

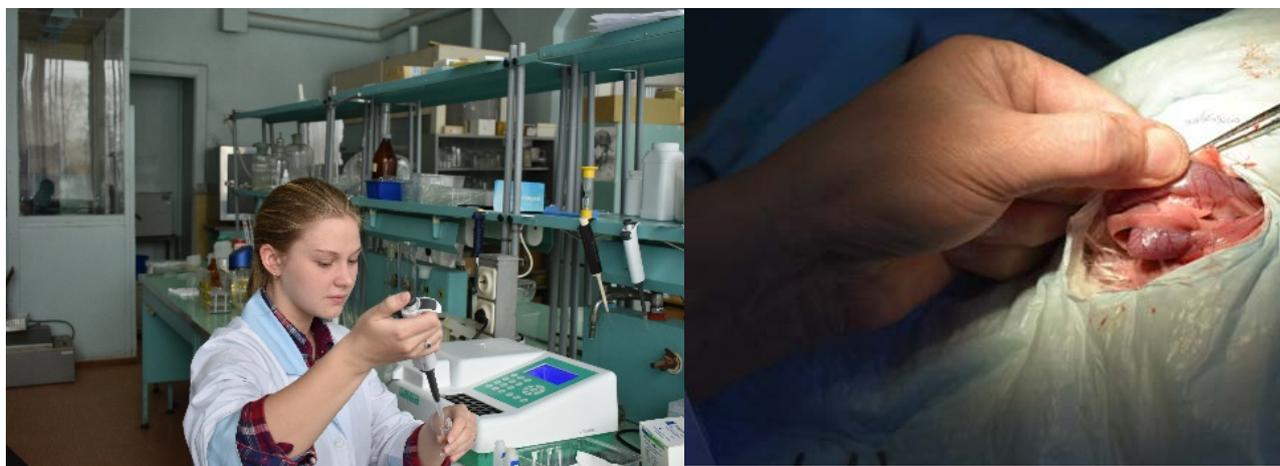
МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ-
МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА



В.Г. Вертипрахов

**ФИЗИОЛОГИЯ КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У КУР
(ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ ПОДХОД)**



Москва

РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

2022

УДК 598.2:612.3

В35

Монография издается по рекомендации ученого совета института Зоотехнии и биологии ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет-МСХА имени К.А. Тимирязева»

***Рецензенты: Жучаев Константин Васильевич**, доктор биологических наук, профессор, декан биолого-технологического факультета ФГБОУ ВО «Новосибирский ГАУ»*

***Харитонов Евгений Леонидович**, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией физиологии пищеварения Всероссийского научно-исследовательского института физиологии, биохимии и питания животных – филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста»*

В 35 **Вертипрахов, В.Г.** Физиология кишечного пищеварения у кур (экспериментальный подход) : монография / В.Г. Вертипрахов; Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева. – Москва: РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022 г. – 175 с.

ISBN 978-5-9675- 1887-4

В монографии представлены материалы, полученные в результате многолетних исследований по изучению возрастных изменений органов пищеварения, секреторной функции поджелудочной железы у птицы, дуоденальных и илеальных ферментов, влияния различных компонентов рациона и биологически активных добавок на активность пищеварительных ферментов. Рассматриваются вопросы наличия пищеварительных ферментов в крови у птицы, а также предлагается способ оценки состояния здоровья кишечника и адаптации пищеварения к ингредиентам рациона. Монография будет полезна студентам биологических специальностей средних и высших учебных заведений, аспирантам, научным сотрудникам и специалистам агропромышленного комплекса.

© Вертипрахов В.Г., 2022

© ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение		
1	Морфофункциональные особенности пищеварительной системы у птиц	7
2	Возрастные изменения секреторной функции поджелудочной железы у мясной птицы	14
2.1	Эмбриональные и постэмбриональные изменения активности пищеварительных ферментов у мясных кур	14
2.2	Возрастные изменения экзокринной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров на фоне разного по протеину рациона	29
2.3	Возрастные изменения протеаз в ткани поджелудочной железы, трипсина и антитрипсина в крови цыплят мясных пород кур	35
3	Методы получения пищеварительных секретов у птицы в хроническом эксперименте	39
3.1	Хирургические методы получения панкреатического сока у птиц	39
3.2	Метод хирургической операции для получения дуоденального содержимого у птиц	44
3.3	Метод создания фистулы подвздошной кишки у птиц	46
3.4	Определение активности пищеварительных ферментов при помощи биохимических анализаторов	47
4	Регуляция секреторной функции поджелудочной железы у кур	48
4.1	Роль сложнорефлекторного фактора в выделении секрета панкреас и активности ферментов	48
4.2	Явление центрального торможения при яйцекладке у кур-несушек	54
4.3	Роль гуморального фактора в регуляции секреторной функции поджелудочной железы у птиц	61
4.4	Регуляция панкреатической секреции трипсином	71
5	Адаптация секреторной функции поджелудочной железы кур к ингредиентному составу рациона	74
5.1	Адаптация секреторной функции поджелудочной железы птиц к белковому компоненту рациона	75
5.2	Адаптация секреторной функции поджелудочной железы кур к липидному компоненту	82
6	Использование стимулирующих добавок для коррекции пищеварения в кишечнике	87
6.1	Пищеварительная функция поджелудочной железы кур при использовании в их рационе подкислителя	87
6.2	Изучение действия усилителя вкуса Garlic allicin на секреторную функцию поджелудочной железы кур	94
6.3	Использование ферментных препаратов для коррекции пищеварения животных	98
6.4	Секреторная функция поджелудочной железы кур при добавлении в корм ферментного препарата Акстра ПРО	106

6.5	Активность ферментов в кишечнике цыплят-бройлеров при использовании в их рационе кормовой добавки СИНКРА AVI	113
7	Особенности кишечного пищеварения у птиц по сравнению с млекопитающими	117
7.1	Адаптация панкреатической секреции и метаболизма у животных с разным типом пищеварения при замене белкового компонента рациона	121
8	Физиолого-биохимический мониторинг состояния здоровья кишечника у птицы	135
8.1	Способ оценки адаптации пищеварения птицы к ингредиентному составу рациона	135
8.2	Оценка здоровья кишечника по уровню пищеварительных ферментов в помете птицы	143
	Заключение	147
	Библиографический список	153
	Приложение	172

ВВЕДЕНИЕ

В монографии представлены материалы, полученные в результате многолетних исследований с использованием сложнооперированной птицы в хроническом эксперименте по изучению функции одной из главных желез пищеварительной системы – поджелудочной. Автором использована уникальная методика Батоева Ц.Ж., Батоевой С.Ц. (1970) по получению панкреатического сока путем трансплантации панкреатического протока в другое место кишечника. Результаты экспериментов позволили получить фундаментальные данные о непрерывной секреции панкреатического сока у птиц, влиянии приема корма и воды на экзокринную функцию поджелудочной железы, регуляцию железы в процессе адаптации к отдельным компонентам корма и стимулирующим добавкам, а также разработать на основе полученных данных критерии физиолого-биохимической оценки состояния здоровья кишечника у сельскохозяйственной птицы. Это является фундаментом для разработки концепции рационального питания продуктивных животных и селекции в нужном направлении.

Физиология – наука преимущественно экспериментальная, поскольку основным методом является острый и хронический опыт. В настоящее время в научных исследованиях ученые больше опираются на факты, полученные *in vitro* (в пробирке), чем на данные хронических экспериментов. В результате физиология теряет свое положение в области биологических наук, где она занимала фундаментальные позиции благодаря трудам академика И.П. Павлова по экспериментальной хирургии. В 1904 году И.П. Павлов был удостоен Нобелевской премии за «работу по физиологии пищеварения», одним из достоинств которой, по мнению Нобелевского комитета, стал предложенный автором «остроумный метод» использования в эксперименте изолированного желудочка, сохраняющего нервную связь с основным желудком. Этот прием делал возможным изучение физиологических явлений на объектах, находящихся в состоянии нормы. И.П. Павловым был также заявлен патент на хронические опыты с животными, подготовленными хирургическими методами, что позволяло отказаться от острых опытов, к концу которых, как правило, животные погибали. Позднее российскими учеными были разработаны методы исследования пищеварительной функции животных в хроническом эксперименте для крупного рогатого скота (Жилов, 1935), свиней (А.Д. Синещеков, 1965), птицы (Ц.Ж. Батоев, С.Ц. Батоева, 1970; П.П. Бердников, 1986).

Развитие науки невозможно без изучения функционирования основных систем организма, опираясь только на знания функции отдельных клеток или внешние зоотехнические показатели (прирост массы и т.д.). Создание более совершенных пород и кроссов животных требует новых, а точнее забытых подходов к изучению физиологии пищеварительной функции, которая является определяющей в организации рационального питания животных и человека. Поэтому целью написания данной монографии было ознакомить студентов биологических вузов с основами пищеварительной системы птиц и основными хирургическими методами при получении панкреатического сока и химуса кишечника. Работа предназначена для студентов, аспирантов биологических специальностей вузов, а также зоотехников, ветеринарных врачей, специалистов птицеводства.

Поскольку большая часть исследований выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда при реализации научного проекта 16-16-04089 (рук. академик РАН Егоров И.А.), а также фундаментальных научных исследований по программе Президиума РАН 2018-2019 гг. (рук. академик РАН Фисинин В.И.) автор выражает глубокую благодарность за помощь и поддержку в выполнении данных исследований указанным руководителям. Также автор выражает благодарность за неоценимую помощь при выполнении экспериментов на птице сотрудникам лаборатории физиологии ФНЦ «ВНИТИП» РАН Грозиной А.А., Кисловой И.В. и Кошечевой М.В.

1. МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У ПТИЦ

В зависимости от типа питания животные имеют определенные отличия в пищеварительной системе, поскольку процесс эволюционного развития и особенности питания определяют морфологические и функциональные изменения в органах пищеварения у представителей разных видов животных.

Система пищеварения птиц имеет существенные морфологические особенности.

К органам пищеварения птицы относятся: ротовая полость, глотка, пищевод, зоб, железистый и мышечный желудки, тонкий отдел кишечника, слепые отростки, прямая кишка и клоака. В процессе пищеварения большую роль играет поджелудочная железа и печень, которые выделяют секреты, необходимые для гидролиза питательных веществ корма. В целом, пищеварительный канал приспособлен к быстрому и эффективному перевариванию концентрированных кормов.

У птиц отсутствуют губы, зубы, щеки. Челюсти в форме клюва выполняют функцию захвата корма. *Клюв* куриных приспособлен для склеивания твердого корма, водоплавающей птице - для процеживания воды. Корм, потребляемый птицами разных видов, отличается по свойствам. Захваченная порция корма не пережевывается, а увлажняется слюной и с помощью движения языка и специальных сосочков, расположенных на твердом небе, перемещается в глотку и далее в пищевод.

Пьет птица, набирая в рот порцию воды и поднимая голову, чтобы её проглотить. Вода через зоб и желудки поступает прямо в кишечник: проходит по пищеводу, по желобку между мешками зоба, желудками.

На дне и крыше полости *клюва* имеются небольшие слюнные железы. Слюна птицы густая и вязкая, с большим содержанием слизи, мутноватая жидкость слабощелочной реакции (рН 6,9...7,2), она содержит много муцина и фермент амилазу. За сутки выделяется от 3 до 20 мл слюны.

Пищевод состоит из двух отделов: верхнего и нижнего. Верхний отдел длиннее нижнего отдела, он начинается от глотки и заканчивается зобом; нижний отдел начинается от зоба и заканчивается у железистого желудка.

Зоб- расширение пищевода, он представляет собой полостной мышечный орган, расположенный перед входом в грудную полость; на месте входа и выхода располагаются сфинктеры. Пищеварение в зобе характеризуется сложной двигательной-секреторной функцией зоба. Здесь осуществляются два вида сокращений - перистальтические и тонические. Они сложно сочетаются и обеспечивают вначале поступление корма в левую половину зоба, а затем в

правую. Для зоба характерна определенная закономерность двигательной деятельности – 5-12 последовательных сокращений сменяются паузой на 10 минут. Непосредственно после заполнения зоба кормом движения его замедляются или полностью прекращаются на 35- 40 минут. Движения зоба обеспечиваются сокращением циркулярных и продольных гладких мышц, которое регулируется через блуждающие и симпатические нервы. Мелкие компоненты содержимого зоба в первые минуты переходят в нижний отдел пищевода, более крупные задерживаются здесь до 14 часов. Поступление корма в зоб сопровождается возбуждением желез зоба. В зобе с помощью его секрета и слюны происходит размягчение и набухание корма. Здесь происходит и превращение питательных веществ корма за счет ферментов корма, микроорганизмов и слюны. В зобе обитают аэробные микроорганизмы, лактобациллы, кишечная палочка, энтерококки, грибы, дрожжевые клетки. Гидролизуются преимущественно углеводы (под действием α -амилазы), в небольшом количестве белки и жиры (за счет ферментов растительных клеток корма). Конечными продуктами превращения углеводов являются молочная, уксусная, пропионовая и масляная кислоты. Главная функция зоба емкостная. Он образовался в процессе эволюции, как орган хранения и подготовки корма. Перемещение содержимого из зоба обеспечивается за счет небольших сокращений в области зобной воронки. Содержимое зоба поступает в нижний отдел пищевода.

Нижний отдел пищевода переходит в желудок. *Желудок* состоит из двух отделов - железистого желудка (поджелудок) и мышечного желудка (истинного желудка).

Железистый желудок у кур длиной 3,5 см; гусей- 4,5; уток- 6,5; веретенообразной формы, широким концом обращен к мышечному желудку. Внутренняя поверхность железистого желудка покрыта слизистой оболочкой, под которой расположены сложные трубчатые железы, вырабатывающие желудочный сок (Вракин В.Ф., Сидорова М.В., 1984). Железистый желудок у птицы скорее напоминает не пищеварительную полость для накопления и обработки корма, а железу, пронизанную каналом для прохождения и обливания соком потребленного корма (Бердников П.П., 1990).

Желудочный сок содержит фермент пепсин и соляную кислоту, рН желудочного сока кислая (НСl- от 0,1 до 0,5%). Секреция сока осуществляется непрерывно. Прием корма стимулирует образование и выделение желудочного сока. Механизм возбуждения желудочных желез нервно- гуморальный: установлены сложнорефлекторная и желудочная рефлекторно- гормональная фазы возбуждения и регуляции желудочных желез. Влияние на желудочные

железы осуществляются через блуждающие и чревные нервы. Сильным возбудителем желудочных желез является белок: максимальная секреция желудочного сока и фермента пепсина отмечается при содержании белка в рационе в пределах 15-25%. Большое содержание белка в рационе кур, уток и гусей вызывает перевозбуждение желудочных желез и, как следствие, угнетение их секреции. Содержимое здесь задерживается непродолжительное время, не более часа, и в основном корм переваривается желудочным соком. Затем переходит в мышечный желудок.

Мышечный желудок большой, у кур дискообразной формы, у гусей и уток- эллипсообразной. Стенки его состоят из мощных мышц, при сокращении которых происходит сдавливание и перетирание корма. Внутренняя поверхность мышечного желудка покрыта роговидной оболочкой- кутикулой, в центральной части расположена щелевидная полость, концы которой расширены, образуют слепые мешки. Пищеварение в мышечном желудке интенсивное. Мышечный желудок птиц осуществляет два вида сокращений: фазные и тонические. Они проявляются одновременно. На фоне периодического повышения и понижения тонуса мышц происходит двухфазное сокращение желудка. Цикл движения мышечного желудка начинается с сокращения верхней промежуточной мышцы. В период её укорочения начинается сокращение передней главной мышцы. В начале расслабления следуют последовательные сокращения нижней промежуточной и затем задней главной мышцы. При сокращении промежуточной мышцы содержимое краниального мешка выдавливается в щелевидную полость между пластинами кутикул главных мышц. Последующие сокращения передней главной мышцы смещают содержимое щелевидной полости в заднем направлении. Сокращение нижней промежуточной мышцы обеспечивает вытеснение химуса каудального мешка в полость между главными мышцами. Задняя главная мышца продвигает содержимое в направлении краниального слепого мешка. Главные мышцы в каждом цикле сокращений производят встречные движения, оказывая растирающее воздействие на частицы корма. Ассиметричность расположения волокон в главных мышцах желудка обеспечивает возможность осуществления и боковых движений. Сократительная деятельность мышечного желудка регулируется местным ауэрбаховским сплетением и рефлекторно с участием блуждающих и чревных нервов. При сокращении в мышечном желудке создается высокое давление. За счет сильных сокращений мышечного желудка происходит механическое превращение корма- растирание его компонентов. Эта особенность пищеварительного аппарата птиц компенсирует отсутствие зубов у птиц. Растиранию способствуют находящиеся в желудке гравий, стекло

и т.п., которые периодически заглатывают птицы в естественных условиях. Наряду с механической переработкой корма одновременно здесь происходит и химическое превращение за счет ферментов соков: желудочного, поджелудочного, кишечного и желчи, которые забрасываются сюда через неплотно закрытый сфинктер. Сфинктер между мышечным желудком и двенадцатиперстной кишкой периодически открывается в периоде пищеварения, и в желудок затекает содержимое кишечника с ферментами поджелудочного сока, желчи, кишечного сока. Белки гидролизуются под действием протеиназ сока; за 2-4 часа пребывания корма в мышечном желудке расщепляется в основном до полипептидов 35-50% протеина, 10- 15% углеводов и липидов. Поэтому в мышечном желудке пищеварение очень интенсивное и перевариваются белки, жиры и углеводы. Время желудочного пищеварения короткое (1-3 часа). Входное и выходное отверстия в мышечном желудке расположены близко. В связи с этим его сокращения сопровождаются эвакуацией жидкого желудочного содержимого, а твердые и более крупные частицы корма задерживаются в желудке и подвергаются более глубоким превращениям. Содержимое из желудка поступает в кишечник порциями и периодами.

Тонкий отдел *кишечника* имеет форму спирали, такая форма характерна для органов с большими функциональными возможностями. Тонкий кишечник состоит из двенадцатиперстной, тощей и подвздошной кишок. Двенадцатиперстная кишка имеет вид петли. Общая длина тонкого отдела взрослых кур 140-150 см, общая длина кишечника более 170 см, пищеварительного тракта в целом 210 см; длина двенадцатиперстной кишки- 30, тощей- 102, подвздошной- 18 см. Ворсинки кишечника тонкие, листовидной или пальцевидной формы, их больше в двенадцатиперстной кишке, на 1 см² у кур приходится 415, у уток 1512, гусей- 2051; высота ворсинок достигает 1 мм. В кишечнике осуществляется полостное и пристеночное пищеварение; преобладает пристеночное. Пищеварение характеризуется большой интенсивностью, так как все ферменты пищеварительных соков в кишечнике высокоактивны. Всасывание питательных веществ в основном происходит в тонком отделе кишечника птицы, частично в слепых кишках, толстом отделе кишечника (Георгиевский В.И.,1978).

У птиц хорошо развита *поджелудочная железа* - это сравнительно небольшой паренхиматозный орган. Масса железы у кур $2,8 \pm 0,12$ г, у уток – $7,9 \pm 0,3$ г и у гусей- $9,1 \pm 0,38$ г (Батоев Ц.Ж., 2001). Она имеет две доли трехгранной формы; поверхность железы ровная и гладкая. Доли расположены между восходящими и нисходящими участками петли двенадцатиперстной кишки. Доля, расположенная на верхней стороне носит название дорсальной

доли. Доля, которая находится на нижней стороне кишечника, непосредственно прилегающая к стенке брюшной полости, обозначается как вентральная доля. Имеются несколько панкреатических (обычно три) и несколько желчных (обычно два) протоков, открывающихся общей папиллой в восходящее колено двенадцатиперстной кишки. У кур наиболее развит проток вентральной доли, так как он собирает сок от основной массы железы. Между протоками вентральной и дорсальной доли находится малый проток, который собирает сок из небольшого участка железы, примыкающего к краниальному концу вентральной доли. Установлена определенная закономерность в соединении протоков поджелудочной железы и желчевыводительных путей с кишечником. Первыми по ходу кишечника впадают протоки вентральной доли, затем дорсальной. Поджелудочная железа секретирует поджелудочный сок непрерывно. Сок содержит те же ферменты, что и у млекопитающих, но более активен. Сок поджелудочной железы птиц представляет собой прозрачную слегка опалесцирующую с сероватым оттенком жидкость. Панкреатический сок имеет значительную вязкость $1,4 \pm 0,07$ при колебании отдельных вариантов от 1,1 до 2,6. Сок поджелудочной железы кур имеет удельный вес от 1,011 до 1,026, что несколько больше, чем удельный вес сока собаки. Одной из характерных особенностей сока поджелудочной железы птиц является слабая щелочность. Концентрация водородных ионов панкреатического сока кур составляет $7,3 \pm 0,04$. Иногда в секрете кур отмечаются нейтральная и слабощелочная реакции. При высоком уровне выделения сока поджелудочной железы наблюдалось уменьшение pH до 6,80 (Смолин С.Г., 1998). Прием корма и воды вызывает увеличение выделения поджелудочного сока и ферментов. Механизм возбуждения и регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы рефлекторно-гормональный.

Печень также хорошо развита, она выделяет желчь темно- или светло-зеленого цвета. Желчь у куриц из правой и левой доли сначала поступает в синус-расширение протоков, затем по синусно-пузырному ходу в желчный пузырь. Желчный пузырь и синус соединяются с двенадцатиперстной кишкой с помощью пузырно-кишечного и синусно-кишечного протоков. Механизм образования и выделения желчи рефлекторно-гормональный (Батоев Ц.Ж., 2001).

Тонкий кишечник у птиц простирается от желудка до слепых отростков толстой кишки. Содержимое двенадцатиперстной кишки у птицы наряду с пищеварительными секретами содержит микрофлору. По результатам оценки таксономической принадлежности большинство выявленных фило типов было отнесено к трем филумам — Firmicutes, Bacteroidetes и Proteobacteria,

суммарная доля которых в дуоденальном содержимом кишечника птиц составляла не менее $77,37 \pm 4,29$ и максимально достигала $95,69 \pm 6,15$ % (Егоров И.А., Егорова Т.А., Ленкова Т.Н., Вертипрахов В.Г. и др., 2019). В меньшей степени были представлены бактерии филума Actinobacteria, в небольшом количестве обнаружены представители филумов Tenericutes и Fusobacteria. В бактериальном сообществе кишечника птицы детектировано значительное количество условно-патогенных и патогенных микроорганизмов, доминирующими среди которых были представители семейства Campylobacteriaceae. Этот факт вызывает интерес, поскольку вопрос о присутствии и распространении в химусе 12-перстной кишки возбудителей инфекционных заболеваний изучен слабо.

Сокращение кишечника подразделяется на перистальтические, антиперистальтические и маятникообразные. При перистальтических сокращениях кольцевые мышцы волнообразными движениями передвигают содержимое кишок по направлению к толстому отделу кишечника. Периодические волнообразные сокращения кишечника с обратным направлением называются антиперистальтическими, в этом случае содержимое кишечника направляется в сторону железистого желудка. При маятникообразных сокращениях кормовая масса дробится на отдельные порции. В этом процессе участвуют не только кольцевые, но и продольные мышцы стенок кишечника. Маятникообразные сокращения способствуют хорошему перемешиванию массы и лучшему ее соприкосновению с пищеварительными соками. Грубый корм вызывает более сильную перистальтику, чем тонкоизмельченный.

Исследования секреторной деятельности толстой кишки показывают, что из изолированной петли длиной 20 см за два часа выделяется около 1,5 мл чистого сока, который обладает амилазной, мальтазной, сахаразной и пептидазной активностью.

Хорошо развитый кишечник и ворсинки обеспечивают интенсивное всасывание подвергнутых превращению веществ.

Толстый отдел кишечника представлен слепыми отростками и прямой кишкой, открывающейся в клоаку. Подвздошная кишка переходит в прямую, на месте перехода отходят два слепых отростка, которые имеют сфинктеры. Превращение веществ содержимого в слепых отростках осуществляется за счет ферментов, поступающих с химусом, собственного секрета (содержит ферменты, действующие преимущественно на промежуточные продукты распада белков, жиров, углеводов) и за счет ферментов микроорганизмов, населяющих слепые отростки (большое количество микроорганизмов, в том числе целлюлозолитические бактерии, которые обеспечивают расщепление клет-

чатки). Химус слепых мешков обладает амилазной активностью (более 5мг/мл/мин) и протеазной активностью (более 0,5 мг/мл/мин).

Исследования состава бактериального сообщества слепых отростков кишечника птицы, проведенных молекулярно-генетическими методами (T-RFLP и ПЦР в реальном времени), показали наличие достоверных зависимостей между присутствием в кишечнике птицы ряда бактериальных сообществ и активностью пищеварительных ферментов организма, а именно – амилазы, липазы, протеазы (Егоров И.А., Ильина Л.А., Никонов И.Н. и др. 2017). Целлюлозолитические бактерии были положительно связаны с активностью ферментов: активностью амилазы в гомогенате ткани поджелудочной железы и в плазме крови. Так, у гибридов - с бактериями семейств *Lachnospiraceae* и *Clostridiaceae*, у птицы материнской линии (плимутрок) - с бактериями семейства *Clostridiaceae* и филума *Bacteroidetes*, у отцовской линии (корниш) - с бактериями семейства *Clostridiaceae*. Активность липазы в гомогенате ткани поджелудочной железы и в плазме крови была положительно связана с целлюлозолитиками: у гибридов - семейств *Eubacteriaceae*, *Ruminococcaceae*, *Lachnospiraceae*, у птицы материнской линии (плимутрок) - семейства *Eubacteriaceae*, у отцовской линии (корниш) - семейства *Eubacteriaceae* и *Lachnospiraceae*. Активность протеазы в гомогенате ткани поджелудочной железы и в плазме крови у всех птиц была связана отрицательно с целлюлозолитиками. Содержание бацилл и лактат-ферментирующих видов было отрицательно связано с активностью ферментов в гомогенате ткани поджелудочной железы у всех птиц и положительно с активностью ферментов в плазме крови.

В слепых отростках расщепляется 10-25% клетчатки, 8-10% протеина, небольшое количество растворимых углеводов и липидов. Периодически сфинктеры раскрываются, и содержимое порциями поступает в прямую кишку. Прямая кишка короткая, слабо развита: у кур длиной 8-11 см, диаметром 1-1,5 мм. Время пищеварения в толстом кишечнике – 6-10 часов. В прямой кишке завершается формирование каловых масс - помета (беловатые полутвердые массы, представляющие собой смешанный кал и мочевые экскременты). Сформировавшийся помет периодически выбрасывается рефлекторно через клоаку.

Клоака представляет собой расширение конечной части кишечника. Двумя поперечными кольцевыми мышцами клоака делится на три отдела: передний (копродиум, каловый синус), являющийся истинным продолжением прямой кишки; средний (уродиум, мочевой синус), куда открываются моче-

точники, спермиопроводы (у мужских особей) или яйцепровод (у женских особей); задний (проктодиум), через который выделяется наружу кал и моча.

Заднепроходное отверстие у птиц имеет форму щели, окружено кольцом запирающих мышц и называется анальным отверстием.

2. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СЕКРЕТОРНОЙ ФУНКЦИИ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У МЯСНОЙ ПТИЦЫ

2.1 Эмбриональные и постэмбриональные изменения активности пищеварительных ферментов у мясных кур

Поджелудочная железа выполняет в организме животных несколько очень важных функций. Прежде всего, это орган внешней секреции, вырабатывая панкреатический сок, обеспечивает гидролиз основных компонентов корма до мономеров, способных всасываться в кровь и лимфу. Эндокринные островки поджелудочной железы синтезируют и выделяют в кровь гормоны (инсулин, глюкагон, соматостатин), которые участвуют в регуляции обмена веществ. Известно о том, что панкреатические ферменты, проникая в кровь, оказывают влияние на метаболизм, регулируя секреторный процесс в клетках поджелудочной железы. Протеазы крови в составе калликреин-кининовой системы оказывают влияние на регуляцию тонуса сосудов, обеспечивая снижение артериального давления (Б.И.Кузник, 2002; Г.Ф.Коротько, 2013).

Японские исследователи установили, что селекция птицы способствует изменению массы поджелудочной железы, в результате чего изменяется активность выделяемых ею ферментов (D.X.Hou, 1988). Кырылив В.Я, Гунчак А.В. (2016) считают, что в процессе онтогенеза цыплят яичного направления продуктивности наблюдается угнетение обменных процессов, в частности, снижение активности гидролитических ферментов в тканях органов пищеварения, сопровождающееся уменьшением приростов живой массы. В научной литературе имеются данные о морфометрических изменениях с возрастом поджелудочной железы у кур (Сомова О.В., 2012; Стрельцов В.А., Ткачева Н.С., 2012). Однако вопросы, связанные с экзокринной функцией поджелудочной железы, у современных кроссов мясных кур исследованы недостаточно. Знание этих вопросов имеет важное значение не только для совершенствования технологии производства мяса птицы, но и для изучения биологических особенностей развития органов и систем организма животных. Поэтому целью настоящей работы было изучить возрастные изменения активности панкреатических ферментов в тканях эмбрионов, поджелудочной железе и плазме крови в постэмбриональный период у цыплят-бройлеров.

Результаты исследований по развитию физиологических процессов пищеварения у эмбрионов мясных кур исходных линий и гибридов (бройлеров) в период эмбрионального развития (7-, 14- и 21 сутки инкубации яиц) представлены в табл.1.

Данные определения амилазы классическими методом (Батоев Ц.Ж., 2001) показывают, что при одинаковой массе яйца и эмбриона активность амилазы у гибридов существенно (в 19 и 16 раз соответственно) превышает показатели материнской и отцовской линии на 7 день инкубации. Второй метод исследования с использованием биохимического анализатора SINNOWA BS3000P (КНР) и биохимических наборов на амилазу («ДИАКОН-ВЕТ», РФ) показал наличие амилолитической активности в гомогенате ткани 7-дневных эмбрионов: у гибридов ферментативная активность выше в 8,2 и 22,4 раза по сравнению с родительскими линиями.

Активность липазы у гибридов в ткани 7-дневных эмбрионов превосходит по активности показатели цыплят материнской линии на 28,5%, отцовской – на 25,1%. Протеолитическая активность в ткани 7-дневных эмбрионов не выявлялась. Учитывая то, что развитие кишечника и поджелудочной железы начинается с 3-4-дневного возраста эмбриона (В.И.Фисинин, И.В.Журавлев, Т.Г.Яйдинян,1990), наличие амилолитической и липолитической активности в ткани эмбриона вполне оправданно. Несмотря на то, что в яйце имеется незначительное количество моносахаридов, большинство белков составляют гликопротеиды. Вероятно, в результате дегградации этих белков, в процессе эмбриогенеза освободившиеся мономеры углеводов используются на гликозилирование вновь синтезируемых белков эмбриона. Наличие ферментов в желтке установлено рядом авторов (А.В.Gilbert, 1971; J.J.Willems, Н.Teuchy, J.Stockx, 1976), однако данные о наличии ферментов в ткани 7-дневного эмбриона в научной литературе отсутствуют.

На 14 день инкубации яиц соотношения активности фермента несколько изменяются, но у гибридов активность амилазы превышает родительские линии в 1,4-2,0 раза. Эти результаты подтверждаются анализами на автоматическом биохимическом анализаторе Hemwell T2900 (США), по данным которого активность амилазы у гибридов превышает родительские линии в 2 раза. Активность липазы в данном эмбриональном периоде имеет противоположную тенденцию: снижается у гибридов почти в 2 раза по сравнению с цыплятами родительских линий. В этот период у эмбрионов функционирует пищеварение, и результаты указывают на более интенсивные процессы гидролиза жиров в кишечнике у цыплят породы плимутрок и корниш.

После вылупления из яйца в ткани поджелудочной железы активность панкреатических ферментов не имеет существенных различий у гибридов и родительских линий.

Следовательно, результаты свидетельствуют о том, что активность амилазы у эмбрионов-гибридов, которые в последующем характеризуются высокой скоростью роста, превышает уровень родительских линий. Это может служить одним из критериев оценки развития эмбрионов и определять направление продуктивности птицы в будущем.

Таблица 1

Возрастные изменения ферментативной активности в эмбриональный и постэмбриональный период у мясных кур

Показатели	Цыплята		
	гибриды	материнской линии	отцовской линии
Эмбрионы 7 сут			
Масса яйца, г	61,8±1,68	60,7±0,90	60,5±0,87
Масса эмбриона, г	1,08±0,065	0,96±0,033	0,92±0,033
Активность ферментов:			
Амилазы, мг/г/мин	346±159,0	18±2,9*	22±12,1*
Ед/л	34821±14812,9	4249±1209,2	1557±163,5*
Липазы, ед/л	207±22,3	148±11,4*	155±9,5*
Протеаз, мг/г/мин	-	-	-
Эмбрионы 14 сут			
Масса яйца, г	60,8±0,93	58,7±1,33	59,8±0,83
Масса эмбриона, г	16,2±0,28	15,8±0,16	15,8±0,32
Активность ферментов:			
Амилазы, мг/г/мин	51±12,9	36±13,5	26±7,5
Ед/л	16030±5605,0	8020±985,0	7840±1718,0
Липазы, ед/л	188±8,3	382±37,0*	402±35,0*
Протеаз, мг/г/мин	-	-	-
Суточные цыплята			
Живая масса, г	44,7±0,14	43,2±0,23	44,8±0,25
Масса поджелудочной железы, г	0,07±0,003	0,07±0,003	0,09±0,03
Относительная масса панкреас, %	0,16	0,16	0,2
Активность ферментов:			
Амилаза			

В ткани панкреас, мг/г/мин	14040±828,3	13080±1149,2	14200±1225,2
В плазме крови, ед/л	671±50,5	929±92,9*	827±132,9
Липаза, ед/л			
В ткани панкреас	31288±4401,7	38582±4391,7	39670±5551,0
В плазме крови	14±0,3	15±0,9	15±0,8
Протеазы			
В ткани панкреас, мг/г/мин	323±30,7	314±21,1	261±36,1
В плазме крови, ед/л	14±1,3	14±1,4	14±1,1

Примечание: *различие с гибридами достоверно $P \leq 0,05$.

Результаты исследований активности панкреатических ферментов у цыплят исходных линий и гибридов (бройлеров) мясных кур в онтогенезе (1-, 7-, 14-, 21-, 28-, 35-суточный возраст) позволили установить, что поджелудочная железа у суточных цыплят обладает значительной амилолитической, липолитической и протеолитической активностью (табл.2).

Таблица 2

Активность ферментов поджелудочной железы у цыплят гибридов и родительских линий в суточном возрасте

Показатели	Цыплята		
	гибриды	материнская линия	отцовская линия
Живая масса, г	44,7±0,14	43,2±0,23	44,8±0,25
Масса поджелудочной железы			
абсолютная, г	0,07±0,003	0,07±0,003	0,09±0,003*
относительная, %	0,16	0,16	0,2
Активность амилазы			
в ткани панкреас, мг/г/мин	14040± 828,3	13080± 1149,2	14200± 1225,2
В плазме крови, ед/л	671±50,0	929±92,9*	827±132,9
Активность липазы			
В ткани панкреас, ед/л	31288±4401,7	38582± 4391,7	39670±5551,0
В плазме крови, ед/л	14±0,3	15±0,9	15±0,8
Активность протеаз			
В ткани панкреас, мг/г/мин	323±30,7	314±21,1	261±36,1
В плазме крови, ед/л	14±1,3	14±1,4	14±1,1
Амилаза-протеазное соотношение в ткани панкреас	43/1	42/1	54/1

Анализ результатов исследований у цыплят суточного возраста показывает, что существенных различий в активности панкреатических ферментов у разных групп не обнаружено, исключение составляет активность амилазы в плазме крови у цыплят материнской линии, показатель которой превышает гибридов на 38,4%.

Несколько увеличенное амилаза-протеазное соотношение ферментов в ткани поджелудочной железы у цыплят отцовской линии (на 25,6%) указывает на потребность последних в энергии, что связано с интенсивными процессами обмена веществ в их организме при вылуплении из яйца. Об этом также свидетельствует интенсивное развитие абсолютной массы поджелудочной железы, которая превышает остальные группы на 28,6%.

В первые недели постэмбрионального развития происходит адаптация организма цыплят к новым условиям существования, наблюдаются сдвиги в формировании органов пищеварительной системы и поэтому отмечаются различия в показателях у опытных групп, имеющих разный генетический потенциал. Данные 7-суточных цыплят представлены в табл.3.

Таблица 3

Показатели экзокринной функции поджелудочной железы цыплят гибридов и их родительских линий в 7-суточном возрасте

Показатели	Цыплята		
	гибриды	материнская линия	отцовская линия
Живая масса, г	136,1±1,55	121,8±1,36*	136,1±1,67
Масса pancreas			
абсолютная, г	0,8±0,03	0,7±0,03*	0,7±0,03*
относительная, %	0,59	0,57	0,51
Активность амилазы			
в ткани pancreas, мг/г/мин	12287± 1017,3	8712± 628,5*	10780± 1248,2
В плазме крови, ед/л	1001±21,4	926±107,9	704±66,3*
Активность липазы			
В ткани pancreas, ед/л	90489±+6648,5	67074± 6735,0*	64255±7044,3*
В плазме крови, ед/л	23±1,5	23±1,5	25±1,7
Активность протеаз			
В ткани pancreas, мг/г/мин	200±12,1	125±15,7*	126±14,1*
В плазме крови, ед/л	15±1,5	13±0,9	12±1,7
Амилаза-протеазное соотношение в ткани pancreas	61/1	70/1	85/1

Данные таблицы 3 показывают, что в 7-суточном возрасте имеются различия в группах по приросту живой массы. Гибриды развиваются одинаково с родительской отцовской линией, но опережают материнскую - на

10,5%. Это можно объяснить генетическими особенностями, поскольку внешние факторы были аналогичными, в том числе питание птицы. У гибридов в этот период наблюдается наиболее интенсивное развитие пищеварительной функции поджелудочной железы. Так, масса панкреас у цыплят-гибридов превышает аналогичный показатель родительских линий на 12,5%, возрастает относительная масса поджелудочной железы. В исследуемый период наблюдаются различия в активности амилазы в ткани поджелудочной железы. Показатель гибридов превышает цыплят материнской линии на 41,0%. Хотя в суточном возрасте различий не отмечалось. Имеются отличия у гибридов от родительской отцовской линии по активности амилазы в плазме крови, в данном случае активность которой выше на 42% у бройлеров. Следовательно, в первую неделю жизни во всех группах увеличивается показатель амилаза-протеазного соотношения ферментов, что свидетельствует об увеличении потребности в энергии, которая необходима в период интенсивного роста цыплят. Активность протеаз у гибридов значительно превосходит родительские линии в ткани железы (на 60%), что свидетельствует о лучшей возможности переваривать в их организме белки. Наблюдаются отличия между группами по липолитической активности, которая выше у гибридов в сравнении с родительскими линиями на 34,9% (материнская) и 40,8% (отцовская).

Таким образом, можно отметить, что у гибридов процесс адаптации к постэмбриональному периоду происходит быстрее и становление пищеварительного аппарата идет интенсивнее, чем у родительских форм. Это проявляется более высокой активностью ферментов и большей массой поджелудочной железы. Наши данные согласуются с результатами исследований показателей обмена липидов, железа и каталазы в поджелудочной железе бройлеров (В.П.Баран, Н.В.Румянцева, В.М.Холод, 2010), которые установили, что в первую декаду жизни цыплят значительно возрастает уровень железа, каталазы и триглицеридов в ткани поджелудочной железы, что связано, по мнению авторов, с увеличением обмена веществ и возросшими потребностями в энергетическом субстрате.

Аналогичным образом идет развитие цыплят яичной породы, у которых также отмечается интенсивный рост в первые недели жизни, обусловленный высокопроизводительными процессами в органах пищеварения, поэтому в этот же период максимально изменяется и абсолютная масса железы, которая возрастает в 7,8 раза, при самом высоком коэффициенте ее относительного увеличения. В последующие сроки этот процесс заметно замедляется и приобретает плавную амплитуду, а к 60 дням, т.е. к этапу полной завершенности пер-

вичного оперения и началу ювенальной линьки, наблюдалось замедление интенсивности прироста живой массы птицы и особенно абсолютной массы органа по сравнению с предыдущими возрастными периодами. Изменение составило 32 и 8% в декаду соответственно (О.В.Сомова, 2012).

В следующий возрастной период в рационе цыплят гибридов происходит замена предстартерного комбикорма на более питательный - «Старт», а у родительских линий - на комбикорм ПК-2. Указанный фактор оказывает влияние на показатели птиц (табл.4).

Таблица 4

Показатели экзокринной функции поджелудочной железы цыплят гибридов и их родительских линий в 14-суточном возрасте

Показатели	Цыплята		
	гибриды	материнская линия	отцовская линия
Живая масса, г	313±7,6	252±4,3***	278±4,9**
Масса pancreas			
абсолютная, г	1,38±0,055	1,31±0,053	1,30±0,052
относительная, %	0,44	0,52	0,47
Активность амилазы			
в ткани pancreas, мг/г/мин	18440± 443,8	14075± 1205,0*	13300± 1116,1*
В плазме крови, ед/л	1296±358,3	832±136,3	583±56,6*
Активность липазы			
В ткани pancreas, ед/л	99882±4621,7	81209± 7965,0	92307±4371,3
В плазме крови, ед/л	16±1,7	21±2,3	20±3,7
Активность протеаз			
В ткани pancreas, мг/г/мин	317±48,9	246±32,2	175±26,6*
В плазме крови, ед/л	11±0,5	13±1,1	11±0,6
Амилаза-протеазное соотношение в ткани pancreas	58/1	57/1	76/1

Результаты исследований показывают, что в 14-суточном возрасте у цыплят отмечаются различия в живой массе. Наибольший прирост наблюдается у гибридов, поскольку живая масса их превышает цыплят материнской линии на 19,5%, а отцовской — на 11,2%. Это свидетельствует о том, что явление гетерозиса способствует более быстрому становлению пищеварительной функции, которая является основой конверсии корма в мясную продукцию. Подтверждение этому можно найти в высоком показателе относительной массы поджелудочной железы у цыплят материнской линии, что свидетельствует о том, что процесс развития поджелудочной железы еще находится в интенсивной фазе и превышает

соответствующий показатель гибридов на 18,2%. Резкое снижение в данном возрасте у бройлеров фосфолипидов и холестерина связано с интенсивным ростом поджелудочной железы (В.П.Баран, Н.В.Румянцева, В.М.Холод, 2010).

Анализ амилолитической активности указывает на то, что гибриды по данному показателю значительно опережают родительские формы цыплят: материнскую - на 23,7%, отцовскую — на 27,9%. Причем, отмечен сдвиг активности амилазы в плазме крови между гибридами и отцовской линией цыплят на 55,0%. Учитывая, что амилаза участвует в гидролизе углеводов и определяет энергетический баланс в организме, обменные процессы у гибридом значительно возрастают в 14-дневном возрасте по сравнению со сверстниками родительских линий.

В активности липазы в нашем исследовании не выявлено достоверной разницы между группами. Возможно, это связано с адекватной реакцией поджелудочной железы на количество жира в рационе, которое в используемых кормах не превышает 3,5-4,1%.

Протеолитическая активность в ткани поджелудочной железы значительно преобладает у гибридов, превышая показатели цыплят отцовской линии на 44,8% и материнской — на 22,4% (разница статистически недостоверна). Хотя в плазме крови существенных различий не наблюдается. Различие в гидролизе протеина корма связано с питательностью рационов бройлеров и родительских линий. В комбикорме цыплят-бройлеров содержание сырого протеина составляет 22,0%, в рационе родительских линий – не превышает 19,0%. С учетом того, что поджелудочная железа адаптируется к качеству принимаемого корма, активность протеаз у гибридов превышает аналогичный показатель цыплят отцовской линии на 44,8% ($p \leq 0,05$), материнской – на 22,4% ($p \geq 0,05$).

Таким образом, анализируя уровень активности ферментов в ткани поджелудочной железы, на фоне разных рационов у гибридов и родительских линий, можно сделать заключение, что в 14-суточном возрасте внешнесекреторная функция поджелудочной железы мясных цыплят четко адаптируется к качеству принимаемого корма, что свидетельствует о наступлении физиологической зрелости пищеварительной функции у цыплят, поскольку по функциональным критериям, регуляции процессов со стороны нервной системы и гуморальных механизмов она соответствует взрослым курам (Ц.Ж.Батоев, 2001).

Анализ амилаза-протеазного соотношения свидетельствует о том, что в рационе цыплят отцовской линии преобладают углеводистые компоненты в

ущерб белковым. Генетический потенциал цыплят отцовской линии в плане прироста массы используется не полностью, поскольку главным лимитирующим фактором является недостаток протеина. И подтверждение этому является показатель скорости роста у цыплят в следующий возрастной отрезок (табл.5).

Таблица 5

Показатели экзокринной функции поджелудочной железы цыплят гибридов и их родительских линий в 21-суточном возрасте

Показатели	Цыплята		
	гибриды	материнская линия	отцовская линия
Живая масса, г	677±19,5	499±11,4***	578±13,9**
Масса pancreas			
Абсолютная, г	2,53±0,135	1,96±0,115**	2,17±0,065*
относительная, %	0,37	0,39	0,37
Активность амилазы			
в ткани pancreas, мг/г/мин	13800± 2057,2	11500± 538,1	9440± 401,3
В плазме крови, ед/л	525±101,4	445±103,7	382±39,0
Активность липазы			
В ткани pancreas, ед/л	107645±6196,0	95390± 8985,0	94250±8300,0
В плазме крови, ед/л	18±2,2	14±1,3	15±0,5
Активность протеаз			
В ткани pancreas, мг/г/мин	278±30,1	192±50,0	217±68,6
В плазме крови, ед/л	10±3,6	6±0,7	7±0,1
Амилаза-протеазное соотношение в ткани pancreas	50/1	60/1	43/1

Данные таблицы 5 показывают, что живая масса цыплят-бройлеров превышает показатели родительских линий: материнской — на 26,3%, отцовской — на 17,1%. Это связано, прежде всего, с пищеварительной функцией поджелудочной железы, поскольку абсолютная масса железы гибридов превышает показатели материнской линии на 22,5%, отцовской линии — на 14,3%. Активность панкреатических ферментов у гибридов также имеет тенденцию к более высоким показателям, однако разница в данном случае не является достоверной.

Результаты исследований в 28-суточном возрасте представлены в табл.6.

Таблица 6

Показатели экзокринной функции поджелудочной железы цыплят гибридов и их родительских линий в 28-суточном возрасте

Показатели	Цыплята		
	гибриды	материнская линия	отцовская линия
Живая масса, г	1146±38,4	796±2,6***	967±24,3**
Масса pancreas			
Абсолютная, г	3,30±0,170	2,80±0,100*	2,80±0,080*

относительная,%	0,29	0,35	0,29
Активность амилазы			
в ткани pancreas, мг/г/мин	15160± 1254,7	15480± 1234,0	10680± 2670,7
В плазме крови, ед/л	516±86,7	642±82,3	564±124,0
Активность липазы			
В ткани pancreas, ед/л	83430±7873,0	88906± 10569,3	70135±3634,0
В плазме крови, ед/л	10±1,4	11±0,6	10±1,0
Активность протеаз			
В ткани pancreas, мг/г/мин	325±46,9	206±22,6	226±24,7
В плазме крови, ед/л	13±1,6	10±1,1	8±0,8
Амилаза-протеазное соотношение в ткани pancreas	47/1	75/1	47/1

Результаты опыта показывают, что живая масса цыплят-бройлеров значительно опережает родительские линии: материнскую — на 30,6%, а отцовскую — на 15,6%. Это обусловлено генетическим потенциалом и уровнем питания. Интенсивная функция поджелудочной железы у гибридов осуществляется за счет большей массы поджелудочной железы, которая выше показателя родительских линий на 15,2%. Наиболее низкий уровень активности ферментов наблюдается в ткани поджелудочной железы отцовской родительской линии. Так, активность амилазы уступает гибридам на 29,6%, липаза ниже на 15,9%, а протеазы — на 30,5%. Протеолитическая активность цыплят материнской линии также в этом возрасте уступает гибридам на 36,6%. В связи с этим у данной группы наблюдается очень высокий показатель амилаза-протеазного соотношения, который достигает 75 и указывает на преобладание в рационе углеводистых кормов.

В период с 22 до 35-суточного возраста в рационе гибридов используется корм, который отличается по питательности от предыдущего: количество сырого протеина снижается до 21,0%, а количество сырого жира увеличивается до 9,0%. В динамике гибридов наблюдается спад липолитической активности, что связано, скорее всего, с избыточным поступлением жира, угнетающего функцию поджелудочной железы, которая до этого находилась на достаточно высоком уровне.

Показатели крови характеризуются в данном возрасте стабильностью и не имеют существенных отличий в группах, за исключением протеаз, показатель которых ниже у отцовской линии, чем у гибридов на 34,2%.

Результаты исследований в 35-суточном возрасте цыплят представлены в табл.7.

Таблица 7

Показатели экзокринной функции поджелудочной железы цыплят гибридов и их родительских линий в 35-суточном возрасте

Показатели	Цыплята		
	гибриды	материнская линия	отцовская линия
Живая масса, г	1996±98,3	1394±30,6***	1609±26,9**
Масса pancreas			
Абсолютная, г	4,39±0,225	3,49±0,160	3,66±0,140
относительная, %	0,22	0,25	0,23
Активность амилазы			
в ткани pancreas, мг/г/мин	17343± 617,5	16320± 1120,0	14840± 1594,3
В плазме крови, ед/л	298±28,5	605±76,3**	510±71,3*
Активность липазы			
В ткани pancreas, ед/л	105753±4095,5	85940± 7808,0*	88039±11537,5
В плазме крови, ед/л	20±2,8	18±1,1	22±2,2
Активность протеаз			
В ткани pancreas, мг/г/мин	487±43,2	402±32,2	403±87,4
В плазме крови, ед/л	8±1,6	9±0,7	10±1,4
Амилаза-протеазное соотношение в ткани pancreas	36/1	41/1	37/1

Данные показывают, что по живой массе цыплята-гибриды опережают свои родительские линии: материнскую – на 30,2%, отцовскую - на 19,4%. Наиболее быстрый рост бройлеров можно объяснить интенсивной функцией поджелудочной железы, поскольку её абсолютная величина превышает материнскую линию на 20,5%, отцовскую – на 16,6%. По активности амилазы в ткани поджелудочной железы существенных различий в 35-суточном возрасте между показателями гибридов и цыплятами родительских линий не установлено. Однако в плазме крови наибольшая активность амилазы наблюдалась у родительских линий: показатели выше у цыплят материнской линии почти в 2 раза по сравнению с гибридами и в 1,7 раза показатели цыплят отцовской линии превышают гибридов. Существенные различия наблюдаются в активности липазы в ткани панкреас у цыплят гибридов и родительских линий: показатели материнской линии ниже на 19,7%, а отцовской – на 16,7% по сравнению с гибридами. В протеолитической активности ткани поджелудочной железы и плазме крови существенных различий между гибридами и цыплятами родительских линий не обнаружено.

Следовательно, динамика живой массы, массы поджелудочной железы у гибридов и цыплят родительских линий (плимутрок и корниш) в возрастном аспекте имеет общие тенденции, однако есть особенности индивидуального развития (табл.8).

**Динамика живой массы гибридов и цыплят родительских линий
в онтогенезе**

Возраст цыплят, дней	Живая масса цыплят, г					
	гибриды	отн. скорость роста, %	материнская линия	отн. скорость роста, %	отцовская линия	отн. скорость роста, %
1	44,7±0,14		43,2±0,23		44,8±0,25	
7	136,1±1,15	304,5	121,8±1,36	279,6	136,1±1,67	303,8
14	313,1±7,61	229,9	252,2±4,33	207,1	277,7±4,91	204,0
21	677,0±19,50	216,3	498,8±11,40	197,8	578,3±13,90	208,2
28	1146,2±38,44	169,3	795,9±20,56	159,6	966,6±24,30	167,1
35	1996,0±98,32	174,2	1394,0±30,61	175,1	1609,0±26,91	166,5
Среднее		218,8		203,8		209,9

Из данной таблицы видно, что скорость роста цыплят с возрастом снижается и стабилизируется в период 28-35 дней. Однако если в 7-суточном возрасте у гибридов и корниш показатели имеют близкие значения, то по мере роста бройлеры значительно обгоняют родительские линии: в среднем за весь период выращивания разница с цыплятами родительской породой материнской линии составляет 6,9%, а с цыплятами отцовской линии – 4,1%.

Анализ возрастных изменений активности амилазы в ткани поджелудочной железы у цыплят показывает, что в динамике выделения ферментов можно отметить два периода: первый с суточного возраста до 14 суток и второй – с 14 до 35 суток.

В первый период наблюдается во всех опытных группах спад активности фермента к 7-суточному возрасту, а затем подъем, который у гибридов превышает исходный уровень на 31,3% ($P \leq 0,001$), а у родительских линий существенно не отличается от уровня активности в суточном возрасте.

Второй период характеризуется снижением активности амилазы в течение 7 дней у гибридов и цыплят отцовской линии, в дальнейшем наблюдается подъем до 35-суточного возраста. Динамика возрастных изменений у цыплят материнской линии имеет отличия, которые заключаются в снижении уровня активности фермента с возрастом до 35 суток.

Динамика возрастных изменений амилазы в плазме крови имеет противоположную тенденцию в отличие от динамики в ткани поджелудочной железы. Максимальный уровень активности амилазы сохраняется у гибридов и плимутрок до 14-суточного возраста, а у корниш возрастное снижение активности начинается с 7 суток жизни. К 28-суточному возрасту наблюдается у всех групп незначительный подъем и новый спад активности фермента к 35 суткам.

Следовательно, по сравнению с суточным возрастом активность амилазы в плазме крови цыплят снижается у гибридов в 2,2 раза, у цыплят материнской линии – на 34,9%, у цыплят отцовской линии – на 38,3%. Активность липазы имеет в возрастном аспекте некоторые особенности по сравнению с другими ферментами.

В отличие от других ферментов липолитическая активность в суточном возрасте не является максимально высокой. С возрастом идет увеличение активности фермента адекватно поступающему количеству жира в рационе. К 21-суточному возрасту во всех группах отмечается пик подъема, после чего следует снижение активности фермента.

