

Полифункциональность периодической деятельности пищеварительной системы (Век после открытия)

Г.Ф. Коротко

ГБУЗ «Краевая клиническая больница № 2» Министерства здравоохранения Краснодарского края

Multifunctionality of digestive system periodic activity (an age after discovery)

G.F. Korotko

Federal state-funded healthcare institution Regional hospital N 2, Ministry of Healthcare of Krasnodar region

Цель обзора. Осветить развитие представлений о функциональном назначении периодической деятельности системы пищеварения, multifunctionality данного биологического ритма и возможного клинко-диагностического значения его учета.

Основные положения. Периодическая деятельность системы пищеварения – это один из 90-минутных биоритмов организма человека и животных, в котором закономерно изменяются моторная и секреторная функции органов системы пищеварения и многие параметры других физиологических систем. В обзоре названы основные морфофункциональные подвиды и в хронологии их экспериментального и клинического установления, аргументируется полифункциональная роль периодической деятельности пищеварительной системы.

Заключение. Открытие и развитие учения о периодической деятельности системы пищеварения – крупное достижение в основном отечественных научных школ, сформировавших современное представление о полифункциональности данного биоритма.

Ключевые слова: система пищеварения, периодическая деятельность, полифункциональность.

The aim of review. To demonstrate progress of the concept of functional designation of periodic activity of digestive system, multifunctionality of this biological rhythm and its possible clinical and diagnostic value.

Key points. Periodic activity of digestive system is one of 90-minute biorhythms of body of humans and animals in which motor and secretory functions of digestive organs and many parameters of other physiological systems change in natural pattern. The review presents main morphofunctional advances and chronology of their experimental and clinical establishment, of multifunctional role of digestive system periodic activity.

Conclusion. Opening and development of the doctrine about periodic activity of system of digestion is significant achievement of the Russian scientific school which have provided modern concept of polyfunctionality of this biorhythm.

Key words: digestive system, periodic activity, polyfunctionality.

Коротко Геннадий Феодосиевич – доктор биологических наук, профессор, научный консультант ГБУЗ ГБ № 2 «Краснодарское многопрофильное лечебно-диагностическое объединение». Контактная информация: Korotko@rambler.ru; 350012, г. Краснодар, ул. Красных партизан, д. 6, корп. 2

Korotko Gennady F – Dr. Sci. Biol., professor, scientific adviser of Federal state-funded healthcare institution Regional hospital N 2, Ministry of Healthcare of Krasnodar region. Contact information: Korotko@rambler.ru; 350012, Krasnodar, Krasnykh partizan street, 6/2.

Примечательным биоритмологическим свойством пищеварительного тракта является периодическая активность, обнаруженная в павловской лаборатории у собак. Затем ее наличие подтверждено у человека, обезьян, кошек, многих продуктивных животных, птиц, белых крыс, лягушек [27].

Для работ раннего периода было характерно непонимание назначения натошковых сокращений желудка (в 1906 г. И.П. Павлов в Обществе русских врачей сказал: «Мы видим, но пока не понимаем движения желудка в голодном состоянии»). Затем было выделено преимущественно единственное физиологическое назначение выявленного компонента периодической деятельности пищеварительного тракта, например моторной периодики желудка, в генезе чувства голода или экскреции метаболитов в полость пищеварительного тракта для поддержания гомеостаза организма, а также транспорта ферментов из полости кишки в кровь. Между тем система пищеварения многофункциональна, многофункциональны и органы данной системы, а ее функциональные проявления — мультипотентны (как, например, мультипотентны секретируемые соляная кислота и желчь) [32].

В.Н. Болдырев в хронических опытах на собаках с фистулой желудка у голодных животных наблюдал регулярно периодически возникающие на некоторое время сокращения желудка и увеличение объема его секреции — «фаза работы» — с последующей «фазой покоя», при которой активность органа минимизировалась. В 1904 г. В.Н. Болдырев защитил диссертацию «Периодическая работа пищеварительного аппарата при пустом желудке», в которой была описана периодическая деятельность не только желудка, но и поджелудочной железы, тонкой кишки [6]. Эта сторона деятельности пищеварительного тракта была отмечена также другими сотрудниками павловской лаборатории (П.О. Широких, И.А. Эдельман, М.А. Чешков) и за ее пределами. Установлено, что моторная периодика желудка характерна и для здорового человека, у которого желудок в активном периоде сокращается 20–50 минут, и эта активность сменяется периодом покоя длительностью 45–90 минут (У. Кеннон, А. Карлсон, С.В. Аничков). Периодические сокращения желудка инициируют моторную периодику двенадцатиперстной кишки через ее пейсмекер, с которой моторная активность передается на тощую и подвздошную кишку. Поэтому за периодической моторной деятельностью утвердилось название «мигрирующий моторный комплекс».

