

Зоотехния и ветеринария

УДК 636.52/58:612.34

DOI: 10.31857/S2500262722030127, EDN: GDDNJS

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТОВ В ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЕ, КИШЕЧНИКЕ И ПЛАЗМЕ КРОВИ ЦЫПЛЯТ-БРОЙЛЕРОВ КРОССА СМЕНА 9*

В.Г. Вертипрахов¹, доктор биологических наук, А.А. Грозина², кандидат биологических наук, Н.В. Овчинникова^{1,3}, И.В. Кислова³, кандидат биологических наук¹Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, 127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49
E-mail: vertiprahov@rgau-msha.ru²Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт птицеводства» РАН, 141311, Московская обл., Сергиев Посад, ул. Птицеградская, 10³Научно-исследовательский институт нормальной физиологии имени П.К. Анохина, 125315, Москва, ул. Балтийская, 8

Исследования проводили с целью изучения в онтогенезе у цыплят-бройлеров пищеварительных органов, активности панкреатических и дуоденальных ферментов, щелочной фосфатазы и ферментов плазмы крови. Опыты выполняли на 120 цыплятах-бройлерах кросса Смена 9. Материал для исследований брали после декапитации в 1-, 7-, 14-, 21-, 28-, 35-суточном возрасте птицы, ферментативную активность определяли классическими методами, а также с использованием полуавтоматического биохимического анализатора SINNOWA BS-3000P с набором реактивов для определения ферментов компании «ДИАКОН-ВЕТ». Живая масса цыплят-бройлеров к 35 сут. увеличивалась в 50,4 раза, масса поджелудочной железы – в 68,7 раза, 12-перстной кишки – в 23,7 раза. Наиболее интенсивно органы пищеварения развивались в первые 7 сут.: относительная масса поджелудочной железы достигала 0,53 %, 12-перстной кишки – 2,48 % от живой массы птицы. К 35 сут. величины этих показателей снижались соответственно до 0,19 % и 0,45 %. Цыплята вылуплялись из яйца с активно действующим пищеварительным аппаратом. В первую неделю постэмбриогенеза происходило уменьшение активности панкреатических ферментов. В 21-суточном возрасте наблюдали увеличение активности амилазы на 149,4 %, липазы – на 6,0 %, протеаз – на 95,1 %, по сравнению с суточным возрастом. В 35 суток происходило увеличение активности обобщенных протеаз в 2,1 раза, активность трипсина оставалась на 27,0 % ниже, чем у суточных особей. В активности ферментов поджелудочной железы можно выделить два периода в постэмбриогенезе: первый (1...14 сут.) характеризуется становлением функции поджелудочной железы, адаптацией её к внешнему питанию, второй (15...35 сут.) – высоким уровнем панкреатических ферментов, способных гидролизовать возрастающее количество корма при повышении активности щелочной фосфатазы. Активность дуоденальных ферментов, наоборот, была относительно высокой в первые 14 сут. Активность трипсина в плазме крови снижалась с возрастом цыплят.

AGE-RELATED CHANGES IN ENZYME ACTIVITY IN PANCREAS, INTESTINES AND BLOOD PLASMA OF BROILER CHICKENS OF THE SMENA 9 BREED

Vertiprahov V.G.¹, Grozina A.A.², Ovchinnikova N.V.^{1,3}, Kislova I.V.³¹Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, 127434, Moscow, ul. Timiryazevskaya, 49
E-mail: vertiprahov@rgau-msha.ru²Federal scientific center «All-Russian Research and Technological Poultry Institute» of Russian Academy of Sciences, 141311, Moskovskaya obl., Sergiev Posad, ul. Ptiitsegradskaya, 10³Research Institute of Normal Physiology named after P.K. Anokhin, 125315, Moscow, ul. Baltiiskaya, 8

