре. Она ограничена илеоцекальным клапаном и анальным сфинктером, состоящим из внутреннего кольца гладких мышц (непроизвольный сфинктер) и внешнего кольца поперечнополосатых (произвольный сфинктер). Толстая кишка новорожденного короткая - 63 см, к 3 годам она достигает 70 см, а к 10 годам - 118 см. В толстой кишке выделяют следующие отделы (рис. 3.16).

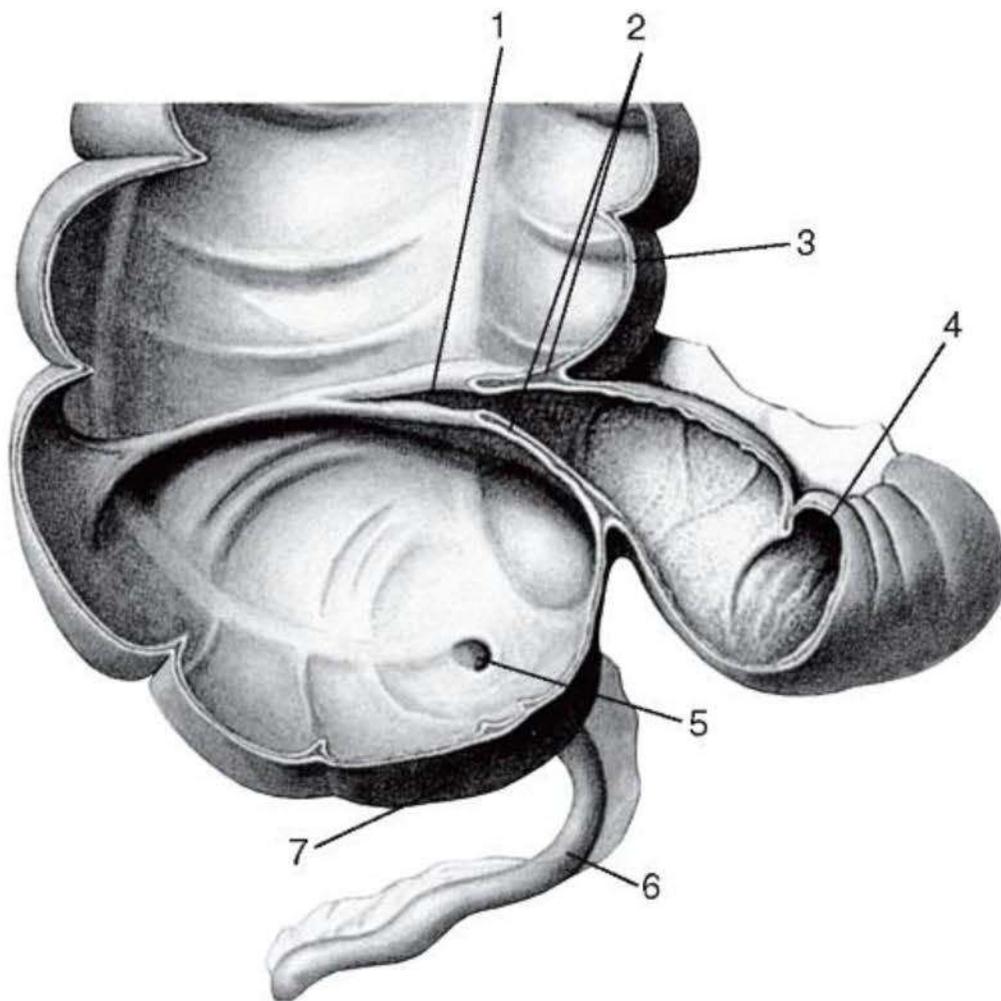
- **Слепая кишка** (*caecum*) длиной 4-6 см, имеет форму мешка. В нижней части (куполе) от слепой кишки отходит червеобразный отросток (аппендикс), длина которого колеблется от 2 до 24 см, а диаметр составляет 0,5-1,0 см.
- **Восходящая оболочная кишка** (*colon ascendens*) длиной 18-20 см.

- **Поперечно-ободочная кишка** (*colon transversum*) длиной 25-62 см.
- **Нисходящая ободочная кишка** (*colon descendens*) длиной 10-30 см.
- **Сигмовидная кишка** (*colon sigmoideum*) длиной 15-67 см, имеет 1-2 петли (изгиба).
- **Прямая кишка** (*rectum*) длиной 15 см и диаметром от 2,5 до 7,5 см, где выделяют 2 отдела - ампулу и анальный канал, заканчивающийся анальным отверстием.



