

Биохимия, генетика и молекулярная биология / Biochemistry, Genetics and Molecular Biology

Научный обзор

Scientific review

DOI: [10.12731/2658-6649-2026-18-2-1519](https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-2-1519)EDN: [GNEQWJ](https://www.edn.ru/GNEQWJ)

УДК 577.19



Полиамины – как факторы старения и долголетия у птиц в сравнении с млекопитающими: обзор

Д.А. Устьянцев, М.Г. Маклецова, Г.А. Зеленкова,
Н.А. Кочеткова, Е.В. Плеханова, А.П. Зеленков
*Донской государственный технический университет,
Ростов-на-Дону, Российская Федерация*

Аннотация

Обоснование. Старение – запрограммированный на генетическом и эпигенетическом уровнях патофизиологический процесс, скорость которого определяется соотношением между факторами повреждения, с одной стороны, и факторами репарации организма – с другой. Отсутствие на сегодняшний день универсальной теории старения является поводом для новых научных изысканий, направленных на изучение фундаментальных механизмов старения у различных видов животных. Продолжительность жизни у птиц значительно выше, чем у млекопитающих при нормализации по размеру тела и стандартизации по константе Рубнера. Свой вклад в долгожительство птиц вносят полиамины в силу особенностей обмена последних и более высокому их уровню в организме птиц по сравнению с млекопитающими.

Полиамины, такие как спермидин и спермин, представляют собой уникальный класс поликатионных молекул, характеризующихся плейотропной генетической, биохимической и физиологической активностью, проявляющейся во всех тканях организма животных. В настоящее время, исследование роли полиаминов в процессах старения приобретает особую актуальность.

Цель представленного научного обзора заключается в разработке гипотезы о ведущем влиянии полиаминов (в первую очередь спермидина и спермина) на феномен долгожительства птиц по сравнению с млекопитающими. В основе данного исследования лежит гипотеза о том, что именно метаболические особенности полиаминов, отчетливо различающиеся у птиц и млекопитающих, являются ключевым фактором, определяющим расхождение в темпах старения и видовом пределе продолжительности жизни, наблюдаемом у представителей этих двух классов позвоночных.

Материалы и методы. Проанализированы литературные источники, представленные в базе научной литературы Elibrary (<https://elibrary.ru/>), PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>), Science Direct (<https://www.sciencedirect.com/>), Google Academy (<https://scholar.google.ru/schhp?hl=ru>). Для анализа были отобраны полнотекстовые научные и краткие сообщения, опубликованные на русском и английском языках.

Результаты. Полиамины являются не только маркерами старения, но могут рассматриваться в качестве предикторов долголетия, о чем свидетельствует эффективность влияния полиаминов на все системы организма. Предложенная гипотеза о продолжительности жизни у птиц предоставляет перспективное направление для дальнейших исследований. Проверка этой гипотезы с использованием обширных наборов данных, включающих различные виды птиц и учитывающих множество переменных, позволит значительно углубить наше понимание механизмов старения и факторов, определяющих продолжительность жизни.

Ключевые слова: полиамины; спермидин; спермин; путресцин; старение; стресс; птицы; синдром темпа жизни; возраст-зависимые патологии

Для цитирования. Устьянцев, Д. А., Маклецова, М. Г., Зеленкова, Г. А., Кочеткова, Н. А., Плеханова, Е. В., & Зеленков, А. П. (2026). Полиамины – как факторы старения и долголетия у птиц в сравнении с млекопитающими: обзор. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 18(2), 267–299. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-2-1519>

Polyamines as factors of aging and longevity in birds compared to mammals: review

**D.A. Ustyantsev, M.G. Makletsova, G.A. Zelenkova,
N.A. Kochetkova, E.V. Plekhanova, A.P. Zelenkov**

Don State Technical University, Rostov-on-Don, Russian Federation

Abstract

Background. Aging is a pathophysiological process programmed at the genetic and epigenetic levels, the speed of which is determined by the ratio between damage factors, on the one hand, and body repair factors, on the other. The current lack of a universal theory of aging is the reason for new scientific research aimed at studying the fundamental mechanisms of aging in various animal species. Life expectancy in birds is significantly higher than in mammals when normalized by body size and standardized by the Rubner constant. Polyamines contribute to the longevity of birds due to the peculiarities of their metabolism and their higher levels in the body of birds compared to mammals.