У цыплят гибридов в первые 7 суток постэмбриональной жизни активность липазы увеличивается с $31288 \pm 4401,7$ ед/л до $90489 \pm 6648,5$ ед/л (в 2,9 раза), к 21 суткам достигает значения $107645 \pm 6196,0$ ед/л (3,4 раза выше по сравнению с суточным возрастом). В дальнейшем наблюдается снижение активности фермента и в 35 суток липолитическая активность повышается до $105753 \pm 4095,5$ ед/л. У цыплят родительских линий идет аналогичное снижение активности липазы. В период с 21-суточного возраста гибриды получают рацион с большим количеством сырого жира, чем предыдущий. Однако реакция поджелудочной железы указывает на то, что большее количество жира угнетает внешнесекреторную функцию поджелудочной железы и снижает выработку фермента. Можно предположить, что эффективность переваривания жиров при использовании финишного рациона снижается.

Анализ активности липазы в крови свидетельствует о том, что динамика с возрастом имеет отличия от выделения фермента поджелудочной железой.

Результаты исследований показывают, что точки наибольшей активности липазы во всех группах совпадают и соответствуют 7 и 28 суток выращивания цыплят. После 7-суточного возраста отмечается снижение активности липазы до исходной величины, которое длится около двух недель и связано с периодом становления секреторной функции поджелудочной железы, поскольку в рационе количество жира возрастает, а железа не может адекватно отвечать на количество поступающего с кормом жира. В дальнейшем с 14-21-суточного возраста количество липазы в плазме крови возрастает и достигает максимальной величины, которая почти в два раза превышает активность фермента в суточном возрасте.

Протеазы вырабатываются в поджелудочной железе в неактивном состоянии, поэтому для определения их активности мы использовали в качестве активатора препарат энтерокиназы, приготовленный из слизистой оболочки

двенадцатиперстной кишки (Вертипрахов В.Г., 1987). В онтогенезе у цыплят уровень протеолитической активности изменяется волнообразно.

В первые три недели выращивания цыплят наблюдается постепенный спад активности фермента: у гибридов – на 28,6%, у цыплят материнской линии – на 57,2%, у цыплят отцовской линии – на 50,0%. Это связано с изменением обмена веществ. К 28-суточному возрасту наблюдается подъем, а в следующий период у гибридов и цыплят материнской линии – спад, а у цыплят отцовской линии – подъем активности фермента. В целом же, если сравнивать активность протеаз в плазме крови у суточных и 35-суточных цыплят, то наблюдается постепенное волнообразное снижение активности фермента с возрастом. У гибридов активность протеаз в плазме крови снизилась на 42,8%, у цыплят материнской линии – на 35,7%, а у цыплят отцовской линии – на 28,6% по сравнению с суточным возрастом.

Следовательно, с возрастом у цыплят впервые установлено снижение протеолитической активности ферментов в плазме крови, что можно объяснить изменением метаболизма в организме птицы. В этих процессах принимает участие калликреин-кининовая система, которая обеспечивает выработку брадикинина, расширяющего кровеносные сосуды и влияющего на артериальное давление крови. В гомогенатах сердца обнаружена кининогеназа (Б.И.Кузник, 2002), активируемая трипсином, поэтому протеазы крови принимают участие в деятельности кининовой системы регуляции и, следовательно, оказывают влияние на процессы ассимиляции, которые при увеличении скорости крови по сосудам значительно снижаются, уменьшая конверсию корма в продукцию. Данные литературы свидетельствуют о том, что артериальное давление у сельскохозяйственных животных с возрастом изменяется. Так, у свиней систолическое давление увеличивается со 135 мм в возрасте 4 мес. до 153 мм в возрасте 2-4 года и до 164 мм у животных старше 4 лет (W.Engelhardt, H. Ihlenburg, K.Hampel, 1961). Это дает основание утверждать о взаимосвязи активности протеаз в плазме крови с артериальным давлением и метаболизмом в целом.

Таким образом, можно сделать следующий вывод.

1. В эмбриональный период развития цыплят гибриды имеют более развитое пищеварение по сравнению с родительскими линиями, которое характеризуется наличием амилитической и липолитической активности в гомогенате ткани эмбриона (7 сут) и ткани пищеварительной системы (14 сут).
2. Цыплята в суточном возрасте имеют высокий уровень панкреатических ферментов в ткани поджелудочной железы, причем показатели у гибридов и

родительских линий не имеют существенных отличий в начальный период онтогенеза.

3. Прирост живой массы цыплят напрямую зависит от уровня развития и физиологии поджелудочной железы, которая увеличивается у гибридов в 62,7 раза, у цыплят породы плимутрок в 49,9, у корниш – в 40,7 раза к 35-суточному возрасту, наибольшая скорость роста цыплят отмечается в первые две недели выращивания, затем постепенно снижаясь к 28-35-суточному возрасту, однако особенностью гибридов является то, что по скорости роста они опережают родительские линии на 4,1-6,9%, а по живой массе на 19,4-30,2%.
4. В онтогенезе цыплят наблюдаются два периода во внешнесекреторной деятельности поджелудочной железы: первый (с суточного до 14 сут) обусловлен интенсивным развитием массы поджелудочной железы и становлением её пищеварительного аппарата, второй – с 14- до 35-суточного возраста, характеризующийся физиологической зрелостью и адекватным количеством пищеварительных ферментов, вырабатываемых железой на качественный состав корма.
5. Динамика активности панкреатических ферментов (амилаза и протеазы) в плазме крови имеет тенденцию уменьшения с возрастом цыплят, исключение составляет липаза, в динамике которой наблюдается обратная тенденция - волнообразное увеличение активности фермента к 35-суточному возрасту. Снижение активности протеаз связано, по-видимому, с возрастными изменениями метаболизма, в регуляции которого через кининовую систему и гормоны принимают участие протеолитические ферменты крови.
6. Период становления пищеварительной функции поджелудочной железы у гибридов протекает быстрее, что подтверждается более интенсивным ростом массы поджелудочной железы и высокой активностью ферментов в 7-суточном возрасте при содержании цыплят разных групп на одинаковом по питательности и обменной энергии рационе. В 14-суточном возрасте в динамике активности амилазы и протеаз в ткани поджелудочной железы отмечается высокий уровень активности ферментов, липаза достигает максимального значения к 21 суткам выращивания, что свидетельствует об окончании функционального становления пищеварительной системы. В этот период стабилизируются показатели скорости роста цыплят и относительной массы поджелудочной железы. С 14 до 35-суточного возраста гибриды опережают родительские линии по живой массе и массе поджелудочной железы, а также по активности протеолитических ферментов в ткани панкреас.

2.2 Возрастные изменения экзокринной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров на фоне разного по протеину рациона

Поджелудочная железа считается одним из центральных органов пищеварительной системы, участвующим в саморегуляции деятельности желудочно-кишечного канала. Она выполняет экзокринную и эндокринную функции, её значение не ограничивается участием в процессах пищеварения. Поджелудочная железа участвует также во взаимодействии висцеральных систем и общих метаболических процессах в организме.

Для изучения возрастных изменений секреторной функции поджелудочной железы пользуются острым методом, когда после убоя птицы извлекают и исследуют ткань поджелудочной железы в гомогенате.

Имеются данные о том, что наиболее интенсивно в первый посэмбриональный период развивается тонкий кишечник, особенно двенадцатиперстная кишка (Sklan D., 2001).

Создание новых кроссов цыплят-бройлеров требует изучения вопросов развития экзокринной функции поджелудочной железы в онтогенезе, которые имеют большую актуальность, поскольку без новых знаний в отношении становления пищеварительной функции невозможно разработать условия рационального питания птицы. Это имеет особое значение для нормирования питания для вновь создаваемых кроссов цыплят-бройлеров, которые по своим генетическим показателям, превосходят предшественников (Вертипрахов В.Г., 2017).

Из трех групп I (контрольная) получала в первые 14 суток рацион, содержащий 23,0% сырого протеина, II (опытная группа) – 21,9% сырого протеина, III (опытная) группа – 24,5% сырого протеина. Количество обменной энергии в группах существенно не отличалось. Материал для исследования получали от цыплят в 1,7,14,21,28 и 35-суточном возрасте. Определяли живую массу цыплят, массу поджелудочной железы, активность ферментов (амилаза, липаза, протеазы, трипсин, щелочная фосфатаза) в лиофилизированной ткани pancreas. Убой производили методом декапитации, вскрывали брюшную полость, извлекали петлю 12-перстной кишки и отпрепаровывали поджелудочную железу, производили её взвешивание и замораживали при -20°C. Для исследования высушивали поджелудочную железу с помощью лиофильной сушилки серии TFD (ilShinbiobase Co.Ltd, Корея) в течение 34 часов при температуре -77,8°C и давлении 5 mTorr. Лиофильная сушка позволяет сохранить биологически активные вещества и удалить влагу из биологического объекта на 97%. После лиофильной сушки ткань железы измельчали на лабораторной мельнице, среднюю пробу взвешивали и разбавляли в соот-

ношении 1:100 раствором Рингера. С помощью гомогенизатора (1500 об/мин в течение одной минуты) создавали однородную смесь, которую центрифугировали при 6000 об/мин в течение 3 минут. Для определения активности ферментов брали надосадочную жидкость.

Определение амилазы выполняли по Smith-Roy в модификации для определения высокой активности фермента (Батоев Ц.Ж., 2001), протеаз — по гидролизу казеина очищенного по Гаммерстену при калориметрическом контроле (длина волны 450 нм), липазы — на полуавтоматическом биохимическом анализаторе SINNOWA BS-3000P (КНР), с набором ветеринарных диагностических реагентов для определения концентрации липазы в крови животных компании «ДИАКОН-ВЕТ» (РФ). Активность трипсина в плазме крови изучали, используя в качестве субстрата нитроанилид бензоил DL-аргинина (BAPNA), на полуавтоматическом биохимическом анализаторе BS3000P (КНР) кинетическим методом (Вертипрахов, В.Г., Грозина, А.А., 2018). Результаты исследования показали, что развитие цыплят-бройлеров в процессе онтогенеза идет неравномерно. Это связано с ростом поджелудочной железы, поскольку к 7-суточному возрасту цыплят у них обнаружена устойчивая положительная корреляция ($r=0.75$) между живой массой и массой поджелудочной железы (рис.1).

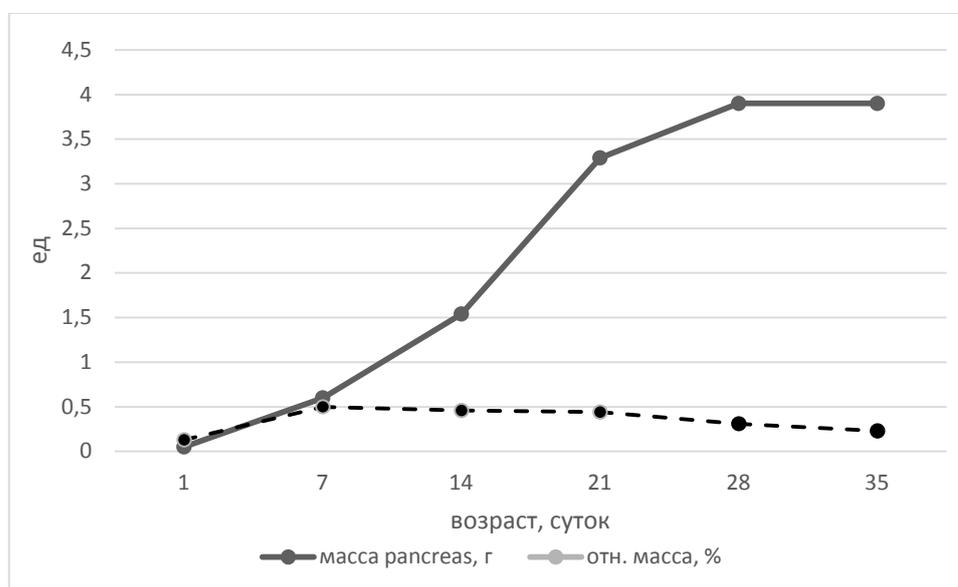


Рис. 1. Динамика поджелудочной железы цыплят-бройлеров в онтогенезе

На рис. 1 видно, что относительная масса поджелудочной железы бройлеров растет наиболее интенсивно в первую неделю постэмбриональной жизни, увеличиваясь в 3,8 раза по сравнению с исходной величиной. Затем до 21-су-

точного возраста остается на одном уровне, к 28-суточному возрасту снижается до $0,31 \pm 0,02\%$, 35-суточному – до $0,23 \pm 0,02\%$ от живой массы бройлеров. Это свидетельствует о завершении интенсивного роста поджелудочной железы и усилении дифференцировки её клеток (Егоров И.А., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А. и др. 2017).

Ферментативная активность ткани поджелудочной железы также изменяется в процессе онтогенеза цыплят-бройлеров (табл.9).

Таблица 9

Возрастные изменения активности панкреатических ферментов цыплят-бройлеров селекции СГЦ «Смена»

Показатель	Возраст, суток					
	1	7	14	21	28	35
Амилаза, мг/мл.мин	46786± 1659,7	36000± 163,1*	34947± 323,2*	32107± 266,3*	50747± 1109,3	56507± 865,2*
Протеазы, мг/мл.мин	1626,8± 37,90	379,9± 18,31*	793,6± 14,00*	662,0± 8,80*	1078,4± 19,45*	841,0± 6,50*
Трипсин, ед/л	3454± 366,6	10633± 1236,0*	7273± 411,3*	7350± 485,1*	6556± 410,9*	5146± 397,4*
Липаза, ед/л	90612± 3005,5	76993± 2756,0*	136974± 12977,0*	98693± 2670,7	82006± 3508,1	42592± 2169,3*
Щелочная фосфатаза, ед/л	5775,5± 262,3	13606± 1439,1	64548,7± 1398,7	11246± 810,5	45158± 995,4	5473± 251,9
Индекс фосфатазно-протеазный	1,67	1,17	8,87	1,53	6,88	1,06

Примечание: * - различие достоверно, при $p < 0.05$

Из табл. 9 видно, что активность амилазы уменьшается с суточного до 7-суточного возраста на 23,1% ($p < 0.05$), далее до 14-суточного – на 25,3% ($p < 0.05$), до 21-суточного – на 31,4% ($p < 0.05$) по сравнению с суточным возрастом. К 28-суточному возрасту следует подъем, который превышает суточный показатель на 8,5%, к 35-суточному – на 20,8%. Протеолитическая активность также имеет тенденцию снижаться к 21-суточному возрасту, а затем активность увеличивается в 28-суточном возрасте, составляя 66,3% от суточной активности. В 35-суточном возрасте отмечается спад активности общих протеаз до 51,7% от суточной активности. Активность липазы в суточном возрасте цыплят-бройлеров характеризуется высокой активностью, которая имеет спад в 7-суточном возрасте (на 15,0%) и подъем, который пре-

вышает суточную активность на 51,2%, в дальнейшем наблюдается постепенное снижение к 35-суточному возрасту на 53,0% ($p < 0.05$). Пик активности щелочной фосфатазы приходится на 14 суток. В отличие от панкреатических ферментов, в суточном возрасте активность составляет 8,9% от максимальной величины активности. Таким образом, становление ферментативной активности поджелудочной железы у цыплят-бройлеров нового кросса селекции СГЦ «Смена» идет неравномерно: быстрее всех (на 7 сутки) наибольшей активности в гомогенате ткани поджелудочной железы достигает трипсин, затем в 14 суток - липаза, позднее, в 28-суточном возрасте – амилаза и общие протеазы. Наибольшая активность щелочной фосфатазы и самый высокий показатель фосфатазно-протеазного индекса отмечается в 14-суточном возрасте, что можно объяснить интенсивным ростом поджелудочной железы в этот период, который связан с её относительной массой (рис.1). Следовательно, становление поджелудочной железы у современных кроссов цыплят-бройлеров завершается к 14-суточному возрасту, поэтому питание в первые дни постэмбриогенеза имеет важное значение для дальнейшего развития организма.

Для того, чтобы установить влияние белкового питания в ранний постэмбриональный период был выполнен эксперимент. Наряду с контрольной группой было сформировано две опытных группы: одна получала сырого протеина меньше на 1,1 %, а другая – больше на 1,5 % (табл.10).

Таблица 10

Питательность рациона для цыплят-бройлеров, %

Показатель	Группа		
	контрольная	опытная 1	опытная 2
Обменная энергия, ккал	296,0	296,0	296,9
Протеин сырой	23,0	21,9	24,5
Сырой жир	4,2	4,12	4,31
Сырая клетчатка	3,57	3,66	3,45
Лизин	1,52	1,44	1,63
Метионин	0,71	0,68	0,74
Треонин	0,92	0,88	0,98
Триптофан	0,28	0,27	0,29
Аргинин	1,23	1,23	1,32
Кальций	1,12	1,05	1,23
Фосфор общий	0,74	0,68	0,81

Результаты эксперимента показали, что уровень сырого протеина в стартовом корме (1-10 сутки выращивания) оказывает влияние на массу поджелудочной железы цыплят-бройлеров (табл.11).

Таблица 11

Масса поджелудочной железы цыплят-бройлеров при разном уровне сырого протеина в ранний постэмбриональный период

Возраст, суток	Группа		
	контрольная	опытная 1	опытная 2
1	0,05±0,03	0,05±0,030	0,05±0,030
7	0,60±0,04	0,56±0,040	0,63±0,019
14	1,54±0,06	1,50±0,079	1,56±0,050
21	2,90±0,21	2,91±0,050	2,96±0,070
28	3,69±0,220	3,75±0,180	4,00±0,150
35	3,90±0,100	3,90±0,220	4,78±0,105*

Результаты показали, что при увеличении сырого протеина в начальный период онтогенеза (первые 14 суток) в рационе цыплят-бройлеров повышается масса поджелудочной железы, причем достоверное различие отмечено в 35-суточном возрасте (22,6%, $p < 0.05$). Масса поджелудочной железы у цыплят-бройлеров в группе с низким содержанием сырого протеина в начальный период онтогенеза имела тенденцию к снижению с 7- до 14-суточного возраста, но различия не выходили за рамки ошибки. Таким образом, увеличение сырого протеина в первые дни постэмбриональной жизни цыплят-бройлеров стимулирует развитие поджелудочной железы, что, коррелирует с перевариваемостью питательных веществ корма (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Андрианова Е.Н., Шевяков А.Н., Хасанова Л.В., Аншаков Д.В. 2018).

Данные по ферментативной активности гомогената ткани поджелудочной железы представлены на рис.2.

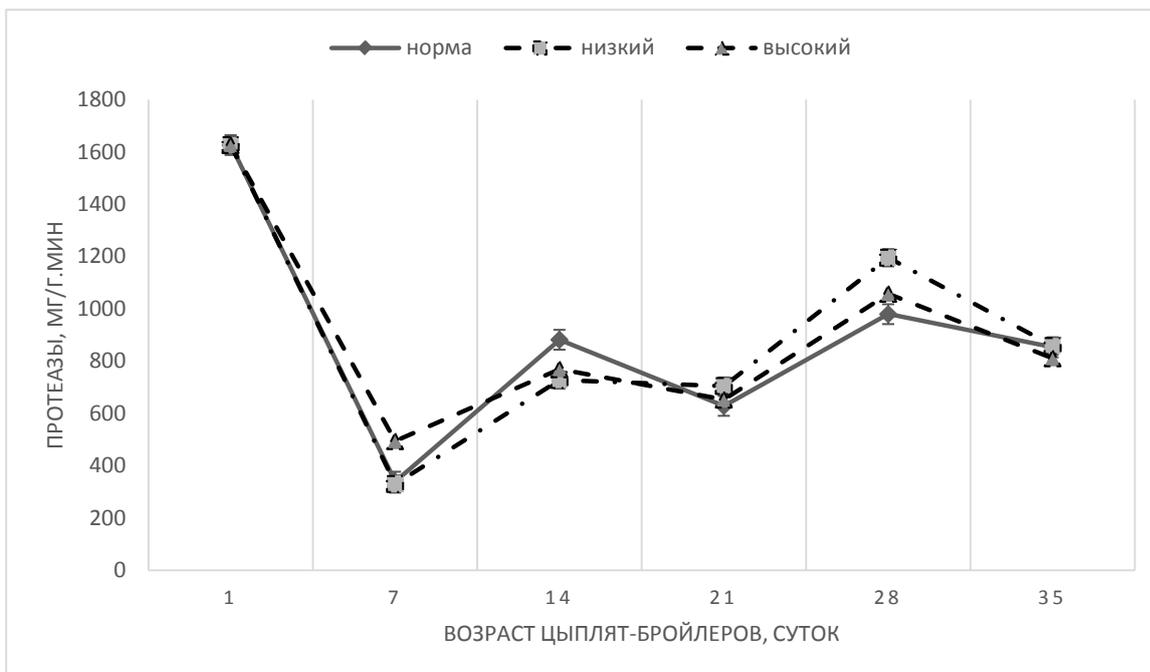


Рис. 2. Возрастная динамика активности протеаз у цыплят-бройлеров при разном уровне сырого протеина в первые 14 суток выращивания

На рис. 2 видно, что становление ферментативной активности поджелудочной железы идет периодами: спады сменяются периодом подъема. Цыплята появляются на свет с активно действующим пищеварительным аппаратом. Активность протеаз на рисунке имеет самую высокую точку. К 7-суточному возрасту протеолитическая активность снижается значительно: в контрольной группе активность фермента снижается в 4,8 раза, в опытной 1 (низкий уровень сырого протеина) – в 4,9 раза, в опытной 2 (высокий уровень сырого протеина) – в 3,3 раза. Значительное снижение активности протеаз связано с интенсивным ростом поджелудочной железы (в 12 раз за 7 суток), что обусловлено внешним питанием птицы и увеличением объема потребляемого корма. Это находит подтверждение в результатах исследования фосфолипидов и холестерина в ткани поджелудочной железы у бройлеров (Баран В.П., Румянцева Н.В., Холод В.М, 2010). В этот период увеличение сырого протеина в рационе бройлеров способствует повышению активности протеаз на 45,7% ($p < 0.05$) по сравнению с контрольной группой. В 14-суточном возрасте начинает преобладать протеолитическая активность в контрольной группе: по сравнению с опытной 1 – на 17,5 ($p < 0.05$), с опытной 2 – на 12,8% ($p < 0.05$). Следующий подъем в возрастной динамике протеолитической активности отмечается в 28 суток жизни цыплят-бройлеров и характеризуется преобладанием активности протеаз у опытных групп по сравнению с контрольной (рис.2). Это, по-видимому, связано с развитием поджелудочной железы, обу-

словленным уровнем сырого протеина в рационе бройлеров в ранний постэмбриональный период.

Таким образом, развитие органов пищеварения в постэмбриональный период происходит неравномерно, что касается поджелудочной железы цыплят-бройлеров, то можно сделать следующее заключение.

Относительная масса поджелудочной железы бройлеров растет наиболее интенсивно в первую неделю постэмбриональной жизни, увеличиваясь в 3,8 раза по сравнению с исходной величиной. Затем до 21-суточного возраста остается на одном уровне, к 28-суточному возрасту снижаясь до $0,31 \pm 0,02\%$, 35-суточному – до $0,23 \pm 0,02\%$ от живой массы бройлеров.

Цыплята-бройлеры появляются на свет с активно действующим пищеварительным аппаратом. В процессе онтогенеза становление ферментативной активности поджелудочной железы идет периодами: спады (7, 21, 35 сутки) сменяются периодом подъема (14, 28 сутки). Изменение уровня сырого протеина в первые 14 суток выращивания бройлеров оказывают влияние на активность ферментов поджелудочной железы. При увеличении количества сырого протеина на 1,5% путем добавки рыбной муки наблюдается повышение в 7-суточном возрасте активности протеаз в ткани поджелудочной железы на 45,7% по сравнению с контрольной группой ($p < 0.05$). Следующий подъем возрастной динамики протеолитической активности в 28-суточном возрасте цыплят-бройлеров характеризуется преобладанием активности протеаз у опытных групп по сравнению с контрольной на 7,9 – 22,0% ($p < 0.05$). Следовательно, вопросы по нормированию уровня протеина в первые дни постэмбриогенеза требуют дальнейших исследований, направленных на более рациональное использование белка организмом птицы.

2.3 Возрастные изменения протеаз в ткани поджелудочной железы, трипсина и антитрипсина в крови цыплят мясных пород кур

В кругообороте веществ в организме участвуют многие органические и неорганические вещества, причем этот процесс протекает очень интенсивно. В современной научной литературе имеются данные, подтверждающие факт поступления панкреатических ферментов в кровяное русло (Коротько Г.Ф., 2013; Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Долгорукова А.М., 2016). Однако значение протеаз в крови до конца не изучено. Существует гипотеза Лапорта и Тремольеера (Laporte J.-C., Tremolieres J., 1971), которая раскрывает механизм регуляции выработки панкреатических ферментов: поступление трипсина в активном состоянии в кровь при достижении определенного уровня по принципу обратной связи тормозит дальнейшую секрецию трипсина с панкреати-

ческим соком, приводя железу в состояние покоя. Панкреозимин, выделяющийся в двенадцатиперстной кишке под влиянием естественных стимулов (поступление содержимого желудка в кишечник), инактивирует трипсин в крови, устраняя его угнетающее действие на секреторный аппарат поджелудочной железы, и тем самым возвращает железу в состояние функциональной активности.

Трипсин обладает способностью освободить из белков плазмы вазоактивный полипептид брадикинин, который обладает гипотензивным действием. В то же время истинной гипотензивной субстанцией поджелудочной железы считается фермент калликреин. Железой продуцируется его неактивный предшественник – калликреиноген, который выделяется в значительных количествах в составе панкреатического сока в двенадцатиперстную кишку, где и активируется трипсином. Роль калликреина в кишечнике неизвестна. Главным же его свойством считается способность снижать артериальное давление при поступлении в кровь, где он освобождает из белков плазмы вазоактивный полипептид каллидин, близкий по составу брадикинину, но обладающий более мощным гипотензивным действием (Шубникова Е.А., 1974).

Ингибиторный потенциал крови представлен 8 белками, среди них особое значение для клиники имеет антитрипсин, который отвечает за 90% анти-триптической активности плазмы крови (Веремеенко К.Н., 1987). Существует противоречивое мнение о влиянии данного ингибитора на активность трипсина (Белов А.А., Белова Л.А., Филатов В.Н., Белова Е.Н., Донских Г.Н., Горбунова М.Н., 2003).

Следовательно, в организме происходит круговорот протеолитических ферментов: после секреции трипсина поджелудочной железой фермент, выполняя гидролитическую функцию в кишечнике, поступает в кровь, где наряду с ним присутствует ингибитор протеаз. Однако в научной литературе данные о взаимосвязи между трипсином в панкреатическом соке и крови, а также его ингибитором в крови у птицы малочисленны, а в возрастном аспекте практически отсутствуют. Поэтому целью настоящей работы было изучить возрастные изменения протеолитических ферментов в ткани поджелудочной железы и крови, определить наличие ингибитора трипсина в плазме крови мясных кур.

Эксперименты, выполненные на цыплятах гибридах кросса «Смена 8» и родительских линиях с суточного до 35-суточного возраста на автоматическом биохимическом анализаторе ChemWell-T 2900 (США) с помощью набора для определения альфа1-антитрипсина (APTEC Diagnostics nv, производство Бельгия), показали, что протеолитическая активность ткани

поджелудочной железы у бройлеров в онтогенезе имеет волнообразный характер. В суточном возрасте цыплята имеют достаточно высокий уровень активности протеаз, что свидетельствует о готовности пищеварительного аппарата птицы в этот период эффективно переваривать и усваивать протеин корма (табл.13). К 7-суточному возрасту наблюдается резкий спад активности фермента (в среднем на 49,8%) и новый подъем до исходного уровня. Наибольшее снижение отмечается у цыплят материнской родительской линии и составляет 60,2% по сравнению с показателями суточных цыплят. Между гибридами и родительскими линиями имеются существенные различия в активности протеаз в ткани поджелудочной железы в 7-суточном возрасте: у гибридов активность фермента выше на 37,5% по сравнению с цыплятами материнской родительской линии и на 37,0% по сравнению с цыплятами отцовской родительской линии. В остальной период активность ферментов в гомогенате ткани железы существенно не изменяется до 35-суточного возраста, когда активность увеличивается в среднем на 44,1% по сравнению с уровнем активности суточного цыпленка. Между группами по активности протеаз имеются существенные различия в 28-суточном возрасте: гибриды по протеолитической активности превышают уровень цыплят материнской линии на 36,6%.

Таблица 12

Возрастные изменения протеаз в ткани поджелудочной железы, трипсина и антитрипсина в крови цыплят мясных пород кур

Показатели	Возраст цыплят, суток					
	1	7	14	21	28	35
Активность протеаз в ткани панкреас, мг/г/мин	299±27,5	150±14,9*	246±13,5	229±28,7	252±24,0	431±31,5*
3.1. гибриды	323±30,7	200±12,1*	317±48,9	278±30,1	325±46,9	487±43,2*
3.2. материнская линия	314±21,1	125±15,7*	246±32,2	192±50,0*	206±22,6*	402±32,2*
3.3. отцовская линия	261±36,1	126±14,1*	175±26,6	217±68,6	226±24,7	403±87,4
Активность трипсина в крови, U/L	14±0,8	13±0,7	12±0,5*	8±0,8*	10±0,9*	10±0,7*
3.1. гибриды	14±1,1	15±1,5	11±0,5*	10±3,6	13±1,6	8±1,6*
3.2. материнская линия	14±1,4	13±0,9	13±1,1	6±0,7*	10±1,1	9±0,7*
3.3. отцовская линия	15±0,8	12±0,7*	11±0,6*	7±0,1*	8±0,8*	13±0,4*

3. Активность антитрипсина в крови, mg/dL	13,0±0,41	14,6±0,43*	14,0±0,32	14,2±0,44	13,6±0,41	15,1±0,20*
3.1. гибриды	12,8±0,35	14,3±0,38*	14,3±0,34*	15,3±0,89*	13,2±0,53	15,1±0,52*
3.2. материнская линия	13,4±0,45	15,3±0,77*	13,6±0,52	14,3±0,69	14,1±0,89	14,8±0,33*
3.3. отцовская линия	12,9±0,40	14,3±0,52	14,1±0,44*	13,1±0,29	13,6±1,38	15,3±0,59*

Примечание: * показатели отличаются от данных цыплят суточного возраста на достоверную величину ($p < 0,05$).

Анализ активности трипсина в плазме крови показывает, что имеет место волнообразное снижение активности фермента в процессе онтогенеза. В 7-суточном возрасте наблюдается подъем активности фермента, что можно объяснить резким увеличением потребления корма и невозможностью ацинарного аппарата железы синтезировать достаточное количество ферментов. Поэтому идет интенсивная рекреция фермента из крови в поджелудочную железу и указанные ферменты вместе с вновь синтезированными поступают с панкреатическим соком в двенадцатиперстную кишку. В 14-суточном возрасте отмечается снижение активности фермента в среднем на 14,3% по сравнению с показателями суточных цыплят. В дальнейшем следует небольшой подъем, и новый спад к 35-суточному возрасту на 28,6% по сравнению с показателями суточных цыплят. Расчёт корреляции указывает на то, что с возрастом цыплят отмечается обратная связь между активностью протеаз в ткани железы и плазме крови ($r = -0,75$). Существенные различия отмечаются между группами лишь в 35-суточном возрасте: наибольшая активность отмечена у цыплят отцовской родительской линии, а наименьшая – у гибридов.

Известно, что в крови находится ингибитор трипсина, который лишает фермент каталитической активности. Результаты представлены в табл.13. Данные свидетельствуют о том, что в суточном возрасте активность ингибитора минимальная, а с возрастом происходит повышение его активности, которая в 7- и 35-суточном возрасте превышает исходную величину в среднем на 12,3 и 16,1%. Анализ взаимосвязи с показателями активности фермента в ткани поджелудочной железы указывает на очень слабую положительную корреляцию ($r = 0,23$), а с активностью трипсина в плазме крови - на слабую отрицательную связь ($r = -0,49$). Отсутствие достоверной корреляции между трипсином плазмы крови и антитрипсином согласуется с данными литературы о том, что физиологическое значение данного ингибитора связано с протеазами лейкоцитов, а не трипсина (Werle E., Zickgraf-Rudel G., 1972). В пока-

зателях активности антитрипсина между группами цыплят существенных различий не обнаружено.

Следовательно, у цыплят мясных пород кур активность трипсина в плазме крови имеет обратную корреляцию с активностью протеолитических ферментов в ткани поджелудочной железы: с возрастом активность трипсина в плазме крови снижается, а в ткани поджелудочной железы, наоборот, волнообразно повышается. Активность антитрипсина в крови в онтогенезе цыплят находится на постоянном уровне, имея слабую отрицательную корреляцию с активностью трипсина в плазме крови ($r=-0,49$). Учитывая роль трипсина в пищеварении и участии в регуляции сосудистого тонуса, полученные данные имеют общебиологическое значение и позволяют рассматривать питание одним из факторов, влияющих на уровень артериального давления у человека и животных. В показателях крови по активности трипсина и антитрипсина в наших опытах не обнаружено существенных различий между гибридами и родительскими линиями. В ткани поджелудочной железы по активности протеаз гибриды в начальный период онтогенеза (7-суточный возраст) и на заключительной стадии откорма (28-суточный возраст) опережают цыплят родительских линий.

3. МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ СЕКРЕТОВ У ПТИЦЫ В ХРОНИЧЕСКОМ ЭКСПЕРИМЕНТЕ

3.1 Хирургические методы получения панкреатического сока у птиц

Крупный немецкий физиолог Р. Гейденгайн в позапрошлом веке писал о большой сложности работы с поджелудочной железой при изучении ее внешнесекреторной деятельности. И. П. Павлов цитировал Гейденгайна: «Я должен, по крайней мере, открыто признать, что я еще ни разу не предпринимал такого рода опыта, который был бы так богат собачьими жертвами и так беден соответственными им результатами». Слова И.П. Павлова в продолжение этой цитаты актуальны и сегодня: «Со времени этих слов положение дела мало в чем изменилось». Отсутствие адекватных методов изучения поджелудочной железы у животных в хроническом эксперименте в настоящее время не позволяет изучать вопросы адаптации органа к составу рациона и методы коррекции его функции при патологии.

У птиц исследование секреторной функции поджелудочной железы осложнено анатомо-топографическими особенностями соединения протоков

поджелудочной железы и желчевыделительной системы, которые открываются в дуоденум одной общей папиллой, что затрудняет получение панкреатического сока в чистом виде, не смешанного с желчью. На протяжении длительного периода были предприняты попытки разработать метод наложения фистул большого протока поджелудочной железы.

В 1879 г. Лангендорф наложил временную канюлю голубю на выводной проток поджелудочной железы. В результате ритмических сокращений отдельных участков протока происходило продвижение секрета по фистуле. Но все же через 6-12 дней после операции птица погибала. Лангендорф объяснял это прекращением переваривания крахмала.

Поляков И.И. (1959), Сосина З.М. (1959) разработали методику получения панкреатического сока у кур в смеси с желчью (Батоев Ц.Ж., 2001). Для исследования секретов И.И. Поляков использовал канюлю с двойными стенками. При помощи винтовой нарезки внутренняя трубка канюли, выдвигаясь в просвет кишки, упирается в ее стенку вокруг папиллы. Панкреатический сок и желчь по каналу внутренней трубки вытекают наружу. З.М. Сосина предложила перерезать 12-перстную кишку несколько выше папиллы. Конец с папиллой обшивается и устанавливается канюля. Свободный конец 12-перстной соединяется с тощей кишкой. Трубку канюли открывают во время опытов и собирают смесь панкреатического сока и желчи. Эти методы не нашли применения в исследованиях пищеварительной функции поджелудочной железы птиц.

Панкреатический сок у наркотизированных цыплят получали при помощи тонкой трубочки, вставляемой в просвет протока. На таком же принципе основаны методы получения панкреатического сока в условиях хронических опытов у цыплят. Иванов Н. и Готев Р. указывают на сохранение птиц до одного месяца, но по сообщениям других авторов - на большее время (Батоев Ц.Ж., 2001). Указанные методы носят полухронический характер, происходит потеря очень важного пищеварительного сока, а для анализа протеолитических ферментов требуется активация энтерокиназой.

С целью получения панкреатического сока в хронических опытах Г.Ф. Лаврентьева (1963) перевязывала желчные протоки и накладывала канюли в желчный пузырь и отрезок кишки с протоками поджелудочной железы (Батоев Ц.Ж., 2001). Пройодимость кишечника восстанавливалась внешним анастомозом. Автор отмечает, что подопытные куры имеют 4 канюли, тяжело переносят операцию и часто гибнут. Данная методика наложения фистулы связана с обширными травмами в пищеварительной системе, поэтому без всякого сомнения можно утверждать, что она сложна не только по выполне-

нию, но и по трудности сохранения птиц после операции для проведения экспериментов.

Все вышеперечисленные методы имели один очень веский недостаток – гибель птицы после хирургических операций.

Ц.Ж. Батоевым, С.Ц. Батоевой (1970) была разработана принципиально новая методика исследования внешнесекреторной функции поджелудочной железы птиц (рис.3). Она основана на имплантации протоков поджелудочной железы, желчевыделительной системы в изолированный отрезок кишечника и образования панкреадуденального анастомоза (Батоев Ц.Ж., 2001).

Для операции куры фиксируются на левом боку, правая конечность птицы заводится вперед и фиксируется к стойке операционного стола. Поле операции подготавливается по общепринятой методике. По месту разреза производится инфильтрация 0,5 % раствором новокаина для местной анестезии. У кур разрез делается, отступая примерно на ширину пальца от последнего ребра, в заднем направлении на расстоянии 6-7 см несколько выше края бокового отростка грудной кости. Гуси, утки и голуби фиксируются на операционном столе спиной вниз и разрез делается по белой линии.

С целью предотвращения отслаивания и смещения слоев тканей у всех видов птиц на краю раны накладываются швы, захватывающие сальник, брюшину, мышечные слои и кожу. Во время операции на кишечнике птиц необходимо обращаться с ним с большой осторожностью, не допуская сильного сдавливания, во избежание нарушения слизистой оболочки.

От места соединения протоков, отступая на 1 см в каудальном направлении, берется изолированный отрезок кишечника длиной 1,0-4,0 см. На концах намеченного отрезка кишки отделяется брыжейка, и накладываются по две лигатуры на расстоянии в 5-6 мм друг от друга.

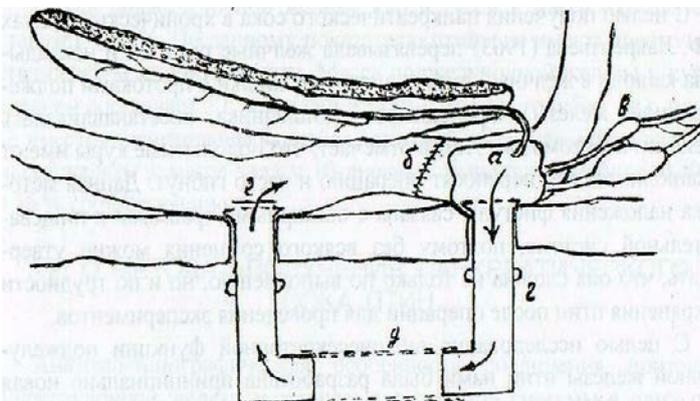


Рис. 3. Схема наложения фистульных канюль поджелудочной железы птиц

Обозначения: а - отрезок кишки с пересаженным протоком; б - место соединения кишечника; в - желчевыводящая система; г - резиновое кольцо на Г-образной канюле; д - внешний анастомоз; с - клапан канюли 12-перстной кишки (Батоев Ц.Ж., 2001).

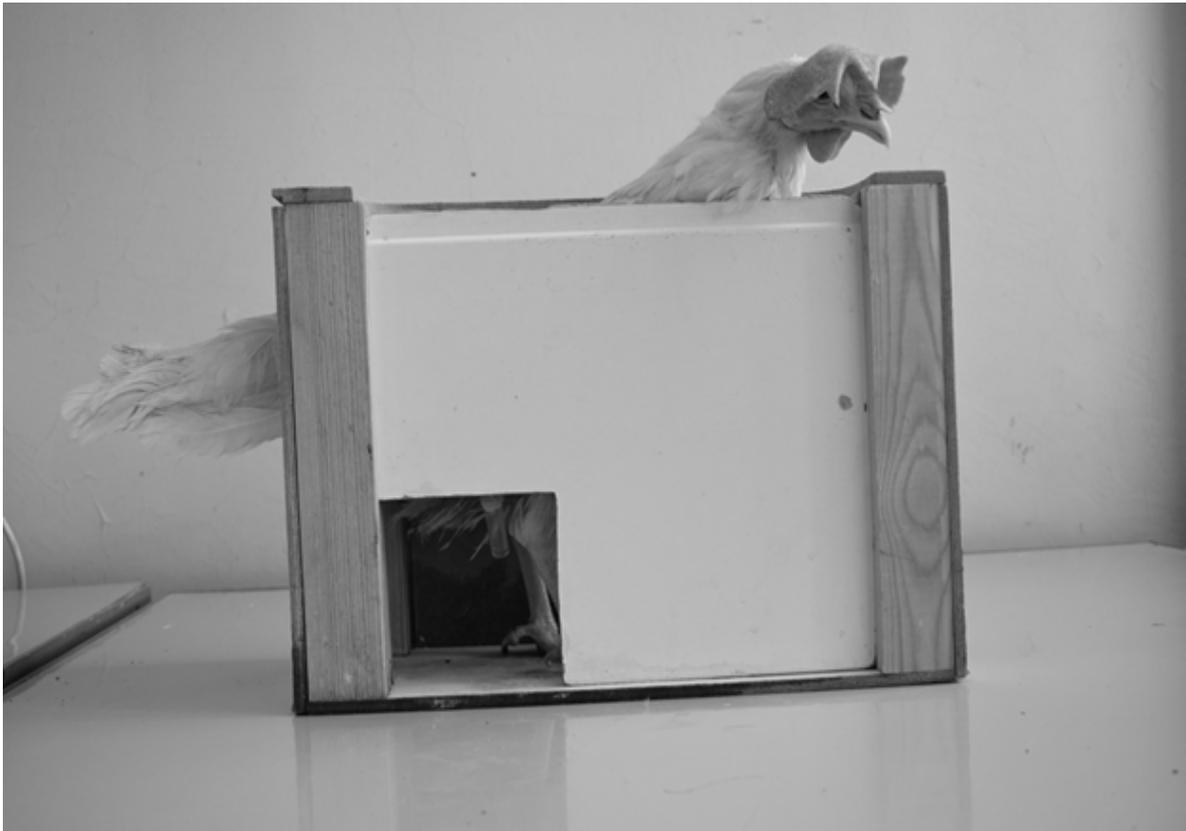


Рис. 4. Курица с хронической фистулой панкреатического протока в период опыта

Стыкуемые концы кишечника притягиваются крайними лигатурами и завязываются. Затем фиксирующим швом соединяется заостренный край кра尼ального конца с пологим концом каудального. С правой и левой сторон стыков кишечного соединения накладываются прерывистые фиксирующие швы. При помощи ниток фиксирующих швов, растягивая участок, накладываются стежки непрерывного шва и связываются с нитками фиксирующих

лигатур. Таким образом, поэтапно производится обшивание стыка «конец в конец». Соединение кишечника у голубей представляет большую сложность из-за трудностей оперативного доступа и малой толщины кишечника. Каудальный конец стыкуемой кишки разрезался на 5 мм и заостренный (краниальный) притягивался к углу продольного разреза и фиксировался швом. Обшивание боковых сторон стыка производилось так же, как у других видов птиц. В этом случае обычно используются в основном прерывистые швы.

Отрезок кишки с двух сторон зашивается наглухо, то есть формируется изолированный мешочек, у переднего края которого трансплантируются протоки поджелудочной железы или желчевыделительной системы. Проток, предназначенный для пересадки, отпрепаровывается и отсекается у самой кишки. В канал протока проводится нитка и выводится на 3-4 мм от перерезанного конца. Концы нитки вдевают на толстую короткую иглу, вводят в отрезок кишки на место пересадки и выводят на расстоянии 4-5 мм от ее входного отверстия. Проток протаскивается через отверстие иглы в полость отрезка кишки. Конец нитки, находящейся в канале протока, продевается сквозь тонкую иглу, ее проводят через выходное отверстие в полость кишечника и выводят на 2-3 мм от отверстия, концы ниток завязывают. Тем самым фиксируется конец протока в полости отрезка. Отрезок кишки с трансплантированным протоком подшивается с кишечником таким образом, чтобы участок пересадки протока прилегал к стенке 12-перстной кишки и не мог сместиться от нее.

В полость отрезка кишечника с трансплантированным протоком вставляется Г-образная канюля. Вторая такая же канюля устанавливается в 4-5 см от места соединения двенадцатиперстной кишки. Для предотвращения закупорки анастомоза, соединяющего канюли, выходное отверстие фистульной канюли 12-перстной кишки имеет клапан, который легко открывается в сторону кишечника, но задерживает поступление химуса в анастомоз.

Перед закрытием раны сгустки крови, которые образуются на месте соединения кишки, выдавливаются вниз по ходу кишечника. Канюли фиксируются в углах раны прерывистыми швами, захватывающими сальник, брюшину и слои мышц. Накладываются швы на кожу.

Трансплантация протоков поджелудочной железы у птиц происходит довольно успешно. Однако бывают случаи сращения протоков и прекращения выделения сока, примерно у 20 % оперированных птиц.

При помощи внешнего анастомоза канюль изолированного отрезка и 12-перстной кишки производится исследование процессов выделения панкреатического сока во время опытов, а в остальное время его направляют в

кишечник (рис.4). Описанный способ установления фистульной канюли на проток поджелудочной железы птиц является наиболее легко выполнимым вариантом.

3.2 Метод хирургической операции для получения дуоденального содержимого у птиц

Для получения содержимого 12-перстной кишки птицу оперировали, вживляя канюлю в 12-перстную кишку напротив места впадения панкреатических и желчных протоков (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В., Кощеева М.В., 2019). Хирургические операции выполняли с применением седативных и обезболивающих средств. Курицу фиксировали в левом боковом положении в специальном станке.

Разрез делали с правой стороны от последнего ребра по краю бокового отростка грудной кости на 4-5 см. Извлекали 12-перстную кишку, находили место впадения протоков в 12-перстную кишку и напротив него накладывали кисетный шов длиной 0,5-0,6 см. Внутри кисетного шва делали разрез, вставляли канюлю и затягивали кисетный шов (рис.5). Тщательно обрабатывали участок вокруг вживленной канюли, при необходимости накладывали дополнительный кисетный шов. Кишечник погружали вглубь грудобрюшной полости и зашивали операционную рану узловатыми швами, захватывая все слои. После операции птица в течение 16-18 ч имела доступ к воде, но корм не получала. Через 5-7 сут после хирургической операции, когда здоровье птицы полностью восстанавливалось, приступали к физиологическим опытам (рис.6).



Рис. 5. Установка канюли в 12-перстную кишку цыпленку-бройлеру



Рис. 6. Цыпленок-бройлер с дуоденальной фистулой

3.3 Метод создания фистулы подвздошной кишки у птиц

В 15-суточном возрасте всем подопытным бройлерам с соблюдением требований Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях, с помощью хирургического вмешательства устанавливали фистулу подвздошной кишки (Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В., Ребракова Т.М., 2019). За 12-18 ч до операции птиц лишали корма, все хирургические манипуляции выполняли с использованием обезболивающих средств (анальгин и димедрол), для обездвиживания применяли ксилазал (0,2 мл). Бройлеров фиксировали в левом боковом положении на специальном операционном столике, 0,5 % раствором новокаина выполняли проводниковую анестезию и инфильтрационную анестезию (в брюшную полость по линии разреза). Через разрез с правой стороны за последним ребром в каудальном направлении на расстоянии 4-5 см несколько выше края бокового отростка грудной кости извлекали каудальную часть подвздошной кишки и, отступя краниально от места впадения слепых отростков 1-2 см, производили разрез кишки. Слепые отростки промывали дезинфицирующим раствором и накладывали лигатуру для полной остановки их деятельности. На каудальную часть кишки накладывали серозно-слизистый кисетный шов, а затем, наложив сверху серозный шов, погружали предыдущий шов вовнутрь. Делали небольшое отверстие в брюшной стенке, отступив 4-5 см ниже и правее от клоаки, и узловыми швами подшивали к полученному отверстию краниальный отрезок подвздошной кишки, формируя искусственное анальное отверстие (рис.7). После закрытия раны узловатыми швами в отверстие подшивали хлорвиниловую трубку длиной 1,5-2,0 см. Постоперационный восстановительный период длился 3-5 сут.



Рис. 7. Цыпленок-бройлер с фистулой подвздошной кишки

3.4 Определение активности пищеварительных ферментов при помощи биохимических анализаторов

Определение амилазы. Исследования проводятся на биохимическом анализаторе Hemwell 2 900 (Т) (Awareness Technology, Inc., США) с использованием необходимого набора реагентов (HUMAN GmbH, Германия). Для определения панкреатической амилазы, 200 μ l буферного раствора с кислотностью 7,15 (состав которого включает Goods buffer, NaCl, MgCl₂, α Glucosidase, monoclonal antibodies against salivary amylase, sodium azide) смешивают с 4,0 μ l плазмы крови и инкубируют при температуре 37°C в течение трех минут. Затем добавляют субстрат кислотностью 7,15 Морфо-биохимические исследования крови у сельскохозяйственной птицы 77 (включающий Goods buffer, EPS-G7, sodium azide) в количестве 50 μ l и инкубируют в течение двух минут, после чего считают оптическую плотность (absorbance) с использованием фильтра 405 нм, через 1, 2 и 3 минуты и вычисляют среднее значение $\Delta A/\text{min}$.

Определение липазы. Исследования выполняют на биохимическом анализаторе Hemwell 2900 (Т) (Awareness Technology, Inc., США) с использованием необходимого набора реагентов (HUMAN GmbH, Германия). Для определения липазы, 200 μ l буферного раствора кислотностью 8,0 (состав которого включает Goods buffer, aurodesoxycholate, Desoxycholate, Calcium ions, colipase sodium azide) смешивают с 4,0 μ l плазмы крови и инкубируют при температуре 37 °C в течение пяти минут. Затем добавляют субстрат кислотностью 4,0 (включающий Tartrate buffer, lipase substrate, 2 Биохимические исследования крови птицы 78 пропан-1-ol) в количестве 50 μ l и инкубируют в течение двух минут, после чего считают оптическую плотность (absorbance) с использованием фильтра 580 нм через одну и две минуты и вычисляют среднее значение $\Delta A/\text{min}$.

Определение активности трипсина. Для определения трипсина используют буферный раствор кислотностью 8,2 и раствор Na – benzoyl – DL – arginine 4 – nitroanilide hydrochloride (BANI, BAPNA, США). Подготовка пробы. Перед началом работы реактивы, пробы и кюветы прогревают до комнатной температуры. Измерение образца. В проточную кювету последовательно добавляют 450 мкл буферного раствора кислотностью 8,2 и 10 мкл исследуемого образца, затем перемешивают и инкубируют в течение 3 минут при температуре 37 °C. После этого добавляют 50 мкл BAPNA, перемешивают содержимое кюветы. Измеряют образцы.

Нами предложен метод определения трипсина на основе результатов исследований А. Г. Михайловой и др. (2014), приспособленный для

полуавтоматического проточного биохимического анализатора SINNOWA BS-3000P (КНР). В эппендорф набирают 450 мкл трис-буферного раствора кислотностью 8,2 (реактив №1), затем добавляют 50 мкл (реактив №2), содержащий субстрат для трипсина. Реактив №2 готовят следующим образом: порошок benzoyl – DL – arginine 4 – nitroanilide hydrochloride из расчета 5 мг растворяют в одном миллилитре диметилсульфоксида. Раствор хранят в холодильнике при температуре плюс 4–5°C не более трех месяцев. Реактивы один и два тщательно перемешивают, переворачивая закрытый эппендорф 2–3 раза и инкубируют в термостате при температуре 37°C в течение 3 минут. После этого добавляют 10 мкл исследуемого материала (плазма крови, панкреатический сок, разбавленный раствором Рингера в соотношении 1:100) и запускают реакцию определения активности в биохимическом анализаторе кинетическим методом. Активность фермента выражают в единицах в одном литре, что соответствует расщепленному мкмоль субстрата в одном литре за одну минуту (мкмоль/ (л. мин)).

4. РЕГУЛЯЦИЯ СЕКРЕТОРНОЙ ФУНКЦИИ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ У КУР

4.1 Роль сложнорефлекторного фактора в выделении секрета панкреас и активности ферментов

Питание является основным фактором, влияющим как на качественные, так и на количественные аспекты метаболизма птиц. В настоящее время хорошо известно, что пищеварение птиц отличается от пищеварения млекопитающих определенными морфофизиологическими особенностями (Батоев Ц.Ж., 2001; Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Харитонов Е.Л., Грозина А.А., 2019). Несмотря на большое количество данных о влиянии различных кормовых добавок и рационов с различной структурой на рост и питательный баланс цыплят-бройлеров, вопросы самого пищеварения до сих пор недостаточно изучены. Исследования пищеварения у бройлеров особенно важны в связи с постоянным совершенствованием кроссов бройлеров в направлении улучшения скорости роста и конверсии корма. Цель исследования-изучить влияние приема корма и условного рефлекса на экзокринную функцию поджелудочной железы у цыплят-бройлеров.