The aim of the study was to study the ontogeny of the digestive organs in broiler chickens, the activity of pancreatic enzymes and alkaline phosphatase, the activity of duodenal and blood plasma enzymes. The experiments were carried out on 120 broiler chickens of the Smena 9 breed (FSC ARRTPI RAS, 2021). The material for research was taken after decapitation at 1-, 7-, 14-, 21-, 28-, 35-day-old birds, the enzymatic activity was determined by classical methods, as well as using a semi-automatic biochemical analyzer SINNOWA BS-3000P with a set of reagents for determining enzymes of the company «DIAKON-VET». Live weight of broiler chickens aged 1-35 days increased by 50.4 times, the weight of the pancreas increased by 68.7 times, and that of the duodenum by 23.7 times. The digestive organs developed most intensively in the first 7 days: the relative weight of the pancreas reached 0.53%, duodenal ulcer – 2.48% of the live weight of the bird. By day 35 the indicators decreased to 0.19% and 0.45%, respectively. The chicks hatched from an egg with an active digestive apparatus. In the first week of postembryogenesis, a decrease in the activity of pancreatic enzymes was noted. At the age of 21 days, there was an increase in the activity of amylase by 149.4%, lipase – by 6.0%, protease – by 95.1% compared with the day old. At 35 days, there was an increase in the activity of total proteases by 2.1 times, the activity of trypsin remained lower by 27.0% than in day old individuals. Thus, in the activity of pancreatic enzymes, two periods in postembryogenesis can be distinguished: the first (1...14 days) is characterized by the formation of pancreatic function, its adaptation to external nutrition, the second (15...35 days) is characterized by a high level of pancreatic enzymes capable of hydrolyzing an increasing amount of feed with an increase in the activity of alkaline phosphatase. The activity of duodenal enzymes, on the contrary, had relatively high activity in the first 14 days. In blood plasma, trypsin activity decreased with the age of chickens.

Ключевые слова: цыплята-бройлеры, ферменты поджелудочной железы, дуоденальные ферменты, ферменты крови, трипсин, онтогенез

Key words: broiler chickens, pancreatic enzymes, duodenal enzymes, blood enzymes, trypsin, ontogeny.

*работа выполнялась при финансовой поддержке проекта тематики научных исследований рег. №1021032421700-9

Для совершенствования технологии кормления птицы необходимо знать происходящие возрастные морфофункциональные изменения пищеварительной системы, поскольку каждый возрастной период характеризуется особенностями, которые требуют индивидуального подхода к организации питания. Поджелудочная железа считается одним из центральных органов пищеварительной системы, участвующих в саморегуляции деятельности желудочно-кишечного канала. Она выполняет экзокринную и эндокринную функции, её значение не ограничивается процессами пищеварения. Поджелудочная железа участвует также во взаимодействии висцеральных систем и общих метаболических процессах в организме.

Для изучения возрастных изменений секреторной функции поджелудочной железы используют острый метод, когда после убоя птицы извлекают и изучают ткань поджелудочной железы в гомогенате. Результаты исследования цыплят-бройлеров кросса Смена-8 показали, что наиболее интенсивный период роста современных кроссов бройлеров соответствует периоду 14...21 сутки. Масса поджелудочной железы интенсивно увеличивается в первые 7 суток (в 12,3 раза), в этот период отмечается самая высокая относительная её масса, которая составляет 0,53 % от живой массы птицы [1]. Имеются данные о том, что наиболее интенсивно в первый постэмбриональный период развивается тонкий кишечник, особенно двенадцатиперстная кишка [2]. Поэтому создание новых кроссов цыплят-бройлеров должно базироваться на фундаментальных знаниях развития пищеварительной системы в онтогенезе, которые служат основой для разработки рационального питания птицы. Это имеет особое значение при нормировании питания для вновь создаваемых кроссов цыплят-бройлеров, которые по своим генетическим показателям, превосходят предшественников.

Цель исследований – определение возрастных изменений активности ферментов в поджелудочной железе, 12-перстной кишке и плазме крови цыплят-бройлеров нового кросса Смена 9.

Методика. Опыты выполняли на 120 цыплятах-бройлерах кросса Смена 9 (ВНИТИП, 2021). Цыплят выращивали с суточного до 35-суточного возраста в виварии ФНЦ «ВНИТИП» РАН, где условия кормления и содержания соответствовали требованиям для этого кросса птицы. Эксперименты выполняли в соответствии с требованиями Европейской конвенции о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов

или в иных научных целях (ETS №123, Страсбург, 1986) [3]. Материал для исследования получали от цыплят в 1,7,14,21,28 и 35-суточном возрасте. Все исследования проводили натощак, после 10-часового голодания, при неограниченном доступе к воде. Убой выполняли методом декапитации, вскрывали брюшную полость, извлекали петлю 12-перстной кишки, отпрепаровывали поджелудочную железу, взвешивали ее на аналитических весах HR-100AZ (AND, Япония). С использованием гомогенизатора В. Braun Melsungen AG (Германия) (1500 об/мин в течение одной минуты) создавали однородную смесь, которую центрифугировали при 6000 об/мин в течение 3 мин. на центрифуге EBA-200 (Hettich LAB TECHNOLOGY, Германия). Для определения активности ферментов брали надосадочную жидкость.

