

УДК 636.22/.28:577.15.06:616.37

DOI: 10.33284/2658-3135-103-1-142

Влияние ингредиентного состава рационов на экзокринную функцию поджелудочной железы жвачных животных (обзор)

С.В. Лебедев, Е.В. Шейда, И.А. Вершинина

Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук (г. Оренбург)

Аннотация. В работе представлен обзор литературы по вопросам изучения адаптации пищеварительной системы крупного рогатого скота к изменению ингредиентного состава кормов через изменение внешнесекреторной функции поджелудочной железы. Поджелудочная железа играет центральную роль в пищеварении и последующем метаболизме питательных веществ. Активность панкреатических ферментов напрямую или опосредовано способствует стимуляции всех пищеварительных процессов в желудочно-кишечном тракте. Однако вследствие уникальных особенностей пищеварительной системы жвачных животных изменения в составе рациона и потреблении питательных веществ приводят к резким колебаниям процессов ферментации в рубце. Оптимизация управления питанием требует понимания того, как эти изменения влияют на пищеварение и обмен веществ в целом. В обзоре отражены некоторые данные, описывающие влияние изменений в потреблении уровня белков, липидов и углеводов на адаптацию поджелудочной железы у жвачных животных. Отмечено изменение активности ферментов поджелудочной железы крупного рогатого скота в ответ на введение различных по составу кормов, показанной в увеличении или уменьшении панкреатической секреции, динамики амилалитической, протеолитической и липолитической активностей. Установлена пофазовая регуляция панкреатической секреции, выражающаяся в волнообразности выделения секрета поджелудочной железы.

Ключевые слова: крупный рогатый скот, жвачные млекопитающие, поджелудочная железа, ферментативная функция, амилаза, протеазы, липаза.

UDC 636.22/.28:577.15.06:616.37

The effect of ingredient composition of diets on exocrine pancreatic function of ruminants (review)

Svyatoslav V Lebedev, Elena V Sheyda, Irina A Vershinina

Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences (Orenburg, Russia)

Summary. The review of literature on the adaptation of digestive system of cattle to a change in ingredient composition of feed through a change in the exocrine function of the pancreas is presented. The pancreas plays a central role in digestion and subsequent metabolism of nutrients. The activity of pancreatic enzymes directly or indirectly contributes to the stimulation of all digestive processes in the gastrointestinal tract. However, due to the unique characteristics of the digestive system of ruminants, changes in the diet composition and the consumption of nutrients lead to sharp fluctuations in the processes of fermentation in the rumen. Optimizing nutritional management requires an understanding of how these changes affect digestion and metabolism in general. The review reflects some data describing the effect of changes in the intake of proteins, lipids and carbohydrates on the adaptation of the pancreas in ruminants. The activity of cattle pancreas enzymes changed in response to the introduction of different feed compositions, shown to increase or decrease pancreatic secretion, the dynamics of amylolytic, proteolytic and lipolytic activities. Phase regulation of pancreatic secretion, expressed in the undulation of the secretion of the pancreas, has been established.

Key words: cattle, ruminant mammals, pancreas, enzymatic function, amylase, proteases, lipase.

Изучение кормления жвачных животных связано с двумя различными, но взаимосвязанными целями. В первую очередь необходимо учитывать доставку и полную усвояемость питательных веществ рациона, которые составляют сбалансированную диету для различных видов животных. Эта же цель актуальна для моногастричных животных. Однако из-за уникальной структуры и функции пищеварительного тракта жвачных животных все пищевые компоненты подвергаются преджелудочной (руминальной) ферментации, которая изменяет содержание питательных веществ по сравнению с содержанием в потребляемом корме. В результате ферментация в рубце позволяет использовать широкий спектр пищевых ингредиентов, включая концентраты, побочные продукты и даже переработанные отходы животного происхождения. Поэтому, во-вторых, необходимо понимание пищеварительных и метаболических адаптаций, возникающих в результате пищевых манипуляций.

Важнейшей железой внутренней секреции, играющей огромную роль в процессах пищеварения и регуляции углеводного обмена, является поджелудочная железа. Эндокринная функция железы заключается в выработке в кровь гормонов – инсулина, глюкагона, гастрина, соматостатина, панкреатического полипептида, амилина. Экзокринная функция состоит в продуцировании и выделении панкреатического сока в тонкий отдел кишечника, а содержащиеся в панкреатическом секрете ферменты участвуют в гидролизе всех питательных веществ и регуляции процесса пищеварения (Коротько Г.Ф., 2013).

Ферменты сока поджелудочной железы расщепляют белки, жиры, углеводы до мелких молекул, которые в дальнейшем либо расщепляются интестинальными мембранными ферментами на отдельные молекулы, либо могут проникать через кишечную слизистую оболочку (дипептиды, моноглицериды) (Губергриц Н.Б., 2003; Губергриц Н.Б., 2008; Захарова И.Н. и др., 2003).

В работах некоторых авторов (Батоев Ц.Ж., 2018) было отмечено, что соотношение панкреатических ферментов в соке может меняться в ответ на изменение видового состава кормов, в частности содержания в нём кормов растительного или животного происхождения. У жвачных животных большую роль в этом играют микроорганизмы рубца, однако поджелудочная железа способна регулировать данные процессы меньшим или, напротив, большим количеством выделяемого секрета и активностью ферментов в нём, что показывает адаптацию пищеварительной системы животных к изменяющимся условиям питания (Батоев Ц.Ж. и др., 2004; Батоев Ц.Ж. и др., 2012а; Батоев Ц.Ж. и Санжиева С.Е., 2012б).

Впервые связь кормления с выделением и секрецией поджелудочного сока наблюдал Н.Ф. Попов (1934). Замена в рационе отрубей овсянкой или сена силосом увеличивает переваривающую силу сока на белок, и наоборот, замена отрубей соломой понижала протеолитическую активность сока. Изменения в секреции панкреатического сока у телят было изучено П.И. Жеребцовым и М.М. Серых (1965) и Т.Е. Костиной (1958). Ими было установлено, что секреторная активность поджелудочной железы в течение суток неравномерна и зависит от возраста и характера кормления. Учёными было показано, что непрерывное поступление химуса из сычуга в кишечник является необходимым условием непрерывного выделения панкреатического сока.

Кроме ферментативной адаптации пищеварительная функция поджелудочной железы имеет другой механизм адаптации за счёт динамики выделения панкреатического сока. Различают прерывистое и непрерывное выделение сока. При увеличении доли растительной пищи в питании животных увеличивается время переваривания, что приводит к непрерывной секреции железы (Батоев Ц.Ж., 2016). Выделение панкреатического сока после утреннего кормления происходит в основном за счёт запасов секрета железы. В этот промежуток отмечается наивысший уровень на кривой сокоотделения и выделения ферментов. В последующем панкреатический сок выделяется с характерным среднесуточным уровнем содержания ферментов, т. е. синтезированный секрет выделяется транзитом как панкреатический сок. Концентрация ферментов в гомогенате ткани железы в это время эквивалентна с таковой в панкреатическом соке в расчёте на единицу среднесуточного объёма. Синтез и образование секрета в железе не прекращается и в состоянии покоя пищеварительной системы, происходит его накопление в структуре железистой ткани. Ёмкостная система

имеет свои пределы, при достижении заполнения возникает потребность высвобождения от накопившегося секрета. Этот процесс носит периодический характер. Таким образом, основной причиной возникновения периодической активности пищеварительного аппарата является деятельность поджелудочной железы, накопление в ней секрета (или его компонентов). По мере заполнения ёмкостной системы появляется потребность её опорожнения, происходит выделение панкреатического сока с наибольшим содержанием ферментов вследствие предшествующего концентрирования. Выделение сока сопровождается усилением моторики желудка и кишечника, отделением желчи и другими изменениями в организме (Батоев Ц.Ж. и Санжиева С.Е., 2012б).

Также известно, что питание растительными кормами ведёт к увеличению активности амилазы у крупного рогатого скота, а в целом процессы синтеза ферментов обусловлены адаптацией органов к качеству питания (Котурай И.А., 2012). Кроме того, раннее приучение телят к растительным кормам способствует образованию амилазы в полости преджелудков и пищеварительных железах, однако в целом потенциал расщепления сахаров у телят-сосунов остается невысоким (Дегтярев В.П., 1974).

Из имеющихся немногочисленных исследований известно, что переваривание питательных веществ в различных участках пищеварительного тракта изменяется под воздействием ряда факторов. Так, например, установлено, что рационы, содержащие большое количество грубых кормов, перевариваются у жвачных в основном в желудке и значительно меньшая часть – в кишечнике. Замена в рационе части грубых кормов сочными заметно изменяет соотношение переваривания питательных веществ в желудке и кишечнике. При этом резко увеличиваются переваривание и всасывание сухих веществ в кишечнике (Колунянц К.А. и др., 1974).