Последующий поток в основном отечественных работ был направлен на исследование механизмов периодической деятельности желудочно-кишечного тракта, возрастных аспектов данной периодики у различных животных и влияния на нее факторов

внешней среды, соотношения с другими ритмами деятельности организма человека и животных, связи с параллельными внутрисистемными и межсистемными функциональными трансформациями. Большинство экспериментальных и клинических исследований, связанных с периодической деятельностью пищеварительного тракта, посвящено так называемому мигрирующему моторному комплексу, в меньшей мере — секреторной функции, еще реже — общеорганизменным системным процессам. Клинические работы сосредоточены на исследовании трансформации моторной и секреторной периодики при патологии и диагностической значимости таких трансформаций.

Хронология открытия и исследования периодической деятельности пищеварительной системы, функциональная подчиненность этому биоритму различных физиологических систем, наличие и сущность указанного явления у разных видов животных и человека детально описаны в солидных литературных источниках [1, 4, 5, 13, 17, 25–27, 31, 36]. Не оставлено без внимания обсуждение физиологических механизмов, обеспечивающих данный вид биоритма.

Периодическая деятельность желудочно-кишечного тракта генерируется центральными рефлекторными и периферическими регуляторными механизмами, обзор которых, представленный в ряде монографий, подтверждает, что нет факторов и влияний, в той или иной мере не изменяющих параметры моторной и секреторной функций [2, 4, 5, 13, 17, 25, 31]. Настоящая статья посвящена не проблеме механизмов генеза, формирования и многопричинной трансформации периодической активности органов системы пищеварения в околочасовом ритме, а физиологическому назначению рассматриваемых процессов.

Заметим, что происходящие синхронно с фазами моторной периодики желудка изменения деятельности многих физиологических систем свидетельствуют, *во-первых*, о системном характере данного типа биоритма организма. *Во-вторых*, в соответствии с принципом множественности как одной из основных закономерностей современного функционализма, сформулированного А.М. Уголевым [32], периодическая деятельность выполняет несколько функциональных назначений, т. е. подчиняется принципу полифункционализма.

На начальном этапе исследования периодической моторной деятельности желудка в павловской лаборатории, а затем и в других исследовательских коллективах было обращено внимание на возросшую подвижность животных в активные фазы периодики, повышение двигательной активности мышц туловища, шеи и конечностей, возбудимости ЦНС, а также на повышенную непещевую саливацию («реакция Н.Ф. Парфенова») [31]. Полагаем, что при всем многообразии ука-

занных реакций общего возбуждения многие из них могут быть отнесены к реакциям пищевой мотивации и пищевого поведения, состояния голода, с которым моторная периодика связывалась на ранних этапах ее исследования [1, 2, 5, 25]. Однако, конечно, это состояние обусловлено не только моторной активностью «пустого» желудка, чему есть многочисленные экспериментальные и клинические доказательства [10, 13, 17]. В генезе такой активности и состояния голода велика роль метаболических и биохимических подвижек тканей и крови, что аргументируют соответствующие теории голода (глюкостатическая, липостатическая, метаболическая, аминостатическая, гормональная). В генезе этих состояний и периодической деятельности заметно влияние физиологически активных веществ, в том числе гастроинтестинальных регуляторных пептидов и аминов [17, 32].

Первым назначением периодической активности пищеварительного тракта является сигнальная роль в ответ на метаболические изменения при дефиците питательных веществ в организме. При этом сами метаболические и вызванные ими гормональные подвижки также имеют сигнальное назначение и используют посредническую дублирующую роль (моторную, секреторную) периодической функциональной активности пищеварительного тракта.

Периодическая моторная активность желудка и тонкой кишки имеет эвакуаторное предназначение. Причем время между активными фазами моторной периодики последней примерно равно длительности транзита дуоденального химуса до илеоцекального сфинктера и перехода химуса через него в толстую кишку [25]. Моторная периодика посредством перистальтики обеспечивает проксимально-дистальный транзит желудочно-кишечного содержимого и предотвращает «заброс» обильной толстокишечной микрофлоры в тонкую кишку [45].