Polyamines, such as spermidine and spermine, are a unique class of polycationic molecules characterized by pleiotropic genetic, biochemical and physiological activity, manifested in all tissues of the animal body. Currently, the study of the role of polyamines in the aging process is becoming particularly relevant.

The **purpose** of this scientific review is to develop a hypothesis about the leading influence of polyamines (primarily spermidine and spermine) on the phenomenon of longevity in birds compared with mammals. This study is based on the hypothesis that it is the metabolic features of polyamines, which are clearly different in birds and mammals, that are the key factor determining the discrepancy in the rate of aging and the species limit of life expectancy observed in representatives of these two classes of vertebrates.

Materials and methods. We analyzed scholarly sources available in the Elibrary (<https://elibrary.ru/>), PubMed (<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>), ScienceDirect (<https://www.sciencedirect.com/>), and Google Scholar (<https://scholar.google.ru/schhp?hl=ru>) databases. Full-text scientific and short reports published in Russian and English.

Results. Polyamines are not only markers of aging, but can be considered as predictors of longevity, as evidenced by the effectiveness of the effect of polyamines on all body systems. The proposed hypothesis about life expectancy in birds provides a promising direction for further research. Testing this hypothesis using extensive datasets that include various bird species and take into account many variables will significantly deepen our understanding of the mechanisms of aging and the factors that determine life expectancy.

Keywords: polyamines; spermidine; spermine; putrescine; aging; stress; birds; pace of life syndrome; age-related pathologies

For citation. Ustyantsev, D. A., Makletsova, M. G., Zelenkova, G. A., Kochetkova, N. A., Plekhanova, E. V., & Zelenkov, A. P. (2026). Polyamines as factors of aging and longevity in birds compared to mammals: review. *Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture*, 18(2), 267–299. <https://doi.org/10.12731/2658-6649-2026-18-2-1519>

Введение

Полиамины – путресцин, спермидин и спермин – представлены во всех живых организмах: от бактерий и растений до животных и человека. Несмотря на все многообразие функциональной активности в различных тканях и органах и на различия в пути метаболических путей у растений, птиц и млекопитающих, можно отметить общность их участия в реализации стресс-реакции и регуляции старения [27; 35; 40; 59]. Антистрессорный эффект (препятствие развития стресса в организме) показан для всех 3-х основных полиаминов [35; 57; 60]. Особенно важно изучение спермидина, метаболизм которого связан с долголетием [18; 36; 73]. Доказано, что спермидин замед-

ляет процесс старения, снижает частоту возникновения и тяжесть возрастных патологий и продлевает жизнь [9; 36; 73]. Эффекты спермидина отличаются от эффектов спермина и путресцина несмотря на то, что полиамины могут легко метаболизировать друг в друга. Благодаря своему положительному заряду полиамины могут взаимодействовать с отрицательно заряженными высокомолекулярными соединениями, такими как ДНК, РНК, аденозинтрифосфат и белки. Эти молекулы выполняют множество функций во многих физиологических и патофизиологических процессах, включая клеточную пролиферацию, дифференцировку, рост, регенерацию тканей и регуляцию генов [30; 48; 54]. Благодаря своим антиоксидантным функциям, противовоспалительным свойствам, способности улучшать протеостазу и метаболическим функциям митохондрий, спермидин участвует в ряде биологических событий, включая индукцию аутофагии, апоптоз, транскрипцию и поддержание стабильности ДНК [18; 35; 36; 57; 59; 60; 73]. Уровень спермидина и спермина в клетках снижается с возрастом, а прием экзогенных добавок со спермидином предотвращает негативные возрастные изменения, и увеличивает продолжительность жизни [21; 22]. В настоящее время предлагается использовать полиамины в птицеводстве и животноводстве в качестве средства, повышающих адаптивные возможности организма [42].