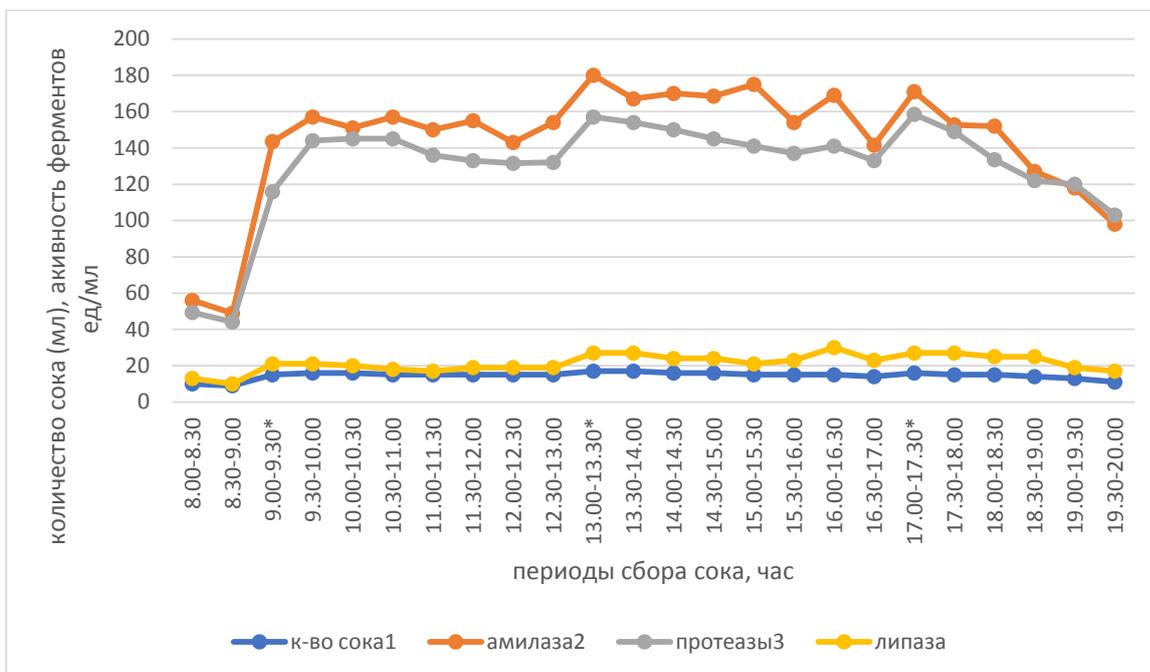
Методика. Исследование проведено на 8 цыплятах-бройлерах с панкреатическим протоком, хирургически пересаженным в 20-25-суточном возрасте в изолированный участок кишечника для получения секрета панкреатического сока (Батоев Ц.Ж., 2001). Такой подход позволяет собирать панкреатический сок во время испытания, а в оставшееся время сок может быть пе-

ренаправлен в кишечник через наружный анастомоз. Суточную динамику экзокринной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров изучали в серии исследований (по 12 ч с интервалом 30 мин). Испытания проводились в дневное время при стандартных условиях кормления: корм и вода давались в 9, 13 и 17 часов, нормы кормления и содержания соответствовали рекомендациям ВНИТИП. Исследования условного рефлекса проводили в течение 3 ч, сбор панкреатического сока для определения ферментативной активности проводили с интервалом 30 мин. В качестве условного сигнала использовали естественный условный раздражитель (звуки, издаваемые бройлерами в начале раздачи корма, или “звук кормления”). Этот условный сигнал подавался в течение 5 минут, после этого цыплята получали корм (30 г на птицу). Условный рефлекс формировался в течение 5 суток; на 6 - е сутки условный стимул применяли без подачи корма для оценки результата условного рефлекса.

Результаты. В научной литературе данные о внешнесекреторной функции поджелудочной железы у птиц малочисленны. Объясняется это определённой методической трудностью получения панкреатического сока в хроническом эксперименте. Одной из важных сторон в пищеварительной деятельности поджелудочной железы является динамика сокоотделения и выделения панкреатических ферментов. В работе Батоева Ц.Ж. (2001) показаны изменения внешнесекреторной функции органа у гусей, уток и кур в течение суток. Подобные исследования на цыплятах-бройлерах были выполнены в лаборатории физиологии пищеварения Благовещенского сельхозинститута под руководством проф. Батоева Ц.Ж. в 1986-1989 гг.

Экспериментальные данные показывают, что уровень пищеварительной деятельности поджелудочной железы цыплят-бройлеров в течение суток не является постоянным. Усиление функции органа наблюдается в дневной период, что обусловлено, главным образом, приемом корма и воды. Особенно выражена секреторная реакция железы во время утреннего кормления (рис. 8).

В течение первого часа после приема корма выделение панкреатического сока возрастает почти в 2,3 раза. Протеолитическая активность увеличивается в 3,3 раза, амилолитическая – в 3,2 раза и активность липазы – в 2,1 раза. Значительный уровень выделения сока и активности ферментов сохраняется в течение нескольких часов до очередного кормления, после которого следует новый подъем в ходе секреторной деятельности поджелудочной железы.

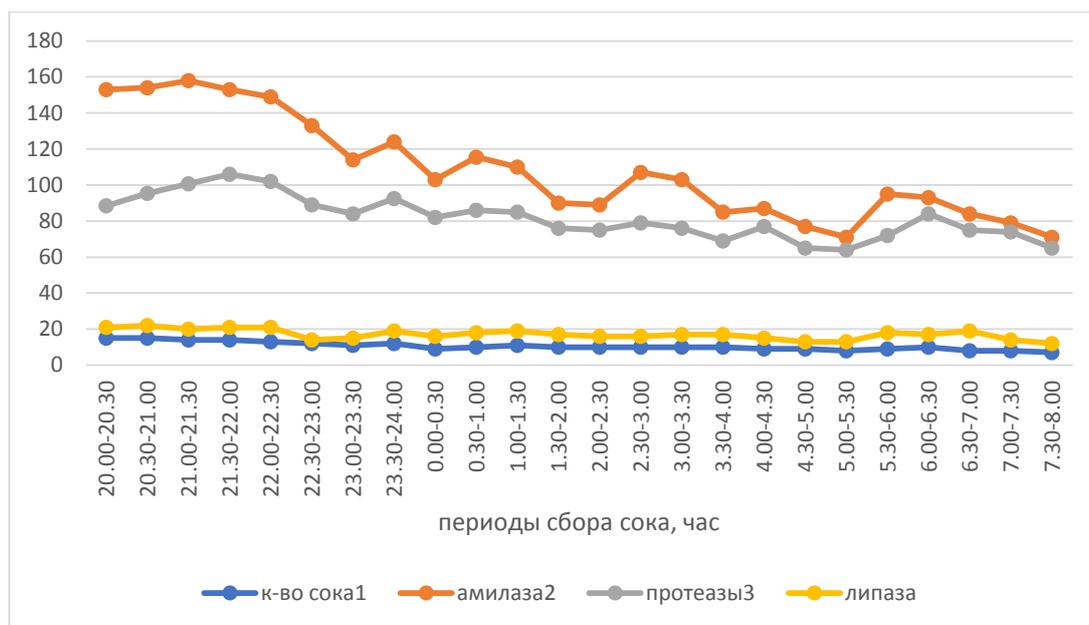


Примечание: *-раздача корма цыплятам; 1- значение увеличено в 10 раз, 2 – уменьшено в 100 раз, 3 - уменьшено в 10 раз.

Рис. 8. Динамика выделения сока и ферментов поджелудочной железой цыплят-бройлеров в дневной период

После дневного кормления уже в первые 30 минут сокоотделение и выделение ферментов достигает максимальной величины. Секреторный ответ железы при относительно высоком исходном уровне деятельности значительно слабее, чем в состоянии натощак. Так, количество секрета поджелудочной железы увеличивается на 13,0%, активность амилазы возрастает на 17,0%, протеаз – на 19,0 и активность липазы – на 42,0% по сравнению с дневными показателями до кормления. Сопоставляя максимальные величины сокоотделения и выделения ферментов после дневного и утреннего кормления, следует отметить, что количество панкреатического сока выше на 6,0%, активность амилазы – на 15,0%, протеаз – на 9,0%, а липазы – на 30,0% по сравнению с наибольшими значениями в утренние часы. В дальнейшем наблюдается постепенное снижение экзокринной функции поджелудочной железы, и через три часа с момента приема корма величина её функции приближается к базальному уровню. Кормление в 17 часов вызывает существенное повышение внешнесекреторной функции поджелудочной железы в период сложно-рефлекторной фазы секреции, но в последующем характеризуется более быстрым спадом, что свидетельствует об отсутствии гуморальных стимулов повышения секреторной функции поджелудочной железы.

В период ночных опытов (рис.9) сокоотделение уменьшается на 30,0%, снижается активность ферментов в соке: амилазы – на 25,0%, липазы – на 23,0% и протеаз – на 37,0% по сравнению с дневным уровнем.



Примечание: *-раздача корма цыплятам; 1- значение увеличено в 10 раз, 2 – уменьшено в 100 раз, уменьшено в 10 раз.

Рис. 9. Динамика выделения сока и ферментов поджелудочной железой цыплят-бройлеров в ночной период

Достаточно высокая панкреатическая секреция и ферментовыделение сохраняются в вечерние часы и лишь незначительный подъем наблюдается утром. В деятельности поджелудочной железы цыплят-бройлеров в ночной период без кормления отчетливо проявляются волнообразные изменения активности ферментов и количество сока, что указывает на периодичность в деятельности панкреас. Длина периода составляет 120 минут.

Таким образом, сокоотделение поджелудочной железы цыплят-бройлеров происходит непрерывно. За сутки у 45-90-суточных цыплят в расчете на 1 кг живой массы выделяется в среднем 31,4 мл сока, что превышает показатель взрослых кур яичного направления продуктивности (Батоев Ц.Ж., 2001). Установлено, что характерной особенностью цыплят-бройлеров является исключительно высокий уровень внешнесекреторной функции поджелудочной железы. Активность амилазы в одном мл часовой порции сока составляет $9958 \pm 225,3$ мг/мл.мин, протеаз - $829 \pm 24,0$ мг/мл.мин, липазы - $15 \pm 0,4$ ммоль/мл.мин (табл. 56,57, Приложение).

Амилаза-протеазное соотношение 11:1 указывает на существенную роль протеолитических ферментов в соке поджелудочной железы цыплят-бройлеров по сравнению с курами яичных пород.

Данные по изучению суточной динамики сокоотделения и выделения ферментов поджелудочной железой цыплят-бройлеров свидетельствуют о том, что пищеварительная деятельность органа у них направлена на интен-

сивное расщепление питательных веществ корма, поэтому максимум функциональной активности железа наблюдается в дневной период.

Регуляция секреторной активности поджелудочной железы включает сложнорефлекторную фазу, начинающуюся сразу после еды, которую можно разделить на безусловнорефлекторную и условнорефлекторную. Безусловные рефлексы заложены генетически, а условные формируются в онтогенезе. Результаты нашего эксперимента показали, что при подаче сигнала “звук кормления” на 6-е сутки (после 5 дней предварительного формирования рефлекса) секреция панкреатического сока имела тенденцию к увеличению с $1,2 \pm 0,19$ мл до $1,5 \pm 0,18$ мл (на 25%) у 6 бройлеров из 8 в течение 30 минут после сигнала с последующим снижением до уровня $1,2 \pm 0,24$ мл продолжалось в течение следующих 2 ч до конца исследования (табл. 13).

Ферментативная активность также имела тенденцию к увеличению после сигнала “раздачи корма”, особенно в первой пробе сока, полученной после сигнала. Активность амилазы в этом образце повысилась на 74,0% с последующим снижением до исходного уровня. Активность протеаз после звукового раздражителя увеличилась на 42,2%, липазы - на 55,0% по сравнению с исходными уровнями (до раздражителя), затем снизилась до уровней, аналогичных базальным.

Следовательно, естественные стимулы могут вызывать стойкие условные рефлексы у бройлеров старше 20-25-суточного возраста. Экзокринная функция поджелудочной железы достоверно повышалась в первые 30 мин после звукового раздражителя. Влияние простого условного стимула (“звук кормления”, не усиленный безусловным стимулом, т. е. само кормление) на активность поджелудочной железы было вдвое меньше, чем влияние безусловного стимула (кормление без звукового раздражителя).

Таблица 13

Влияние условного стимула (“звук кормления”) на экзокринную функцию поджелудочной железы у цыплят-бройлеров

Сроки сбора сока (ч мин)	Секреция панкреатического сока, мл	Ферментативная активность		
		Амилаза, мг/мл/мин	Протеазы, мг/мл/мин	Липаза, мкмоль/мл/мин
8.30 - 9.00	$1,2 \pm 0,19$	$4508 \pm 1272,8$	$386 \pm 72,1$	$6,0 \pm 1,53$
9.00 (сигнал)	$1,5 \pm 0,18$	$7843 \pm 1754,7^*$	$549 \pm 75,1^*$	$9,3 \pm 1,26^*$
- 9.30				
9.30 - 10.00	$1,2 \pm 0,24$	$4496 \pm 1994,4$	$349 \pm 49,7$	$6,4 \pm 1,54$

10.00 - 10.30	1.3 ± 0.29	5082 ± 1520.1	419 ± 57.5	10.3 ± 2.80
10.30 - 11.00	0.9 ± 0.19	3024 ± 993.0	432 ± 142.2	6.3 ± 1.26
11.00 - 11.30	1.2 ± 0.17	4252 ± 1234.7	413 ± 60.7	6.7 ± 1.54

*Разница с другими цифрами в столбце достоверна при $p < 0,05$.

Еще одним отличием этих рефлексов является то, что период условного раздражителя длится в течение 30 мин после стимуляции, а затем спадает, в то время как эффект безусловного раздражителя (кормления) выражен более заметно и будет длиться в течение 60-120 мин. Также была обнаружена закономерность в секреции ферментов между особями: чем выше были базальные уровни секреции (после ночного голодания), тем ниже будет увеличение после кормления, и наоборот. Данная закономерность может быть обусловлена функциональным типом высшей нервной системы цыплят и/или индивидуальным уровнем функциональной активности поджелудочной железы.

Наши данные согласуются с более ранними данными Батоева Ц.Ж. (2001), изучавшего суточную динамику экзокринной функции поджелудочной железы у кур-несушек, уток и гусей. Однако секреция панкреатического сока у цыплят-бройлеров оказалась значительно выше, чем у кур-несушек, на 3,4 мл/сут сока на 1 кг живой массы (31,4 против 28,0 мл/сут, соответственно). Активность протеаз в панкреатическом соке у цыплят-бройлеров составила $1059 \pm 87,5$ мг/мл/мин, что существенно выше по сравнению с несушками (532 ± 26), утками (622 ± 63) и гусями (250 ± 25). Также показано, что регуляция экзокринной функции поджелудочной железы связана не только с безусловными рефлексами, но и включает условно-рефлекторный механизм.

Установлено, что прием корма является мощным стимулом, влияющим на секрецию поджелудочной железы у цыплят-бройлеров. Наиболее выраженная реакция на этот раздражитель выявлена утром после первого кормления после ночного голодания: секреция панкреатического сока увеличилась в 1,8 раза, активность амилазы-в 3,2 раза, протеаз-в 3,3 раза, липазы-в 2,1 раза. Регуляция функции поджелудочной железы носит сложнорефлекторный характер со значительным участием условного компонента: применение условного раздражителя только увеличивало секрецию панкреатического сока на 25% и ферментативную активность в нем на 42-74% по сравнению с базальными уровнями. Этот эффект должен обязательно учитываться в практическом питании птицы.

4.2 Явление центрального торможения при яйцекладке у кур-несушек

Процесс формирования яйца в организме кур-несушек включает несколько этапов, которые зависят от генотипа, системы содержания птицы, возраста (Roy B.G., Kataria M.C., Roy U., 2014), времени кормления (Backhouse D., Gous R.M., 2005, 2006), режима освещения (Lewis Dr P.D., Ciacciariello M., Ciccone N.A., Sharp P.J., Gous R.M., 2005), температуры в птичнике (Tůmová E., Gous R.M., 2012). Время яйцекладки напрямую связано со временем овуляции, которое зависит от лютеинизирующего гормона (ЛГ), вырабатываемого передним отделом гипофиза (Wilson S.C., Cunningham F.J., 1984). Время овуляции фолликулов в яичнике птиц контролируется циркадным ритмом, регулируемым часовыми генами, связан с выработкой прогестерона, который ускоряет процесс предовуляторного выброса ЛГ (Wilson S.C., Sharp P.J., 1976). Однако роль высших отделов центральной нервной системы в регуляции половой функции кур в современных работах незаслуженно преуменьшена. Известно (Карапетян С.К., Микаелян Н.Г., Назарян М.Б., 1963), что при полном удалении обоих полушарий головного мозга у кур наблюдается прекращение воспроизводительной функции и атрофии яичника и яйцевода, а также полностью выпадает функция самостоятельного приема пищи.

Единство механизмов регуляции пищеварительной и воспроизводительной функций в организме животных достигается за счет контроля со стороны центральной нервной системы, в том числе коры больших полушарий. В научной литературе при описании репродуктивной функции у птицы чаще упоминают гипоталамо-гипофизарную систему, которая регулирует процесс формирования и вывода яйца в организме кур. Установлено влияние тиреоидных гормонов на яичную продуктивность кур разного возраста (Горелик Л.Ш., Дерхо М.А., 2013). Обнаружена взаимосвязь между гипоталамо-гипофизарно-гонадной осью и тиреотропным гормоном у человека (Шпаков А.О., 2020). Однако трудно себе представить, чтобы такой сложный процесс яйцеобразования происходил в отрыве от пищеварительной деятельности. Известно (Кавтарашвили А.Ш., Фисинин В.И., Буяров В.С., Колокольникова Т.Н., 2019), что преимущественно процесс снесения яиц у кур происходит в утренние часы и актуальность изучения вопросов питания в этот период расширяет возможности использования разных режимов кормления кур с целью его оптимизации.

Опыты, выполненные на курах кросса Хайсекс белый 280-суточного возраста и старше с фистулой протока поджелудочной железы (Батоев Ц.Ж.,

2001), показали следующие результаты.

Физиологические методы. Схема опыта представлена в таблице 14.

Таблица 14

Схема опыта по изучению влияния яйцекладки на активность панкреатических ферментов у кур

Период	Особенности эксперимента
Фоновый 1	Изучение динамики экзокринной функции поджелудочной железы после кормления без снесения яйца
Опытный (момент снесения яйца)	Изучение динамики экзокринной функции поджелудочной железы после кормления в момент снесения яйца
Фоновый 2	Изучение динамики экзокринной функции поджелудочной железы после кормления на следующий день после снесения яйца

Яйцекладка у кур-несушек происходит в разное время суток, поэтому мы проанализировали данные, полученные в условиях хронического эксперимента от трех кур с фистулой панкреатического протока, которые несли яйца в пре- и постпрандиальный период опытов (табл. 15-17).

Таблица 15

Активность амилазы у кур-несушек в период опыта во время снесения яйца (n=5, M±m)

Периоды сбора сока, минут	Время яйцекладки в период с начала опыта, мин		
	0-30	30-60	150-180
0-30	$\frac{1462 \pm 194,1}{700}$	$\frac{1800 \pm 565,5}{1000}$	$\frac{3000 \pm 567,5}{2800}$
Кормление (30 г комбикорма ПК-1)			
30-60	$\frac{3075 \pm 248,3}{1500}$	$\frac{3600 \pm 711,5}{1600}$	$\frac{4240 \pm 585,4}{2800}$
60-90	$\frac{3125 \pm 490,0}{1600}$	$\frac{3900 \pm 411,8}{3000}$	$\frac{4640 \pm 485,8}{2600}$
90-120	$\frac{2750 \pm 365,2}{2200}$	$\frac{4300 \pm 176,4}{3000}$	$\frac{5520 \pm 576,4}{2200}$
120-150	$\frac{2600 \pm 306,0}{1300}$	$\frac{4900 \pm 294,1}{3200}$	$\frac{5840 \pm 590,4}{3200}$
150-180	$\frac{2950 \pm 301,0}{1800}$	$\frac{3800 \pm 352,9}{3400}$	$\frac{7040 \pm 754,2}{3800}$
Средняя активность за 180 минут опыта	$\frac{2660 \pm 217,3}{1517 \pm 176,9^*}$	$\frac{3717 \pm 148,2}{2533 \pm 345,8^*}$	$\frac{5047 \pm 554,2}{2900 \pm 192,3^*}$

Здесь и в табл.21,22: в числителе — фоновый уровень активности (n=5), в знаменателе — активность ферментов в день снесения яйца, * - разница достоверна по сравнению с фоном при p<0.05

В таблице приводятся данные по динамике активности панкреатических ферментов в течение 180 минут эксперимента: 30 минут – базальный период, следующие 150 минут - постпрандиальный период. Данные таблицы показывают, что при снесении яйца курицей в препрандиальный период (базальный уровень) активность амилазы на 52,2% ниже по сравнению с фоновым периодом 1. В случае снесения яйца курицей в следующий временной интервал опыта (30-60 минут) амилазная активность ниже на 55,6% по сравнению с фоновым периодом 1. При яйцекладке в интервале 150-180 минут опыта активность фермента снижается на 46,0% по сравнению с фоновым периодом 1. В итоге в среднем за опыт (180 минут) активность амилазы остается ниже фоновых показателей в первом варианте яйцекладки (0-30 минута опыта) - на 43,0% ($p < 0.05$), во втором варианте (30-60 минута опыта) – на 31,9% ($p < 0.05$), в третьем варианте (150-180 минута опыта) – на 42,6% ($p < 0.05$) по сравнению с фоновыми периодами. Результаты изменения протеолитической активности представлены в таблице 16.

Таблица 16

Активность протеаз у кур-несушек в период яйцекладки (n=5, M±m)

Периоды сбора сока, минут	Время яйцекладки в период с начала опыта, мин		
	0-30	30-60	150-180
0-30	$\frac{63 \pm 14,2}{42}$	$\frac{79 \pm 8,6}{58}$	$\frac{124 \pm 13,6}{83}$
Кормление (30 г комбикорма ПК-1)			
30-60	$\frac{188 \pm 38,4}{129}$	$\frac{135 \pm 17,4}{66}$	$\frac{183 \pm 17,4}{91}$
60-90	$\frac{244 \pm 40,5}{100}$	$\frac{259 \pm 30,4}{158}$	$\frac{116 \pm 30,4}{75}$
90-120	$\frac{277 \pm 29,1}{133}$	$\frac{270 \pm 6,7}{274}$	$\frac{216 \pm 28,3}{108}$
120-150	$\frac{255 \pm 41,5}{158}$	$\frac{264 \pm 29,1}{191}$	$\frac{124 \pm 22,1}{108}$
150-180	$\frac{259 \pm 32,2}{158}$	$\frac{278 \pm 25,3}{224}$	$\frac{158 \pm 24,3}{83}$
Средняя активность за 180 минут опыта	$\frac{214 \pm 19,4}{120 \pm 15,4^*}$	$\frac{214 \pm 13,6}{162 \pm 30,0}$	$\frac{153 \pm 22,8}{91 \pm 4,9^*}$

Активность протеаз снижалась на 33,3% при снесении курицей яйца в период до кормления, в постпрандиальный период в период 30-60 минут опыта – на 51,1%, 150-180 минуте опыта – на 47,5% по сравнению с фоновым периодом 1. В результате снижение в среднем за период опыта составило, соответственно по вариантам, 43,9% ($p<0.05$), 24,3% и 40,5% ($p<0.05$) по сравнению с фоновым периодом 1.

Таблица 17

**Активность липазы в панкреатическом соке кур в период
яйцекладки**

Периоды сбора сока, минут	Время яйцекладки в период с начала опыта, мин		
	0-30	30-60	150-180
0-30	<u>6,3±0,56</u> 1,7	<u>7,3±0,20</u> 6,0	<u>8,0±0,69</u> 5,2
Кормление (30 г комбикорма ПК-1)			
30-60	<u>7,5±0,61</u> 3,4	<u>8,1±1,41</u> 3,1	<u>8,4±0,92</u> 3,5
60-90	<u>6,8±0,89</u> 2,0	<u>6,7±0,51</u> 10,8	<u>6,6±0,88</u> 2,4
90-120	<u>4,7±0,30</u> 2,7	<u>7,0±0,39</u> 7,5	<u>6,7±0,55</u> 3,4
120-150	<u>3,4±0,19</u> 1,6	<u>9,9±1,16</u> 9,3	<u>7,5±0,49</u> 2,8
150-180	<u>5,8±0,30</u> 1,3	<u>8,2±0,63</u> 8,3	<u>8,7±0,77</u> 6,2
Средняя активность за 180 минут опыта	<u>7,5±0,58</u> 2,1±0,24*	<u>7,9±0,54</u> 7,5±0,92	<u>7,4±0,55</u> 3,9±0,44*

Активность липазы во время снесения яйца курицей также снижается в порядке представленных в таблице 18 вариантов: на 73,0%, 61,7%, 62,7% по сравнению с фоновым периодом 1. Средняя активность за 180 минут опыта в результате яйцекладки уменьшается на 72,0% ($p<0.05$), 5,1% и 47,3% ($p<0.05$), соответственно. Следовательно, несмотря на особенности активности панкреатических ферментов в момент снесения яйца курицей наблюдается общая закономерность для всех основных панкреатических ферментов, которая заключается в снижении ферментативной активности в период яйцекладки. Для того, чтобы сравнить показатели до и после снесения яйца курицей в последующие дни был выполнен анализ с использованием данных курицы №4 (рис.10,11,12).

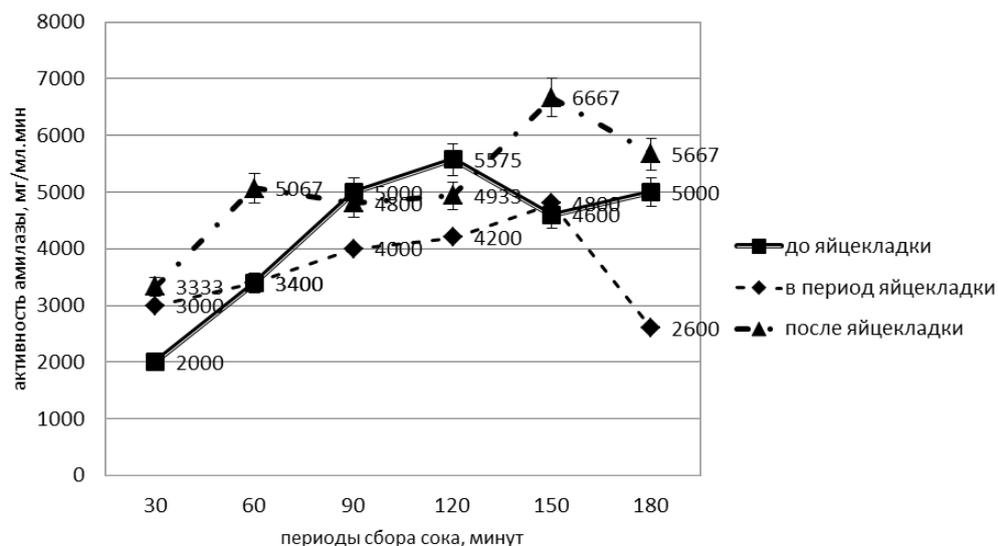


Рис. 10. Активность амилазы панкреатического сока курицы №4 за один день до, в момент и после яйцекладки

Динамика выделения фермента показывает, что активность амилазы значительно снижается после снесения яйца (120-150 минута опыта) и достигает уровня базальной секреции (до кормления). Секреторная функция поджелудочной железы, судя по активности амилазы в день снесения яйца, реагирует заблаговременно (около 60 минут) до появления яйца: активность амилазы снижается на 90 и 120 минутах опыта на 16,7 и 14,9% по сравнению с фоновым 1 периодом. На следующий день после дня яйцекладки кривая располагаются выше, превышая уровень кривой динамики активности амилазы на 60 минуте дня яйцекладки на 32,9%. Схожая динамика наблюдается в нейрохимическую фазу регуляции секреции (на 150 минуте опыта), когда активность амилазы фонового 2 периода превышает показатели во время яйцекладки на 28,0%.

Средняя активность амилазы за 180 минут опыта в день снесения яйца оказывается ниже на 15,3% по сравнению с периодом до этого события. На следующий день активность фермента превышает фоновый 1 показатель на 17,2%, компенсируя снижение в период яйцекладки. Активность протеаз также значительно снижается во время яйцекладки (рис.11).

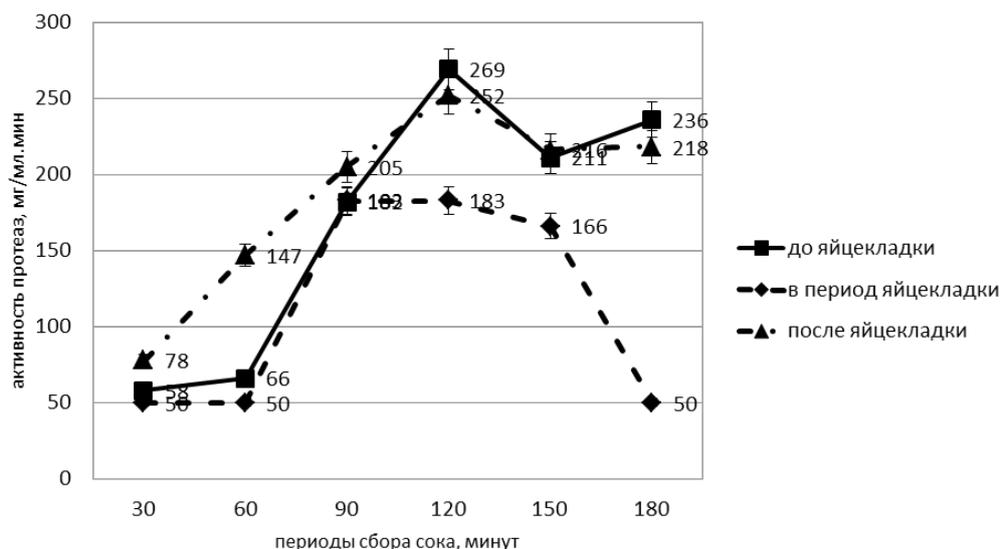


Рис. 11. Активность протеаз панкреатического сока курицы 4 за один день до, в момент и после яйцекладки

На рисунке 11 видно, что за 30 минут до снесения яйца (на 120-150 минуте опыта) наблюдается снижение активности протеаз до базального уровня секреции, а показатели до и после яйцекладки оказываются на 180 минуте опыта в 4,72 и 4,36 раз выше. В среднем за 180 минут опыта активность протеаз в день снесения яйца ниже на 49,8% по сравнению с днем ранее и на 63,6% на следующий день после яйцекладки.

В динамику активности липазы яйцекладка вносит особенности по сравнению с другими панкреатическими ферментами (рис.12).

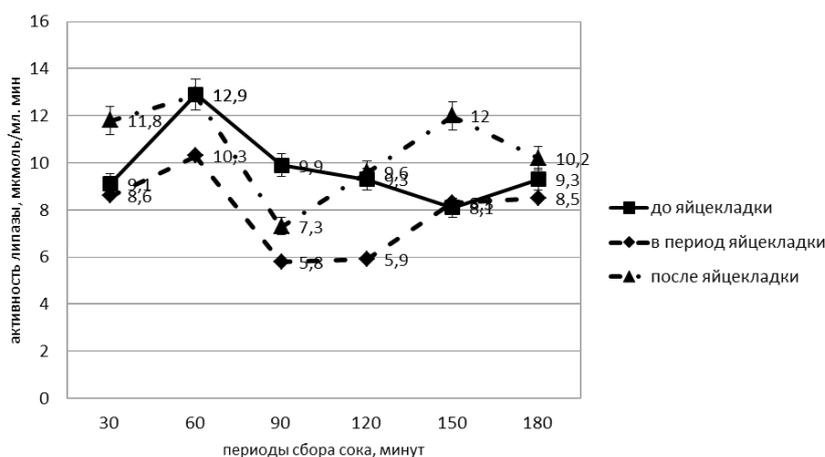


Рис. 12. Активность липазы панкреатического сока курицы №4 за один день до, в момент и после яйцекладки

На рисунке видно, что активность липазы в постпрандиальную фазу пищеварения имеет особенность: активность фермента увеличивается в первые 30 минут после приема корма, а затем резко снижается, достигая

базального уровня секреции. В период за 60 минут до времени яйцекладки кривая опускается ниже на 32,7% от базального уровня, затем постепенно поднимаясь, достигает его и сохраняется до 180 минуты опыта. Кривые динамики активности липазы до и после дня яйцекладки располагаются выше, а средние значения активности фермента имеют показатели больше на 23,7% и 34,2%, соответственно.

Наши данные согласуются с результатами исследований ученых, изучавших ранее процессы регуляции половой функции у кур. Известно, что в половой жизни птиц (сельскохозяйственных и диких) имеется двоякого рода цикличность: астральная, имеющая относительно автоматический характер, типа безусловнорефлекторных процессов, мало зависящая от среды, и сезонная — ясно выраженного условнорефлекторного характера (Электронный ресурс: <https://www.activestudy.info/regulyaciya-processa-uyajseobrazovaniya/> © Зооинженерный факультет МСХА). Карапетян и Назарян (1963) считают, что значение нервной системы в процессах, происходящих в органах размножения, недооценивается. Можно сказать, что и сегодня положение не изменилось. Проведя двустороннее полное удаление больших полушарий головного мозга у половозрелых кур-несушек, авторы наблюдали резкую атрофию половых органов и необратимое выпадение репродуктивной функции. У неполовозрелых цыплят при аналогичной операции органы размножения остаются недоразвитыми и не функционируют до конца жизни. Интересно, что внутримышечное введение (каждые 5—10 дней) гормонов, стимулирующих функцию яичника (синестрола, фолликулина, эстрадиолпропионата), после удаления больших полушарий не привело к восстановлению репродуктивной функции, тогда как у контрольных птиц, в течение длительного времени до этого не производивших яйцекладку, введение этих гормонов восстанавливало ее. Биохимическими исследованиями авторов установлено, что удаление больших полушарий заметно нарушает азотистый обмен и снижает количество SH-групп в генеративных и некоторых эндокринных органах птиц. Авторы приходят к выводу, что в нейрогуморальной регуляции функции воспроизводительных органов и метаболических процессов, происходящих в них, ведущая роль принадлежит большим полушариям, а гипоталамо-гипофизарная система, ответственная за нормальную деятельность органов размножения, подконтрольна высшим отделам центральной нервной системы. Известно, что раздражение передних и средних участков гипоталамуса возбуждает или усиливает секрецию поджелудочной железы и повышает активность ферментов, а раздражение задних — оказывает противоположное

действие (Богач П.Г., Коваленко В.И., 1971; Klimenko L., 2014). Следовательно, хотя центром пищеварения является продолговатый мозг, деятельность поджелудочной железы находится под контролем вышележащего отдела промежуточного мозга. Об этом свидетельствуют результаты экспериментально вызванного диабета у крыс (Подвигина Т.Т., Филаретова Л.П., 2020). Поэтому процесс торможения развивается, по-видимому, в гипоталамусе, когда возбуждение участка, отвечающего за процессы яйцекладки в матке курицы (выработка окситоцина) оказывает влияние на функцию поджелудочной железы.

Таким образом, установлена взаимосвязь процессов яйцекладки и пищеварения у кур-несушек, которые регулируются нервными механизмами на уровне гипоталамуса и проявляются снижением активности панкреатических ферментов в момент снесения яйца курицей, что свидетельствует о торможении экзокринной функции поджелудочной железы в период выведения яйца. Однако это временное снижение активности ферментов компенсируется увеличением их активности при следующем приеме корма, что обеспечивает высокий уровень метаболизма. Результаты исследования имеют не только научное, но и практическое значение, поскольку должны учитываться при выполнении научных экспериментов по изучению физиологии пищеварения на курах-несушках, а также являются физиологической основой для оптимизации режима кормления птицы.

4.3 Роль гуморального фактора в регуляции секреторной функции поджелудочной железы у птиц

Поджелудочная железа является одним из центральных органов пищеварительной системы, поскольку вырабатывает ферменты для гидролиза белков, жиров и углеводов. До сих пор существует противоречивое мнение относительно параллельной секреции (Бабкин Б.П., 1960), вопросы которой напрямую связаны с регуляцией секреторного процесса в поджелудочной железе. Большинство ученых поддерживают теорию адаптации ферментного спектра секрета поджелудочной железы в зависимости от принятой пищи (Yang S. I., Muramatsu, T., Tasaki, I., and J. Okumura, 1989; Ren L. Q., Zhao F., Tan H. Z., Zhao J. T., Zhang J. Z., Zhang H. F. 2012; Keomanivong F.E., Grazul-Bilska A.T., Redmer D.A., Bass C.S., Kaminski S.L., Borowicz P.P., Kirsch J.D., Swanson K.C., 2016; Можейко Л.А., 2017; Вертипрахов В.Г., 2018). Rothman S.S. (1977) указывает на то, что решение вопроса адаптации панкреатической секреции к составу пищи означало бы не только решение теоретического вопроса регулирования работы ацинарной клетки, но и возможность

сознательного поиска путей управления специфической секрецией ферментов в соответствие с составом пищи, состоянием организма, функциональным состоянием пищеварительной системы или организма в целом.

Изучение функции поджелудочной железы и возможных эндогенных процессов, влияющих на данные функции, привело некоторых авторов к убеждению о наличии регулирующей роли самих панкреатических ферментов в секреторном процессе (Лапорт и Тремольер, 1971; Логинов и др., 1981). Наличие негативной обратной связи в регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы по активности трипсина подтверждается также тем, что применение ингибитора трипсина приводит к стимуляции секреции, возможно, благодаря высвобождению холецистокинина (Par, Varro, 1980). Хотя по действию на активность трипсина секретин оказывает более выраженное действие (Климов П.К., Фокина А.А., 1987). Следует отметить, что экспериментальные исследования по изучению внешнесекреторной функции поджелудочной железы у сельскохозяйственных животных, в том числе у птицы с использованием фистульных методов в последние 2-3 десятилетия проводятся как у нас в стране, так и за рубежом крайне редко. Это не означает, что отсутствует актуальность проблемы. В последние годы количество заболеваний поджелудочной железы значительно возросло, однако эффективные методы диагностики пока не разработаны (Guo Y.Y., Li H.X., Zhang Y., He W.H., 2019; Capurso G., Traini M., Piciocchi M., Signoretti M., Arcidiacono P.G., 2019). В настоящее время все больше внимания уделяется молекулярно-генетическим подходам в изучении секреторной функции поджелудочной железы, однако эти методы не нашли широкого распространения в изучении механизма адаптации панкреас к качеству питания, но немногочисленные результаты исследования, полученные данными методами согласуются с биохимическими подходами (Brannon P.M., 1990; Swanson K.C., Matthews J.C., Woods C.A., Harmon D. L., 2002; Sans M.D., Williams J.A., 2002; Kyung-Hoon Lee, Jae-Sung Lee, Tao Wang, Jin-Ju Oh, Sanggun Roh, Hong-Gu Lee, 2017; Long Guo, Huibin Tian, Jing Shen, Chen Zheng, Shimin Liu, Yangchun Cao, Chuanjiang Cai, Junhu Yao, 2018).

Нашими исследованиями на курах-несушках и петухах установлено изменение активности трипсина в постпрандиальную фазу и взаимосвязь фермента в плазме крови с метаболитами оксида азота (Фисинин и др., 2018). Эти результаты позволили нам дополнить гипотезу Лапорта и Тремольера (1971) о регуляции панкреатической секреции трипсином.

Методика. Опыты выполняли на 10 курах кросса Хайсекс белый 6-7-месячного возраста в соответствии с требованиями Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (ETS №123, Страсбург, 1986). Куры содержались в виварии ВНИТИП с соблюдением оптимальных условий содержания: температура в помещении составляла 18-20°C, продолжительность освещения 14 часов в сутки, влажность в помещении и рацион питания соответствовали рекомендациям ВНИТИП (2014). Мы имели возможность получать от птицы во время опыта дуоденальный химус через вживленную заблаговременно канюлю в 12-перстную кишку (Вертипрахов, 2017).

Физиологические опыты начинали утром в состоянии кур натошак. Схема опыта представлена на рис. 13.

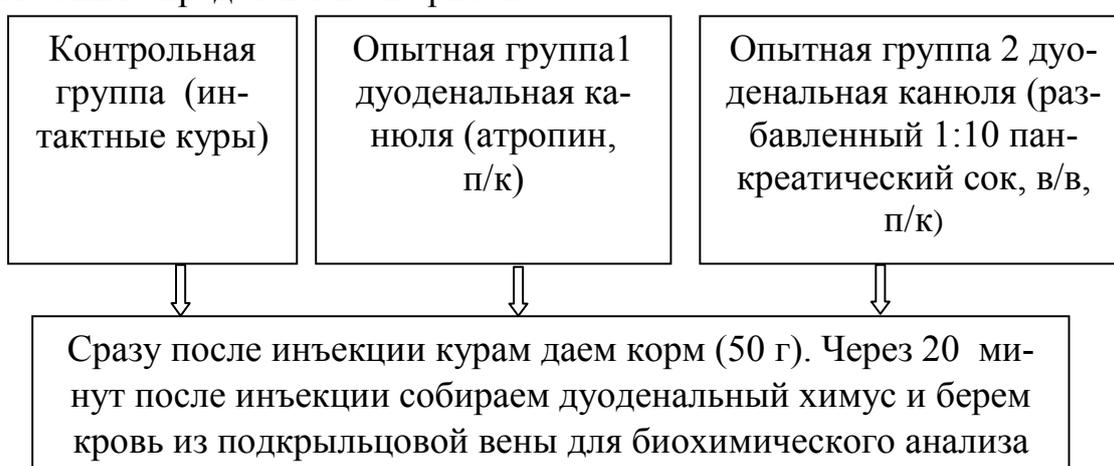


Рис. 13. **Схема опыта по изучению влияния разбавленного панкреатического сока на организм кур-несушек***

Примечание - * при внутривенной инъекции разбавленного панкреатического сока исследования выполняли на двух опытных группах, где контролем служил базальный уровень секреции

Панкреатический сок получали от кур-несушек с хронической фистулой панкреатического протока (Батоев, 2001), перед применением разбавляли в 10 раз стерильным физиологическим раствором до активности трипсина равного 70 ед/л, что соответствует активности фермента в крови птицы, парентерально вводили 1,0 мл раствора. После инъекций растворов всем курам контрольной и опытных групп давали корм ПК-1 в количестве 50% от дневной нормы. Через 20 минут собирали дуоденальный химус и брали кровь из подкрыльцовой вены в соответствии с ветеринарными требованиями. Учитывали

вали поведение кур, потребление корма, определяли частоту сердечных сокращений, используя фонендоскоп.

Биохимические методы. Дуоденальный химус, полученный через 20 минут после приема корма от фистулированных кур, в количестве 3-5 мл центрифугировали при 3000 об/мин в течение 3 минут. Надосадочную жидкость разводили раствором Рингера (рН 7,2) в соотношении 1:10 и выполняли определение активности пищеварительных ферментов. Активность амилазы устанавливали по гидролизу крахмала (Батоев, 2001) с использованием КФК-3 («Загорский оптико-механический завод», Россия) при длине волны 670 нм и выражали в миллиграммах расщепленного крахмала на 1 мл химуса в течение 1 мин. Липолитическую активность измеряли на полуавтоматическом биохимическом анализаторе BS-3000P с проточной кюветой («Sinnowa Medical Science & Technology Co., Ltd», Китай) с использованием набора реактивов для липазы (ООО «ДИАКОН-ВЕТ», Россия). Активность протеаз определяли по расщеплению казеина по Гаммерстену («EMD Millipore Corp., Billerica», США) с колориметрическим контролем на КФК-3 при длине волны 450 нм (Батоев, 2001).

Кровь брали из подкрыльцовой вены, в количестве 2-3 мл. В качестве антикоагулянта использовался 3,8% раствор цитрата натрия в объемном соотношении с пробой крови 1:10. Пробу центрифугировали при 5000 об/мин в течение 5 минут для отделения плазмы от форменных элементов.

Активность трипсина в плазме крови изучали, используя в качестве субстрата нитроанилид бензоил DL-аргинина (BAPNA), на полуавтоматическом биохимическом анализаторе BS3000P (КНР) кинетическим методом (Вертипрахов, Грозина, 2018). Активность амилазы и липазы в плазме крови выполняли на биохимическом автоматическом анализаторе Chem well 2900 (Т) (США) с использованием соответствующих наборов реагентов Human (Германия).

Статистические методы. Для статистической обработки результатов использовали программное обеспечение JMP Trial 14.1.0, с помощью которого выполняли расчет среднего значения (M) и стандартные ошибки среднего (\pm SEM), определяли достоверность различий по t-критерию Стьюдента. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты. Результаты исследования активности ферментов и биохимических показателей в дуоденальном химусе на фоне инъекций атропина сульфата и разбавленного куриного панкреатического сока (ПС) представлены в таблицах 18 и 19.

Таблица 18

Влияние внутривенной инъекции панкреатического сока на биохимические показатели дуоденального содержимого в сравнении с действием атропина сульфата (подкожно, 1,7 г/кг массы кур)

Показатели	Атропина сульфат		Разбавленный панкреатический сок (1:10)	
	до введения	через 20 мин после инъекции	до введения	через 20 мин после инъекции
Амилаза, мг/(мл.мин)	939±35,7	500±55,7*	960±141,2	973±101,6
Липаза, ед/л	2625±258,9	1109±120,8*	2291±977,2	1835±497,6
Протеазы, мг/(мл.мин)	41±2,3	11±1,8*	38±5,6	19±5,2*
Кальций, ммоль/л	3,4±0,32	3,0±0,30	3,3±0,33	2,5±0,22
Фосфор, ммоль/л	0,5±0,05	0,1±0,01*	0,4±0,08	0,3±0,05

Примечание: * - различия достоверны с состоянием до введения препарата, $p < 0,05$

Результаты показывают, что после инъекции атропина активность протеаз в кишечнике снижается в 3,7 раза. Активность амилазы под влиянием инъекции атропина сульфата снижается в 1,9 раза, а активность липазы снижается за 20 минут в 2,4 раза по сравнению с исходной величиной. Результаты наших исследований согласуются с данными Ц.Ж.Батоева (2001) о том, что раствор атропина сульфата, введенный подкожно курам (1,7 мг на 1 кг живой массы) вызывает уменьшение количества панкреатического сока и активности амилазы и протеаз.

Данные таблицы 15 показывают, что инъекция курам-несушкам разбавленного панкреатического сока оказывает существенное влияние на активность дуоденальных протеолитических ферментов. Спустя 20 минут после внутривенного введения раствора активность протеаз в химусе снижается в 2 раза, при этом активность амилазы и липазы существенно не изменяется. Это свидетельствует об аналогичном характере действия панкреатического сока и атропина на активность протеаз в кишечнике лишь с той разницей, что атропин оказывает свое действие более выражено, чем панкреатический сок. Наблюдается тенденция снижения минеральных веществ в содержимом кишечника: количество кальция уменьшается на 24,3%, фосфора — на 25,0% по сравнению с исходными до инъекции показателями ($p > 0,05$).

Для того чтобы понять механизм регуляции данного физиологического процесса необходимо рассмотреть активность пищеварительных ферментов в плазме крови в сравнительном аспекте с атропином (табл. 19).

Таблица 19

Эффект от внутривенного введения разбавленного панкреатического сока (ПС) в сравнении с атропином на показатели крови кур-несушек

Показатели	Атропина сульфат		Разбавленный панкреатический сок	
	до введения	через 20 мин после инъекции	до введения	через 20 мин после инъекции
Амилаза, ед/л	371±21,8	342±24,1	302±30,5	258±26,3
Липаза, ед/л	31±3,5	30±3,2	30±3,6	25±2,8
Трипсин, ед/л	110±12,7	19±2,5*	121±46,5	228±57,5
Кальций, ммоль/л	1,9±0,22	1,5±0,20	2,5±0,62	1,8±0,18
Фосфор, ммоль/л	1±0,1	0,9±0,09	0,8±0,02	0,8±0,01
Глюкоза, ммоль/л	7,6±0,81	9,8±1,45	10,2±0,75	11,4±1,00

Примечание: * - различия достоверны с состоянием до введения препарата, $p < 0,05$

При введении атропина сульфата наблюдается значительное снижение активности трипсина в плазме крови (на 82,7%), уровень остальных ферментов существенно не изменяется. Это свидетельствует о том, что проникновение трипсина в кровь связано с диаметром кровеносных сосудов либо рецепторами и веществами, определяющими диаметр кровеносных сосудов, например, оксидом азота (Титов В.Ю., Вертипрахов В.Г., Ушаков А.С. и др., 2018), который участвует в проведении нервного импульса парасимпатической нервной системой.

Таким образом, поступление панкреатического сока в кровь (при внутривенном введении) не оказывает влияние на активность панкреатических ферментов в крови, но через 20 мин снижает активность протеаз в 2 раза в дуоденальном химусе. Подкожное введение атропина сульфата способствует уменьшению через 20 минут активности трипсина в крови кур на 83%. Следовательно, из трех панкреатических ферментов протеазы оказывают наиболее выраженное регуляторное действие на физиологическое состояние поджелудочной железы.

Результаты исследования показывают, что у кур существует корреляция между активностью трипсина в крови и количеством потребленного корма ($r=0,52$), что указывает на влияние уровня трипсина в крови на аппетит. В научной литературе описана взаимосвязь между активностью трипсина и

гормоном холецистокинином (ХЦК) (Лапорт, Тримольер, 1971). Известно, ХЦК выступает медиатором в разнообразных процессах, происходящих в организме, в том числе в пищеварении (West S.D., Mercer D.W., 2004). Он является регулятором поведенческих физиологических актов, обладает свойствами антидепрессанта, имеет отношение к эмоциям страха и патогенезу шизофрении и влияет на пищевое поведение человека, вызывая чувство сытости, контролируя аппетит. ХЦК тормозит моторику ЖКТ и секрецию кислоты в желудке и является ингибитором трипсина (Ткаченко Е.В., Варванина Г.Г., 2011; Rehfeld J.F., Friis-Hansen L., Goetze J.P., 2007).

Инъекция разбавленного панкреатического сока оказывает влияние на установленные взаимосвязи между рядом показателей ферментов в кишечнике и крови. Так, коэффициент корреляции между протеазами дуоденального содержимого и трипсином крови равен $r=-0,47$ (до введения панкреатического сока (ПС)) и $r=-0,43$ (после введения ПС), что свидетельствует об обратной устойчивой связи между показателями. В плазме крови наблюдается переход отрицательной связи между трипсином и глюкозой (до введения ПС) ($r=-0,91$) в положительную после введения ПС ($r=0,56$). Корреляция между активностью трипсина и содержанием кальция в крови имеет обратную зависимость $r= - 0,42$ (до введения ПС) и $r= - 0,51$ (после введения ПС), а между трипсином и фосфором – прямую ($r=0,43$ и $r=0,73$, соответственно).

Для того, чтобы исключить зависимость активности трипсина от вводимой внутривенно дозы ферментов и доказать регулирующее действие ферментов панкреатического сока на функциональное состояние организма мы выполнили эксперимент, в котором все инъекции (атропина сульфат и разбавленный панкреатический сок кур) вводили подкожно. Данные опыта представлены в таблице 20.

Таблица 20

Активность дуоденальных пищеварительных ферментов после подкожной инъекции разбавленного панкреатического сока кур

Активность ферментов	Базальная фаза	Постпрандиальная фаза	
		контроль	опыт (инъекция ПС)
Амилаза мг/мл.мин	991±79,7	1250±38,1	1417±46,2*
Протеазы, мг/мл.мин	25±4,1	52±1,5	32±4,6*
Липаза, ед/л	602±92,8	1566±152,3	1425±392,1

Примечание – * различия достоверны по сравнению с контролем, $p \leq 0,05$

Из данной таблицы видно, что после приема корма в контроле в дуоденальном химусе активность амилазы за 20 минут постпрандиальной

фазы возрастает в 1,3 раза, активность липазы — в 2,6 раз, активность протеаз — в 2,1 раза.

Инъекция разбавленного панкреатического сока оказывает существенное влияние на активность протеолитических ферментов в дуоденальном химусе в течение 20 минут, снижая показатель на 38,5% по сравнению с контролем. Активность амилазы в опытной группе увеличивается на 13,3% по сравнению с контролем. Несмотря на значительные изменения дуоденальной ферментативной активности, после инъекции разбавленного панкреатического сока биохимические показатели крови остаются без изменений, за исключением активности щелочной фосфатазы, активность которой снижается после инъекции панкреатического сока на 43,6%, $p < 0,05$ (таблица 21).

Таблица 21

Биохимические показатели и активность пищеварительных ферментов в крови после инъекции курам панкреатического сока

Показатели	Контрольная группа, периоды		Опытная 2 группа, периоды	
	базальный	прандиальный	базальный	прандиальный
Активность трипсина, ед/л	180±25,2	163±9,4	172±28,9	208±22,1
Общий белок, г/л	35,7±1,53	37,9±0,98	32,8±1,75	33,4±1,03
Щелочная фосфатаза, ед/л	2139±337,5	2020±481,1	1988±242,8	1121±202,3*
Глюкоза, ммоль/л	8,1±0,15	8,8±0,67	8,6±0,37	8,2±0,26
Триглицериды, ммоль/л	7,7±1,5	7,4±1,0	7,8±1,1	8,2±1,5
Холестерин, ммоль/л	1,9±0,55	1,6±0,55	1,6±0,30	1,6±0,26

Примечание - * Разница с базальным периодом достоверна, $p < 0,05$

Следует отметить, что активность щелочной фосфатазы в крови значительно ниже по сравнению с панкреатическим соком кур, в котором активность фермента в постпрандиальный период составляет 3492±189,6 ед/л, что превышает показатели крови кур в 1,7 раза и это свидетельствует в пользу того, что секреция происходит в поджелудочной железе или панкреатических протоках, а не рекретируется из крови. Известно, что в крови образование щелочной фосфатазы не происходит, фермент поступает в кровяное русло из тканей и органов (печень, кости и т. д.). Однако вопрос, каким образом щелочная фосфатаза поступает в панкреатический сок остается на сегодняшний день открытым, поскольку в научной литературе сведения относительно наличия щелочной фосфатазы в поджелудочной железе малочисленны (Черкасов В.Г., 1989). Самый высокий показатель

активности фосфатазы отмечается в дуоденальном содержимом, где активность фермента имеет уровень через один час после приема корма - 20613 ± 2055 ед/л, что свидетельствует об интенсивной секреции щелочной фосфатазы клетками стенок кишечника, часть поступает в кишечник с желчью. В результатах наших исследований впервые обнаружена динамика снижения активности щелочной фосфатазы в постпрандиальный период в панкреатическом соке кур-несушек (рисунок 14).

