УДК 636.52/.58:591.132:612.343 doi: 10.15389/agrobiology.2018.4.811rus

ВНЕШНЕСЕКРЕТОРНАЯ ФУНКЦИЯ ПОДЖЕЛУДОЧНОЙ ЖЕЛЕЗЫ КУР (*Gallus gallus* L.) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИНГРЕДИЕНТОВ РАЦИОНА*

В.И. ФИСИНИН, В.Г. ВЕРТИПРАХОВ, А.А. ГРОЗИНА

Вопрос о способности поджелудочной железы адаптироваться к характеру питания у животных обсуждается до настоящего времени. Имеется большое количество экспериментальных данных, указывающих на способность поджелудочной железы изменять состав своего секрета соответственно характеру потребляемой пищи, в том числе это описано у птиц (Ц.Ж. Батоев, 2001; В.Г. Вертипрахов, 2012). Постулируется возможность срочного изменения ферментативного спектра секрета в зависимости от вида принятой пищи. Особую актуальность приобретает обозначенная проблема в связи с интенсивным развитием птицеводства и необходимостью наиболее полно использовать генетический потенциал современных линий и кроссов. Это невозможно сделать без фундаментальных знаний о функциональной активности пищеварительной системы. Попытки получить чистый панкреатический сок предпринимались в США учеными, которые вживляли канюлю в панкреатический проток (T.F. Degolier с соавт., 1999), но этот метод не нашел широкого применения. Изучением пищеварительных ферментов в кишечнике птицы занимаются китайские исследователи (L.Q. Ren с соавт., 2012; H. Sun с соавт., 2013), но полученные ими результаты не претендуют на расшифровку механизмов адаптации секреторной функции поджелудочной железы к составу рациона. В настоящей работе впервые представлены данные об экзокринной функции поджелудочной железы кур породы Hisex White при использовании в рационе различных по составу кормов. Новые знания получены благодаря уникальной хирургической операции по трансплантации панкреатического протока в изолированный отрезок кишечника, в результате чего мы имеем возможность в хроническом эксперименте на здоровых курах в интересующие нас периоды собирать, а в остальное время — перенаправлять в кишечник чистый панкреатический сок и изучать его свойства при изменении в составе рациона. Впервые изучена не только ферментативная активность панкреатического сока при изменении в рационе, но и химический состав секрета. Экспериментально установлено, что секреторная функция поджелудочной железы кур четко адаптируется к качеству принимаемого корма: при увеличении количества сырого жира в рационе на 20,8 % активность липазы панкреатического сока возрастает на 33,8 %; незначительный рост доли сырого протеина в корме (на 3,3 %) и повышение содержания в нем аминокислот на 2,1 % вызывает увеличение протеолитической активности на 28,1 % по сравнению с фоновыми показателями. Долговременная адаптация панкреатической секреции к новому корму отражается главным образом на базальной секреции, которая при повышении содержания сырого жира в корме увеличивается на 37,7 %. Срочная адаптация затрагивает постпрандиальный период, обусловленный сложнорефлекторной и нейрохимической фазами регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы, когда активность липазы возрастает соответственно на 46,6 и 93,7 %. Отмечена тенденция повышения содержания общего белка в панкреатическом соке после кормления с одновременным увеличением активности панкреатических ферментов.

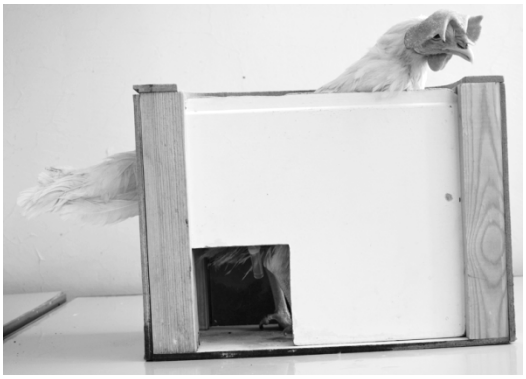
Ключевые слова: секреторная функция поджелудочной железы, куры, Hisex White, панкреатическая адаптация к корму, непараллельная секреция панкреатических ферментов.

Вопрос о способности поджелудочной железы адаптироваться к характеру питания у животных до настоящего времени остается дискуссионным. Распространено мнение об одинаковых изменениях активности ферментов в панкреатическом соке. Оно основывается главным образом на результатах экспериментов, проведенных на собаках, теряющих панкреатический сок. У таких животных возможность поджелудочной железы приспосабливать ферментативный состав секрета к характеру пищи в значительной степени нарушена (1). При заболеваниях пищеварительного тракта, а также при перегрузке определенными пищевыми веществами, в частности жирами, способность поджелудочной железы к ферментным адаптациям тоже нарушается (2-4).