Определение амилазы выполняли по Smith-Roy в модификации для определения высокой активности фермента [4, 5], протеаз — по гидролизу казеина, очищенного по Гаммерстену, при калориметрическом контроле (длина волны 450 нм) [4,5], 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 [6].

Для статистической обработки результатов использовали программу Excel, в которой выполняли расчет среднего значения (M), среднее квадратичное отклонение (\pm SD), корреляцию, а также проводили дисперсионный анализ с применением пакета Microsoft office. Достоверность различий устанавливали по t-критерию Стьюдента, различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение. Деятельность поджелудочной железы не ограничивается секрецией ферментов, которые гидролизуют белки, жиры и углеводы. Эндокринная часть железы вырабатывает гормоны, которые регулируют углеводный обмен и метаболизм, наряду с трипсином [7, 8]. Поэтому развитие организма в постэмбриональный период определяет состояние поджелудочной железы и кишечника.

Результаты наших исследований показали, что живая масса цыплят-бройлеров к 35 сут. увеличивается в 50,4 раза (табл. 1), при этом масса поджелудочной железы возрастает в 68,7 раза, 12-перстной кишки – в 23,7

Табл. 1. Показатели массы поджелудочной железы и 12-перстной кишки у цыплят-бройлеров кросса Смена 9 в онтогенезе ($M \pm SD$, $n=20$)

| Показатель | Возраст цыплят, сут | | | | | |
|--------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| | 1 | 7 | 14 | 21 | 28 | 35 |
| Живая масса, г | 44,0 \pm 0,3 | 152,0 \pm 1,1* | 431,0 \pm 7,3* | 888,0 \pm 7,5* | 1748,0 \pm 0,3* | 2217,0 \pm 50,5* |
| Масса pancreas, г | 0,060 \pm 0,007 | 0,800 \pm 0,020* | 1,900 \pm 0,100* | 2,930 \pm 0,170* | 3,660 \pm 0,200* | 4,120 \pm 0,100* |
| в % от живой массы | 0,140 \pm 0,015 | 0,530 \pm 0,010* | 0,460 \pm 0,020* | 0,330 \pm 0,019* | 0,200 \pm 0,018* | 0,190 \pm 0,050* |
| Масса duodenum, г | 0,47 \pm 0,06 | 3,79 \pm 0,14* | 6,07 \pm 0,28* | 7,72 \pm 0,20* | 11,15 \pm 0,61* | 9,94 \pm 0,34* |
| в % от живой массы | 1,06 \pm 0,14 | 2,48 \pm 0,08* | 1,41 \pm 0,08 | 0,87 \pm 0,02 | 0,64 \pm 0,03* | 0,45 \pm 0,02* |

*различия с показателем суточных цыплят достоверны при $p < 0,05$

Табл. 2. Активность ферментов поджелудочной железы у цыплят-бройлеров разного возраста (M±SD, n=20)

| Возраст, сут | Активность фермента | | | | |
|--------------|---------------------|----------------------|--------------------|-----------------------|-----------------|
| | амилаза, мг/г·мин | липаза, мкмоль/г·мин | протеазы, мг/г·мин | трипсин, мкмоль/г·мин | ЩФ, ед/л |
| 1 | 6360,0±893,2 | 89,0±3,1 | 245,0±39,6 | 6,4±0,4 | 30785,0±2149,5 |
| 7 | 5540,0±280,9 | 64,5±8,4* | 143,0±10,9 | 1,9±0,1* | 18107,0±1899,0* |
| 14 | 5640,0±556,0 | 66,5±6,7 | 230,0±9,2 | 2,1±0,1* | 9125,0±593,5* |
| 21 | 15860±460,0 | 94,47±5,398 | 478±40,9* | 2,05±0,214* | 22028±1668,3* |
| 28 | 16175,0±433,3 | 102,8±5,2 | 330,0±17,9* | 4,5±0,8 | 33516,0±6806,0 |
| 35 | 16550,0±526,2 | 94,6±2,0 | 520,0±6,5* | 4,6±0,3* | 37323,0±6143,0 |

*различия с показателем суточных цыплят достоверны при p<0,05

раза. Наиболее интенсивно органы пищеварения растут в первые 7 суток: относительная масса поджелудочной железы достигает 0,53 %, 12-перстной кишки – 2,48 % от живой массы птицы. К 35 сут. относительная масса поджелудочной железы снижается до 0,19 %, 12-перстной кишки – до 0,45 %.