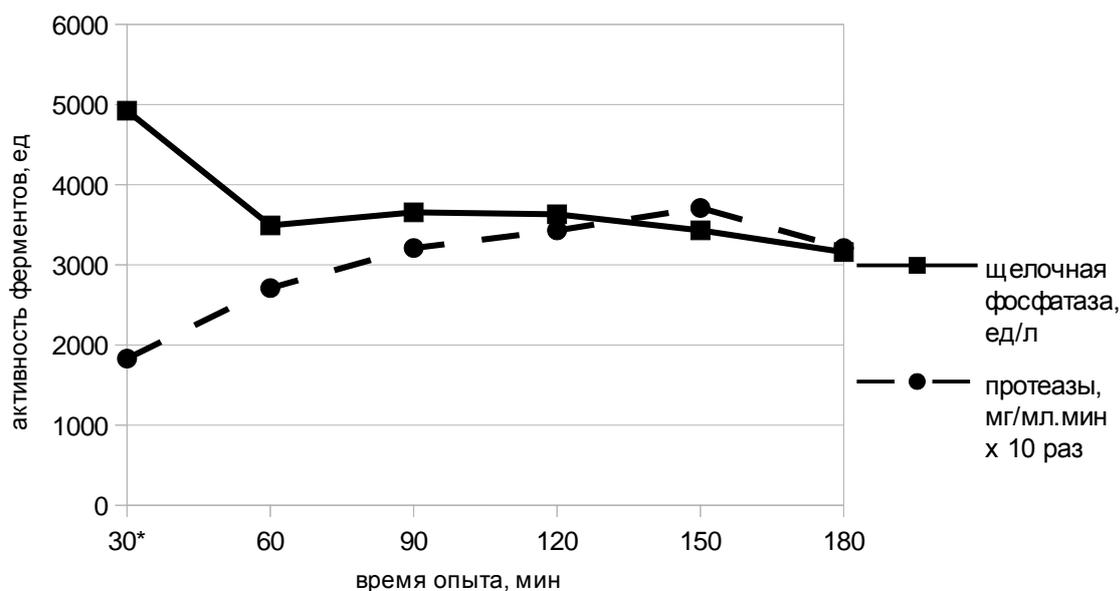


Рис. 14. Динамика активности щелочной фосфатазы и общих протеаз панкреатического сока кур в постпрандиальный период

Примечание - * базальный уровень секреции

Результаты показывают, что активность щелочной фосфатазы в панкреатическом соке кур снижается в постпрандиальную фазу в течение часа на 25,8%. В то время как протеолитическая активность, наоборот, повышается на 75,4% по сравнению с базальным уровнем. Анализ корреляции показывает устойчивую обратную связь между данными показателями ($r=-0,83$).

При парентеральном введении разбавленного панкреатического сока были получены данные, которые свидетельствуют об изменении динамики выделения дуоденальных протеаз после инъекции панкреатического сока, поэтому для уточнения продолжительности ингибирующего влияния на активность протеаз в кишечнике был выполнен эксперимент, продолжительность которого увеличена до трех часов. Результаты представлены на рисунке 15.

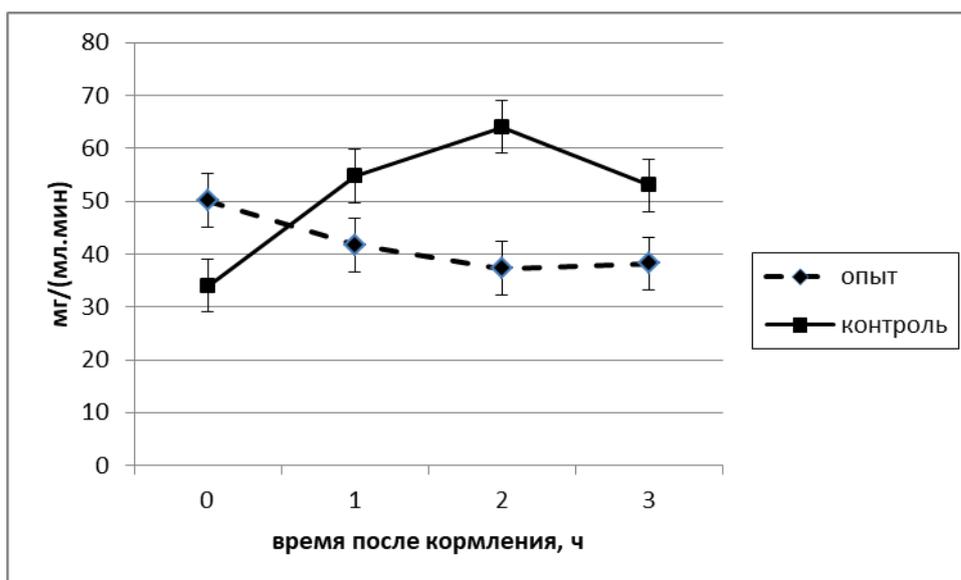


Рис. 15. Динамика активности протеаз дуоденального химуса после внутримышечной инъекции курам-несушкам разбавленного панкреатического сока

Данные показывают, что в контроле корм является мощным стимулом для выделения протеолитических ферментов в кишечник, активность которых возрастает в течение двух часов после приема корма в 1,9 раза, а затем к третьему часу активность фермента снижается на 15,6% от максимальной активности. При внутримышечном введении ПС курам наблюдается изменение динамики активности общих протеаз, кривая которой существенно не изменяется на протяжении трех часов после инъекции препарата, что связано с отсутствием аппетита у кур. Аналогичным образом представлена динамика трипсина в плазме крови, которая через три часа после инъекции ПС составляет $207 \pm 52,0$ ед/л, что соответствует исходному уровню активности фермента ($188 \pm 38,5$ ед/л).

Следовательно, внутримышечное введение панкреатического сока оказывает негативное влияние на активность пищеварительных ферментов в кишечнике, вызывает снижение аппетита на определенное время (около трех часов), после чего состояние восстанавливается. Введение дополнительного количества протеолитического фермента нарушает сложившийся регуляторный механизм между активностью трипсина в крови и ферментами поджелудочной железы, что противоречит результатам корреляции между показателями потребления курами корма и активностью трипсина в крови ($r = 0,52$). В плазме крови даже при внутривенной инъекции ПС активность трипсина существенно не изменяется. Как было показано ранее (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г, Титов В.Ю., Грозина А.А., 2018), прием корма птицей повышает активность фермента в течение первого часа почти в 2 раза в плазме крови. Следовательно, основным механизмом повышения трипсина в

крови является возбуждение парасимпатической нервной системы и связанной с этим активацией рецепторов в стенке кровеносных сосудов, чувствительных к протеазам, что отмечается в сложнорефлекторную фазу регуляции секреции.

4.4 Регуляция панкреатической секреции трипсином

В лаборатории И.П. Павлова было показано, что при потере сока поджелудочной железы фистульными собаками в первое время наблюдается гиперсекреция железы, а интрадуоденальное введение сока тормозит её секрецию. Это обратное или возвратное торможение секреции нашло подтверждение в опытах на крысах, морских свинках, кошках, собаках, у продуктивных животных и человека (Коротько Г.Ф., Восканян С.Э., 2001; Liddle R.A., 2006). Было установлено, что эффект торможения панкреатической секреции вызывают интрадуоденально введённые протеазы (трипсин, химотрипсин и их зимогены), а это торможение снимает ингибитор трипсина (Коротько Г.Ф., Байбекова Г.Д., 1989). Специфичность и высокая селективность обратного торможения секреции трипсина была показана опытами, в которых в дуоденум вводился искусственный специфичный для трипсина субстрат – БАПНА (бензоил-аргинин-пара-нитроанилид) и он повышал активность только трипсина (Коротько Г.Ф., Байбекова Г.Д., 1989).

Результаты исследования на курах (Fisinin V. I., Vertiprakhov V. G., Titov V. Yu., Grozina A. A., 2018), представленные в таблице 21, показывают, что прием корма после 14-часового голодания вызывает наиболее существенные изменения в активности трипсина. Активность амилазы и липазы в плазме крови после приема корма достоверно не изменяется. Причем интервал после приема корма имеет значение: наибольшее увеличение активности трипсина в крови отмечается через 30 и 60 мин после приема корма (на 66.0—67.1 %) по сравнению с базальным уровнем активности. Через 180 мин после приема корма активность трипсина в крови снижается на 24.8 % по сравнению с показателем после 30-минутного воздействия корма на пищеварительную систему птицы (см. рисунок 16).

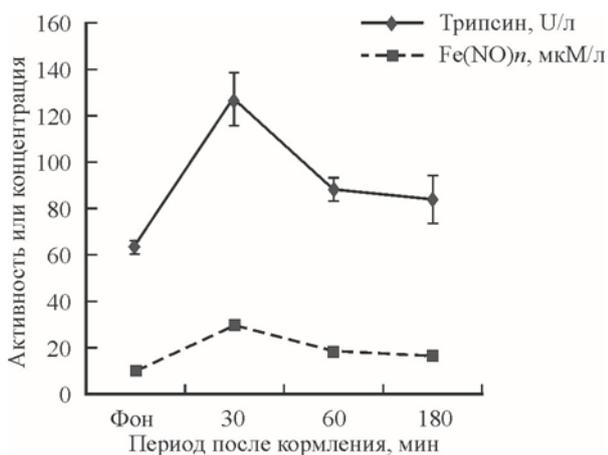


Рис. 16. Динамика активности трипсина и содержание Fe(NO)n после приема корма у петушков (Fisinin V. I., Vertiprakhov V. G., Titov V. Yu., Grozina A. A., 2018)
 Обозначения: по оси абсцисс — период после кормления, мин; по оси ординат — единицы активности трипсина (U/L) и FE(NO)n, мкМ/л. Сплошная линия — динамика активности трипсина, пунктиром — содержание Fe(NO)n.

Таблица 21

Активность пищеварительных ферментов (U/L) и показатели Fe(NO)n (мкМ/л) в крови петухов породы Леггорн до и после приема корма (M±m, n=20)

Показатель	Трипсин, U/л	Амилаза, U/л	Липаза, U/л	Fe(NO)n, мкМ/л
До кормления	76 ± 2.3	277 ± 55.1	14 ± 0.8	11.8 ± 0.8
Через 30 мин после приема корма	127 ± 11.4	337 ± 55.1	12 ± 0.6	29.8 ± 2.0
Процент к фону	167.1*	121.7	85.7	252.5*
До кормления	53 ± 2.8	278 ± 19.1	19 ± 1.2	10 ± 0.8
Через 60 мин после приема корма	8 ± 4.6	270 ± 24.8	18 ± 1.7	18.6 ± 1.9
Процент к фону	166.0*	97.1	94.7	184.4*
До кормления	59 ± 3.3	324 ± 55.4	16 ± 0.9	12.4 ± 1.2
Через 180 мин после приема корма	84 ± 9.6	477 ± 123.1	14 ± 1.3	17.2 ± 1.8
Процент к фону	142.3	147.2	87.5	138.7*

(Fisinin V. I., Vertiprakhov V. G., Titov V. Yu., Grozina A. A., 2018)

Таким образом, прием корма достоверно повышает активность трипсина и содержание доноров NO в плазме крови петухов максимально через 30 мин после кормления, а затем постепенно показатели снижаются, приближаясь через 180 мин после приема корма к исходному уровню.

Результаты эксперимента не согласуются с результатами исследований (Laporte, J.C., Tremolieres J., 1971; Коротько Г.Ф., Байбекова Г.Д., 1989), которые показали обратную зависимость трипсина в крови от показателей

панкреатического сока в постпрандиальную секрецию. Следовательно, интерпретировать такие результаты можно по-разному.

Анализируя экспериментальные данные панкреатической секреции у сельскохозяйственных животных (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., 2018; Lebedev S.V., Sheida E.V., Vertiprakhov V.G. et al., 2019; Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Харитонов Е.Л., Грозина А.А., 2019) можно констатировать, что в опытах с хронической фистулой поджелудочной железы происходят изменения панкреатической секреции при приеме пищи, связанные с составом рациона. Обнаруженные при ультраструктурном анализе секреторного цикла своеобразные биполярные островково-ацинарные клетки (Пермяков Н.К., Подольский А.Е., Титова Г.П., 1973), обладающие секреторной и инкреторной функцией, позволяют предположить возможность одновременного поступления трипсиногена как в панкреатический проток, так и в кровяное русло. Поскольку в научной литературе нет четкого объяснения механизма адаптации панкреатической секреции к постпрандиальной фазе и составу рациона, мы предлагаем считать **трипсин сигнальной молекулой**, которая может обеспечить срочную адаптацию активности трипсина за счет второго пула (из крови) к составу белковой части рациона. Подтверждением этой гипотезы могут служить изменения, происходящие в структурах: ПАР-2 рецепторов, которые находятся в кишечнике, активируются трипсином, регулируют процессы в клетке; возбуждение в парасимпатических нервах, которые увеличивают постпрандиальную секрецию в первые 30 минут (рис.15), что подтверждено результатами электрофизиологических исследований (King V.F., Love J.A., Szurszewski J.H., 1989), купируются атропином (Коротько Г.Ф., Восканян С.Э., 2001); дуоденум, где установлена строгая специфичность обратного торможения в поджелудочной железе при поступлении в неё субстрата трипсина (БАПНА). Повышение в постпрандиальную фазу трипсина в крови и одновременно в панкреатическом соке связано с повышением доноров NO в плазме крови, что согласуется с данными о том, что оксид азота (NO) как нейротрансмиттер и вторичный мессенджер отнесен к числу стимуляторов секреции ациноцитов – панкреатического ферментовыделения (Molero X., Guarner F., Salas A. et al., 1995; Konturek S.J., Pepera J., Zabielski K. et al., 2003). Существует мнение о том, что постпрандиальный эффект повышения трипсина может нивелироваться за счет депонирования гидролаз сосудистым эпителием (Коротько Г.Ф., 2016,2017). Хотя известно (Замолотчикова Т.С., 2012), что основным местом секреции трипсина является поджелудочная железа, и логичнее предположить, что островково-ацинарные клетки ткани железы

(Пермяков Н.К., Подольский А.Е., Титова Г.П., 1973) способны секретировать и поставлять в кровеносное русло трипсин в постпрандиальный период. Известно, что панкреатический сок (запальный) начинает выделяться сразу после приема пищи в дуоденум и, по-видимому, выделяемые в первые 30 минут после приема пищи панкреатические ферменты возвращаются в кровотоки в связи незначительным количеством субстрата в дуоденуме. Физиологическая роль трипсина в организме до конца ещё не изучена, но его роль четко показана в одном из обзоров (Ramachandran R., Hollenberg M.D., 2008): «Протеиназы нужно теперь считать важными гормон подобными веществами, сигнализирующими клеткам и тканям о многих переменах в норме и патологии. С признанием сигнальной роли протеиназ будет развиваться их биология и физиология и нас ждут захватывающие события в этой области».

5 АДАПТАЦИЯ СЕКРЕТОРНОЙ ФУНКЦИИ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ КУР К ИНГРЕДИЕНТНОМУ СОСТАВУ РАЦИОНА

Вопрос об адаптации поджелудочной железы к качеству питания у животных обсуждается до настоящего времени. Существует мнение о параллельных изменениях активности ферментов в соке поджелудочной железы. Согласно гипотезе параллельной секреции на любую пищу поджелудочная железа изменяет активность ферментов в одних и тех же пропорциях, независимо от компонентов пищи (Фомина Л.С., 1974). Такие результаты были получены на собаках, теряющих панкреатический сок, у которых способность поджелудочной железы приспособлять ферментативный состав секрета к характеру пищи в значительной степени нарушена. Подобные нарушения возникают при заболеваниях органов пищеварения, а также при избыточном поступлении питательных веществ, в частности, жиров. Однако имеется большое количество экспериментальных данных, указывающих на способность поджелудочной железы изменять активность ферментов и сокоотделение, исходя из состава потребляемой пищи (Keller J., Layer P., 2005; Morisset J., 2014), в том числе у птиц (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г. и др., 2018, 2019). Доказательства приспособления пищеварительных желез к качеству пищи получены с помощью современных методов в процессе синтеза, транспорта и выделения зимогенных гранул как на уровне отдельных ацинарных

клеток, так и ацинусов топографически разных участков железы (Пермяков Н.К., Подольский А.Е., Титова Г.П., 1973). В настоящее время все больше внимания уделяется молекулярно-генетическим подходам в изучении секреторной функции поджелудочной железы. Показано, что адаптация поджелудочной железы представляет собой диетическую регуляцию экспрессии генов: пищевые субстраты изменяют синтез и уровни мРНК соответствующих пищеварительных ферментов, однако механизмы данного процесса остаются пока без объяснения. Введение в кишечник телят казеина приводило к увеличению потока белка в тонком кишечнике, что повышало массу поджелудочной железы и, следовательно, общую активность альфа-амилазы и трипсина в поджелудочной железе. Экспериментальный метод на животных с канюлей, позволяющей получать панкреатический сок *in vivo* в период опытов, а в остальное время – направлять его в кишечник, является основным в изучении внешнесекреторной функции поджелудочной железы у животных. Однако из-за методической трудности получения чистого панкреатического сока данные об адаптации секреторной функции сельскохозяйственных животных малочисленны и разноречивы. В прошлом веке академиком И.П. Павловым был разработан метод получения панкреатического сока у собак, были получены экспериментальные данные по вопросам адаптации панкреатической секреции к хлебу, молоку, мясу. Позднее на сельскохозяйственных животных изучались вопросы адаптации панкреатической секреции к различным кормам и добавкам, изучение влияния на панкреатическую секрецию отдельных ингредиентов корма позволяют расширить познания адаптационных возможностей секреторной функции поджелудочной железы. Эти вопросы остаются актуальными для птицы, поскольку определяют эффективность использования кормовых средств и методы её коррекции.

5.1 Адаптация секреторной функции поджелудочной железы птиц к белковому компоненту рациона

В экспериментах на курах Хайсекс белый в возрасте 28-46-недель с хронической фистулой панкреатического протока (по Ц.Ж. Батоеву, 2001) были получены данные о секреторной функции поджелудочной железы при замене в рационе соевого жмыха на подсолнечный (табл.22).

**Секреторная функция поджелудочной железы кур
при использовании в рационе разных по ингредиентному составу
кормов (n=20, M±m)**

№ п/п	Показатели	Периоды		Отношение к контролю, %
		Контрольный (белковый компонент – соевый жмых)	Опытный (белковый компонент – подсолнечный жмых)	
1.	Количество панкреатического сока за опыт, мл	8,4±0,32	7,6±0,24	-9,5
2.	Активность ферментов в 1 мл сока			
2.1.	Амилаза, мг/(мл·мин)	4620±253,1	4855±290,0	+5,1
2.2.	Липаза, мкмоль/(мл·мин)	6,5±0,51	8,7±0,62*	+33,8
2.3.	Протеазы, мг/(мл·мин)	267±17,9	342±61,3*	+28,1
3.	Общий белок, г/л	31,4±0,83	33,0±1,70	+5,1
4.	Кальций, ммоль/л	2,7±0,03	2,8±0,03	+3,7
5.	Фосфор, ммоль/л	0,9±0,06	0,9±0,05	-

Примечание: * разница достоверная по сравнению с контролем, $p < 0,05$

Результаты исследований показали, что при замене корма, содержащего соевый жмых на подсолнечный, происходило увеличение сырого жира на 1,4%, при этом липолитическая активность повышалась на 33,8%, что было обусловлено, по-видимому, качеством жира в подсолнечном жмыхе. Активность протеаз возрастала на 28,1% в результате изменения аминокислотного состава протеина и повышения сырого протеина в корме на 0,5%. Количество панкреатического сока при замене ингредиентов рациона оставалось на прежнем уровне. По данным Коротько Г.Ф. (2009) различие продуцентов жидкой части секрета и электролитов дуктулоцитами и центральными ациноцитами, а ферментов - ациноцитами, объединенными в ацинусы, позволяет варьировать соотношение в секрете его дуктулоцитарного и ацинарного компонентов. Соответственно можно выделить селективные и генерализованные стимуляторы и ингибиторы секреции поджелудочной железы. Первые преимущественно изменяют секреторную активность дуктулоцитов или ациноцитов, вторые - тех и других. Большинство действуют на оба типа панкреатитов. Но они имеют разные пороги их возбуждения или торможения, поэтому высокие дозы лигандов обеспечивают генерализованный эффект разной выраженности, а вероятность селективного эффекта больше при низких дозах лиганда. Известны следующие стимуляторы панкреатической секреции: секре-

тин, вазоактивный интестинальный полипептид (ВИП), ацетилхолин (АХ), холецистокинин (ХЦК), нейротензин, гастрин-рилизинг пептид (ГРП), инсулин, энкефалин, гастрин; ингибиторы: глюкагон, субстанция Р, простагландин Е, панкреатический полипептид (ПП), пептид УУ, вазопрессин, кальцитонин, кортикотропин, адреналин. Секретию ациноцитов стимулируют: АХ, ХЦК, ПП, субстанция Р, секретин, ВИП, оксид азота (N0), норадреналин (0-адренорецепторы [121]), гистамин (H1 и H2-рецепторы); ингибируют: глюкагон, соматостатин, энкефалин, кальцитонин, кальцитонинген-рилизинг пептид, желудочный ингибирующий пептид (ЖИП), ПП, кортикотропин, полипептиды У и УУ, норадреналин (а-адренорецепторы) (Климов П.К., Фокина А.А., 1987).

В эксперименте механизм приспособления панкреатических ферментов к изменяющемуся составу рациона характеризует динамика секреторной функции поджелудочной железы после кормления, которая позволяет определить фазы регуляции органа в постпрандиальный период (табл.23).

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что в динамике выделения панкреатического сока после приема корма наблюдаются отличия при использовании в рационе кур разных комбикормов в первый и четвертый период. Связано это со сложнорефлекторной и нейрохимическими фазами регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы (Батоев Ц.Ж.,2001). Установлено, что в регуляции панкреатической секреции участвует трипсин, активность которого коррелирует с нитрозильными комплексами железа (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Титов В.Ю., Грозина А.А., 2018).

Таблица 23

Динамика выделения сока и ферментов поджелудочной железы кур при использовании в рационе разных по составу кормов (n=20, M±m)

Периоды опыта	Количество панкреатического сока, мл	Активность ферментов		
		амилаза, мг/(мл·мин)	липаза, мкмоль/(мл·мин)	протеазы, мг/(мл·мин)
0-30 минут (до кормления)	$\frac{1,0 \pm 0,07}{0,6 \pm 0,06^*}$	$\frac{2570 \pm 434,0}{3070 \pm 441,7}$	$\frac{5,3 \pm 0,65}{7,3 \pm 0,58^*}$	$\frac{108 \pm 17,5}{92 \pm 20,8}$
30-60 минут (прием корма)	$\frac{1,4 \pm 0,13}{1,3 \pm 0,09}$	$\frac{4600 \pm 266,7}{4880 \pm 372,3}$	$\frac{8,1 \pm 1,24}{8,8 \pm 0,57}$	$\frac{240 \pm 16,5}{347 \pm 25,3^*}$
60-90	$\frac{1,5 \pm 0,07}{1,6 \pm 0,09}$	$\frac{5101 \pm 216,5}{5240 \pm 494,3}$	$\frac{7,3 \pm 0,95}{10,7 \pm 0,92^*}$	$\frac{291 \pm 20,2}{416 \pm 37,7^*}$
90-120	$\frac{1,6 \pm 0,06}{1,3 \pm 0,08^*}$	$\frac{4954 \pm 398,5}{4880 \pm 377,0}$	$\frac{6,6 \pm 1,35}{9,7 \pm 1,16}$	$\frac{308 \pm 22,7}{417 \pm 31,5^*}$
120-150	$\frac{1,5 \pm 0,08}{1,5 \pm 0,08}$	$\frac{5018 \pm 453,2}{5181 \pm 353,3}$	$\frac{4,8 \pm 1,60}{9,3 \pm 0,69^*}$	$\frac{308 \pm 24,5}{394 \pm 32,5}$
150-180	$\frac{1,4 \pm 0,07}{1,3 \pm 0,07}$	$\frac{5479 \pm 246,0}{6300 \pm 363,7}$	$\frac{6,7 \pm 1,32}{10,2 \pm 1,08}$	$\frac{344 \pm 25,2}{422 \pm 28,3}$

Примечание: в числителе - показатели контрольного корма, содержащего соевый жмых, в знаменателе – опытного корма, содержащего подсолнечный жмых

Наиболее выраженные изменения в ферментативном спектре при замене белкового компонента в корме наблюдаются в активности липазы: увеличение наблюдается в базальный период (до кормления) на 37,7%, в третий период, обусловленный сложнорефлекторной фазой регуляции панкреатической секреции, на 46,6%, в пятый период, связанный с нейрорхимической фазой регуляции секреции – на 93,7%. Это указывает на долговременную адаптацию к подсолнечному жмыху, который вызывает усиление липолитической активности, главным образом, в нейрорхимическую фазу регуляции, в период, когда расщепленные в желудке кормовые массы начинают поступать в двенадцатиперстную кишку, стимулируя выделение секретина и холецистокинина.

Протеолитическая активность при использовании в рационе кур опытного комбикорма усиливается во второй, третий и четвертый периоды опыта, которые соответствуют сложнорефлекторной фазе регуляции панкреатической секреции. В этот период наблюдается более сильный секреторный ответ поджелудочной железы на кормление (активность возрастает в 3,8 раза по сравнению с базальным уровнем), что обусловлено, по-видимому, лучшими вкусовыми качествами опытного корма.

Феномен непараллельной секреции после нервных, гуморальных или пищевых стимулов морфологически впервые описал S.S.Rothman (2002). С ним многие не согласились. Между тем, S.S.Rothman (1974,1977,1991) указывал, что решение этого вопроса способствовало бы не только раскрытию механизмов регуляции, но и представляло возможность сознательного управления специфической секрецией ферментов при различных состояниях организма. В дальнейшем ряд работ, выполненных на экспериментальном материале животных, подтвердили непараллельную секрецию ферментов на эндогенно освобождаемые или экзогенно вводимые стимулирующие или ингибирующие вещества (Фисинин В.И., Егоров И.А., Вертипрахов В.Г. и др., 2017; Можейко Л.А., 2017). В настоящее время концепция непараллельной постпрандиальной секреции панкреатических ферментов получила признание большинства ученых. В научной литературе имеются единичные работы, которые указывают на отсутствие адаптации панкреатической секреции при у быков, когда отмечается снижение протеолитической активности сока при увеличении протеина в рационе (Алиев А.А., Алиева З.М., 2010). Механизмы мультипараметрической рецепции свойств содержимого ЖКТ разные. Нейрорецепция сенсорными нейронами, окончания дендритов которых локализованы в оболочках этих органов, обеспечивает механорецепцию полостного давления, сокращений стенки кишки, перемещения содержимого; хеморецепцию рН, осмотического давления нутриативных и ферментных свойств химуса;

температуры. В рецепции и передаче информации о свойствах содержимого ЖКТ участвуют различного типа эпителиоциты, в том числе энтериноциты слизистых оболочек. При этом используется паракринно-нейронно-проводниковый путь, рецепция в котором производится энтериноцитом, его регуляторный пептид действует на рецепторы сенсорного нейрона, а он импульсно передает информацию в соответствующие управляющие нервные структуры и панкреатиты железы. В телегормональном механизме передачи информации используется системный и региональный кровоток. Наконец, носителями гуморальной информации выступают всосавшиеся нутриенты, действующие на управляющие механизмы и панкреатиты.

Экзокринная функция поджелудочной железы коррелирует с переваримостью питательных веществ корма. Анализ переваримости и доступности питательных веществ кормов показывает (табл. 26), что замена соевого жмыха подсолнечным ухудшила переваримость клетчатки на 12,3%, сухого вещества корма – на 1,5%, протеина – на 1,4%, метионина на – 1,4%. Сырой жир с добавкой в корм подсолнечного жмыха взамен соевого переваривался лучше на 3,5% ($p \leq 0,05$), что согласуется с липолитической активностью сока поджелудочной железы.

Получение чистого панкреатического сока у кур является результатом уникальной операции по трансплантации панкреатического протока в другое место кишечника, поэтому в научной литературе данные об его физико-химических свойствах малочисленны. Анализ содержания в соке поджелудочной железы общего белка, кальция и фосфора не выявил различий между влиянием контрольного и опытного корма (табл.24), но изучение динамики этих показателей после кормления позволили определить некоторые закономерности в секреторном процессе железы (табл. 24).

Таблица 24

Динамика содержания общего белка, кальция и фосфора в соке поджелудочной железы кур при использовании в рационе разных по составу кормов (n=20; M±m)

Периоды опыта	Контроль			Опыт		
	общий белок, г/л	кальций, ммоль/л	фосфор, ммоль/л	общий белок, г/л	кальций, ммоль/л	фосфор, ммоль/л
0-30 минут (до кормления)	25,9±0,93	2,7±0,08	1,0±0,17	28,3±2,73	2,9±0,03	1,0±0,15
30-60 минут (прием корма)	30,8±1,50	2,6±0,06	0,7±0,06	32,6±1,57	2,8±0,03	0,8±0,09
60-90	31,3±0,87	2,7±0,03	0,7±0,08	36,1±2,24	2,8±0,03	0,9±0,21
90-120	32,3±1,22	2,8±0,08	0,7±0,11	34,4±1,97	2,8±0,04	1,0±0,19
120-150	33,7±1,02	2,7±0,04	0,8±0,08	33,1±1,87	2,9±0,03	0,9±0,09
150-180	34,3±1,91	2,7±0,03	1,4±0,19	33,7±1,56	2,9±0,04	0,9±0,1

Из данной таблицы видно, что общий белок в панкреатическом соке имеет тенденцию повышаться после приема корма (на 15,2-19,2%, $p < 0,05$), аналогичная динамика отмечается в активности ферментов поджелудочной железы. Зависимость количества органических веществ в панкреатическом соке кур была установлена в исследованиях проф. Смолина С.Г. (37). Содержание фосфора, наоборот, незначительно понижается ($p > 0,05$) через 30 минут после кормления.

Таким образом, на основании экспериментальных данных можно сделать следующее заключение. Секреторная функция поджелудочной железы кур адаптируется к качеству принимаемого корма: при замене в рационе кур соевого жмыха на подсолнечный, что приводит к увеличению количества сырого жира в рационе на 1,4% активность липазы панкреатического сока возрастает на 33,8%; незначительное увеличение сырого протеина в корме (на 0,5%) и содержание в нем аминокислот на 2,1% вызывает увеличение протеолитической активности на 28,1% по сравнению с фоновым уровнем;

Долговременная адаптация панкреатической секреции к новому корму отражается, главным образом, на базальной секреции, которая при повышении сырого жира в корме увеличивается на 37,7%. Срочная адаптация хорошо выражена в постпрандиальный период, обусловленный сложнорефлекторной и нейрохимической фазами регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы, в который происходит повышение активности липазы соответственно на 46,6 и 93,7%. Отмечена тенденция повышения содержания общего белка в панкреатическом соке после кормления, что идет параллельно с увеличением в нем активности панкреатических ферментов.

Эксперименты на сложнооперированных курах с хронической фистулой панкреатического протока (по Батоеву) показали, что адаптация к корму, содержащему трудногидролизуемые компоненты, происходит, главным образом, за счет изменения ферментативной активности, а не количества панкреатического сока (табл.25).

Таблица 25

Экзокринная функция поджелудочной железы у кур породы леггорн в зависимости от качества потребляемого комбикорма ($n = 20, M \pm m$)

Показатель	1-я курица		2-я курица	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Количество панкреатического сока за опыт, мл	5,4±0,49	6,8±0,50	7,0±0,31	8,8±1,15
Активность:				
амилазы, мг/мл.мин	3400±240,8	3534±187,5	1984±86,1	2800±530,7

липазы, мкмоль/мл.мин	7,8±0,39	9,8±0,49*	11,5±0,77	13,5±74,60*
протеазы, мг/мл.мин	257±18,4	200±14,4*	164±11,4	105±5,3*
Соотношение амилазы к протеазам	13:1	18:1	12:1	27:1

Примечание: * Различия с контролем статистически значимы при $p < 0,05$.

Секрция большего количества ферментов, необходимых для переваривания поступающей пищи (и, как следствие повышение их концентрации в панкреатическом соке), — по-видимому, наиболее совершенный тип специфических ферментных адаптаций поджелудочной железы. При невозможности (по каким-либо причинам) осуществить специфическую адаптацию в организме реализуется менее экономный и менее специфический механизм — увеличивается количества секретируемого сока. Во втором случае количество ферментов может не так строго соответствовать качеству рациона. В опыте с введением в рацион трудногидролизуемого компонента (отруби пшеничные) в количестве 13,8%, уменьшением сырого протеина на 2,0% наблюдалось снижение протеолитической активности панкреатического сока на 22-36 %, активности протеаз в химусе подвздошной кишки — на 34 % по сравнению с контролем. Анализ баланса аминокислот в кормах и содержимом подвздошной кишки указывает на то, что при использовании более питательного комбикорма процесс усвоения аминокислот в пищеварительном тракте птицы происходит значительно эффективнее: количество свободных аминокислот в содержимом подвздошной кишки при использовании в рационе контрольного корма было выше на 2 % по сравнению с опытным вариантом, что обусловлено, прежде всего, высокой ферментативной активностью пищеварительных соков и аппетитом кур.

На цыплятах-бройлерах с илеальной фистулой были получены данные по замене белковой части рациона (рыбной муки) на препарат из личинок мух с содержанием сырого протеина не менее 62 %. Целью исследования была оценка видимой и стандартизированной илеальной усвояемости (standardized ileal digestibility, SID) белкового концентрата на основе личинок мух *Lucilia spp.* в составе экспериментального корма и морфологических и биохимических показателей крови, получавшей его птицы. Монобелковый рацион включал белковый концентрат из личинок мух, декстрозу, клетчатку и витаминно-минеральный премикс. Значения стандартизированной илеальной усвояемости рассчитывали с учетом эндогенных потерь аминокислот. В результате эксперимента определены следующие значения стандартизированной илеальной усвояемости: для лизина, метионина, треонина, аргинина, изолейцина, лейцина, валина, гистидина и фенилаланина они составили соответст-

венно 82,9; 86,6; 80,4; 89,5; 80,0; 81,9; 79,9; 82,9 и 85,7 %. Установлено, что кажущаяся фекальная усвояемость аминокислот белкового концентрата из личинок мух находилась на уровне 84,28%, а кажущаяся илеальная усвояемость – на уровне 79,30%. Применение кормовой добавки положительно повлияло на биохимические и морфологические показатели крови бройлеров: активность аланинаминотрансферазы достоверно ($p < 0,05$) повышалась на 23,5 %, аспартатаминотрансферазы — снижалась на 24,6 % ($p < 0,05$), что указывает на преобладание в организме бройлеров анаболических процессов над катаболическими. Также по сравнению с контролем достоверно ($p < 0,05$) возрастало содержание общего белка в крови (на 20,0 %) и гемоглобина (на 4,2 %), что обусловлено активацией метаболизма. Применение коэффициента стандартизированной илеальной усвояемости позволяет более точно балансировать рацион по усвояемым аминокислотам, наиболее полно учитывать потребность птицы в аминокислотах и снизить выделение азота в окружающую среду за счет оптимизации доли белкового компонента в рационе.

5.2 Адаптация секреторной функции поджелудочной железы кур к липидному компоненту

Для обеспечения высокой продуктивности птицы необходимы полноценные комбикорма, сбалансированные по всем лимитирующим питательным веществам. Жиры являются одним из важных незаменимых компонентов питания животных, энергетический и пластический материал, источник эссенциальных полиненасыщенных кислот, жирорастворимых витаминов и других биологически активных соединений (Селина Т.В., 2015). Физиологическая роль жиров в питании обусловлена их многообразной функцией в организме (Осепчук Д.В., Мартынеско Е.А. Селина Т.В., 2016). Результаты исследования экзокринной функции поджелудочной железы кур при замене в рационе подсолнечного нерафинированного масла на соевое, рапсовое или льняное показывают, что деятельность железы адаптируется к каждому из добавленных растительных масел (табл.26).

Экзокринная функция поджелудочной железы кур-несушек при использовании на фоне базового рациона разных растительных масел

Показатели	Условия опыта			
	Базовый корм + 2,6% подсолнечного масла (контроль)	Базовый корм + 2,6% соевого масла (опыт 1)	Базовый корм + 2,6% рапсового масла (опыт 2)	Базовый корм + 2,6% льняного масла (опыт 3)
Среднее количество панкреатического сока за 180 минут опыта, мл	3,5±0,13	3,8±0,13	3,5±0,14	3,4±0,16
Средняя активность ферментов в 1 мл панкреатического сока				
Амилаза, мг/мл.мин	9254±440,3	6531±381,4*	6014±467,7*	7685±376,8*
Липаза, мкмоль/л.мин	21345±652,8	12347±594,8*	9048±486,4*	17264±1000,2*
Протеазы, мг/мл.мин	391±16,0	400±14,2	401±18,4	415±23,5
Средняя суммарная активность ферментов за 180 минут опыта				
Амилаза, мг/мл.мин	34878±2347,3	26210±1882,9*	23652±2424,2*	25847±1221,4*
Липаза, мкмоль/л.мин	78435±6174,7	49959±2787,3*	32370±2956,5*	58148±2882,9*
Протеазы, мг/мл.мин	1475±79,8	1528±62,8	1386±49,3	1354±69,8
Щелочная фосфатаза, ед/л	5707±321,5	12159±566,0*	3961±188,1*	10791±423,6*

При использовании в рационе кур-несушек разных растительных масел количество панкреатического сока за опыт существенно не изменяется. Наибольшая липолитическая активность отмечается в контрольный период при использовании подсолнечного масла. При замене его на соевое масло активность липазы уменьшается на 42,2% ($p < 0,05$). При использовании в рационе кур рапсового масла активность липазы становится ниже на 57,6% по сравнению с контролем ($p < 0,05$), при использовании льняного масла – на 19,1% ($p < 0,05$). Следовательно, активность липазы адаптируется к растительному маслу. Активность амилазы также изменяется при использовании различных

масел, но при добавке подсолнечного масла наблюдается наибольшая активность. При использовании соевого масла амилалитическая активность в единице панкреатического сока снижается на 31,6% ($p < 0,05$), рапсового масла – на 35,1% ($p < 0,05$), льняного масла – на 17,0% ($p < 0,05$) от контрольного периода. Наблюдается параллелизм в изменении амилазы и липазы при добавке в корм определенного масла. Причем, самый низкий уровень по активности амилазы и липазы имеет рапсовое масло, далее идет с увеличением – соевое, льняное и подсолнечное. Сказать однозначно нельзя, почему рапсовое масло имеет столь низкую стимулирующую активность в отношении панкреатических ферментов. По-видимому, это связано с наличием большого числа ненасыщенных жирных кислот, которые представлены в основном олеиновой кислотой (66,5 ед). Соотношение в данном случае ненасыщенных и полиненасыщенных жирных кислот к насыщенным кислотам составляет 11/1. При использовании подсолнечного масла соотношение ненасыщенных к насыщенным кислотам – 8/1, соевого – 5/1, льняного – 9/1. Согласно литературным данным (40), по уровню олеиновой кислоты рапсовое масло имеет самый высокий показатель среди жирных кислот. Известно (41), что на отложение жира в организме бройлеров оказывает соотношение омега-6 кислот к омега-3. В данном случае наиболее оптимальное соотношение имеет рапсовое масло – 3/1, подсолнечное масло характеризуется очень высоким соотношением данных жирных кислот – 1420/1, соевое масло – 9/1, а льняное, наоборот, содержит избыток омега-3 кислот в 5 раз по сравнению с омега-6.

Механизм влияния растительных масел на экзокринную функцию поджелудочной железы наиболее полно раскрывается при анализе динамики активности липазы в постпрандиальный период (рис.17).

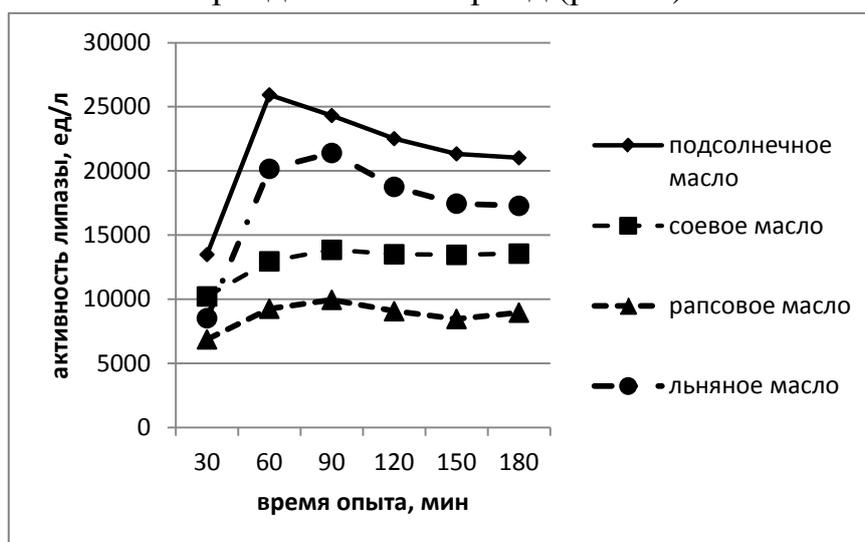


Рис. 17. Динамика активности липазы кур-несушек после приема корма при использовании различных растительных масел в рационе

Анализ динамики активности липазы показывает, что базальная активность самая низкая при использовании рапсового масла. Это указывает на то, что масло, полученное из рапса путем холодного отжима, не оказывает сильного стимулирующего действия в сложнорефлекторную фазу регуляции на экзокринную функцию поджелудочной железы. Прием корма с указанным маслом усиливает в постпрандиальную фазу секрецию фермента в 1,4 раза в течение 60 минут, а в последующем активность находится примерно на одном уровне до конца опыта (180 минут). Это связано, по-видимому, с вкусовыми характеристиками рапсового масла, а также состоянием эмульсии масла в пищеварительном канале, поскольку установлено положительное влияние типа жира и эмульгаторов на липидный обмен у уток (Gu Z., Mu H., Shen H., Deng K., Liu D., Yang M., Zhang Y., Zhang W., Mai K., 2019). Аналогично выглядит кривая, отражающая динамику активности липазы при использовании в корме соевого масла.

В отличие от предыдущих кривых динамика липазы при использовании льняного масла характеризуется резким увеличением активности в сложнорефлекторную фазу регуляции работы панкреас, активность фермента в первые 60 минут после приема корма увеличивается в 2,5 раза, в дальнейшем снижаясь в нейрохимическую фазу от максимума в 1,2 раза. Это связано, по-видимому, с тем, что льняное масло обладает горьким вкусом и запахом похожим на рыбий жир (рыбную муку), что вызывает рефлекторную реакцию со стороны пищевого центра на импульсы, приходящие от рецепторов ротовой полости, и способствует повышению аппетита. В период после 60 минут постпрандиальной фазы, когда содержимое желудка начинает поступать небольшими порциями в кишечник, происходит более детальная оценка качества питательных веществ, и поджелудочная железа реагирует на действие гормонов (секретин, холецистокинин) более сдержанно по сравнению с рецепторами ротовой полости.

Кривая выделения липазы на подсолнечное масло имеет резкий подъем в первые 30 минут постпрандиальной фазы, когда активность фермента увеличивается в 1,9 раза по сравнению с базальной активностью. В дальнейшем наблюдается спад активности липазы, обусловленный, по-видимому, наличием ингибитора липазы в подсолнечном масле и отсутствием стимулирующего эффекта при нейрохимической фазе регуляции панкреатической секреции.

Вопросы, связанные с адаптацией пищеварительных желез животных к качеству рациона, до сих пор являются дискуссионными и имеют теоретический и практический интерес. В экспериментах на птицах установлено, что желудочная секреция и экзокринная функция поджелудочной железы адапти-

руются к химическому составу рациона (Коротько Г.Ф., 2014). В практике птицеводства значительный интерес представляет вопрос об использовании растительных масел в питании птицы. Опыты, проводимые на бройлерах, указывают на преимущество соевого, рыжикового, льняного масел по сравнению с подсолнечным. При замене подсолнечного масла на другие масла отмечается увеличение живой массы, снижение затрат корма на единицу продукции, повышение качества мяса и рентабельности. По другим данным, добавка 2 % рапсового масла (по массе) к комбикорму на протяжении всего периода выращивания способствовала снижению на 1,4 % валового прироста живой массы, незначительному увеличению затрат корма (на 0,5 %), снижению чистого дохода на 1 %. Установлено, что различные липидные компоненты оказывают влияние на обмен веществ у кур-несушек через изменение функции поджелудочной железы и состояние желудочно-кишечного канала. В научной литературе имеются данные о влиянии жиров на метаболизм глюкозы и липидов у свиней. Известно, что при замене жиров в рационе (Muralidharan J. Galiè S., Hernández-Alonso P., Bulló M., Salas-Salvadó J., 2019) изменяется микробиота кишечника. Улучшение пищеварения, руминального брожения и жирнокислотного профиля рубца молочных коров наблюдали под влиянием льняного масла (Pi Y., Ma L., Pierce K.M., Wang H.R., Xu J.C., Wu D.P., 2019). Установлено, что растительные масла, богатые полиненасыщенными жирными кислотами при добавлении в рационы молочных коров улучшают продуктивные и воспроизводительные показатели (Castro T., Martinez D., Isabel B., Cabezas A., Jimeno V., 2019). Установлено положительное влияние рапсового масла для уменьшения воспаления и окислительного стресса при заболеваниях поджелудочной железы (Atefi M., Pishdad G.R., Faghih S., 2018), также ароматические соединения рапсового масла оказывают влияние на вкус пищевых продуктов (Zhou Q., Jia X., Yao Y.Z., Wang B., Wei C.Q., Zhang M., Huang F., 2019). Показано, что использование растительного масла улучшает профиль молока (Salles M.S.V., D'Abreu L.F., Júnior L.C.R. et al., 2019). В рационе рыб при добавлении сои и льняного семени с различным соотношением $\omega 6$ - $\omega 3$ жирных кислот изменяются ростовые показатели, состав тканей, биосинтез жирных кислот и экспрессия липидных генов у атлантического лосося (*Salmo salar*) (Katan T., Caballero-Solares A., Taylor R.G. et al., 2019). Разные масла (рыбий жир, кокосовое и соевое масло) в рационе кур-несушек оказывают влияние на размеры и качество яиц, биохимические показатели крови (Dong X.F., Liu S., Tong J.M., 2018).

Результаты исследования на сложнооперированных курах, впервые позволяют расшифровать механизм действия различных липидных компонентов

корма на секрецию панкреатического сока и его ферментативную активность, определить индикатор (щелочная фосфатаза/протеазы), который достоверно отражает физиологическое состояние пищеварительного канала при адаптации к новому ингредиенту корма. Сопоставить данные панкреатической секреции с биохимическими показателями крови кур при добавлении в корм одного из растительных масел.

Итак, можно заключить, что активность липазы адаптируется к используемому в корме растительному маслу, самая высокая активность отмечается при введении в рацион подсолнечного нерафинированного масла. Активность амилазы также изменяется при использовании различных масел, но при добавке подсолнечного масла наблюдается наибольшая активность.

Анализ динамики активности панкреатической липазы в постпрандальный период свидетельствует о том, что по вкусовым качествам лидируют подсолнечное и льняное масла, поскольку в первые 60 минут после приема корма наблюдается усиление ферментативной активности в 1,9-2,5 раза по сравнению с базальным уровнем, соответствующее сложно-рефлекторной фазе регуляции панкреатической секреции, а рапсовое и соевое масла имеют относительно высокий уровень активности липазы в нейро-гуморальную фазу, что указывает на их высокую питательную ценность.

Установлена корреляция между активностью протеаз и щелочной фосфатазы в панкреатическом соке кур, что позволяет предложить к использованию фосфатазно-протеазный индекс, который отражает физиологическое состояние кишечника.

6. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СТИМУЛИРУЮЩИХ ДОБАВОК ДЛЯ КОРРЕКЦИИ ПИЩЕВАРЕНИЯ В КИШЕЧНИКЕ

6.1 Пищеварительная функция поджелудочной железы кур при использовании в их рационе подкислителя

С целью профилактики желудочно-кишечных заболеваний животных широко используются кормовые добавки, ограничивающие колонизацию кишечника патогенами. В их ряду достойное место занимают подкислители кормов. К настоящему времени рядом зарубежных фирм предложены для применения в животноводстве подкислители разнообразного состава. Терапевтическое действие подкислителей, их способность угнетать патогенную микрофлору зависит от набора входящих в них компонентов и применяемой дозы (Колесень В.П., 2017). Имеются сведения о положи-

тельном влиянии подкислителей на продуктивность и использование кормов птицей (Джафаров А., 2010; Егоров И.А. и соавт., 2017), а также о корреляции активности пищеварительных ферментов с микробиотой кишечника у мясных кур (Егоров И.А., Ильина Л.А., Никонов И.Н. и др., 2017; Егоров И.А., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А. и др., 2017). Но для изучения механизма повышения переваримости корма необходимо исследовать вопросы регуляции пищеварения, что возможно при использовании кур с хронической фистулой панкреатического протока, поскольку поджелудочная железа четко адаптируется к качеству принимаемого корма благодаря сложнорефлекторной и гуморальной регуляции.

Поскольку подкислители обладают определёнными вкусовыми характеристиками, то, прежде всего они воздействуют на начало рефлекторной дуги - вкусовые рецепторы ротовой полости птицы. Известно, что чувствительность к вкусовым ощущениям у кур положительно коррелирует с числом вкусовых сосочков, т.е. чем последних больше, тем лучше птица чувствует, например, кислый вкус (Miller J., Reedy J., 1990; Kudo K., Shiraishi J., Nishimura S., Bungo T, Tabata S., 2010). Поскольку у бройлерных кур сосочков больше, чем у несушек, первые более чувствительны к вкусу (Ganchrow D., Ganchrow J., 1985; Kudo K., Nishimura S., Tabata S., 2008). Из-за более низкого количества сосочков по сравнению с млекопитающими всегда считалось, что птицы имеют более низкую чувствительность к вкусу. Однако недавние исследования с использованием молекулярных маркеров для идентификации вкусовых сосочков показали, что у птиц довольно хорошо развита система восприятия вкусов, и что количество вкусовых сосочков в их ротовой полости по отношению к её общему объёму довольно высокое (Rajapaksha P., Wang Z., Venkatesan N. et al., 2016). У кур чувствительность к разным типам вкусовых стимулов различна. Например, куры более толерантны к кислому вкусу, чем млекопитающие, однако очень чувствительны к горькому вкусу несмотря на то, что у них меньше подтипов рецепторов горького вкуса, чем у млекопитающих (Hirose N., Kawabata Y., Kawabata F., Nishimura S., Tabata S., 2015). Трудно себе представить, чтобы препарат, поступающий с кормом, обладающий определённым вкусом не оказывал влияние на одну из главных желез пищеварительной системы – поджелудочную железу.

Исследования по изучению секреторной функции поджелудочной железы кур при использовании в рационе препарата, содержащего фумаровую кислоту, проводили на трех курах Хайсекс Белый в возрасте 1 года, оперированных по методу Ц.Ж. Батоева, С.Ц.Батоевой (1970) (Батоев Ц.Ж., 2001; Vertiprakhov V., Egorov I., 2016). Структура рациона представлена в табл.27.

Структура рецепта и показатели качества комбикорма, %

Показатели	Содержание, %
Пшеница	55,78
Жмых подсолнечный	21,03
Соя экстрагированная	8,91
Известняк 36%	9,05
Масло соевое	3,03
Монокальций фосфат	1,23
Соль поваренная	0,25
Лизин 98	0,21
Сульфат натрия	0,18
Метионин кормовой 98	0,15
Бленд минеральный 0,08%	0,08
Холин хлорид	0,08
Бленд витаминный 0,02%	0,02
Питательность в 100 г корма:	
ОЭ птицы, ккал	270,00
Жир сырой	8,12
Клетчатка сырая	5,92
Протеин сырой	17,25

Физиологический опыт выполняли по общепринятой методике.

Эксперимент выполняли методом периодов: первые 7-10 дней птица получала контрольный рацион (ОР), а затем изучали секреторную функцию поджелудочной железы в течение 7-10 дней при добавлении в корм препарата, содержащего фумаровую кислоту в количестве 1 кг/т корма. Опыт выполняли дважды: в каждой серии использовали по три фистулированные курицы.

Экспериментальные данные показывают, что внешнесекреторная функция поджелудочной железы кур существенно не изменяется при добавлении в корм подкислителя (табл.28).

Внешнесекреторная функция кур-несушек при использовании в их рационе добавки подкислителя

Показатели	Контроль (ОР)		Опыт (ОР+подкислитель, 1 кг/т корма)	
	1 серия	2 серия	1 серия	2 серия
1. Количество панкреатического сока за 180 мин опыта, мл	9,8±0,16	5,3±0,28	9,7±0,35	5,0±0,18

Средняя активность ферментов в 1 мл панкреатического сока				
2. Амилаза, мг/(мл.мин)	5972±587,9	2378±235,1	6303±298,7	2339±158,5
3. Липаза, ед/л	8619±882,7	2712±377,3	7843±820,8	2561±183,5
4. Протеазы, мг/(мл.мин)	239±31,5	250±23,8	242±7,9	281±13,8
Сумма активности панкреатических ферментов в общем объеме сока за 180 минут				
2. Амилаза, мг/(мл.мин)	62976±4759,5	13153±1805,1	63500±6673,6	12790±971,4
3. Липаза, ед/л	78069±8238,4	16201±1833,6	84731±9407,6	11583±2143,8
4. Протеазы, мг/(мл.мин)	2243±285,4	1511±94,1	2465±323,2	1522±81,5

Количество панкреатического сока за 180 минут опыта, активность амилазы и липазы в первой и второй сериях опытов наблюдаются существенные отличия. Во второй серии количество сока и активность указанных ферментов значительно ниже, чем в первой серии опытов. Это связано, прежде всего, с индивидуальными особенностями кур, участвующих в эксперименте, что возможно, связано с живой массой подопытных кур, поскольку в первой серии средняя масса кур составляла 1432 г, а во второй серии - 1233 г, что значительно ниже, чем у кур из первой серии опыта. Расчет соотношения активности ферментов к единице массы птицы показывает, что в первой серии опытов на 1 г живой массы птицы приходилось активности амилазы 4 единицы, во второй серии опытов – всего 2, по липазе соотношение составило 6:1 и 2:1, а по протеазам соотношения были близки – 0,2:1. Тем не менее, принципиальных различий в секреторной функции поджелудочной железы в контрольный и опытный период отмечено не было. Наблюдалась тенденция увеличения протеолитической активности, но незначительно (1,2-12,4%), что не имело достоверных различий. По суммарной активности ферментов в контрольный и опытный период также достоверных различий не обнаружено.

Для того, чтобы понять механизм действия подкислителя на секреторную функцию поджелудочной железы необходимо проанализировать динамику активности ферментов и сокоотделения после приема корма (рис. 18,19,20,21).