**Рис. 3.16.** Строение толстой кишки: 1 - слепая кишка; 2 - восходящая ободочная кишка; 3 - правый изгиб ободочной кишки; 4 - гаустры ободочной кишки; 5 - поперечно-ободочная кишка; 6 - левый изгиб ободочной кишки; 7 - нисходящая ободочная кишка; 8 - сальник; 9 - сигмовидная кишка; 10 - свободная лента (Анатомия человека. Т. 1, под ред. М.Р. Сапина, 2001)

**Илеоцекальный клапан.** Переход подвздошной кишки в слепую - илеоцекальное отверстие - представляет собой участок тонкой кишки длиной 4 см, ограниченный двумя полулунными складками, выходящими в просвет слепой кишки (рис. 3.17). Этот переход образует илеоцекальный клапан (баугиниеву заслонку), регулирующий эвакуацию пищи из тонкой кишки. Клапан имеет вид воронки, узкая часть которой выходит в просвет слепой кишки. При растяжении дистального участка подвздошной кишки сфинктер открывается и пропускает химус из тонкой кишки в толстую. При повышении давления в слепой кишке илеоцекальный клапан смыкается, что делает невозможным обратный заброс химуса.



**Рис. 3.17.** Строение илеоцекального клапана: 1 - илеоцекальный канал; 2 - илеоцекальный клапан; 3 - восходящая ободочная кишка; 4 - подвздошная кишка; 5 - отверстие аппендикса; 6 - аппендикс; 7 - слепая кишка (Анатомия человека. Т 1, под ред. М.Р. Сапина, 2001)

**Слизистая оболочка** толстой кишки образует значительное число поперечных полулунных складок высотой 1-2 см, а также вздутий - гаустр и перетяжек, формирующихся в результате сокращения МО. Поверхность СО сглажена, ямочного типа с криптами, глубиной от 250 до 700 мкм. СО толстой кишки покрывает однослойный призматический эпителий, представленный тремя типами клеток: эпителиальными (всасывающими клетками), бокаловидными (секретирующими слизь) и эндокринными. Эти клетки в течение 5-7 дней

мигрируют со дна крипт на поверхность СО, где завершают свой жизненный цикл и слущиваются в просвет кишки. СО содержит достаточно большое число плазматических клеток и лимфоидных фолликулов, часть из которых может располагаться и в ПСО.

**Переваривание и всасывание в толстой кишке.** Во время продвижения по кишечнику химус теряет воду, концентрируется и превращается в каловые массы. В сутки в слепую кишку вместе с остатками пищи поступает 1-1,5 л жидкости, 90% которой всасывается в толстой кишке (может всасываться до 5 л жидкости), и только 100 мл выводится с калом. То же касается электролитов ( $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$ ). Вода и электролиты всасываются в толстой кишке против градиента концентрации и осмотического градиента, что происходит с участием всасывающих клеток. В сутки в слепую кишку поступает 150 ммоль  $\text{Na}^+$ , из которых 147 ммоль всасывается, и только 2-4 ммоль оказывается в составе кала. Из 60 ммоль  $\text{Cl}^-$  всасывается 58 ммоль. Напротив, из 5-10 ммоль  $\text{K}^+$  с калом выводится в 2 раза больше - 10-15 ммоль, что свидетельствует о том, что  $\text{K}^+$  секретруется в просвет кишки. С поверхности эпителия в просвет кишки активно секретуются бикарбонаты, благодаря чему каловые массы в норме имеют слабощелочную реакцию.

В процессах пищеварения в толстой кишке активное участие принимает **кишечная микрофлора**, которая переваривает и утилизирует все, что поступает в кишку. Кишечные бактерии включаются в пищеварение, начиная с двенадцатиперстной кишки, их количество нарастает в дистальном направлении. В результате около половины пищевых волокон рациона может расщепляться в тонкой кишке. В ЖКТ обнаружено более 600 видов бактерий, масса которых может достигать 1-1,5 кг, а их доля в составе кала составляет 30-75% сухого вещества.

**Мышечная оболочка** толстой кишки имеет свои особенности. От восходящей до сигмовидной кишки продольный слой мышц состоит из трех полос (тений) шириной 0,8 см. Благодаря тонузу этих мышц и сокращениям циркулярных мышц в кишечнике образуются вздутия (гаустры), которые чередуются с перетяжками. Начиная с сигмовидной кишки продольный мышечный слой становится сплошным.