Большая роль в процессе адаптации системы пищеварения к характеру пищи отводится ферментативной поджелудочной железой (ПЖ). Ферментовыделительная деятельность ПЖ характеризуется большим количеством гидролитических ферментов (трипсиноген, химотрипсиноген, проластаза): вновь постпрандиально синтезированные и подвергнутые рекреции ими из кровотока, в который они транспортируются тремя механизмами – эндосекреция glanduloцитов, резорбция гидролаз из протоковой системы желез и тонкой кишки. Выключаемые из циркуляции ферменты принимают участие в процессе желудочно-кишечного пищеварения и выполняют сигнальную роль в модуляции секреторной, моторной и абсорбционной функций органов пищеварительного тракта (Коротько Г.Ф., 2011).

Пищеварительная система крупного рогатого скота в течении эволюционного развития получила адаптацию к ингредиентам корма. В зависимости от структуры рациона и его химического состава изменяется соотношение ферментов и их активность, так, при растительном питании образуется амилаза, при животном – протеазы.

Особый интерес представляет определение, в каком виде пищевая масса поступает в сычуг и чем она отличается от принятого корма, так как именно процессы, происходящие в системе пищеварения, могут обеспечивать наибольшую эффективность использования кормового протеина. Качество и количество протеина в рационе оказывают активное воздействие на рубцовое пищеварение. От количества протеина в рационе зависит обмен азота и клетчатки, с увеличением протеина связано повышение аммиака в рубцовой жидкости. При оптимальных условиях для микробного синтеза взрослые жвачные животные не столь остро ощущают недостаток в аминокислотах, как животные с однокамерным желудком, в силу того, что в многокамерном желудке происходит микробный синтез белка и всех аминокислот (Калашников А.П. и др., 2003).

Нельзя исключать роль микроэлементов в формировании синтезирующих качеств ферментативной системы. В частности, разные формы микроэлементов диаметрально влияют на их абсорбцию в желудочно-кишечном тракте, косвенно стимулируя синтез пищеварительных энзимов.

Новые перспективы сегодня открывает развитие нанотехнологий. Использование наноматериалов основано на сокращении периода деградации частиц большого размера в мелкие, что позволяет им беспрепятственно проходить через слизистую оболочку кишечника для абсорбции (Сизова Е.А. и др., 2016; Сизова Е.А. и др., 2018).

Влияние питательного состава рациона на уровень панкреатической α -амилазы. В связи с особенностями строения пищеварительной системы жвачных животных регуляция секреции поджелудочной железы у этих млекопитающих может быть различной. Taylor RB (1962) исследовал секрецию поджелудочной железы у овец и сообщил о постоянной секреции панкреатического сока и белка с небольшим колебанием в количественном отношении, связанным с подачей корма. Только при длительном голодании (48 ч) было заметно снижение секреции. Включение в состав рациона подсолнечного жмыха сопровождалось увеличением секреции поджелудочного сока на 30,7 % и активности липазы – на 57,8 %, что является ответной реакцией на большее содержание клетчатки и сырого жира в рационе (Лебедев С.В. и др., 2019а). Несмотря на постоянную секрецию панкреатического сока, поджелудочная железа полигастричных животных реагирует на многие из тех же раздражителей, которые воздействуют на поджелудочную железу моногастричных животных (Magee DF, 1961; Mostaghni K, 1979; Beretta C et al., 1981; Harada E et al., 1986), в частности это касается роли летучих жирных кислот (ЛЖК). Внутривенное введение ацетата, пропионата и бутирата стимулирует секрецию поджелудочной железы у анестезированных овец (Harada E and Katoh S, 1983). Katoh K и Tsuda T (1984) определили, что секреторный ответ на бутират зависит от концентрации и сходен с ацетилхолином по своему воздействию на секреторные клетки. Этот ответ на ЛЖК зависит от присутствия как алифатической области, так и свободной карбоксильной группы (Katoh K and Yajima T, 1989), качественно аналогичен ответу, вызываемому ацетилхолином (Katoh K and Tsuda T, 1984). В работах других авторов было отмечено, что он встречается также у морских свинок (Katoh K and Tsuda T, 1987) и крыс (Ohbo M et al., 1989).

Однако Johnson A с соавторами (1977) смогли продемонстрировать реакцию поджелудочной железы на увеличение содержания углеводов и белков в диете, что свидетельствует о взаимосвязи состава и концентрации питательных веществ в рационе и ферментативной активности поджелудочной железы. Но, с другой стороны, необходимо заметить, что у жвачных животных на момент транспортировки питательных веществ рациона в тонкий отдел кишечника они подвергаются процессам ферментации в рубце и поступают уже в изменённом виде. Несмотря на так называемую подготовку кормов, поджелудочная железа реагирует изменением количества выделяемого секрета и уровнем ферментативной активности, тем самым происходит процесс адаптации пищеварительной системы. Таким образом, следует отметить, что ферментация в рубце позволяет использовать гораздо больший набор диетических ингредиентов для жвачных животных, а изменением уровня ферментативной активности поджелудочной железы можно стимулировать степень усвояемости и переваримости питательных веществ рациона и функционирования системы пищеварения у жвачных.

Несомненно, наиболее изученный аспект пищевой адаптации у жвачных животных включает в себя соотношение рациона: концентрат и α -амилазу поджелудочной железы. Clary JJ с соавторами (1969) содержали бычков по 24 головы в каждой группе на пастбище или на полностью концентрированном рационе в течение 126 дней до убоя. У бычков, употреблявших в пищу концентрированный рацион, активность α -амилазы в ткани поджелудочной железы была на 40 % выше, чем у животных, выпасающихся на пастбище. Подобные данные были отмечены и для овец, которых кормили либо сухой травой, либо рационом на основе кукурузной муки в течение 4 недель (Janes AN et al., 1985). Концентрация панкреатической α -амилазы была на 34 % выше ($P \geq 0,05$) у ягнят, потребляющих основанную на кукурузе диету. Насколько известно, ни одно исследование не оценивало влияние продолжительности кормления рационом на адаптацию поджелудочной железы у жвачных животных. Было показано, что крысы реагируют на изменения в синтезе ферментов поджелудочной железы после однократного кормления (Snook JT and Meyer JH, 1964). Что касается изменений в микробиоме рубца и синтезе панкреатических ферментов, вероятно, эти показатели не будут видны после однократного приёма пищи. В работах зарубежных учёных установлена реакция поджелудочной жвачных животных на увеличение количества и кратности потребления углеводов путём увеличения концентрации и секреции панкреатической α -амилазы (Clary JJ et al., 1969; VanHellen RW, 1979; Janes AN et al., 1985). В исследованиях изучалось влияние формы угле-

водов на панкреатическую секрецию α -амилазы. Chittenden LW с соавторами (1984) вводили в двенадцатиперстную кишку глюкозу, мальтозу, крахмал (200 г/сут) в течение до 23 дней, наблюдая при этом секрецию панкреатической α -амилазы. Введение глюкозы усиливала секрецию поджелудочной α -амилазы в 16 дней, но не в 23 дня. Инфузия мальтозы не изменяла секрецию α -амилазы поджелудочной железы, в то время как введение крахмала снижало секрецию поджелудочной железой α -амилазы в два раза. Это было первым указанием на то, что увеличение поступления крахмала в тонкий отдел кишечника может оказать негативное влияние на секрецию поджелудочной железой α -амилазы. Call JL с коллегами (1975) продемонстрировали, что внутривенное вливание 16 %-ного раствора глюкозы снижает секрецию панкреатической α -амилазы. Pierzynowski SG (1990) вводил глюкозу в двенадцатиперстную кишку коров (400 кг) после 24 ч голодания. Секреция α -амилазы поджелудочной железой уменьшилась во время голодания с 19 до 24 часов по сравнению с первыми 6 часами. Подобные показатели наблюдались в количестве сока поджелудочной железы, секреции общего белка, а также для секреции трипсина и химотрипсина. Johnson DD и другие (1986) сравнивали влияние введения пропионата в двенадцатиперстную кишку и питания монензином на секрецию панкреатической амилазы у овец. Инфузия пропионата временно увеличивала активность α -амилазы в течение 1 дня введения, но в целом ни дуоденальный пропионат, ни монензин не изменяли секрецию поджелудочной железой α -амилазы. В совокупности эти данные указывают на то, что форма углеводов, в частности глюкозы, может спорадически влиять на общую секрецию поджелудочной железы. Противоречивые данные затрудняют прогнозирование реакции и определение того, как изменения в диете влияют на адаптацию.