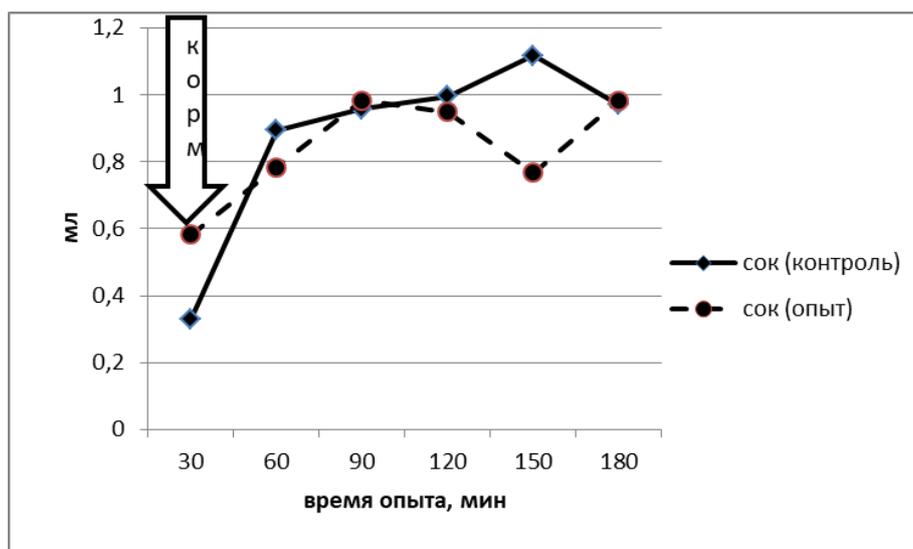


Рис. 18. Влияние подкислителя корма на сокоотделение поджелудочной железы у кур породы Хайсекс Белый

Анализ динамики сокоотделения у кур при использовании подкислителя показывает, что в опытный период увеличение сокоотделения через 30 минут после приема корма составляет 1,3 раза, в то время как в контроле этот показатель равен 3,0. На 150 минуте опыта наблюдается существенное различие в количестве сока у кур: в контрольный период количество сока составляет $1,1 \pm 0,08$ мл, в опытный – $0,8 \pm 0,09$ мл, что ниже на 27,3% по сравнению с контролем. Этот период обусловлен нейрохимической фазой регуляции панкреатической секреции, т.е. связан с выработкой гормонов (секретина и панкреозимина), которые выделяются в кишечнике под влиянием поступающего кислого содержимого из желудка.

Динамика активности амилазы представлена на рис.19.

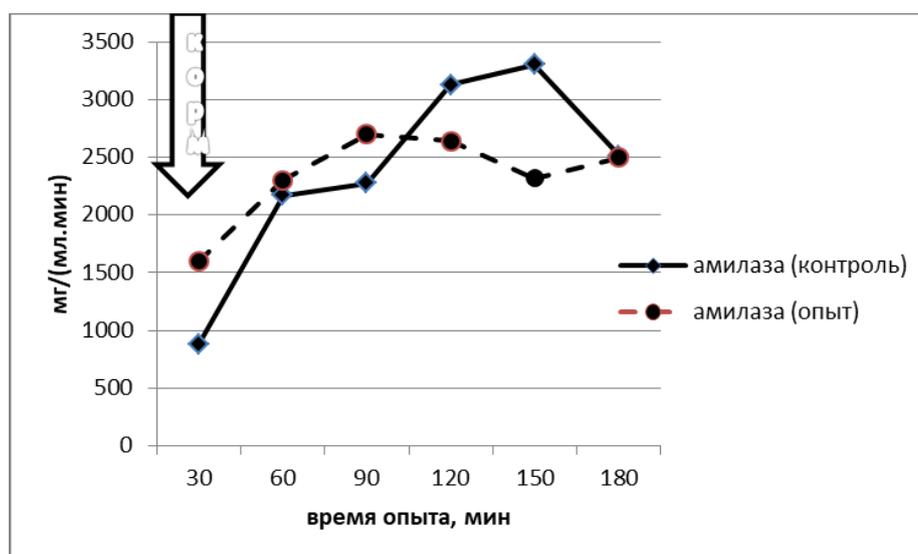


Рис. 19. Динамика амилазной активности после приема корма при использовании в рационе кур подкислителя

Из данного рисунка видно, что наиболее существенные различия наблюдаются в базальной секреции (до кормления), где активность амилазы в опытный период выше на 65,0% выше, чем в контроле. В дальнейшем наблюдается снижение активности амилазы на 120 и 150 минутах опыта показатели в опытный период оказываются ниже контроля на 12,6 и 28,1% соответственно.

Аналогичным образом изменяется активность липазы и протеаз при введении в рацион добавки подкислителя (1 кг/т корма) (рис.20,21).

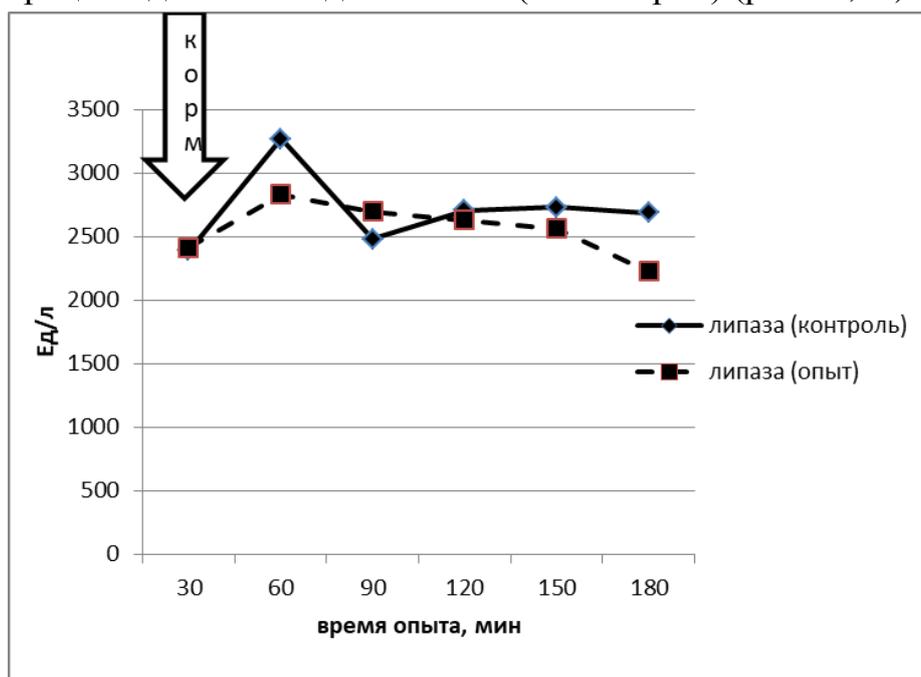


Рис. 20. Динамика липолитической активности после приема корма при добавлении в рацион кур подкислителя

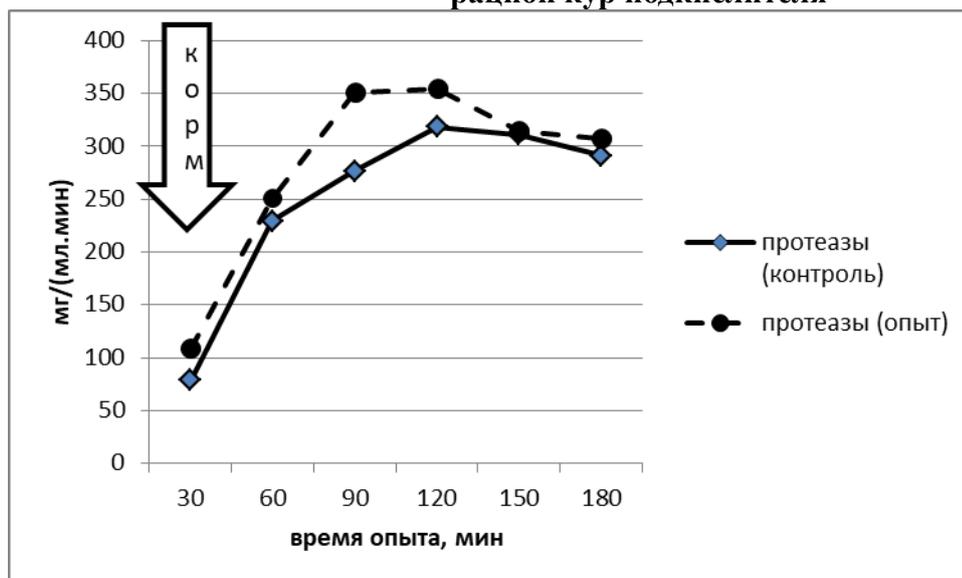


Рис. 21. Динамика активности протеаз в постпрандиальную фазу при использовании в рационе кур подкислителя

В динамике активности липазы после приема корма изменения в опытный период наблюдаются на 60 и 180 минуте эксперимента, когда показатели ниже контроля на 13,5 и 17,1% соответственно, но статистический анализ показывает, что разница в данном случае не является достоверной. Поэтому в целом в динамике липолитической активности существенных изменений при добавлении в рацион подкислителя не отмечается. В динамике активности протеаз в постпрандиальный период также существенных отличий не обнаружено.

Таким образом, можно считать, что подкислитель, добавленный в корм кур, не оказывает существенного влияния на активность пищеварительных ферментов поджелудочной железы. По-видимому, положительное влияние на процессы пищеварения подкислителя обусловлено действием на желудочное пищеварение и состояние нормальной микрофлоры кишечника.

В наших предыдущих исследованиях на бройлерах с канюлей 12-перстной кишки было установлено, что наиболее существенно изменялась активность липазы в дуоденальном содержимом: при добавлении в рацион органических кислот активность фермента снижалась на 38,4% по сравнению с контролем. Это связано, по-видимому, с повышенной переваримостью жира на уровне желудка. Показатели в плазме крови повышались при добавлении в рацион подкислителей: активность амилазы увеличивалась на 58,1%, протеаз — на 82,7%, что связано с изменением обмена веществ (Егоров И.А., Вертипрахов В.Г. и др., 2017). В результате проведенных опытов было установлено, что по живой массе бройлеры опытной группы превосходили цыплят контрольной группы в возрасте 14 суток — на 8,3 %; 21 сутки — на 7,7 % и 41 сутки по петушкам — на 2,6 % и 2,2% — по курочкам, а в среднем — на 2,4 % при 100% сохранности поголовья в контрольной и опытной группах.

Конверсия корма в опытной группе бройлеров при использовании в рационах смеси подкислителя улучшалась на 1,51 %.

Принято считать, что органические кислоты положительно влияют на работу кишечника жвачных, но доказано, что окислители действуют, главным образом, в желудке, где уровень рН ниже рКа(константа диссоциации). Это объясняется тем, что среда кишечного тракта слишком щелочная для того, чтобы снижение рН оказалось значительным. Известно (Губарь В.Л., 1970; Коротько Г.Ф., 1987), что если искусственно ускорить закисление среды в желудке (а именно это делают подкислители), то уменьшение секреции наступит не в конце первого часа после приема пищи, а значительно раньше.

Следовательно, у здоровых животных использование подкислителей не способствует повышению ферментативной активности панкреатического со-

ка, а положительный эффект от их применения обусловлен другими факторами (повышение желудочного пищеварения, усиление обмена веществ и т.д.).

6.2 Изучение действия усилителя вкуса *Garlic allicin* на секреторную функцию поджелудочной железы кур

Экспериментальные данные показывают, что препарат *Garlic allicin* оказывает влияние на секреторную функцию поджелудочной железы кур (таблица 29).

Таблица 29

Влияние препарата *Garlic allicin* (100 г/1 тонну корма) на внешнесекреторную функцию поджелудочной железы кур

Показатели		Фоновый период	Опыт	В % к фону
1.	Количество панкреатического сока за опыт, мл	9,8±0,17	9,2±0,34	93,9
2.	Средняя активность ферментов в 1 мл панкреатического сока			
2.1.	амилазы, мг/(мл.мин)	3895±232,8	4850±323,4*	124,5
2.2.	протеиназ, мг/(мл.мин)	201±14,8	261±24,4*	129,8
2.3.	липазы, мкмоль/(л.мин)	8950±61,25	9084±466,1	101,5
3.	Суммарная активность ферментов в соке за 180 мин опыта			
3.1.	амилазы, мг/(мл.мин)	40194±2878,6	47346±4059,2	117,8
3.2.	протеиназ, мг/(мл.мин)	1990±163,2	2371±239,2	119,1
3.3.	липазы, мкмоль/(л.мин)	89210±7888,7	85902±6336,9	96,3

Примечание: * разница достоверна, $p < 0,05$

Количество панкреатического сока при добавке к рациону усилителя вкуса существенно не изменяется, имея тенденцию к снижению в среднем за опыт на 6,1%. Однако ферментативная активность в одном мл сока за опыт реагирует усилением на вкусовую добавку. Так, активность амилазы возрастает на 24,5% а протеолитическая активность — на 29,8%, что указывает на положительное воздействие препарата на пищеварительную функцию. Для того, чтобы разобраться в механизме панкреатической стимуляции необходимо рассмотреть динамику выделения панкреатических ферментов за опыт (рис.22). Тем более, что в объеме сока за опыт существенных изменений в ферментативной активности секрета поджелудочной железы не наблюдается.

Результаты анализа динамики амилалитической активности панкреатического сока после кормления свидетельствуют о незначительном повышении активности, которая не оказывает существенного влияния на гидролиз углеводов корма птицы.

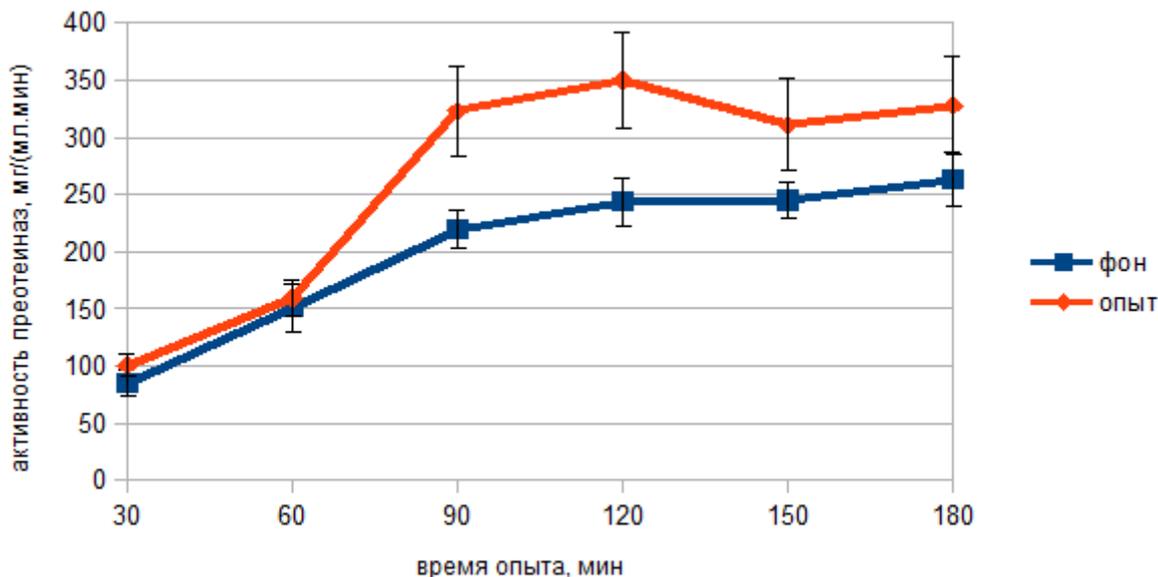


Рис. 22. Динамика протеолитической активности сока поджелудочной железы в постпрандиальную фазу при добавлении в корм кур препарата Garlic allicin

Анализ результатов активности протеина до кормления показывает, что базальный уровень активности фермента при использовании добавки существенно не изменяется на протяжении 7-10 суток. В постпрандиальную фазу, соответствующую сложнорефлекторной регуляции панкреатической секреции активность не имеет существенных отличий от фонового периода. Резкое увеличение активности фермента наблюдается на 90 минуте опыта (47,5%), что связано с началом нейрогуморального периода в регуляции секреторной функции поджелудочной железы кур. Эта тенденция сохраняется вплоть до 180 минуты опыта, что соответствует нейрохимической фазе регуляции при поступлении продуктов расщепления протеина из желудка в кишечник. На 180 минуте опыта разницы между активностью протеиназ в фоновый и опытный период не отмечается. Следовательно, можно считать влияние усилителя вкуса исключительно на вкусовые рецепторы и формирование условного рефлекса на вкус применяемой добавки. Поскольку базальная активность не изменяется нельзя судить о долговременной адаптации панкреатической секреции к указанной добавке. Для того, чтобы понять механизм адаптации в процессе эксперимента необходимо рассмотреть уровень протеолитической активности на протяжении всего опытного периода.

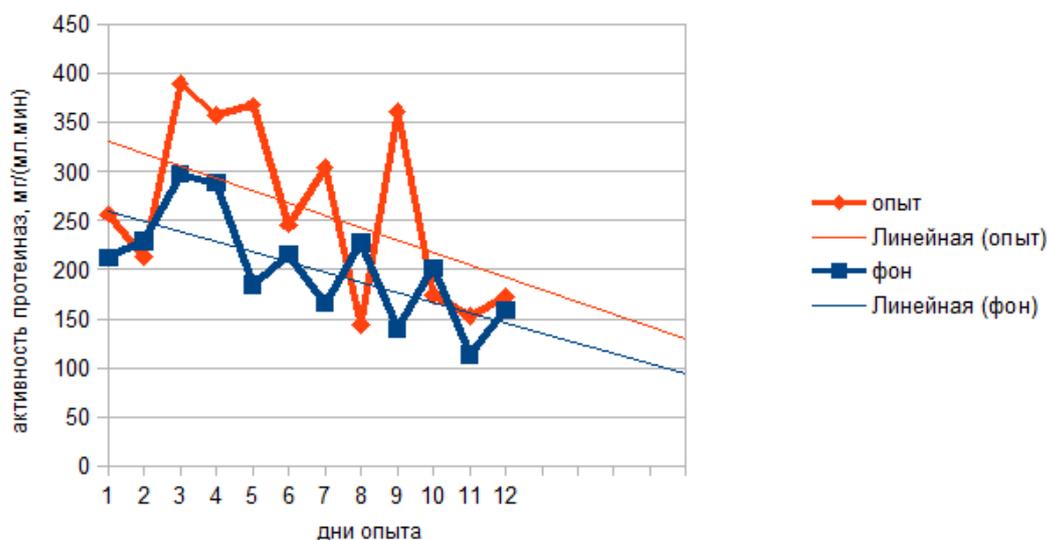


Рис. 23. Адаптация протеазной активности к добавке **Garlic allicin** за опытный период

Анализ активности фермента в фоновый период показывает, что имеются существенные колебания в показателях активности, но несмотря на волнообразный характер выделения фермента имеется тенденция, которая направляется постепенно вниз в связи с адаптацией к составу рациона. Добавка усилителя вкуса вызывает еще более высокие колебания кривой, существенно не меняя линии тренда. На рисунке 23 видно, что активность протеиназ на третьи сутки достигает максимальной величины, увеличиваясь примерно в 2 раза по сравнению с исходной величиной, затем наблюдается постепенное снижение активности фермента к восьмым суткам добавления препарата в корм птицы.

6.2.1 Изучение активности пищеварительных ферментов и биохимических показателей крови кур при добавлении в рацион протеазы, покислителя и усилителя вкуса

Известно, что активность трипсина в плазме крови птицы коррелирует при изменении состава рациона с протеазами желудочно-кишечного канала (Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В., 2021). Исследования по изучению влияния на биохимические показатели крови стимулирующих добавок были проведены на курах-несушках (табл.30).

Таблица 30

**Биохимические показатели крови кур породы Хайсекс Белый
при использовании в их рационе биологически активных добавок
(M±m, n=15)**

Показатели	Группы			
	контроль	подкислитель	протеаза	усилитель вкуса
1. Трипсин, ед/л	162±22,9	148±19,4	147±16,6	179±20,6
2. Амилаза, ед/л	209±26,9	251±31,0	214±43,1	227±42,5
3. Липаза, ед/л	48±5,0	80±2,6*	66±13,6	70±7,6*
4. Общий белок, г/л	34,6±2,47	40,2±3,4	34,0±4,08	30,2±2,34
5. Щелочная фосфатаза, ед/л	1129±118,7	1241±144,3	589±82,2*	1014±177,4
6. Холестерин, ммоль/л	1,9±0,32	1,9±0,36	2,3±0,68	1,7±0,28
7. Триглицериды, ммоль/л	4,9±0,43	4,1±0,36	5,6±0,61	4,9±0,53
8. Глюкоза, ммоль/л	6,5±0,14	6,2±0,16	5,9±0,22	6,9±0,27

Примечание: -* - разница с контролем достоверна, $p \leq 0,05$

Таблица 31

**Биохимические показатели крови кур породы Хайсекс Белый в
пре- и постпрандиальную фазу**

Показатели	Группы		
	подкислитель	протеаза	усилитель вкуса
1. Трипсин, ед/л	$\frac{162 \pm 42,5}{345 \pm 25,4^*}$	$\frac{175 \pm 23,4}{362 \pm 56,1^*}$	$\frac{179 \pm 38,1}{310 \pm 32,3^*}$
2. Амилаза, ед/л	$\frac{251 \pm 31,0}{330 \pm 52,2}$	$\frac{214 \pm 43,1}{218 \pm 32,7}$	$\frac{227 \pm 42,5}{242 \pm 44,3}$
3. Липаза, ед/л	$\frac{80 \pm 2,6}{79 \pm 4,8}$	$\frac{66 \pm 13,6}{86 \pm 1,5}$	$\frac{70 \pm 7,6}{95 \pm 2,5^*}$
4. Общий белок, г/л	$\frac{44 \pm 5,9}{43 \pm 3,7}$	$\frac{39 \pm 3,8}{39 \pm 3,9}$	$\frac{30 \pm 2,8}{34 \pm 5,3}$
5. Щелочная фосфатаза, ед/л	$\frac{1287 \pm 183,7}{1317 \pm 152,3}$	$\frac{589 \pm 82,2}{1304 \pm 387,7}$	$\frac{1014 \pm 147,4}{1010 \pm 184,6}$
6. Холестерин, ммоль/л	$\frac{2,0 \pm 0,86}{3,2 \pm 1,01}$	$\frac{3,3 \pm 0,53}{2,1 \pm 0,64}$	$\frac{2,4 \pm 0,51}{1,8 \pm 0,47}$
7. Триглицериды, ммоль/л	$\frac{4,0 \pm 0,87}{3,8 \pm 0,06}$	$\frac{6,8 \pm 0,86}{5,3 \pm 0,48}$	$\frac{5,7 \pm 0,97}{5,1 \pm 0,67}$
8. Глюкоза, ммоль/л	$\frac{6,5 \pm 0,20}{7,0 \pm 0,75}$	$\frac{6,2 \pm 0,35}{7,5 \pm 0,2^*}$	$\frac{7,0 \pm 0,23}{8,4 \pm 0,42^*}$

Примечание- в числителе показатели до кормления, в знаменателе – через один час после кормления; *-разница с состоянием натощак достоверна, $p \leq 0,05$

Результаты исследований показывают, что достоверные изменения наблюдаются в активности щелочной фосфатазы при использовании в рационе протеазы (100г/т корма). Активность фермента в данном случае уменьшается

на 47,8% по сравнению с контролем, что, по-видимому, связано с изменением функции печени. Достоверно увеличивается активность липазы при использовании в рационе добавки подкислителя (на 66,7%, $p \leq 0,05$) и усилителя вкуса (на 45,8%, $p \leq 0,05$). Остальные биохимические показатели плазмы крови при использовании в рационе кур биологически активных добавок остаются без изменений, что согласуется с результатами исследований секреторной функции поджелудочной железы кур. Изучение биохимических показателей в динамике после приема корма показывает, что наиболее мобильными показателями являются изменение активности в плазме крови трипсина и содержание глюкозы (табл.31). Так, активность трипсина в постпрандиальную фазу пищеварения увеличивается при использовании в рационе подкислителя в 2,1 раза через один час после приема корма, в 2,1 раза при использовании протеазы и в 1,7 раза – при добавлении в корм усилителя вкуса с чесночным ароматом. Активность липазы при добавлении к корму усилителя вкуса возрастает после приема корма на 35,7%, $p \leq 0,05$. Содержание глюкозы в крови кур увеличивается через один час после кормления при использовании протеазы на 21,0%, при добавлении в корм усилителя вкуса с чесночным ароматом – на 20,0% ($p \leq 0,05$).

6.3 Использование ферментных препаратов для коррекции пищеварения животных

Реализация генетического потенциала продуктивности птицы невозможна без правильного и качественного кормления. Неотъемлемой частью современных рационов являются ферментные препараты, которые позволяют повысить уровень усвоения корма, оптимально сбалансировать корм и в тоже время оптимизировать стоимость рационов за счет использования более доступных, но трудноусваиваемых компонентов. В конкретных условиях кормления переваримость питательных веществ может ухудшаться из-за неблагоприятной структуры рациона и снижения тонуса пищеварительного тракта при длительном однообразном кормлении, особенно на фоне рационов средних и низких по концентрации энергий.

Научные исследования свидетельствуют о том, что объективными предпосылками для использования ферментных препаратов в корм птицы являются: специфика кормовой базы в большинстве регионов страны и типичные рационы (ячменно-пшеничного типа с добавлением овса, отрубей, проса, подсолнечного жмыха или шрота, травяной муки и т.д), характеризующиеся в целом низкой концентрацией и доступностью питательных веществ и энергии; отсутствие в пищеварительном тракте птицы ферментов, расщепляющих

сложные полисахариды типа целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ и др.; несовершенство ферментной системы птицы, особенно у молодняка; содержащиеся в кормах ингибиторы пищеварительных ферментов; “антипитательные” и прочие факторы.

Согласно научным данным оптимальным для рационов птицы следует считать соотношение: ячменя 5-15 %, кукурузы 35-40, овса - 5, пшеницы 25-30, зернобобовых 16-20 %. в настоящее время в общем объеме зерна, расходуемого на кормовые цели, доля ячменя составляет 29 %, кукурузы - 5, овса - 3, зернобобовых - 3, пшеницы и прочих - 60 %.

Благодаря использованию ферментных препаратов в настоящее время уровень использования отходов мукомольного, масложирового, спиртового, сахарного, крахмального и других производств существенно может быть увеличен в комбикормах для птицы.

В ветеринарную практику ферментные препараты были введены благодаря работам академика И.П.Павлова (1951). Он рекомендовал использовать ферментные препараты, как средство, восполняющее физиологическую недостаточность, и не более.

Однако при нормальной работе пищеварительного тракта у животных нет необходимости исправлять функции пепсина, трипсина и других ферментов. Поэтому скармливание указанных ферментов взрослым и здоровым животным не дает эффекта. Они бывают более или менее эффективны у молодняка в после отъемный период, во время технологических стрессов (смена рационов), или у животных с нарушениями функций желудочно-кишечного канала.

Петрухин И.В. (1989) считает, что молодняку животных в первые дни жизни нельзя скармливать не только ферменты, но и более простые вещества, даже молоко. Объясняет он это тем, что низкий уровень пищеварительных ферментов у новорожденных связан с тем, что с молозивом организм получает гамма-глобулины, которые создают иммунитет в первые недели жизни. Гамма-глобулины должны без изменений пройти стенку кишечника, так как такое всасывание длится только 72 часа. Если этот процесс нарушится, то новорожденный организм может погибнуть от инфекций.

Таким образом, создается ситуация, когда у новорожденного молодняка с морфо-функциональным недоразвитым пищеварительным аппаратом (гипотрофики) выпойка молозива не укрепляет иммунитет, а становится причиной токсической диспепсии.

В научной литературе существуют разные мнения по использованию ферментных препаратов в ранний период онтогенеза с целью профилактики и

комплексной терапии расстройств пищеварения. Ряд исследователей, делая умозаключения на основе литературных источников рекомендуют отказаться от использования новорожденному молодняку ферментных препаратов. Разноречивы мнения ученых и по вопросам применения ферментных препаратов в более поздние сроки для лечения и профилактики болезней желудочно-кишечного тракта.

Однако в научной литературе встречаются работы, в которых авторы, проведя экспериментальные исследования, приходят к выводу о стимулирующем влиянии ферментных препаратов на процессы пищеварения в желудочно-кишечном тракте. Большая работа в этом направлении проведена на кафедре патофизиологии Омского ветеринарного института. Результаты изучения секреторно-ферментативной функции желудка и кишечника в хронических опытах на собаках при применении ферментно-гормональных препаратов показывают, что указанные препараты обладают высоким стимулирующим действием на функцию желудка и кишечника. И авторы приходят к заключению о том, что ферментно - гормональные препараты могут явиться стимуляторами и регуляторами пищеварения.

Немало проведено отечественных научных разработок по созданию и применению ферментных препаратов в комбикормах, содержащих трудно-гидролизуемые компоненты, но в последние годы для промышленного внедрения ферментов в России значительную роль сыграли и зарубежные фирмы, сумевшие убедительно продемонстрировать значение этих препаратов. Наиболее перспективны в птицеводстве ферменты, которые не вырабатываются в организме птицы или вырабатываются в малых количествах. Это группы гидролиз, катализирующие гидролиз клетчатки, позволяющие полнее расщеплять углеводы корма. В связи с этим использование в кормлении птицы ферментных препаратов целлюлолитического и пектолитического действия позволит дополнительно получить птицепroduкцию.

В 70...80-е годы прошлого века стали широко применяться в животноводстве ферментные препараты микробиологического синтеза. И некоторые ученые, стали рекомендовать использование ферментных препаратов микробного происхождения, мотивируя это тем, что около одной трети органических веществ, поступающих с кормом, не перевариваются животными.

При применении ферментных препаратов микробного происхождения были получены противоречивые результаты. Что объяснялось недостаточной изученностью влияния данных препаратов на процессы пищеварения у животных и птиц, а также качеством препаратов (Петрухин И.В., 1989). Микробиологическая промышленность выпускала для животноводства неочищен-

ные препараты, которые были не свободны от спор продуцента, в препарате оставались остатки питательной среды, пеногаситель, метаболиты и другие вещества, действие которых не изучено. Препараты консервировались большим количеством поваренной соли, нитритом натрия, который не был разрешен для применения для этих целей. Ни один из таких препаратов до сих пор не имеет полностью изученного химического состава, не говоря уже о токсикологической проверке и определении отдаленного действия.

Сейчас промышленность страны для нужд сельского хозяйства выпускает препараты различной степени очистки и специфической активности. В зависимости от степени очистки они подразделяются на технические и очищенные. К техническим относятся нативные культуры без очистки, их выражают буквенным символом. Культуры, высушенные на распылительной сушилке, имеют активность в три раза выше и обозначаются Зх, а очищенные в 10, 15 и 20 раз — соответственно 10х, 15х и 20х.

В зависимости от степени культивирования продуцента (грибков, бактерий) такие препарат делят на глубинные и поверхностные, поэтому к их названиям добавляют буквы Г или П. Например, под Пх, ПЗх, ШОх и т.д. подразумевают поверхностное выращивание продукта с последующим 0,3-, 10-кратным повышением активности нативной культуры. Обозначения Гх, ГЗх, ГЮх, ПЗх соответствуют препаратам продуцента при глубинном его выращивании.

Широкое применение получили амилосубтилин и протосубтилин, культивированные с помощью специальных штаммов *Bacillus subtilis*.

Амилосубтилин ГЗх содержит α -амилазу, нейтральную и слабощелочную протеазы, β -глюконазу. Стандартизируется амилосубтилин ГЗх по α -амилазной активности. Оптимум действия проявляется при рН 6,0 и температуре 50-55°C.

Протосубтилин ГЗх содержит те же ферменты, но стандартизируется по нейтральной протеазе. Оптимум действия протосубтилина при рН 7,5-8,5 и 40-50°C.

Различные штаммы *Aspergillus awamori* служат продуцентами для глюковаморина, пектаваморина, ксилаваморина и др.

Глюковаморин Пх или П 10х содержит α -амилазу, декстриназу, мальтазу, глюкоамилазу, кислую протеазу и геммицеллюлазу, стандартизируется по декстриназе.

Пектаваморин ГЗх (Пх, ШОх, ПОх) содержит полигалактуроназу, полиметил галактуроназу, пектинэстеразу, геммицеллюлазу, кислую протеазу, стандартизируется по общей пектолитической активности.

Ксилаваморин ГЗх содержит геммицеллюлазу и пектиназу, стандартизируется по геммицеллюлазной активности.

Из культуры *Aspergillus oryzae* получают препарат амилоризин Пх (П10х), который содержит α -амилазу, декстриназу, мальтазу, глюкоамилазу и протеазу, стандартизируется по α -амилазе.

Специальные штаммы *Aspergillus boetidis* используются для получения препарата пектофоетидина ГЗх и П10х, содержащего полигалактуронозу и пектаттрансэлиминазу. Препарат стандартизируется по общей пектолитической активности.

Однако при применении ферментных препаратов микробного происхождения были получены противоречивые результаты. Это объяснялось недостаточной изученностью влияния данных препаратов на процессы пищеварения у птиц, а также качеством препаратов. Известно, что микробиологическая промышленность выпускала для сельского хозяйства неочищенные препараты, которые были несвободны от спор продуцента, в препарате содержались остатки питательной среды, метаболиты и другие вещества, действие которых не изучено. Препараты консервировались большим количеством поваренной соли и нитрата натрия, который не был разрешен для применения в этих целях. Ни один из таких препаратов до сих пор не имеет полностью изученного химического состава.

При исследовании действия ферментных препаратов на процессы пищеварения у уток было установлено, что амилосубтилин и целловиридин угнетают внешнесекреторную функцию поджелудочной железы.

Несмотря на то, что экзогенные ферменты снижали выработку собственных ферментов поджелудочной железой, ферментативная активность кишечного химуса и переваримость питательных веществ корма при добавлении препаратов возрастала. Наряду с повышением продуктивности при даче с кормами ферментных препаратов результаты исследований свидетельствуют о том, что возрастает сохранность птиц.

Применение в рационе цыплят-бройлеров разных ферментных препаратов указывает на то, что действие мультиэнзимных композиций на организм птицы обуславливается качественным составом препаратов, что позволяет моделировать процессы метаболизма. Так, например, авизим 1200, наряду с бета-глюконазой и ксилазой, содержит протеазу, исключение которой из рациона после непродолжительного скармливания способно вызвать резкое повышение секреторной активности пищеварительных желез, что аналогично феномену "обратного толчка", описываемого в гормонотерапии.

При использовании ферментных препаратов в рационах кур-несушек отмечены чередования периодов понижения и повышения эффективности от их применения. При использовании в рационе кур-несушек мультиэнзимного препарата отмечается два этапа. Первый — это период снижения выхода энергии в продукции, второй — максимальная отдача от скармливания энзимов. В первый период организм птицы перестраивается, и повышение переваримости корма в результате действия энзимов может не повлиять на продуктивную отдачу.

Таким образом, применяемые ранее ферментные препараты микробного происхождения действительно улучшают переваримость корма, влияют на прирост живой массы и яйценоскость, но безвредность данных препаратов не изучена.

Ферментные препараты микробного происхождения применяются не только в кормлении, но и кормоприготовлении. Ферментные препараты широко применяются при силосовании кормов. При обработке силосной массы ферментами снижаются потери питательных веществ, в силосе накапливается до 5-13% сахара (сахаро-протеиновое отношение достигает 0,7-0,8 вместо 0,2-0,5 в контроле), увеличивается количество аминного азота на 20-30% (азота свободных аминокислот).

Используя целлюлазу, ксиланазу и пектиназу, можно получить хорошие результаты при силосовании кукурузных стержней. При силосовании люцерны испытаны глюкаваморин, целлокандин в дозе 5 кг/т. Наиболее эффективным оказался глюкаваморин.

Применение ферментных препаратов за счет расщепления клетчатки способствует повышению качества корма и лучшему перевариванию протеина и клетчатки силоса.

Переваримость питательных веществ различных кормов сильно варьирует, ее колебания достигают 40-50%. Наименьшей переваримостью характеризуются корма с большим содержанием клетчатки. В связи с этим рекомендуется повысить переваримость кормов за счет предварительной их ферментации перед скармливанием или с помощью введения ферментных препаратов непосредственно птицам.

Для повышения питательности корма ферментные препараты используют и для гидролиза пивной дробины, хлопковой шелухи, свекловичного жома, льняной костры (с последующим выращиванием на гидролизате кормовых дрожжей), виноградных выжимок, а также смеси концентрированных кормов, пшеничных отрубей, рисовой соломы, злакового, смешанного и бобового сена, рапсовой муки и др.

В 2002 г. на перепелиной ферме ГНУ СибНИПТИЖ провели испытания ферментных препаратов — ксиланазы МЭК-СХ-2 (000 ПО Сиббиофарм) и Ровабио Эксель АП (фирмы Адиссео, Франция) — в рационах перепелок сибирской селекции [Чегодаев В., Мерзлякова О, Жданкова Г., 2004]. Количество птицы в каждой группе — 110 голов. МЭК-СХ-2 в комбикорм перепелок вводили в количестве 1 кг/т, Ровабио Эксель АП — 50 г/т и ксиланазу -100 г/т. В качестве белкового компонента использовали подсолнечный жмых. Рационы всех групп были сбалансированы по белку и обменной энергии. За 60 дней испытаний валовой и среднесуточный приросты живой массы перепелок, получавших МЭК-СХ-2 и Ровабио Эксель АП, превышали в 1,5—1,3 раза контрольную и группу, получавшую ксиланазу.

Перепелки, получавшие МЭК-СХ-2, имели более крупным яйца и превосходили по выходу яйцемассы на несушку, другие группы (вторую, третью и контрольную) соответственно на 12,43%, 7,56 и 39,01%. При этом установлено, что введение в комбикорма перепелок ксиланазы снижает переваримость и усвояемость питательных веществ, замедляет рост и развитие перепелок, резко снижает их яйценоскость.

На основании разработок ВНИТИП птицефабрика «Дружба» Краснодарского края включала в комбикорма для яичной птицы 20-30 % отрубей в сочетании с ферментами. Птицефабрика «Дон» Ростовской области такой же уровень отрубей включает в комбикорма для мясной птицы.

Научные разработки в области применения ферментов позволяют рекомендовать шире использовать в комбикормах для птицы рожь. За счёт добавок правильно подобранных ферментов уровень ввода ржи в комбикормах может быть увеличен до 20-30%.

Что касается возрастов птицы, то ферментные препараты можно применять с суточного возраста. Трудногидролизуемые компоненты в мясном птицеводстве можно применять с недельного возраста, в яичном птицеводстве с того момента, когда птица набирает стандартную живую массу в 30-40 дней и старше до убоя.

В 2004 году в экспериментальном хозяйстве ВНИТИП под руководством доктора биологических наук профессора Околеловой Т.М. был проведен опыт на бройлерах класса Кобб по определению эффективности одного из российских ферментных препаратов «Целловиридин В Г20х» (торговая марка - Целлолюкс) в сравнении с импортными аналогами «Роксазим» и «Ровабио».

Отечественные ферментные препараты, которые по своей эффективности не уступают зарубежным аналогами в этой связи привлекают все большее внимание. Среди них МЭК-СХ-2 и Целловиридин-В Г20х.

Все группы кормили первые 3 дня стартерным гранулированным комбикормом, начиная с четвертого дня, полностью перешли на рассыпные комбикорма в соответствии со схемой опыта. Выращивали цыплят 38 дней.

Использование в комбикормах повышенных дозировок ячменя в сочетании с Целловиридином-В Г20х и Роксазимом позволило получить близкие показатели по живой массе бройлеров (первая и третья группы). Обогащение комбикормов препаратом Ровабио способствовало повышению живой массы бройлеров на 1,6% по сравнению с этими группами. Однако и затраты корма на 1 кг прироста во второй группе увеличились. Этот показатель соответственно был на 2,5 и 3,1% выше, чем в первой и третьей группах.

На фоне увеличенных доз ржи более высокую ферментативную активность проявил Целловиридин-В Г 20х, особенно в сочетании с Бацилихином.

Сравнительная оценка эффективности Целловиридина-В Г20х, Ровабио и Роксазима, таким образом, показала, что отечественный препарат не уступает, а в некоторых случаях превосходит зарубежные аналоги по зоотехническим показателям выращивания бройлеров.

Ферментный препарат Натуфос 5000 используется в пшенично-ячменных рационах как источник фитазы, что обеспечивает высвобождение в кормах связанного фитинового фосфора. В Натуфос 5000 синтезирована полифункциональная фитаза микробного происхождения, которая действует в широком диапазоне рН на протяжении всего пищеварительного тракта птицы. Этот фермент, не только освобождает фосфор из фитатного комплекса, но и активирует другие минеральные вещества (кальций, магний, цинк, железо), улучшает усвояемость протеина и аминокислот.

Добавление препарата Натуфос 5000 в качестве кормовой добавки, благодаря подтвержденному функциональному действию на указанные корма, может заменить часть питательных веществ. По расчетам компании-производителя BASF (Германия), использование Натуфос 5000 в пшенично-ячменных рационах для кур-несушек может снизить стоимость комбикормов. Матричные значения Натуфос 5000 для кур-несушек по освобождающимся питательным веществам приведены в таблице 1. Эти данные использованы в наших опытах при расчете рецептов комбикормов на компьютерной программе Корм-Оптима.

Для изучения эффективности действия ферментного препарата Натуфос 5000 в пшенично-ячменных комбикормах был проведен научно-производственный опыт на птицефабрике ООО «Авангард» Республики Мордовия. Эксперимент проводили на курах яичного кросса «Ломан Браун», возраст несушек 21-42 недель. Птицу контрольной и опытной групп содержа-

ли в одинаковых птичниках примерно по 35 тыс. голов в каждом. Куры обеих групп получали полнорационный комбикорм ПК-1-1П 25: контрольная – без Натуфоса, опытная – с Натуфосом 5000. Включение в комбикорм Натуфоса 5000 обеспечивало снижение его стоимости на 48 рублей. Таким образом, благодаря использованию Натуфос 5000 стало возможным получение комбикорма оптимального по качеству и более дешевого по стоимости.

Анализ полученных зоотехнических показателей свидетельствует об их улучшении. При использовании Натуфоса-5000 яйценоскость увеличилась на 5% при снижении затрат корма на 5,8%, улучшилось качество яичной скорлупы и снизилась стоимость комбикорма в опытной группе.

6.4 Секреторная функция поджелудочной железы кур при добавлении в корм ферментного препарата Акстра ПРО

Наиболее оптимальными для птицы являются комбикорма кукурузно-соевого типа с добавкой продуктов животного происхождения в виде рыбной или мясокостной муки. Однако в связи с высокой стоимостью указанных компонентов в качестве основы комбикормов используют пшеницу, ячмень, рожь, овес, а в качестве источников протеина – продукты переработки масличных культур (жмыхи и шроты). Многие корма растительного происхождения имеют ингибирующие и антипитательные вещества, которые оказывают негативное влияние на эффективность их использования и продуктивность птицы. Так, например, бобовые культуры содержат ингибиторы протеаз, гемагглютинины, сапонины, аллергены, алколоиды, сорго имеет танины, рапс – эруковую кислоту и глюкозинолаты и т. д. (Ленкова Т.Н., Егорова Т.А., Сысоева И.Г., 2016). Использование экзогенных ферментов для преодоления негативных эффектов антипитательных факторов, улучшения переваримости компонентов рационов и продуктивности птицы стало нормой в кормлении птицы. Несмотря на широкое распространение кормовых ферментов ответ птицы на их ввод и рационы бывает различным, поэтому получение устойчивых результатов при использовании ферментов все ещё требует ответа на целый ряд вопросов. Основываясь на опубликованных на данный момент исследованиях (Ravindran V., 2013), можно сделать вывод, что экзогенные ферменты могут переваривать от 25 до 35% от той части питательных веществ рациона, которые в норме не перевариваются эндогенными пищеварительными ферментами организма. С учетом того, что переваримость питательных веществ в рационах, содержащих трудногидролизуемые компоненты, составляет всего 75%, то использование ферментов имеет хорошую перспективу.

Испытание на курах-несушках нового ферментного препарата Акстра Про подтверждают данную гипотезу.

Известно (Батоев Ц.Ж., 2001), что пищеварительная система птицы обладает мощным пищеварительным аппаратом, который способен гидролизовать значительно больше субстратов, чем содержится в суточном количестве потребляемого корма.

Таблица 32

Структура рецепта и показатели качества комбикормов

Показатели	В процентах
Пшеница	58,224
Жмых подсолнечный	5,000
Соя экстрагированная	19,784
Известняк 36%	9,137
Масло соевое	1,936
Отруби пшеничные	3,847
Монокальций фосфат	1,149
Соль поваренная	0,250
Лизин 98	0,073
Сульфат натрия	0,205
Метионин кормовой 98	0,214
Бленд минеральный 0,08%	0,080
Холин хлорид	0,080
Бленд витаминный 0,02%	0,020
Питательность в 100 г корма:	
ОЭ птицы, ккал	270,00
Жир сырой	6,72
Клетчатка сырая	4,89
Протеин сырой	16,70

Схема опыта на курах-несушках по изучению влияния экзогенной протеазы на секреторную функцию поджелудочной железы и биохимические показатели крови

Группа (период)	Кол-во птицы в группе	Особенности кормления
Контроль 7-10 суток	2	Основной рацион, сбалансированный по всем питательным веществам согласно нормам ВНИТИП. Методическое руководство по кормлению сельскохозяйственной птицы, 2015
Опытная 7-10 суток	2	Основной рацион+ протеаза Акстра Про - 100 г/т

Использование экзогенной протеазы в кормах птицы имеет актуальность в случаях содержания в рационе добавок с антипитательными веществами, которые препятствуют действию пищеварительных ферментов. Второй причиной использования экзогенных ферментов, которые секретируются пищеварительными железами животных является замена кормовых антибиотиков на биопрепараты, обеспечивающие профилактику желудочно-кишечного тракта от заболеваний или в качестве комплексной терапии при лечении расстройств пищеварения. При этом важно сопоставить активность пищеварительных ферментов в дуоденальном содержимом животного до применения ферментного препарата с активностью экзогенного фермента. Классическим примером ферментативного препарата, применяемого в медицине, является панкреатин, который готовят из поджелудочных желез свиней. Мы сопоставили протеолитическую активность панкреатина с препаратом Акстра Про, результаты представлены в табл. 34.

Таблица 34

Активность ферментов в препаратах Акстра Про и панкреатин (n=20)

Препарат	Амилаза, U/L ¹	Липаза, U/L ²	Протеазы, мг/г.мин 3
Акстра Про	36012±1265,3	688±102,9	897±47,5
Панкреатин	35893±5070,1	139820±5450,4	505±14,8

Примечание - ¹ - исследования выполнены на полуавтоматическом анализаторе Sinnova BS3000P (КНР), используя набор на панкреатическую амилазу ООО «ДИАКОН-ВЕТ»;²- набор на липазу;³ –активность определяли по гидролизу казеина (Ц.Ж.Батоев, 1971).

Данные свидетельствуют о том, что активность общих протеаз в препарате Акстра Про выше на 77,6% по сравнению с панкреатином, а по активности липазы - значительно уступает ему.

Результаты исследований показывают, что количество панкреатического сока при добавлении в корм протеазы на фоне пшенично-соевого рациона кур существенно не изменяется (табл.35). Имеется тенденция снижения активности панкреатических ферментов, однако достоверная разница отмечается в уменьшении в опытный период активности амилазы (на 34,9%, $p \leq 0,05$).

Таблица 35

Секреторная функция поджелудочной железы кур-несушек при добавке к корму протеазы (n=20, M±m)

Показатели	Контроль (ОР)	Опыт (ОР + Акстра Про) 100г/т корма
1. Количество панкреатического сока за 180 мин опыта, мл	8,5±0,52	8,0±0,38
Средняя активность панкреатических ферментов в 1 мл сока		
2. амилаза, мг/(мл.мин)	4437±343,5	2890±266,9*
3. протеазы, мг/(мл.мин)	219±11,3	202±8,9
4. липаза, ед/л	9211±959,2	7407±360,4
Суммарная активность ферментов за 180 мин опыта		
5. амилаза, мг/(мл.мин)	38711±4513,1	26011±1545,1
6. протеазы, мг/(мл.мин)	1933±134,2	1790±125,8
7. липаза, ед/л	83093±9224,6	59775±3140,4

Примечание - * разница с фоном достоверна, $p \leq 0,05$

Для того, чтобы понять механизм действия ферментного препарата на функцию поджелудочной железы необходимо проанализировать динамику активности фермента после приема корма (рис.24). Данные указывают на существенное снижение активности протеаз в первые 30-60 минут после кормления, когда регуляция поджелудочной железы обеспечивается сложнорефлекторно и потребленный птицей корм находится в зобе или желудке, а панкреатический сок усиленно отделяется под влиянием импульсов, приходящих по парасимпатическим волокнам блуждающего нерва (n. vagus). Следовательно, при сбалансированном рационе действие экзогенной протеазы снижает выработку собственных протеолитических ферментов в «запальном» соке. В период нейрхимической фазы регуляции панкреатической секреции (120-

180 мин) уровень протеаз в соке поджелудочной железы в опытный период на 150-ой минуте превышает активность фермента в контрольный период, тем самым выравнивая среднюю активность фермента до и после добавления экзогенной протеазы.

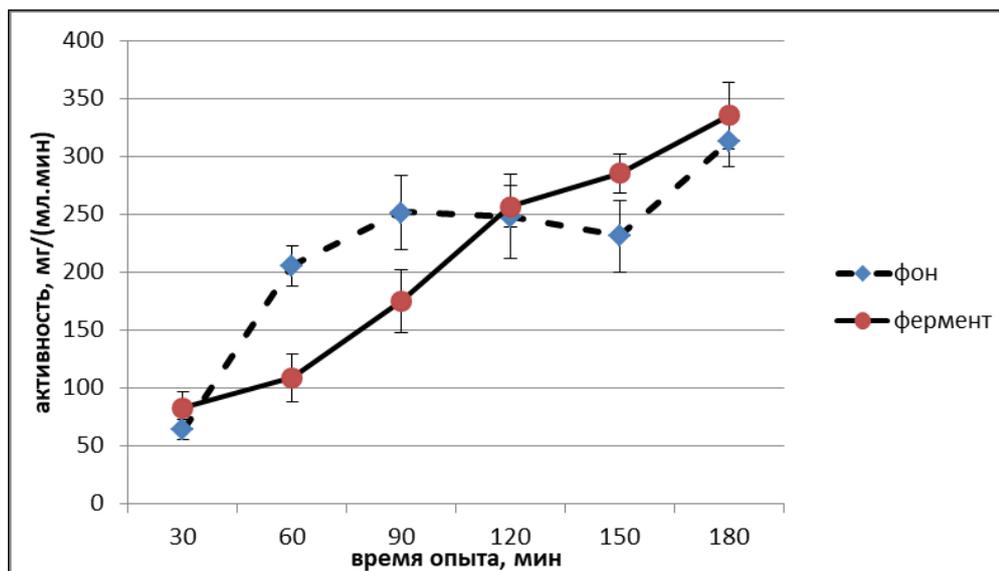


Рис. 24. Динамика протеолитических ферментов поджелудочной железы кур-несушек при добавлении в корм протеазы

Результаты физиологических опытов по определению переваримости питательных веществ показывают, что экзогенная протеаза оказывает влияние на переваримость протеина (табл.36).

Таблица 36

Переваримость питательных веществ у кур-несушек при добавлении в корм препарата Акстра Про (M±m, n=10)

Показатели переваримости, %	Контроль	Опыт
протеина	91,0±0,39	92,2±0,27*
жира	82,6±0,82	83,2±0,46
клетчатки	33,1±3,5	26,0±1,44

Примечание: -* - разница с контролем достоверна, p≤0,05

В опытной группе переваримость протеина была выше на 1,2% по сравнению с контролем, что свидетельствует о том, что часть протеина может перевариваться в зобе птицы под влиянием экзогенных ферментов.

Известно, что активность трипсина в плазме крови птицы коррелирует при изменении состава рациона с протеазами желудочно-кишечного тракта (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Титов В.Ю. и др., 2018). Поэтому одной из задач настоящего исследования является изучение активности пищеваритель-

ных ферментов в плазме крови кур при добавлении к корму экзогенной протеазы (табл. 37).

Таблица 37

Биохимические показатели крови кур породы Хайсекс белый при использовании в их рационе препарата Акстра Про (M±m, n=15)

Показатели	Группы	
	контрольная	опытная
Трипсин, ед/л	162±22,9	147±16,6
Амилаза, ед/л	209±26,9	214±43,1
Липаза, ед/л	48±5,0	66±13,6
Общий белок, г/л	34,6±2,47	34,0±4,08
Щелочная фосфатаза, ед/л	1129±118,7	589±82,2*
Холестерин, ммоль/л	1,9±0,32	2,3±0,68
Триглицериды, ммоль/л	4,9±0,43	5,6±0,61
Глюкоза, ммоль/л	6,5±0,14	5,9±0,22*

Примечание: -* - разница с контролем достоверна при $p < 0,05$

Результаты исследований показывают, что достоверные изменения наблюдаются в активности щелочной фосфатазы при использовании в рационе протеазы (100г/т корма). Активность фермента в данном случае уменьшается на 47,8% по сравнению с контролем, что, по-видимому, связано с изменением функции печени. Остальные биохимические показатели плазмы крови при использовании в рационе кур биологически активных добавок остаются без изменений, что согласуется с результатами исследований секреторной функции поджелудочной железы кур.

Таблица 38

Биохимические показатели крови кур породы Хайсекс белый в пре- и постпрандиальную фазу при введении в корм экзогенной протеазы

Показатели	До кормления	После кормления
Трипсин, ед/л	175±23,4	362±56,1*
Амилаза, ед/л	214±43,1	218±32,7
Липаза, ед/л	66±13,6	86±1,5
Общий белок, г/л	39±3,8	39±3,9
Щелочная фосфатаза, ед/л	589±82,2	1304±387,7
Холестерин, ммоль/л	3,3±0,53	2,1±0,64
Триглицериды, ммоль/л	6,8±0,86	5,3±0,48
Глюкоза, ммоль/л	6,2±0,35	7,5±0,2*

Примечание - *разница с состоянием натощак достоверна при $p \leq 0,05$

Изучение биохимических показателей в динамике после приема корма показывает, что наиболее мобильными показателями являются изменение активно-

сти в плазме крови трипсина и содержание глюкозы (табл. 38). Так, активность трипсина в постпрандиальную фазу пищеварения увеличивается в 2,1 раза при использовании протеазы. Содержание глюкозы в крови кур увеличивается через один час после кормления при использовании протеазы на 21,0% ($p \leq 0,05$).

Проведенные исследования на цыплятах-бройлерах показывают, что наиболее целесообразно применять ферментный препарат Акстра Про на рационах с добавкой гороха в количестве 5-10% от массы корма (Вертипрахов В.Г., Борисенко К.В., Грозина А.А., 2018). В этом случае отмечается повышение протеолитической активности дуоденального химуса на 24,3-36,8% по сравнению с контрольным пшенично-соевым рационом, поскольку в механизме действия экзогенной протеазы важным направлением является разрушение антипитательных факторов, нарушающих гидролиз белкового субстрата (Bedford M. R., Schulze H., 1998).