Для оценки пищеварительной функции важно знать активность ферментов в ткани поджелудочной железы и кишечника. В наших исследованиях ткань поджелудочной железы в суточном возрасте обладала относительно высокой активностью пищеварительных ферментов, то есть цыплята вылупляются из яйца с активно действующим пищеварительным аппаратом. В 7-суточном возрасте активность амилазы оставалась без существенных изменений, липолитическая активность снижалась, по сравнению с показателями суточного возраста, на 27,5 %, трипсина – на 69,5 %, щелочной фосфатазы – на 41,2 %, общих протеаз – на 41,6 %. В 14-суточном возрасте цыплят-бройлеров отмечено достоверное уменьшение активности трипсина на 67,7 % (p<0,05) и щелочной фосфатазы – на 70,4 % (p<0,05). В 21-суточном возрасте наблюдали подъем активности амилазы на 149,4 %, липазы – на 6,0 %, протеаз – на 95,1 %, одновременно активность трипсина снижается на 67,8 % щелочной фосфатазы – на 28,5 %, по сравнению с показателями в суточном возрасте. Повышение ферментативной активности связано с окончанием периода становления функции пищеварения у цыплят-бройлеров. С 14-суточного возраста они способны переваривать значительный объем корма, поскольку поджелудочная железа может секретировать адекватное количество ферментов. К этому сроку заканчивается становление нервной системы, что позволяет четко регулировать функцию поджелудочной железы с участием нервных и гуморальных механизмов, что позволяет адаптироваться к ингредиентам рациона. К 28 сут. наблюдается снижение активности общих протеаз, по сравнению с предыдущим возрастом, при этом активность трипсина остается ниже, чем у суточных цыплят, на 29,4 %. В 35 суток происходит увеличение активности общих протеаз

до 520 мг/мл·мин, что превышает уровень суточных цыплят в 2,1 раза, активность трипсина остается ниже, чем у суточных особей, на 27,0 %.

Таким образом, в активности ферментов поджелудочной железы можно выделить два периода в постэмбриогенезе: первый (1...14 сут.) характеризуется становлением функции поджелудочной железы, адаптацией её к внешнему питанию, второй (15...35 сут.) – высоким уровнем панкреатических ферментов, способных гидролизовать возрастающее количество корма при повышении активности щелочной фосфатазы, которая взаимосвязана с костной тканью, испытывающей на заключительном этапе выращивания бройлеров большое напряжение.

Функция поджелудочной железы тесно связана с 12-перстной кишкой, куда открываются протоки главных пищеварительных желез и непрерывно в течение суток поступает их секрет. Активность дуоденальных ферментов имеет отличия от возрастных изменений панкреатических ферментов. Связано это, прежде всего, с наличием в дуоденальном химусе пищеварительных ферментов и субстрата для них. Однако, поскольку алгоритм сбора химуса был всегда одинаков, этот фактор снижения активности пищеварительных ферментов можно не учитывать. Наибольшую активность амилазы отмечали в суточном возрасте цыплят. В 7 и 14 сут. наблюдали ее снижение на 62,8 % и 45,7 % (p<0,05) соответственно (табл. 3). В остальной период выращивания активность амилазы находилась на уровне суточных цыплят. Динамика активности липазы носила волнообразный характер: в первую неделю постэмбриогенеза следовал подъем в 4,2 раза, затем (14 сут.) – спад на 37,7 %, по сравнению с величиной этого показателя в суточном возрасте. В 21-суточном возрасте происходило пятикратное повышение активности липазы, в 28-суточном спад, но уровень оставался выше постинкубационного на 193,9 % (p<0,05), а в 35 сут. – на 162,7 %. Протеолитическая активность в 12-перстной кишке с возрастом повышалась, постепенно достигая максимума для общих протеаз в 28-суточном возрасте (в 11,5 раз), для трипсина – в

Табл. 3. Активность дуоденальных ферментов цыплят-бройлеров кросса Смена-9 разного возраста (M±SD, n=20)

| Возраст, сут | Активность фермента | | | | |
|--------------|---------------------|----------------------|---------------------|-----------------------|-------------------|
| | амилаза, мг/г·мин | липаза, мкмоль/г·мин | протеазы, мг/мл·мин | трипсин, мкмоль/г·мин | ЩФ, ед/л |
| 1 | 223,0±18,1 | 0,5±0,1 | 2,6±0,5 | 4,0±0,4 | 279394,0±26263,2 |
| 7 | 83,0±8,5* | 1,2±0,2* | 17,5±0,9* | 4,0±0,5 | 560498,0±15723,9* |
| 14 | 121,0±12,9* | 4,2±0,6* | 13,5±1,2* | 3,1±0,3 | 400830,0±59949,3* |
| 21 | 199,0±8,8 | 1,3±0,3* | 18,0±0,8* | 1,8±0,1* | 357858,0±23795,8* |
| 28 | 190,0±9,1 | 0,7±0,1* | 30,1±1,4* | 2,8±0,1 | 373535,0±37332,0* |
| 35 | 187,0±7,8 | 0,6±0,1* | 19,6±0,8* | 4,5±0,8 | 374864,0±34651,0* |