На уровне современных знаний вряд ли справедливо периодическую деятельность желудочно-кишечного тракта (в том числе моторную функцию желудка) назвать внепищеварительной [17, 25, 31], так как она занимает важное место в процессе пищеварения. Для деятельности пищеварительной системы характерна периодическая секреторная активность ее желез — слюнных, желудочных, поджелудочной, кишечных и печени [4–6, 12, 13, 15, 16, 31, 36]. Назначение их периодической секреции многоцелевое, прежде всего собственно пищеварительное, так как в пищеварительный тракт натошак из кровотока в составе секретов (и экссудатов) транспортируются многие требующие ферментной деполимеризации поли- и олигомеры, представляющие для макроорганизма энергетическую и пластическую ценность [29, 30, 33, 34]. В составе транспортируемых продуктов

особую ценность представляют белки, суточное количество которых достигает 60 г [33], т. е. половину необходимого для питания пищевого белка. Белки секретов и десквамированных эпителиоцитов гидролизуются эндогенными секретируемыми протеазами, и пептиды — продукты их гидролиза пептидазами тонкой кишки — абсорбируются и включаются в метаболизм макроорганизма [5, 30, 34].

Следовательно, периодическая натошачевая секреция и моторика обеспечивают эндогенное питание макроорганизма, а также питание энтероцитов из полости кишки [5, 17, 34]. Таким же образом происходит межорганный транзит веществ для пластических и энергетических целей, на что делал акцент И.П. Разенков как на «новую сторону деятельности пищеварительного тракта» [29, 30]. Данный аспект межзачаточного обмена веществ в исследовательском плане расширила школа Г.К. Шлыгина [33, 34].

Реализация гидролиза эндогенных нутриентов требует экзосекреции пищеварительными железами должного количества гидролитических ферментов. Эта особенность, характерная для периодической экзосекреции пищеварительных желез, отмечена с начальных работ павловской лаборатории [28] и подтверждена последующими исследованиями [4, 5], включая результаты наших экспериментальных работ [15, 16]. Данная закономерность особенно четко прослеживается в повышенных дебитах гидролаз в составе слюны [31], желудочного сока [16] при обязательном повышении секреции соляной кислоты [3, 26], сока поджелудочной железы [15], выделяемых в активные фазы периодической натошачевой секреции. Заметим, что периодическая секреция поджелудочной железы у собак с фистулами панкреатического протока и желудка более выражена, если желудочный сок из фистулы не теряется (фистула закрыта), чем при потере сока через нее [15].

Мы отмечали, что дебит панкреатических ферментов в активные фазы периодической секреции увеличивается не только путем повышения ферментативной активности секрета, но и за счет большего объема секрета. В ранее выполненной работе [35] сделан акцент на повышении концентрации (активности) ферментов в панкреатическом соке в активные фазы секреторной периодики поджелудочной железы. Немаловажно и то, что в активную секреторную фазу панкреатической периодики железа имеет увеличенную реактивность к стимуляторам секреции, которые неэффективны или малоэффективны в фазу секреторного покоя железы (ее рефрактерность) [15, 17].

В ранних работах павловской лаборатории доказана синхронность периодической моторной и секреторной активности тонкой кишки. Периодически выделяются жидкая и плотная

части кишечного секрета, и именно последняя, обеспечиваемая апоптозом эпителиоцитов и секрецией слизи бокаловидными клетками, имеет высокую ферментативную активность, следовательно, апоптоз энтероцитов также периодичен [31].

Периодичность желчеобразования на фоне его непрерывности дискутируется [31], но периодичность желчевыделения (холекинеза) и его прямая связь с моторной периодикой гастродуоденального комплекса общепризнаны и у человека, и у лабораторных животных [5]. Периодика желчевыделения проявляется не только по объему поступающей в двенадцатиперстную кишку желчи, но и по дебитам основных ее ингредиентов (желчные кислоты и желчные пигменты) [31].

