

УДК 636.4.082.265:612.12.128

DOI:10.25687/1996-6733.prodanimbiol.2024.1.5-26

**РАЗВИТИЕ КОНЦЕПЦИИ ИДЕАЛЬНОГО ПРОТЕИНА ПРИ
СОВЕРШЕНСТВОВАНИИ РЕГЛАМЕНТОВ ПИТАНИЯ ПТИЦЫ С УЧЁТОМ
НУТРИТИВНОЙ ЦЕННОСТИ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ РОЛИ УСЛОВНО
НЕЗАМЕНИМЫХ АМИНОКИСЛОТ (обзор)**

¹Еримбетов С.С., ¹Никулин В.Н., ¹Аширов Д.А., ²Еримбетов К.Т.

¹*Оренбургский государственный аграрный университет, Оренбург;*

²*НИТЦ превентивной информационной медицины, Обнинск Калужской обл.*

Последние достижения исследований в области физиологии питания животных показывают, что потребности организма в определённых заменимых аминокислотах у кур и свиней варьируют в зависимости от уровня продуктивности, физиологического статуса и условий окружающей среды. Многие аминокислоты, традиционно не относящиеся к незаменимым, в том числе, глутамин, глутамат, пролин, глицин и аргинин, помимо их нутритивной ценности, имеют и большое функциональное значение, поэтому достаточное поступление их с кормом необходимо для обеспечения высокой продуктивности и поддержания здоровья продуктивных животных, в том числе цыплят, бройлеров и кур-несушек. Основные разделы обзора: особенности переваривания кормового белка и всасывания аминокислот у кур; синтез аминокислот, катаболизм аминокислот, тканеспецифические особенности метаболизма глутамата и глутамина; взаимосвязь факторов аминокислотного питания, продуктивности, антиоксидантного статуса и неврологических функций, пересмотр концепции идеального протеина в питании птицы. Предложенные в последние годы варианты систем нормирования аминокислотного питания птицы с оценкой оптимального количества и соотношения эссенциальных аминокислот в рационе, позволяют снизить содержание белка в рационе, повысить эффективность использования питательных веществ и продуктивные показатели при одновременном снижении загрязнения азотом окружающей среды. Потребность в таких разработках актуализируется в связи с получением многочисленных данных о том, что все продуктивные животные (включая птицу) имеют высокую потребность в поступлении с кормом глутамата, глутамина, глицина и пролина. Эти аминокислоты распространены в переработанных источниках кормов животного происхождения, таких как кровяная мука, перьевая мука, мясокостная мука жвачных и побочные продукты переработки птицы. Развитие в дальнейших исследованиях новой концепции аминокислотного питания может обеспечить необходимую основу для системно-физиологического анализа, количественной оценки потребности в аминокислотах и совершенствования принципов нормирования питания всех видов продуктивных животных.

Ключевые слова: цыплята-бройлеры, куры-несушки, аминокислотное питание, условно незаменимые аминокислоты, идеальный протеин, продуктивность.

Проблемы биологии продуктивных животных. 2024. 1: 5-26.

Введение

В последние годы наблюдается рост интереса к изучению роли метаболизма аминокислот для поддержания процессов роста, развития и предупреждения заболеваний продуктивных животных. В значительной степени это связано с открытием важной роли в передаче межклеточных сигналов некоторых аминокислот, протеинкиназ, рецепторов, связанных с G-белком, и малых сигнальных молекул (NO, CO и H₂S). Исследования показали, что кормовые добавки некоторых аминокислот (аргинин, глутамат, лейцин и пролин) оказывают влияние на экспрессию генов, участвующих в регуляции роста тканей тонкого кишечника, скелетных мышц и жировых депо в организме. Эти результаты привели к появлению новой концепции о функциональной роли аминокислот (помимо нутритивной) (Wu, 2013). По мнению ряда исследователей, эта концепция имеет большие перспективы в профилактике и лечении метаболических заболеваний (например, ожирения, диабета и сердечно-сосудистых заболеваний), задержки внутриутробного развития, бесплодия, кишечных и неврологических дисфункций, а также инфекционных заболеваний (включая вирусные инфекции). Многие аминокислоты выполняют определённую роль в модуляции метаболических потоков, антиоксидантных систем и ферментативных процессов, которые потенциально могут влиять на продуктивные качества у птиц (Baker, 2009; Estévez et al., 2020; Choi et al., 2023).

В отношении качества продуктов питания для человека, в белках скелетных мышц и в яйце птицы содержится достаточное количество и оптимальное соотношение аминокислот (McNeill et al., 2017; Réhault-Godbert et al., 2019; He et al., 2021). Субпродукты птицы являются недорогим и высококачественным белковым кормом для скота, рыбы и домашних животных (Li, Wu, 2020). Кроме того, непотеиногенная аминокислота таурин, присутствующая в тканях птицы, необходима для функционирования глаз, сердца и скелетных мышц, а также нервной, пищеварительной, иммунной и репродуктивной систем животного организма (Wu, 2020). Адекватное потребление аминокислот с кормом имеет решающее значение для оптимальной эффективности птицеводства (Baker, 2009; He et al., 2021). Как избыток, так и недостаток аминокислот оказывает негативное влияние на здоровье и продуктивность цыплят.

По сравнению с породами кур, которые выращивались 30 лет назад, бройлеры современных генотипов растут быстрее и набирают больше мышечной массы, а в настоящее время используемые породы леггорнов отличаются более высокой яйценоскостью (Applegate, Angel, 2014; Bailey, 2020). Однако за последние три десятилетия в изучении особенностей аминокислотного питания и метаболизма у кур не произошло больших сдвигов (Bailey, 2020). Известно, что профиль свободных аминокислот в плазме крови и в скелетных мышцах у кур отличается от такового у млекопитающих (Wu, 2018); при этом аммиак у птиц выводится преимущественно в виде мочевой кислоты, а не в форме мочевины, как у млекопитающих (Wu, 2014).

Таким образом, существуют явные различия в метаболизме аминокислот между птицей и млекопитающими. Поскольку повышение эффективности птицеводства и снижение техногенных выбросов азота и других вредных веществ в окружающую среду являются важными целями в животноводстве (He et al., 2021), большое внимание уделялось составлению диет с низким содержанием белка за счёт добавления недорогих кристаллических аминокислот. Хотя ранние исследования в области питания птицы были сосредоточены, в основном, на незаменимых аминокислотах (Baker, Han, 1994), всё больше данных показывает, что многие синтезируемые в организме аминокислоты недостаточно присутствуют в типичных рационах, составленных на основе растительных белков (например, кукурузной и соевой муки) для растущих животных и птицы (Wu, 2014). Результаты недавних исследований показали, что заменимые аминокислоты играют важную

регуляторную роль в метаболизме питательных веществ, способствуя росту мышечной ткани и уменьшению массы белой жировой ткани (San Gabriel, Uneyama, 2013; Wu, 2014; He et al., 2021). Очевидно, что для достижения максимального роста и производственных показателей, в кормовом рационе необходимы в достаточном количестве не только незаменимые, но и заменимые аминокислоты. Эта концепция привела к изменению парадигмы в современном понимании белково-аминокислотного питания.

В целом, следует иметь в виду, что аминокислоты, традиционно классифицируемые как заменимые для питания, такие как глутамин и глутамат, помимо нутритивной роли, выполняют и иные физиологические и регуляторные функции, помимо участия в синтеза белка, в процессе роста кур и производства яиц (Wu, 2014; Wu, 2018; He et al., 2021).

Цель обзора – систематизация и обобщение результатов новейших исследований в области питания и метаболизма аминокислот у кур мясного и яичного направления продуктивности.

Особенности переваривания белка и всасывания аминокислот у кур

Пищеварительная система у кур отличается от таковой у свиней, но эти два вида имеют общие особенности процессов пищеварения и всасывания (Wu, 2018; He et al., 2021). У птиц потреблённый корм проходит через пищевод в зоб (мешочек для временного хранения), а затем попадает в желудочек (также известный как «настоящий желудок»). В желудке, как и у млекопитающих, корм смешивается с HCl и пищеварительными ферментами, чтобы инициировать гидролиз белков и жиров. Гастрин, выделяемый париетальными клетками желудка, и ацетилхолин, выделяемый блуждающим нервом и кишечной системой, стимулируют выработку желудочной кислоты. Напротив, соматостатин, вырабатываемый D-клетками желудка, кишечника и поджелудочной железы, и секретин, продуцируемый S-клетками двенадцатиперстной кишки, ингибируют секрецию соляной кислоты в желудке, которая способствует перевариванию белков за счёт действия двух основных факторов: 1) преобразования неактивных желудочных протеаз (пепсиногенов А, В, С и D и прохимозина, называемых зимогенами, которые синтезируются и высвобождаются главными клетками желез желудка) в активные протеазы (пепсины А, В, С и D и химозин), и 2) за счёт денатурации пищевых белков, в результате чего они теряют свою естественную складчатую структуру, открывая пептидные связи для воздействия активных гидролаз (He et al., 2021). Удельная активность пепсиногенов А, В и С в преджелудке прогрессивно возрастает в ходе эмбрионального развития, достигает временного пика за несколько дней до вылупления и увеличивается в 30 раз в течение 24 ч после вылупления, независимо от условий энтерального питания (Yasugi, Mizuno, 1981). Аминокислоты, гистамин, ацетилхолин, гастрин, гастрин-высвобождающий пептид, стимуляция вагуса и вазоактивный кишечный пептид усиливают в желудке секрецию протеаз (Wu, 2018).

Содержимое из желудочка поступает в желудок (желудочек, также известный как механический желудок, имеющий pH 2,5-3,5) для измельчения, смешивания и затирания. В состав содержимого входят крупные полипептиды, малые пептиды и свободные аминокислоты, образующиеся в результате ферментативного гидролиза пепсинами в желудке, а также пищевые белки, устойчивые к пепсинам. Время прохождения частиц пищи через желудочек и желудок составляет около 90 мин. Частицы пищи из желудка попадают в тонкую кишку для дальнейшего переваривания. Поджелудочная железа играет важную роль в переваривании пищевого белка, поскольку её ацинарные клетки секретируют пропротеазы в просвет двенадцатиперстной кишки (pH=6,0-6,5). Эти ферменты являются зимогенами эндопептидаз (трипсин, химоотрипсины А, В и С, коллагеназа и эластаза) и экзопептидаз (карбоксипептидазы А и В) и активируются в просвете двенадцатиперстной кишки

посредством каскада ограниченного протеолиза энтерокиназой; при этом удаляется концевой олигопептид (от 2 до 6 остатков аминокислот) каждого зимогена. В частности, энтерокиназа, высвобождаемая энтероцитами двенадцатиперстной кишки, превращает трипсиноген в трипсин путём удаления N-концевого гексапептида. Впоследствии трипсин превращает другие ферменты поджелудочной железы в активные формы, в том числе в химотрипсины А, В и С, эластазу и карбоксипептидазы А и В. Кроме того, аминопептидазы (экзопептидазы; высвобождаются слизистой оболочкой тонкой кишки) расщепляют последнюю пептидную связь, а пролилолигопептидаза отщепляет пролин или гидроксипролин из олигопептида (He et al., 2021).

Внеклеточный протеолиз, происходящий в двенадцатиперстной кишке, ограничен из-за небольшой длины этого сегмента кишечника и небольшого времени прохождения пищевых частиц (около 7 мин). Химус перемещается в тощую кишку (рН 6,5-7,0), где происходит основная часть протеолиза в силу большой её длины и высокой протеазной активности. Время прохождения пищеварения через тощую кишку составляет около 25 мин. Непрерывное переваривание белков и полипептидов может происходить в подвздошной кишке (рН 7,0-7,4), если их гидролиз не завершается в тощей кишке; время прохождения химуса через подвздошную кишку составляет около 60 мин. Небольшие пептиды, содержащие 4-6 остатков аминокислот, далее гидролизуются пептидазами, которые связываются в щёточной кайме энтероцитов и в меньшей степени - в просвете кишечника, с образованием свободных аминокислот, дипептидов и трипептидов. Дипептиды, не содержащие иминокислоты, т.е. пролин или гидроксипролин, и трипептиды гидролизуются дипептидазами и трипептидазами слизистой оболочки, соответственно (Wu et al., 2011); а дипептиды, содержащие иминокислоту, расщепляются пролидазами слизистой оболочки. Истинная илеальная (подвздошная) перевариваемость аминокислот для белков зерна кукурузы, соевого шрота, зерна сорго и мясокостной муки у кур составляет 85-89, 86-91, 84-88 и 89-91%, соответственно (Wu, 2014; He et al., 2021).