*различия с показателем суточных цыплят достоверны при p<0,05

35-суточном возрасте (в 6,4 раза). Щелочная фосфатаза (ЩФ) – это фермент, который образуется при разрушении клеток костной ткани, кишечника, печени и других органов, а в дальнейшем поступает в кровь. В кишечнике его активность значительно выше, чем в поджелудочной железе. В период онтогенеза наблюдали ее снижение в 14 сут. на 46,2 % ($p < 0,05$), по сравнению с суточным возрастом. В дальнейшем (21...35 сут.) отмечали резкий подъем активности ЩФ в 8,5; 8,9; 8,9 раз, по сравнению с суточным возрастом, что можно объяснить поступлением фермента из костной ткани, которая испытывает в этот возрастной период высокую нагрузку.

Таким образом, интенсивное развитие 12-перстной кишки в начальный постэмбриональный период цыплят-бройлеров накладывает отпечаток на активность дуоденальных ферментов, которые преимущественно поступают с соком поджелудочной железы, но не повторяют возрастную динамику панкреатической активности по причине действия многих факторов дуоденального химуса, влияющих на их активность.

Известно, что пищеварительные ферменты поступают в кровь и вновь возвращаются в кишечник с панкреатическим соком [9]. Результаты исследований крови нового кросса бройлеров Смена 9 свидетельствуют, что активность трипсина в крови имеет тенденцию снижаться с возрастом (табл.4). Так, в 7 сут. она ниже, чем в суточном возрасте, в 2 раза, в 14 сут. – в 2,2 раза, в 21 сут. – в 2,7 раза, в 28 сут. – в 2,5 раза, в 35 сут. – в 5,5 раза. Активность липазы при вылуплении цыпленка из яйца в крови невысокая, наибольшей величина она достигала в 7 сут, увеличиваясь за неделю постэмбриогенеза в 16 раз. Далее наблюдали волнообразные изменения активности фермента с наименьшими значениями в 14- и 28-суточном возрасте.

Табл. 4. Активность ферментов в плазме крови цыплят-бройлеров кросса Смена 9 ($M \pm SD$, $n=20$)

| Возраст, сут. | Активность фермента | | | Содержание холестерина, ммоль/л |
|---------------|------------------------|-----------------------|----------------|---------------------------------|
| | трипсин, мкмоль/мл-мин | липаза, мкмоль/мл-мин | ЩФ, ед./л | |
| 1 | 0,94±0,02 | 0,004±0,001 | 5174,0±182,1 | 12,4±1,2 |
| 7 | 0,48±0,06 | 0,064±0,001 | 26993,0±4687,3 | 3,8±0,2 |
| 14 | 0,42±0,07 | 0,005±0,001 | 9524,0±1419,0 | 4,1±0,2 |
| 21 | 0,35±0,05 | 0,045±0,007 | 4636,0±710,8 | 3,6±0,1 |
| 28 | 0,38±0,04 | 0,018±0,002 | 3995,0±608,0 | 3,7±0,1 |
| 35 | 0,17±0,02 | 0,030±0,006 | 2062,0±275,8 | 3,4±0,2 |

Сведения о массе желудочно-кишечного канала птиц содержатся в работе Батоева Ц.Ж. (2001) [4]. Согласно этим данным, масса пищеварительного канала птиц имеет незначительную величину относительно общей массы: у уток на неё приходится 10,0 %, у гусей – 8,0 %, у кур – 6,6 %. Относительная масса поджелудочной железы, по данным Батоевой (1974), составляет: у уток – 0,36 %, у гусей – 0,18 %, у кур – 0,18 %, двенадцатиперстной кишки – соответственно 0,37; 0,27 и 0,46 %. Результаты исследований на цыплятах-бройлерах кросса Бройлер-6 показали, что относительная масса поджелудочной железы увеличивается в первые 10 сут. жизни с 0,16 до 0,49 %, а затем постепенно снижается и в 56 сут. составляет 0,28 %. Корреляция между абсолютной массой поджелудочной железы и живой массой цыплят в суточном возрасте очень непрочная и имеет отрицательное значение, а с возрастом птицы переходит в устойчивую положительную [1]. Данные

по новому кроссу Смена 9 указывают на то, что у бройлеров относительная масса поджелудочной железы от живой массы значительно выше, чем у кур-несушек, у которых особенно заметное ее увеличение наблюдается также с суточного до 14-суточного возраста, что соответствует фазе адаптации организма цыплят к внешним условиям среды обитания [10]. Сравнительный анализ с данными кросса Бройлер-6 дает основание полагать, что современный кросс отличается более интенсивным ростом поджелудочной железы, особенно в ранний постэмбриональный период.