В работах Лебедева С.В. и других (2019а) установлено, что не зависимо от качества масел, вводимых в рацион, увеличился уровень холестерина, триглицеридов, мочевины, креатинина, общего белка, липазы и α -амилазы на фоне каталитической активности аминотрансфераз АЛТ, АСТ и ЛДГ (рис. 1).

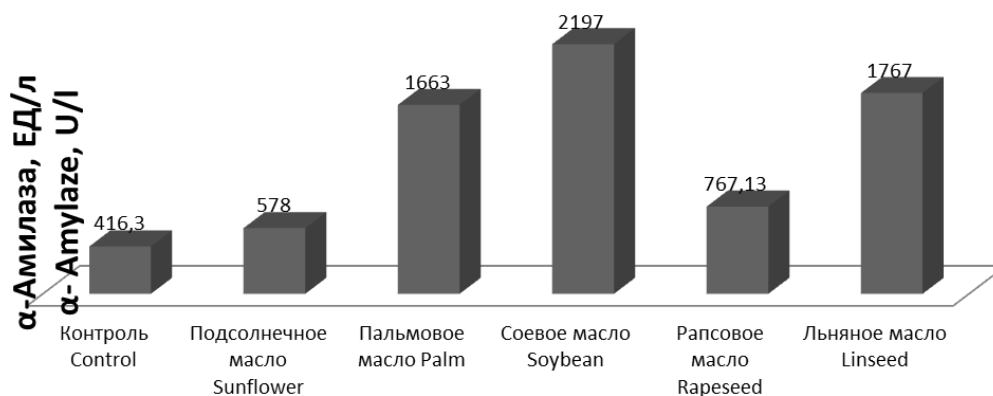


Рис. 1 – Уровень α -Амилазы, ед./л при введении в рацион мясного скота масел

Figure 1 – The level of α -amylase, U/l when introducing oils into the diet of beef cattle

Отмечено, что уровень панкреатической α -амилазы при введении соевого, льняного и пальмового масел увеличился на 81 %, 76,5 % и 75 % соответственно. Однако наряду с изменениями концентрации α -амилазы изменялись и другие показатели. Уровень трипсина в сыворотке крови повышался во всех опытных группах более чем в 2 раза. Отсутствие окислительного стресса при включении жира в рацион доказывает факт значительного снижения показателей малонового альдегида и каталазы. Компенсаторной реакцией при адаптации организма к изменению липидного состава кормов являлось нарастание уровня метаболитов NO: при введении подсолнечного масла – на 89 %, пальмового масла – 66 %, соевого масла – 81 %, льняного масла – 84 %. В сравнении

группы с пальмовым маслом уровень NO-метаболитов снизился в 3 раза, чем у животных, получавшие подсолнечное масло (Лебедев С.В. и др., 2019а).

Как концентрация α -амилазы, так и общее содержание амилазы в поджелудочной железе увеличиваются с повышением уровня потреблённой энергии. У телят, употребляющих 90 % зерновой рацион, было повышение уровня как амилазы, так и α -амилазы. Также установлено, что телята, получавшие полноценный рацион, имели более высокую концентрацию α -амилазы в содержимом тонкой кишки, чем животные, находящиеся на диете. Необходимо также отметить, что установлена взаимосвязь концентрации α -амилазы в поджелудочной железе и скорости панкреатической секреции: чем выше концентрация, тем выше секреция панкреатического сока (Dagorn JC and Giorgi D, 1991). В других работах отмечено увеличение концентрации амилазы в поджелудочной железе в ответ на потребление крахмала (Clary JJ et al., 1969; Janes AN et al., 1985), что согласуется с результатами Russell JR с соавторами (1981), которые продемонстрировали увеличение концентрации α -амилазы поджелудочной железы при увеличении потребления высококонцентрированной диеты.

Одним из важных аспектов может быть взаимосвязь с пищевым белком. Johnson A и другие (1977) продемонстрировали, что у крыс, получавших 64 % сахарозы, синтез панкреатической α -амилазы увеличивался в 2-3 раза, если в рационе присутствовал белок высокого качества (19 % казеина), тогда как адаптация поджелудочной железы не происходила, если белок в рационе был худшего качества. В исследовании Kreikemeier KK с коллегами (1990а) кормовые рационы содержали высокие концентрации неочищенного белка (17 % против 15 %), что оказало отрицательное влияние на концентрацию α -амилазы в поджелудочной железе, оказываемое кормлением зерна. Однако эти изменения в панкреатических ферментах могут также быть опосредованы влиянием другими питательными веществами или их метаболитами. Lahaie RG (1984) заявил, что изменения в синтезе α -амилазы поджелудочной железы у моногастричных животных были связаны с изменениями уровня глюкозы в крови, а также изменение уровня инсулина и липазы – за счёт увеличения кетонов в крови, связанных с повышением жиров в рационе.

С изменением состава и питательности рациона происходят сдвиги в пропорциях и концентрации ЛЖК, что влечёт за собой изменение метаболизма глюкозы в организме жвачных животных. Подобные исследования были сделаны Schmidt SP и Keith RK (1983), которые показали, что необратимая потеря глюкозы увеличивается с повышением питательности и кормовых составляющих рациона, в состав которого входили либо 70 % фуража, либо 70 % концентрата. Взаимосвязь между уровнем потребляемой энергии и метаболизмом глюкозы может объяснить увеличение концентрации α -амилазы в поджелудочной железе, наблюдаемое при увеличении потребления энергии (Kreikemeier KK et al., 1990б), или повышение количества постабсорбционных ЛЖК (Huntington GB and Prior RL, 1983). Имеющиеся результаты исследований указывают на то, что концентрацию, синтез и секрецию панкреатической α -амилазы можно регулировать с помощью питательности рациона. Определить точные регуляторные механизмы у жвачных пока не представляется возможным.

Изменение активности кишечных протеаз при изменении состава рациона. Относительно мало проведено исследований на жвачных животных, связанных с выработкой и секрецией панкреатических ферментов. Способность тонкого отдела кишечника к гидролизу белка обычно считается высокой (Owens FN and Bergen WG, 1983), но большинство значений усвояемости белка находится в диапазоне от 70 до 80 % (NRC, 1985). В подобных исследованиях установлено, что у жвачных отсутствует повышенный синтез и секреция кишечных протеаз при повышении в рационе белка (Brannon PM, 1990, Лебедев С.В. и др., 2018). Ферментация в рубце может допускать лишь незначительные колебания в количестве синтезируемого белка в тонкий отдел кишечника, а адаптация поджелудочной железы при этом может быть недостаточной. Khorasani GR с соавторами (1990) кормили телят (88 кг) полуочищенными рационами, содержащими либо соевую муку (35,5 %), либо муку канолы, и проводили оценку уровня аминокислот в химусе тонкого отдела кишечника и уровня активности панкреатических протеаз. У телят, питавшихся мукой из канолы, была снижена

усвояемость грубого белка в тонком кишечнике (70 % против 63 %), однако не было отмечено различий ни по объёму сока поджелудочной железы, ни по уровню химотрипсина или трипсина.

У телят казахской белоголовой породы при введении в рацион жиров отмечено повышение протеолитической и липолитической активностей секрета поджелудочной железы на фоне снижения активности амилазы как в поджелудочном соке, так и содержанием 12-перстной кишки (Lebedev SV et al., 2019a).

Также следует отметить, что введение в рацион телят растительных жиров способствует повышению переваримости большинства аминокислот. Высокая переваримость аминокислот была зафиксирована у телят, получавших подсолнечное масло, так как все аминокислоты кроме треанина (его переварилось на 0,1 % меньше, чем в контроле) переваривались лучше, чем в контроле. Чуть ниже переваримость аминокислот была в группе, получавшей льняное масло. При введении в рацион соевого масла аминокислоты лизин, гистидин и серин переварились меньше, чем в контроле на 0,5 %, 0,1 % и 0,4 % соответственно. Процент переваримости других аминокислот был выше относительно контрольной группы. При замене контрольного рациона на пальмовое масло переваримость большинства аминокислот увеличивалась, за исключением серина, аланина и глицина, их переваримость снижалась на 1,4 %, 0,5 % и 1,7 % соответственно. При использовании нативной формы растительных масел в рационе молодняка крупного рогатого скота, биодоступность жирных кислот имела свои особенности. Так, для пальмитиновой кислоты биодоступность в среднем составила 27,9 %, что меньше, чем в контрольной группе на 10,6 %. Однако в группе с использованием льняного масла биодоступность этой же кислоты была немного выше – на 1,6 %. Разница в биодоступности стеариновой кислоты во всех группах была не значительна, в среднем переваримость составила 30,5 %. Стоит отметить, что применение пальмового и соевого масел привело к повышению переваримости линолевой и линоленовой кислоты в сравнении с контролем на 2,48,2 % соответственно. В опытных группах с использованием соевого и льняного масел отметились повышением переваримости для линоленовой кислоты, которая была выше на 3,5 и 3,57 % в сравнении с контрольной группой (Лебедев С.В. и др., 2019б).