* Работа выполняется при финансовой поддержке подпрограммы «Изучение механизмов адаптации системы пищеварения млекопитающих животных и птицы к рационам с различным ингредиентным составом кормов» (Постановление Президиума РАН № 132 от 05.07.2017).

Существует гипотеза, согласно которой на любую пищу, независимо от ее компонентов, поджелудочная железа отвечает выделением ферментов в одних и тех же пропорциях (5). В то же время следует отметить большое количество экспериментальных данных, указывающих на способность поджелудочной железы изменять состав своего секрета соответственно характеру потребляемой пищи (6-9), в том числе это описано у птиц (10-14). Сторонники таких представлений о секреции ферментов постулируют возможность срочного изменения ферментного спектра секрета в зависимости от вида принятой пищи: углеводная пища вызывает преимущественное увеличение секреции амилазы, белковая — протеаз, жировая — липазы. Морфофизиологически панкреатическая адаптация обеспечивается изменением процентного соотношения ферментов в процессе синтеза, транспорта и выделения зимогенных гранул на уровне как индивидуальных ацинарных клеток, так и ацинусов топографически разных участков железы (15). Обсуждаются особенности индукции секрета поджелудочной железы у птиц в сравнении с млекопитающими (16, 17). Так, анализируя дозозависимую индукцию амилазы in vitro на изолированных ацинусах, авторы (17) сделали вывод о важности нейронной регуляции, тогда как вклад гормонов кишечника, по их мнению, физиологически не значим.

Изучение адаптации панкреатической секреции к характеру питания должно базироваться на функции нервной системы и гуморальных факторов, участвующих в регуляции пищеварения. В этом случае оптимальный подход заключается в изучении панкреатической секреции в хроническом эксперименте, то есть на заранее прооперированном здоровом животном, у которого исключается постоянная потеря панкреатического сока. Из-за методической трудности получения чистого панкреатического сока у птиц данные об адаптации секреторной функции поджелудочной железы в научной литературе малочисленны (18). Изучение пищеварительной функции на основании активности пищеварительных ферментов выполняют в кишечном содержимом на фистулированной птице (19-22), в гомогенате ткани поджелудочной железы (23, 24) либо исследуют переваримость питательных веществ методом илеальной доступности (25, 26), но эти данные не позволяют изучить механизмы сложнорефлекторной и нейрогуморальной фаз адаптации панкреатической секреции к качеству принимаемого корма.



Курица с хронической фистулой панкреатического протока в период опыта.

Благодаря уникальной хирургической трансплантации панкреатического протока в изолированный отрезок кишечника мы имеем возможность получать в хроническом эксперименте чистый панкреатический сок от здоровых кур (рис.) и сравнивать его свойства при изменении рациона. Механизмы регуляции такого процесса полностью не изучены, а дальнейшие исследования открывают перспективы целенаправленной энзимокоррекции нарушений адаптированности экзокринной функции поджелудочной железы при различных заболеваниях (27).

В нашем сообщении, кроме показателей активности панкреатиче-

ских ферментов, впервые приведены данные по химическому составу панкреатического сока кур при использовании рационов, различных по набору аминокислот и других ингредиентов.

Целью выполненной работы было изучение экзокринной функции поджелудочной железы кур при использовании в их рационе различных по ингредиентному составу кормов.

Методика. Эксперименты выполняли на двух курах (*Gallus gallus* L.) породы Hisex White в возрасте 1 год, оперированных по методу Ц.Ж. Батоева и С.Ц. Батоевой (28). Для этого из 12-перстной кишки выкраивали отрезок длиной 4-5 см и трансплантировали в него главный панкреатический проток с вживлением двух Г-образных фистул и формированием внешнего анастомоза, позволяющего возвращать панкреатический сок в 12-перстную кишку в период между опытами.