Наконец, доказана периодичность выделения дуоденального гетерогенного содержимого из фистул у подопытных животных, а также при дуоденальном зондировании у человека [31]. В естественных условиях это дуоденальное содержимое с большим количеством ферментов всех находящихся в двенадцатиперстной кишке секретов (желудочного, поджелудочного, желчи, дуоденального) [5, 31] перистальтическими волнами перемещается в расположенные дистальнее отделы тонкой кишки, имеющие два функциональных назначения вне приема пищи. *Во-первых*, полиферментная смесь обеспечивает полостное внутрикишечное переваривание эндогенных ценных транскрипированных в кишку (экскретированных) полимеров — белков, поли- и олигопептидов, углеводов, липидов, фосфолипидов и др. *Во-вторых*, натошковые, богатые гидролитическими ферментами секреты обогащают ими среду гетерофазного пристеночного пищеварения тонкой кишки [17, 25, 32]. Этот «ферментный заряд» адсорбированными гидролазами реализует переваривание в кишечной слизи и на поверхности энтероцитов соответствующих натошковых субстратов при эндогенном питании макроорганизма, а также трофику кишечных эпителиоцитов. Эти ферменты важны в последующем начальном постпрандиальном периоде — гидролизе экзогенных нутриентов в полисубстратном пристеночном пищеварении [32].

Немаловажно, что в числе «общих эффектов» в активные фазы периодической деятельности пищеварительного тракта трансформируется функциональное состояние всех его отделов и органов: изменяются вкусовая чувствительность сенсоров полости рта [25], реактивность секреторных и моторных эффекторов [25], порогов интероцепторов желудка и кишечника [31], в целом механизмы рефлексаторной и гуморальной регуляции пищеварительных функций [25], содержание в крови ее форменных элементов и ряда гормонов, регуляторных пептидов и аминов самого желудочно-кишечного тракта [5, 14, 17, 25, 31, 36]. Все это определяет пищевую доминанту функциональной системы питания. Попутно заметим, что в раз-

ные фазы периодики разные функционально-диагностические тесты могут быть результативны в разной мере, что является одной из причин вариабельности параметров, рекомендуемых в качестве нормальных. Например, важно применять те или иные стимуляторы (или ингибиторы) пищеварительных функций с диагностической целью в учитываемые одноименные фазы периодики.

Все железы пищеварительной системы и их glanduloциты являются дуакринными, т. е. выделяют синтезированные ими ферменты экзокринно в протоки желез через апикальные мембраны, из протоков желез они транспортируются в полость пищеварительного тракта, а через базолатеральные мембраны glanduloцитов инкретируются в интерстиций, из него — в лимфо- и кровотоки [8, 9, 14, 18, 20, 37, 42]. Кроме того, ферменты «уклоняются» в них из протоков желез [18]. Наконец, доказана резорбция ферментов из тонкой кишки [8, 9, 11, 18, 21, 42].

В.Н. Болдырев [7] одним из назначений периодической деятельности желудочно-кишечного тракта полагал транспорт ферментов в кровотоки и обеспечение гидролитической активности крови для обменных процессов макроорганизма. В те времена была известна лишь каталитическая роль ферментов. Однако теперь известны их сигнальная роль и необходимость поддержания ферментного гомеостазиса организма. Это состояние возможно при сбалансированности поступления гидролаз в кровотоки с их инактивацией и выведением из кровотока [18, 22], которое осуществляется ренальным и экстраренальными путями. В числе последних — экскреция ферментов в составе пота, грудного молока и экзосекретов пищеварительных желез.

Показано, что в активные фазы моторной периодики желудка содержание ферментов пищеварительных желез в крови повышается. Эти ранние находки [7] стали для В.Н. Болдырева основанием для заключения о метаболическом физиологическом назначении периодической активности желез, отмеченном выше. Однако в активные фазы периодики и даже постпрандиально не всегда наблюдается увеличение гидролитической активности крови. При этом, по результатам определения дебитов ферментов в составе лимфы грудного протока, в активные фазы моторной периодики желудка транспорт ферментов пищеварительных желез в кровотоки за счет возрастающего объема лимфы повышается. Если исключить поступление ферментов в кровотоки с лимфотоком, то отмечаются гипоферментемия и нивелирование колебаний уровня ферментов в плазме крови, связанных с периодическими сокращениями желудка [15, 18, 21].

Таким образом, одним из назначений периодической активности пищеварительных желез является поддержание ферментного гомеостазиса

макроорганизма, что имеет важное физиологическое значение в связи с каталитическими и сигнальными свойствами молекул гидролитических ферментов [18, 19, 38–41, 43, 44], а нарушение данного вида гомеостаза выступает проявлением и причиной многих (не только гастроэнтерологических) патологических состояний [10].