Сокращение МО толстой кишки может иметь поступательный - пропульсивный характер и непропульсивный, когда движение происходит как в проксимальном, так и в дистальном направлении. При этом сокращаются циркулярные мышцы двух соседних сегментов кишки (гаустр). Простые сокращения гаустр составляют более 90% всей моторики толстой кишки. Истинная перистальтическая волна возникает изредка, когда содержимое кишки продвигается на 20 см как в дистальном, так и в проксимальном направлении. Несколько раз в день может происходить «перистальтический бросок», когда содержимое кишки продвигается на большое расстояние из оболочной кишки в сигмовидную. Активизация непропульсивных сокращений может приводить к спастическим запорам. Ослабление сократительной активности, напротив, ассоциируется с возникновением жидкого стула, который всегда связан с частыми пропульсивными сокращениями МО.

Время полного транзита химуса по толстой кишке составляет 24-36 ч, хотя его фрагменты могут проходить кишечник значительно быстрее. Время транзита от слепой кишки до

сигмовидной может составлять 18-20 ч, а от сигмовидной до прямой - около 12 ч. Скорость транзита по толстой кишке возрастает при увеличении в пище растительных волокон, связывающих воду и оказывающих стимулирующее влияние на МО. Так, например, среднее время транзита по толстой кишке у жителей Африки занимает 36 ч (масса кала - 480 г), а у европейцев - 72 ч (масса кала - 100 г). У женщин время транзита на 8 ч больше, чем у мужчин.

Сокращение МО стимулирует парасимпатическая система (ацетилхолин), что вызывает образование медленных волн, частота которых выше, чем в тонкой кишке, и возрастает в дистальном направлении. От восходящей к нисходящей кишки частота медленных волн составляет 6 сокращений в мин, в слепой и сигмовидной кишке она меньше, однако в прямой кишке увеличивается до 17 в мин. Нейроны межмышечного сплетения вызывают расслабление мышечных волокон МО. При нарушении межмышечных нервных ганглиев или их отсутствии возникает состояние тонического сокращения в пределах иннервируемого сегмента мышц (болезнь Гиршпрунга). В результате сегментарного мышечного спазма задерживается продвижение содержимого кишечника, участок толстой кишки растягивается (мегаколон). Межмышечные нервные сплетения содержат и стимулирующие холинэргические, и пептидэргические волокна (вещество P и соматостатин).

Расслабление мышц вызывает симпатическая система (норадреналин). На моторику кишки может влиять и ЦНС. При этом агрессия и стресс повышают мышечный тонус кишки, а депрессия, страх, печаль, напротив, снижают тонус мышц. На моторику влияют состав пищи, а также гормональные факторы: усиливают моторику гастрин и холецистокинин, а секретин и глюкагон ее угнетают. Высококалорийная пища с большим количеством жира усиливает моторику, а углеводы и белки на нее не влияют, поскольку почти полностью усваиваются в тонкой кишке. Моторная активность толстой кишки начинается уже через 10 мин после приема пищи, что связано с выбросом ацетилхолина, гастрина и холецистокинина.