В данной статье представлен обобщённый и актуализированный обзор современных данных, касающихся взаимосвязи метаболизма полиаминов и процессов старения у птиц.

Содержание полиаминов у птиц и млекопитающих в тканях

Полиамины представляют собой обширную группу биогенных аминов, включающую в себя такие ключевые соединения, как путресцин, спермидин и спермин. Помимо указанных, в состав данной группы также входят кадаверин и агматин, синтез которых осуществляется посредством декарбоксилирования лизина и аргинина, соответственно.

В данной работе рассматривается роль и метаболизм полиаминов, в частности, спермидина и спермина, биосинтез которых катализируется ферментом орнитиндекарбоксилазой (ОДК), и для которых установлена их способность модулировать продолжительность жизни [48]. Поддержание физиологических концентраций указанных полиаминов является необходимым условием для обеспечения процессов роста и развития, выживания и адаптации у различных видов животных. В связи с этим, на протяжении последних пяти десятилетий проводятся интенсивные исследования, направленные на изучение механизмов синтеза, катаболизма, транспорта и других аспектов метаболизма полиаминов [7; 27; 35; 40; 59].

Видовое распределение полиаминов

Распределение полиаминов в тканях организма птиц, млекопитающих и человека было исследовано в различных научных лабораториях [28; 34], так, к примеру, в статье Ibarra Gonzalez (2015) были получены результаты, где уровень спермидина был выше спермина [29].

Установлено, что спермидин и спермин в свободной форме составляют лишь 8-10% от их общего содержания в клетке. Важно отметить, что переход полиаминов из связанного состояния в свободное происходит динамически, в зависимости от изменений заряда молекул, с которыми они взаимодействуют, включая нуклеиновые кислоты, АТФ, белки и фосфолипиды [29]. Именно свободная форма полиаминов представляет собой метаболически активный пул, доступный для дальнейших биохимических трансформаций. Поставлено, что в тканях птиц более высокое содержание полиаминов по сравнению с млекопитающими [34; 62]. Сравнительный анализ продолжительности жизни и размеров тела птиц и млекопитающих позволил сделать вывод, что птицы живут значительно дольше, чем млекопитающие [28; 49]. Сравнивая содержание полиаминов в почках, можно отметить, что в почках млекопитающих уровень спермидина и спермина более низкий (9,4–12,7 и 38,4–82,8 мг/кг соответственно) [56], а в почках домашней птицы (кур и уток) выше (12,95–18,36 мг/кг и 238,56–261,08 мг/кг соответственно) [23]. Причем основные различия отмечаются в содержании спермина. В отличие от млекопитающих, у птиц синтез полиаминов в тканях происходит не только из аргинина, а также из пролина (рисунок 1).

Количественный анализ содержания полиаминов в тканях различных пород домашней птицы продемонстрировал наличие видовых особенностей в распределении данных биогенных аминов [23]. Несмотря на это, были выявлены и общие тенденции: во всех исследованных тканях трех видов домашней птицы концентрация спермина превосходила концентрации спермидина и путресцина. Данное наблюдение служит дополнительным аргументом в пользу гипотезы о том, что спермин является преобладающим компонентом общего пула полиаминов в тканях домашней птицы [23]. К общим закономерностям можно отнести распределение по тканям - наиболее высокое содержание полиаминов было показано в иммунокомпетентных тканях: селезенке, тимусе и фабрицевой сумке птиц и составило для путресцина 3,24 - 29, для спермидина - 0,46 - 164 и для спермина 64- 489 мг / кг массы ткани, ниже содержание полиаминов в скелетных мышечных тканях и в сердце. Широкое распространение печени птиц,

как продукта питания человека, определяет интерес к содержанию полиаминов в печени разных видов сельскохозяйственных птиц. Уровень путресцина, спермидина и спермина в печени курицы составлял 2,0, 56,9 и 119,6 мг/кг, а в печени утки - 21,1, 106,3 и 132,1 мг/кг соответственно [23]. Содержание спермина *в 2 раза* выше в печени гусей, чем у кур и уток [34].