Ранее выполненные исследования на курах с хронической фистулой панкреатического протока, указывают на то, что добавка 5% сои от массы корма оказывает стимулирующее влияние на протеолитическую активность: базальная активность ферментов увеличивается в 1,7 раза. При использовании в рационе 5% добавки гороха, наоборот, отмечалось снижение активности ферментов в единице сока: амилазы — на 44,7%, протеаз — на 36,2%. Добавка ферментного препарата протосубтилина на фоне гороха повышает панкреатическую секрецию: активность амилазы увеличивается на 14%, протеаз — на 12%, в объеме сока за опыт — соответственно на 19 и 20% (Вертипрахов В.Г., Тесаривская Т.Б., 2011). Следовательно, ферментный препарат на фоне гороха оказывает положительное влияние на секреторную функцию поджелудочной железы кур-несушек.

В научной литературе встречаются данные о том, что использование комбикормов с 20 % гороха, обогащенных кормовой протеазой, полученной от экспрессии *Bacillus subtilis*, обеспечивает повышение уровня переваримости сухого вещества корма на 1,9 %, жира — на 1,0 %, клетчатки — на 1,7 %, доступности практически всех незаменимых аминокислот ($P < 0,05 - 0,001$) на 0,9 – 7,3 % по сравнению с контролем (Мустафин А.С., 2008). Следовательно, при добавлении в рацион животных экзогенной протеазы следует учитывать ингредиентный состав кормов, поскольку эффективность применения данного препарата связана с наличием антипитательных факторов.

Таким образом, можно сделать заключение, что:

1. При использовании экзогенной протеазы на пшенично-соевых рационах кур-несушек наблюдается снижение протеолитической активности сока поджелудочной железы в первые 60 минут после приема корма, а затем

повышение на 150 минуте опыта в период нейрогуморальной фазы регуляции панкреатической секреции, при этом активность протеаз за опыт существенно не изменяется. Это следует учитывать при введении в рацион экзогенной протеазы, эффективность которой связана с наличием антипитательных факторов, снижающих питательную ценность и переваримость субстратов в корме.

2. В опытной группе переваримость протеина была выше на 1,2% по сравнению с контролем, что свидетельствует о том, что часть протеина может перевариваться в зобе птицы под влиянием экзогенных ферментов.

3. При введении в корм препарата Акстра Про (100г/т корма) активность щелочной фосфатазы в плазме крови кур уменьшается на 47,8%, содержание глюкозы – на 9,2% по сравнению с контролем, что указывает на положительное влияние препарата на функцию пищеварительных желез.

6.5 Активность ферментов в кишечнике цыплят-бройлеров при использовании в их рационе кормовой добавки СИНКРА AVI

Использование ферментных и пробиотических препаратов в рационах птицы должно базироваться на знании процессов пищеварения, поскольку экзогенные ферменты и микроорганизмы вступают во взаимодействие с эндогенными, что не всегда имеет положительный ответ.

Актуальность применения ферментно-пробиотического комплекса (коммерческое название Синкра AVI), представляющего собой комбинацию ферментов (ксиланазы, амилазы, протеазы) и пробиотических культур на основе 3-х штаммов *Bacillus amyloliquefaciens*, заключается в том, что при выращивании бройлеров используются корма, содержащие трудногидролизуемые компоненты, и для повышения эффективности их использования в рацион добавляют такого рода препараты. Традиционно используемые для яичной и племенной птицы в качестве «разбавителя питательности», пшеничные отруби относятся к трудногидролизуемым компонентам корма, они редко включаются в рационы бройлеров по причинам ухудшения показателей продуктивности. Известно, что высокое содержание в отрубях некрахмалистых полисахаридов (НКП) и других антипитательных факторов (фитата, связанного с клетчаткой белка и др.), не только снижает питательную ценность рациона, но и способствует избыточной выработке эндогенных ферментов организмом бройлеров. В научной литературе описано, что высокое содержание НКП и грубый помол пшеничных отрубей способствует уменьшению высоты ворсинок и более интенсивному слущиванию гликокаликса эпителия кишечника, приводя к

снижению эффективности переваривания корма, а нередко и заболеваниям пищеварительного канала.

Важно также понимать, что птица потребляет не субстраты как таковые, а ингредиенты кормов, в которых субстраты содержатся в виде сложных матриц. Для лучшего расщепления данных матриц собственными пищеварительными ферментами применяют кормовые ферменты. Ксиланаза гидролизует НКП корма в ЖКТ птицы, снижает вязкость кишечного содержимого, повышает доступность питательных веществ. Экзогенные амилаза и протеаза стимулируют выработку собственных пищеварительных ферментов, повышая переваримость крахмала и белка.

Для птицы характерно преобладание пристеночного пищеварения и абсорбция питательных веществ через многочисленные выросты собственной пластинки слизистой оболочки кишки. В научной литературе описана способность пробиотических культур на основе *Bacillus spp.* прикрепляться к слизистой оболочке кишечника и улучшать его структуру: длину ворсинок, глубину крипт, в итоге улучшать продуктивность птицы. Лучшая структура кишечника, вероятно, будет влиять и на более интенсивную резорбцию пищеварительных ферментов обратно из ЖКТ, снижая потери ферментов с пометом.

Поэтому в настоящей работе было изучено влияние ферментно-пробиотического комплекса (коммерческое название Синкра AVI) на активность ферментов кишечника цыплят-бройлеров на фоне добавки пшеничных отрубей в качестве трудногидролизуемого компонента.

Эксперимент был проведен на цыплятах-бройлерах с фистулой 12-перстной кишки в соответствии со схемой, представленной в табл.39.

Таблица 39

Схема опыта

Подопытная птица	Группа	Кол-во голов	Особенности кормления
Интактные цыплята-бройлеры	контрольная	3	Основной рацион финишный комбикорм для цыплят-бройлеров соответствует требованиям ВНИТИП (2014)
	опытная	3	ОР+ кормовая добавка Синкра™ AVI 101 ТРТ 200 мг/кг
Цыплята-бройлеры с дуоденальной фистулой	контрольная	3	Основной рацион финишный комбикорм для цыплят-бройлеров соответствует требованиям ВНИТИП (2014)
	опытная	3	ОР+ кормовая добавка Синкра™ AVI 101 ТРТ 200 мг/кг

Активность ферментов и биохимические показатели исследовали после сушки дуоденального химуса до абсолютно сухого вещества при помощи лиофильной сушилки серии TFD (ilShinbiobase Co.Ltd, Корея) (48 ч при температуре $-77,8^{\circ}\text{C}$ и давлении 5 mTorr). Полученный (абсолютно сухой) материал разводили раствором Рингера 1:100, гомогенизировали, центрифугировали и выполняли биохимические исследования. Активность пищеварительных ферментов определяли методами, описанными выше.

Полученные данные дуоденальной активности ферментов цыплят-бройлеров при добавлении в рацион кормовой добавки представлены в табл. 40.

Таблица 40

Дуоденальная активность ферментов при использовании в рационе цыплят-бройлеров кормовой добавки Синкра™ AVI 101 TPT

Активность фермента	Группа, n=3	
	контрольная	опытная
Амилаза, мг/мл.мин	4050 ± 313,1	3365±261,8
Липаза, ед/мл	50,5±5,72	70,1±6,61*
Протеазы, мг/мл.мин	307±32,7	307±31,0
Щелочная фосфатаза, ед/л	113639±8332,9	90291±7614,1*

Примечание - * различия с контрольной группой достоверно при $p < 0,05$

Наши экспериментальные данные показывают, что существенных изменений в активности амилазы и протеаз при введении в корм добавки Синкра™ AVI 101 TPT не наблюдается. Достоверно увеличивается в опытной группе активность липазы на 38,6% ($p < 0,05$), что обусловлено, по-видимому, изменением функции печени и секретируемой желчи. Об этом свидетельствует стимуляция активности липазы и снижение активности щелочной фосфатазы — тканевого фермента, который гидролизует эфирные связи фосфорных соединений в кишечнике. Поскольку этот фермент является диагностическим показателем функции печени и образуется при разрушении её клеток, то факт снижения активности ЩФ следует интерпретировать, как положительный момент в оптимизации деятельности органа. Таким образом, несмотря на наличие в составе кормовой добавки амилазы, ксиланазы и протеаз действие препарата на активность дуоденальных ферментов не является выраженным, за исключением липазы и ЩФ. Это можно объяснить особенностями пищеварительной системы птицы, имеющим зуб, поскольку там происходит предварительная обработка корма и не исключено действие экзогенных ферментов на субстрат, которое приводит к гидролизу части крахмала и протеина.

Для более полного представления о динамике пищеварительных ферментов в кишечнике бройлеров были выполнены исследования их активности в помете (табл.41).

Таблица 41

Активность ферментов в лиофилизированном помете цыплят-бройлеров

Активность фермента	Группа, n=3	
	контрольная	опытная
Амилаза, мг/мл.мин	340 ± 14,1	112±12,4*
Липаза, ед/мл	60,7±6,11	75,4±6,85
Протеазы, мг/мл.мин	45±2,7	32±2,9*
Щелочная фосфатаза, ед/л	18442±1647,5	15936±1076,5

Примечание - * различия с контрольной группой достоверно при $p < 0,05$

Результаты показывают, что активность амилазы и протеаз в помете бройлеров снижается на 67,1% и 28,9%, соответственно, что связано со снижением скорости перемещения кишечного химуса и возможностью энзимов рекрутироваться в кровь для дальнейшего формирования секрета в поджелудочной железе (Rothman S.S., Liebow C., Isenman L., 2002; Коротько Г.Ф., 2011). Это является критерием состояния здоровья пищеварительного канала, поскольку при расстройствах пищеварения динамика выделения пищеварительных ферментов с экскрементами резко возрастает, что связано с диареей (Вертипрахов В.Г. Гогина Н.Н., Грозина А.А., Хасанова Л.В., Ребракова Т.М., 2017). В данном случае наблюдается положительное влияние кормовой добавки на состояние здоровья кишечника у бройлеров.

Таким образом, результаты исследований показали, что при добавлении кормовой добавки Синкра™ AVI 101 ТРТ в рацион цыплят-бройлеров в дозе 200 мг/кг корма активность липазы в дуоденальном содержимом увеличивается на 38,6% ($p < 0,05$), снижается активность щелочной фосфатазы на 20,6% ($p < 0,05$). Показатели амилазы и протеаз в помете бройлеров при этом снижаются, соответственно, на 67,1% и 28,9% по сравнению с контрольной группой, что указывает на положительное влияние кормовой добавки на кишечное пищеварение.

7. ОСОБЕННОСТИ КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У ПТИЦ ПО СРАВНЕНИЮ С МЛЕКОПИТАЮЩИМИ

Важнейшие базовые данные о пищеварительной деятельности поджелудочной железы – это количество выделяемого панкреатического сока и общая активность ферментов, а также концентрация их в единице объема сока. Значение этих данных отражают основные видовые особенности секреции железы, могут послужить критерием для сравнительной оценки изменений функции железы при различных состояниях организма, механизмов регуляции функции органа, для оценки действия фармакологических средств, влияния стимуляторов и других веществ на пищеварительную деятельность поджелудочной железы.

Ферментно-выделительная функция поджелудочной железы наиболее изучена на млекопитающих (Вертипрахов В.Г., 2004). Большую роль в изучении динамики секреции поджелудочной железы сыграла фистульная методика, разработанная в лаборатории И.П. Павлова (1897). У каждого животного установлены характерные особенности динамики выделения слюны, желудочного сока и секретов поджелудочной железы и печени.

Экзокринная функция поджелудочной железы птиц долгое время оставалась малоизученной из-за методических трудностей получения панкреатического сока в хроническом эксперименте. Особенностью у птиц является то, что панкреатический и желчные протоки открываются в просвет восходящего колена 12-перстной кишки одной общей папиллой, что затрудняет получение чистого панкреатического сока. Было предложено несколько методов получения секрета поджелудочной железы в остром и хроническом опыте (Батоев Ц.Ж., 2001). Однако предложенные методы не получили широкого применения в исследованиях. Наиболее перспективным для изучения внешнесекреторной функции поджелудочной железы у птиц является метод Батоева Ц.Ж., Батоевой С.Ц. (2001), который позволяет получать чистый панкреатический сок в период опытов, а в остальное время - направлять по внешнему анастомозу в кишечник.

Наряду с фистульными методами по сей день востребованным остается исследование ферментативной активности ткани поджелудочной железы.

Изучением внешнесекреторной функции поджелудочной железы птиц занимались преимущественно ученые школы Батоева Ц.Ж. (2001). Их данные показывают, что выделение панкреатического сока поджелудочной железы идет непрерывно. У голодающих птиц происходят небольшие снижения внешнесекреторной деятельности, но выделение сока и ферментов не пре-

кращается. В ночное время суток общий уровень ферментативной функции железы снижается на 30-40% по сравнению с дневным уровнем.

Установлены количественные характеристики секреции сока и его ферментов как до так и после кормления, так и в суточной динамике у сельскохозяйственных птиц (Вертипрахов В.Г., Фоменко Е.Г., Бутенко М.Н., 2016).

Таблица 42

Активность ферментов в соке и в гомогенате ткани поджелудочной железы, а также в дуоденальном химусе у млекопитающих и птиц

№ п/п	Вид животного	Количество особей, голов	Активность ферментов		Соотношение амилазы и пртеаз
			амилаза	протеазы	
Фистульный метод мг/мл/мин					
1.	Цыплята-бройлеры*	5	9933±701,0	865±47,5	12:1
2.	Куры *	3	6073±419,1	255±15,1	24:1
3.	Собаки **	7	2467±25,6	570±6,1	4:1
4.	Свиньи **	10	1966±18,6	156±1,7	13:1
В гомогенате ткани мг/г/мин					
5.	Цыплята-бройлеры *	20	14177±1399,7	1010±9,6	14:1
6.	Кр.рогатый скот*	10	641±92,3	35,5±0,73	18:1
6.1.	Телята 4 месяца*	5	618±59,6	238±21,9	3:1
7.	Лошади старше 3 лет*	10	1290±101,9	84,0±0,67	15:1
В химусе 12-перстной кишки					
8.	Поросята 3 месяца*	3	27±3,4	2,7±0,27	10:1

Примечание: *- результаты исследований В.Г. Вертипрахова,

** - результаты исследований Ц.Ж. Батоева и др.

Однако литературные данные весьма малочисленны и противоречивы. По некоторым данным (Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. и др.,1969) у птиц не обнаруживается существенной разницы в количестве панкреатического сока

по сравнению с собакой, у которой на 1 кг массы тела вырабатывается около 25 мл сока поджелудочной железы.

Исследованиями школы Батоева Ц.Ж. (2001) показано, что объем панкреатического сока и динамика его выделения зависят от приема корма и воды. Установлено, что стимуляция деятельности железы, вызванная поением птиц, обычно прекращается в течение одного полутора часов, в последующий период во многих случаях отмечается небольшое снижение функции секреторного аппарата железы по сравнению с исходным уровнем. А после приема корма повышается секреторная функция поджелудочной железы. Поэтому исследования проводились при одновременной подаче воды и корма.

После приема корма выделение панкреатического сока находится на высоком уровне в течение полутора часов. В секретиции амилазы, протеаз и липазы отмечаются одновременные изменения. В течение первых 30 минут после приема корма в большей степени стимулируется выделение амилазы. В динамике секретиции протеаз и липазы наблюдаются довольно близкие изменения.

Прием корма по-разному стимулирует деятельность поджелудочной железы: у кур объем сока увеличивается лишь на 40%, у свиней на 236%, а у собак – 328%. В единице объема панкреатического сока свиней и собак активность амилазы не имеет больших различий, в среднем разница составляет около 20%. Однако концентрация протеолитических ферментов панкреатического сока собаки в 3,5 раза меньше, чем в секрете свиньи.

Пищеварительная деятельность поджелудочной железы всех животных в большей мере возростала за счет повышения активности ферментов, чем объема сока. У кур и свиней в условиях относительного покоя железы в ацинарных клетках накапливаются ферменты панкреатического сока и интенсивно выделяются при стимуляции, вызванной приемом корма.

По сравнению со всеядными – свиньей и курицей у собак в панкреатическом соке в большей мере проявляется активность протеолитических ферментов при относительно меньшем содержании амилазы. Результаты исследования свидетельствуют, что активность ферментов сока поджелудочной железы млекопитающих и птиц связана с составом питательных веществ кормов, характерных для видового питания.

У кур, уток и гусей максимальный уровень активности ферментов отмечается в течение первого часа после утреннего кормления. У собак и свиней период характерной концентрации происходит на второй час после кормления. Эти особенности выделения ферментов у данных животных уста-

навливались путем анализа результатов многочисленных опытов, выполненных в разных условиях.

Исследования поджелудочной железы птиц (куры, гуси, голуби) и пушных зверей (норки, лисы, песцы, ондатры и белки) путем определения активности ферментов в гомогенате ткани органа.

Результаты показали, что наибольшую активность амилазы имеют голуби $17656 \pm 495,2$ и наименьшее количество протеаз 160 единиц, соотношение этих ферментов составляет 71:1, а в зимнее время оно еще больше 110:1. У кур наименьшая активность амилазы 8891 единиц, а количество протеаз в 2,5 раза больше чем у голубей.

Выявлено, что у каждого вида млекопитающих и птиц имеется период в динамике секреции, концентрации ферментов которого характерны для данного вида животных.

Анализ активности ферментов в гомогенате ткани поджелудочной железы норок, песцов и лисиц показывает следующее, что содержание амилазы и протеаз существенно отличается от концентрации их у птиц и свиней. Выявлены самые низкие амилазно-протеазные соотношения, которое отражает плотоядное питание. У норки оно составляет 2,1:1, у песцов – 2,5:1, лисицы – 2,9:1

У белок самая низкая активность ферментов ткани поджелудочной железы как амилазы так и протеаз. Соотношение ферментов составляет 20,1:1, что отражает растительный характер питания.

Наиболее яркие признаки растительного питания выражены у ондатры. Пищеварительная функция поджелудочной железы характеризуется относительно высоким содержанием амилазы 1577 единиц, при меньшем количестве протеаз 47 единиц.

Исследования активности ферментов поджелудочной железы цыплят-бройлеров были выполнены разными способами: фистульным методом и в гомогенате ткани. Данные показывают, что ферментативная активность панкреатического сока поджелудочной железы цыплят-бройлеров превосходит показатели взрослых кур по активности амилазы в 1,6 раз, а по протеазам в 3,4 раза. Высокая активность пищеварительных ферментов создает основу быстрого роста и развития цыплят.

Таким образом, соотношение активности ферментов поджелудочной железы на углеводы и белковые вещества отражают типовые особенности питания птиц и млекопитающих.

7.1 Адаптация панкреатической секреции и метаболизма у животных с разным типом пищеварения при замене белкового компонента рациона

Вопрос об адаптации поджелудочной железы к качеству питания у животных до настоящего времени дискутируется. Существует мнение о параллельных изменениях активности ферментов в соке поджелудочной железы. Согласно гипотезе параллельной секреции, активность ферментов поджелудочной железы изменяется в одних и тех же пропорциях, независимо от компонентов пищи (Gilliland E.L., Glazer G., 1980). Такие результаты были получены на канюлированных собаках, постоянно теряющих панкреатический сок, у которых способность поджелудочной железы приспособлять ферментативный состав секрета к характеру пищи в значительной степени нарушена (Фомина Л.С., 1974). Подобный дисбаланс возникает при заболеваниях органов пищеварения, а также при избыточном поступлении питательных веществ, в частности жиров (Фомина Л.С., 1974). Однако имеется большое количество экспериментальных данных, указывающих на способность поджелудочной железы изменять активность ферментов и сокоотделение в зависимости от состава потребляемой пищи (Павлов И.П., 1952; Rothman S., Leibow C., Isenman L., 2002; Ren L.Q., Zhao F., Tan H.Z., Zhao J.T., Zhang J.Z., Zhang H.F., 2012; Keomanivong F.E., Grazul-Bilska A.T., Redmer D.A., Bass C.S., Kaminski S.L., Borowicz P.P., Kirsch J.D., Swanson K.C., 2017), в том числе это описано у птиц (Батоев Ц.Ж., 2001; Перепелкина Л.И., Бердников П.П., Самсоненко И.А., 2012; Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А. и др., 2018). Доказательства приспособления пищеварительных желез к качеству пищи получены с помощью современных методов в процессе синтеза, транспорта и выделения зимогенных гранул на уровне как отдельных ацинарных клеток, так и ацинусов топографически разных участков железы (Можейко Л.А., 1990; Rothman S., Leibow C., Isenman L., 1991; Коротько Г.Ф., 2014). В настоящее время все больше внимания уделяется молекулярно-генетическим подходам в изучении секреторной функции поджелудочной железы (Brannon P.M., 1990), и хотя эти методы не нашли широкого распространения в изучении адаптации панкреаса к качеству питания, полученные немногочисленные результаты согласуются с биохимическими данными (Swanson K.C., Matthews J.C., Woods C.A., Harmon D.L., 2002; Sans M.D., Williams J.A., 2002). Особый интерес представляют эксперименты на животных с канюлей, которая позволяет отбирать образцы панкреатического сока *in vivo* в период опытов, а в остальное время направлять его в кишечник. Следует отметить, что из-за методических трудностей получения чистого панкреати-

ческого сока имеющиеся данные об адаптации секреторной функции сельскохозяйственных животных малочисленны и разноречивы (Huguet A., Savary G., Bobillier E., Lebreton Y., Le Huërou-Luron I., 2006; Liu K., Shen J., Cao Y., Cai C., Yao J., 2018). В прошлом веке академиком И.П. Павловым был разработан метод исследования панкреатического сока у собак и получены экспериментальные данные по адаптации панкреатической секреции к хлебу, молоку, мясу, которые стали основой физиологии пищеварительной системы (Павлов И.П., 1952). Позднее на сельскохозяйственных животных изучалось приспособление панкреатической секреции к различным кормам и добавкам (Синецков А.Д., 1965), однако влияние определенных ингредиентов корма на панкреатическую секрецию не было предметом изучения. В представленной работе впервые описаны количественные изменения секреторной функции поджелудочной железы при замещении одного из компонентов рациона. Кроме того, благодаря использованию аналогичных методов исследования панкреатической секреции (эксперименты на фистулированных особях), сопоставлены показатели у животных с неодинаковым типом пищеварения, что позволило выявить у них как особенности, так и общие закономерности приспособительных реакций панкреаса.

Нашей целью было изучение механизмов адаптации системы пищеварения млекопитающих животных и птицы в сравнительном аспекте к рационам с различными белковыми ингредиентами корма.

Методика. Объектами исследования были куры (*allus gallus* L.) породы леггорн яичного кросса Хайсекс белый (Hisex White) в возрасте 10-12 мес с хроническими фистулами панкреатического протока (3 гол.), интактные куры (15 гол.), поросята (*Sus scrofa domesticus* L.) помеси датского ландраса и датского йоркшира в возрасте 5 мес с живой массой 45-55 кг (9 гол.: 3 — с канюлей панкреатического протока, 3 — с канюлей подвздошной кишки, 3 — интактные).

Для получения от птицы «чистого» панкреатического сока в хроническом эксперименте (Батоев Ц.Ж., 2001) выполняли хирургическую операцию, суть которой сводилась к созданию изолированного отрезка 12-перстной кишки и трансплантации в него главного панкреатического протока с вживлением двух Г-образных фистул и образованием внешнего анастомоза, позволяющего при необходимости возвращать панкреатический сок в 12-перстную кишку. Поросят оперировали по методу И.З. Ткачева (Ткачев И.З., 1988). Из 12-перстной кишки выкраивали отрезок длиной 4-5 см, в который впадает панкреатический проток, вживляли У-образную канюлю (в изолированный

отрезок кишки и в основную кишку), позволяющую возвращать панкреатический сок в 12-перстную кишку в период вне опытов.

Физиологические опыты на птице выполняли по методике, разработанной нами ранее (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Андрианова Е.Н., Шевяков А.Н., Хасанова Л.В., Аншаков Д.В., 2018). Использовали корм ПК-1 (ФНЦ «ВНИТИП» РАН, Россия) с разными белковыми ингредиентами. На каждой птице выполняли не менее 3 опытов по изучению пищеварения в каждый учетный период. Физиологические опыты на поросятах начинали утром в состоянии животных натошак после 14-часового голодания. Поросят помещали в специальный станок, в котором они находились в течение 3,5 ч. Для сбора панкреатического сока к фистуле через специальный резиновый переходник прикрепляли микропробирку. В первые 30 мин собирали сок после голодания, затем поросятам давали 500 г (1/3 от суточной нормы) комбикорма (СК-4, ВНИИФБиП, Россия) («Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных. Справочное пособие» М., 2003) и продолжали собирать секрет через каждые 30 мин в течение 180 мин.

Биохимические исследования активности ферментов панкреатического сока выполняли следующими методами: определение амилазы — по Smith-Roe в модификации для определения высокой активности фермента (Батоев Ц.Ж., 2001), протеаз — по гидролизу очищенного казеина по Гаммерстену с колориметрическим контролем (КФК-3, «Загорский отпико-механический завод», Россия, $\lambda = 450$ нм) (Батоев Ц.Ж., 2001), липазы — на биохимических анализаторах Sinnowa BS3000P («SINNOWA Medical Science & Technology Co., Ltd», Китай) и Screen Master LIND113 («Hospitex Diagnostics S.r.L.», Италия) с набором ветеринарных диагностических реагентов («ДИАКОН-ВЕТ», Россия) для определения концентрации липазы в крови животных.

Кровь для исследования у кур получали из подкрыльцовой вены, у свиней — из хвостовой вены до кормления. В пробирки добавляли свежеприготовленный раствор цитрата натрия, кровь центрифугировали 5 мин при 5000 об/мин, полученную плазму исследовали на проточном биохимическом полуавтоматическом анализаторе Sinnowa BS3000P («SINNOWA Medical Science & Technology Co., Ltd», Китай) с использованием биохимических наборов («ДИАКОН-ВЕТ», Россия). Активность амилазы и липазы исследовали на приборе Chem well 2900 (T) («Awareness Technology, Inc.», США) с использованием соответствующих наборов реагентов («Human GmbH», Германия). Активность трипсина оценивали на полуавтоматическом биохимическом анализаторе Sinnowa BS-3000P («SINNOWA Medical Science & Technology Co., Ltd», Китай) (Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., 2018).

Балансовые опыты по изучению переваримости питательных веществ рациона выполняли общепринятыми методами («Методика проведения научных и производственных исследований по кормлению сельскохозяйственной птицы. Молекулярно-генетические методы определения микрофлоры кишечника». Сергиев Посад, 2013).

Статистический анализ выполняли методом ANOVA (программный пакет Statistica 10.0, «StatSoft, Inc.» США; Microsoft Excel). Для показателей активности ферментов рассчитывали средние (M) и стандартные ошибки средних ($\pm SEM$), достоверность различий определяли по t -критерию Стьюдента, считая их статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты. Этапы эксперимента описывает табл.43.

Составы и характеристики использованных основных рационов приведены в табл.44 и 45.

В опыте на курах-несушках комбикорма готовили таким образом, чтобы в корме 1 преобладал жмых соевый, а в корме 2 — жмых подсолнечный. Анализ показал, что корм 2 содержал больше сырого жира (на 1,4 %) и клетчатки (на 1,0 %), чем корм 1. При исследовании секреторной функции поджелудочной железы кур (рис.24) мы выявили увеличение липолитической активности на 33,8 % ($p < 0,05$) при замене корма 1 на корм 2, что, по видимому, обусловлено качеством жира в подсолнечном жмыхе (Андрианова Е.Н., Егоров И.А., Присяжная Л.М., Григорьева Е.Н., Ребракова Т.М., 2016), а также повышением количества сырого жира в опыте относительно контроля. Активность протеаз возрастала на 28,1 % ($p \geq 0,05$) в результате изменения качества протеина и незначительного увеличения доли сырого протеина в корме (на 0,5 %), а также содержания аминокислот, по которым в сумме показатель превышал таковой в контроле на 0,33 %. Из этих результатов следует, что секреторная функция поджелудочной железы четко адаптируется к качеству потребляемого корма.

Для понимания механизмов приспособления продукции панкреатических ферментов к изменяющемуся составу рациона мы изучили динамику секреторной функции поджелудочной железы кур (рис.25).

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что в динамике выделения панкреатического сока после приема корма наблюдаются различия при использовании в рационе кур разных комбикормов в 1-й и 4-й временной интервал опыта (см. рис.25, А), что связано со сложнорефлекторной и нейрохимическими фазами регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы.

Наиболее выражено изменяется ферментативная активность липазы (см. рис.25, Б): увеличение составило в 1-й период (до кормления) 37,7 % ($p < 0,05$) на 90-й мин — 46,6 % ($p < 0,05$) при использовании подсолнечного жмыха, на 150-й мин — 93,7 %. Разница базальной активности ферментов при использовании разных белковых добавок указывает на долговременную адаптацию к корму 2, который вызывает усиление липолитической активности. Основное различие в динамике состоит в том, что интенсивный рост активности липазы при наличии в корме подсолнечного жмыха продолжался до 90-й мин опыта, и далее ее величина сохранялась до конца эксперимента.

Динамика протеолитической активности в панкреатическом соке кур при замене в рационе соевого жмыха на подсолнечный (см. рис.25, В) не имела принципиальных различий, но при этом кривая активности фермента при использовании в рационе кур подсолнечного жмыха располагается выше. Если до кормления показатели активности существенно не различались, то на 60-й, 90-й и 120-й мин опыта активность протеаз при введении в рацион подсолнечного жмыха становилась достоверно выше показателей, характерных для рациона с соевым жмыхом. Первые 30-60 мин постпрандиального периода соответствуют сложнорефлекторной фазе регуляции панкреатической секреции, которая определяется как условными, так и безусловными рефлексам (благодаря наличию вкусовых рецепторов в ротовой полости кур) (Chey W.Y., 1991; Kudo K., Nishimura S., Tabata S., 2008; Kudo K., Shiraishi J., Nishimura S., Bungo T., Tabata S., 2010), а с 90-й мин — гормональными факторами, также влияющими на секреторную функцию поджелудочной железы (Chey W.Y., 1991).

С секреторной функцией поджелудочной железы кур связана переваримость питательных веществ корма (табл. 46).

Анализ переваримости и доступности питательных веществ кормов показывает, что замена соевого жмыха подсолнечным ухудшила переваримость клетчатки на 12,3 % ($p < 0,05$), сухого вещества корма — на 1,5 %, протеина — на 1,4 %, метионина — на 1,4 %. В корме 2 сырой жир переваривался на 3,5 % ($p < 0,05$) лучше, чем в корме 1, что согласуется с липолитической активностью сока поджелудочной железы (см. рис. 25).

Биохимическое исследование крови кур-несушек (табл.47) выявило существенные изменения в показателях, связанных с белковым обменом. Активность трипсина в опытный период снижалась на 31,8 % ($p < 0,05$). В случае контрольного рациона с соевым жмыхом активность трипсина в крови была высокой. Переход птицы на рацион, аналогичный по уровню протеина, но с иным ингредиентным составом (замена соевого жмыха подсолнечным жмы-

хом), приводила к снижению активности трипсина в крови, по-видимому, из-за увеличения активности общих протеаз в кишечнике (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., 2018). Возможно, это обусловлено наличием в подсолнечном жмыхе хлорогеновой кислоты, ингибирующей трипсин и липазу (Андрианова Е.Н., Егоров И.А. и др., 2016). Содержание общего белка в контроле было ниже оптимального, что, по-видимому, связано с дефицитом полноценных белков и лимитирующих аминокислот в рационе. Не случайно, что в опыте использование комбикорма вызывало повышение (в пределах погрешности) показателя по мочевиной кислоте и увеличение содержания общего белка в крови на 64,2 % ($p < 0,05$), что соответствует его нормальному физиологическому значению для кур-несушек. Снижение активности щелочной фосфатазы на 41,0 % ($p < 0,05$) свидетельствует об изменении функции печени, которая вырабатывает этот фермент, гидролизующий фосфорные связи.

В рационах подопытных поросят используемые комбикорма неодинаковы по содержанию сырого жира и клетчатки: в корме 4 по сравнению с кормом 3 содержание этих компонентов было выше соответственно на 9,3 и 21,1 %; по количеству сырого протеина рационы не различались. Состав лимитирующих аминокислот и их содержание также практически не различались благодаря корректировке с использованием разного количества синтетических аминокислот. Превышение по метионину и цистину в корме 4 (даже без внесения синтетического метионина в комбикорм) было обусловлено их повышенным содержанием в подсолнечном жмыхе.

Результаты исследований секреторной функции поджелудочной железы поросят (табл.48) показывают, что при замене соевого белка на подсолнечный активность липазы не изменялась, хотя содержание жира в этом комбикорме было на 9,3 % выше по сравнению с контрольным рационом. Возможно, причина связана с наличием хлорогеновой кислоты в подсолнечном жмыхе, которая служит ингибитором трипсина и липазы. Мы не обнаружили достоверных различий в активности амилазы. Количество протеаз снижалось на 43,7 % в опытный период при одинаковом содержании протеина и аминокислот в комбикормах 3 и 4. Следовательно, у поросят (как и у кур) секреторная функция поджелудочной железы адаптируется к качеству корма. Анализируя механизмы адаптации панкреаса к новому корму, мы сравнили динамику выделения панкреатического сока и активности ферментов после кормления животных (рис.26, А, Б).

Полученные данные свидетельствуют (см. рис.26, А), что у поросят в первые 30 мин после приема корма выделение панкреатического сока усиливалось в 2,0 и 1,3 раза при использовании в рационе соответственно соевого

или подсолнечного компонента. В дальнейшем к 90-й мин опыта в варианте с соевым шротом количество панкреатического сока снижалось до исходного значения, с подсолнечным жмыхом — продолжало возрастать до 90-й мин опыта и становилось в 2 раза выше по сравнению с предшествующим периодом. Со 120-й до 210-й мин опыта наблюдалось увеличение секреции в первый период, во второй период (при введении в рацион подсолнечного жмыха) существенных изменений в количестве секрета не отмечали. Следовательно, несмотря на близкие показатели валового количества панкреатического сока за опыт, в вариантах с разными белковыми ингредиентами корма динамика выделения секрета после приема корма существенно различалась как в сложнорефлекторную, так и в нейрогуморальную фазу регуляции панкреатической функции.

Поскольку в активности протеаз мы отмечали значительные изменения, была проанализирована динамика этого показателя в постпрандиальный период при разных источниках белка в корме поросят (см. рис.26, Б). Протеолитическая активность в контроле (корм 3) усиливалась в постпрандиальную фазу пищеварения до 120-й мин опыта, затем следовал спад и новый подъем, характерный для нейрохимической фазы регуляции панкреатической секреции. При использовании в рационе поросят подсолнечного жмыха динамика активности протеаз характеризовалась увеличением в течение 60 мин после кормления (как и в контроле) в 2,2 раза, но поскольку базальный уровень активности был в 2 раза ниже, то и величина этого показателя в постпрандиальный период существенно отличалась во всех точках кривой, кроме 150-й мин (пересечение графиков). Следовательно, у поросят при замене в рационе одного белкового компонента на другой поджелудочная железа реагирует изменением преимущественно протеолитической активности, что свидетельствует об адаптации секреторной функции панкреаса к качеству корма.

У поросят после замены белкового компонента корма существенных изменений в динамике активности амилазы и липазы не наблюдали.

Таким образом, замена в рационе поросят соевого шрота на подсолнечный жмых отражается на динамике выделения панкреатического сока и активности протеаз в постпрандиальный период пищеварения, что указывает на адаптацию поджелудочной железы к индивидуальным компонентам корма при одинаковом содержании сырого протеина в комбикормах. Исследование висцеральных органов у поросят-отъемышей, получавших обычный и низко-олигосахаридный соевый шрот, не выявило различий (Pangeni D., Jendza J.A., Meno D.R., Anil L., Yang X., Baidoo S.K., 2016). В то же время молекулярно-генетические методы *in vitro* позволяют заключить, что содержания жиров и

углеводов в рационе свиней существенно влияет на экспрессию генов (Mentzel C.M.J., Cardoso T.F., Lex A.M.J., Sorensen D.B., Fredholm M., Cirera S., 2017). Поэтому использование канюлированных животных для изучения адаптации панкреатической секреции имеет перспективу.

При замене соевого шрота на подсолнечный жмых достоверно не изменялась ни видимая, ни илеальная переваримость протеина (Mentzel C.M.J., Cardoso T.F., Lex A.M.J., Sorensen D.B., Fredholm M., Cirera S., 2017), хотя при оценке доступности питательных веществ рациона илеальный метод считается наиболее объективным (Тарасенко О.А., Омаров М.О., Головки Е.Н., Каширина М.В., 2007). Даже при большем содержании клетчатки и жира во втором рационе (опыт) отмечалось достоверное повышение их переваримости — соответственно на 11,7 и 28,7 % ($p < 0,05$). При этом хуже переваривалась зола и безазотистые экстрактивные вещества.

Биохимические исследования не выявили существенных изменений в активности пищеварительных ферментов крови и биохимических показателях у поросят при использовании в рационе различных белковых добавок (табл.50).

Поскольку у птиц и млекопитающих пищеварительные системы морфофункционально различаются, то и биологические механизмы кормовой адаптации у них неодинаковы. Нами впервые в мировой практике предпринято сравнительное изучение особенностей такой адаптации к изменению белкового компонента рациона при замене соевого жмыха (шрота) подсолнечным жмыхом на фистулированных животных.

Результаты исследований показали, что по количеству панкреатического сока за время опыта (в расчете на 1 кг живой массы) куры опережают поросят почти в 2,2 раза. Активность амилазы при использовании в корма 1 у кур составила $4620 \pm 253,1$, у поросят — $1564 \pm 267,0$ мг/(мл · мин), что в абсолютных величинах почти в 3 раза ниже, чем у кур. При использовании корма 2 активность амилазы у кур возрастает до $4855 \pm 290,0$, а у поросят — до $1800 \pm 92,0$ мг/(мл · мин).

Липолитическая активность панкреатического сока у поросят в абсолютных значениях была выше таковой у кур почти в 2 раза и составила при содержании на контрольном корме соответственно $14,8 \pm 1,01$ и $6,5 \pm 0,51$, при замещении белкового компонента (соевый жмых/шрот подсолнечный жмых) — $15,1 \pm 1,16$ и $8,7 \pm 0,62$ мкмоль/(мл · мин). Однако в расчете на 1 кг живой массы соотношение липолитической активности у кур и поросят равнялось 17:1.

Гидролиз протеина у кур протекал более интенсивно. Активность протеаз при содержании животных на контрольном корме у кур была в 3 раза выше, чем у поросят — $267 \pm 17,9$ против $88,1 \pm 9,92$ мг/(мл · мин). Подсолнечный шрот повышал активность протеаз у кур до $342 \pm 61,3$ мг/(мл · мин), но снижал у свиней — до $49,6 \pm 6,04$ мг/(мл · мин). Учитывая, что переваримость сырого протеина при этом существенно не изменяется, можно предположить наличие ингибиторов трипсина в соевом шроте, что усиливает активности протеаз. Это предположение находит подтверждение в работах О.А. Тарасенко (Тарасенко О.А., Омаров М.О., Головки Е.Н., Каширина М.В., 2007), который указывает на более высокую доступность аминокислот в подсолнечном шроте (на 25,4 %) по сравнению с соевым. Наши данные также частично согласуются с результатами сравнительных исследований физико-химических свойств и ферментативной активности панкреатического сока у разных животных (Смолин С.Г., 2008).

Активность пищеварительных ферментов в плазме крови животных с неодинаковым типом пищеварения существенно различалась по трипсину: в расчете на 1 кг живой массы у кур его активность составила 100, у свиней — 14 ед/л. Следовательно, обменные процессы у кур протекают интенсивнее, чем у свиней, и индекс активности трипсина (активность трипсина/живая масса) может служить критерием оценки активности обмена веществ.

Известно, что обеспечение кормами — самая затратная сфера в экономике животноводства, но здесь же скрыты наибольшие резервы (Синецков А.Д., 1965). Знание биологических эффектов ингредиентов корма составляет основу формирования сбалансированных рационов для сельскохозяйственных животных. Полученные в настоящей работе данные комплексно характеризуют основные пищеварительные и связанные с питанием обменные процессы. Этот подход дает возможность интерпретировать результаты исследования как в теоретическом, так и в практическом аспекте.

Итак, данные оригинальных экспериментов, выполненных нами на физиологически адаптированных животных, позволяют сделать следующие выводы. Отличительная особенность экзокринной функции поджелудочной железы птиц заключается в высокой интенсивности: количество панкреатического сока на единицу живой массы у кур больше, чем у свиней, в 2,2 раза, активность амилазы — в 94 раза, протеаз — в 145 раз, липазы — 17 раз. Индекс активности трипсина в плазме крови кур значительно (в 7 раз) превышает показатель у свиней, что указывает на усиленный обмен веществ. Адаптация панкреатической секреции у кур при замене соевого жмыха подсолнечным характеризуется увеличением активности липазы в панкреатическом соке на 33,8 %. При этом достоверные различия наблюдаются в базальном и постпрандиальном

период через 60 мин после кормления. В результате при использовании подсолнечного жмыха переваримость сырого жира возрастает на 3,5 %. У свиней при замене соевого шрота подсолнечным жмыхом внешнесекреторная функция поджелудочной железы реагирует снижением протеолитической активности на 43,8 %. В то же время переваримость сырого протеина не изменяется из-за наличия ингибитора трипсина в соевом шроте. У животных независимо от типа пищеварения адаптация панкреатической секреции происходит при непараллельном изменении активности ферментов в ответ на качественные изменения ингредиентов корма.

Таблица 43

Схема опыта по оценке эффектов замещения белкового компонента рационов (соевый жмых/шрот→подсолнечный жмых) у животных с разным типом пищеварения

Этап исследования	Группа (период)	Особенности питания
Куры-несушки (<i>Gallus gallus</i> L.) кросса Хайсекс белый		
Изучение секреторной функции поджелудочной железы	Контрольная	Основной рацион (ОР) с соевым жмыхом (19,8 %)
	Опытная	ОР с подсолнечным жмыхом (21,0 %)
Изучение переваримости питательных веществ корма	Контрольная	ОР с соевым жмыхом (19,8 %)
	Опытная	ОР с подсолнечным жмыхом (21,0 %)
Определение биохимических показателей крови	Контрольная	ОР с соевым жмыхом (19,8 %)
	Опытная	ОР с подсолнечным жмыхом (21,0 %)
Поросята (<i>Sus scrofa domesticus</i> L.) помеси датского ландраса и датского йоркшира		
Изучение секреторной функции поджелудочной железы	Контрольная	ОР с соевым шротом (18,5 %)
	Опытная	ОР с подсолнечным жмыхом (22,5 %)
Изучение переваримости питательных веществ корма	Контрольная	ОР с соевым шротом (18,5 %)
	Опытная	ОР с подсолнечным жмыхом (22,5 %)
Определение биохимических показателей крови	Контрольная	ОР с соевым шротом (18,5 %)
	Опытная	ОР с подсолнечным жмыхом (22,5 %)

Таблица 44

Состав (%) и показатели качества рационов для кур-несушек (*Gallus gallus* L.) кросса Хайсекс белый

Ингредиент, показатель	Комбикорма	
	контроль (корм 1)	опыт (корм 2)
Пшеница	58,225	55,781
Жмых подсолнечный	5,000	21,026
Жмых соевый	19,784	8,912
Известняк (36 %)	9,137	9,045
Масло соевое	1,936	3,026
Отруби пшеничные	3,847	Отсутствует
Монокальцийфосфат	1,149	1,233
Соль поваренная	0,250	0,250

Лизин (98 %)	0,073	0,214
Сульфат натрия	0,205	0,182
Метионин кормовой (98 %)	0,214	0,151
Премикс	0,180	0,180
В 100 г комбикорма:		
обменная энергия, ккал	270,00	270,00
сырая клетчатка, г	4,89	5,92
сырой протеин, г	16,70	17,20
сырой жир, г	6,72	8,12
Лизин, г	0,73	0,80
метионин, г	0,44	0,45
кальций, г	4,78	4,61
фосфор общий, г	0,89	0,90

Таблица 45

Состав (%) и показатели качества рационов для помесных поросят (*Sus scrofa domestica* L.)

Ингредиент, показатель	Комбикорм	
	контроль (корм 3)	опыт (корм 4)
Пшеница	50	47,4
Ячмень	11,84	11,2
Отруби пшеничные	15	14,2
Шрот соевый СП (42 %)	18,55	Отсутствует
Жмых подсолнечный	Отсутствует	22,5
Масло подсолнечное	1,45	1,0
Мел	1,13	1,0
Трикальцийфосфат	0,79	0,7
Соль поваренная	0,24	0,24
Лизин	Отсутствует	0,22
Треонин	Отсутствует	0,11
Премикс КС-4-1	1	1,0
Итого	100,0	100,0
В 1 кг комбикорма содержится:		
энергетические кормовые единицы (ЭКЕ)	1,28	1,28
обменная энергия, МДж,	12,8	12,8
чистая энергия, МДж	9,5	9,5
сухое вещество, г	911,6	914,5
сырой протеин, г	170,5	170,0
сырой жир, г	34,8	44,1
линолевая кислота С18:2 %	1,78	1,78
α-линоленовая кислота, %	0,19	0,19
сырая клетчатка, г	50,4	99,0
сырая зола, г	51,8	65,1
безазотистые экстрактивные вещества (БЭВ), г	638	683
лизин, г	7,8	7,8
метионин + цистин, г	5,60	6,22
треонин, г	5,9	5,9
кальций, г	7,53	7,50
фосфор общий, г	6,11	6,08

Таблица 46

Переваримость и использование питательных веществ корма у кур-несушек (*Gallus gallus* L.) кросса Хайсекс белый при разных белковых ингредиентах в рационе ($M \pm SEM$, $n = 10$, лабораторный опыт на интактной птице)

Рацион	Переваримость, %				Доступность, %		Использование, %		
	протеина	сухого вещества	жира	клетчатки	Ca	P	азота	лизина	метионина
Корм 1	88,3±0,43	73,0±0,73	90,1±0,67	24,1±2,42	62,8±2,90	27,3±3,51	55,5±1,94	90,0±1,16	95,1±0,32
Корм 2	86,9±0,46	71,5±0,86	93,6±0,58*	11,8±2,74*	64,2±2,82	32,3±4,06	51,9±1,87	90,9±0,25	93,7±0,28

Примечание. Корм 1 — контроль, корм 2 — опыт. Состав рационов см. в табл.44.

* Различие с контролем статистически значимо при $p < 0,05$.

Таблица 47

Биохимические показатели крови у кур-несушек (*Gallus gallus* L.) кросса Хайсекс белый при разных белковых ингредиентах в рационе ($M \pm SEM$, $n = 15$, лабораторный опыт на интактной птице)

Показатель	Контроль (корм 1)	Опыт (корм 2)	К контролю, %
Трипсин, ед/л	154±16,8	105±10,8*	-31,8
Амилаза, ед/л	166±9,3	202±27,8	+21,7
Липаза, ед/л	38±2,5	32±2,2	-15,8
Общий белок, г/л	23,5±1,40	38,6±3,40*	+64,2
Мочевая кислота, ммоль/л	95±10,3	109±14,9	+14,7
Глюкоза, ммоль/л	2,8±0,58	4,1±0,91	+46,4
Щелочная фосфатаза, ед/л	853±85,0	503±81,1*	-41,0
Холестерин, ммоль/л	2,6±0,70	3,9±0,90	+50,0
Триглицериды, ммоль/л	5,6±1,63	8,7±2,76	+55,3

Примечание. Состав рационов см. в табл.44.

* Различие с контролем статистически значимо при $p < 0,05$.

Таблица 48

Секреторная функция поджелудочной железы у 5-месячных поросят (*Sus scrofa domestica* L.) помеси датского ландраса и датского йоркшира при использовании в рационе разных по составу кормов ($M \pm SEM$, $n = 3$, лабораторный опыт на фистулированных животных)

Показатель	Контроль (корм 3)	Опыт (корм 4)
Количество панкреатического сока за опыт, мл	139,5±1,50	134,9±7,16
Активность ферментов в 1 мл сока:		
амилаза, мг/(мл · мин)	1564±267,0	1800±92
липаза, ммоль/(мл · мин)	14,8±1,01	15,1±1,16
протеазы, мг/(мл · мин)	88,1±9,92	49,6±6,04*

Примечание. Состав рационов см. в табл.45.

* Различие с контролем статистически значимо при $p < 0,05$.

Таблица 49

Переваримость и использование питательных веществ корма у 5-месячных поросят (*Sus scrofa domesticus* L.) помеси датского ландраса и датского йоркшира при использовании в их рационе разных по составу кормов ($M \pm SEM$, $n = 10$)

Рацион	Переваримость, %								
	Пв	Пи	Св	Ов	К	Ж	З	БЭВ	ВЭ
Контроль	78,42±0,90	75,4±1,89	78,3±0,25	80,4±0,24	36,7±0,78	61,2±0,50	43,0±0,75	88,1±0,19	79,6±0,32
Опыт	81,21±1,87	77,0±2,12	77,1±0,32	80,0±0,47	41,0±0,56*	78,8±1,82*	37,6±0,80*	87,3±0,54	78,4±0,64

Примечание. Пв — протеин (видимая переваримость) Пи — протеин (илеальная переваримость) Св — сухое вещество, Ов — органическое вещество, К — клетчатка, Ж — жир, З — зола, БЭВ — безазотистые экстрактивные вещества, ВЭ — валовая энергия. Состав рационов см. в табл.45.

* Различия с показателем для корма З (контроль) статистически значимы при $p < 0,05$.

Таблица 50

Биохимические показатели крови у 5-месячных поросят (*Sus scrofa domesticus* L.) помеси датского ландраса и датского йоркшира при использовании в их рационе разных по составу кормов ($M \pm SEM$, $n = 10$)

Показатель	Контроль (корм 3)	Опыт (корм 4)
Трипсин, ед/л	690±56,0	620±34,1
Амилаза, ед/л	179,5±83,9	141,7±32,7
Липаза, ед/л	51,0±12,75	76,5±22,08
Общий белок, г/л	57,03±2,59	62,2±2,24
Мочевина, ммоль/л	4,3±0,29	5,2±0,45
Аланинаминотрансфераза, Ед/л	89,6±9,94	71,8±10,1
Аспартатаминотрансфераза, Ед/л	70,2±12,9	57,5±7,67

Примечание. Состав рационов см. в табл.45.

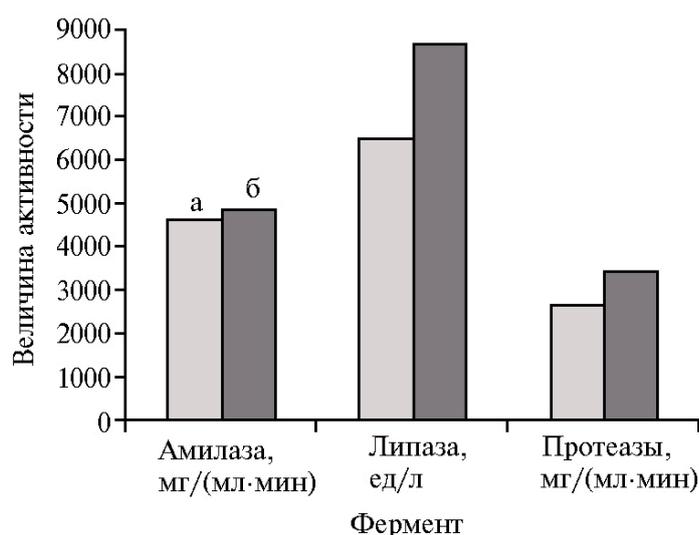


Рис. 25. Активность панкреатических ферментов при использовании в рационе кур-несушек (*Gallus gallus* L.) кросса Хайсекс белый разных белковых ингредиентов: а — корм 1, б — корм 2 ($n = 20$, лабораторный опыт на фистулированной птице; состав рационов см. в таблице 2, значения активности протеаз увеличены в 10 раз).

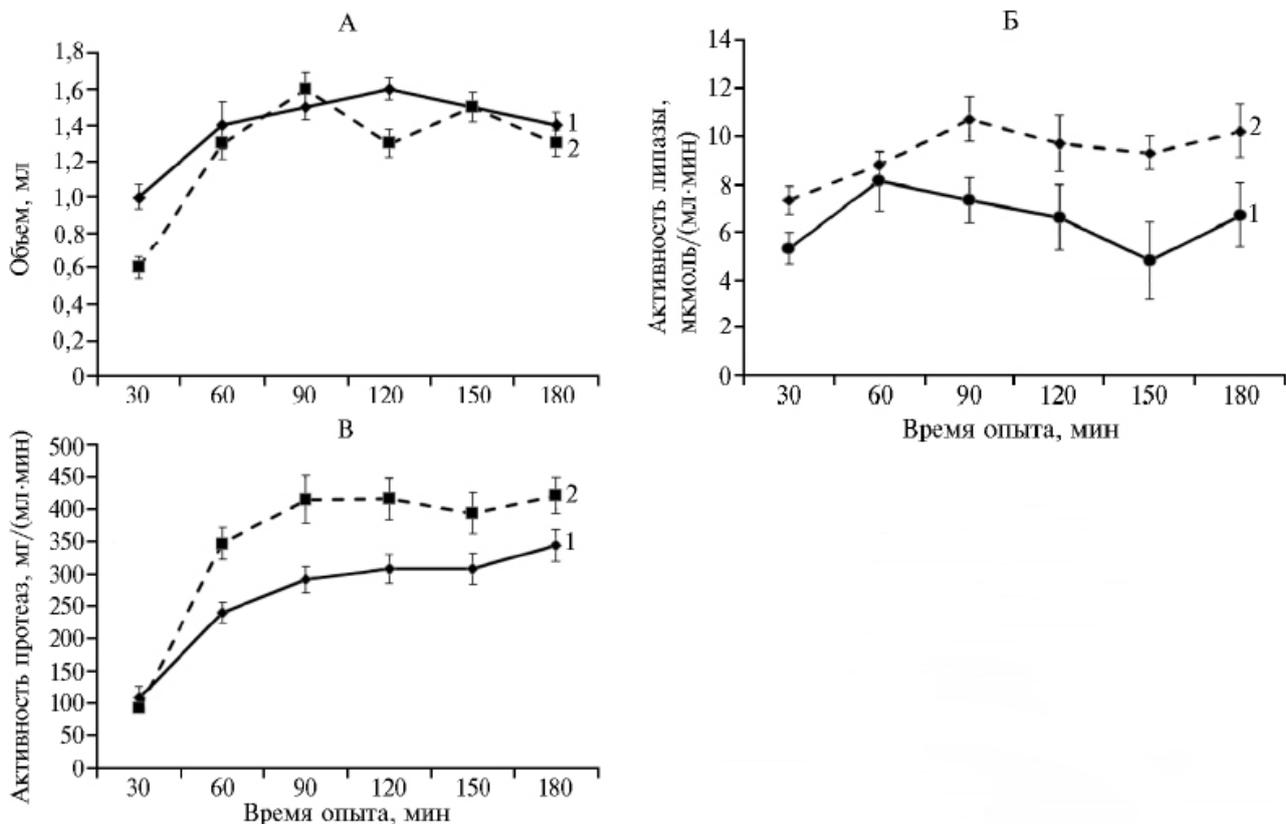


Рис. 26. Динамика выделения панкреатического сока (А), липолитической (Б) и протеолитической активности (В) в соке поджелудочной железы после приема корма у кур-несушек (*Gallus gallus L.*) кросса Хайсекс белый при использовании в рационе разных белковых ингредиентов: 1 — корм 1, 2 — корм 2 ($n = 20$, лабораторный опыт на фистулированной птице; состав рационов см. в табл.44).