Физиологический опыт начинали утром в состоянии кур натощак после 14-часового голодания. Птиц помещали в станок, в котором они находились в течение 3 ч. К фистуле из изолированного отрезка прикрепляли с помощью специального резинового переходника микропробирку для сбора панкреатического сока. В течение первых 30 мин собирали сок после голодания, затем птицам давали порцию корма (30 г), после чего в течение 180 мин продолжали собирать секрет через каждые 30 мин

При биохимических исследованиях секрета, которые выполняли в 2 повторностях, определяли амилазу по Смит-Рою в модификации для высокой активности фермента (29), количество протеаз — по гидролизу очищенного казеина по Гаммерстену при колориметрическом контроле (λ = 450 нм, КФК-3, ОАО «Загорский оптико-механический завод», Россия) (11), липазы — на полуавтоматическом биохимическом анализаторе BS-3000P («SINNOWA Medical Science & Technology Co., Ltd», Китай) с набором ветеринарных диагностических реагентов для определения концентрации липазы в крови животных компании «ДИАКОН-ВЕТ» (Россия).

1. Состав (%) и показатели качества использованных комбикормов

Ингредиент, показатель	Контроль	Опыт
Пшеница	58,224	55,781
Жмых подсолнечный	5,000	21,026
Соя экстрагированная	19,784	8,912
Известняк (36 %)	9,137	9,045
Масло соевое	1,936	3,026
Отруби пшеничные	3,847	Не включали
Монокальцийфосфат	1,149	1,233
Соль поваренная	0,250	0,250
Лизин 98	0,073	0,214
Сульфат натрия	0,205	0,183
Метионин кормовой 98	0,214	0,151
Бленд минеральный (0,08 %)	0,080	0,080
Хлорид холина	0,080	0,080
Бленд витаминный (0,02 %)	0,020	0,020
Питательность в 100 г корма:		
обменная энергия, ккал	270,00	270,00
жир сырой, г	6,72	8,12
клетчатка сырая, г	4,89	5,92
протеин сырой, г	16,70	17,25

Количество аминокислот в комбикормах оценивали с помощью ионообменной хроматографии с постколоночной дериватизацией нингидриновым реагентом и последующим детектированием при λ = 570 нм (для пролина — 440 нм). Анализы выполняли с использованием системы для высокоэффективной жидкостной хроматографии YL 9100 HPLC System («Young Lin Instrument Co., Ltd», Корея), которая состоит из кватернарного градиентного насоса YL9110, вакуумного дегазатора YL9101, UV/VIS детектора YL9120, автосамплера YL9150 (постколоночный дериватизатор Pinnacle PCX, ионообменная колонка Na+ 4,0×150 мм, 5 мкм, предколонка Na+ 3,0×20 мм, 5 мкм; «Pickering Laboratories, Inc.», США).

Статистическую обработку результатов выполняли с использованием пакета программ MS Excel, определяли средние значения (*M*) и стандартные ошибки средних (±SEM). Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента. Различия считали статистически значимыми при $P < 0,05$.

Результаты. Комбикорма в рационах подопытных кур (табл. 1) различались по содержанию сырого жира и клетчатки — в опыте оно было выше, чем в контроле, соответственно на 20,8 и 21,1 %. Количество сырого протеина в опыте отличалось от такового в контроле несущественно, но по качеству протеина комбикорма подбирали так, чтобы в контроле преобладала экстрагированная соя, а в опыте — подсолнечный жмых.

2. Содержание (%) аминокислот в использованных комбикормах

Аминокислота	Контроль	Опыт	Изменение относительно контроля, %
Аспарагиновая	1,10	1,14	+3,6
Треонин	0,53	0,59	+11,3
Серин	0,67	0,69	+2,9
Глутаминовая	3,63	3,64	+0,3
Пролин	1,09	0,98	–10,1
Глицин	0,69	0,81	+17,4
Аланин	0,63	0,69	+9,5
Цистин	0,28	0,28	Не изменялось
Валин	0,72	0,77	+6,9
Метионин	0,59	0,50	–17,3
Изолейцин	0,62	0,65	+4,8
Лейцин	1,10	1,12	+1,8
Тирозин	0,49	0,45	–8,2
Фенилаланин	0,74	0,75	+1,3
Лизин	1,15	1,14	–0,9
Гистидин	0,41	0,43	+4,9
Аргинин	1,06	1,10	+3,8
Всего	15,50	15,83	

Суммарное количество аминокислот в опыте было на 2,1 % больше, чем в контроле (табл. 2). При этом количество лимитирующих аминокислот метионина и лизина было снижено соответственно на 17,3 и 0,9 % по сравнению с контрольным кормом, но оставалось в пределах норм по потребностям (30).