Общие закономерности возрастной динамики активности панкреатических ферментов нового кросса Смена 9 с бройлерами более ранней селекции (Бройлер 6) выражаются в высокой активности в суточном возрасте, в первые недели следует ее снижение с последующим повышением в 21-суточном возрасте и сохранением на высоком уровне до конца выращивания птицы. Для современной птицы критические периоды приходятся на первые 7 сут. постэмбриогенеза и 21-суточный возраст, когда заканчивается становление пищеварительной функции и осуществляется переход на потребление большого количества корма. Это находит подтверждение в динамике содержания общего холестерина в крови: с суточного до 14-суточного возраста его количество снижается с 12,4±1,17 ммоль/л до 4,1±0,21 ммоль/л. В дальнейшем наблюдается снижение холестерина до 3,37±0,18 ммоль/л в 35 сут., что подтверждает результаты исследований [11], согласно которым при росте и развитии цыплят изменяется скорость использования холестерина для биосинтеза стероидных гормонов, определяющих адаптацию организма к промышленным стрессам.

Известно, что наиболее интенсивно в первый постэмбриональный период развивается тонкий кишечник, особенно двенадцатиперстная кишка [2]. В первые дни после вылупления цыпленка из яйца интенсивно развиваются энтероциты, которые в течение 24 ч удлиняются и проявляют более типичную морфологию. При вылуплении крипты зачаточны, а к 48 ч постэмбриогенеза инвагинация завершается и их количество увеличивается в результате ветвления и деления, причем количество крипт на ворсинку достигает плато через 72 ч после вылупления [12]. С 1-суточного до 7-суточного возраста цыплят проксимальный, средний и дистальный сегменты тонкой кишки содержат одинаковые пропорции бокаловидных клеток, продуцирующих кислые и нейтральные муцины. Наблюдается градиент плотности бокаловидных клеток, увеличивающийся вдоль оси двенадцатиперстной кишки к подвздошной. Пролиферация энтероцитов локализуется в криптах в ранний постэмбриональный период, хотя в тощей кишке примерно 20 % энтероцитов все еще пролиферируют через 7 дней после вылупления из яйца. Местонахождение стволовых клеток для этой пролиферации до сих пор не выяснено. После вылупления доля бокаловидных клеток увеличивается с возрастом в постоянной пропорции к энтероцитам по всему тонкому кишечнику [13]. Исследования, проведенные на цыплятах-бройлерах кросса Ross 308 [14], показали, что масса кишечника цыплят-бройлеров в возрасте 5...38 сут. увеличивается в 22 раза, что согласуется с результатами, полученными на цыплятах кросса Смена 9.

Таким образом, в онтогенезе цыплят-бройлеров можно выделить два периода в становлении пищеварительной системы: с суточного до 14 сут. и с 15 до 35 сут. Критическими фазами, исходя из этого, можно считать следующие:

1...7-суточный возраст (связанный с переходом на самостоятельное питание), который характеризуется интенсивным ростом поджелудочной железы и кишечника, снижением активности липазы, протеаз, трипсина и щелочной фосфатазы на единицу ткани поджелудочной железы и, наоборот, увеличением активности ферментов, за исключением амилазы, в единице дуоденального химуса;

15...21-суточный возраст (окончание периода становления пищеварительной системы) характеризуется постепенным снижением массы поджелудочной железы и 12-перстной кишки относительно живой массы птицы, увеличением активности панкреатических ферментов в единице ткани поджелудочной железы и протеолитических ферментов в единице дуоденального химуса.

Каждая критическая фаза предопределяет становление функций организма и его систем на последующий этап развития [15]. Ранее установлена зависимость снижения активности трипсина в крови бройлеров в онтогенезе, которая коррелирует с ухудшением усвоения питательных веществ [16]. Роль трипсина, который секретирует поджелудочная железа выходит далеко за рамки пищеварительной функции. Установлено, что он участвует в активировании калликрейна, который обеспечивает регуляцию артериального давления крови [17,18]. Именно поэтому наблюдается эффективное усвоение протеина рациона в первые дни постэмбриогенеза и способность птицы усваивать богатый протеином корм [19, 20]. Кроме того, трипсин активирует PAR-рецепторы, обеспечивающие передачу информации в клетку при воспалительных процессах и иммунологических реакциях [21, 22, 23]. Показано, что активаторы PAR2 оказывают влияние на состояние поджелудочной железы, регулируют секреторную функцию панкреас, желудка и слюнных желез. Получены данные, что PAR-рецепторы связаны с патогенезом нейродегенеративных заболеваний головного мозга [24, 25]. Следовательно, новые знания о развитии пищеварительной системы и возрастной динамики трипсина в крови бройлеров кросса Смена 9 являются фундаментальными в разработке концепции рационального питания птицы в разные периоды онтогенеза.