У человека наблюдается выраженная гетерогенность в распределении полиаминов по различным тканям, включая мышцы, почки, предстательную железу и головной мозг. Наиболее высокие концентрации спермина обнаружены в предстательной железе (24 нмоль/мг белка), в то время как в почках содержание спермидина и спермина составляет 2,18 и 6,85 нмоль/мг белка, соответственно [7]. В головном мозге также отмечается неравномерное распределение полиаминов: высокие уровни спермидина зафиксированы в белом веществе (20 нмоль/мг белка) и таламусе (9,3 нмоль/мг белка), а спермина – в коре мозжечка (3,4 нмоль/мг белка) [7]. Согласно имеющимся данным, полиамины синтезируются преимущественно в нейронах и аккумулируются в глиальных клетках, что объясняет их повышенное содержание в белом веществе коры больших полушарий головного мозга [7].

Общей закономерностью является:

1. Более высокое содержание полиаминов в тканях птиц по сравнению с млекопитающими; Содержание спермидина и спермина в 10-20 раз выше в тканях птиц по сравнению с млекопитающими. 2. Содержание полиаминов различаются в тканях. Наиболее высокое в иммунокомпетентных тканях. 3. В крови содержание полиаминов выше в эритроцитарной массе, чем в сыворотке крови. 4. Содержание спермидина в крови наиболее высокое по сравнению со спермином и путресцином, а также значительно выше ацетилированных производных полиаминов. 5. В тканях молодых животных и птиц содержание полиаминов выше, чем в тех же тканях взрослых животных [62].

Синтез полиаминов у птиц

Образование полиаминов происходит при декарбоксилировании орнитина. Внутриклеточный биосинтез спермидина и спермина начинается с диамина - путресцина, который в свою очередь синтезируется из орнитина (рисунок 1).

Лимитирующим образование полиаминов является фермент ОДК [55]. Образование орнитина возможно несколькими путями - из незаменимой аминокислоты аргинина под действием аргиназы и из пролина с участием ферментов пролиноксидазы и орнитинаминотрансферазы (рисунок 1).

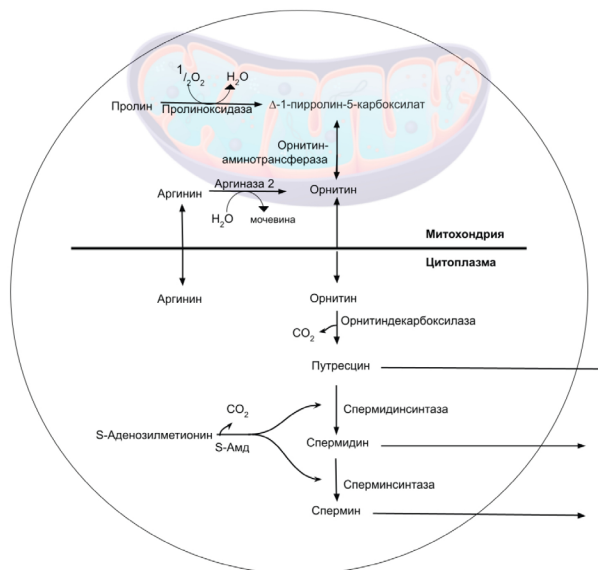


Рис. 1. Синтез полиаминов в клетках птиц. Синтез орнитина из пролина в митохондриях происходит в несколько этапов: 1) реакция дегидрогенации пролина НАД-дегидрогеназой (скорость лимитирующая) фермент приводит к образованию 5-пролин-2-карбоновой кислоты; 2) Разрушение цикла по месту двойной связи; 3) Формирование γ -полуальдегида; 4) Реакция трансминирования γ -полуальдегида с образованием орнитина. Так как реакция дегидрогенации пролина происходит с отщеплением H^+ , в ходе окислительно-восстановительной реакции, фермент автор называет – пролиноксидаза [23].

Сокращения: S-Амд–S-аденозилметиониндекарбоксилаза.