Результаты исследований секреторной функции поджелудочной железы иллюстрирует таблица 3. Полученные данные показывают, что при замене контрольного комбикорма на опытный образец активность липазы увеличивалась на 33,8 % по сравнению с контролем. Это было обусловлено повышением количества сырого жира в рационе на 20,8 % по сравнению с контролем. Содержание протеаз возрастало на 28,1 % в результате увеличения доли сырого протеина в корме на 3,3 % и аминокислот в сумме на 2,1 %. Следовательно, секреторная функция поджелудочной железы четко адаптируется к качеству принимаемого корма.

3. Секреторная функция поджелудочной железы у кур (*Gallus gallus* L.) породы Hisex White при использовании разных по составу кормов в контрольный и опытный периоды хронического эксперимента (M±SEM, n = 20)

Показатель	Контрольный период	Опытный период	Изменение относительно контроля, %
Количество панкреатического сока за опыт, мл	8,4±0,32	7,6±0,24	–9,5
Активность ферментов в 1 мл сока:			
амилаза, мг/(мл · мин)	4620±253,1	4855±290,0	+5,1
липаза, мкмоль/(мл · мин)	6,5±0,51	8,7±0,62*	+33,8
протеазы, мг/(мл · мин)	267±17,9	342±61,3*	+28,1
Общий белок, г/л	31,4±0,83	33,0±1,70	+5,1
Кальций, ммоль/л	2,7±0,03	2,8±0,03	+3,7
Фосфор, ммоль/л	0,9±0,06	0,9±0,05	Не изменялось

* Различия с контролем статистически значимы при $P < 0,05$.

Для того чтобы понять механизм адаптации к новому корму, необходимо рассмотреть динамику выделения панкреатического сока и активности ферментов после кормления (табл. 4). Экспериментальные данные свидетельствовали о том, что динамика выделения панкреатического сока при использовании в рационе разных комбикормов в первый (0-30-я мин) и четвертый (90-120-я мин) периоды неодинакова. Это соответствует представлениям о сложнорефлекторной и нейрохимической фазах регуляции внешнесекреторной функции поджелудочной железы (11). Вопросы взаимодействия нервных и гуморальных механизмов, в том числе при участии трипсина в сочетании с нитрозильными комплексами железа, пока что мало

изучены и составляют предмет наших исследований (31).

4. Динамика выделения сока и ферментов поджелудочной железы у кур (*Gallus gallus* L.) породы Hisex White при использовании разных по составу кормов в контрольный и опытный периоды хронического эксперимента (M±SEM, n = 20)

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

Примечание. Над чертой — показатели в контрольный период, под чертой — в опытный.
* Различия с контролем статистически значимы при $P < 0,05$.

Наиболее выраженные изменения наблюдались в активности липазы (см. табл. 4): она повышалась на 37,7 % в период до кормления, на 46,6 % в третий период, что обусловлено сложнорефлекторной фазой регуляции панкреатической секреции, на 93,7 % в пятый период (120-150-я мин), связанный с нейрохимической фазой регуляции секреции. Это указывает на долговременную адаптацию ко второму корму, который вызывает усиление липолитической активности, главным образом в нейрохимическую фазу регуляции — в период, когда расщепленные в желудке кормовые массы начинают поступать в 12-перстную кишку, стимулируя выделение секретина и холецистокинина. При использовании второго корма протеолитическая активность усиливалась во второй, третий и четвертый периоды опыта, которые соответствуют сложнорефлекторной фазе регуляции панкреатической секреции. В эти сроки наблюдался более сильный секреторный ответ поджелудочной железы на корм (активность протеаз возрастала в 3,8 раза по сравнению с базальным уровнем), что обусловлено, по-видимому, лучшими вкусовыми качествами второго корма.

S.S. Rothman (32) впервые морфологически описал феномен различий в секреции после воздействия нервных, гуморальных или пищевых стимулов, назвав это непараллельной секрецией, однако многие с его выводами не согласились. Между тем, как указывал S.S. Rothman (33, 34), изучение этой проблемы не только поспособствовало бы раскрытию механизмов регуляции, но и дало возможность управлять специфической секрецией ферментов при различных состояниях организма. В дальнейшем в ряде работ, выполненных на животных, подтвердился такой тип секреции ферментов в ответ на высвобождаемые эндогенно или экзогенные стимулирующие либо ингибирующие вещества (35-37). В настоящее время концепция «непараллельной» постпрандиальной секреции панкреатических ферментов получила признание большинства ученых (38-40). Наши экспериментальные данные тоже согласуются с гипотезой о таком типе выделения ферментов поджелудочной железой. Отметим, что у быков описано снижение протеолитической активности панкреатического сока при увеличении доли протеина в рационе (41).