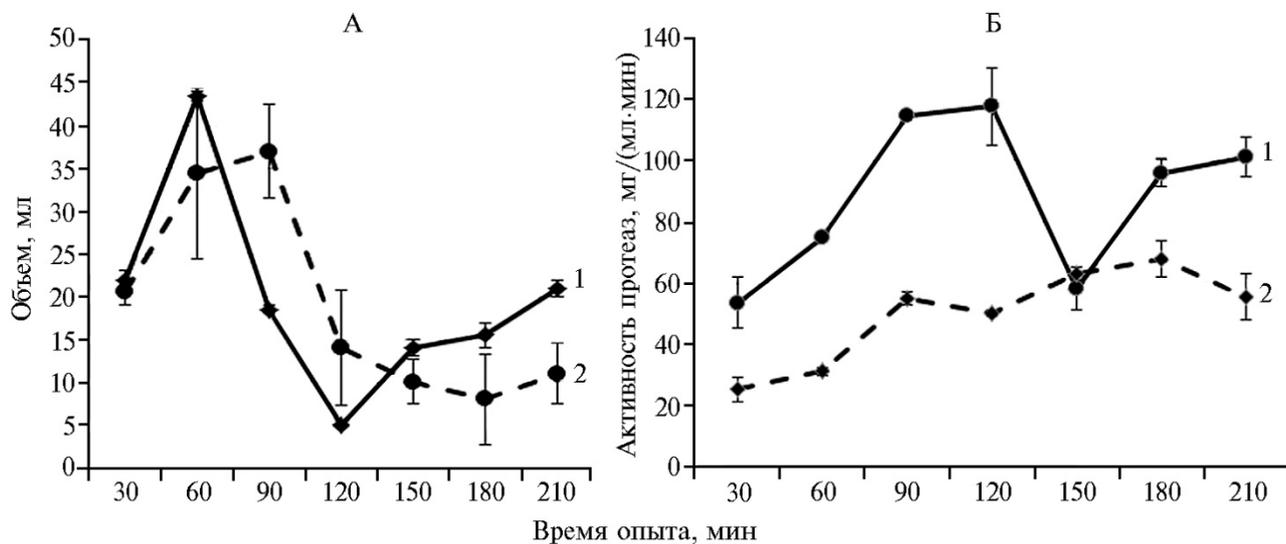


Рис. 27. Динамика выделения панкреатического сока (А) и протеолитической активности (Б) в соке поджелудочной железы после приема корма у 5-месячных поросят (*Sus scrofa domesticus L.*) помеси датского ландраса и датского йоркшира при использовании в рационе разных по составу кормов: 1 — корм 3, 2 — корм 4 ($n = 20$, лабораторный опыт на фистулированных животных; состав рационов см. в табл.45).

8. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ЗДОРОВЬЯ КИШЕЧНИКА У ПТИЦЫ

8.1 Способ оценки адаптации пищеварения птицы к ингредиентному составу рациона

В условиях интенсивного птицеводства на сохранность и продуктивность птицы существенное влияние оказывают различные стрессы, возникающие в процессе её выращивания и эксплуатации. Под факторами, вызывающими стресс, имеют в виду чрезвычайные или экстремальные раздражители (стрессоры или стресс-факторы), которые по интенсивности своего воздействия на организм значительно превышают пределы повседневных влияний (Фисинин В.И., Кавтарашвили А.Ш., Колокольникова Т.Н., 2016). Стрессовое воздействие среды приводит к изменению основных физиологических параметров организма. Поэтому изучение вопросов гомеостаза кур-несушек является актуальной задачей, способной определить показатели физиологической нормы и патологии.

Выполненные исследования по изучению адаптации пищеварения животных к различным ингредиентам в составе корма позволили нам сделать вывод о том, что замена в рационе белкового компонента (соевого жмыха на подсолнечный), липидного (различных растительных масел) оказывает влияние на функцию поджелудочной железы, переваримость питательных веществ, биохимические показатели крови (Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г. и др., 2018). Одним из критериев (индикаторов), которые могут отражать процесс адаптации пищеварения к отдельным компонентам рациона, может служить фосфатазно-протеазный индекс, который рассчитывается как отношение активности щелочной фосфатазы к активности протеаз (трипсина). На это указывает полученная корреляция, которая существует между активностью щелочной фосфатазы и активностью протеаз (трипсина) в панкреатическом соке, дуоденальном химусе и плазме крови.

Исследования, выполненные на сложнооперированных курах-несушках кросса Хайсекс белый 6-7-месячного возраста, позволили изучить следующие вопросы и выполнить расчет фосфатазно-протеазного индекса.

Опыт 1. Адаптация экзокринной функции поджелудочной железы кур кросса Хайсекс белый к разным растительным маслам в рационе

Результаты показывают, что экзокринная функция кур-несушек адаптируется к каждому из добавленных растительных масел (табл.51).

Таблица 51

Экзокринная функция поджелудочной железы кур-несушек при использовании на фоне базового рациона разных растительных масел

Показатели	Условия опыта			
	Базовый корм + 2,6% подсолнечного масла (контроль)	Базовый корм + 2,6% соевого масла (опыт 1)	Базовый корм + 2,6% рапсового масла (опыт 2)	Базовый корм + 2,6% льняного масла (опыт 3)
Среднее количество панкреатического сока за 180 минут опыта, мл	3,5±0,13	3,8±0,13	3,5±0,14	3,4±0,16
	Средняя активность ферментов в 1 мл панкреатического сока			
Амилаза, мг/мл.мин	9254±440,3	6531±381,4*	6014±467,7*	7685±376,8*
Липаза, мкмоль/л.мин	21345±652,8	12347±594,8*	9048±486,4*	17264±1000,2*
Протеазы, мг/мл.мин	391±16,0	400±14,2	401±18,4	415±23,5
Протеазы, ед/л	5709	5840	5855	6059
	Средняя суммарная активность ферментов за 180 минут опыта			
Амилаза, мг/мл.мин	34878±2347,3	26210±1882,9*	23652±2424,2*	25847±1221,4*
Липаза, мкмоль/л.мин	78435±6174,7	49959±2787,3*	32370±2956,5*	58148±2882,9*
Протеазы, мг/мл.мин	1475±79,8	1528±62,8	1386±49,3	1354±69,8
Щелочная фосфатаза, ед/л	5707±321,5	12159±566,0*	3961±188,1*	10791±423,6*
Фосфатазно-протеазный индекс	1,0	2,1	0,7	1,8

Расчет фосфатазно-протеазного индекса выполняем по формуле:

$$\text{Ифп} = \frac{\text{Ащф}}{\text{Ап}}, \text{ где}$$

Ифп – индекс фосфатазно-протеазный,
 Ащф – активность щелочной фосфатазы, ед/л
 Ап – активность протеаз, ед/л

Из таблицы видно, что минимальный показатель Ифп имеет период в питании кур, содержащий рапсовое масло на фоне базового рациона. Близкое значение отмечается при использовании подсолнечного масла. Результаты, полученные при добавке соевого и льняного масла, отличаются почти в 2 раза от контрольного периода и «рапсового».

Для того чтобы установить зависимость между протеазами и щелочной фосфатазой необходимо рассчитать корреляцию. Данные представлены на рис.1.

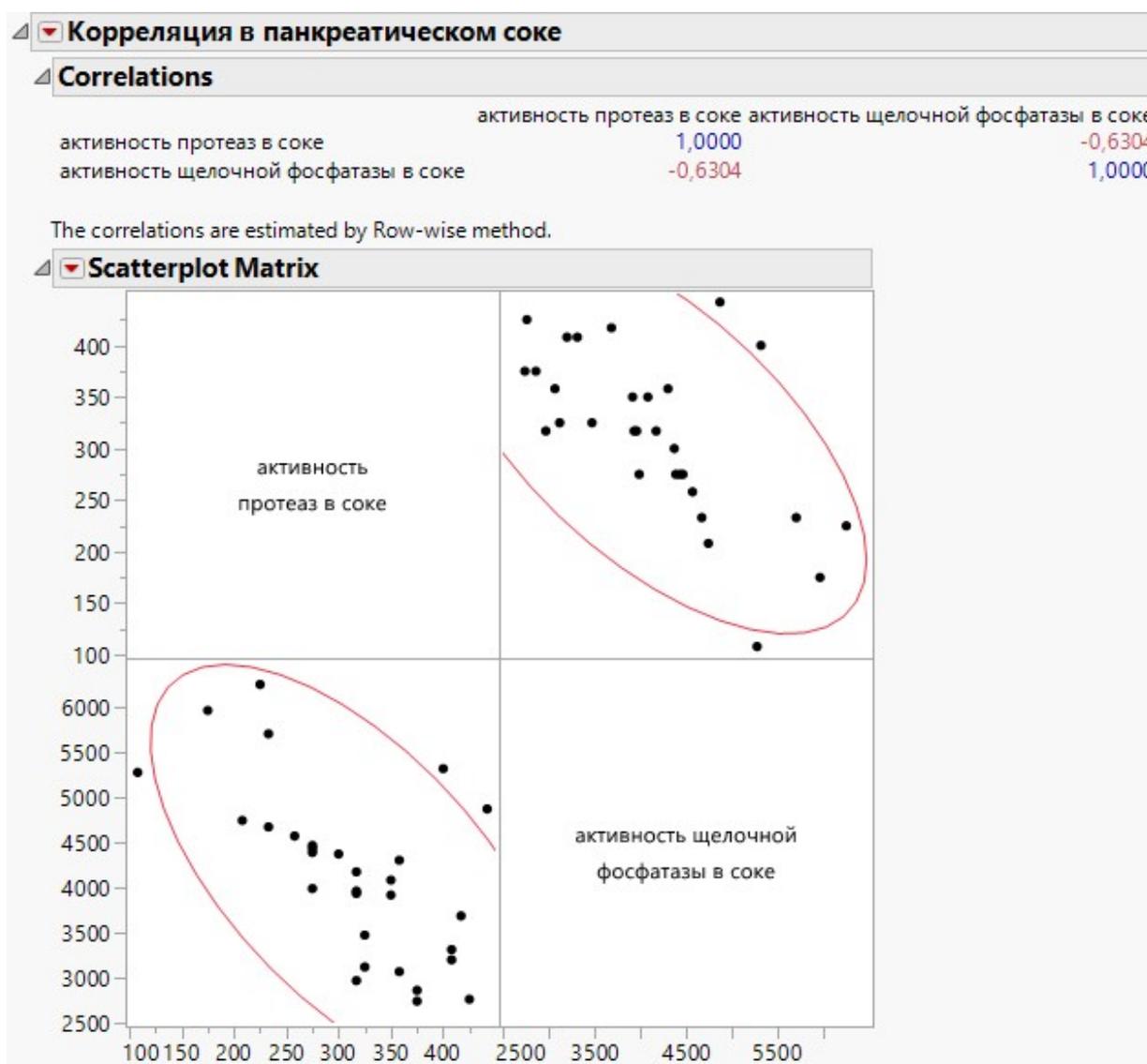


Рис. 27. Корреляция между активностью протеаз панкреатического сока и щелочной фосфатазы кур-несушек

Данные указывают на устойчивую обратную связь между признаками, что может быть основанием для расчёта индекса между указанными значениями. Результаты определения взаимосвязи между протеазами и щелочной фосфатазой в других биологических средах показывает, что такая корреляция есть, но более слабая из-за того, что химус получали только через один час после кормления, кровь брали в состоянии кур натошак (рис.29,30).

Опыт 2. Определение фосфатно-протеазного индекса в дуоденальном содержимом кур-несушек

В двенадцатиперстную кишку поступают секреты поджелудочной железы, печени, кишечных желез, поэтому в этом участке тонкого отдела кишечника гидролиз питательных веществ идет особенно интенсивно. В задачу наших исследований входило изучение активности пищеварительных ферментов в дуоденальном химусе через один час после приема корма (табл.52).

Таблица 52

Активность пищеварительных ферментов, щелочной фосфатазы концентрация кальция и фосфора в дуоденальном химусе

Показатель	Контроль	Опыт 1	Опыт 2	Опыт 3
амилаза, мг/мл/мин	943±28, 1	985±28,3	1073±32,0*	992±34,1
протеазы, мг/мл/мин	45±1,3	42±1,2	43±1,4	37±1,3*
Протеазы, ед/л	657	613	628	540
липаза, ед/л	1784±115	1149±72*	1114±79*	1143±64*
кальций, ммоль/л	48±1,3	43±0,8*	42±1,1*	54±1,5*
фосфор, ммоль/л	4,9±0,2	4,6±0,1	4,5±0,2	4,8±0,2
щелочная фосфатаза, мкмоль/мл.мин	12658±661	24385±896*	16334±920*	18479±790*
Фосфатазно-протеазный индекс	19,3	39,8	26,0	34,2

* p < 0,05 по сравнению с контролем

Расчет фосфатазно-протеазного индекса выполняем по формуле:

$$\text{Ифп} = \frac{\text{Ащф}}{\text{Ап}}, \text{ где}$$

Ифп – индекс фосфатазно-протеазный,

Ащф – активность щелочной фосфатазы, ед/л

Ап – активность протеаз, ед/л

Результаты Ифп согласуются с панкреатической секрецией, поскольку оптимальные значения имеют периоды с добавкой подсолнечного и рапсового масла в рацион кур-несушек. При добавлении соевого масла уровень увеличивается в 2,1 раза, а льняного – в 1,8 раза по сравнению с подсолнечным маслом.

Динамика активности щелочной фосфатазы соответствует в панкреатическом соке и дуоденальном химусе. Следовательно, панкреатическая щелочная фосфатаза оказывает определяющее значение в общей кишечной фосфатазной активности. Это находит отражение в согласованности фосфатазно-протеазного индекса в дуоденальном содержимом и панкреатическом соке (рис.28).

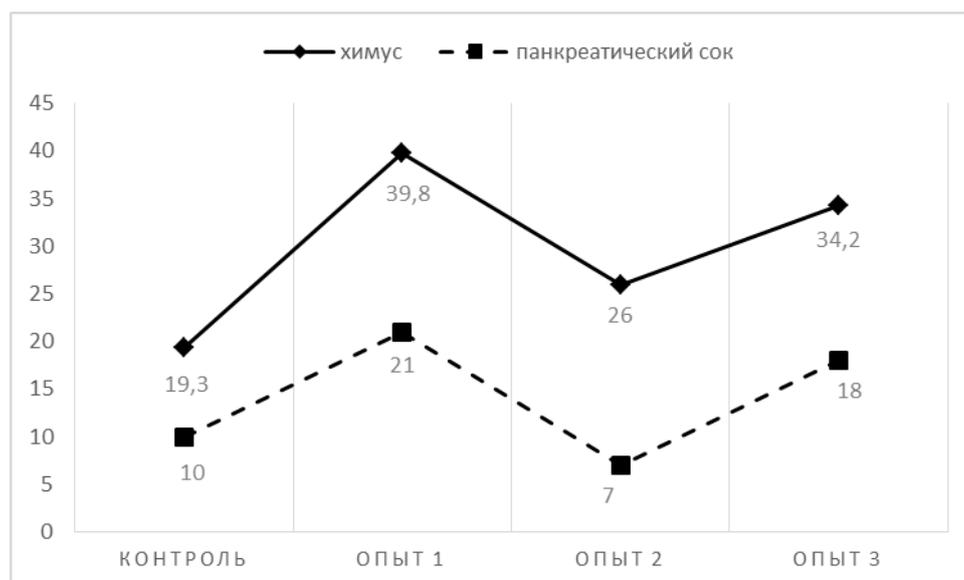


Рис. 28. **Фосфатазно-протеазный индекс в панкреатическом соке и дуоденальном химусе при использовании в рационе кур разных липидных ингредиентов**

*Показатель индекса в панкреатическом соке увеличен в 10 раз

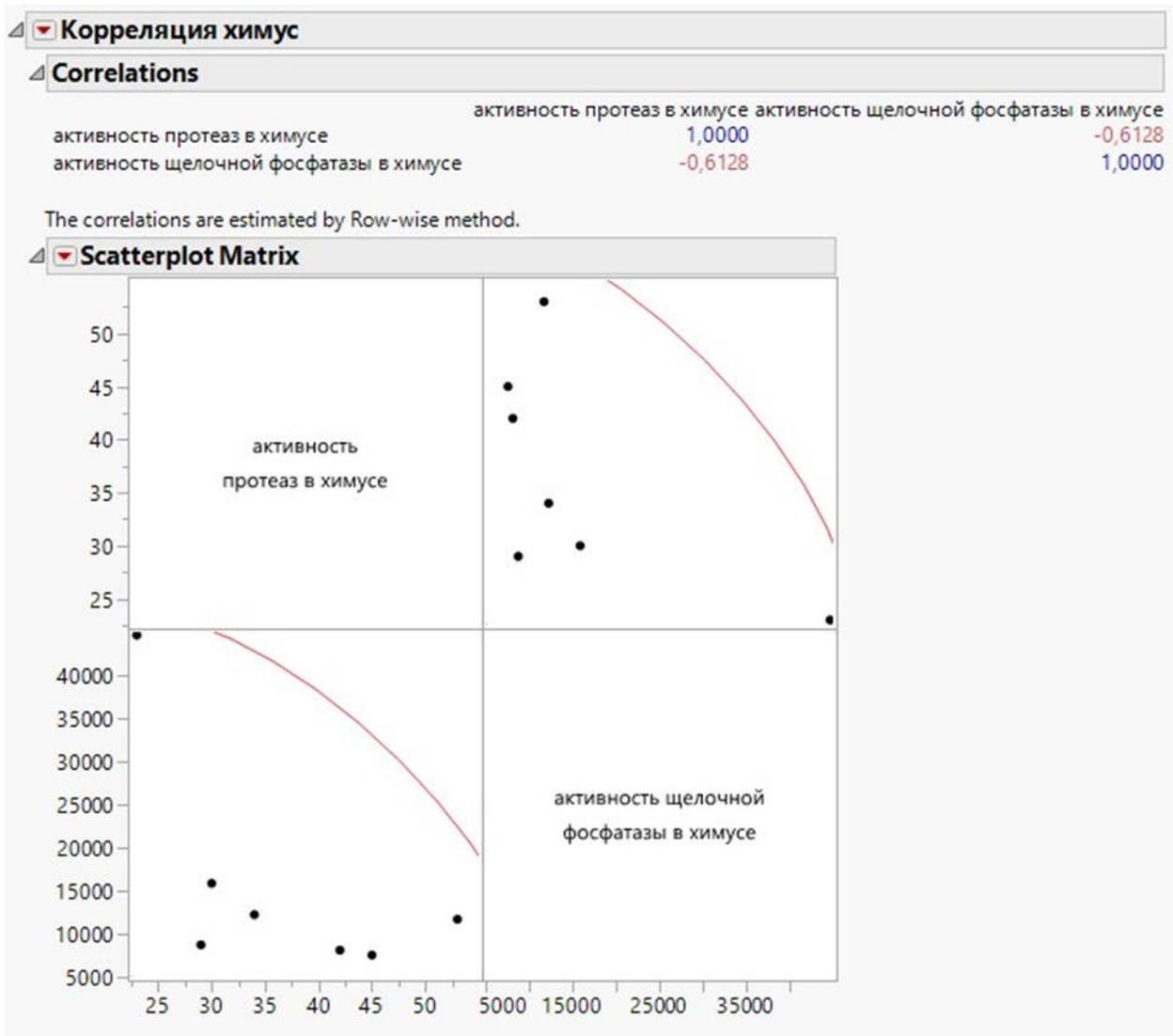


Рис. 29. Корреляция между активностью протеаз и щелочной фосфатазы в дуоденальном химусе кур-несушек

Опыт 3. Определение фосфатно-протеазного индекса в плазме крови

Биохимические показатели крови животных отражают состояние обменных процессов в организме, поэтому трудно представить, чтобы изменения в экзокринной функции поджелудочной железы кур-несушек не повлияли на показатели крови (табл.53).

Таблица 53

Биохимические показатели крови кур-несушек при использовании в их рационе разных растительных масел (n=10, M±m)

Показатель	Корм с содержанием 2,6% масла			
	подсолнечного	соевого	рапсового	льняного
Трипсин, ед/л	89±11,3	164±20,3*	167±11,5*	84±7,0
Общий белок, г/л	35±1,3	40±1,9	39±1,3	34±0,73
Триглицериды, ммоль/л	2,3±0,30	5,3±0,64*	4,9±0,36*	2,8±0,17
Холестерин, ммоль/л	1,9±0,16	2,4±0,21	2,2±0,22	2,2±0,16

Щелочная фосфатаза, ед/л	2056±253,5	3040±439,5	2514±638,5	2701±178,1
Фосфатазно-протеазный индекс	23,1	18,5	15,0	32,1

Наиболее высокий показатель активности трипсина в плазме крови соответствует соевому и рапсовому маслу, что превышает контроль (подсолнечное масло) соответственно на 84,3 и 87,6% ($p \leq 0,05$). Активность трипсина при добавлении в корм льняного масла соответствует контролю (подсолнечному маслу). Нужно отметить, что активность трипсина при использовании соевого и рапсового масла находится на верхней границе физиологической нормы для кур-несушек, что может быть связано с наличием антипитательных факторов (ингибитора трипсина) в данных маслах.

Расчет фосфатазно-протеазного индекса выполняем по формуле:

$$\text{Ифп} = \frac{\text{Ащф}}{\text{Ап}}, \text{ где}$$

Ифп – индекс фосфатазно-протеазный,

Ащф – активность щелочной фосфатазы, ед/л

Ап – активность протеаз, ед/л

Индекс щелочной фосфатазы к протеазам (трипсину) в данной таблице согласуется с результатами экзокринной функции поджелудочной железы (табл.51) в том, что самый низкий показатель индекса отмечен при использовании рапсового масла. Это свидетельствует о том, что при добавлении рапсового масла идет наиболее эффективное усвоение протеина корма при оптимальной функции пищеварительных желез (поджелудочной железы и печени). Данные подтверждают «нагруженный» метаболизм печени и поджелудочной железы при использовании льняного масла, в этом случае отмечается увеличение индекса ЩФ/трипсин до 32,1. Следовательно, соотношение ЩФ и протеаз имеет диагностическое значение и может служить индикатором физиологического состояния пищеварительного канала.

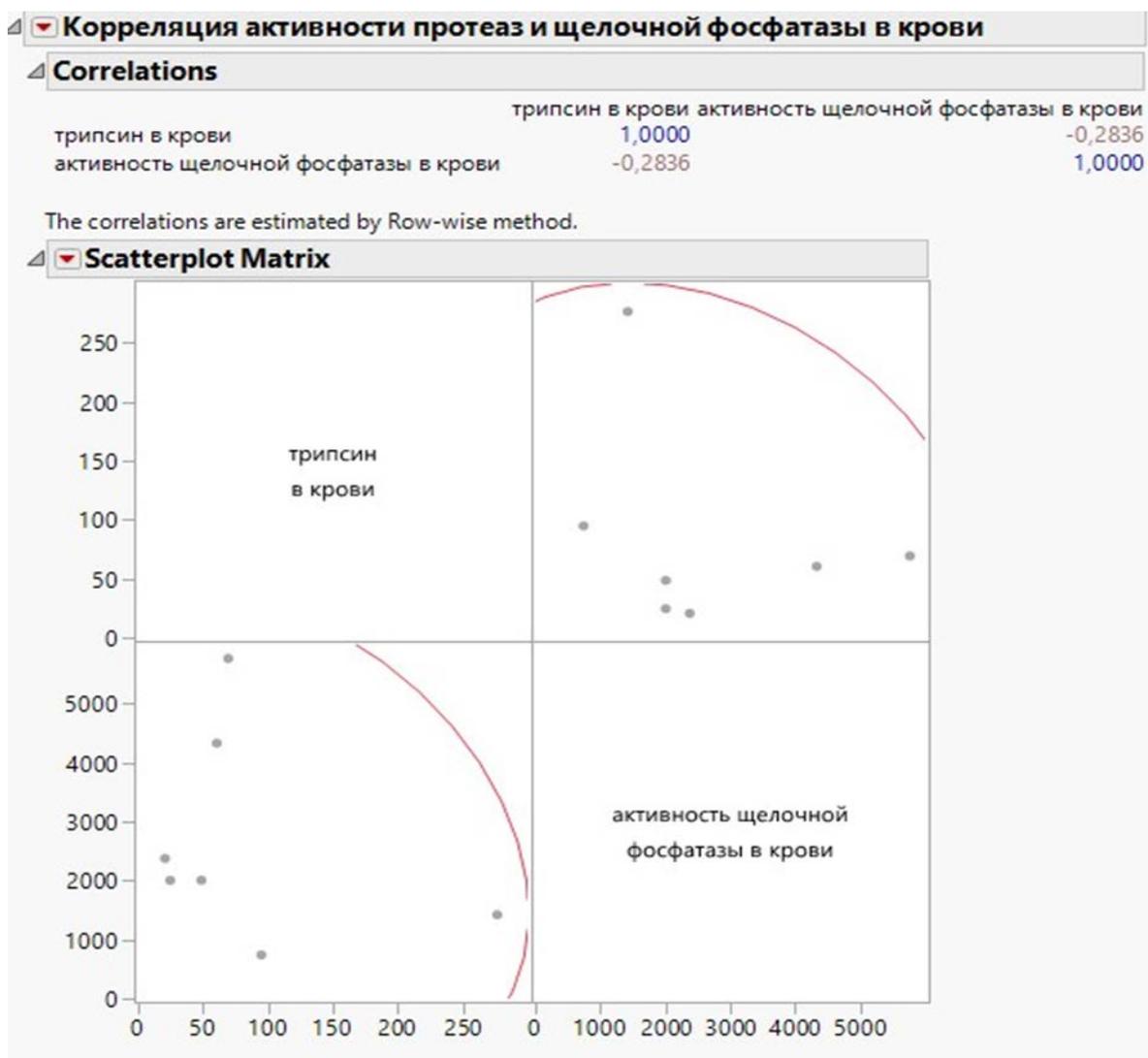


Рис. 30. Корреляция между трипсином и щелочной фосфатазы в крови кур-несушек

Таким образом, в панкреатическом соке, дуоденальном химусе и крови установлена отрицательная корреляция между активностью протеаз и щелочной фосфатазы, что может быть основанием расчета индекса (отношение активности ЩФ к протеазам) для оценки адаптации пищеварения к отдельному компоненту корма. Указанный индекс имеет границы физиологической нормы, которая находится, судя по экспериментальным данным, в крови от 10 до 20 единиц у кур-несушек. Увеличение данного индекса указывает на наличие стрессовой реакции, действующей на организм птицы. Это может быть кормовой стресс и другие негативные факторы содержания. В случае, если на протяжении длительного времени (более 10 суток) показатель не возвращается к контрольным цифрам, требуется участие специалистов в устранении причины. Периодический мониторинг состояния данного индекса позволит зооветспециалистам контролировать состояние пищеварительного канала у птицы и тем самым повышать продуктивность и качество животноводческой продукции.

8.2 Оценка здоровья кишечника по уровню пищеварительных ферментов в помете птицы

Здоровье кишечника является достаточно сложной темой, которая объединяет вопросы кормления, микробиологии, физиологии и играет важнейшую роль в производстве. При нарушении здоровья кишечника ухудшается пищеварение и усвоение питательных веществ, что в последствии ведет к ухудшению конверсии корма, снижая экономическую эффективность производства и, создавая повышенную подверженность заболеваниям. Кроме того, недавние изменения законодательства (в странах ЕС), касающиеся использования антибактериальных препаратов, изменения требований к кормлению, а также генетическое совершенствование самой птицы являются причиной более глубокого изучения и понимания функции и здоровья кишечника. В научной литературе описаны методы по определению органических веществ, цвету, запаху, консистенции экскрементов у животных, которые применяются для оценки здоровья пищеварения у крупного рогатого скота, свиней, собак. При патологических состояниях кал приобретает интенсивное окрашивание. Так, при задержке выделения фекалий из кишечника испражнения окрашиваются в интенсивно желтый цвет, а при более длительной задержке становятся черно-бурыми, торфянистыми. При закупорке желчевыводящих путей и нарушении поступления желчи в кишечник кал становится серым, глинистым и окрашен значительно светлее, чем в норме. При желтухах кал окрашивается в зеленовато-желтый цвет и дает реакцию на желчные пигменты. При тяжелых воспалениях кишечника кал приобретает землистую окраску. Беловатые или серовато-белые испражнения отмечаются при дизентерии сосунов. Бесцветные или слабоокрашенные водянистые испражнения, с примесью мелких хлопьев, напоминают по внешнему виду рисовый отвар и могут встречаться при продолжительных поносах. Цвет испражнений может меняться вследствие примеси крови, слизи или гноя (Васильев А. В., 1956). Известны методы оценки здоровья кишечника свиней по определению в содержимом толстого отдела кишечника соотношения состава микрофлоры (лактобактерий по отношению к эшерихиям) (Электронный ресурс: Piginfo.ru Анализ состояния кишечника у поросят). Однако в литературе мы не обнаружили данных об использовании в качестве маркеров, отвечающих за здоровье кишечника, показателей активности пищеварительных ферментов и щелочной фосфатазы, а также микотоксинов, которые выделяются из организма животных в процессе метаболизма. Поэтому для изучения данного вопроса были выполнены исследования на цыплятах-бройлерах.

Опыты, проведенные на 20 цыплятах-бройлерах кросса «Смена-8» 30-35-суточного возраста, с использованием лиофильной сушилки серии TFD (ilShinbiobase Co.Ltd, Корея) в течение 34 часов при температуре $-77,8^{\circ}\text{C}$ и давлении 5 mTorr для обработки помета, позволили установить, что вид помета и активность в нем ферментов может изменяться в зависимости от состояния пищеварения и здоровья птицы (табл.54).

Таблица 54

Показатели активности ферментов помета при разном состоянии здоровья кишечника у цыплят-бройлеров 30-35-суточного возраста

Активность фермента	Клиническое состояние кишечника		Разница, %
	норма	патология	
Амилазы, мг/мл.мин	135±13,8	300±3,1*	122,2
Протеаз, мг/мл.мин	57±0,6	80±0,9	40,3
Трипсина, ед/мл	3,1±0,08	6,2±0,12	100
Липазы, ед/мл	2,3±0,19	7,4±0,10	221,7
Щелочной фосфатазы, ед/л	51742±3875,0	42664±428,1	-17,6

Примечание - * достоверное различие по сравнению с нормой, при $p < 0,05$

При энтеритах пищеварительные ферменты «выносятся» с потоком жидкости из пищеварительного канала, в результате их активность заметно увеличивается по сравнению с нормальным состоянием, исключение составляет активность щелочной фосфатазы, которая в данном случае уменьшается на 17,6%. В литературе имеются данные о том, что пищеварительные ферменты возвращаются в кровь и поступают в поджелудочную железу, формируя новый секрет (Коротько Г.Ф., 2014; Rothman S.S., Liebow C., Isenman L., 2002). Эта гипотеза находит подтверждение в исследованиях на птице (Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Долгорукова А.М., 2016). Следовательно, при расстройствах пищеварения, когда часть пищеварительных ферментов «не успевает» вернуться в кровь и удаляется с потоком экскрементов из организма, нарушается рециркуляция и возникает дефицит энзимов в пищеварительном канале, что усугубляет энтеральный гомеостаз и создает порочный круг в патогенезе болезни.

Для установления причины расстройства пищеварения у цыплят-бройлеров были выполнены анализы качества корма и содержание микотоксинов в помете от цыплят-бройлеров. Результаты представлены в табл.55.

Содержание микотоксинов в комбикорме и помете, полученном от цыплят-бройлеров 30-35-суточного возраста

№ п/п	Микотоксин	Концентрация, мкг/кг	
		комбикорм	помет
1	Т-2 токсин	161,06*	1,22
2	НТ- токсин	205,46	19,25
3	Фумонизин В1	110,35	н/о
4	Боверицин	71,31	72,88
5	Неосоланиол	20,14	н/о
6	Т2триол	16,1	3,73
7	Зеараленон	5,17	1,83
8	Альтернариол	2,12	н/о
9	Альтернариолметилетхер	2,12	0,33
10	Монилиформин	313,21	190,11
11	Тентоксин	3,56	н/о
12	Тенуазоник	523,61	120

Примечание — * концентрация микотоксина превышает ПДК

Результаты исследования показали, что из изучаемых 31-го микотоксина в пробах комбикорма было обнаружено 12. Причем концентрация Т-2 токсина превышала ПДК в 1,6 раза, все остальные — в пределах допустимых значений. Данные помета цыплят-бройлеров, потребляющих комбикорм с токсинами, показали, что при наличии микотоксинов в больших концентрациях в комбикорме, пройдя через организм птицы, микотоксины выделяются с пометом. Так, Т-2 токсин выделяется не только в неизменном виде, но и в виде метаболита (НТ-2 токсина). Подобные результаты были получены нами при экспериментальном микотоксикозе на мясных курах (Вертипрахов В.Г., Гогина Н.Н., Грозина А.А., Хасанова Л.В., Ребракова Т.М., 2017). Следовательно, апробированный нами метод по определению микотоксинов в помете или илеальном содержимом кур позволяет выполнять диагностику микотоксикозов в экскрементах животных, высушенных с помощью лиофильной сушки.

В научной литературе имеются данные по оценке пищеварения с использованием микробиологических методов, но выполнение подобных исследований требует соблюдения стерильности в сборе материала, что является крайне затруднительным фактором в промышленном животноводстве. Известно, что чем больше количество полезной кишечной флоры у поросенка, тем меньше вероятность того, что у него будет

развиваться диарея, так как концентрация лактобактерий прямо пропорциональна хорошему здоровью кишечника. Оптимальным у поросят следует считать соотношение: лактобактерии/колиформы, равного 1,3 или выше, где количество лактобактерий в слепой кишке, полученное через прямую кишку, больше $9 \log$ КОЕ/г, а количество колиформ - меньше $7 \log$ КОЕ/г. Если показатель ниже 1,3, то он может указывать на диарею у поросят. При анализе поголовья очень важно знать, что, когда соотношение лактобактерии/ колиформы, обнаруженное в 15% или в большем количестве образцов, ниже 1,3, то поголовье подвергается высокому риску развития диареи, и в качестве приоритетной задачи следует принимать профилактические меры. Когда распространенность животных с показателем менее 1,3 составляет 5% или ниже, то вероятность наличия проблем с кишечником у поголовья минимальна.

Таким образом, апробированное в наших исследованиях комплексное исследование лиофилизированного помета на предмет наличия пищеварительных ферментов и микотоксинов является новым способом оценки состояния здоровья пищеварительного канала и может применяться в тест-системах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из важных направлений биологических исследований является изучение развития пищеварительной системы в онтогенезе. Решение этой задачи имеет не только теоретический интерес, но и практическую значимость, поскольку позволяет соответствующим образом организовать кормление животных, учитывая возможности организма на каждом возрастном этапе. Совершенствование рецептуры комбикормов и прогнозирование возможностей животного каждого возраста переваривать предлагаемый ему рацион, немыслимо без истинного понимания реальных пищеварительных особенностей, которые, прежде всего, определяются составом гидролитических ферментов и их дееспособностью (Гальперин Ю.М., Лазарев П.И. 1986).

Развитие птицы в эмбриональный период характеризуется особенностью формирования ферментативных систем пищеварения у разных по направлению продуктивности особей.

Цыплята-бройлеры появляются на свет с активно действующим пищеварительным аппаратом. Относительная масса поджелудочной железы бройлеров растет наиболее интенсивно в первую неделю постэмбриональной жизни, увеличиваясь в 3,8 раза по сравнению с исходной величиной. Затем до 21-суточного возраста остается на одном уровне, к 28-суточному возрасту снижаясь до $0,31 \pm 0,02\%$, 35-суточному – до $0,23 \pm 0,02\%$ от живой массы бройлеров.

В процессе онтогенеза становление ферментативной активности поджелудочной железы идет периодами: спады активности отмечаются на 7, 21, 35 сутки, а периоды подъема на 14 и 28 сутки. Изменение уровня сырого протеина в первые 14 суток выращивания бройлеров оказывают влияние на активность ферментов поджелудочной железы. При увеличении количества сырого протеина на 1,5% путем добавки рыбной муки наблюдается повышение в 7-суточном возрасте активности протеаз в ткани поджелудочной железы на 45,7% по сравнению с контрольной группой ($p < 0.05$). Следующий подъем возрастной динамики протеолитической активности в 28-суточном возрасте цыплят-бройлеров характеризуется преобладанием активности протеаз у опытных групп по сравнению с контрольной на 7,9 – 22,0% ($p < 0.05$).

У цыплят мясных пород кур активность трипсина в плазме крови имеет обратную корреляцию с активностью протеолитических ферментов в ткани поджелудочной железы: с возрастом активность трипсина в плазме крови снижается, а в ткани поджелудочной железы, наоборот, волнообразно повышается. Активность антитрипсина в крови в онтогенезе цыплят находится на постоянном уровне, имея слабую отрицательную корреля-

цию с активностью трипсина в плазме крови ($r=-0,49$). Учитывая роль трипсина в пищеварении и участии в регуляции сосудистого тонуса, полученные данные имеют общебиологическое значение и позволяют рассматривать питание одним из факторов, влияющих на уровень артериального давления у человека и животных.

Таким образом, для современной птицы критическими периодами являются первые 7 сут постэмбриогенеза и 21-суточный возраст, когда заканчивается становление пищеварительной функции и осуществляется переход на потребление большого количества корма.

Установлено, что **прием корма является мощным стимулом, влияющим на секрецию поджелудочной железы у цыплят-бройлеров.** Наиболее выраженная реакция на этот раздражитель выявлена утром после первого кормления после ночного голодания: секреция панкреатического сока увеличилась в 1,8 раза, активность амилазы - в 3,2 раза, протеаз - в 3,3 раза, липазы - в 2,1 раза.

Регуляция функции поджелудочной железы носит сложнорефлекторный характер со значительным участием условного компонента: применение только условного раздражителя увеличивало секрецию панкреатического сока на 25% и ферментативную активность в нем на 42-74% по сравнению с базальным уровнем. Это имеет большое практическое значение и должно учитываться в промышленном птицеводстве.

Результаты исследований подтверждают гипотезу, что панкреатические ферменты участвуют в регуляции секреторного процесса. Ранее к такому же выводу пришли французские ученые (Laporte, J.C., Tremolieres J., 1971), проводя эксперименты на крысах. Подобные положения постоянно встречаются в работах Коротько Г.Ф. (2014) и его учеников. **Результаты исследований на сложно оперированных курах позволили дополнить эту гипотезу новым положением о том, что в постпрандиальный период активность трипсина в панкреатическом соке и крови увеличивается параллельно.**

Парасимпатические нервы являются стимулирующими в секреторной функции поджелудочной железы птицы. При подкожном введении курам атропина сульфата активность протеаз в дуоденальном содержимом уменьшается в 3,7 раза, а в плазме крови – в 5,8 раза. При кормлении птицы при доминирующем парасимпатическом влиянии наблюдается обратный процесс, когда активность трипсина возрастает в содержимом кишечника и плазме крови параллельно на протяжении 30-60 минут после приема корма. В механизме действия атропина сульфата курам установлено влияние активности в крови трипсина и оксида азота. После приема корма у кур концентра-

ция соединений-доноров NO увеличивается в крови в 2,5-3,0 раза и остается повышенной в течение нескольких часов. Предварительное подкожное введение атропина снимало увеличение, не влияя на фоновый уровень доноров NO в крови, что указывает на связь повышения их концентрации с холинэргической стимуляцией, то есть с активностью парасимпатической нервной системы.

Впервые показана активность щелочной фосфатазы в дуоденальном содержимом кур-несушек, взаимосвязь между протеазами панкреатического сока и щелочной фосфатазой. Установлена активность щелочной фосфатазы в панкреатическом соке кур-несушек, превышающей по своим показателям активность фермента в крови, что свидетельствует о секреции данного фермента в поджелудочной железе или протоках панкреас.

Уникальные методы получения чистого панкреатического сока (по Батоеву Ц.Ж., 2001) и дуоденального химуса от кур позволили впервые выполнить эксперимент по изучению влияния панкреатического сока на процессы регуляции панкреатической секреции и другие системы организма птицы. Результаты исследований показали роль ***трипсина в регуляции обмена веществ в организме птицы***, что является фундаментальной основой изучения парентерального применения препаратов трипсина в медицине и ветеринарии. Однако реакция на парентеральное введение трипсина организма кур вызывает вопросы, которые следует решить в дальнейших исследованиях. Установлено, что после внутривенной инъекции разбавленного панкреатического сока (ПС) в течение 20 минут изменяется клинико-функциональное состояние кур-несушек: учащается частота сердечных сокращений на 20% по сравнению с контрольным периодом, птицы отказываются от приема корма, активность протеаз в дуоденальном химусе при внутривенной инъекции ПС снижается в 2 раза, а в плазме крови активность трипсина остается на прежнем уровне, в то время как после инъекции атропина сульфата активность фермента уменьшается в 5,8 раза. Это указывает на симпатический эффект действия трипсина, который можно объяснить, в том числе, и болевой реакцией организма на инъекцию ферментов. В плазме крови наблюдается переход от отрицательной связи между трипсином и глюкозой (до введения ПС $r = -0,91$) в положительную: после введения ПС содержание глюкозы в крови увеличивается на 25,7% ($r=0,56$). Установлена прямая устойчивая корреляция между потреблением курами корма и активностью трипсина в крови ($r=0,52$), что подтверждает гипотезу о взаимосвязи активности трипсина в крови с аппетитом кур.

Следовательно, изменения в физиологическом состоянии кур-несушек при парентеральном введении панкреатического сока, установленная корреляция между активностью трипсина крови и протеазами дуоденального химуса, содержанием глюкозы, кальция и фосфора в крови указывают на то, что **панкреатические ферменты принимают участие не только в регуляции функции поджелудочной железы, их влияние распространяется за пределы пищеварительной системы, оказывая действие на организм в целом.** Физиологическая роль трипсина в организме до конца ещё не изучена, но его роль четко показана в одном из обзоров (Ramachandran R., Hollenberg M.D., 2008): «Протеиназы нужно теперь считать важными гормон подобными веществами, сигнализирующими клеткам и тканям о многих переменах в норме и патологии. С признанием сигнальной роли протеиназ будет развиваться их биология и физиология и нас ждут захватывающие события в этой области».

Экспериментально установлена взаимосвязь процессов яйцекладки и пищеварения у кур-несушек, которые проявляются снижением активности панкреатических ферментов в момент снесения яйца курицей, что свидетельствует о явлении центрального торможения в период выведения яйца. Однако это временное снижение активности ферментов компенсируется увеличением их активности при следующем приеме корма, что обеспечивает высокий уровень метаболизма. Результаты исследования имеют не только научное, но и практическое значение, поскольку должны учитываться при выполнении научных экспериментов по изучению физиологии пищеварения на курах-несушках, а также являются физиологической основой для оптимизации режима кормления птицы.

В вопросах изучения адаптации панкреатической секреции к составу рациона получены новые экспериментальные данные, которые наряду с показателями активности пищеварительных ферментов в крови расширили возможность мониторинга адаптационного процесса и состояния здоровья кишечника у птицы. Установлено, что **секреторная функция поджелудочной железы кур адаптируется к качеству принимаемого корма:** при замене в рационе кур соевого жмыха на подсолнечный, что приводит к увеличению количества сырого жира в рационе на 1,4% активность липазы панкреатического сока возрастает на 33,8%; незначительное увеличение сырого протеина в корме (на 0,5%) и содержание в нем аминокислот на 2,1% вызывает увеличение протеолитической активности на 28,1% по сравнению с фоновым уровнем.

Установлено, что **активность липазы адаптируется к используемому в корме растительному маслу.** Анализ динамики активности панкреатиче-

ской липазы в постпрандиальный период свидетельствует о том, что по вкусовым качествам лидируют подсолнечное и льняное масла, поскольку в первые 60 минут после приема корма наблюдается усиление ферментативной активности в 1,9-2,5 раза по сравнению с базальным уровнем, соответствующее сложно-рефлекторной фазе регуляции панкреатической секреции, а рапсовое и соевое масла имеют относительно высокий уровень активности липазы в нейро-гуморальную фазу, что указывает на их высокую питательную ценность.

Полученная корреляция между активностью протеаз и щелочной фосфатазы в панкреатическом соке кур позволила предложить к использованию фосфатазно-протеазный индекс, который отражает физиологическое состояние кишечника в ответ на изменения в ингредиентном составе рациона.

Использование стимулирующих добавок в рационах птицы нуждается в физиологическом обосновании. Поэтому были изучены различные новые добавки, которые по-разному влияли на процессы пищеварения у птицы. Было установлено, что подкислитель, добавленный в корм кур, не оказывает существенного влияния на активность пищеварительных ферментов поджелудочной железы. *У здоровой птицы использование подкислителей не способствует повышению ферментативной активности панкреатического сока, а положительный эффект от их применения обусловлен другими факторами (повышение желудочного пищеварения, усиление обмена веществ и т.д.).*

При использовании усилителя вкуса *препарата Garlic allicin* в рационе кур было установлено, что базальный уровень активности фермента при использовании добавки существенно не изменяется на протяжении 7-10 суток. В постпрандиальную фазу, увеличение активности фермента наблюдается на 90-й минуте опыта (на 47,5%) и уровень сохраняется вплоть до 180 минуты опыта, где не отмечается существенных различий между активностью протеиназ в фоновый и опытный период. В динамике по дням опыта установлена максимальная активность протеиназ на третьи сутки, увеличиваясь примерно в 2 раза по сравнению с исходной величиной, затем наблюдается постепенное снижение активности фермента к восьмым суткам добавления препарата в корм птицы. *Следовательно, можно считать влияние усилителя вкуса на секреторную функцию поджелудочной железы в нейрогуморальный период регуляции, но стимуляция органа длится не более восьми суток.*

Исследования на цыплятах-бройлерах показали, что наиболее целесообразно применять ферментный препарат *Акстра Про* на рационах с до-

бавкой гороха в количестве 5-10% от массы корма (Вертипрахов В.Г., Борисенко К.В., Грозина А.А., 2018). В этом случае отмечается повышение протеолитической активности дуоденального химуса на 24,3-36,8% по сравнению с контрольным пшенично-соевым рационом, поскольку в механизме действия экзогенной протеазы важным направлением является разрушение антипитательных факторов, затрудняющих гидролиз белкового субстрата (Bedford M. R., Schulze H., 1998).

Итак, данные оригинальных экспериментов, выполненных на фистулированных животных, позволяют сделать следующие выводы. *Отличительная особенность экзокринной функции поджелудочной железы птиц заключается в высокой интенсивности: количество панкреатического сока на единицу живой массы у кур больше, чем у свиней, в 2,2 раза, активность амилазы — в 94 раза, протеаз — в 145 раз, липазы — 17 раз. Индекс активности трипсина в плазме крови кур значительно (в 7 раз) превышает показатель у свиней, что указывает на усиленный обмен веществ.* У животных независимо от типа пищеварения адаптация панкреатической секреции происходит при непараллельном изменении активности ферментов в ответ на качественные изменения ингредиентов корма.

Библиографический список

1. Алиев А.А., Алиева З.М. Внешнесекреторные функции печени, поджелудочной железы и семяпродукция у быков-производителей при различных рационах. Сельскохозяйственная биология. 2010. 2:40-44.
2. Андрианова Е.Н., Егоров И.А., Присяжная Л.М., Григорьева Е.Н., Ребракова Т.М. Нужно ли учитывать содержание хлорогеновой кислоты в подсолнечнике при оценке качества продуктов его переработки? Птица и птицепродукты. 2016, 2:39-41.
3. Андрианова Е.Н., Егоров И.А., Присяжная Л.М., Григорьева Е.Н., Ребракова Т.М. Нужно ли учитывать содержание хлорогеновой кислоты в подсолнечнике при оценке качества продуктов его переработки? Птица и птицепродукты, 2016, 2: 39-41.
4. Архипов А.В. Липидное питание, продуктивность птицы и качество продуктов птицеводства. М: Агробизнесцентр, 2007 : 440 с.
5. Бабкин Б.П. Секреторный механизм пищеварительных желез /перевод с англ. Пузыревой Е.А., под редакцией Наumenко А.И. Гос. Изд-во медгиз, Ленинградское отделение, 1960. 776 с.
6. Баран В.П., Румянцева Н.В., Холод В.М. Динамика показателей обмена липидов, железа и активности каталазы в поджелудочной железе цыплят-бройлеров в период выращивания. Ученые записки УО ВГАВМ, т. 46, вып. 2, 2010.С.10-14.
7. Батоев Ц.Ж. Физиология пищеварения птиц. Улан-Удэ, 2001: 10-63.
8. Батоев Ц.Ж. Физиология пищеварения птиц: монография. Улан-Удэ: Издательство Бурятского государственного университета, 2001. 214с.
9. Батоев Ц.Ж. Фотометрическое определение активности протеолитических ферментов в поджелудочной железе, соке по уменьшению концентрации казеина. Сб. науч. тр. Бурятского СХИ (Улан-Удэ), 1971, 25: 122-126.
10. Белов А.А., Белова Л.А., Филатов В.Н., Белова Е.Н., Донских Г.Н., Горбунова М.Н. Взаимодействие ингибиторов протеиназ плазмы крови с иммобилизованным на диальдегидцеллюлозе протеолитическим комплексом из гепатопанкреаса краба // Вестн. Моск.ун-та. Сер.2. Химия.2003. Т.44, №1 :16-19.
11. Бердников П.П. Секреторная функция пищеварительных желез и усвоение питательных веществ корма у уток: автореф дис....д-ра биол.наук. М. 1990. 30с.
12. Богач П.Г., Коваленко В.И.1971. Проблемы физиологии гипоталамуса. Киев. – С. 26.
13. В книге: Высокопроизводительное секвенирование в геномике II Всероссийская конференция с международным участием. Сер. "ActaNaturau" 2017, С.32а.

14. Варванина Г.Г., Винокурова Л.В., Агафонов М.А., Ткаченко Е.В., Дубцова Е.А. Роль гастроинтестинальных гормонов в регуляции панкреатической секреции. *Consilium Medicum*. 2014; 08: 83-85.
15. Васильев А. В. Диагностика внутренних болезней животных. Исследование фекалий. Москва: Сельхозгиз, 1956. - 488 с.
16. Веремеенко К.Н. // *Врачебное дело*. 1987, №5 :45.
17. Веремеенко, К. Н., Досенко, В.Е., Кизим, А. И., Терзов А. И. О механизмах лечебного действия системной энзимотерапии // *Врачебное дело*. - 2000. - № 2. - С. 3–11.
18. Веремеенко, К. Н., Кизим, А. И., Терзов, А. И. О механизмах лечебного действия полиэнзимных препаратов // *Мистецтво лікування*. - 2005. - № 4 (20).
19. Вертипрахов В.Г. Особенности секреторной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров и возможности коррекции пищеварения животных ферментными препаратами на цеолитовой основе: дисс. д-ра биол. наук. - Новосибирск, 2004:59-60.
20. Вертипрахов В.Г., Борисенко К.В., Грозина А.А. Секреторная функция поджелудочной железы кур при вводе протеазы // *Птицеводство*, 2018, №11-12. С.23-25.
21. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А. Оценка состояния поджелудочной железы методом определения активности трипсина в крови птицы. *Ветеринария*, 2018. 6, 51-54 doi: 10.30896/0042-4846.2018.21.12.51-54.
22. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Долгорукова А.М. Активность ферментов поджелудочной железы у цыплят-бройлеров на разных этапах пищеварения. *Сельскохозяйственная биология*, 2016, 51(4): 509-515 doi: 10.15389/agrobiology.2016.4.509rus.
23. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В. Способ оценки адаптации пищеварения птицы к ингредиентному составу рациона. Патент на изобретение №2742175 от 02.02.2021.
24. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В. Способ оценки адаптации пищеварения птицы к ингредиентному составу рациона. Патент на изобретение 2742175 С1, 02.02.2021. Заявка № 2019142448 от 19.12.2019.
25. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В., Ребракова Т.М. Использование илеального метода в оценке баланса кальция в организации кур-несушек. *Международный вестник ветеринарии*, 2019, 4: 125-131.
26. Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Фисинин В.И. Внешнесекреторная функция поджелудочной железы кур-несушек (*Gallus gallus L.*) при добавлении в корм различных растительных масел. *Сельскохозяйственная биология*, 2020, том 55, № 4, с. 726-737. doi: 10.15389/agrobiology.2020.4.726rus.