Fig. 1. Polyamine synthesis in avian cells. The synthesis of ornithine from proline in the mitochondria occurs in several stages: 1) the dehydrogenation of proline by NAD-dehydrogenase (the rate-limiting step), which leads to the formation of 5-proline-2-carboxylic acid; 2) Breakage of the cycle at the double bond; 3) Formation of γ -half-aldehyde; 4) Transamination of γ -half-aldehyde to form ornithine. Since the dehydrogenation of proline occurs with the release of H^+ during a redox reaction, the author refers to the enzyme as proline oxidase [23].

Abbreviations: S-Amd–S-adenosylmethionine decarboxylase.

У млекопитающих синтез орнитина происходит в цитозоле из аргинина. В ходе эмбриогенеза в плаценте млекопитающих наблюдается синтез орнитина из пролина (заменимой аминокислоты) в митохондриях, что связано с необходимостью поддержания высокого уровня полиаминов для биосинтеза белков и нуклеиновых кислот в ходе роста и развития эмбриона [36]. Furukawa с соавторами [23] установили, что при [C-14]-введе-

нии аргинина и [C-14]-пролина в почках кур данные аминокислоты легко превращались в полиамины. В ходе проведенных исследований было установлено наличие активности ряда ферментов, участвующих в метаболизме аминокислот и полиаминов, в тканях кур. В частности, выявлена активность орнитинаминотрансферазы (ОАТ, митохондриальная локализация) и орнитиндекарбоксилазы (ОДК, цитозольная локализация). При этом аргиназа и пролиноксидаза (ПО) были идентифицированы в митохондриальной фракции клеток почек кур. Примечательно, что концентрация полиаминов плазме крови птиц значительно превышает (в 20-100 раз) аналогичные показатели, характерные для млекопитающих. Данный факт может свидетельствовать об интенсивном транспорте полиаминов в различные ткани, что, в свою очередь, потенциально обеспечивает ускоренные темпы роста и развития организма [23].

На основании полученных данных, авторами были выявлены два принципиальных отличия между метаболизмом полиаминов у птиц и млекопитающих. Во-первых, установлены различия в механизмах эндогенного синтеза полиаминов, а во-вторых, обнаружены значительные различия в концентрациях полиаминов в плазме крови. Высокий уровень полиаминов в крови птиц, вероятно, обеспечивает интенсификацию процесса роста и развития, а также, возможно, является одним из факторов, определяющих относительно высокую продолжительность жизни, характерную для представителей класса птиц. В метаболическом каскаде полиаминов, следующим за путресцином ключевым соединением является триамин – спермидин. Его биосинтез катализируется ферментом спермидинсинтазой (СПДСи), которая осуществляет перенос аминопропильной группы $[\text{NH}_2(\text{CH}_2)_3-]$ от декарбоксилированного S-аденозилметионина к аминогруппе молекулы путресцина, что и приводит к образованию спермидина. Последующая трансформация спермидина в спермин происходит посредством аналогичного переноса аминопропильной группы, катализируемого ферментом сперминсинтазой (СПМСи), что обеспечивает наращивание полиаминной цепи.

Одним из значимых аспектов, определяющих *динамику метаболизма полиаминов*, является оценка их экзогенного поступления из кишечника. В настоящее время известно о существовании трех основных путей пополнения пула полиаминов в организме птиц и млекопитающих: абсорбция из продуктов питания, синтез энтеробактериями кишечника и эндогенный биосинтез в тканях организма. Значительное количество исследований посвящено изучению содержания полиаминов в различных продуктах

питания, а также оценке влияния пробиотических препаратов на уровень полиаминов в организме птиц, млекопитающих и человека [8; 11; 13; 37; 39; 41; 50; 51].

Следовательно, внутриклеточная концентрация полиаминов, включающих путресцин, спермидин и спермин, находится под строгим многоуровневым контролем, осуществляемым посредством сбалансированного функционирования основных регуляторных систем, таких как: *de novo* биосинтеза, ацетилирования с последующим экспортом, транспортных механизмов, а также модуляции поступления полиаминов из кишечника.