Таким образом, развитие органов пищеварения в постэмбриональный период происходит неравномерно. Относительная масса поджелудочной железы бройлеров растет наиболее интенсивно в первую неделю постэмбриональной жизни, увеличиваясь с 0,14 % до 0,53 % в дальнейшем наблюдается постепенный спад и к 35 сут. она достигает 0,19 %. Развитие 12-перстной кишки в первую неделю постэмбриогенеза совпадает с изменениями массы поджелудочной железы, увеличиваясь с 1,06 % до 2,48 %, в дальнейшем наблюдается постепенный спад и к 35 сут. она снижается до 0,45 %. Следовательно, первый период эмбриогенеза характеризуется интенсивным ростом поджелудочной железы и 12-перстной кишки, который продолжается до 14 сут. В дальнейшем отмечается более плавное изменение относительной массы органов, что свидетельствует о начале второго периода в развитии пищеварительной системы бройлеров.

Цыплята-бройлеры при вылупления из яйца обладают хорошо развитым пищеварительным аппаратом. В первую неделю постэмбриогенеза отмечается эффективное усвоение протеина рациона благодаря высокому уровню трипсина в поджелудочной железе и крови. В становлении активности пищеварительных ферментов также можно выделить два основных периода: в первый (1...14 сут.) период наблюдается снижение активности липазы, трипсина и ЩФ в ткани поджелудочной железы,

во второй (15...35 сут.) – активность ферментов увеличивается в единице ткани органа и в валовом количестве, что указывает на окончание становления пищеварительной системы и способность её эффективно переваривать поступающий корм в возрастающих количествах. Активность дуоденальных ферментов характеризуется своими особенностями и имеет относительно высокую активность в первый период (1...14 сут), что можно объяснить мембранным пищеварением и накоплением активных пищеварительных ферментов на щеточной кайме энтероцитов.

Благодарность. Авторы выражают благодарность и глубокую признательность лаборанту-исследователю лаборатории физиологии ФГБНУ Федерального научного центра «Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт птицеводства» Российской академии наук Коцеевой Марии Валентиновне за проведение биохимических анализов.

Литература

1. *Возрастные изменения панкреатических ферментов в организме цыплят-бройлеров/ И.А. Егоров, В.Г. Вертипрахов, Т.Н. Ленкова и др.// Птицеводство. 2017. № 2. С. 23-29.*
2. *Sklan D. Development of the digestive tract of poultry // World's Poultry Science Journal. 2001. Vol. 57. No. 4. P.415-428. doi: 10.1079/WPS20010030*
3. *Европейская конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментов или в иных научных целях (ETS № 123) [рус., англ.] (Страсбург 18.03.1986). URL: http://www.conventions.ru/view_base.php?id=19432 (дата обращения 17.03.2022).*
4. *Батоев Ц.Ж. Физиология пищеварения птиц. Улан-Удэ: из-во Бурятского госуниверситета, 2001. С.67.*
5. *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. No. 4. P. 298-303. doi: 10.4236/Ojas.2016.64034.*
6. *Вертипрахов В.Г., Грозина А.А. Оценка состояния поджелудочной железы методом определения активности трипсина в крови птицы// Ветеринария. 2018. №6. С. 51-54. doi: 10.30896/0042-4846.2018.21.12.51-54.*
7. *Mohammed B., Cheng Q., Matafonov A., Dickeson S. K., Joseph K., Kaplan A.K., Gailani D. Protease activity in single-chain prekallikrein // Ivanov, I.M. Verhamme, M. Sun et al. // Blood. 2020. Vol.135 No. 8. P.558-567. doi: 10.1182/blood.2019002224.*
8. *Замолодчикова Т.С. Сериновые протеазы слизистой тонкого кишечника – локализация, функциональные свойства, физиологическая роль. Обзор// Биохимия, 2012, т. 77, вып.8. С. 989-1001.*
9. *Rothman S.S., Liebow C., Isenman L. Coueservation of digestive enzymes// Physiological Reviews. 2002. Vol. 82. No. 1. P. 1-18.*
10. *Стрельцов В.А., Ткачева Н.С. Постинкубационный онтогенез поджелудочной железы у кур финального гибрида яичного кросса иза-браун //Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2015. № 6 (56). С. 258-261.*
11. *Колесник Е.А., Дерхо М.А. Об участии холестерина, прогестерона, кортизола и липопротеинов в возрастных изменениях обмена веществ у цыплят-бройлеров промышленного кросса // Сельскохозяй-*