Повышение потребления белка увеличивает содержание и синтез панкреатической протеазы, но уменьшает содержание амилазы в панкреатическом секрете. Наличие в рационе большого количества крахмала или глюкозы способствует синтезу α -амилазы поджелудочной железы, но снижает концентрацию протеазы и липазы. Присутствие в рационе триглицеридов или жирных кислот стимулирует секрецию липазы, но уменьшает секрецию α -амилазы. Очевидно, что включение в рацион повышенного количества любого питательного вещества приводит к увеличению активности пищеварительных ферментов поджелудочной железы для этого питательного вещества. Экспериментально установлено, что замена соевого шрота на подсолнечный жмых сопровождалась, во-первых, снижением сухого вещества на 4 %, клетчатки – на 3,4 %, протеина – на 1,9 % и увеличением жира – на 15,4 % на фоне увеличения количества продуцируемого поджелудочного сока на 30,7 %, что коррелировало с активностью ферментов (Lebedev SV et al., 2019a).

Наибольшая протеолитическая и амилазная активности секрета поджелудочной железы наблюдались в сложнорефлекторную фазу регуляции панкреатической секреции, с постепенным снижением протеаз и увеличением ферментов липазы и амилазы на 73,3 и 16,0 % соответственно в кишечную фазу регуляции. Включение в рацион подсолнечного жмыха сопровождалось выраженным увеличением липолитической активности панкреатического сока практически в 2 раза, с нарастанием ее до кишечной фазы. Уровень фермента амилазы и кишечных протеаз по сравнению с контрольным периодом снижались (Лебедев С.В. и др., 2018).

Уровень общего белка в соке поджелудочной железы на фоне снижения протеолитической активности увеличился с максимальными значениями в кишечной фазе регуляции, что подтверждается установленными ранее постулатами о связи качества корма с секрецией пищеварительных ферментов. Протеазно-амилазное соотношение как показатель адаптации ферментов к качеству питания составило 1:13 (контрольная группа) и 1:16 (опытная). Липазно-амилазное соотношение имело противоположные показатели, на фоне снижения к 3 периоду – от 1:27 до 1:16. Липазно-

протеазное соотношение, наоборот, при замене на подсолнечный жмых изменилось с 1:2 на 1,9:1 (Лебедев С.В., 2019а).

Влияние состава кормов на липолитическую активность поджелудочной железы. Данные относительно активности фермента липазы у жвачных скудны. Pierzynowski SG (1986) исследовал секрецию поджелудочной железы у овец, находящихся на различных диетах. Секреция панкреатической липазы увеличилась примерно в два раза, когда овец кормили быстро заквашенным кормом после периода голодания, и была относительно постоянной. Значения активности липазы были гораздо более постоянными, чем те, которые описаны для панкреатической α -амилазы в тех же исследованиях. Ulbrich M с коллегами (1981) продемонстрировали, что ягнята, выращенные на заменителе молока, обладали более высокой активностью панкреатической липазы, чем ягнята, выращенные на молоке овец. Magee DF (1961) исследовал влияние дуоденальных инфузий оливкового масла или чистой олеиновой кислоты на секрецию поджелудочной железы у овец, при этом установлено, что вливания не приводили к увеличению объёма выделяемого секрета поджелудочной железы и активности фермента амилазы в нём.

В исследованиях на крупном рогатом скоте казахской-белоголовой породы установлено увеличение активности липаз при введении в рацион жиров не зависимо от вида вводимого в рацион масла. Определение динамики активности ферментов поджелудочной железы крупного рогатого скота свидетельствует, что при добавлении подсолнечного жира активность липазы увеличилась на 79,3 %, а амилолитическая активность при этом снизилась на 44,3 %. При увеличении липазно-протеазного соотношения до 4:1 (1:1 – в контроле). При использовании пальмового масла увеличилась активность липаз на 73,8 % при ослаблении активности амилазы на 23,3 %, липазно-протеазное соотношение составило 3:1. Введение в рацион соевого масла угнетало активность амилазы на 11,3 % и стимулировало выработку липазы на 55,3 %, липазно-протеазное соотношение составило 3,6:1. При введении в рацион льняного жира отмечено увеличение активности липазы на 27 % и протеазы на 29,7 %. Адекватность проявления ферментативного гомеостаза демонстрирует активность пищеварительных ферментов в дуоденальном химусе, в котором параллельно с изменяющимся спектром синтеза ферментов в поджелудочной железе изменяется и его состав (Lebedev SV et al., 2019с).

Влияние других питательных веществ рациона на адаптацию поджелудочной железы. Включение в рацион животных элементов в различных формах привлекает большое внимание с целью оценки их влияния на адаптацию пищеварительной системы в целом. Так, использование Mn-дефицитной диеты для растущих крыс до 10 недель приводило к увеличению концентрации α -амилазы поджелудочной железы, не влияя на концентрации трипсина, химотрипсина или липазы (Brannon PM et al., 1987). Повышение концентрации α -амилазы в поджелудочной железе было связано с повышением концентрации мРНК α -амилазы, без изменений в мРНК трипсиногена в ней (Chang SC et al., 1990). Fell BF с коллегами (1985) исследовали поджелудочную железу крупного рогатого скота с дефицитом меди, о чём свидетельствуют низкие концентрации Cu в печени, приводящие к поражениям поджелудочной железы у крупного рогатого скота, которые в остальном казались клинически здоровыми. Эти поражения характеризовались высокой частотой аутофагических вакуолей и липидных капель в ацинарных клетках. Smith BL и Embling PP (1984) оценивали эффекты перорального приёма ZnO (в дозе 240 мг Zn / кг массы тела три раза в неделю) на секрецию поджелудочной железы у овец. Пероральное введение указанной дозы оксида цинка привело к тяжёлому повреждению поджелудочной железы, сопровождающемуся уменьшением потока панкреатического сока и α -амилазы. В совокупности эти исследования показывают, что поджелудочная железа жвачных животных способна адаптировать экзокринные функции к режиму питания.

Включение в рацион крупного рогатого скота наночастиц хрома способствовало увеличению концентрации глюкозы на 10,6 % ($P \leq 0,05$), триглицеридов – на 14,3 %, на фоне снижения общего белка на 9,6 и холестерина – на 16,9 %. Снижение активности амилазы после приёма корма сопровождалось увеличением показателей протеазы и липазы дуоденального химуса как элементов

включения адаптационных механизмов для поддержания гомеостаза липидного и белкового обмена (Lebedev SV et al., 2019b).

Выводы.

В рационы жвачных животных существует возможность включения огромного количества кормовых ингредиентов. Оптимизация использования этих кормов в производственной среде требует понимания адаптивного ответа животного на изменение диетических ингредиентов. Ферменты поджелудочной железы переваривают питательные вещества, поступающие в 12-перстную кишку, но мы мало знаем о том, каким образом адаптируется в целом вся система пищеварения и в частности поджелудочная железа к изменениям в составе рациона жвачных животных в связи с ферментативными процессами, происходящими в рубце. Изменяя состав и структуру рациона и включая дополнительные компоненты в корма, производительность секрети поджелудочной железы может быть увеличена или снижена. Однако только с помощью дальнейших, более глубоких исследований мы можем оценить, ограничена ли эффективность производства секрети поджелудочной железы и может ли это ограничение быть снято с помощью диетических, фармакологических или других средств, которые способны влиять на регуляцию деятельности пищеварительной системы.

Работа финансируется Министерством науки и образования РФ для выполнения фундаментальных научных исследований определяемым президиумом Российской академии наук (Соглашение № 075-02-2019-1847).