Установлено, что натошковые и постпрандиальные секреты желез содержат два пула ферментов: заново синтезируемые и рекретируемые из крови [18]. Второй пул особенно важен в стимулированной приемом пищи постпрандиальной секреции, так как количество выделяемых при ней ферментов существенно превышает скорость синтеза ферментного белка glandулоцитами [42]. Для значительного количества рекретируемых гидролаз необходима их мобилизация из депо, в противном случае при экзокреции неизбежна гипоферментемия, чего, как правило, не происходит. Такими депо ферментов являются плазменные белки, форменные элементы крови и эндотелий кровеносных капилляров. При этом количество адсорбированных эндотелием ферментов состоит в прямой зависимости от их содержания в кровотоке [18, 23]. Депонирующие возможности эндотелия особенно велики [24], они играют барьерную роль [32] и ферменты этого депо используются в начальный период постпрандиальной экзокреции пищеварительных желез, а вне приема пищи (натошак) за счет периодической активности желез и транспорта ферментов в системный кровоток количество депонированных ферментов восстанавливается.

Из сказанного следует, что периодическая эндосекреция ферментов желез, их реабсорбция из протоков желез обеспечивают ферментный гомеостазис в кровотоке, и пул депонированных ферментов, высвобождаемых при их рекреции в составе постпрандиальной секреции (или иной стимулированной большой по дебитам экзокреции ферментов), выступает в роли важного компонента пищеварительного конвейера. Так можно

представить еще одно физиологическое назначение увеличенного транспорта ферментов в кровоток в активные фазы периодической секреции и периодической деятельности системы пищеварения, дополнив современные сведения о полифункциональности данного вида деятельности системы пищеварения, одного из его биоритмов.

Нам представляется одним из функциональных назначений эндогенного транспорта ферментов пищеварительных желез — формирование депонированного кровью и эндотелием кровеносных капилляров пула ферментов для последующего его использования (путем рекреции) в экзокреции пищеварительных желез. Это особенно актуально в начальной постпрандиальной секреции, когда выделение ферментов в составе экзосекретов существенно превышает скорость их синтеза glandулоцитами. Депонирование ферментов происходит также в межпищеварительный период за счет периодической деятельности пищеварительных желез, когда в активные ее фазы нарастает транспорт ферментов в интерстиций, лимфо- и кровоток.

Завершая обзор основных направлений более чем столетнего развития учения о периодической деятельности системы пищеварения, следует отнести ее к общеорганизменным биоритмам с выраженной полифункциональностью данного процесса. Хронология выявленной феноменологии и ее интерпретации в общих чертах полифункциональности такова: энзимо-метаболические подвижки, участие в инициации чувства голода и пищевого поведения, экскреция метаболитов, выведение экзосекретов из протоков желез, гомеостатирование энтеральной среды, межорганный перераспределение нутриентов, трофика эпителиоцитов пищеварительного тракта, эндогенное питание макроорганизма, предотвращение ретроградного транспорта кишечных микроорганизмов, обеспечение ферментного гомеостаза макроорганизма, рекреция энзимов в составе экзосекретов пищеварительных желез.

Список литературы

1. Аничков С.В. Периодическая деятельность пищеварительных путей человека // Казанский неврологический вестник. — 1914. — Т. 21, вып. 3. — С. 861–863.
1. Anichkov S.V. Periodic activity of digestive pathways of the humans // Kazansky neurologicheskyy vestnik. — 1914. — Vol. 21, iss. 3. — P. 861–863.
2. Асмаян Н.В., Судаков К.В. Характеристика функционального состояния центра блуждающего нерва при относительном голоде и после приема пищи // Физиол. журн. СССР. — 1961. — Т. 47, № 5. — С. 604–611.
2. Asmayan N.V., Sudakov K.V. Features of the functional state of the vagus nerve center at relative fasting and food intake // Fiziol. zhurn. SSSR. — 1961. — Vol. 47, N 5. — P. 604–611.
3. Бабкин Б.П. Секреторный механизм пищеварительных желез. — М.: Медгиз, 1960. — 777 с.
3. Babkin B.P. Mechanism of digestive glands secretion. — M.: Medgiz, 1960. — 777 p.
4. Богач П.Г. Природа и физиологическое значение периодической деятельности пищеварительного тракта // Периодическая деятельность пищеварительного тракта. — Киев, 1965. — С. 22–66.
4. Bogach P.G. Nature and physiological value of periodic activity of the gut // Periodic activity of gut. — Kiev, 1965. — P. 22–66.
5. Богач П.Г., Мордовцев А.И. Периодическая деятельность пищеварительного аппарата // Физиология пищеварения: Руководство по физиологии. — Л.: Наука, 1974. — С. 594–620.
5. Bogach P.G., Mordovtsev A.I. Periodic activity of the digestive system // Physiology of digestion: Manual on physiology. — L.: Science, 1974. — P. 594–620.
6. Болдырев В.Н. Периодическая работа пищеваритель-