- ственная биология, 2017, том 52, №4. С. 749-756. doi: 10.15389/agrobiology.2017/4.749rus.
12. Geyra A. , Uni Z., Sklan D. Enterocyte Dynamics and Mucosal Development in the Posthatch Chick // *Poultry Science*. 2001. Vol. 80. No. 6. P. 776-782. doi: 10.1093/ps/80.6.776.
 13. Enrichment of the amnion with threonine in chicken embryos affects the small intestine development, ileal gene expression and performance of broilers between 1 and 21 days of age / A. L. B. Moreira Filho, P.R. Ferket, R.D. Malheiros, et al. // *Poultry Science*. 2019. Vol. 98. No. 3. P.1363-1370. doi: 10.3382/ps/pey461
 14. Матвеев О.А., Жамбулов М.М. Морфометрические показатели органов пищеварения цыплят-бройлеров кросса Ross 308 // *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2017. №1 (63). С.119-122.
 15. Тельцов Л.П., Семченко В.В., Зайцева Е.В. Закономерности индивидуального развития человека и животных // *Морфология*. 2014. Т. 145. № 3. С. 192-193.
 16. Возрастные изменения биохимических показателей крови у мясных цыплят (GALLUS GALLUSL.) / И.А. Егоров, А.А. Грозина, В.Г. Вертинрахов и др. // *Сельскохозяйственная биология*. 2018. Т. 53. № 4. С. 820-830. doi: 10.15389/agrobiology.2018.4.820rus.
 17. Proteinase-activated receptor-2 (PAR2) on blood pressure and electrolyte handling in the late pregnant rat / D.A. West Jr, S.D. Beck, A.M. de Souza, et al. // *Experimental Physiology*. 2021. Vol. 106 No.6. P.1373-1379. doi: 10.1113/EP088170.
 18. Яровая Г.А., Нешикова А.Е. Калликреин-кининовая система. Прошлое и настоящее (к 90-летию открытия системы) // *Биоорганическая химия*. 2015. Т. 41. № 3. С. 275-291.
 19. Результативность выращивания бройлеров в зависимости от уровней обменной энергии и протеина в престартерных рационах / В.И. Фисинин, И.А. Егоров, А.К. Османян и др. // *Птица и птицепродукты*. 2017. №6. С.30-33.
 20. Age dynamics of the exocrine pancreatic function in broilers as affected by the level of dietary crude protein / V. Vertiprakhov, A. Grozina, I. Kislova, et al. // *Lecture Notes in Networks and Systems*. 2022. Vol. 354 LNNS. C. 992-1000.
 21. Vergnolle N. Review article: proteinase-activated receptors – novel signals for gastrointestinal pathophysiology // *Alimentary Pharmacology & Therapeutics*. 2000. Vol.14. No. 3. P.257-266. doi: 10.1046/j.1365-2036.2000.00690.x.
 22. Protease activated receptors (PAR)-1 and -2 mediate cellular effects of factor VII activating protease (FSAP) / K. Byskov, S.M. Le Gall, B. Thiede et al. // *FASEB Journal*. 2020. Vol.34. No.1. P.1079-1090. doi: 10.1096/fj.201801986RR.
 23. Byskov K., Etscheid M., Kanse S.M. Cellular effects of factor VII activating protease (FSAP) // *Thrombosis Research*. 2020. Vol. 188. No. 4. P.74-78. doi: 10.1016/j.thromres.2020.02.010.
 24. Deficiency of Factor VII activating protease alters the outcome of ischemic stroke in mice / A.U. Joshi, C. Orset, B. Engelhardt, et al. // *European Journal of Neuroscience*. 2015. Vol. 41.No. 7. P.965-975. doi: 10.1111/ejn.12830.
 25. Protease-activated receptor-1 modulates hippocampal memory formation and synaptic plasticity / A.G. Almonte, L.H. Qadri, F.A. Sultan et al. // *Journal of Neurochemistry*. 2013. Vol. 124. No. 1. P. 109-122. doi: 10.1111/jnc.12075.

Поступила в редакцию 06.04.2022

После доработки 28.04.2022

Принята к публикации 12.05.2022