Литература

1. Батоев Ц.Ж. Адаптация ферментов поджелудочной железы при переваривании пищи животного и растительного происхождения // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2018. № 2. С. 70-75. [BatoevTsZh. Adaptation of pancreatic enzymes during the digestion of food of animal and vegetable origin. // Вестник Бурятского государственного университета. Biology, geography. 2018;2:70-74. (*In Russ*)]. doi: 10.18101/2587-7143-2018-2-70-75
2. Батоев Ц.Ж. Адаптация ферментов поджелудочной железы при переваривании пищи животного и растительного происхождения // Достижения и проблемы современной науки: материалы междунар. науч.-практ. конф. С-Пб.: Научный журнал "Globus". 2016. С. 40-44. [Batoev TsZh. Adaptatsiya fermentov podzheludochnoi zhelezy pri perevarivanii pishchi zhivotnogo i rastitel'nogo proiskhozhdeniya. Dostizheniya i problemy sovremennoi nauki. (Conference proceedings) materialy mezh-dunar. nauch.-prakt. konf. Sankt-Peterburg: Nauchnyi zhurnal "Globus". 2016:40-44. (*In Russ*)].
3. Батоев Ц.Ж., Башанова М. А., Котурай И. А. Ферментативная активность гомогената ткани поджелудочной железы крупного рогатого скота и её адаптация // Вестник Бурятского государственного университета. 2012а. № 4. С. 190-192. [Batoev TsZh, Bashanova M A, Koturai IA. The enzymatic activity of cattle pancreatic tissue homogenate and its adaptation. Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. 2012a;4:190-192. (*In Russ*)].
4. Батоев Ц.Ж., Санжиева С.Е. Пищеварительная функция поджелудочной железы животных и её адаптация к качеству видового питания // Вестник Бурятского государственного университета. 2012б. Спецвыпуск В. С. 268-272. [Batoev TsZh, Sanzhieva SE. The digestive function of animals pancreas and its adaptation to the quality of specific foot. Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. 2012б;Spetsvypusk B:268-272. (*In Russ*)].
5. Влияние различных источников жира в рационе на переваримость и активность пищеварительных ферментов у телят / С.В. Лебедев, Е.В. Шейда, И.А. Вершинина, И.З. Губайдуллина, И.С. Мирошников, В.А. Рязанов, А.М. Макаева, И.В. Маркова, А.С. Ушаков // Животноводство и кормопроизводство. 2019а. Т. 102. № 4. С. 198-207. [Lebedev SV, Sheyda EV, Vershinina IA, Gubaidullina IZ, Miroshnikov IS, Ryazanov VA, Makaeva AM, Markova IV, Ushakov AS. The influence of various sources

of fat in the diet on digestibility and activity of digestive enzymes of calves. *Animal Husbandry and Fodder Production*. 2019a;102(4):198-207 (*In Russ*). doi: 10.33284/2658-3135-102-4-198

6. Влияние различных источников протеина в рационе на всасывание питательных веществ в желудочно-кишечном тракте животного / С.В. Лебедев, Г.И. Левахин, И.З. Губайдуллина, И.В. Маркова, Е.В. Шейда // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2018. № 6(74). С. 205-208. [Lebedev SV, Levakhin GI, Gubaidullina IZ, Markova IV, Sheida EV. Effect of different protein sources in the ration on nutrients assimilation in the digestive tract of animals. *Izvestia Orenburg State Agrarian University*. 2018;6(74):205-208 (*In Russ*)].

7. Губергриц Н.Б. Возможности лабораторной диагностики заболеваний поджелудочной железы // Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. 2008. № 7. С. 93-101. [Hubergrits NB. Vozmozhnosti laboratornoi diagnostiki zabolevanii podzheludochnoi zhelezy. *Experimental and Clinical Gastroenterology*. 2008;7:93-101. (*In Russ*)].

8. Губергриц Н.Б. Лечение панкреатитов. Ферментные препараты в гастроэнтерологии. М.: Медпрактика, 2003. 100 с. [Gubergrits NB. Lechenie pankreatitov. Fermentnye preparaty v gastroenterologii. Moscow: Medpraktika; 2003:100 p. (*In Russ*)].

9. Дегтярев В.П. Возрастные и видовые особенности активности пищеварительных ферментов у жвачных животных: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1974. 36 с. [Degtyarev VP. Vozrastnye i vidovye osobennosti aktivnosti pishchevaritel'nykh fermentov u zhvachnykh zhivotnykh: avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk. Moscow, 1974:36 p. (*In Russ*)].

10. Жеребцов П.И., Серых М.М. Новые данные о внешней секреции поджелудочной железы у телят в период питания молоком и перехода к растительным кормам // Доклады ТСХА. Зоотехния. 1965. № 110. С. 309-312. [Zherebtsov PI, Serykh MM. Novye dannye o vneshnei sekretsii podzheludochnoi zhelezy u telyat v period pitaniya molokom i perekhoda k rastitel'nym kormam. *Doklady TSKhA. Zootekhnika*. 1965;110:309-312. (*In Russ*)].

11. Захарова И.Н., Коровина Н.А., Малова Н.Е. Экзокринная недостаточность поджелудочной железы // Вопросы современной педиатрии. 2003. Т. 2. № 5. С. 2-8. [Zakharova IN, Korovina NA, Malova NE. Ekzokrinная nedostatochnost' podzheludochnoi zhelezy. *Voprosy sovremennoi pediatrii*. 2003;2(5):2-8. (*In Russ*)].

12. Калунянц К.А., Ездаков Н.В., Заваржин В.И. Ферменты в животноводстве. Воронеж, 1974. 55 с. [Kalunyants KA, Ezdakov NV, Zavarzhin VI. Fermenty v zhivotnovodstve. Voronezh, 1974:55 p. (*In Russ*)].

13. Коротько Г.Ф. Рециркуляция ферментов пищеварительных желез. Краснодар: ЭДВИ, 2011. 144 с. [Korot'ko GF. Retsirkulyatsiya fermentov pishchevaritel'nykh zhelez. Krasnodar: EDVI, 2011:144 p. (*In Russ*)].

14. Коротько Г.Ф. Формирование ферментного компонента секретов пищеварительных желез (обзор) // Физическая культура, спорт – наука и практика. 2013. № 1. С. 51-57. [Korotko GF. Formation of enzyme component of digestive gland (review). *Physical Culture, Sport – Science and Practice*. 2013;1:51-57. (*In Russ*)].

15. Костина Т.Е. О роли симпатической иннервации в гуморальной фазе секреции поджелудочной железы // Физиологический журнал СССР. 1958. Т. 44. № 2. С. 159-163. [Kostina TE. O roli simpaticheskoi innervatsii v gumoral'noi faze sekretsii podzheludochnoi zhelezy. *Fiziologicheskii zhurnal SSSR*. 1958;44(2):159-163. (*In Russ*)].

16. Котурай И.А. Пищеварительная функция поджелудочной железы овец и ее адаптация // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2012. № 4. С. 192-194. [Koturai IA. The digestive function of the sheep pancreas and its adaptation. *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya*. 2012;4:192-194. (*In Russ*)].

17. Нормы и рационы кормления сельскохозяйственных животных: справ. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. / под ред. А.П. Калашникова и др. М., 2003. 456 с. [Kalashnikov AP, et al. Normy i ratsiony kormleniya sel'skokhozyaistvennykh zhivotnykh: sprav. posobie. 3-e izd., pererab. i dop. Moscow, 2003:456 p. (*In Russ*)].