Получение чистого панкреатического сока у кур в наших исследованиях стало результатом уникальной операции по трансплантации панкреа-

тического протока в другое место кишечника, поэтому в научной литературе данные о физико-химических свойствах панкреатического сока малочисленны (42). В настоящей работе нами были выполнены исследования некоторых показателей панкреатического секрета. Анализ содержания в соке поджелудочной железы общего белка, кальция и фосфора не выявил различий между влиянием контрольного и опытного корма (см. табл. 3), но изучение динамики этих показателей после кормления позволило раскрыть некоторые закономерности секреции (табл. 5). Из представленных данных видно, что общий белок в панкреатическом соке имел тенденцию повышаться после приема корма (на 15,2-19,2 %, P < 0,05), аналогичную динамику отмечали в активности ферментов поджелудочной железы. Сходные изменения количества органических веществ в панкреатическом соке кур установил С.Г. Смолин (42). Содержание фосфора, наоборот, незначительно понижалось (P > 0,05) через 30 мин после кормления.

5. Динамика содержания общего белка, кальция и фосфора в соке поджелудочной железы у кур (*Gallus gallus* L.) породы Hisex White при использовании разных по составу кормов в контрольный и опытный периоды хронического эксперимента (M±SEM, n = 20)

Этап эксперимента	Контрольный период			Опытный период		
	общий белок, г/л	кальций, ммоль/л	фосфор, ммоль/л	общий белок, г/л	кальций, ммоль/л	фосфор, ммоль/л
0-30-я мин (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-я мин (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-я мин	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-я мин	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-я мин	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-я мин	34,3±1,91*	2,7±0,03	1,4±0,19	33,7±1,56*	2,9±0,04	0,9±0,10

* Различия с вариантом до кормления статистически значимы при P < 0,05.

Таким образом, на основании полученных экспериментальных данных можно заключить следующее. Секреторная функция поджелудочной железы кур четко адаптируется к качеству принимаемого корма: при увеличении количества сырого жира в рационе на 20,8 % активность липазы панкреатического сока возрастает на 33,8 %; незначительное увеличение доли сырого протеина в корме (на 3,3 %) и содержания в нем аминокислот на 2,1 % вызывает рост 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 количества сырого жира в корме усиливается на 37,7 %. Срочная адаптация хорошо выражена в постпрандиальный период (сложнорефлекторная и нейрохимическая фазы регуляции секреторной деятельности поджелудочной железы), когда активность липазы повышается соответственно на 46,6 и 93,7 %. Отмечена тенденция к росту содержания общего белка в панкреатическом соке после кормления, что происходит одновременно с увеличением активности панкреатических ферментов в соке.

ФГБНУ ФНЦ Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт птицеводства РАН,
141311 Россия, Московская обл., г. Сергиев Посад,
ул. Птицеградская, 10,
e-mail: fisinin@land.ru, vertiprakhov63@mail.ru ✉, alena_fisinina@mail.ru

Поступила в редакцию 17 апреля 2018 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [*Agricultural Biology*], 2018, V. 53, № 4, pp. 811-819

THE EXOCRINE PANCREATIC FUNCTION IN CHICKEN (*Gallus gallus* L.) FED DIETS CONTAINING DIFFERENT INGREDIENTS

V.I. Fisinin, V.G. Vertiprakhov, A.A. Grozina

Federal Scientific Center All-Russian Research and Technological Poultry Institute RAS, Federal Agency of Scientific Organizations, 10, ul. Ptitsegradskaya, Sergiev Posad, Moscow Province, 141311 Russia, e-mail fisinin@land.ru, vertiprakhov63@mail.ru (✉ corresponding author), alena_fisinina@mail.ru
ORCID:
Fisinin V.I. orcid.org/0000-0003-0081-6336 Grozina A.A. orcid.org/0000-0002-3088-0454
Vertiprakhov V.G. orcid.org/0000-0002-3240-7636
The authors declare no conflict of interests
Acknowledgements:
Supported financially by the Program on study of the mechanisms of digestive adaptation of mammals and poultry to different diets (Resolution of the Presidium RAS № 132 dated 05.07.2017).
Received April 17, 2018 doi: 10.15389/agrobiology.2018.4.811eng