Всасывание трипептидов и дипептидов в тонкой кишке происходит с участием Na^{+} -независимого пептидного транспортера 1 апикальной мембраны энтероцитов (Gilbert et al., 2010). Натрий косвенно необходим для этого процесса, поскольку необходимые протоны образуются в результате обмена $\text{Na}^{+}/\text{H}^{+}$. Внутри энтероцитов три- и дипептиды быстро гидролизуются цитозольными пептидазами с образованием свободных аминокислот. Из-за высокой активности внутриклеточных пептидаз, значительное количество пептидов не попадает трансклеточно в воротную вену или лимфатические сосуды кишечника (Wu, 2018). что Ограниченное количество некоторых небольших пептидов (например, содержащих иминокислоту, например, Gly-Pro-OH-Pro, продукт распада коллагена, или формил-АА, например, N-formyl-Met-Leu-Phe, бактериальный пептид, служащий хемотаксисом), повидимому всасываются в неизменённом виде из содержимого просвета в кровоток через М-клетки, экзосомы и энтероциты посредством трансэпителиального клеточного транспорта (Hou et al., 2017).

Свободные аминокислоты в просвете кишечника поглощаются энтероцитами с участием, преимущественно, двух систем: а) Na^{+} -независимой (облегчённая система переноса основных аминокислот) и б) Na^{+} -зависимой (активный транспорт аминокислот, в том числе кислых и нейтральных) (Matthews, 2000). Имеются сообщения, что повышенное потребление аминокислот увеличивает содержание мРНК переносчика B0AT b0 в тощей кишке у кур (Osmany et al., 2018). Добавки L-метионина или DL-метионина в рацион способствуют экспрессии переносчика B0AT в тонком кишечнике у цыплят-бройлеров (Zhang et al., 2017). Na^{+} -зависимые и Na^{+} -независимые транспортеры аминокислот обеспечивают всасывание 60 и 40% свободных аминокислот из просвета тонкой кишки в энтероциты, соответственно (Wu, 2018). Прежде чем связаться с аминокислотой, Na^{+} -

зависимый переносчик сначала связывается с Na^+ , что увеличивает его сродство к аминокислоте; в результате и Na^+ , и аминокислота транспортируются в цитоплазму энтероцита. Для поддержания баланса электролитов внутри энтероцита, Na^+/K^+ -АТФаза в его базолатеральной мембране обеспечивает выкачивание Na^+ из клетки и поступление K^+ в клетку за счёт расхода АТФ.

У кур энтероциты тонкой кишки активно поглощают аминокислоты (в том числе глутамин, глутамат и аспартат). В настоящее время неизвестно о процентном соотношении аминокислот, попадающих в порталную циркуляцию у птиц. У свиней около 70% глутамина корма (Wu et al., 2011) и 97% глутамата (Нон, Wu, 2018) утилизируются (в основном, путём окисления до CO_2) в тонкой кишке во время первого прохождения. Если это справедливо и для птиц, большая часть циркулирующего у них глутамина и глутамата должна быть получена в результате эндогенного синтеза.

На основе оценки потребления глутамина и глутамата с кормом и их накопления в организме было показано, что переваримость этих аминокислот у 14- и 42-дневных цыплят-бройлеров составляет 65,5 и 60,3%, соответственно, но эти показатели варьируют от 40 до 79% в зависимости от возраста и диеты (He et al., 2021). Если значительное количество кормовых аминокислот катаболизируется в тонком кишечнике (в энтероцитах, в люминальных бактериях), как сообщается для свиней (He et al., 2021), оценки их переваримости могут быть ошибочно завышенными, особенно у взрослой птицы с более высокой микробной активностью в тонкой кишке. У млекопитающих почти весь пищевой глутамат корма всасывается в тонком кишечнике, а у кур глутамат должен синтезироваться эндогенно из других аминокислот (Wu, 1998; He et al., 2021).

Синтез аминокислот

У кур, как и у других видов домашней птицы, отсутствует система эндогенного синтеза углеродного скелета тринадцати протеиногенных аминокислот (аргинин, цистеин, гистидин, изолейцин, лейцин, лизин, метионин, фенилаланин, пролин, треонин, триптофан, тирозин и валин) (Wu, 2013; He et al., 2021). Это связано с тем, что у птиц отсутствует один или несколько необходимых для этого ферментов (например, пирролин-5-карбоксилатсинтаза, карбамоилфосфатсинтаза-I и орнитинкарбамоил-трансфераза). За исключением аргинина, цистеина, лизина и треонина, α -кетокислоты протеиногенных аминокислот могут подвергаться трансаминированию из глутамата с образованием соответствующих L-аминокислот. Однако у цыплят фенилаланин может превращаться в тирозин в печени и почках под действием тетрагидробиоптерин-зависимой фенилаланингидроксилазы, а метионин в цистеин в печени - посредством переноса сульфатной группы (Wu, 2013). Тирозин и цистеин могут заменить до 50% фенилаланина и метионина в рационе кур, соответственно, в зависимости от возраста и состава рациона (Baker, 2009). Кроме того, относительно небольшое количество орнитина и пролина образуется из аргинина под действием аргиназы, орнитинаминотрансферазы и пирролин-5-карбоксилатредуктазы (Graber, Baker, 1973; Wu et al., 1995). Аргиназа гидролизует аргинин до орнитина и мочевины. Таким образом, несмотря на отсутствие цикла мочевины у птиц, в организме птицы содержится мочевина непищевое происхождения. Кроме того, ограниченное количество цитруллина образуется из аргинина с участием синтазы оксида азота. Это объясняет, почему содержание орнитина и цитруллина в плазме у кур намного ниже, чем у свиней (Wu, 2018; He et al., 2021).

В организме кур происходит образование *de novo* семи протеиногенных аминокислот (аланин, аспарагин, аспартат, глутамат, глутамин, глицин и серин), а также клеточно- и тканеспецифичный синтез некоторых непротеиногенных аминокислот (например, таурин и γ -аминобутират) (Wu, 2013; He et al., 2021). У цыплят, выращиваемых на стандартных

рационах, глицин и пролин синтезируются в количестве, недостаточном для удовлетворения их метаболических потребностей (Baker, 2009; He et al., 2021), поэтому эти две аминокислоты классифицируются как незаменимые аминокислоты для птиц (Wu, 2009; He et al., 2021). Известно, что глутамат является основным возбуждающим нейромедиатором в центральной нервной системе (He, Wu, 2020). Трансаминирование аминокислот с разветвленной цепью (лейцин, изолейцин и валин) с α -кетоглутаратом под действием соответствующих трансаминаз приводит к образованию глутамата, который амидируется аммиаком АТФ-зависимой глутаминсинтетазой. Глутамат также трансаминируется с пируватом или оксалоацетатом под действием глутамат-пируват-трансаминазы и глутамат-оксалоацетат-трансаминазы с образованием аланина и аспартата, соответственно. Аспарагин синтезируется из аспартата и глутамина АТФ-зависимой аспарагинсинтетазой. Следует отметить, что α -кетоизокапроат (α -кетокислота лейцина) может ингибировать протеолиз в скелетных мышцах у кур (Nakashima et al., 2007, 2008). Скелетные мышцы, составляющие 40–45% от массы тела, являются основным местом синтеза глутамата, глутамина и аланина у кур (Wu et al., 1989). Глутамин является наиболее распространённой свободной α -аминокислотой в плазме крови и в икроножной мышце (скелетной мышце) у кур. Печень птицы также является активным органом для синтеза глутамата, аспартата и аланина, но вносит незначительный вклад в синтез глутамина из-за его использования для синтеза мочевой кислоты (основной путь детоксикации аммиака у птиц) в физиологических условиях (He et al., 2021).

В рационах растительного происхождения наблюдается дефицит глицина и пролина в отношении биосинтеза белка у кур (Hou et al., 2019; Li, Wu, 2020; He et al., 2021). Было установлено, что типичные рационы на основе кукурузы и соевого шрота для цыплят-бройлеров в возрасте от 7 до 14 и от 35 до 42 дней обеспечивают 31 и 28% глицина, необходимого для набора массы и образования мочевой кислоты в организме, соответственно. Количество глицина, используемого для синтеза креатина, пуринов, глутатиона, гиппурата и гема, а также для окисления до CO_2 и воды (0,91 и 0,36 г глицина/кг массы тела в сутки у 7-14 у цыплят-бройлеров в возрасте от 35 до 42 дней, соответственно) составляет 20% от его потребности для прироста массы тела и выработки мочевой кислоты (Wang et al., 2013; He et al., 2021). Потребность во всех глицин-зависимых метаболических путях составляет 5,5 и 2,2 г глицина/кг массы тела в сутки у цыплят-петушков в возрасте от 7 до 14 и от 35 до 42 дней, соответственно, т.е. рационы обеспечивали поступление 26 и 23% глицина, необходимого цыплятам-бройлерам в возрасте от 7 до 14 дней и от 35 до 42 дней, соответственно. Таким образом, в организме быстрорастущей птицы должно ежедневно синтезироваться не менее 74-76% необходимого количества глицина, как и у поросят (Wang et al., 2014; He et al., 2021). Глицин синтезируется эндогенно из треонина, серина (через глюкозу и глутамат) и 4-гидроксипролина (продукта деградации коллагена), в основном, в печени, почках и скелетных мышцах (Li, Wu, 2018). Глицин образуется из серина в печени и почках под действием серингидроксиметилтрансферазы, из треонина в печени и из 4-гидроксипролина почти во всех тканях (Wu et al., 2019; Hu et al., 2022). Из-за небольшого количества холина в рационе, он является второстепенным источником глицина в организме.

Глицин является наиболее распространённой аминокислотой в организме кур (Wu, 2013). Он необходим для синтеза глутатиона (наиболее распространённого низкомолекулярного антиоксиданта), гема (компонента гемоглобина, миоглобина и гемсодержащих ферментов) и билирубина (транспортного средства для выведения железа из организма (Hodkovicova et al., 2023). Глицин также оказывает влияние на экспрессию протеаз, ингибируя деградацию белка в скелетных мышцах у кур (Nakashima et al., 2008); он является основным тормозным нейромедиатором в системах, регулирующих моторные функции животных (He, Wu, 2020; Hodkovicova et al., 2023). Помимо глицина, у высокопродуктивных

кур синтезируется количество пролина, недостаточное для удовлетворения физиологических потребностей (Baker, 2009).

Катаболизм аминокислот

В настоящее время известно, что у млекопитающих (например, у крыс, свиней и человека) не все переваримые аминокислоты попадают в порталную циркуляцию, а отдельные протеиногенные аминокислоты, присутствующие в просвете тонкой кишки, подвергаются катаболизму под действием энтероцитов и кишечной микробиоты. У млекопитающих из всех аминокислот артериальной крови только глутамин всасывается в тонкой кишке в постабсорбционном состоянии (Wu, 2013). Это связано с тем, что базолатеральная мембрана энтероцита экспрессирует транспортеры глутамина, но не экспрессирует или имеет низкий уровень транспортеров для других аминокислот. У взрослых крыс и молодых свиней тонкий кишечник поглощает около 30% глутамина, но не поглощает глутамат или аспартат из артериальной крови в постабсорбционном состоянии (Wu et al., 1998; He et al., 2021). Неизвестно, свойственно ли это и для домашней птицы. Для решения этой важной проблемы можно использовать методы как *in vivo* (например, наложением канюли на тощей кишке), так и *in vitro* (например, с использованием камеры Уссинга).