18. О перспективности нанопрепаратов на основе сплавов микроэлементов-антагонистов (на примере Fe и Co) / Е.А. Сизова, С.А. Мирошников, С.В. Лебедев, А.В. Кудашева, Н.И. Рябов // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51. № 4. 553-562. doi: 10.15389/agrobiology.2016.4.553eng [Sizova EA, Miroshnikov SA, Lebedev SV, Kudasheva AV, Ryabov NI. To the development of innovative mineral additives based on alloy of Fe and Co antagonists as an example. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]. 2016;51(4):553-562. (In Russ)]. doi: 10.15389/agrobiology.2016.4.553eng
19. Обмен (синтез и усвоение) аминокислот в пищеварительном тракте крупного рогатого скота при использовании в рационе различных по ингредиентному составу кормов / С.В. Лебедев, Э.З. Губайдуллина, Е.В. Шейда, В.В. Гречкина // Аграрный научный журнал. 2019б. № 4. С. 54-57. [Lebedev SV, Gubaidullina EZ, Sheida EV, Grechkina VV. Exchange (uptake and synthesis) of amino acids in the digestive tract of cattle when used in diet different ingredient composition of the feed. The Agrarian Scientific Journal. 2019б;4:54-57. (In Russ)]. doi: <https://doi.org/10.28983/asj.y2019i4pp54-57>
20. Попов Н.Ф. Работа поджелудочной железы у телят при различных кормах // Физиологический журнал СССР. 1934. Т. 27. № 1. С. 1-10. [Popov NF. Rabota podzheludochnoi zhelezy u telyat pri razlichnykh kormakh. Fiziologicheskii zhurnal SSSR. 1934;27(1):1-10 (In Russ)].
21. Сравнительные испытания ультрадисперсного сплава, солей и органических форм Cu и Zn как источников микроэлементов в кормлении цыплят-бройлеров / Е.А. Сизова, С.А. Мирошников, С.В. Лебедев, Ю.И. Левахин, И.А. Бабичева, В.И. Косилов // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т. 53. № 2. С. 393-403. doi: 10.15389/agrobiology.2018.2.393rus. [Sizova EA, Miroshnikov SA, Lebedev SV, Levakhin YI, Babicheva IA, Kosilov VI. Comparative Tests of Various Sources of Microelements in Feeding Chicken-Broilers. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]. 2018;53(2):393-403. (In Russ)]. doi: 10.15389/agrobiology.2018.2.393eng
22. Экзокринная функция поджелудочной железы птиц и млекопитающих / Ц.Ж. Батоев, М.В. Аюрзанаева, С.Е. Санжиева, О.В. Содбоева, Р.П. Баниева // Вестник Бурятского государственного университета. 2004. № 6. С. 85-88. [Batoev TsZh, Ayurzanaeva MV, Sanzhieva SE, Sodboeva OV, Banieva RP. Ekzokrinnaya funktsiya podzheludochnoi zhelezy ptits i mlekopitayushchikh. Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. 2004; 6:85-88. (In Russ)].
23. Beretta C, Ormas P, Belloli C, Invernizzi A, Faustini R. Effects of caerulein on exocrine pancreatic secretion in sheep. J Vet Pharmacol Therap. 1981;4(3):219-224. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2885.1981.tb00733.x>
24. Brannon P M. Adaptation of the exocrine pancreas to diet. Annu Rev Nutr. 1990;10:85-105. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.nu.10.070190.000505>
25. Brannon PM, Collins VP, Korc M. Alterations of pancreatic digestive enzyme content in the manganese-deficient rat. J Nutr. 1987;117(2):305-311
26. Call JL, Mitchell GE., Jr, Little CO. Response of ovine pancreatic amylase to elevated blood glucose. J Anim Sci. 1975;41(6):1717-1721. doi: <https://doi.org/10.2527/jas1975.4161717x>
27. Chang SC, Brannon PM, Korc M. Effects of dietary manganese deficiency on rat pancreatic amylase mRNA levels. J Nutr 1990;120(10):1228-1234. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/120.10.1228>
28. Chittenden LW, Johnson DD, Mitchell GE Jr, Tucker RE. Ovine pancreatic amylase response to form of carbohydrate. Nutr Rep Int. 1984;29:1051-1060.
29. Clary JJ, Mitchell GE, Jr, Little CO, Bradley NW. Pancreatic amylase activity from ruminants fed different rations. Can J Physiol Pharmacol. 1969;47:161-164.
30. Dagorn JC and Giorgi D. Pancreatic adaptation to diet - Regulation of specific enzyme synthesis. In: Morissetand J, Solomon TE, editors. Growth of the Gastrointestinal Tract: Gastrointestinal Hormones and Growth Factors. CRC Press, Inc. Boca Raton, FL. 1991:89.
31. Fell BF, Farmer LJ, Farquharson C, Bremner I, Graca DS. Observations on the pancreas of cattle deficient in copper. J Comp Path. 1985;95:573-590.
32. Harada E, Katoh S. Effect of short-chain fatty acids on the secretory response of the ovine exocrine pancreas. Am J Physiol. 1983;244(3):G284-290. doi: <https://doi.org/10.1152/ajpgi.1983.244.3.G284>

33. Harada E, Niiyama M, Syuto B. Hepatic bile and pancreatic exocrine secretions evoked by gastrointestinal peptides in sheep. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*. 1986;85(4):729-734. doi: [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90285-9](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90285-9)
34. Huntington GB, Prior RL. Digestion and absorption of nutrients by beef heifers fed a high concentrate diet. *J Nutr*. 1983;113(11):2280-2288. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/113.11.2280>
35. Janes AN, Weekes TEC, Armstrong DG. Carbohydrase activity in the pancreatic tissue and small intestine mucosa of sheep fed dried-grass or ground maizebased diets *J Agric Sci. (Camb.)*. 1985;104:435-443.
36. Johnson A, Hurwitz R, Kretchmer N. Adaptation of rat pancreatic amylase and chymotrypsinogen to changes in diet. *J Nutr*. 1977;107(1):87-96. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/107.1.87>
37. Johnson DD, Mitchell GE, Tucker RE, Muntifer RB. Pancreatic amylase, plasma glucose, and insulin responses to propionate or monensin in sheep. *J Dairy Sci*. 1986;69(1):52-57. doi: [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(86\)80369-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(86)80369-1)
38. Katoh K, Tsuda T. Effects of acetylcholine and short-chain fatty acids on acinar cells of the exocrine pancreas in sheep. *J Physiol*. 1984; 356:479-489. doi: <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1984.sp015478>
39. Katoh K, Tsuda T. Effects of intravenous injection of butyrate on the exocrine pancreatic secretion in guinea pigs. *Comp. Biochem. Physiol. A Comp Physiol*. 1987;87(3):569-572. doi: [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(87\)90362-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(87)90362-8)
40. Katoh K, Yajima T. Effects of butyric acid and analogues on amylase release from pancreatic segments of sheep and goats. *Pflugers Arch*. 1989;413(3):256-560. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00583538>
41. Khorasani GR, Sauer WC, Ozimek L, Kennelly JJ. Digestion of soybean meal and canola meal protein and amino acids in the digestive tract of young ruminants. *J Anim Sci*. 1990;68(10):3421-3428. doi: <https://doi.org/10.2527/1990.68103421x>
42. Kreikemeier KK, Harmon DL, Brandt RT, Nagaraja TG, Cochran RC. Steam-rolled wheat diets for finishing cattle: Effects of dietary roughage and feed intake on finishing steer performance and ruminal metabolism. *J Anim Sci*. 1990a; 68(7):2130-2141. doi: <https://doi.org/10.2527/1990.6872130x>
43. Kreikemeier KK, Harmon DL, Peters JP, Gross KL, Armendariz CK, Krehbiel CR. Influence of dietary forage and feed intake on carbohydrase activities and small intestinal morphology of calves. *J Anim Sci*. 1990b;68(9):2916-2929. doi: <https://doi.org/10.2527/1990.6892916x>
44. Lahaie RG. Dietary regulation of protein synthesis in the exocrine pancreas. *J Pediatr Gastroenterol Nutr*. 1984;3(1):43-50. doi: [10.1097/00005176-198400031-00009](https://doi.org/10.1097/00005176-198400031-00009)
45. Lebedev SV, Gavrish IA, Shejda EV, Miroshnikov IS, Ryazanov VA, Gubaidullina IZ, Makaeva AM. Effect of various fats on digestibility of nutrients in diet of calves. *Conference on Innovations in Agricultural and Rural development IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*; 2019, Apr 18-19; Kurgan, Russian Federation, 2019b. United Kingdom: IOP Publishing Ltd; 2019a;341:012066. doi: [10.1088/1755-1315/341/1/012066](https://doi.org/10.1088/1755-1315/341/1/012066)
46. Lebedev SV, Kvan OV, Vertiprakhov VG, Gavrish IA, Gubaidullina IZ. Effects of chromium ultrafine particles on the pancreas enzyme system of calves. *Conference on Innovations in Agricultural and Rural development IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*; 2019, Apr 18-19; Kurgan, Russian Federation, 2019. United Kingdom: IOP Publishing Ltd; 2019b;341:012151. doi: [10.1088/1755-1315/341/1/012151](https://doi.org/10.1088/1755-1315/341/1/012151)
47. Lebedev SV, Shejda EV, Vertiprakhov VG, Gavrish IA, Kvan OV, Gubaidullina IZ, Ryazanov VA, Miroshnikov IS. A study of the exocrinous function of the cattle pancreas after the introduction of feed with a various protein source in rations. *Bioscience Research*. 2019c;16(3):2553-2562.
48. Magee DF. Investigation into the external secretion of the pancreas in sheep. *J Physiol*. 1961;158(1):132-143. doi: <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1961.sp006759>
49. Mostaghni K. Exocrine pancreatic secretion in conscious sheep. *Zentralbl. Veterinaarmed. Reihe A*. 1979;26(6):458-463. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0442.1979.tb01618.x>
50. NRC. Ruminant Nitrogen Usage. Washington, DC: The National Academies Press. 1985:148 p.