Abstract

The ability of animal pancreas to adjust its exocrine function to the composition of a diet is still a controversial concept and open question. A bulk of experimental data is published to the present evidencing the ability of the pancreas to modify the composition of its secretion in accordance with the composition of the digested feed both in mammals (I.P. Pavlov, 1950; A.D. Sineshchokov, 1965) and poultry (P.P. Berdnikov, 1990; Ts.Zh. Batoev, 2001; V.G. Vertiprakhov, 2012). The supporters of the theory of non-parallel enzyme secretion argue that the pancreas can rapidly change enzymatic profile of the secretion in response to a change in the ingested feed composition (i.e., the ratio of protein, carbohydrates, and lipids). The problem of the pancreatic adaptation to feed composition for more effective digestion is especially urgent for intense commercial poultry production and highly productive commercial poultry crosses. The productive potential of these crosses cannot be effectively realized without detailed and comprehensive knowledge of the digestive function in poultry. There were the attempts of sampling of pure pancreatic juice by U.S. scientists (T.F. Degolier et al., 1999); however, their approach (cannulation of pancreatic ducts) did not find broad acceptance. The intestinal activity of the digestive enzymes is extensively studied in China (L.Q. Ren et al., 2012; H. Sun et al., 2013); however, their research did not elucidate the exact mechanism(s) of the adaptation of pancreatic secretion to feed quality. This paper was aimed at the investigation of exocrine pancreatic function in Hisex White chicken fed diets with different composition. The unique technique of transplantation of the pancreatic duct into the isolated duodenal section (allowing the collection of pancreatic juice during sampling periods and redirection of the juice into the duodenum at other times) enabled the sampling of pure pancreatic juice from live and healthy birds and the studying of its composition and changes induced by diet shifts. This technique of chronic fistulation provides new knowledge on the responses of enzymatic activity and chemical composition of the juice to the changes in diets. It was found that the pancreas can precisely adjust the enzyme-secreting activity to the composition of feed digested: large increase in dietary crude fat (by 20.8 %) resulted in a 33.8 % increase in the pancreatic lipase activity as compared to the basal level in starved birds. A moderate increase in dietary crude protein (by 3.3 %) and amino acids (by 2.1 %) resulted in substantial increase in proteolytic activity in the juice (by 28.1 %). The long-term adaptation of exocrine pancreas to a diet shift is related mostly to the basal levels of secretion, e.g. the basal level of lipase activity in pancreatic juice increases by 37.7 % after the increase in dietary crude fat. The short-term adaptation occurs in postprandial periods and involves both complex-reflex and neurochemical phases of the regulation of enzyme-secreting activity, e.g. the increases in lipase secretion at these phases after the shift to higher dietary crude fat level were 46.6 and 93.7 %, respectively. The concentration of total protein in pancreatic juice tended to increase in fed birds, in parallel to the increases in the secretion of individual enzymes.

Keywords: exocrine pancreatic function, chicken, Hisex White, adaptation of pancreas, feed composition, pancreatic enzymes, non-parallel secretion.

REFERENCES

1. Fomina L.S. V sbornike: *Fiziologiya pishchevareniya* /Pod redaktsiei A.V. Solov'eva [Physiology of digestion. A.V. Solov'ev (ed.)]. Leningrad, 1974: 360-369 (in Russ.).
2. Thomas T., Mah L., Barreto S.G. Systematic review of diet in the pathogenesis of acute pancreatitis: a tale of too much or too little? *Saudi J. Gastroenterol.*, 2012, 18(5): 310-315 (doi: 10.4103/1319-3767.101124).
3. Keller J., Layer P. Human pancreatic exocrine response to nutrients in health and disease. *Gut,* 2005, 54: 1-28.
4. Meyer J.H., Jones R.S. Canine pancreatic responses to intestinally perfused fat and products of fat digestion. *Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol.,* 1974, 226: 1178-1187.
5. Morisset J. Seventy years of pancreatic physiology: take a look back. *Pancreas*, 2014, 43(8): 1172-1184 (doi: 10.1097/MPA.0000000000000226).
6. Lhoste E.F., Fiszlewicz M., Gueugneau A.-M., Corring T. Adaptation of exocrine pancreas to dietary proteins: effect of the nature of protein and rat strain on enzyme activities and messen-