У птиц имеется ткане- и клеточноспецифическая система, расщепляющая все двадцать протеиногенных аминокислот с образованием аммиака и соответствующих им углеродных скелетов, таких как пируват, оксалоацетат и α -кетоглутарат (Wu, 2013). Например, аспарагин в тонком кишечнике расщепляется незначительно (Porteous, 1980), но эта аминокислота гидролизуется аспарагиназой в печени и почках кур до аспартата и аммиака (Coon, Balling, 1984). За исключением аминокислот с разветвленными цепями (BCAA), у птиц в печени инициируется и завершается катаболизм этих аминокислот с образованием аммиака. Этот орган имеет ограниченную способность трансаминировать ВСАА из-за низкой активности трансаминаз ВСАА в физиологических условиях. Напротив, скелетные мышцы у кур преобразуют ВСАА и α -кетоглутарат в соответствующие α -кетокислоты (т.е. α -кетокислоты с ВСАА) и глутамат (Wu, Thompson, 1987). Как отмечалось ранее, нейтральные аминокислоты глутамин и аланин образуются из глутамата, выполняя функцию межорганного транспорта атомов углерода и азота аминокислот. Во внепеченочных тканях, таких как скелетные мышцы, тонкий кишечник и сердце, некоторые ВСАА подвергаются окислительному декарбоксилированию, но большая часть из них высвобождается в кровоток. Печень является основным органом, поглощающим ВСАА из крови для окисления до CO_2 , синтеза глюкозы (за исключением лейцина) и кетогенеза. Ткани птиц обладают способностью превращать цитруллин в аргинин под действием аргининсукцинатсинтазы и лиазы и орнитин в α -кетоглутарат с участием орнитинаминотрансферазы и пирролин-5-карбоксилатдегидрогеназы, соответственно. Последний преимущественно экспрессируется в печени. Таурин у животных (в т.ч. у домашней птицы) катаболизируется с небольшой скоростью и продукты его распада выводятся из организма в виде желчных солей с помётом (He et al., 2021).

В отличие от млекопитающих, печень птиц характеризуется низкой активностью фосфат-активируемой глутаминазы (Coon, Balling, 1984; Watford, Wu, 2005; He et al., 2022), так что гидролиз глутамина до глутамата и аммиака в этом органе ограничен. Как и у млекопитающих (Wu et al., 1991), в скелетных мышцах у кур экспрессируется глутаминаза, обеспечивающая распад глутамина (Wu et al., 1998). Низкая активность печеночной глутаминазы компенсируется синтезом мочевиной кислоты из аммиака по пути образования глутамина и пуриновых нуклеозидов в печени (Wu, 2013). Отмечается, что аденозин и гуанозин образуются не только из глутамина, но и из глицина, аспартата, формиата, рибозо-5-фосфата, бикарбоната и АТФ. По сравнению с уреагенезом у млекопитающих, у птиц при

образовании мочевой кислоты требуется больше энергии на удаление одной молекулы аммиака, что приводит к выделению большего количества тепла. Это частично объясняет, почему скорость основного обмена и температура тела у птиц выше, чем у млекопитающих (например, у свиней, крыс и людей). Поскольку аммиак токсичен для центральной нервной системы, он элиминируется у птиц посредством производства мочевой кислоты, а также синтеза глутамина и глутамата (He et al., 2021).

Физиологически важными продуктами катаболизма аминокислот в клетках животных являются полиамины (путресцин, спермидин и спермин). Эти вещества необходимы для синтеза ДНК и белков и, следовательно, для быстрого роста и развития животных (Agostinelli, 2020; Igarashi et al., 2020; Latour et al., 2020). Однако метаболические пути синтеза полиаминов в тканях у птиц изучены недостаточно. У кур экспрессия аргиназы относительно низкая, а пирролин-5-карбоксилатсинтаза отсутствует во всех тканях (Wu et al., 1995). В настоящее время мало данных о роли пролиноксидазы (РОХ) в отношении синтеза полиаминов в тканях птиц. Недавно было обнаружено, что активность аргиназы и РОХ присутствует только в митохондриальной фракции почек у цыплят в возрасте от 0 до 21 суток (Pari et al., 2017; Furukawa et al. 2018). Активность почечной РОХ была выше на 7-й день, чем на первый, но в течение этого периода не было обнаружено никаких изменений в активности почечной аргиназы. Наблюдались возрастные изменения у кур в синтезе ^{14}C -путресцина, ^{14}C -спермидина и ^{14}C -спермина из $[\text{U-}^{14}\text{C}]$ аргинина или $[\text{U-}^{14}\text{C}]$ пролина в почках. Интересно, что концентрация путресцина, спермидина и спермина в плазме крови у кур была примерно в 10, 100 и 10 раз выше, соответственно, чем у млекопитающих, при этом в почках и в плазме крови она была выше на 7-й день, чем на первый, с последующим снижением на 21-й и 42-й дни (He et al., 2021). Таким образом, результаты этого исследования показывают, что полиамины синтезируются у кур в почках из аргинина под действием аргиназы, пролин — с участием пролиноксидазы, при этом полиамины, высвобождаемые из почек в кровь, поступают во внепочечные ткани. Эти новые знания помогают лучше понять физиологические механизмы синтеза и катаболизма аминокислот, в частности аргинина и пролина у птиц.

Тканеспецифические особенности метаболизма глутамата и глутамина

Глутамат у кур не только служит энергетическим субстратом для энтероцитов, но он также является поставщиком углерода и азота в биосинтезе некоторых аминокислот. За инициацию деградации глутамата могут быть ответственны, главным образом, глутаматтрансаминазы, а не глутаматдегидрогеназа (Wu, 2022). Было показано, что у кур скорость поступления в энтероциты для глутамина была выше, чем для пролина, серина, глутамата, аспартата, аспарагина и глюкозы при концентрации в среде 2,5 мМ для каждой аминокислоты и 5 мМ для глюкозы (Porteous, 1980), при этом скорость поступления для глутамата составляла лишь 20% от таковой для глюкозы. У растущих кур энтероциты характеризуются низкой активностью глутаминазы, ограниченной способностью утилизировать эту аминокислоту (Wu et al., 1995) и низкой скоростью катаболизма глутамина (Wu et al., 2018), при этом интенсивно распадаются глутамат и аспартат, в основном, под действием трансаминаз, обеспечивающих значительную долю продукции АТФ (Wu et al., 2018). Это фундаментальное исследование очень важно, поскольку энергетический обмен является основой жизни (He et al., 2021). В недавних исследованиях показано, что темп окисления глутамина, аспартата, аланина, пропионата, бутирата и пальмитата у цыплят всех возрастных групп значительно ниже, по сравнению с глутаматом. В целом, эти результаты показывают, что глутамат является основным метаболическим топливом в энтероцитах у цыплят в возрасте до 42 дней (He et al., 2022).

В скелетных мышцах глутамат и глутамин у кур могут синтезироваться и распадаться, при этом внутриклеточный глутамин-глутаматный цикл регулирует высвобождение глутамина из этого органа (Wu et al., 1991). Скорость окисления глутамата в мышцах обычно ниже, чем скорость синтеза глутамина из глутамата (Wu, Thompson, 1987). У кур скорость окисления глутамата и глутамина выше в грудных мышцах (в основном, в гликолитических волокнах), чем в мышцах ног (в основном, в окислительных волокнах) (Wu et al. 1991, 1998). Это объясняет, почему в грудных мышцах концентрация глутамина значительно ниже, чем в мышцах конечностей. Кроме того, активный метаболизм обеих аминокислот происходит в печени, тонком кишечнике, головном мозге и почках (Watford et al., 1981; Smith, Campbell, 1983; Tinker et al., 1986; Watford, Wu, 2005; He et al., 2021). Синтез глутамина из глутамата имеет физиологическое значение для элиминации свободного аммиака в крови и других тканях.

В тонком кишечнике у птиц глутамин и фруктозо-6-фосфат выполняют функцию субстрата для синтеза глюкозамин-6-фосфата и, следовательно, гликопротеинов (включая муцины и мембранные рецепторы) (Wu, 2013). Кроме того, глутамин способен активировать мишень сигнального пути рапамицина, стимулируя синтез тканевых белков и рост животных. Из-за ограниченной активности глутаминазы и большого содержания глутамина в обычных кормах для рационов птицы, концентрация глутамина в плазме крови у кур составляет около 1 мМ, что вдвое превышает его концентрацию у млекопитающих (Wu, 2018). Напротив, концентрация глутамата в плазме крови у домашней птицы относительно низкая (<100 мкМ), хотя глутамат присутствует в большом количестве в обычных кормах для домашней птицы. Это можно объяснить высокой скоростью окисления и утилизации глутамата в энтероцитах у кур (He et al., 2018), что также характерно для крыс, человека (Reeds et al., 2000), свиней (Hou, Wu, 2018) и рыб (Li et al., 2020). Вполне вероятно, что глутамат используется у домашней птицы в качестве субстрата для синтеза глутатиона в кишечнике (Porteous, 1980).

Кроме того, глутамат является важным субстратом для синтеза глутатиона, аспартата и аланина в тонком кишечнике (Beaumont, Blachier, 2020; Wu, 2022). Эти физиологические процессы частично объясняют интенсивное использование пищевого глутамата куриными энтероцитами. Поскольку артериальный глутамат не поглощается энтероцитами, пищевой глутамат играет важную роль в поддержании целостности кишечника и здоровья цыплят, исполняя роль основного метаболического топлива и, возможно, других функций (например, синтеза глутатиона в клетках слизистой оболочки) (Yang, Liao, 2019; Wu, 2021). В другом исследовании (He et al., 2019; He et al., 2021) рекомендовали оптимальное соотношение количества глутамата и лизина в рационах бройлеров в возрасте до 42 дней на уровне 1,78. При этом количество переваримого лизина в 1 кг СВ корма составляло 1% для цыплят-бройлеров обоего пола в возрасте до 21 дня. Для цыплят-бройлеров обоего пола в возрасте 21 и 42 дней усвояемость лизина (% усвоенного лизина от потреблённого) составляла 0,89 и 0,84%, соответственно. Глутамат – одна из наиболее распространённых аминокислот в белках у человека и кур (He et al., 2021). Таким образом, синтез *de novo* глутамата должен быть активным, чтобы обеспечить у цыплят необходимое количество глутамата для синтеза белка во внекишечных тканях.

По данным недавних исследований (He et al., 2021, 2022) можно сделать несколько выводов: 1) глутамат является основным субстратом для генерации энергии в энтероцитах у цыплят после вылупления; 2) окисление других аминокислот (глутамина, аспартата и аланина) энтероцитах у кур ограничено; 3) вклад окисления глюкозы в продукцию АТФ в энтероцитах второй по величине среди всех тестируемых субстратов; 4) энтероциты у кур имеют ограниченную способность расщеплять жирные кислоты, при этом окисляется больше жирных кислот с длинной цепью, чем с короткой. Поскольку энтероциты у кур не поглощают глутамат из артериальной крови, по результатам проведенных исследований можно

заклучить, что глутамат, поступающий с кормом, необходим у кур для поддержания функций тонкого кишечника. Это также имеет большое значение для совершенствования рационов питания, поддержания здоровья тонкого кишечника и всего организма цыплят в период после вылупления.

Глутамин у кур поступает из артериальной крови в печень с более высокой скоростью, чем после кормления, а глутамат, напротив, после потребления корма поглощается более активно. Поглощение глутамата печенью является самым высоким среди изученных аминокислот, включая глутамин, аргинин, аланин и аспартат (Tinker et al., 1986). В связи с низкой активностью глутаминазы в печени, у кур глутамин используется преимущественно для синтеза пуриновых и пиримидиновых нуклеотидов. Пурин может в дальнейшем превращаться в мочевую кислоту, которая является важным антиоксидантом для птиц (Fang et al., 2002). Напротив, печень кур может легко расщеплять глутамат; при этом углеродный скелет глутамата, в основном, превращаются в CO_2 и воду. Это связано с тем, что в гепатоцитах птиц фосфоенолпируваткарбоксикиназа локализована исключительно в митохондриях и, следовательно, глутамат не превращается в глюкозу в этих клетках в условиях натошак или после потребления пищи (Watford et al., 1981). Этот аспект метаболизма аминокислот в печени у птиц отличается от такового у млекопитающих.