- ного тракта при пустом желудке. — СПб: Дисерт, 1904. — 164 с.
6. *Boldyrev V.N.* Periodic activity of the gut at fasting. — SPb: thesis, 1904. — 164 p.
 7. *Болдырев В.Н.* Периодическая деятельность организма у человека и высших животных. Поджелудочная железа — главный показатель процессов ассимиляции и диссимилиации во всем теле // Русский врач. — 1914. — Т. 2, № 45. — С. 1417–1425.
 7. *Boldyrev V.N.* Periodic activity of human body and supreme animals. The pancreas is the main parameter of assimilation and dissimulation processes of the body // Russkiy vrach. — 1914. — Vol. 2, N 45. — P. 1417–1425.
 8. *Веремеенко К.Н., Досенко В.Е., Кизим А.И., Терзов А.И.* О механизмах лечебного действия системной энзимотерапии // Врач. дело. — 2000. — № 2. — С. 3–11.
 8. *Veremeyenko K.N., Dosenko V.E., Kizim A.I., Terzov A.I.* Mechanisms of medical effect of systemic enzyme treatment // Vrach. delo. — 2000. — N 2. — P. 3–11.
 9. *Веремеенко К.Н., Кизим А.И., Терзов А.И.* О механизмах лечебного действия полиэнзимных препаратов // Мистецтво лікування. — 2005. — № 4 (20). — С. 2–9.
 9. *Veremeyenko K.N., Kizim A.I., Terzov A.I.* Mechanisms of medical effect of polyenzyme drugs // Mistetstvo likuvaniya. — 2005. — N 4 (20). — P. 2–9.
 10. *Губергриц Н.Б., Казюлин А.Н.* Метаболическая панкреатология. — Донецк: Лебедь, 2011. — 404 с.
 10. *Gubergrits N.B., Kazyulin A.N.* Metabolic pancreatology. — Donetsk: Lebed', 2011. — 404 p.
 11. *Досенко В.Е., Веремеенко К.Н., Кизим А.И.* Современные представления о механизмах всасывания протеолитических ферментов в желудочно-кишечном тракте // Проблемы медицины. — 1999. — № 7–8. — С. 6–12.
 11. *Dosenko V.E., Veremeyenko K.N., Kizim A.I.* Modern concept on absorbtion mechanisms of proteolytic enzymes in gastro-intestinal tract // Problemy meditsiny. — 1999. — N 7–8. — P. 6–12.
 12. *Зунинуова С.Э.* Экскреция пепсиногена и выделение его в составе мочи в связи с периодической деятельностью желудка: Краткое содержание доклада на науч. конф. по физиологии и патологии пищеварения // Мед. журн. Узбекистана. — 1964. — № 6. — С. 29–33.
 12. *Zuninuova S.E.* Excretion of pepsinogen and its discharge in urine in relation to periodic stomach activity: Summary of report at scientific conference on physiology and pathology of digestion // Med. zhurn. Uzbekistana. — 1964. — N 6. — P. 29–33.
 13. *Комаров Ф.И., Ратнопорт С.И.* Хронобиология и хрономедицина. — М.: Триада-Х, 2000. — 488 с.
 13. *Komarov F.I., Rappoport S.I.* Chronobiology and chronomedicine. — M.: Triada-Kh, 2000. — 488 p.
 14. *Коротко Г.Ф.* Рекреция ферментов и гормонов экзокринными железами // Успехи физиол. наук. — 2003. — Т. 34, № 2. — С. 21–32.
 14. *Korotko G.F.* Recreition of enzymes and hormones exocrine glands // Uspekhi fiziol. nauk. — 2003. — Vol. 34, N 2. — P. 21–32.
 15. *Коротко Г.Ф.* Секреция поджелудочной железы. 2-е изд., доп. — Краснодар: Изд. КГМУ, 2005. — 312 с.
 15. *Korotko G.F.* Secretion of the pancreas. 2 изд., доп. — Krasnodar: KSMU ed., 2005. — 312 p.
 16. *Коротко Г.Ф.* Желудочное пищеварение. — Краснодар: Изд. ООО БК «Группа В», 2007. — 256 с.
 16. *Korotko G.F.* Gastric digestion. — Krasnodar: LLC BK ed. «Gruppa V», 2007. — 256 p.
 17. *Коротко Г.Ф.* Пищеварение — естественная технология. — Краснодар: ЭДВИ, 2010. — 304 с.
 17. *Korotko G.F.* Digestion is a natural technology. — Krasnodar: EDVI, 2010. — 304 p.
 18. *Коротко Г.Ф.* Рециркуляция ферментов пищеварительных желез. — Краснодар: ЭДВИ, 2011. — 144 с.
 18. *Korotko G.F.* Recirculation of digestive gland enzymes. — Krasnodar: EDVI, 2011. — 144 p.