51. Ohbo M, Katoh K, Sasaki Y. Effects of short-, medium- and long-chain fatty acids on amylase release from pancreatic segments of rats. *Asian-Australasian J Anim Sci.* 1989;2:193-194.
52. Owens FN, Bergen WG. Nitrogen metabolism of ruminant animals: Historical perspective, current understanding and future implications. *J Anim Sci.* 1983;57(2):498-518.
53. Pierzynowski SG. The effect of fasting and subsequent long-term intraduodenal glucose infusion on the exocrine pancreas secretion in cattle. *J Anim Physiol Anim Nutr.* 1990;63(1-5):198-203. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.1990.tb00135.x>
54. Pierzynowski SG. The secretion of pancreatic juice I sheep in different fed treatments. *Pol Arch Weter.* 1986;26(3-4):31-39.
55. Russell JR, Young AW, Jorgensen NA. Effect dietary corn starch intake on pancreatic amylase and intestinal maltase and pH in cattle. *J Anim Sci.* 1981; 52(5):1177-1782. doi: <https://doi.org/10.2527/jas1981.5251177x>
56. Schmidt SP, Keith RK. Effects of diet and energy intake on kinetics of glucose metabolism in steers. *J Nutr.* 1983;113(11):2155-2163. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/113.11.2155>
57. Smith B L, Embling PP. Effect of oral doses of zinc oxide on the secretion of pancreatic juice and bile in sheep. *Res Vet Sci.* 1984; 37(1):58-62.
58. Snook JT, Meyer JH. Response of digestive enzymes to dietary protein. *J Nutr.* 1964;82(4):409-414. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/82.4.409>
59. Taylor RB. Pancreatic secretion in sheep. *Res Vet Sci.* 1962.3(1):63-77. doi: [https://doi.org/10.1016/S0034-5288\(18\)34929-4](https://doi.org/10.1016/S0034-5288(18)34929-4)
60. Ulbrich M, Hoffman M, Hakim NFA. Investigation of the activity of pancreas lipase in growing sheep. *Arch Tierernbhr.* 1981;31:171.
61. Van Hellen RW. Pancreatic amylase response to high and low concentrate in the growing bovine. Ph.D. Dissertation. Univ. of Kentucky, Lexington. 1979.

References

1. BatoevTsZh. Adaptation of pancreatic enzymes during the digestion of food of animal and vegetable origin. *The Buryat State University Bulletin. Biology, geography.* 2018;2:70-74. doi: 10.18101/2587-7143-2018-2-70-75
2. Batoev TsZh. Adaptation of pancreatic enzymes during the digestion of food of animal and vegetable origin. (Conference proceedings) Achievements and problems of modern science: international materials of scientific-practical conf. St. Petersburg: Scientific journal "Globus". 2016. P. 40-44.
3. Batoev TsZh, Bashanova M A, Koturai IA. The enzymatic activity of cattle pancreatic tissue homogenate and its adaptation. *The Buryat State University Bulletin.* 2012a;4:190-192. *(In Russ)]*.
4. Batoev TsZh, Sanzhieva SE. The digestive function of animals pancreas and its adaptation to the quality of specific foot. *The Buryat State University Bulletin.* 2012b;Special issue B:268-272. *(In Russ)]*.
5. Lebedev SV, Sheyda EV, Vershinina IA, Gubaidullina IZ, Miroshnikov IS, Ryazanov VA, Makaeva AM, Markova IV, Ushakov AS. The influence of various sources of fat in the diet on digestibility and activity of digestive enzymes of calves. *Animal Husbandry and Fodder Production.* 2019;102(4):198-207 doi: 10.33284/2658-3135-102-4-198
6. Lebedev SV, Levakhin GI, Gubaidullina IZ, Markova IV, Sheida EV. Effect of different protein sources in the ration on nutrients assimilation in the digestive tract of animals. *Izvestia Orenburg State Agrarian University.* 2018;6(74):205-208.
7. Hubergrits NB. Possibilities of laboratory diagnosis of pancreatic diseases. *Experimental and Clinical gastroenterology.* 2008;7:93-101.
8. Hubergrits NB. Pancreatitis treatment. Enzyme preparations in gastroenterology. Moscow: Medpraktika; 2003.100 p.
9. Degtyarev VP. Age and species characteristics of the activity of digestive enzymes in ruminants: Abstract. dis. ... Dr. Biol. sciences. Moscow, 1974; 36 p.

10. Zherebtsov PI, Serykh MM. New data on the external secretion of the pancreas in calves during the period of feeding with milk and the transition to plant foods. Reports of TSHA. Zootechnics. 1965;110:309-312.
11. Zakharova IN, Korovina NA, Malova NE. Exocrine pancreatic insufficiency. Questions of Modern Pediatrics. 2003;2(5):2-8.
12. Kalunyants KA, Ezdakov NV, Zavarzhin VI. Enzymes in animal husbandry. Voronezh, 1974: 55 p.
13. Korotko GF. Digestive enzyme recycling. Krasnodar: EDVI; 2011: 144 p.
14. Korotko GF. Formation of enzyme component of digestive gland (review). Physical Culture, Sport – Science and Practice. 2013;1:51-57.
15. Kostina TE. On the role of sympathetic innervation in the humoral phase of pancreatic secretion. Physiological Journal of the USSR. 1958; 44(2):159-163.
16. Koturai IA. The digestive function of the sheep pancreas and its adaptation. The Buryat State University Bulletin. Biologiya, geografiya. 2012;4:192-194.
17. Kalashnikov AP, et al. Standards and diets of farm animals: Ref. book. 3rd ed., rework. and add. Moscow: Agropromizdat; 2003: 456 p.
18. Sizova EA, Miroshnikov SA, Lebedev SV, Kudasheva AV, Ryabov NI. To the Development of Innovative Mineral Additives Based on Alloy of Fe and Co Antagonists as an Example. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]. 2016;51(4):553-562. doi: 10.15389/agrobiology.2016.4.553eng
19. Lebedev SV, Gubaidullina EZ, Sheida EV, Grechkina VV. Exchange (uptake and synthesis) of amino acids in the digestive tract of cattle when used in diet different ingredient composition of the feed. The Agrarian Scientific Journal. 2019;4:54-57. doi: <https://doi.org/10.28983/asj.y2019i4pp54-57>
20. Popov NF. The work of the pancreas in calves with various feeds. Physiological Journal of the USSR. 1934;27(1):1-10.
21. Sizova EA, Miroshnikov SA, Lebedev SV, Levakhin YI, Babicheva IA, Kosilov VI. Comparative Tests of Various Sources of Microelements in Feeding Chicken-Broilers. Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]. 2018;53(2):393-403. doi: 10.15389/agrobiology.2018.2.393eng
22. Batoev TsZh, Ayurzanaeva MV, Sanzhieva SE, Sodboeva OV, Banieva RP. Ekzokrinnaya funktsiya podzheludochnoi zhelezy ptits i mlekopitayushchikh. The Buryat State University Bulletin 2004; 6:85-88.
23. Beretta C, Ormas P, Belloli C, Invernizzi A, Faustini R. Effects of caerulein on exocrine pancreatic secretion in sheep. J Vet Pharmacol Therap. 1981;4(3):219-224. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2885.1981.tb00733.x>
24. Brannon P M. Adaptation of the exocrine pancreas to diet. Annu Rev Nutr. 1990;10:85-105. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.nu.10.070190.000505>
25. Brannon PM, Collins VP, Korc M. Alterations of pancreatic digestive enzyme content in the manganese-deficient rat. J Nutr. 1987;117(2):305-311
26. Call JL, Mitchell GE., Jr, Little CO. Response of ovine pancreatic amylase to elevated blood glucose. J Anim Sci. 1975;41(6):1717-1721. doi: <https://doi.org/10.2527/jas1975.4161717x>
27. Chang SC, Brannon PM, Korc M. Effects of dietary manganese deficiency on rat pancreatic amylase mRNA levels. J Nutr 1990;120(10):1228-1234. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/120.10.1228>
28. Chittenden LW, Johnson DD, Mitchell GE Jr, Tucker RE. Ovine pancreatic amylase response to form of carbohydrate. Nutr Rep Int. 1984;29:1051-1060.
29. Clary JJ, Mitchell GE, Jr, Little CO, Bradley NW. Pancreatic amylase activity from ruminants fed different rations. Can J Physiol Pharmacol. 1969;47:161-164.
30. Dagorn JC and Giorgi D. Pancreatic adaptation to diet - Regulation of specific enzyme synthesis. In: Morissetand J, Solomon TE, editors. Growth of the Gastrointestinal Tract: Gastrointestinal Hormones and Growth Factors. CRC Press, Inc. Boca Raton, FL. 1991:89.
31. Fell BF, Farmer LJ, Farquharson C, Bremner I, Graca DS. Observations on the pancreas of cattle deficient in copper. J Comp Path. 1985;95:573-590.