В отличие от свиней (Hou, Wu, 2018), почки кур после потребления пищи поглощают из артериальной крови глутамин, но не глутамат (Tinker et al., 1986). При длительном (6-дневном) голодании почки кур не усваивают как глутамин, так и глутамат (Tinker et al., 1986). В почечных канальцах птиц фосфоенолпируваткарбоксикиназа присутствует как в цитозоле, так и в митохондриях, что позволяет производить глюкозу из глутамата как в условиях после потребления пищи, так и натошак (Watford et al., 1981). Это важно для регуляции гомеостаза глюкозы у птиц (Wu, 2018; He et al., 2021). В условиях повышенной кислотности активность почечной глутаматдегидрогеназы в почках повышается, при этом аммиак, полученный из глутамата, способствует улучшению регуляции кислотно-щелочного баланса во всём организме (Curthoys, Watford, 1995).

Взаимосвязь факторов аминокислотного питания, продуктивности, антиоксидантного статуса и неврологических функций

Показатели роста. Цыплята растут быстро, темп синтеза белка в скелетных мышцах и скорость роста у них существенно зависят от уровня потребления аминокислот с кормом (Baker, 2009; Кун, 2011; Corzo et al., 2014; Буряков, Алешин, 2018; Еримбетов и др., 2020; Kidd et al., 2021; Буряков и др., 2021; He et al., 2021). Кроме того, скорость роста также связана с накоплением аминокислот (особенно таурина, γ -аминобутират, глутамат и глутамин) в тканях, включая скелетные мышцы и мозг (Tomonaga et al., 2004, 2005). Из-за различий в генотипе, окружающей среде и составе рациона современные породы кур более требовательны к уровню и соотношению аминокислот в корме, чем те, которые использовались 30 лет назад (Bailey, 2020).

В связи с невысоким темпом синтеза глутамина из аргинина и пролина, обусловленным ограниченной активностью аргиназы (Klain, Johnson, 1962) и пролиноксидазы (Furukawa et al., 2018), уровень потребления глутамина с кормом у кур имеет большое значение для здоровья (в том числе кишечника) и роста птиц, особенно в условиях стресса (Awad et al. 2014, 2015). В подтверждение этого положения свидетельствуют данные о том, что кормовые добавки глутамина и глутамата стимулируют синтез белка в мышцах и повышают скорость роста у цыплят-бройлеров (Li et al., 2010). Это согласуется с сообщением о том, что глутамин стимулирует синтез белка и ингибирует протеолиз в скелетных мышцах цыплят *in vitro* (Wu, Thompson, 1990). Совместное добавление глутамата и глутамина снижало катаболизм белка в мышцах у цыплят-бройлеров, подвергшихся тепловому стрессу (He et al., 2021). Аналогично, добавка глутамина в дозе 0,2, 0,4 или 0,8% в рацион на основе кукурузы и сои

для кур-несушек, содержащихся при температуре 25-30 °С, улучшала морфологическую структуру тканей тонкого кишечника и яйцевода, оптимизировала уровни в крови лютеинизирующего гормона, фолликулостимулирующего гормона, трийодтиронина и тетраiodтиронина и показатели яйценоскости (Dong et al., 2010).

Кормовая добавка глутамин в дозе 0,5 или 1% у бройлеров, выращиваемых в условиях жаркого климата (30-34°C), улучшала потребление корма, морфологическую структуру тканей, прирост живой массы (Hu et al., 2016a), водоудерживающую способность, влажность и цвет мяса (Hu et al. 2016b). В целом, результаты исследований показывают, что кормовые добавки глутамин у бройлеров могут эффективно смягчить вредное воздействие теплового стресса за счёт повышения антиоксидантного статуса и улучшения показателей роста (Ncho et al., 2023). В то же время, эти результаты подтверждают положение о том, что растущие цыплята не могут синтезировать достаточное количество глутамин для удовлетворения физиологической потребности для роста и развития.

Помимо глутамата и глутамин, сохраняется интерес к проблеме удовлетворения потребности цыплят в незаменимых аминокислотах. Добавка лизина или метионин в рацион для бройлеров в возрасте от 21 до 42 дней повышала скорость роста за счёт сдвигов в структуре метаболических потоков, а также полигенных и плеiotропных связей (Zhai et al., 2016). В другом исследовании было показано, что добавка лизина и метионин в рацион с низким содержанием сырого белка улучшает показатели конверсии корма, роста и развития при высоком уровне экспрессии генов иммунитета, таких как MUC2 (Lee et al., 2020). Добавка лизина (Zarghi et al., 2020) или триптофана (Mund et al., 2020) в количестве, превышающем рекомендации (National Research Council. Nutrient Requirements of Chickens. Washington: National Academies Press, 2012) оказали положительное влияние на показатели роста, развития тканей, иммунные реакции и антиоксидантный статус у цыплят-бройлеров. Показано, что добавка триптофана может влиять на секрецию гормонов, развитие иммунных органов, количество мяса и яиц, а также их качество у домашней птицы, выращиваемой в стрессовых условиях (Fouad et al., 2021). При этом снижение уровня сырого протеина в рационе на 1-2% по отношению к рекомендуемому уровню не оказало негативного влияния на показатели роста, на фоне минимального влияния на гематологические маркеры состояния здоровья и умеренных изменений гистоструктур двенадцатиперстной кишки, печени и почек. Увеличение содержания лизина в рационе на 10% от рекомендуемого уровня улучшало показатели роста, состояния здоровья и гистоструктур двенадцатиперстной кишки, печени и почек у цыплят-бройлеров (Mousa et al., 2023). С другой стороны, чрезмерное добавление триптофана увеличивало риск повышения давления в лёгочной артерии и её плексиформного поражения (Kluess et al., 2012). Поэтому необходимо соблюдать осторожность при составлении рационов, сбалансированных по аминокислотам для цыплят.

Повышение уровня аминокислот (лизина, серусодержащих аминокислот, треонин, валин, изолейцин, аргинин и триптофан) в рационе бройлеров оказывало положительное влияние на эффективность использования корма и выход грудных мышц при одновременном снижении массы жировых отложений (Johnson et al., 2020). Интересно, что хотя добавка метионин в дозе 0,5 и 0,43% для рационов стартера и откорма, соответственно, была достаточной для поддержания роста цыплят-бройлеров с нормальной массой при вылуплении, этого не наблюдалось для цыплят с низкой массой *вывода*. Добавка DL-метионин в дозе 0,1% у цыплят с низкой инкубационной массой увеличивала среднесуточный прирост живой массы, потребление пищи и рост грудных мышц (Wen et al., 2014). По мнению авторов, положительное влияние кормовых добавок DL-метионин может быть опосредовано увеличением синтеза IGF-I, а также экспрессией генов в системах TOR/4EBP1 и FOXO4/атрогин-1.

По данным исследований на крысах (Jobgen et al., 2009) и свиньях (Tan et al., 2009), аргинин снижает накопление белого жира. Добавка аргинина в количестве от 0,25 до 1,0% в возрасте от 21 до 42 дней уменьшала у бройлеров отложение брюшного жира при отсутствии негативного влияния на вкус или качество мяса (Fouad et al., 2013). К основным механизмам действия добавки аргинина относят снижение экспрессии липогенных генов в печени и жировой ткани в брюшной полости (Pirsaraei et al., 2017), улучшение биохимических и структурных профилей крови (Oso et al., 2017) и функций иммунных органов (Oso et al., 2017) и повышение общего иммунитета, о чём свидетельствует улучшение иммуносупрессии у цыплят, инокулированных вирусом инфекционной бурсальной болезни (Tan et al., 2015), снижение маркеров окислительного стресса и воспаления (Yazdanabadi et al., 2020), а также уменьшение количества сальмонелл в тонком кишечнике (Oso et al., 2017).

Благодаря доступности недорогих кормовых аминокислот, применение комбинаций нескольких аминокислот в одной добавке используется для улучшения показателей роста цыплят. Например, добавка глицина и треонина улучшала показатели роста цыплят-бройлеров в возрасте от 21 до 35 дней, которых кормили рационами, основанными исключительно на кормах растительного происхождения с низким уровнем белка (Ospina-Rojas et al., 2013).

Антиоксидантные и противовоспалительные реакции. Глицин, аргинин, глутамин, метионин, цистеин, триптофан, пролин, таурин и креатин обладают антиоксидантными и противовоспалительными функциями у животных, включая кур (Sestili et al., 2011; Wu, 2013; He et al., 2021). Показано, что таурин оказывает антиоксидантное действие в двенадцатиперстной кишке и снижает в ней воспалительные процессы, вызванные липополисахаридами, у кур за счёт улучшения проницаемости митохондриальных мембран и функции бокаловидных клеток (Xiao et al., 2018). Антиокислительные свойства таурина также защищают кардиомиоциты от окислительного повреждения; кормовая добавка таурина повышала уровни антиоксидантных факторов (например, глутатиона, супероксиддисмутазы и глутатионпероксидазы) и ингибировала апоптоз в кардиомиоцитах бройлеров с гипертрофией правого желудочка (Li et al., 2020). Добавка хелатов глицин-цинка в рацион цыплят-бройлеров повышала антиоксидантный статус в скелетных мышцах и снижала концентрацию малонового диальдегида (продукта перекисного окисления липидов), улучшая качество мяса (Winiarska-Mieczan et al., 2020).

Неврологические функции и потребление корма. Известно, что аминокислоты участвуют в регуляции неврологических функций у животных (He, Wu, 2020). Интрацеребровентрикулярная инъекция L-пролина ингибировала спонтанную активность и улучшала дозозависимым образом состояние цыплят во время сна (Hamasu et al., 2009). Седативный и снотворный эффект, вызываемый L-пролином, опосредуется рецепторами N-метил-D-аспартата (NMDA) (Hamasu et al., 2010). Показано, что L-серин, L-аспарагиновая кислота, D-аспарагиновая кислота, L-триптофан, D-пролин, L-пролин, L-глутамин, глутатион или креатин подавляют спонтанную активность и ослабляют неблагоприятные неврологические эффекты стресса у цыплят (Asechi et al., 2006; Erwan et al., 2012, 2014; Yoshida et al., 2013; Tomonaga, Furuse, 2020; Usiello et al., 2020; Holeček, 2023). Однако механизмы, ответственные за седативный эффект этих аминокислот, различны. В частности, ингибирование L-серином эффектов стресса, вызванного групповым разделением, опосредуется рецепторами γ -аминобутирата A, L-аспарагиновая кислота вызывает седативный и снотворный эффект через NMDA-рецепторы, тогда как L-пролин, D-пролин и глутамат оказывают те же эффекты через NMD, глицин и NMDA плюс AMPA-рецепторы, соответственно. Напротив, D-аспарагиновая кислота снижает реакцию на стресс за счёт одновременного участия других рецепторов, помимо рецептора NMDA. Полученные данные указывают на важную роль этих аминокислот в функционировании нервной сети, поведении

и потреблении пищи (Tran et al., 2019). В других исследованиях показано, что интрацеребровентрикулярная инъекция L-лейцина увеличивает потребление корма у неонатальных цыплят, в то время как два других ВСАА или α -кетоизокапроат не оказывали никакого эффекта (Izumi et al., 2004).