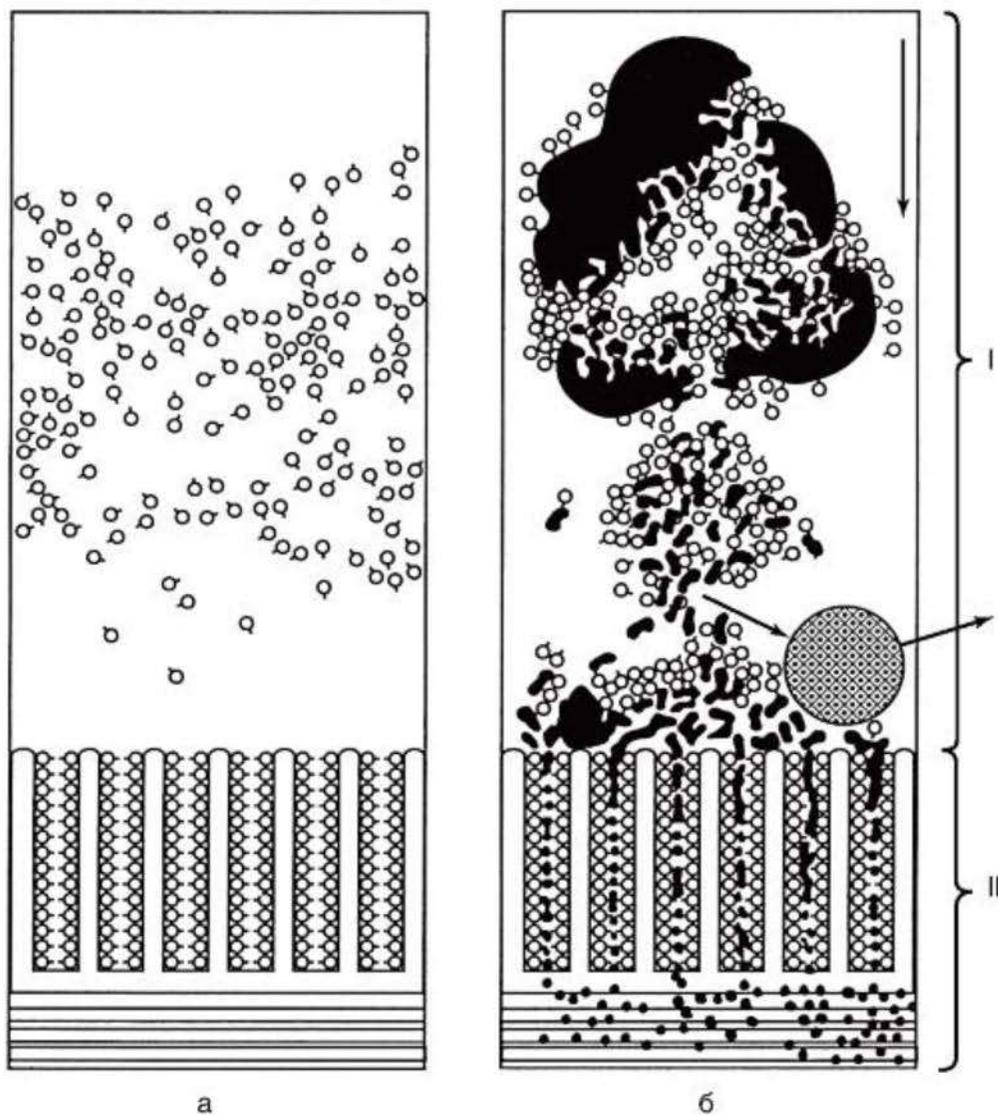
### **3.2. ЭВОЛЮЦИЯ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ КОНВЕЙЕРЕ**

Представления о работе системы пищеварения были сформулированы физиологами в начале XX в. (И.П. Павлов и его ученики), которые рассматривали пищеварение в ЖКТ как последовательность процессов расщепления (гидролиза) пищевых веществ в просвете кишки (полостное пищеварение). Позже в процесс пищеварения были включены эпителиальные клетки тонкой кишки, которые могли продолжать гидролиз всосавшихся пищевых веществ (внутриклеточное пищеварение). В дальнейшем эстафету физиологической школы И.П. Павлова подхватили следующие поколения отечественных физиологов.

В конце 1940-х гг. И.П. Разенков впервые высказал идею о роли системы пищеварения не только в переваривании и всасывании пищи, но и в «межуточном обмене» и о возможности «рециркуляции пищевых веществ» между внутренней средой и ЖКТ.

В 1950-60-х гг. А.М. Уголев расширил представления о последовательности процессов пищеварения в тонкой кишке, выделив возможность гидролиза пищевых веществ на

апикальной мембране энтероцитов, которое было названо «пристеночным (контактным) пищеварением» (рис. 3.18). В последствие оно получило название «мембранное пищеварение». А.М. Уголев также впервые высказал идею о «сопряжении мембранного пищеварения и трансмембранного транспорта» пищевых субстратов, которая легла в основу теории мембранного пищеварения и положения о «пищеварительно-транспортном конвейере».



**Рис. 3.18.** Полостное и мембранное пищеварение: I - полостной гидролиз; II - мембранный гидролиз (Уголев А.М., 1977)

Пищеварение в тонкой кишке было разделено на 3 последовательных этапа.

- **Полостное пищеварение** происходит в просвете кишки с участием панкреатических ферментов.

- **Мембранное пищеварение** происходит на апикальной плазматической мембране энтероцитов и в слое гликокаликса. В мембранном пищеварении принимают участие энтероцитарные ферменты конечных стадий гидролиза. Согласно теории А.М. Уголева, мембранный гидролиз пищевых веществ сопряжен с трансмембранным переносом через