32. Harada E, Katoh S. Effect of short-chain fatty acids on the secretory response of the ovine exocrine pancreas. *Am J. Physiol.* 1983;244(3):G284-290. doi: <https://doi.org/10.1152/ajpgi.1983.244.3.G284>
33. Harada E, Niiyama M, Syuto B. Hepatic bile and pancreatic exocrine secretions evoked by gastrointestinal peptides in sheep. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology.* 1986;85(4):729-734. doi: [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(86\)90285-9](https://doi.org/10.1016/0300-9629(86)90285-9)
34. Huntington GB, Prior RL. Digestion and absorption of nutrients by beef heifers fed a high concentrate diet. *J Nutr.* 1983;113(11):2280-2288. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/113.11.2280>
35. Janes AN, Weekes TEC, Armstrong DG. Carbohydrase activity in the pancreatic tissue and small intestine mucosa of sheep fed dried-grass or ground maizebased diets *J Agric Sci. (Camb.).* 1985;104:435-443.
36. Johnson A, Hurwitz R, Kretchmer N. Adaptation of rat pancreatic amylase and chymotrypsinogen to changes in diet. *J Nutr.* 1977;107(1):87-96. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/107.1.87>
37. Johnson DD, Mitchell GE, Tucker RE, Muntifer RB. Pancreatic amylase, plasma glucose, and insulin responses to propionate or monensin in sheep. *J Dairy Sci.* 1986;69(1):52-57. doi: [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(86\)80369-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(86)80369-1)
38. Katoh K, Tsuda T. Effects of acetylcholine and short-chain fatty acids on acinar cells of the exocrine pancreas in sheep. *J Physiol.* 1984; 356:479-489. doi: <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1984.sp015478>
39. Katoh K, Tsuda T. Effects of intravenous injection of butyrate on the exocrine pancreatic secretion in guinea pigs. *Comp. Biochem. Physiol. A Comp Physiol.* 1987;87(3):569-572. doi: [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(87\)90362-8](https://doi.org/10.1016/0300-9629(87)90362-8)
40. Katoh K, Yajima T. Effects of butyric acid and analogues on amylase release from pancreatic segments of sheep and goats. *Pflugers Arch.* 1989;413(3):256-560. doi: <https://doi.org/10.1007/BF00583538>
41. Khorasani GR, Sauer WC, Ozimek L, Kennelly JJ. Digestion of soybean meal and canola meal protein and amino acids in the digestive tract of young ruminants. *J Anim Sci.* 1990;68(10):3421-3428. doi: <https://doi.org/10.2527/1990.68103421x>
42. Kreikemeier KK, Harmon DL, Brandt RT, Nagaraja TG, Cochran RC. Steam-rolled wheat diets for finishing cattle: Effects of dietary roughage and feed intake on finishing steer performance and ruminal metabolism. *J Anim Sci.* 1990; 68(7):2130-2141. doi: <https://doi.org/10.2527/1990.6872130x>
43. Kreikemeier KK, Harmon DL, Peters JP, Gross KL, Armendariz CK, Krehbiel CR. Influence of dietary forage and feed intake on carbohydrase activities and small intestinal morphology of calves. *J Anim Sci.* 1990.68(9):2916-2929. doi: <https://doi.org/10.2527/1990.6892916x>
44. Lahaie RG. Dietary regulation of protein synthesis in the exocrine pancreas. *J Pediatr Gastroenterol Nutr.* 1984;3(1):43-50. doi: [10.1097/00005176-198400031-00009](https://doi.org/10.1097/00005176-198400031-00009)
- Lebedev SV, Gavrish IA, Shejda EV, Miroshnikov IS, Ryazanov VA, Gubaidullina IZ, Makaeva AM. Effect of various fats on digestibility of nutrients in diet of calves. Conference on Innovations in Agricultural and Rural development IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science; 2019, Apr 18-19; Kurgan, Russian Federation, 2019b. United Kingdom: IOP Publishing Ltd; 2019a;341:012066. doi: [10.1088/1755-1315/341/1/012066](https://doi.org/10.1088/1755-1315/341/1/012066)
46. Lebedev SV, Kvan OV, Vertiprakhov VG, Gavrish IA, Gubaidullina IZ. Effects of chromium ultrafine particles on the pancreas enzyme system of calves. Conference on Innovations in Agricultural and Rural development IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science; 2019, Apr 18-19; Kurgan, Russian Federation, 2019. United Kingdom: IOP Publishing Ltd; 2019b;341:012151. doi: [10.1088/1755-1315/341/1/012151](https://doi.org/10.1088/1755-1315/341/1/012151)
47. Lebedev SV, Shejda EV, Vertiprakhov VG, Gavrish IA, Kvan OV, Gubaidullina IZ, Ryazanov VA, Miroshnikov IS. A study of the exocrinous function of the cattle pancreas after the introduction of feed with a various protein source in rations. *Bioscience Research.* 2019c;16(3):2553-2562.
48. Magee DF. Investigation into the external secretion of the pancreas in sheep. *J Physiol.* 1961;158(1):132-143. doi: <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1961.sp006759>
49. Mostaghni K. Exocrine pancreatic secretion in conscious sheep. *Zentralbl. Veterinaarmed. Reihe A.* 1979;26(6):458-463. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0442.1979.tb01618.x>

50. NRC. Ruminant Nitrogen Usage. Washington, DC: The National Academies Press. 1985:148 p.
51. Ohbo M, Katoh K, Sasaki Y. Effects of short-, medium- and long-chain fatty acids on amylase release from pancreatic segments of rats. *Asian-Australasian J Anim Sci.* 1989;2:193-194.
52. Owens FN, Bergen WG. Nitrogen metabolism of ruminant animals: Historical perspective, current understanding and future implications. *J Anim Sci.* 1983;57(2):498-518.
53. Pierzynowski SG. The effect of fasting and subsequent long-term intraduodenal glucose infusion on the exocrine pancreas secretion in cattle. *J Anim Physiol Anim Nutr.* 1990;63(1-5):198-203. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0396.1990.tb00135.x>
54. Pierzynowski SG. The secretion of pancreatic juice I sheep in different fed treatments. *Pol Arch Weter.* 1986;26(3-4):31-39.
55. Russell JR, Young AW, Jorgensen NA. Effect dietary corn starch intake on pancreatic amylase and intestinal maltase and pH in cattle. *J Anim Sci.* 1981; 52(5):1177-1782. doi: <https://doi.org/10.2527/jas1981.5251177x>
56. Schmidt SP, Keith RK. Effects of diet and energy intake on kinetics of glucose metabolism in steers. *J Nutr.* 1983;113(11):2155-2163. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/113.11.2155>
57. Smith B L, Embling PP. Effect of oral doses of zinc oxide on the secretion of pancreatic juice and bile in sheep. *Res Vet Sci.* 1984; 37(1):58-62.
58. Snook JT, Meyer JH. Response of digestive enzymes to dietary protein. *J Nutr.* 1964;82(4):409-414. doi: <https://doi.org/10.1093/jn/82.4.409>
59. Taylor RB. Pancreatic secretion in sheep. *Res Vet Sci.* 1962.3(1):63-77. doi: [https://doi.org/10.1016/S0034-5288\(18\)34929-4](https://doi.org/10.1016/S0034-5288(18)34929-4)
60. Ulbrich M, Hoffman M, Hakim NFA. Investigation of the activity of pancreas lipase in growing sheep. *Arch Tierernbhr.* 1981;31:171.
61. Van Hellen RW. Pancreatic amylase response to high and low concentrate in the growing bovine. Ph.D. Dissertation. Univ. of Kentucky, Lexington. 1979.

Лебедев Святослав Валерьевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории биологических испытаний и экспертиз, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460000, г. Оренбург, ул. 9 Января, 29, сот.: 8-912-345-87-38, e-mail: lsv74@list.ru

Шейда Елена Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биологических испытаний и экспертиз, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460000, г. Оренбург, ул. 9 Января, 29, сот.: 8-922-862-64-02, e-mail: elena-shejjda@mail.ru

Вершинина Ирина Александровна, младший научный сотрудник лаборатории биологических испытаний и экспертиз, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460000, г. Оренбург, ул. 9 Января, 29, тел.: 8-9228-49-55-17, e-mail: gavrish.irina.ogu@gmail.com

Поступила в редакцию 4 марта 2020 г.; принята после решения редколлегии 16 марта 2020 г.; опубликована 31 марта 2020 г. / Received: 4 March 2020; Accepted: 16 March 2020; Published: 31 March 2020