Введение интрацеребровентрикулярно таурина вызывает сдвиги концентрации свободных аминокислот в мозге и плазме крови, что может играть роль в терморегуляции, потреблении пищи и реакции на стресс у цыплят. Таурин активирует дофамин- β -гидроксилазу и триптофангидроксилазу с образованием норадреналина и серотонина и его метаболита 5-гидроксииндолуксусной кислоты, а затем вызывает гипотермию у цыплят (Elhussiny et al., 2022; Elhussiny et al., 2023). Интрацеребровентрикулярные инъекции L-орнитина, карнозина, L-гистидина, β -аланина и гистамина снижают у неонатальных цыплят потребление корма (Kawakami et al., 2000; Tomonaga et al., 2004; Tran et al., 2016), а влияние L-пролина на потребление корма варьировало в зависимости от статуса кормления. Так, интрацеребровентрикулярная инъекция L-пролина стимулировала потребление корма в условиях свободного доступа, но снижала его потребление в состоянии голодания (Haraguchi et al., 2007). Чтобы воплотить эти выявленные закономерности в практику кормления продуктивной птицы, следует провести исследования, включающие в себя добавление в рацион одной или нескольких аминокислот (He et al., 2021).

Пересмотр концепции идеального белка в питании птицы

Процессы роста у птицы характеризуются не только отложением белка, но и повышением уровня свободных аминокислот в тканях. Так, свободный глутамат, глутамин, аспартат и аспарагин могут составлять значительную долю от общего количества аминокислот в организме, поэтому ими не следует пренебрегать при оценке потребностей в аминокислотах (Wu, 2013; He et al., 2021). Концепция «идеального белка» сыграла основополагающую роль в развитии аминокислотного питания цыплят за последние 70 лет, однако в ней не учитывалась роль тканеспецифических особенностей метаболизма аминокислот (ввиду недостаточности аналитических инструментов в 1950–1970-х гг.). В настоящее время признано, что концепция «идеального белка» имеет существенные недостатки, поскольку она игнорирует роль заменимых аминокислот, лимитирующих продуктивность в большом диапазоне условий питания (Wu, 2014; He et al., 2021). Начиная с конца 1950-х гг., была начата разработка концепции идеального белка (оптимального соотношения и уровня аминокислот в корме) для кур (Glista et al., 1951; Fisher, Scott, 1954). Эта концепция касалась только незаменимых аминокислот, без учёта заменимых. Ранние попытки определить идеальный белок были основаны на составе незаменимых аминокислот в казеине и куриных яйцах, но они оказались безуспешными, отчасти из-за дисбаланса и чрезмерного количества многих незаменимых аминокислот. Через несколько лет на основе данных по аминокислотному составу белка тушек цыплят смоделировали профиль аминокислот, пересмотрев структуру пищевых незаменимых аминокислот в идеальном белке (Klain et al., 1960). Улучшение показателей роста бройлеров было достигнуто с помощью пересмотренной модели идеального белка, но она, основном, оставалась неудовлетворительной.

Впоследствии смесь четырёх аминокислот (цистин, глицин, пролин и глутаминовая кислота), которые синтезируются у птицы из метионина или других аминокислот и ранее считались заменимыми в питании кур, была использована в рекомендациях по питанию для достижения лучших результатов по показателям роста бройлеров (Graber, Baker, 1973). Обширные исследования в 1960-х и 1970-х гг. завершились созданием нескольких версий «стандарта требований к аминокислотам для цыплят» в течение первых трёх недель после вылупления (Sasse, Baker, 1973). Общими чертами рекомендованных стандартов

потребностей цыплят в незаменимых аминокислотах является то, что рационы включали все протеиногенные незаменимые аминокислоты, которые не синтезируются у птицы *de novo*, и несколько аминокислот (глутаминовая кислота, глицин и пролин), которые в разной степени синтезируются птицами *de novo*. При этом отсутствовали какие-либо данные исследований по аланину, аспартату, аспарагину, глутамину и серину (He et al., 2021).

Поскольку содержание пролина с оксипролином, а также глутамата, глутамина, аспартата и аспарагина в организме кур в то время не было известно, относительно небольшое количество пролина в рекомендуемом идеальном белке устанавливалось лишь произвольно, и при составлении рационов не учитывалось количество глутамина, аспартата или аспарагина, которых в организме много (Wu, 2013). Напротив, очень большое количество глутаминовой кислоты (в 13 раз превышающее количество лизина в модифицированном стандарте (Sasse, Baker, 1973) было использовано по умолчанию для удовлетворения общей потребности в «неспецифическом азоте аминокислот». Однако исследователи Университета шт. Иллинойс не ответили на ключевые вопросы относительно того, выполняет ли глутаминовая кислота эту роль и может ли избыток глутаминовой кислоты мешать транспортировке, метаболизму и использованию других аминокислот у кур. Возможно, из-за этих опасений и публикации NRC (1994) о потребностях птицы в питательных веществах, Baker (1997) исключил глутаминовую кислоту, глицин или пролин из идеального белка для рациона цыплят-бройлеров в возрасте от 0 до 56 дней в предложенном варианте идеальных соотношений аминокислот для птиц. С позиций современной науки, это, конечно, отражает недостаточное понимание особенностей аминокислотного питания у продуктивной птицы в прежние времена (He et al., 2021). Последние достижения в области исследований питания показывают, что потребности в определённых заменимых аминокислотах у кур и свиней варьируют в зависимости от физиологического статуса и условий окружающей среды (Wu, 2014, 2018; He et al., 2021). Эти заменимые аминокислоты в настоящее время считаются условно незаменимыми и играют существенную роль в поддержании здоровья, оптимальной скорости роста и потенциала яйценоскости цыплят. Таким образом, достаточное количество определённых заменимых аминокислот в рационе имеет существенное значение для повышения эффективности производства птицы и яиц.

Состав аминокислот в рационах отличается от такового в белках скелетных мышц у цыплят-бройлеров, поскольку аминокислоты, поступающие с кормом, катаболизируются в тканях животных в разной степени, и некоторые из них синтезируются в разных тканях с разной скоростью (Wu, 2013). Как отмечалось ранее, при лабораторном анализе содержания аминокислот в тушке следует определять, помимо незаменимых, также и те заменимые аминокислоты (например, глутамат и глутамин), которые присутствуют в фонде общих аминокислот в высоких концентрациях, а также глицин и пролин (наиболее распространённые аминокислоты в организме). С учётом последних достижений в области азотистого питания и метаболизма аминокислот, в частности, функциональных, были предложены величины оптимального соотношения доступных для усвоения аминокислот в рационах для выращивания цыплят-бройлеров на различных фазах роста (Wu, 2014).

Потребность в таких разработках актуализируется в связи с получением многочисленных данных о том, что все продуктивные животные (включая птицу) имеют высокую потребность в поступлении с кормом глутамата, глутамина, глицина и пролина. Эти аминокислоты распространены в переработанных источниках кормов животного происхождения, таких как кровяная мука, перьевая мука, мясокостная мука жвачных и побочные продукты переработки птицы (Li et al., 2011). Кроме того, гидролизованная перьевая мука является богатым источником глицина и пролина в питании кур. Напротив, корма растительного происхождения содержат относительно низкое содержание как глицина, так и пролина (Hou et al. 2019; Li, Wu 2020). Куры-несушки особенно нуждаются в

глутамине, лейцине, глутамате, пролине, аспартате, аргинине и глицине, поскольку эти аминокислоты в большом количестве содержатся в организме несушек и в яйце. При включении в рационы кур-несушек 4-оксипролина (предшественника глицина) или таурина (продукта катаболизма цистеина) может быть снижено содержание в рационе глицина и цистеина, соответственно (He et al., 2021).

Ожидается, что рекомендация по оптимальному соотношению аминокислот в рационе кур, разработанная исследователями Техасского университета A&M (Wu, 2014), позволит снизить содержание белка в рационе, повысить эффективность использования питательных веществ и продуктивные показатели птицы при одновременном снижении загрязнения азотом окружающей среды. Разработанные в последние годы новые концептуальные подходы в решении проблем аминокислотного питания продуктивных животных широко используется во всем мире в практике кормления птицы (например, Badawi et al., 2019; Belloir et al., 2017; Chrystal et al., 2020; Dessimoni et al., 2019; Liu et al., 2016; Refaie et al., 2017).

Заключение

Многие аминокислоты, традиционно не относящиеся к незаменимым, в том числе, глутамин, глутамат, пролин, глицин и аргинин, помимо их нутритивной ценности, имеют и большое функциональное значение, поэтому достаточное поступление их с кормом необходимо для обеспечения высокой продуктивности и поддержания здоровья продуктивных животных, в том числе цыплят, бройлеров и кур-несушек. Предложенные в последние годы варианты нормирования аминокислотного питания птицы с учётом оптимального количества и соотношения аминокислот в рационе, позволяют снизить содержание белка в рационе, повысить эффективность использования питательных веществ и продуктивные показатели при одновременном снижении загрязнения азотом окружающей среды. Потребность в таких разработках актуализируется в связи с получением многочисленных данных о том, что все продуктивные животные (включая птицу) имеют высокую потребность в поступлении с кормом глутамата, глутамина, глицина и пролина. Эти аминокислоты распространены в переработанных источниках кормов животного происхождения, таких как кровяная мука, перьевая мука, мясокостная мука жвачных и побочные продукты переработки птицы. Развитие в дальнейших исследованиях новой концепции аминокислотного питания может обеспечить необходимую основу для качественного и количественного анализа физиологической потребности в аминокислотах и совершенствования принципов нормирования питания всех видов продуктивных животных.

Список литературы

1. Буряков Н.П., Щукина С.А., Горст К.А., Гайваронская С.А. Применение добавки аминокислоты валина в фазовых рационах для цыплят-бройлеров. // Вестник биотехнологии. 2021. № 1. С. 1-12.
2. Буряков Н.П., Алешин Д.Е. Оптимизация рационов кормления цыплят-бройлеров. // Доклады ТСХА. 2018. Выпуск 290. Ч. 3. С. 131-133.
3. Еримбетов К.Т., Обвинцева О.В., Соловьева А.Г., Федорова А.В., Земляной Р.А. Сигнальные пути и факторы регуляции синтеза и распада белков в скелетных мышцах (обзор). // Проблемы биологии продуктивных животных. 2020. № 1. С. 24-33.
4. Кун К. Идеальное аминокислотное соотношение в рационах бройлеров. // Комбикорма. 2011. № 4. С. 65-70.
5. Agostinelli E. Biochemical and pathophysiological properties of polyamines. // Amino Acids. 2020 Vol. 52. nr 2. P. 111-117. doi: 10.1007/s00726-020-02821-8.
6. Asechi M., Tomonaga S., Tachibana T. et al. Intracerebroventricular injection of L-serine analogs and derivatives induces sedative and hypnotic effects under an acute stressful condition in neonatal chicks. // Behav. Brain Res. 2006. Jun 3. Vol. 170. nr 1. P.71-77. doi: 10.1016/j.bbr.2006.02.005.