- 27.Вертипрахов В.Г., Тесаривская Т.Б. Влияние добавки гороха на секреторную функцию поджелудочной железы кур. Вестник КрасГАУ, вып.4, Красноярск, 2011.С.111-115.
- 28.Вертипрахов В.Г., Титов В.Ю., Гогина Н.Н., Грозина А.А. Изменение активности панкреатических ферментов и развитие воспаления у цыплят-бройлеров при экспериментальном микотоксикозе. Ветеринария, 2017, 10: 60-63).
- 29.Вертипрахов, В.Г., Грозина, А.А. Оценка состояния поджелудочной железы методом определения активности трипсина в крови птицы. Ветеринария. 2018. 6, 51-54. DOI: 10.30896/0042-4846.2018.21.12.51-54.
- 30.Возрастные изменения секреторной функции поджелудочной железы и микрофлоры кишечника у цыплят родительских форм и гибридов мясных кур //Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52. № 4. С. 757-766.
- 31.Вракин В.Ф., Сидорова М.В. Анатомия и гистология домашней птицы. М.: Колос, 1984.
- 32.Гальперин Ю.М., Лазарев П.И. Пищеварение и гомеостаз. М.:Наука (1986)
- 33.Горелик Л.Ш., Дерхо М.А. Роль гипофизарно-тиреоидной системы в формировании продуктивности и метаболического профиля организма кур-несушек // Вестник Казанского государственного аграрного университета. -2013.- №2(28). – С. 116-119.
- 34.Двадненко К.В., Водолажский Д.И. Структурно-функциональные особенности рецепторов, активируемых протеазами. Вестник Южного научного центра РАН. Том 5, №1, 2009 : 94-106)
- 35.Джафаров А. Использование органических кислот в птицеводстве //Комбикорма.-2010, №5. – С.67.
- 36.Досенко В.Е., Веремеенко К. Н., Кизим А. И. Современные представления о механизмах всасывания протеолитических ферментов в желудочно-кишечном тракте // Пробл. медицины. - 1999. - № 7–8. - С. 6–12.
- 37.Европейская конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (ETS № 123) [рус., англ.] (Страсбург 18.03.1986). Электронный ресурс: http://www.conventions.ru/view_base.php?id=19432.
- 38.Егоров И.А., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Лаптев Г.Ю., Никонов И.Н., Новикова Н.И., Ильина Л.А., Йылдырым Е.А., Филлипова В.А., Дубровин А.В., Манукян В.А., Ленкова Т.Н. Возрастные изменения секреторной функции поджелудочной железы и микрофлоры кишечника у цыплят родительских форм и гибридов мясных кур. Сельскохозяйственная биология, 52, 4 : 757-766 (2017) doi: 10.15389/agrobiology.2017.4.757rus

- 39.Егоров И.А., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Лаптев Г.Ю., Никонов И.Н., Новикова Н.И., Ильина Л.А., Ёылдырым Е.А., Филиппова В.А., Дубровин А.В., Манукян В.А., Ленкова Т.Н.
- 40.Егоров И.А., Вертипрахов В.Г., Ленкова Т.Н., Манукян В.А., Грозина А.А., Егорова Т.А. Возрастные изменения панкреатических ферментов в организме цыплят-бройлеров. Птицеводство, 2:23-29 (2017)
- 41.Егоров И.А., Вертипрахов В.Г., Ленкова Т.Н., Манукян В.А., Егорова Т.А., Грозина А.А., Байковская Е.Ю. Использование смеси низкомолекулярных органических кислот в комбикормах для цыплят-бройлеров //Птица и птицепродукты. 2017. № 5. С. 26-28.
- 42.Егоров И.А., Егорова Т.А., Ленкова Т.Н., Вертипрахов В.Г. и др. Замещение кормовых антибиотиков в рационах. Сообщение II. Микробиота кишечника и продуктивность мясных кур (GALLUS GALLUS L.) на фоне фитобиотика. Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. № 4. С. 798-809.
- 43.Егоров И.А., Ильина Л.А., Никонов И.Н., Лаптев Г.Ю., Ленкова Т.Н., Манукян В.А., Ёылдырым Е.А., Новикова Н.И., Филиппова В.А., Грозина А.А., Вертипрахов В.Г., Егорова Т.А. Изучение зависимостей между структурой микробных сообществ кишечника и активностью пищеварительных ферментов организма птицы//
- 44.Егоров И.А., Ильина Л.А.,Никонов И.Н., Лаптев Г.Ю., Ленкова Т.Н., Манукян В.А., Ёылдырым Е.А., Новикова Н.И., Филиппова В.А., Грозина А.А., Вертипрахов В.Г., Егорова Т.А. Изучение зависимостей между структурой микробных сообществ кишечника и активностью пищеварительных ферментов организма птицы. В книге: Высокопроизводительное секвенирование в геномике. II Всероссийская конференция с международным участием. Сер. "ActaNaturau" 2017. С. 32а.
- 45.Замолодчикова Т.С. Сериновые протеазы слизистой тонкого кишечника – локализация, функциональные свойства, физиологическая роль. Биохимия, 2012, т.77, вып.8: 989-1001.
- 46.К ы р ы л и в Б.Я., Г у н ч а к А.В. Активность гидролитических ферментов органов пищеварительного тракта кур в онтогенезе. Вестник Сумского национального аграрного университета, 2016, 5: 170-174.
- 47.Кавтарашвили А.Ш., Фисинин В.И., Буяров В.С., Колокольникова Т.Н. Влияние освещения на время яйцекладки и качество куриных яиц //Сельскохозяйственная биология. - 2019, т. 54, №6. - 1095-1109. (DOI: 10.15389/agrobiology.2019.6.1095 rus).
- 48.Карапетян С.К., Микаелян Н.Г., Назарян М.Б. Экспериментальные данные о роли различных отделов центральной нервной системы в регуляции репродуктивной функции у птиц // Известия академии наук Армянской ССР. -1963. – т. XVI, №6. – С. 35-41.
- 49.Клетикова Л.В. Динамика обмена кальция и фосфора у высокопродуктивных кур в зависимости от периода яйцекладки.

- Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований, 2014, 1 : 57-58).
- 50.Климов П.К., Фокина А.А. Физиология поджелудочной железы. Регуляция внешнесекреторной функции. – Л.: Наука, 1987. – 152 с.
 - 51.Колесень В.П. Применение подкислителей кормов в кормлении кур-несушек и цыплят-бройлеров //Сельское хозяйство – проблемы и перспективы: сб. науч. тр., Т.37, Зоотехния, Гродно, ГГАУ, 2017. – С. 91-98.
 - 52.Коротько Г.Ф. Желудочное пищеварение. - Краснодар: Изд. ООО Б «Группа Б», 2007. – 256 с.
 - 53.Коротько Г.Ф. К механизму кишечной фазы секреции поджелудочной железы. Физиол. Журн. СССР. 1992,т.78, №9: 106-112.
 - 54.Коротько Г.Ф. Постпрандиальная секреция поджелудочной железы, Краснодар: Эдви, 2017.
 - 55.Коротько Г.Ф. Постпрандиальная секреция поджелудочной железы. Журнал фундаментальной медицины и биологии. 2016, № 4-15.
 - 56.Коротько Г.Ф. Секреция поджелудочной железы: от Павловских начал к настоящему. Российский журнал гастроэнтерологии, гепатологии, колопроктологии, 2014, 3: 4-12.
 - 57.Коротько Г.Ф. Формирование ферментного компонента секретов пищеварительных желез (обзор). Физическая культура, спорт — наука и практика. 2013, 1 : 51-57.
 - 58.Коротько Г.Ф., Байбекова Г.Д. Торможение секреции поджелудочной железы трипсином и трипсиногеном. Физиол.журн. СССР, 1989, т.74, №9: 1309-1315.
 - 59.Коротько Г.Ф., Восканян С.Э. Регуляция и саморегуляция секреции поджелудочной железы. Успехи физиол.наук, 2001, т.32, №4: 36-59.
 - 60.Коротько Г.Ф., Курзанов А.Н., Лемешкина Г.С. и др. О возможности кишечной резорбции панкреатических гидролаз // Мембранное пищеварение и всасывание. Рига. Зинатне, 1986. - С. 61–63.
 - 61.Коротько, Г. Ф. Рециркуляция ферментов пищеварительных желез. - Краснодар: Издательство «ЭДВИ», - 2011. - 114 с.
 - 62.Коротько, Г. Ф. Секреция поджелудочной железы. 2-е доп. изд. – Краснодар: Издательство Изд. Куб. мед. Универс., 2005. – 312 с.
 - 63.Коротько, Г. Ф. Секреция слюнных желез и элементы саливадиагностики. - М.: Изд. Дом «Академия Естествознания», - 2006. – 192 с.
 - 64.Ленкова Т.Н., Егорова Т.А., Манукян В.А. и др.Сравнительная оценка влияния пробиотиков дрожжевой и бактериальной природы на продуктивность и микрофлору кишечника цыплят-бройлеров. Птица и птицепродукты, 2016, 6: 39-42.
 - 65.Ленкова Т.Н., Егорова Т.А., Сысоева И.Г. Новый отечественный энзим //Птицеводство. 2016, №6. С.17-20.

66. Логинов А.С., Амиров Н.Ш., Черноярова О.Д. Обзор: Регулирующая роль панкреатических ферментов. Физиологический журнал СССР. 1981.Т.67.С.957-961.
67. Мальцева Н.А., Ядрищенская О.А., Селина Т.В. Использование рапсового масла в кормлении цыплят-бройлеров. Птицеводство, 2016, 7 : 11-13.
68. Матвеев О.А., Жамбылов М.М. Морфометрические показатели органов пищеварения цыплят-бройлеров кросса Ross 308. Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 1 (63) :119-122 (2017)
69. Методика проведения научных и производственных исследований по кормлению сельскохозяйственной птицы. Молекулярно-генетические методы определения микрофлоры кишечника; под ред. В.И.Фисина. Сергиев Посад; ВНИТИП, 2013 : 52 с.
70. Можейко Л.А. Морфофизиологическое обоснование непараллельной экзокринной секреции ферментов поджелудочной железы. Новости медико-биологических наук, 2017, 15(1): 72-76.
71. Мустафин А.С. Горох в комбикормах для кур-несушек: автореф. дис. .. канд.с.-х. наук, Сергиев Посад, 2008. 15с.
72. Нартикова В.Ф., Пасхина Т.С. //Вопр. мед. хим. 1979.25:494.
73. Осепчук Д.В., Мартынеско Е.А. Рапсовые корма в рационах для животных // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства, 2013 : 108-113.
74. Павлов И. П. Лекции о работе главных пищеварительных желез. Полное собрание сочинений, т.2, кн.2 – Москва, Ленинград, 1951.С. 11-215.
75. Павлов И.П. Иннервация поджелудочной железы. Полн. собр. соч.Т.2, кн.1. Изд. АН СССР. М.-Л., 1951. С.96-132).
76. Павлов И.П. Физиология пищеварения. Т. 5, кн. 1. М.-Л., 1952.
77. Перепелкина Л.И., Бердников П.П., Самсоненко И.А. Физиологическая адаптация поджелудочной железы мускусных уток к абиотическим для вида составам рациона. Вестник Алтайского государственного аграрного университета, 2012, 7(93): 67-68.
78. Пермяков Н.К., Подольский А.Е., Титова Г.П. Ультраструктурный анализ секреторного цикла поджелудочной железы. М.:Медицина, 1973. 239 с
79. Петрухин И.В. Корма и кормовые добавки: справочник. М.: Росагропромиздат, 1989. 526с.
80. Подвигина Т.Т., Филаретова Л.П. Чувствительность слизистой оболочки желудка к ulcerогенным факторам и активность гипоталамо-гипофизарно-адренокортикальной системы при развитии стрептозотоцин-индуцированного диабета //Российский физиол. журн. им. И.М. Сеченова. - 2020.- №106(2). – С.176–188. (DOI: 10.31857/S0869813920020090).

81. Рогов И.А., Антипова Л.В., Дунченко Н.И. Химия пищи. М.: КолоС, 2007; Букин Ю.В. Незаменимые жирные кислоты: природные источники, метаболизм, физиологические функции и значение для здоровья. М., 1999.
82. Руководство по оптимизации рецептов комбикормов для сельскохозяйственной птицы / Под общ. ред. В.И. Фисинина. Сергиев Посад, 2014. С. 3–4.
83. Селина Т.В. Использование растительных масел в кормлении цыплят-бройлеров. Птицеводство, 2015, 7: 43-46
84. Синещев А.Д. Биология питания сельскохозяйственных животных. М., 1965.
85. Смолин С.Г. Физико-химические показатели и активность ферментов сока поджелудочной железы у кур, свиней и собак. Красноярск: Краснояр. гос. аграр. ун-т, 2008. 155с.
86. Смолин С.Г. Физико-химические показатели и содержание ферментов панкреатического сока у кур, свиней и собак в сравнительно-видовом аспекте: дис... д-ра биол. наук. Улан-Удэ. 1998.
87. Сомова О.В. Морфометрические показатели экзокринного отдела поджелудочной железы кур в разные возрастные периоды. Ученые записки УО ВГАВМ, 2012, 48(1): 142-145.
88. Сторожук П.Г., Быков И.М., Брещенко Е.Е., Хвостова Т.С., Быков М.И., Плахотнюкова В.В. Новый взгляд на механизмы действия препаратов ферментозаместительной терапии в гастроэнтерологии // Аллергология и иммунология. 2001. - Т. 2, № 1. - С. 148-154.
89. Стрельцов В.А., Ткачева Н.С. Постинкубационное развитие поджелудочной железы у яичных кур. Вестник Брянской ГСХА, 5 : 25 – 29 (2012)
90. Субботина М.А. Физиологические аспекты использования жиров в питании. Техника и технология пищевых производств: сб. науч. работ. Кемерово, 2009, вып. 4 : 54-57.
91. Тарасенко О.А., Омаров М.О., Головкин Е.Н., Каширина М.В. Доступность аминокислот в белковых кормах. Животноводство России, 2007, 10: 27-28.
92. Тельцов Л.П., Зайцева Е.В., Харлан А.Л., Крикливый Н.Н., Щеглов Н.А. Критические периоды онтогенеза цыплят-бройлеров кросса «ROSS-308». Вестник Брянского государственного университета. 4 : 91-96 (2013)
93. Тельцов Л.П., Романова Т.А., Здоровинин В.А. и др. Вивогенез и критические фазы развития человека и животных. Фундаментальные исследования, 12 : 9-12 (2008)
94. Титов В.Ю., Вертипрахов В.Г., Ушаков А.С., Фисинин В.И., Кочиш И.И., Петров В.А. Роль оксида азота во внешнесекреторной деятельности поджелудочной железы кур // Российская

- сельскохозяйственная наука. 2018, №5. С.57-60. DOI 10.31857/S250026270000672-4
95. Ткачев И.З. Комплексное (физиологическое и зоотехническое) изучение процессов питания у свиней. М., 1988: 25-26.
96. Ткаченко Е.В., Варванина Г.Г. Гормональная составляющая патогенеза желудочно-кишечных заболеваний. Эксперим. и клин. гастроэнтерология. 2011; 2: 27–30
97. Уголев А.М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. М.: Высшая школа, 1961. 221с.
98. Физиология пищеварения. Из-во «Наука», Л. 1974: 398-400.
99. Физиология сельскохозяйственных животных. Пищеварение у птиц /Георгиевский В.И. Л.: Наука. 1978. С.85-131.
100. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А. Внешнесекреторная функция поджелудочной железы кур (*Gallus gallus* L.) в зависимости от ингредиентов рациона. Сельскохозяйственная биология, 2018, 53(4): 811-819 (doi: 10.15389/agrobiology.2018.4.811rus).
101. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А. Новые подходы к оценке функции пищеварения у кур //Российская сельскохозяйственная наука, 2018, №1. – С.49-53.
102. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Андрианова Е.Н., Шевяков А.Н., Хасанова Л.В., Аншаков Д.В. Связь между секреторной функцией поджелудочной железы кур и переваримостью корма. Ветеринария и кормление, 2018, 5: 4-7 (doi: 10.30917/АТТ-VK-1814-9588-2018-5-1).
103. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Кислова И.В., Кощеева М.В. Кишечное пищеварение и биохимия крови у кур-несушек (*GALLUS GALLUS* L.) При введении в рационы микродобавки хрома. Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. № 4. С. 810-819. doi: 10.15389/agrobiology.2019.4.810rus
104. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Хасанова Л.В. Панкреатическая секреция и усвоение аминокислот в кишечнике кур при разных источниках белка в рационе. Сельскохозяйственная биология, 2017, 52(2): 374-381 (doi: 10.15389/agrobiology.2017.2.374rus).
105. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Титов В.Ю., Грозина А.А. Динамика активности пищеварительных ферментов и содержания депонированного оксида азота в плазме крови петушков после кормления. Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова, 104, №8, 2018. С.976-983. DOI:0/7868/S0869813918070080
106. Фисинин В.И., Вертипрахов В.Г., Харитонов Е.Л., Грозина А.А. Адаптация панкреатической секреции и метаболизма у животных с разным типом пищеварения при замене белкового компонента рациона. Сельскохозяйственная биология. 54 (6): 1122-1134. 2019. Doi: 10.15389/agrobiology.2019.6.1122rus

107. Фисинин В.И., Егоров И.А., Вертипрахов В.Г., Грозина А.А., Ленкова Т.Н., Манукян В.А., Егорова Т.А. Активность пищеварительных ферментов в дуоденальном химусе и плазме крови у исходных линий и гибридов мясных кур при использовании биологически активных добавок в рационе. *Сельскохозяйственная биология*. 2017. 52 (6): 1226-1233. doi: 10.15389/agrobiology.2017.6.1226rus
108. Фомина Л.С. Секрция поджелудочной железы и ее адаптация к характеру питания. В сб.: *Физиология пищеварения /Под ред. А.В. Соловьева. Л., 1974: 360-369.*
109. Черкасов В.Г. Активность кислой и щелочной фосфатаз в структуре поджелудочной железы кур. *Морфология и физиология сельскохозяйственных животных: сб. научн. тр., БСХИ, Благовещенск, 1989.-С.107-108.*
110. Шкурин А. Пребиотический эффект НПС-ферментов. *Животноводство России*, 2016,12: 18-20.
111. Шпаков А.О. Эндогенные и синтетические регуляторы периферических звеньев гипоталамо-гипофизарно-гонадной и тиреоидной осей // *Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова*. - 2020. - т. 106, №6. – С. 696-719.
112. Электронный ресурс www.Doktorland.ru/trypsin.html
113. Электронный ресурс: <http://naukarus.com/regulyatsiya-ekzosekretsii-podzheludochnoy-zhelezy>
114. Электронный ресурс: msu.ru/bioetika/doc/konv.doc
115. Электронный ресурс: <https://www.activestudy.info/regulyaciya-processa-yaiceobrazovaniya/> © Зооинженерный факультет МСХА.
116. Электронный ресурс: Piginfo.ru Анализ состояния кишечника у поросят.
117. Яровая Г.А., Блохина Т.Б., Нешкова Е.А. Рецепторы активируемые протеиназами (PARs)- сигнальный путь, иницируемый ограниченным протеолизом. *Лабораторная медицина*, 2009, 10: 23-34.
118. Alemka A., Whelan S., Gough R., Clyne M., Gallagher M.E., Carrington S.D., Bourke B. Purified chicken intestinal mucin attenuates *Campylobacter jejuni* pathogenicity in vitro. *J. Med. Microbiol.*, 2010, 59: 898-903 doi: 10.1099/jmm.0.019315-0.
119. Almonte A.G., Qadri L.H., Sultan F.A., Watson J.A., Mount D.J., Rumbaugh G., Sweatt J.D. Protease-activated receptor-1 modulates hippocampal memory formation and synaptic plasticity, *J Neurochem*. 2013,124(1):109-122. doi: 10.1111/jnc.12075. Epub 2012 Nov 21
120. Ameer F.Z., Mehedi N., Kheroua O., Saïdi D., Salido G.M., Gonzalez A. Sulfanilic acid increases intracellular free-calcium concentration, induces reactive oxygen species production and impairs trypsin secretion in

- pancreatic AR42J cells. *Food Chem Toxicol.* 2018. 120:71-80. doi: 10.1016/j.fct.2018.07.001.
121. Atefi M., Pishdad G.R., Faghieh S. The effects of canola and olive oils on insulin resistance, inflammation and oxidative stress in women with type 2 diabetes: a randomized and controlled trial. *J Diabetes Metab Disord*, 2018, 17(2): 85-91 doi: 10.1007/s40200-018-0343-9. eCollection 2018 Dec
 122. Brisbin J.T., Gong J., Oruji S., Esufali J., Mallick A.I, Parviz P., Shewen P.E., Sharif S. Oral treatment of chickens with lactobacilli influences elicitation of immune responses. *Clin. Vaccine Immunol.*, 2011, 18: 1447-1455 doi: 10.1128/CVI.05100-11.
 123. Buzala M., Janicki B., Czarnacki R. Consequences of different growth rates in broiler breeder and layer hens on embryogenesis, metabolism and metabolic rate: a review. *Poultry Sci.*, 2015, 94(4): 728-733 doi: 10.3382/ps/pev015.
 124. Obst B.S., Diamond J. Ontogenesis of intestinal nutrient transport in domestic chickens (*Gallus gallus*) and its relation to growth. *Auk* 109:451–464 (1992)
 125. Backhouse D., Gous R.M. Responses of adult broiler breeders to feeding time // *World's Poultry Science Journal.* – 2006. - №62(2). – C. 269-281. doi: 10.1079/WPS200596.
 126. Backhouse D., Gous R.M. The effect of feeding time on shell quality and oviposition time in broiler breeders // *British Poultry Science.* – 2005. - №46(2). – C.255-259. doi: 10.1080/00071660500066258.
 127. Barshan S., Khalaji S., Hedayati M., Yari M. Influence of bone meal degelatinisation and calcium source and particle size on broiler performance, bone characteristics and digestive and plasma alkaline phosphatase activity. *Br Poult Sci.*, 2019, 60(3) : 297-308 doi: 10.1080/00071668.2019.1587151. Epub 2019 Apr 12.
 128. Bedford M. R., Schulze H. Exogenous enzymes for pigs and poultry. *Nutrition Research Reviews.* 1998. 11, pp. 91-114.
 129. Brannon PM. Adaptation of the exocrine pancreas to diet. // *Annu Rev Nutr.* 1990;10:85-105. DOI: 10.1146/annurev.nu.10.070190.000505
 130. Brannon PM. Adaptation of the exocrine pancreas to diet. *Annu Rev Nutr.* 1990, 10:85-105 (doi: 10.1146/annurev.nu.10.070190.000505).
 131. Brannon PM. Adaptation of the exocrine pancreas to diet. *Annual Review of Nutrition*, 1990, 10: 85-105 (doi: 10.1146/annurev.nu.10.070190.000505).
 132. Callaway T.R., Edrington T.S., Anderson R.C., Harvey R.B., Genovese K.J., Kennedy C.N., Venning D.W., Nisbet D.J. Probiotics, prebiotics and competitive exclusion for prophylaxis against bacterial disease. *Anim. Health. Res. Rev.*, 2008, 9: 217225 (doi: 10.1017/S1466252308001540).

133. Capurso G., Traini M., Piciucchi M., Signoretti M., Arcidiacono P.G. Exocrine pancreatic insufficiency: prevalence, diagnosis, and management. *Clin Exp Gastroenterol.* 2019 Mar 21;12:129-139. doi: 10.2147/CEG.S168266. ECollection 2019
134. Case, M. R. Pancreatic exocrine secretion: Mechanisms and control / M. R. Case // *The Pancreas* / eds.: H. Y. Berger [et al.]. – Oxford : Blackwell Science Ltd. – 1998. – P. 63-100
135. Castro T., Martinez D., Isabel B., Cabezas A., Jimeno V. Vegetable Oils Rich in Polyunsaturated Fatty Acids Supplementation of Dairy Cows' Diets: Effects on Productive and Reproductive Performance. *Animals (Basel)*, 2019, 9(5). pii: E205 (doi: 10.3390/ani9050205)
136. Chandra, R. Liddle R.A. Regulation of pancreatic secretion [Electronic resource] // *The Pancreapedia : Exocrine Pancreas Knowledge Base.* – URL: 10.39.98/ panc.2015.38:10.39.98/ panc.2015.38.
137. Chey W.Y. Regulation of pancreatic exocrine secretion. *Int. J. Pancreatol.*, 1991, 9(1): 7-20 (doi: 10.1007/BF02925574).
138. Chia E., Kagota S., Wijekoon E.P., McGuire J.J. Protection of protease-activated receptor 2 mediated vasodilatation against angiotensin II-induced vascular dysfunction in mice. *BMC Pharmacol.* 2011, 28, 11:10. doi: 10.1186/1471-2210-11-10. PMID: 21955547; PMCID: PMC3192660
139. Czakó L., Hajnal F., Németh J, Lonovics J. Assessment of pancreatic enzyme secretory capacity by a modified Lundh test. *Int. J. Pancreatol.* 2000 Feb;27(1):13-9. doi: 10.1385/IJGC:27:1:13.
140. Di Magno E. P. Human exocrine pancreatic enzyme secretion / E. P. Di Magno, P. Layer // *The Pancreas: Biology, Pathobiology and Diseases* / eds.: V. L. Go [et al.]. – New York : Raven, 1993. – P. 275-300.
141. Dong X.F., Liu S., Tong J.M. Comparative Effect of Dietary Soybean Oil, Fish Oil, and Coconut Oil on Performance, Egg Quality and Some Blood Parameters in Laying Hens. *Poult Sci.*, 2018, 97(7):2460-2472 (doi: 10.3382/ps/pey09425)
142. Ganchrow D, Ganchrow JR (1985) Number and distribution of taste buds in the oral cavity of hatchling chicks. *Physiol Behav* 34: 889-894.
143. Gilliland E.L., Glazer G. Parallel secretion of enzymes by the rabbit pancreas. *The Journal of Physiology*, 1980, 303(1): 33-41 (doi: 10.1113/jphysiol.1980.sp013268).
144. Götze H., Rothman S.S. Enteropancreatic circulation of digestive enzyme as a conservation mechanism // *Nature.* 1975. Vol. 257. P. 607–609.
145. Gu Z., Mu H., Shen H., Deng K., Liu D., Yang M., Zhang Y., Zhang W., Mai K. High level of dietary soybean oil affects the glucose and lipid metabolism in large yellow croaker *Larimichthys crocea* through the insulin-mediated PI3K/AKT signaling pathway. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol.*, 2019, 231:34-41 (doi: 10.1016/j.cbpb.2018.12.003. Epub 2019 Feb 15)

146. Guo Y.Y., Li H.X., Zhang Y., He W.H. Hypertriglyceridemia-induced acute pancreatitis: progress on disease mechanisms and treatment modalities. *Discov Med.* 2019 Feb;27(147):101-109.
147. Hermans D., Pasmans F., Meskens W., Martel A., Van Immeerschel F., Raschaert G., Heyndrickx M., Van Deun K., Haesebroeck F. Poultry as a host for the zoonotic pathogen *Campylobacter jejuni*. *Vector Borne Zoonotic Dis.*, 2012, 12: 89-98 (doi: 10.1089/vbz.2011.0676).
148. Heinrich H.C., Gabbe E.E., Briiggeman L. et al. Enteropancreatic circulation of trypsin in man // *Klin. Wschr.* 1979. Vol. 57. No 23. P. 1295–1297.
149. Hirose N, Kawabata Y, Kawabata F, Nishimura S, Tabata S (2015) Bitter taste receptor T2R1 activities were compatible with behavioral sensitivity to bitterness in chickens. *Biochem Biophys Res Commun* 460: 464-468.
150. Hofer D., Asan E., Drenckhahn Chemosensory perception in the gut. *News Physiol. Sci.* 1999.V.14.No1.P.18-23.
151. Hollenberg M.D. Proteinases, their receptors and info amatory signaling: the Oxford South Parks Road connection. *British Journal of Pharmacology.*172(13): 3196-3211. 2015.
152. Hu X.Q., Wang W.B., Liu L., Wang C., Feng W. , Luo Q.P. , Han R., Wang X.D. Effects of fat type and emulsifier in feed on growth performance, slaughter traits, and lipid metabolism of Cherry Valley ducks. *Poult Sci.*, 2019, 98 (11): 5759-5766 (doi: 10.3382 / ps / pez369).
153. Huguet A., Savary G., Bobillier E., Lebreton Y., Le Huërou-Luron I. Effects of level of feed intake on pancreatic exocrine secretions during the early postweaning period in piglets. *Journal of Animal Science*, 2006, 84(11): 2965-2972 (doi: 10.2527/jas.2006-044).
154. Kerr A.K., Farrar A.M., Waddell L.A., Wilkins W., Wilhelm B.J., Bucher O., Willis R.W., Bailey R.H., Varga C., McEwe S.A. A systematic review-metaanalysis and meta-regression on the effect of selected competitive exclusion products on *Salmonella* spp. prevalence and concentration in broiler chickens. *Prev. Vet. Med.*, 2013, 111: 112125 (doi: 10.1016/j.prevetmed.2013.04.005).
155. Katan T., Caballero-Solares A., Taylor R.G., Rise M.L., Parrish C.C. Effect of plant-based diets with varying ratios of ω 6 to ω 3 fatty acids on growth performance, tissue composition, fatty acid biosynthesis and lipid-related gene expression in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Comp Biochem Physiol Part D Genomics Proteomics*, 2019, 30:290-304 (doi: 10.1016/j.cbd.2019.03.004. Epub 2019 Mar 16
156. Kawabata A., Kuroda R., Hollenberd M.D. Physiology of protease-activated receptors (PARs): involvement of PARs in digestive functons // *Nippon Yakurigaku Zasshi.* 1999. V. 114. < 111. ê. 173–179.

157. Kawabata A., Kuroda R., Nishikawa H., Kawai K. Modulation by protease – activated receptors of the rat duodenal motility in vitro: possible mechanisms underlying the evoked contraction and relaxation // *Br. J. Pharmacol.* 1999. V. 128. < 4. P. 865–872.
158. Keller J., Conrads H., Holst J.J. et al. The ratios between pancreatic secretory enzymes are modulated by physiologic ileal lipid concentrations. *Pancreas.* 1998. Vol. 17 :442.
159. Keomanivong F.E., Grazul-Bilska A.T., Redmer D.A., Bass C.S., Kaminski S.L., Borowicz P.P., Kirsch J.D., Swanson K.C. The impact of diet and arginine supplementation on pancreatic mass, digestive enzyme activity and insulin-containing cell cluster morphology during the estrous cycle in sheep. *Domestic Animal Endocrinology*, 2017, 59: 23-29 (doi: 10.1016/j.domaniend.2016.10.001).
160. King B.F., Love J.A., Szurszewski J.H. Intracellular recordings from pancreatic ganglia of the cat // *J. Physiol.* 1989. V. 419. P. 379–403.
161. Klimenko L. Academic school of academician P.G. Bogach // *Visnyk of the Lviv University. Series Biology.* 2014.- Issue 68. – P. 5–16.
162. Konturek S.J., Pepera J., Zabielski K. et al. Brain-gut axis in pancreatic secretion and appetite control // *J. Physiol. Pharmacol.* 2003. V. 54. < 3. P. 293–317.
163. Konuskan D.B., Arslan M., Oksuz A. Physicochemical properties of cold pressed sunflower, peanut, rapeseed, mustard and olive oils grown in the Eastern Mediterranean region. *Saudi J Biol Sci.*, 2019,26(2):340-344 (doi: 10.1016/j.sjbs.2018.04.005. Epub 2018 Apr 5).
164. Kudo K., Nishimura S., Tabata S. Distribution of taste buds in layer-type chickens: scanning electron microscopic observations. *Animal Science Journal*, 2008, 79(6): 680-685 (doi: 10.1111/j.1740-0929.2008.00580.x).
165. Kudo K., Shiraishi J., Nishimura S., Bungo T., Tabata S. The number of taste buds is related to bitter taste sensitivity in layer and broiler chickens. *Animal Science Journal*, 2010, 81(2): 240-244 (doi: 10.1111/j.1740-0929.2009.00729.x).
166. Kyung-Hoon Lee, Jae-Sung Lee, Tao Wang, Jin-Ju Oh, Sanggun Roh, Hong-Gu Lee. Role of ghrelin in the pancreatic exocrine secretion via mitogen-activated protein kinase signaling in rats. // *J Anim Sci Technol* 2017 24;59:16. Epub 2017 Jul 24.).
167. Lai W., Huang W., Dong B., Cao A., Zhang W., Li J., Wu H., Zhang L. Effects of dietary supplemental bile acids on performance, carcass characteristics, serum lipid metabolites and intestinal enzyme activities of broiler chickens. *Poult Sci.*, 2018, 97(1):196-202 (doi: 10.3382/ps/pex2880).
168. Laporte, J.C., Tremolieres J. Regulation hormonale de la sécrétion enzymatique du pancréas exocrine. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences.* 1971.- ser. D, №273 . – P. 1205-1207.

169. Lebedev S.V., Sheida E.V., Vertiprakhov V.G., Gavrish I.A., Kvan O.V., Gubaidullina I.Z., Ryazanov V.A., Miroshnikov I.S. A study of the exocrinous function of the cattle pancreas after the introduction of feed with a various protein source in rations. *BIOSCIENCE RESEARCH*. 16(3): 2553-2562. 2019.
170. Lewis Dr P.D., Ciacciariello M., Ciccone N.A., Sharp P.J., Gous R.M. Lighting regimens and plasma LH and FSH in broiler breeders // *British Poultry Science*. – 2005. - №46(3).- C.349-353. (doi: 10.1080/00071660500098509).
171. Liddle R.A. Regulation of Pancreatic Secretion. *Physiology of the Gastrointestinal Tract. Fourth Edition* // Academic Press is an imprint of Elsevier. 2006. V. 2. (ed. L.R. Johnson). Chap. 55. P. 1397–1435.
172. Liebow C., Rothman S. Enteropancreatic circulation of digestive enzymes // *Science*. 1975. Vol. 189. P. 472–474.
173. Lindsay T. H., Halvorson K. G., Peters C. M. et al. A quantitative analysis of the sensory and sympathetic innervation of the mouse pancreas *Neuroscience*. 2006. Vol. 137 (4) : 1417–1426 .
174. Liu K., Shen J. , Cao Y. , Cai C., Yao J. Duodenal infusions of isoleucine influence pancreatic exocrine function in dairy heifers. *Archives of Animal Nutrition*. 2018, 72 (1): 31-41 (doi: 10.1080 / 1745039X.2017.1396144).
175. Liu K., Shen J., Cao Y., Cai C., Yao J. Duodenal infusions of isoleucine influence pancreatic exocrine function in dairy heifers. *Archives of Animal Nutrition*, 2018, 72(1): 31-41 (doi: 10.1080/1745039X.2017.1396144).
176. Lohman R.J., Jones N.C., O'Brien T.J., Cocks T.M. A regulatory role for protease- activated receptor-2 in motivational learning in rats. *Neurobiol Learn Mem*. 2009, 92(3):301-309. doi: 10.1016/j.nlm.2009.03.010. Epub 2009 May 4. PMID: 19410009
177. Long Guo, Huibin Tian, Jing Shen, Chen Zheng, Shimin Liu, Yangchun Cao, Chuanjiang Cai, Junhu Yao. Phenylalanine regulates initiation of digestive enzyme mRNA translation in pancreatic acinar cells and tissue segments in dairy calves. // *Bioscience Reports* Jan 25, 2018, 38 (1) DOI: 10.1042/BSR20171189
178. Luo W., Wang Y., Reiser G. Protease-activated receptors in the brain: receptor expression, activation, and functions in neurodegeneration and neuroprotection. *Brain Res Rev*. 2007, 56(2):331-345. doi: 10.1016/j.brainresrev.2007.08.002
179. Maouyo D., Morisset J. Modulation of pancreatic secretion of individual digestive enzymes in octreotide (SMS 201-995) - infused rats. *Pancreas*. 1997 Jan;14(1):47-57.
180. Mentzel C.M.J., Cardoso T.F., Lex A.M.J., Sørensen D.B., Fredholm M., Cirera S. Fat and carbohydrate content in the diet induces drastic changes

- in gene expression in young Göttingen minipigs. *Mamm. Genome*, 2017, 28: 166-175 (doi: 10.1007/s00335-017-9690-y).
181. Mikhailova A.G., Khairullin R.F., Demidyuk I.V., Kostrov S.V., Grinberg N.V., Burova T.V., Grinberg V.Y., Rumsh L.D. Cloning, sequencing, expression, and characterization of thermostability of oligopeptidase B from *Serratia proteamaculans*, a novel psychrophilic protease. *Protein Expression and Purification*, 2014, 93: 63-76.
 182. Miller Jr IJ, Reedy Jr FE (1990) Variations in human taste bud density and taste intensity perception. *Physiol Behav* 47: 1213-1219.
 183. Molero X., Guarner F., Salas A. et al. Nitric oxide modulates pancreatic basal secretion and response to cerulein in the rat: effects in acute pancreatitis // *Gastroenterology*. 1995. V. 108. P. 1855–1862.
 184. Müller H.M., Crampton J.M., Della Torre A., Sinden R., Crisanti A. Members of a trypsin gene family in *Anopheles gambiae* are induced in the gut by blood meal. *EMBO J.* 1993 Jul;12(7):2891-900. doi.org/10.1002/j.1460-2075.1993.tb05951.x
 185. Muralidharan J. Galiè S., Hernández-Alonso P., Bulló M., Salas-Salvadó J. Plant-Based Fat, Dietary Patterns Rich in Vegetable Fat and Gut Microbiota Modulation. *Front Nutr.*, 2019, 6 : 157 (doi: 10.3389/fnut.2019.00157. eCollection 2019
 186. Palade G. intracellular aspects of the process of protein synthesis. *Science*, 1974, p. 347-357. the Nobel prize lecture
 187. Pangeni D., Jendza J.A., Meno D.R., Anil L., Yang X., Baidoo S.K. Effect of replacing conventional soybean meal with low oligosaccharide soybean meal fed to weanling piglets. *Journal of Animal Science*, 2016, 95(1): 320-326 (doi: 10.2527/jas.2016.0780).
 188. Pap A., Varro V. Feedback regulation of pancreatic secretion in man – its role in the trophic effect of sou flour treatment. *Proc. Of the Intern. Union of physiol. Sci.*Budapest. 1980.Vol.14P.629-654.Физиология пищеварения. В серии «Руководство по физиологии». 1974. «Наука», Л.
 189. Pi Y., Ma L., Pierce K.M., Wang H.R., Xu J.C., Bu D.P. Rubber seed oil and flaxseed oil supplementation alter digestion, ruminal fermentation and rumen fatty acid profile of dairy cows. *Animal.*, 2019, 13(12): 2811-2820 (doi: 10.1017/S175173111900137X. Epub 2019 Jul 4
 190. Qaisrani S.N., Van Krimpen M.M., Kwakkel R.P., Verstegen M.W.A., Hendriks W.H. Dietary factors affecting hindgut protein fermentation in broilers: a review. *World’s Poultry Science Journal*, 2015, 71: 139-159 (doi: 10.1017/S0043933915000124).
 191. Rajapaksha P, Wang Z, Venkatesan N, Tehrani KF, Payne J, et al. (2016) Labeling and analysis of chicken taste buds using molecular markers in oral epithelial sheets. *Sci Rep* 6: 37247.

192. Ramachandran R., Hollenberg M.D. Proteinases and signalling: pathophysiological and therapeutic implications via PARs and more. *Br J Pharmacol.* 2008, 153: 263-282.
193. Ravindran V. Feed Enzymes: The science, practice, and metabolic realities//*J. Appl. Poultry Res.* – 2013. – V. 22, No 3. – P.628-636. doi: 10.3382/japr.2013-00739
194. Raybould H.E. Does your gut taste Sensory transduction in the gastrointestinal tract. *News Physiol. Sci.* 1998.V.13.№6. P.275-280.
195. Rehfeld J.F., Friis-Hansen L., Goetze J.P., Hansen T.V. The biology of cholecystokinin and gastrin peptides. *Curr Top Med Chem* 2007;7 (12): 1154–1165.
196. Ren L.Q., Zhao F., Tan H.Z., Zhao J.T., Zhang J.Z., Zhang H.F. Effects of dietary protein source on the digestive enzyme activities and electrolyte composition in the small intestinal fluid of chickens. *Poultry Science*, 2012, 91: 1641-1646 (doi: 10.3382/ps.2011-02081).
197. Rossi J., Santamaki P., Airaksinen M.S., Herzig K.H. Parasympathetic innervation and function of endocrine pancreas the glial cell line-derived factor family receptor alpha2 (GFRalpha2). *Diabetes.* 2005. Vol. 54 (5) :1324–1330.
198. Rothman S., Leibow C., Isenman L. Conservation of digestive enzymes. *Physiological Reviews*, 2002, 82(1): 1-18 (doi: 10.1152/physrev.00022.2001).
199. Rothman S., Liebow C., Grendell J. Nonparallel transport and mechanisms of secretion. *Biochimica et Biophysica Acta.*1991, Vol.1071 (2) :159-173 (doi.org/10.1016/0304-4157(91)90023-P).
200. Rothman S.S. Passage of proteins through membranes – old assumptions and new perspectives // *Am. J. Physiol.* 1980. V. 238. P. 391–402.
201. Rothman S.S. The digestive enzymes of the pancreas: A mixture of inconstant proportions // *Ann.Rev.Physiol.*1977.Vol. 39.P.373-389.
202. Roy B.G., Kataria M.C., Roy U. Study of oviposition pattern and clutch traits in a White leghorn (WL) layer population // *IOSR Journal of Agriculture and Veterinary Science.*- 2014. - №7(1). – C. 5967. (doi: 10.9790/2380-07115967).
203. Scupham A.J. *Campylobacter* colonization of the Turkey intestine in the context of microbial community development. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2009, 75(11): 3564-3571 (doi:10.1128/AEM.01409-08).
204. Seys S.A., Sampedro F., Hedberg C.W. Assessment of meat and poultry product recalls due to *Salmonella* contamination: product recovery and illness prevention. *J. Food Prot.*, 2017, 12: 1288-1292 (doi: 10.4315/0362-028X.JFP-16-424).
205. Sun H., Tang J.W., Yao X.H., Wu Y.F., Wang X., Feng J. Effects of dietary inclusion of fermented cottonseed meal on growth, cecal microbial

- population, small intestinal morphology, and digestive enzyme activity of broilers. *Trop. Anim. Health. Prod.*, 2013, 45: 987993 (doi: 10.1007/s11250-012-0322-y).
206. Svihus B., Choct M., Classen H.L. Function and nutritional roles of the avian caeca: a review. *World's Poultry Science Journal*, 2013, 69: 249-263 (doi: 10.1017/S004393391300028).
207. Salles M.S.V., D'Abreu L.F., Júnior L.C.R., César M.C., Guimarães J.G.L., Segura J.G., Rodrigues C., Zanetti M.A., Pfrimer K., Netto A.S. Inclusion of Sunflower Oil in the Bovine Diet Improves Milk Nutritional Profile. *Nutrients*, 2019, 11(2). pii: E481 (doi: 10.3390/nu11020481)
208. Sans M.D., Williams J.A. Translational control of protein synthesis in pancreatic acinar cells. *Int J Gastrointest Cancer*. 2002, 31(1-3):107-115 (doi: 10.1385/IJGC:31:1-3:107).
209. Sklan D. Development of the digestive tract of poultry. *World's Poultry Science Journal*, Vol. 57 :415-428 (2001)
210. Stanley D., Denman S.E., Hughes R.J., Geier M.S., Crowley T.M., Chen H., Haring V.R., Moore R.J. Intestinal microbiota associated with differential feed conversion efficiency in chickens. *Appl. Microbiol. Biotechnol.*, 2012, 96: 1361-1369 (doi: 10.1007/s00253-011-3847-5).
211. Swanson K.C., Matthews J.C., Woods C.A., Harmon D. L. Postprandial Administration of Partially Hydrolyzed Starch and Casein Influences Pancreatic α -Amylase Expression in Calves. // *The Journal of Nutrition*, Volume 132, Issue 3, March 2002, Pages 376–381 doi.org/10.1093/jn/132.3.376
212. Torok V.A., Hughes R.J., Mikkelsen L.L., Perez-Maldonado R., Baidin K., MacAlpine R., Percy N.J., Ophel-Keller K. Identification and characterization of potential performance-related gut microbiotas in broiler chickens across various feeding trials. *Appl. Environ. Microbiol.*, 2011, 77(17): 5868-5878 (doi: 10.1128/AEM.00165-11).
213. Tůmová E., Gous R.M. Interaction between oviposition time, age, and environmental temperature and egg quality traits in laying hens and broiler breeders // *Czech Journal of Animal Science*. - 2012. - №57(12). – C. 541-549. doi: 10.17221/6411-CJAS.
214. Vertiprakhov V.G. Pancreatic exocrine function in hens with addition of lysine and methionine to their ration. *Russian Agricultural Sciences*, 2015, 41(2-3): 171-174 (doi: 10.3103/S1068367415020275).
215. Vertiprakhov V.G. Pancreatic exocrine function in hens with addition of lysine and methionine to their ration. *Russian Agricultural Sciences*. 2015, Vol. 41 (2–3):171–174 (doi 10.3103/S1068367415020275).
216. Vertiprakhov V.G., Grozina A.A., Egorov I.A., Lenkova T.N., Manukyan V.A., Egorova T.A. On the Activities of Pancreatic Proteases and

- Alpha-1 Proteinase Inhibitor in Meat-Type Chicken. OJAS. Vol.7 No.3, July 2017 :289-296. DOI: 10.4236/ojas.2017.73022
217. Vertiprakhov V.G., Egorov I.A. The Influence of Feed Intake and Conditioned Reflex on Exocrine Pancreatic Function in Broiler Chicks. - //Open Journal of Animal Sciences.- 2016.- Vol.6, №4. - P.298-303. (doi: 10.4236/ojas.2016.64034).
 218. Wang Y., Luo W., Reiser G. Trypsin and trypsin-like proteases in the brain: proteolysis and cellular functions. Cell Mol Life Sci. 2008, 65(2):237-252. doi: 10.1007/s00018-007-7288-3
 219. Wang Z., Yoshida Y., Kramer N.E., Kawabata F., Tabata S., Woo K. Kim W.K., Liu H.-X. Abundant proliferating cells within early chicken taste buds indicate a potentially “built-in” progenitor system for taste bud growth during maturation in hatchlings. Histology and histopathology 2019, 34(5): 503-511 (doi: 10.14670/HH-18-055).
 220. Werle E., Zickgraf-Rudel G. //Z.klin. Chem. Und kiln Biochem. 1972.10.S.139.
 221. West S.D., Mercer D.W. Cholecystokinin-induced gastroprotection: a review of current protective mechanisms. Dig Dis Sci 2004; 49 (3): 361–369.
 222. Williams J., Burnham D. Calcium and stimulus-secretion coupling in pancreatic acinar cells. Calcium Biol. Syst. Proc. 67th Annu.Mech. Fed.Amer.Soc. Environ Biol. New York; London, 1985. P.83-91.
 223. Wilson S.C., Cunningham F.J. Endocrine control of ovulation cycle. In: Reproductive biology of poultry /F.J. Cunningham, P.E. Lake, D. Hewitt (eds.) //British Poultry Science Ltd., Edinburgh, UK. - 1984. – C. 29-51.
 224. Wilson S.C., Sharp P.J. Effects of androgens, estrogens and deoxycorticosterone acetate on plasma concentrations of luteinizing hormone in laying hens //Journal of Endocrinology. – 1976 . №69(1). – C. 93-102. (doi: 10.1677/joe.0.0690093).
 225. Yang S. I., Muramatsu, T., Tasaki, I., and J. Okumura. Reactions of secretion of digestive enzyme of pancreas to amino acids, glucose and cholecystokinin in chickens. // Comparative biochemistry and physiology. Comparative physiology. June 15, 1989, 313-317. doi.org/10.1016 / 0300-9629 (89) 90569-0
 226. Zdunczyk Z., Jankowski J., Kaczmarek S., Juskiewicz J. Determinants and effects of postileal fermentation in broilers and turkeys. Part 1: Gut microbiota composition and its modulation by feed additives. World’s Poultry Science Journal, 2015, 71: 37-47 (doi: 10.1017/S0043933915000045).
 227. Uni Z., Noy Y., Sklani D. Posthatch Development of Small Intestinal Function in the Poult. Poultry Science 78: 215–222 (1999)
 228. Zhang L., Sanagapalli S., Stoita A. Challenges in diagnosis of pancreatic cancer. World J Gastroenterol, 2018, 24(19): 2047-2060. DOI: 10.3748/wjg.v24.i19.2047

229. Zhou Q., Jia X., Yao Y.Z., Wang B., Wei C.Q., Zhang M., Huang F. Characterization of the Aroma-Active Compounds in Commercial Fragrant Rapeseed Oils via Monolithic Material Sorptive Extraction. *J Agric Food Chem.*, 2019, 67(41): 11454-11463 (doi: 10.1021/acs.jafc.9b05691. Epub 2019 Oct 2

Применяемые сокращения

ПС – панкреатический сок;

ХЦК – холецистокинин;

ЩФ – щелочная фосфатаза

НКП - некрахмалистые полисахариды

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 56

Динамика экзокринной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров в период дневных опытов

Интервалы сбора сока	Количество пан- креатического сока, мл	Ферментативная активность 30-минутной порции сока		
		амилаза, мг/мл/мин	липаза, мкмоль/мл/мин	протеазы, мг/мл/мин
8.00...8.30	1,0±0,07	5600 ±474,5	13±1,3	493±43,9
8.30...9.00	0,9±0,06	4891±452,4	10±1,1	441±25,9
9.00...9.30	1,5±0,06	14355±1073,4	21±1,8	1158±91,4
9.30...10.00	1,6±0,07	15703±977,9	21±2,0	1437±86,2
10.00...10.30	1,6±0,07	15113±887,8	20±1,1	1447±94,4
10.30...11.00	1,5±0,08	15721±961,5	18±1,7	1452±88,5
11.00...11.30	1,5±0,08	14989±1236,0	17±1,6	1359±106,1
11.30...12.00	1,5±0,03	15537±1480,0	19±1,8	1327±97,8
12.00...12.30	1,5±0,9	14306±1055,5	19±1,6	1315±89,4
12.30...13.00	1,5±0,9	15386±966,1	19±2,1	1323±90,2
13.00...13.30	1,7±0,08	17996±1127,8	27±2,2	1571±105,1
13.30...14.00	1,7±0,07	16667±783,1	27±2,1	1540±92,3
14.00...14.30	1,6±0,08	17011±932,1	24±2,2	1489±70,3
14.30...15.00	1,6±0,06	1652±819,0	24±1,8	1450±79,1
15.00...15.30	1,5±0,06	17491±1042,7	21±2,0	1410±74,9
15.30...16.00	1,5±0,06	15444±785,4	23±1,9	1374±96,4
16.00...16.30	1,5±0,08	16886±735,4	30±1,9	1408±73,6
16.30...17.00	1,4±0,07	14146±711,2	23±1,8	1329±68,0
17.00...17.30	1,6±0,06	17133±614,6	27±1,8	1585±94,2
17.30...18.00	1,5±0,05	15269±709,3	27,1±1,9	1493±92,9
18.00...18.30	1,5±0,07	15237±949,5	25±2,6	1335±76,8
18.30...19.00	1,4±0,06	12676±718,6	25±2,6	1222±66,9
19.00...19.30	1,3±0,07	11792±907,7	19±2,0	1203±70,1
19.30...20.00	1,1±0,07	9820±684,4	17±1,2	1030±56,9
Средние данные активности ферментов за опыт		14417±688,8	21±1,0	1300±58,8

**Динамика экзокринной функции поджелудочной железы
цыплят-бройлеров в ночное время**

Интервалы сбора сока	Количество панкреатического сока, мл	Ферментативная активность 30-минутной порции сока		
		амилаза, мг/мл/мин	липаза, мкмоль/мл/мин	протеазы, мг/мл/мин
20.00...20.30	1,5±0,11	15296±1929,9	21±2,2	885±82,5
20.30...21.00	1,5±0,12	15357±1225,8	22±2,7	954±82,5
21.00...21.30	1,4±0,11	15820±1520,7	20±1,7	1007±81,5
21.30...22.00	1,4±0,13	15299±1331,0	21±2,4	1062±93,4
22.00...22.30	1,3±0,14	14873±1307,6	21±1,9	1018±97,4
22.30...23.00	1,2±0,12	13271±1169,9	14±1,7	890±84,9
23.00...23.30	1,1±0,13	11403±1291,9	15±1,5	839±94,1
23.30...24.00	1,2±0,13	12405±1388,0	19,2±2,2	925±102,3
24.00...0.30	0,9±0,11	10288±1155,4	16±2,4	821±94,1
03.0...1.00	1,0±0,11	11552±1247,9	18±1,6	856±86,5
1.00...1.30	1,00±1,00	11001±1225,4	19±2,1	853±92,3
1.30...2.00	1,00±0,11	9032±961,2	17±2,4	757±87,1
2.00...2.30	1,00±0,12	8879±1101,5	16±1,7	752±83,8
2.30...3.00	1,00±0,12	10720±1419,3	16±2,0	789±92,0
3.00...3.30	1,0±0,13	10343±1728,6	17±2,0	759±86,5
3.30...4.00	1,0±0,12	8493±1065,9	17±2,0	693±75,0
4.00...4.30	0,9±0,11	8729±1198,7	15±1,2	767±102,5
4.30...5.00	0,9±0,10	7725±1159,9	13±1,3	652±97,6
5.00...5.30	0,8±0,11	7122±1198,1	13±1,6	639±97,4
5.30...6.00	0,9±0,09	9485±885,2	18±1,8	722±82,9
6.00...6.30	1,0±0,09	9330±1131,5	17±1,5	841±100,9
6.30...7.00	0,8±0,08	8426±963,3	19±1,6	753±59,6
7.00...7.30	0,8±0,07	7906±654,3	14±1,5	738±66,4
7.30...8.00	0,7±0,06	7062±660,1	12±1,1	648±64,3
Средние данные активности ферментов за опыт		10826±577,9	17±0,5	817±23,9

Об авторе



Вертипрахов Владимир Георгиевич, доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии, этологии и биохимии животных ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет-МСХА имени К.А. Тимирязева», Лауреат премии Правительства РФ в области науки и техники

Окончил Благовещенский сельскохозяйственный институт (ДальГАУ) по специальности ветеринария в 1985 году. В 1989 году успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему: «Экзокринная функция поджелудочной железы цыплят-бройлеров» по специальности 03.00.13 – физиология человека и животных. В 2005 году после защиты докторской диссертации на тему: «Особенности секреторной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров и возможности коррекции пищеварения животных ферментными препаратами на цеолитовой основе» получил степень доктора биологических наук. Работая в ВУЗах и научных институтах, занимался изучением секреторной функции поджелудочной железы цыплят-бройлеров в онтогенезе, разработкой ферментных препаратов (панкреаветин, 1996; гастроветин 2000), в хроническом эксперименте на фистульной птице изучал вопросы адаптации к разным по составу рационам, биологически активным добавкам. Впервые определил активность пищеварительных ферментов в плазме крови птицы и нашел корреляцию с ферментами поджелудочной железы и кишечника, что послужило основой для развития нового направления в исследованиях – оценке здоровья кишечника и адаптации к уровню питания. Автор 188 научных работ, 4 монографий, 10 патентов на изобретения, подготовлено 7 кандидатских наук.

Научное издание

Вертипрахов Владимир Георгиевич

ФИЗИОЛОГИЯ КИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У КУР
(ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ ПОДХОД)

Подписано в печать 3.06. 2022 г. Формат 60x84 ¹/₁₆.

Печ.л. 11,0. Тираж 500 экз. Заказ 27.

Издательство РГАУ-МСХА
127550, Москва, Ул. Тимирязевская, 44