ger RNA levels. *The Journal of Nutritional Biochemistry*, 1994, 5(2): 84-94 (doi: 10.1016/0955-2863(94)90021-3).
7. 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. *J. Anim. Sci.*, 2006, 84(11): 2965-2972 (doi: 10.2527/jas.2006-044).
8. Guilloteau P., Vitari F., Metzinger-Le Meuth V., Le Normand L., Romé V., Savary G., Delaby L., Domeneghini C., Morisset J. Is there adaptation of the exocrine pancreas in wild animal? The case of the Roe Deer. *BMC Veterinary Research*, 2012, 8: 70 (doi: 10.1186/1746-6148-8-70).
9. Harmon D.L. Impact of nutrition on pancreatic exocrine and endocrine secretion in ruminants: a review. *J. Anim. Sci.*. 1992, 70(4): 1290-1301.
10. Perepelkina L.I., Berdnikov P.P., Samsonenko I.A. *Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2012, 7(93): 67-68 (in Russ.).
11. Batoev Ts.Zh. *Fiziologiya pishchevareniya ptits* [Physiology of digestion in birds]. Ulan-Ude, 2001 (in Russ.).
12. Tesarivskaya T.B. *Uchenye zapiski ZabGGPU im. N.G. Chernyshevskogo (Chita)*, 2011, 1(36): 122-129 (in Russ.).
13. 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).
14. Tsukanova E.S. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki*, 2009, 3: 129-132 (in Russ.).
15. Korot'ko G.F. *Fizicheskaya kul'tura i sport — nauka i praktika*, 2013, 1: 51-57 (in Russ.).
16. Wang B.J., Cui Z.J. How does cholecystokinin stimulate exocrine pancreatic secretion? From birds, rodents, to humans. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2007, 292(2): R666-R678 (doi: 10.1152/ajpregu.00131.2006).
17. Murai A., Satoh S., Okumura J., Furuse M. Factors regulating amylase secretion from chicken pancreatic acini in vitro. *Life Sci.*, 2000, 66(7): 585-591 (doi: 10.1016/S0024-3205(99)00631-1).
18. DeGolier T.F., Place A.R., Duke G.E., Carraway R.E. Neurotensin modulates the composition of pancreatic exocrine secretions in chickens. *Journal of Experimental Zoology*, 1999, 283: 455-462 (doi: 10.1002/(SICI)1097-010X(19990301/01).
19. 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 Sci.*, 2012, 91(7): 1641-1646 (doi: 10.3382/ps.201102081).
20. 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: 987-993 (doi: 10.1007/s11250-012-0322-y).
21. Angel C.R., Saylor W., Vieira S.L., Ward N. Effect of a monocomponent protease on performance and protein utilization in 7- to 22-day-old broiler chickens. *Poultry Sci.*, 2011, 90(10): 2281-2286 (doi: 10.3382/ps.2011-01482).
22. Ai X.J., Han Z.K. Effect of cysteamine on the pancreatic secretion and enzymatic activity in geese. *Zhongguo Ying Yong Sheng Li Xue Za Zhi*, 2002, 18(3): 297-300.
23. Routman K.S., Yoshida L., Frizzas de Lima A.C., Macari M., Pizauro J.M., Jr. Intestinal and pancreas enzyme activity of broilers exposed to thermal stress. *Braz. J. Poult. Sci.*, 2003, 5(1): 23-27 (doi: 10.1590/S1516-635X2003000100003).
24. Fisinin V.I., Ocmanyan A. K., Mahdavi R., Egorov I.A. Nutrient density of prestarter diets from 1 to 10 days of age affects intestinal morphometry, enzyme activity, serum indices and performance of broiler chickens. *Anim. Nutr.*, 2017, 3(3): 258-265 (doi: 10.1016/j.aninu.2017.06.005).
25. Erdaw M.M., Perez-Maldonado R.A., Iji P.A. Apparent and standardized ileal nutrient digestibility of broiler diets containing varying levels of raw full-fat soybean and microbial protease. *Journal of Animal Science and Technology*, 2017, 59: 23 (doi: 10.1186/s40781-017-0148-2).
26. Gilani G.S., Xiao C.W., Cockell K.A. Impact of antinutritional factors in food proteins on the digestibility of protein and the bioavailability of amino acids and on protein quality. *Brit. J. Nutr.*, 2012, 108(52): 315-332 (doi: 10.1017/S0007114512002371).
27. Mozheiko L.A. *Novosti mediko-biologicheskikh nauk*, 2017, 15(1): 72-76 (in Russ.).
28. 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, 6(4): 298-303 (doi: 10.4236/Ojas.2016.64034).
29. Merina-Gluzkina V.M. *Laboratornoe delo*, 1965, 3: 142-146 (in Russ.).
30. Fisinin V.I., Egorov I.A., Lenkova T.N. et al. *Rukovodstvo po optimizatsii retseptov kombikormov dlya sel'skokhozyaistvennoi ptitsy* [Guide to optimize feed recipes for agricultural poultry]. Sergiev Posad. 2014: 3-4 (in Russ.).
31. Fisinin V.I., Vertiprakhov V.G., Grozina A.A. *Rossiiskaya sel'skokhozyaistvennaya nauka*, 2018, 1: 49-53 (in Russ.).
32. Rothman S., Liebow C., Grendell J. Nonparallel transport and mechanisms of secretion. *Biochim. Biophys. Acta*, 1991, 1071(2): 159-173 (doi: 10.1016/0304-4157(91)90023-P).
33. Rothman S.S., Isenman L.D. Secretion of digestive enzyme derived from two parallel intracel-