7. Awad E.A., Zulkifli I., Farjam A.S., Chwen L.T. Amino acids fortification of low-protein diet for broilers under tropical climate. 2. Nonessential amino acids and increasing essential amino acids. // *Ital. J. Anim. Sci.* 2014. Vol. 13. P. 3297-3301. doi.org/10.4081/ijas.2014.3297
8. Awad E.A., Zulkifli I., Soleimani A.F., Loh T.C. Individual non-essential amino acids fortification of a low-protein diet for broilers under the hot and humid tropical climate. // *Poult. Sci.* 2015. Vol. 94. nr 11. P. 2772-2777. doi: 10.3382/ps/pev258.
9. Applegate T.J., Angel R. Nutrient requirements of poultry publication: history and need for an update. // *J. Appl. Poult. Res.* 2014. Vol. 23. P. 567-575. doi.org/10.3382/japr.2014-00980
10. Bailey C.A. Precision poultry nutrition and feed formulation. In: Bazer F.W., Lamb G.C., Wu G. (eds) *Animal agriculture: challenges, innovations, and sustainability.* // Elsevier New York. 2020. P. 367-378.
11. Baker D.H. Advances in protein-amino acid nutrition of poultry. // *Amino Acids.* 2009. Vol. 37. nr 1. P. 29-41. doi:10.1007/s00726-008-0198-3
12. Baker D.H., Han Y. Ideal amino acid profile for chicks during the first three weeks posthatching. // *Poult. Sci.* 1994. Vol. 73. P. 1441-1447.
13. Beaumont M., Blachier F. Amino acids in intestinal physiology and health. // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2020. Vol. 1265. P. 1-20. doi: 10.1007/978-3-030-45328-2_1
14. Badawi M.S., Ali A.H., El-Razik W.M.A., Soliman M.H. Influence of low crude protein diets on broiler chickens performance. // *Adv. Anim. Vet. Sci.* 2019. Vol. 7. P. 26-33. doi:10.17582/journal.aavs/2019/7.s2.26.33.
15. Belloir P., Méda B., Lambert W. et al. Reducing the CP content in broiler feeds: impact on animal performance, meat quality and nitrogen utilization. // *Animal.* 2017. Vol. 11. nr 11. P. 1881-1889. doi: 10.1017/S1751731117000660
16. Coon C., Balling R. Asparagine and glutamine metabolism in chicks. *Poult. Sci.* 1984. Vol. 63. P. 717-729.
17. Choi J., Kong B., Bowker B.C., Zhuang H., Kim W.K. Nutritional Strategies to Improve Meat Quality and Composition in the Challenging Conditions of Broiler Production: A Review. // *Animals (Basel).* 2023. Vol. 13. nr 8. P. 1386 - 1396. doi: 10.3390/ani13081386
18. Corzo A., Kidd M.T., Dozier I., Vieira S. L. Marginality and needs of dietary valine for broilers fed certain all vegetable diets. // *J. Appl. Poult. Res.* 2014. Vol. 16. P. 546-554. doi.org/10.3382/japr.2007-00025.
19. Chrystal P.V., Moss A.F., Khoddami A., Naranjo V.D., Selle P.H., Liu S.Y. Effects of reduced crude protein levels, dietary electrolyte balance, and energy density on the performance of broiler chickens offered maize-based diets with evaluations of starch, protein, and amino acid metabolism. // *Poult. Sci.* 2020. Vol. 99. nr 3. P. 1421-1431. doi: 10.1016/j.psj.2019.10.060
20. Curthoys N.P., Watford M. Regulation of glutaminase activity and glutamine metabolism. // *Annu. Rev. Nutr.* 1995. Vol. 15. P. 133-159.
21. Dong X., Yang C., Tang S., Jiang Q., Zou X. Effect and mechanism of glutamine on productive performance and egg quality of laying hens. // *Asian-Australas J. Anim. Sci.* 2010. Vol. 23. P. 1049-1056.
22. Dessimoni G.V.I., Dalólio F.S., Moreira J., Teixeira L.V., Bertechini A.G.V. Protease supplementation under amino acid reduction in diets formulated with different nutritional requirements for broilers. // *Braz. J. Poult. Sci.* 2019. Vol. 21. P. 1-8. doi. org/10.6084/m9.figshare.8030966.v1
23. Estévez M., Geraert P.-A., Liu R., Delgado J., Mercier Y., Zhang W. Sulphur amino acids, muscle redox status and meat quality: More than building blocks-Invited review. // *Meat Sci.* 2020. Vol. 163. 108087. doi: 10.1016/j.meatsci.2020.108087
24. Elhussiny M.Z., Nishimura H., Tran P.V. et al. Intracerebroventricular injection of taurine induces hypothermia through modifying monoaminergic pathways in chicks. // *Eur. J. Pharmacol.* 2022. Aug 5. Vol. 928:175092. P. 1-12 doi: 10.1016/j.ejphar.2022.175092
25. Elhussiny M.Z., Tran P.V., Wang Y. et al. Intracerebroventricular injection taurine changes free amino acid concentrations in the brain and plasma in chicks. // *Amino Acids.* 2023. Vol. 55. nr 2. P.183-192. doi: 10.1007/s00726-022-03216-7
26. Erwan E., Chowdhury V.S., Nagasawa M., Goda R., Otsuka T., Yasuo S., Furuse M. Central injection of L- and D-aspartate attenuates isolation-induced stress behavior in chicks possibly through different mechanisms. // *Eur. J. Pharmacol.* 2014. Vol. 736. P. 138-142. doi: 10.1016/j.ejphar.2014.04.042

27. Erwan E., Tomonaga S., Yoshida J., Nagasawa M., Ogino Y., Denbow D.M., Furuse M. Central administration of L- and D-aspartate attenuates stress behaviors by social isolation and CRF in neonatal chicks. // *Amino Acids*. 2012. Vol. 43. nr 5. P. 1969-1976. doi: 10.1007/s00726-012-1272-4.
28. Furukawa K., He W.L., Leyva-Jimenez H., Bailey C.A., Bazer F.W., Toyomizu M., Wu G. Developmental changes in the activities of enzymes for polyamine synthesis in chickens. // *Poult. Sci.* 2018. Vol. 97. (E-Suppl 1): 3-4.
29. Fisher H., Scott H.M. The essential amino acid requirements of chicks as related to their proportional occurrence in the fat-free carcass. // *Arch. Biochem. Biophys.* 1954. Vol. 51. P. 517-519.
30. Fouad A.M., El-Senousey H.K., Ruan D., Wang S., Xia W., Zheng C. Tryptophan in poultry nutrition: Impacts and mechanisms of action. // *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl)*. 2021. Vol. 105. nr 6. P. 1146-1153. doi: 10.1111/jpn.13515.
31. Fouad A.M., El-Senousey H.K., Yang X.J., Yao J.H. Dietary L-arginine supplementation reduces abdominal fat content by modulating lipid metabolism in broiler chickens. // *Animal*. 2013. Vol. 7. nr 8. P. 1239-1245. doi: 10.1017/S1751731113000347
32. Fang Y.Z., Yang S., Wu G. Free radicals, antioxidants, and nutrition. // *Nutrition*. 2002. Vol. 18. No 10. P. 872-879. doi: 10.1016/s0899-9007(02)00916-4
33. Graber G., Baker D.H. The essential nature of glycine and proline for growing chickens. // *Poult. Sci.* 1973. Vol. 52. P. 892-896.
34. Glista W.A., Mitchell H.H., Scott H.M. The amino acid requirements of the chick. // *Poult. Sci.* 1951. Vol. 30. P. 915-920.
35. Gilbert E.R., Li H., Emmerson D.A., Webb K.E.Jr., Wong E.A. Dietary protein composition influences abundance of peptide and amino acid transporter messenger ribonucleic acid in the small intestine of 2 lines of broiler chicks. // *Poult. Sci.* 2010. Vol. 89. nr 8. P. 1663-1676. doi: 10.3382/ps.2010-00801
36. Haraguchi T., Tomonaga S., Kurauchi I. et al. Intracerebroventricular injection of l-proline modifies food intake in neonatal chicks. // *J. Anim. Vet. Adv.* 2007. Vol. 6. P. 1255-1257.
37. He W. L., Hou Y. Q., Wu G. 2019. Glutamate and glutamine are the major metabolic fuels in enterocytes of suckling piglets. // *J. Anim. Sci.* 2019. Vol. 97 (Suppl. 3). P. 68. doi: 10.1093/jas/skz258.141
38. He W., Li P., Wu G. Amino Acid Nutrition and Metabolism in Chickens. // *Adv Exp Med Biol*. 2021. Vol. 1285. P. 109-131. doi: 10.1007/978-3-030-54462-1_7
39. He W., Furukawa K., Bailey C.A., Wu G. Oxidation of amino acids, glucose, and fatty acids as metabolic fuels in enterocytes of post-hatching developing chickens. // *J. Anim. Sci.* 2022. Vol. 100. nr 4. P. 1112-1122 skac053. doi: 10.1093/jas/skac053
40. He W., Wu G. Metabolism of Amino Acids in the Brain and Their Roles in Regulating Food Intake. // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2020. Vol. 1265. P. 167-185. doi: 10.1007/978-3-030-45328-2_10
41. Hou Y., Wu G. L-Glutamate nutrition and metabolism in swine. // *Amino Acids*. 2018. Vol. 50. nr 11. P. 1497-1510. doi: 10.1007/s00726-018-2634-3
42. Hou Y., Wu Z., Dai Z., Wang G., Wu G. Protein hydrolysates in animal nutrition: Industrial production, bioactive peptides, and functional significance. // *J. Anim. Sci. Biotechnol.* 2017. Vol. 8. P. 24-32. doi: 10.1186/s40104-017-0153-9
43. Holeček M. Aspartic Acid in Health and Disease. // *Nutrients*. 2023. Sep 17. Vol. 15. nr 18:4023. P. 1-25. doi: 10.3390/nu15184023
44. Hou Y., He W., Hu S., Wu G. Composition of polyamines and amino acids in plant-source foods for human consumption. // *Amino Acids*. 2019. Vol. 51. nr 8. P. 1153-1165. doi: 10.1007/s00726-019-02751-0
45. Hodkovicova N., Halas S., Tosnerova K., Stastny K., Svoboda M. The use of functional amino acids in different categories of pigs - A review. // *Vet. Med. (Praha)*. 2023. Vol. 68. nr 8. P. 299-312. doi: 10.17221/72/2023-VETMED
46. Hu H., Bai X., Shah A.A., Wen A.Y. et al. Dietary supplementation with glutamine and γ -aminobutyric acid improves growth performance and serum parameters in 22- to 35-day-old broilers exposed to hot environment. // *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl)*. 2016a. Vol. 100. nr 2. P. 361-370. doi: 10.1111/jpn.12346
47. Hu H., Bai X., Wen A., Shah A.A., Dai S., Ren Q., Wang S., He S., Wang L. Assessment of interactions between glutamine and glucose on meat quality, AMPK, and glutamine concentrations in pectoralis major meat of broilers under acute heat stress. // *J. Appl. Poult. Res.* 2016b. Vol. 25. P. 370-378