 19. *Коротко Г.Ф., Камакин Н.Ф.* Анаболические влияния парентерально вводимых гидролаз пищеварительных желез // Физиол. журн. СССР. — 1978. — Т. 64, № 9. — С. 1283–1291.
 19. *Korotko G.F., Kamakin N.F.* Anabolic effects of parenterally injected digestive gland hydrolases // Fiziol. zhurn. SSSR. — 1978. — Vol. 64, N 9. — P. 1283–1291.
 20. *Коротко Г.Ф., Коваленко О.К.* Гидролазы лимфы, плазмы и мочи при скормливания животным различных видов пищи // Вопр. питания. — 1976. — № 5. — С. 29–34.
 20. *Korotko G.F., Kovalenko O.K.* Hydrolases of lymphatic fluid, plasma and urine at feeding animals by different types of food // Vopr. pitaniya. — 1976. — N 5. — P. 29–34.
 21. *Коротко Г.Ф., Лемешкина Г.А., Курзанов А.Н. и др.* О связи гидролаз крови и содержимого тонкой кишки // Вопр. питания. — 1988. — № 3. — С. 48–52.
 21. *Korotko G.F., Lemeshkina G.A., Kurzanov A.N. et al.* Relation of blood and of small intestinal content hydrolases // Vopr. pitaniya. — 1988. — N 3. — P. 48–52.
 22. *Коротко Г.Ф., Пулатов А.С.* Зависимость амилалитической активности тонкой кишки от амилаолитической активности крови // Физиол. журн. СССР. — 1977. — Т. 63, № 8. — С. 1180–1187.
 22. *Korotko G.F., Pulatov A.S.* Relation of amylolytic activity of the small intestine to blood amylolytic activity // Fiziol. zhurn. SSSR. — 1977. — Vol. 63, N 8. — P. 1180–1187.
 23. *Коротко Г.Ф., Юабова Е.Ю.* Роль белков плазмы крови в обеспечении гомеостаза ферментов пищеварительных желез в периферической крови // Физиология висцеральных систем. — СПб, 1992. — Т. 3. — С. 145–149.
 23. *Korotko G.F., Yuabova E.Yu.* The role of plasma proteins in maintenance of digestive gland enzymes homeostasis in peripheral blood // Physiology of visceral systems. — SPb, 1992. — Vol. 3. — P. 145–149.
 24. *Куприянов В.В., Караганов Я.Л., Козлов В.И.* Микроциркуляторное русло. — М: Медицина, 1975.
 24. *Kupriyanov V.V., Karaganov Ya.L., Kozlov V.I.* Microcirculation channel. — M: Medicine, 1975.
 25. *Лебедев Н.Н.* Биоритмы пищеварительной системы. — М.: Медицина, 1987. — 256 с.
 25. *Lebedev N.N.* Biorhythms of digestive system. — M.: Medicine, 1987. — 256 p.
 26. *Матросова Е.М.* Двигательная деятельность желудка и ее связь с секрецией желудочного сока. — Л.: Наука, 1964. — 189 с.
 26. *Matrosova E.M.* Motor activity of the stomach and its relation to gastric juice secretion. — L.: Science, 1964. — 189 p.
 27. *Мордовцев А.И.* Опыт анализа механизма внепищеварительной моторной деятельности желудка. — Сталинобад, 1959. — 145 с.
 27. *Mordovtsev A.I.* Experience of analysis of the postprandial stomach motor activity mechanism. — Stalinobad, 1959. — 145 p.
 28. *Павлов И.П.* Лекции по физиологии. Физиология пищеварения. Полн. собр. соч. — М.—Л.: Изд. АН СССР, 1952. — Т. 5. — С. 11–278.
 28. *Pavlov I.P.* Lecture on physiology. Physiology of digestion. Complete works. — M. — L.: ed. USSR Academy of science, 1952. — Vol. 5. — P. 11–278.
 29. *Разенков И.П.* Новые данные по физиологии и патологии пищеварения (лекции). — М., 1948. — 463 с.
 29. *Razenzkov I.P.* New data on physiology and pathology of digestion (lecture). — M., 1948. — 463 p.
 30. *Разенков И.П.* Роль желудочно-кишечного тракта в межклеточном обмене. — Актовая речь 11 октября 1948 г. — М.: Изд-во АМН СССР, 1949. — 22 с.
 30. *Razenzkov I.P.* The role of gastro-intestinal tract in intermediate metabolism. — Assembly speech October, 11, 1948 — M.: Publishing house USSR Academy of medical science, 1949. — 22 p.
 31. *Суходоло В.Д., Суходоло И.В.* Периодическая деятельность главных пищеварительных желез. — Томск: Изд. Томского ун-та, 1987. — 155 с.