lular pools. *Am. J. Physiol.*, 1974, 226(5): 1082-1087 (doi: 10.1152/ajplegacy.1974.226.5.1082).
34. Rothman S.S. The digestive enzymes of the pancreas: a mixture of inconstant proportions. *Annu. Rev. Physiol.*, 1977, 39: 373-389 (doi: 10.1146/annurev.ph.39.030177.002105).
35. 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, 54(5): 1324-1330 (doi: 10.2337/diabetes.54.5.1324).
36. Lindsay T.H., Halvorson K.G., Peters C.M., Ghilardi J.R., Kuskowski M.A., Wong G.Y., Mantyh P.W. A quantitative analysis of the sensory and sympathetic innervation of the mouse pancreas. *Neuroscience*, 2006, 137(4): 1417-1426 (doi: 10.1016/j.neuroscience.2005.10.055).
37. Fisinin V.I., Egorov I.A., Vertiprakhov V.G., Grozina A.A., Lenkova T.N., Manukyan V.A., Egorova T.A. Activity of digestive enzymes in duodenal chymus and blood in broilers of parental lines and the meat cross depending on dietary bioactive additives. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya* [*Agricultural Biology*], 2017, 52(6): 1226-1233 (doi: 10.15389/agrobiology.2017.6.1226eng).
38. Maouyo D., Morisset J. Modulation of pancreatic secretion of individual digestive enzymes in octreotide (SMS 201-995)-infused rats. *Pancreas*, 1997, 14(1): 47-57.
39. Layer P., Keller J. Pancreatic enzymes: secretion and luminal nutrient digestion in health and disease. *J. Clin. Gastroenterol.*, 1999, 28(1): 3-10.
40. Czaky L., Hajnal F., Németh J., Lonovics J. Assessment of pancreatic enzyme secretory capacity by a modified Lundh test. *International Journal of Pancreatology*, 2000, 27(1): 13-19 (doi: 10.1385/IJGC:27:1:13).
41. Aliev A.A., Alieva Z.M. Exocrinous function of liver, pancreas and sperm production in bulls-sires at the various rations. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya* [*Agricultural Biology*], 2010, 2: 40-44 (in Russ.).
42. Smolin S.G. *Fiziko-khimicheskie pokazateli i aktivnost' fermentov soka podzheludochnoi zhelezy u kur, svinei i sobak* [Physico-chemical indices and activity of pancreatic juice enzymes in chickens, pigs and dogs]. Krasnoyarsk, 2008 (in Russ.).

Научные собрания

BIOAVAILABILITY 2018: UNDERSTANDING THE BIOAVAILABILITY OF MICRONUTRIENTS AND BIOACTIVE COMPOUNDS FOR IMPROVED PUBLIC HEALTH

(10-13 September, 2018, Norwich, United Kingdom)

Organization: Elsevier

This conference aims to provide an open forum to bring together researchers from various scientific communities to present the latest research and discuss common themes and challenges to understanding the bioavailability of micronutrients and bioactive compounds for improved public health. The role of the gut microbiota and factors affecting individual variation in the bioavailability of both nutrients and non-nutrients will be strong themes of the conference.

Celebrating 30 years of the Bioavailability series, the 2018 conference returns to Norwich, its inaugural home. We welcome academics, industry representatives and policy makers from the agri-food and food-diet-health sectors with an interest in understanding mechanisms of uptake, the role of the gut microbiota, biofortification and public health nutrition to attend.

Conference topics:

- Mechanisms and individual variation in uptake
- Role of the microbiome in bioavailability
- Biofortification
- Health impacts and safety
- Public health nutrition

Information: https://www.elsevier.com/events/conferences/bioavailability

FOODMICRO CONFERENCE 2018

(3-6 September, 2018, Berlin, Germany)

EMBL CONFERENCE: TRANSCRIPTION AND CHROMATIN

(25-28 August, 2018, Heidelberg, Germany)

Information: http://www.globaleventslist.elsevier.com/events