48. Hu S., He W., Wu G. Hydroxyproline in animal metabolism, nutrition, and cell signaling. // *Amino Acids*. 2022. Vol. 54. nr 4. P. 513-528. doi: 10.1007/s00726-021-03056-x
49. Hamasu K., Haraguchi T., Kabuki Y., Adachi N., Tomonaga S., Sato H., Denbow D.M., Furuse M. L-proline is a sedative regulator of acute stress in the brain of neonatal chicks. // *Amino Acids*. 2009. Vol. 37. nr 2. P. 377-382. doi: 10.1007/s00726-008-0164-0
50. Hamasu K., Shigemi K., Tsuneyoshi Y., Yamane H., Sato H., Denbow D.M., Furuse M. Intracerebroventricular injection of L-proline and D-proline induces sedative and hypnotic effects by different mechanisms under an acute stressful condition in chicks. // *Amino Acids*. 2010. Vol. 38. nr 1. P. 57-64. doi: 10.1007/s00726-008-0204-9
51. Igarashi K., Uemura T., Kashiwagi K. Assessing acrolein for determination of the severity of brain stroke, dementia, renal failure, and Sjögren's syndrome. // *Amino Acids*. 2020. Vol. 52. No 2. P. 119-127. doi: 10.1007/s00726-019-02700-x
52. Izumi T., Kawamura K., Ueda H., Bungo T. Central administration of leucine, but not isoleucine and valine, stimulates feeding behavior in neonatal chicks. // *Neurosci. Lett*. 2004. Jan 9. Vol. 354. nr 2. P. 166-168. doi: 10.1016/j.neulet.2003.09.071.
53. Ilari A., Fiorillo A., Genovese I., Colotti G. Polyamine-trypanothione pathway: an update. // *Future Med. Chem*. 2017. Vol. 9. P. 61-77. doi.org/10.4155/fmc-2016-0180
54. Johnson C.A., Duong T., Latham R.E., Shirley R.B., Lee J.T. Effects of amino acid and energy density on growth performance and processing yield of mixed-sex Cobb 700×MV broiler chickens. // *J. Appl. Poult. Res*. 2020. Vol. 29. P. 269-283.
55. Jobgen W.J., Meininger C.J., Jobgen S.C., Li P., Lee M.J., Smith S.B., Spencer T.E., Fried S.K., Wu G. Dietary L-arginine supplementation reduces white-fat gain and enhances skeletal muscle and brown fat masses in diet-induced obese rats. // *J. Nutr*. 2009. Vol. 139. P. 230-237.
56. Kidd M.T., Poernama F., Wibowo T., Maynard C.W., Liu S.Y. Dietary branched-chain amino acid assessment in broilers from 22 to 35 days of age. // *J. Anim. Sci. Biotechnol*. 2021. Vol. 12. nr 1. P. 1-8. doi: 10.1186/s40104-020-00535-1
57. Klain G.J., Scott H.M., Johnson B.C. The amino acid requirements of the growing chick fed a crystalline amino acid diet. // *Poult. Sci*. 1960. Vol. 39. P. 39-44.
58. Kluess H.A., Stafford J., Evanson K.W., Stone A.J., Worley J., Wideman R.F. Intrapulmonary arteries respond to serotonin and adenosine triphosphate in broiler chickens susceptible to idiopathic pulmonary arterial hypertension. // *Poult. Sci*. 2012. Vol. 91. nr 6. P. 1432-1440. doi: 10.3382/ps.2011-01919
59. Kawakami S., Bungo T., Ohgushi A., Ando R., Shimojo M., Masuda Y., Denbow D.M., Furuse M. Brain-derived mast cells could mediate histamine-induced inhibition of food intake in neonatal chicks. // *Brain Res*. 2000. Feb 28. Vol. 857. nr 1-2. P. 313-316. doi: 10.1016/s0006-8993(99)02466-x
60. Klain G., Johnson B.C. Metabolism of labeled aminoethanol, glycine, and arginine in the chick. // *J. Biol. Chem*. 1962. Vol. 237. P. 123-126.
61. Li P., Wu G. Composition of amino acids and related nitrogenous nutrients in feedstuffs for animal diets. // *Amino Acids*. 2020 Vol. 52. nr 4. P. 523-542. doi: 10.1007/s00726-020-02833-4
62. Li X., Zheng S., Wu G. Nutrition and metabolism of glutamate and glutamine in fish. // *Amino Acids*. 2020. Vol. 52. nr 5. P. 671-691. doi: 10.1007/s00726-020-02851-2
63. Li P., Wu G. Roles of dietary glycine, proline, and hydroxyproline in collagen synthesis and animal growth. // *Amino Acids*. 2018. Vol. 50. nr 1. P. 29-38. doi: 10.1007/s00726-017-2490-6
64. Li W., Yang J., Lyu Q., Wu G., Lin S., Yang Q., Hu J. Taurine prevents cardiomyocyte apoptosis by inhibiting the calpain-1/cytochrome c pathway during RVH in broilers. // *Amino Acids*. 2020. Vol. 52. nr 3. P. 453-463. doi: 10.1007/s00726-020-02824-5
65. Li P., Kim S.W., Nakagawa K., Zhou H.J., Wu G. Dietary supplementation with L-glutamine and AminoGut™ enhances protein synthesis in skeletal muscle of growing broiler chickens. // *FASEB J*. 2010. Vol. 24. P. 740-751.
66. Liu S.Y., Selle P.H., Raubenheimer D., Cadogan D.J., Simpson S.J., Cowieson A.J. An assessment of the influence of macronutrients on growth performance and nutrient utilisation in broiler chickens by nutritional geometry. // *Br. J. Nutr*. 2016. Vol. 116. nr 12. P. 2129-2138. doi: 10.1017/S0007114516004190
67. Li X., Rezaei R., Li P., Wu G. Composition of amino acids in feed ingredients for animal diets. // *Amino Acids*. 2011. Vol. 40. nr 4. P. 1159-1168. doi: 10.1007/s00726-010-0740-y

68. Lee C.Y., Song A.A., Loh T.C., Abdul Rahim R. Effects of lysine and methionine in a low crude protein diet on the growth performance and gene expression of immunity genes in broilers. // *Poult. Sci.* 2020. Vol. 99. nr 6. P. 2916-2925. doi: 10.1016/j.psj.2020.03.013
69. Latour Y.L., Gobert A.P., Wilson K.T. The role of polyamines in the regulation of macrophage polarization and function. // *Amino Acids*. 2020. Vol. 52. nr 2. P. 151-160. doi: 10.1007/s00726-019-02719-0
70. Mousa M.A., Asman A.S., Ali R.M.J., Sayed R.K.A., Majrashi K.A., Fakiha K.G., Alhotan R.A., Selim S. impacts of dietary lysine and crude protein on performance, hepatic and renal functions, biochemical parameters, and histomorphology of small intestine, liver, and kidney in broiler chickens. // *Vet. Sci.* 2023. Jan 29. Vol. 10. nr 2. P. 1-19. doi: 10.3390/vetsci10020098
71. McNeill S.H., Belk K.E., Campbell W.W., Gifford C.L. Coming to terms: meat's role in a healthful diet. // *Anim. Front.* 2017. Vol. 7. P. 34-42.
72. Mund M.D., Riaz M., Mirza M.A., Rahman Z.U. et al. . Effect of dietary tryptophan supplementation on growth performance, immune response and anti-oxidant status of broiler chickens from 7 to 21 days. // *Vet. Med. Sci.* 2020. Vol. 6. nr 1. P. 48-53. doi: 10.1002/vms3.195
73. Matthews J.C. Amino acid and peptide transport system. In: *Farm animal metabolism and nutrition.* // JPF. 2000. Wallingford: D'Mello CAPI Publ. P. 3-23. doi:10.1079/9780851993782.0003
74. Nakashima K., Yakabe Y., Ishida A., Katsumata M. Effects of orally administered glycine on myofibrillar proteolysis and expression of proteolytic-related genes of skeletal muscle in chicks. // *Amino Acids*. 2008. Vol. 35. nr 2. P. 451-456. doi: 10.1007/s00726-007-0573-5
75. Nakashima K., Yakabe Y., Ishida A. et al., Suppression of myofibrillar proteolysis in chick skeletal muscles by alpha-ketoisocaproate. // *Amino Acids*. 2007. Vol. 33. nr 3. P. 499-503. doi: 10.1007/s00726-006-0404-0
76. Ncho C.M., Gupta V., Choi Y.H. Effects of dietary glutamine supplementation on heat-induced oxidative stress in broiler chickens: a systematic review and meta-analysis. // *Antioxidants (Basel)*. 2023. Vol. 12. nr 3:570. P. 1-18. doi: 10.3390/antiox12030570
77. Osmanyan A.K., Ghazi Harsini S., Mahdavi R., Fisinin V.I., Arkhipova A.L., Glazko T.T., Kovalchuk S.N., Kosovsky G.Y. Intestinal amino acid and peptide transporters in broiler are modulated by dietary amino acids and protein. // *Amino Acids*. 2018. Vol. 50. nr 2. P. 353-357. doi: 10.1007/s00726-017-2510-6
78. Oso A.O., Williams G.A., Oluwatosin O.O. et al. Effect of dietary supplementation with arginine on haematological indices, serum chemistry, carcass yield, gut microflora, and lymphoid organs of growing turkeys. // *Livest. Sci.* 2017. Vol. 198. P. 58-64.
79. Ospina-Rojas I.C., Murakami A.E., Oliveira C.A., Guerra A.F. Supplemental glycine and threonine effects on performance, intestinal mucosa development, and nutrient utilization of growing broiler chickens. // *Poult. Sci.* 2013. Vol. 92. nr 10. P. 2724-2731. doi: 10.3382/ps.2013-03171
80. Porteous J.W. Glutamate, glutamine, aspartate, asparagine, glucose and ketone-body metabolism in chick intestinal brush-border cells. // *Biochem. J.* 1980. Vol. 188. P. 619-632.
81. Pirsaraei Z.A., Rahimi A., Deldar H., Sayyadi A.J., Ebrahimi M., Shahneh A.Z., Shivazad M., Tebianian M. Effect of feeding arginine on the growth performance, carcass traits, relative expression of lipogenic genes, and blood parameters of Arian broilers. // *Braz. J. Poult. Sci.* 2017. Vol. 20. P. 363-370. doi.org/10.6084/m9.figshare.7483160
82. Refaie A.M., Abdallah A.G., Khosht A.R., Magied H.A.A., Habib H.H., Waly A.H., Shaban S.A.M. Response of broiler chicks to low-protein-L-valine supplemented diets formulated based on digestible amino acids. // *J. Anim. Poult. Prod.* 2017. Vol. 8. P. 13-19.
83. Reeds P.J., Burrin D.G., Stoll B., Jahoor F. Intestinal glutamate metabolism. *J. Nutr.* 2000. Vol. 130. P. 978-982.
84. Réhault-Godbert S., Guyot N., Nys Y. the golden egg: nutritional value, bioactivities, and emerging benefits for human health. // *Nutrients*. 2019. Vol. 11. nr 3. P. 684-693. doi: 10.3390/nu11030684
85. San Gabriel A., Uneyama H. Amino acid sensing in the gastrointestinal tract. // *Amino Acids*. 2013. Vol. 45. nr 3. P. 451-461. doi: 10.1007/s00726-012-1371-2
86. Sestili P., Martinelli C., Colombo E., Barbieri E., Potenza L., Sartini S., Fimognari C. Creatine as an antioxidant. // *Amino Acids*. 2011. Vol. 40. P. 1385-1396.
87. Sasse C.E., Baker D.H. Modification of the Illinois reference standard amino acid mixture. // *Poult. Sci.* 1973. Vol. 52. P. 1970-1972.
88. Smith D.D., Campbell J.W. Subcellular location of chicken brain glutamine synthetase and comparison with chicken liver mitochondrial glutamine synthetase. // *J. Biol. Chem.* 1983. Vol. 258. P. 12265-12268.