31. *Sukhodolo V.D., Sukhodolo I.V.* Periodic activity of the main digestive glands. — Tomsk: ed. Tomsk university, 1987. — 155 p.
32. *Уголев А.М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Элементы современного функционализма. — Л.: Наука, 1985. — 544 с.
32. *Ugolev A.M.* Evolution of digestion and principles of function evolution. Elements of modern functionalism. — L.: Science, 1985. — 544 p.
33. *Шлыгин Г.К.* Межорганный обмен нутриентами и пищеварительная система. — М.: Изд. Моск. гос. горн. ун-та, 1997. — 136 с.
33. *Shlygin G.K.* Interorgan nutrient exchange and digestive system. — M.: ed. Moscow state university, 1997. — 136 p.
34. *Шлыгин Г.К.* Роль пищеварительной системы в обмене веществ. — М.: Синергия, 2001. — 232 с.
34. *Shlygin G.K.* The role of digestive system in metabolism. — M.: Synergiya, 2001. — 232 p.
35. *Шлыгин Г.К., Василевская Л.С.* Ферментовыделительные процессы поджелудочной железы во время голода // Бюлл. эксп. биол. мед. — 1974. — Т. 77. № 5. — С. 27–30.
35. *Shlygin G.K., Vasilevskaya L.S.* Enzyme excretion processes of the pancreas at fasting // Bull. eksp. biol. med. — 1974. — Vol. 77. N 5. — P. 27–30.
36. *Boldyreff W.N.* Die periodische Tätigkeit der Organismus und ihre physiologische bedeutung // Ergebn. d. Physiol. — 1929. — Bd. 29. — V. 485–645.
37. *Isenman L., Liebow C., Rothman S.* The endocrine secretion of mammalian digestive enzymes by exocrine glands // Am. J. Physiol. — 1999. — Vol. 276. — P. 223–232.
38. *Kawabata A., Matsunami M., Sekiguchi F.* Gastrointestinal roles for proteinase-activated receptors in health and disease. Review. // Br. J. Pharmacol. — 2008. — Vol. 153. — P. 230–240.
39. *Kawabata A., Nishikawa H., Kuroda R. et al.* Proteinase-activated receptor-2 (PAR-2): regulation of salivary and pancreatic exocrine secretion *in vivo* in rats and mice // Br. J. Pharmacol. — 2000. — Vol. 129. — P. 1808–1814.
40. *Ossovsckaya V.S., Bunnett N.W.* Protease-activated receptors: Contribution to physiology and disease // Physiol. Rev. — 2004. — Vol. 84. — P. 579–621.
41. *Ramachandran R., Hollenberg M.D.* Proteinases and signalling: pathophysiological and therapeutic implications via PARs and more // Br. J. Pharmacol. — 2008. — Vol. 153. — P. 263–282.
42. *Rothman S., Liebow C., Isenman L.C.* Conservation of digestive enzymes // Physiol. Rev. — 2002. — Vol. 82. — P. 1–18.
43. *Vergnolle N.* Review article: proteinase-activated receptors novel signals for gastrointestinal pathophysiology // Aliment. Pharmacol. Ther. — 2000. — Vol. 14. — P. 257–266.
44. *Vergnolle N.* Modulation of visceral pain and inflammation by proteinase-activated receptors // Br. J. Pharmacol. — 2004. — Vol. 141. — P. 1264–1274.
45. *Wingate D.L.* Backwards and Forwards with the Migrating Complex // Dig. Dis. Sci. — 1981. — Vol. 20, N 7. — P. 641–666.