89. Tinker D.A., Brosnan J.T., Herzberg G.R. Interorgan metabolism of amino acids, glucose, lactate, glycerol and uric acid in the domestic fowl (*Gallus domesticus*). // *Biochem. J.* 1986. Vol. 240. P. 829-836.
90. Tomonaga S., Tachibana T., Takagi T., Saito E.S., Zhang R., Denbow D.M., Furuse M. Effect of central administration of carnosine and its constituents on behaviors in chicks. // *Brain Res. Bull.* 2004. Vol. 63. nr 1. P.75-82. doi: 10.1016/j.brainresbull.2004.01.002
91. Tomonaga S., Kaji Y., Tachibana T., Denbow D.M., Furuse M. Oral administration of b-alanine modifies carnosine concentrations in the muscles and brains of chickens. // *Anim. Sci. J.* 2005. Vol. 76. P. 249-254.
92. Tomonaga S., Furuse M. Nutritional characteristics and functions of d-amino acids in the chicken. // *J. Poult. Sci.* 2020. Jan 25. Vol. 57. nr 1. P. 18-27. doi: 10.2141/jpsa.0190062
93. Tran P.V., Chowdhury V.S., Furuse M. Central regulation of feeding behavior through neuropeptides and amino acids in neonatal chicks. // *Amino Acids.* 2019. Vol. 51. nr 8. P. 1129-1152. doi: 10.1007/s00726-019-02762-x.
94. Tran P.V., Chowdhury V.S., Do P.H., Bahry M.A., Yang H., Furuse M. L-Ornithine is a potential acute satiety signal in the brain of neonatal chicks. // *Physiol. Behav.* 2016. Vol. 155. P. 141-148. doi: 10.1016/j.physbeh.2015.12.007
95. Tan J.Z., Guo Y.M., Applegate T.J., Du E.C., Zhao X. Dietary L-arginine modulates immunosuppression in broilers inoculated with an intermediate strain of infectious bursa disease virus. // *J. Sci. Food Agric.* 2015. Vol. 95. nr 1. P. 126-135. doi: 10.1002/jsfa.6692
96. Tan B.E., Yin Y.L., Liu Z.Q., Li X.G., Xu H.J., Kong X.F., Huang R.L., Tang W.J., Shinzato I., Smith S.B., Wu G. Dietary L-arginine supplementation increases muscle gain and reduces body fat mass in growing-finishing pigs. // *Amino Acids.* 2009. Vol. 37. P. 169-175.
97. Usiello A., Di Fiore M.M., De Rosa A., Falvo S., Errico F., Santillo A., Nuzzo T., Chieffi Baccari G. New evidence on the role of d-aspartate metabolism in regulating brain and endocrine system physiology: from preclinical observations to clinical applications. // *Int. J. Mol. Sci.* 2020. Vol. 21. nr 22:8718. P. 1-18. doi: 10.3390/ijms21228718
98. Watford M., Hod Y., Chiao Y.B., Utter M.F., Hanson R.W. The unique role of the kidney in gluconeogenesis in the chicken. The significance of a cytosolic form of phosphoenolpyruvate carboxykinase. // *J. Biol. Chem.* 1981. Vol. 256. P. 10023-10027.
99. Watford M., Wu G. Glutamine metabolism in uricotelic species: variation in skeletal muscle glutamine synthetase, glutaminase, glutamine levels and rates of protein synthesis. // *Comp. Biochem. Physiol. B Biochem. Mol. Biol.* 2005. Vol. 140. nr 4. P. 607-614. doi: 10.1016/j.cbpc.2004.12.009
100. Wang W., Wu Z., Dai Z., Yang Y., Wang J., Wu G. Glycine metabolism in animals and humans: implications for nutrition and health. // *Amino Acids.* 2013. Vol. 45. nr 3. P. 463-77. doi: 10.1007/s00726-013-1493-1
101. Wang W., Dai Z., Wu Z., Lin G., Jia S., Hu S., Dahanayaka S., Wu G. Glycine is a nutritionally essential amino acid for maximal growth of milk-fed young pigs. // *Amino Acids.* 2014. Vol. 46. nr 8. P. 2037-2045. doi: 10.1007/s00726-014-1758-3
102. Wen C., Wu P., Chen Y., Wang T., Zhou Y. Methionine improves the performance and breast muscle growth of broilers with lower hatching weight by altering the expression of genes associated with the insulin-like growth factor-I signalling pathway. // *Br. J. Nutr.* 2014. Jan 28. Vol. 111. nr 2. P. 201-206. doi: 10.1017/S0007114513002419
103. Winiarska-Mieczan A., Kwiecień M., Kwiatkowska K., Baranowska-Wójcik E., Szwajgier D., Zaricka E. Fatty acid profile, antioxidative status and dietary value of the breast muscle of broiler chickens receiving glycine-Zn chelates. // *Anim. Prod. Sci.* 2020. Vol. 60. P.1095-1102. doi.org/10.1071/AN19305
104. Wu G. Important roles of dietary taurine, creatine, carnosine, anserine and 4-hydroxyproline in human nutrition and health. // *Amino Acids.* 2020. Vol. 52. nr 3. P. 329-360. doi: 10.1007/s00726-020-02823-6
105. Wu G. *Principles of Animal Nutrition* (1st ed.). Boca Raton, Florida: CRC Press, 2018. 800 p. doi.org/10.1201/9781315120065
106. Wu G. *Amino acids: biochemistry and nutrition*. Boca Raton, Florida: CRC Press, 2022. 816 p. doi.org/10.1201/9781003092742
107. Wu G. Functional amino acids in nutrition and health. // *Amino Acids.* 2013. Vol. 45. nr 3. P. 407-411. doi: 10.1007/s00726-013-1500-6

108. Wu G. Dietary requirements of synthesizable amino acids by animals: a paradigm shift in protein nutrition. // *J. Anim. Sci. Biotechn.* 2014. Vol. 5. P. 34-46. doi.org/10.1186/2049-1891-5-34
109. Wu G., Chung-Bok M., Vincent N., Kowalski T.J., Choi Y.H., Watford M. Distribution of phosphate-activated glutaminase isozymes in the chicken: absence from liver but presence of high activity in pectoralis muscle. // *Comp. Biochem. Physiol. B.* 1998. Vol. 120. P. 285-290.
110. Wu G. Amino acids: metabolism, functions, and nutrition. // *Amino Acids.* 2009. Vol. 37. nr 1. P. 1-17. doi: 10.1007/s00726-009-0269-0
111. Wu G., Flynn N.E., Yan W., Barstow D.G. Glutamine metabolism in chick enterocytes: absence of pyrroline-5-carboxylate synthase and citrulline synthesis. // *Biochem. J.* 1995. Vol. 306. P. 717-721.
112. Wu G., Thompson J.R., Baracos V.E. Glutamine metabolism in skeletal muscle from the broiler chick (*Gallus domesticus*) and the laboratory rat (*Rattus norvegicus*). // *Biochem. J.* 1991. Vol. 274. P. 769-774
113. Wu G., Thompson J.R. Ketone bodies inhibit leucine degradation in chick skeletal muscle. // *Int. J. Biochem.* 1987. Vol. 19. P. 937-943.
114. Wu G., Thompson J.R. The effect of glutamine on protein turnover in chick skeletal muscle in vitro. // *Biochem J.* 1990. Vol. 265. P. 593-598.
115. Wu G., Thompson J.R., Sedgwick G., Drury M. Formation of alanine and glutamine in chick (*Gallus domesticus*) skeletal muscle. // *Comp. Biochem. Physiol.* 1989. Vol. 93B. P. 609-613.
116. Wu G. Amino acids in nutrition, health, and disease. // *Front. Biosci.* 2021. Vol. 26. P. 1386-1392. doi: 10.52586/5032
117. Wu Z., Hou Y., Dai Z., Hu C.A., Wu G. Metabolism, nutrition, and redox signaling of hydroxyproline. // *Antioxid Redox Signal.* 2019. Vol. 30. nr 4. P. 674-682. doi: 10.1089/ars.2017.7338
118. Wu G., Bazer F.W., Burghardt R.C., Johnson G.A., Kim S.W., Knabe D.A., Li P., Li X.L., McKnight J.R., Satterfield M.C., Spencer T.E. Proline and hydroxyproline metabolism: implications for animal and human nutrition. // *Amino Acids.* 2011. Vol. 40. P. 1053-1063. doi.org/10.1007/s00726-010-0715-z
119. Xiao M., Mi Y., Liu L., Lv C., Zeng W., Zhang C., Li J. Taurine regulates mucosal barrier function to alleviate lipopolysaccharide-induced duodenal inflammation in chicken. // *Amino Acids.* 2018. Vol. 50. nr 11. P. 1637-1646. doi: 10.1007/s00726-018-2631-6
120. Yazdanabadi F.I., Moghaddam G.H., Nematollahi A., Daghighkia H., Sarir H. Effect of arginine supplementation on growth performance, lipid profile, and inflammatory responses of broiler chicks challenged with coccidiosis. // *Prev. Vet. Med.* 2020. Vol. 180:105031. doi: 10.1016/j.prevetmed.2020.105031
121. Yang Z., Liao S. F. Physiological effects of dietary amino acids on gut health and functions of swine. // *Front. Vet. Sci.* 2019. Vol. 6. P. 169-178. doi: 10.3389/fvets.2019.00169
122. Yasugi S., Mizuno T. Developmental changes in acid proteases of the avian proventriculus. // *J. Exp. Zool.* 1981. Vol. 216. P. 331-335.
123. Yoshida J., Shigemura A., Ogino Y., Denbow D.M., Furuse M. Two receptors are involved in the central functions of kynurenic acid under an acute stress in neonatal chicks. // *Neurosci.* 2013. Sep 17. Vol. 248. P. 194-200. doi: 10.1016/j.neuroscience.2013.06.005
124. Zarghi H., Golian A., Nikbakhtzade M. Effect of dietary digestible lysine level on growth performance, blood metabolites and meat quality of broilers 23-38 days of age. // *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr. (Berl).* 2020. Vol. 104. nr 1. P. 156-165. doi: 10.1111/jpn.13214
125. Zhai W., Peebles E.D., Wang X., Gerard P.D., Olanrewaju H.A., Mercier Y. Effects of dietary lysine and methionine supplementation on Ross 708 male broilers from 21 to 42 d of age (III): serum metabolites, hormones, and their relationship with growth performance. // *J. Appl. Poult. Res.* 2016. Vol. 25. P. 223-231. doi.org/10.3382/japr/pfw003
126. Zhang S., Saremi B., Gilbert E.R., Wong E.A. Physiological and biochemical aspects of methionine isomers and a methionine analogue in broilers. // *Poult. Sci.* 2017. Vol. 96. nr 2. P. 425-439. doi: 10.3382/ps/pew253

References for publicatins in Russian)

1. Buryakov N.P., Shchukina S.A., Gorst K.A., Gaivaronskaya S.A. [Application of the amino acid valine additive in phase diets for broiler chickens] *Vestnik biotekhnologii* (Bulletin of Biotechnology). 2021. 1: 1-12.

2. Buryakov N.P., Aleshin D.E. [Optimization of feeding rations for broiler chickens]. *Doklady TSKhA* (Reports of TShA). 2018. 290(3): 131-133.
3. Erimbetov K.T., Obvintseva O.V., Solov'eva A.G., Fedorova A.V., Zemlyanoi R.A. [Signaling pathways and factors regulating protein synthesis and breakdown in skeletal muscles: a review]. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh* (Problems of productive animal biology). 2020. 1: 24-33.
4. Kun K. [Ideal amino acid ratio in broiler diets]. *Kombikorma* (Compounded feed). 2011. 4: 65-70.

UDC 636.4.082.265:612.12.128

Development of ideal protein concept while improving poultry nutrition regulations, taken into account the nutritional value and physiological role of conditionally essential amino acids: a review

¹Erimbetov S.S., ¹Nikulin V.N., ¹Ashirov D.A., ²Erimbetov K.T.

¹Orenburg State Agrarian University, Orenburg;

²Research Center for Preventive Information Medicine, Obninsk, Kaluga region.

ABSTRACT. Recent advances in animal nutrition research indicate that physiological requirements for certain nonessential amino acids in chickens and pigs vary depending on production level, physiological status and environmental conditions. Many amino acids that are traditionally not classified as essential, including glutamine, glutamate, proline, glycine and arginine, in addition to their nutritional value, also have great functional significance, so their sufficient supply with feed is necessary to ensure high productivity and maintain the health of productive animals, including chickens, broilers and laying hens. Main sections of the review: features of digestion of feed protein and absorption of amino acids in chickens; synthesis of amino acids, catabolism of amino acids, tissue-specific features of the metabolism of glutamate and glutamine, the relationship between factors of amino acid nutrition, productivity, antioxidant status and neurological functions, revision of the concept of ideal protein in poultry nutrition. Options for a system of rationing amino acid nutrition for poultry, proposed in recent years, with an assessment of the optimal amount and ratio of amino acids in the diet, make it possible to reduce the protein content in the diet, increase the efficiency of nutrient use and productive indicators while simultaneously reducing nitrogen pollution in the environment. The need for such developments is actualized in connection with the receipt of numerous data that all productive animals (including poultry) have a high need for glutamate, glutamine, glycine and proline in their feed. These amino acids are common in processed animal feed sources such as blood meal, feather meal, ruminant meat and bone meal, and poultry by-products. Development of a new concept of amino acid nutrition in further research may provide the necessary basis for systems physiological analysis, quantification of amino acid requirements and improving the principles of nutrition regulation for all types of productive animals.

Keywords: broiler chickens, laying hens, amino acids nutrition, conditionally essential amino acids, diet construction.

Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh (Productive Animal Biology). 2024. 1: 5-26.

Поступило в редакцию: 20.12.2023

Получено после доработки: 13.02.2024

Сведения об авторах:

Еримбетов Санжар Сакенович, асп.; 77783247888; sanjaroff@mail.ru

Никулин Владимир Николаевич, д.с.-х.н., проф.; 8 922 625-36-13; bio@orensau.ru

Аширов Досайбек Алиманович, асп.; 7 702 839-00-04; Bazzar1966@gmail.com

Еримбетов Кенес Тагаевич, д.б.н., рук. отд.; 8 903 812-56-24; erimbetovkt@mail.ru