Полиамины и старение

Для всех живых организмов характерно снижение уровня полиаминов с возрастом, однако, следует отметить значительные различия между видами животных, исследуемыми тканями и сравниваемыми возрастными группами [30; 31; 65]. Первое резкое снижение (на 35%) содержания полиаминов в тканях у млекопитающих наблюдается в период между рождением и отлучением от груди, затем уровни полиаминов фактически остаются стабильными на протяжении всей взрослой жизни грызунов [31].

Изучение обмена полиаминов в мозге у мышей линии SAMP/ SAMR показало, что уже на ранних стадиях постнатального развития у стареющих животных содержание полиаминов ниже по сравнению с контролем [4].

Снижение уровня спермина и спермидина у людей и приматов начинается после 40 лет [70]. В человеческом мозге обнаружена отрицательная корреляция между уровнями спермина/спермидина и возрастом в коре головного мозга, базальных ганглиях и коре мозжечка [68]. Показано, что у людей в возрасте 90 и 100 лет уровень спермидина в цельной крови в три раза выше, чем у 40-летних [69].

Влияние введения полиаминов на продолжительность жизни показана в опытах in vitro и in vivo

Введение экзогенных полиаминов, таких как спермидин и спермин, продемонстрировало способность увеличивать продолжительность жизни культивируемых иммунных клеток [46]. Исследования *in vivo* подтверждают геронтологический эффект экзогенного спермидина, проявляющийся в увеличении продолжительности жизни у различных модельных организмов, включая дрожжи (на 40%), *Drosophila melanogaster* (на 30%), нематод (*Caenorhabditis elegans*, на 15%) и грызунов (на 10%) [7; 48; 65; 73]. У людей была зарегистрирована положительная корреляция между повышен-

ным потреблением спермидина с пищей и долголетием [38]. Полиамины также предотвращают снижение когнитивных функций, стимулируя аутофагию и митофагию, улучшая митохондриальное дыхание, уменьшая нейровоспаление и модулируя медиаторный обмен [5; 21].

Механизмы геропротекторного действия полиаминов

Одним из первых доказанных положительных защитных механизмов действия полиаминов для всех видов животных является их антиоксидантный эффект [14; 15; 72]. В модельных опытах на микроорганизмах, птицах и грызунах показано, что введение экзогенного путресцина, спермидина и спермина оказывает защитное действие от токсических высоко реакционноспособных свободных радикалов в условиях окислительного стресса, индуцированного гипоксией, ишемией, гипероксией, воспалением и др. [14; 15; 32; 47; 72].

Полиамины стимулируют экспрессию различных факторов антиоксидантной ферментативной защитной системы, таких как супероксиддисмутаза (СОД), каталаза и ферменты обмена глутатиона [50], но они также сами по себе действуют как антиоксиданты, выступая в роли ловушки для активных форм кислорода [72].

Чем больше аминокрупп, тем выше антиоксидантная способность, а спермин является наиболее мощным из них [19; 26]. Спермин функционирует как поглотитель свободных радикалов, который окисляется во время этого процесса. Важно отметить, что полиамины способны защищать от токсичности тяжелых металлов, подавляя образовавшиеся продукты окислительного стресса, которые были вызваны прямым хелатированием тяжелых металлов [43].

Стоит подчеркнуть, что спермидин ингибирует ацетилирование гистонов, тем самым оказывая эффект «регенерации» в отношении генома [22]. Показано в опытах *in vivo* и *in vitro*, что спермидин регулирует уровень ацетилирования гистонов, активируя P/CAF, фермент обладающий гистонацетилтрансферазной активностью, а также спермидин подавляет активность гистонацетилтрансфераз (ГАТ), одновременно стимулирует активность гистондеацетилтрансфераз (ГДАТ) [52].

Полиамины действуют как шапероны

Полиамины усиливают активность шаперонов, а также функционируют как шапероны сами по себе [16, 64]. Полиамины способствуют образованию α -спиральных структур в первичных гиперкислотных белках, что может представлять консервативный механизм для регуляции белков, опосредованной полиаминами [16], а также, кроме улучшения

сворачивания и стабильности белковых молекул, полиамины связывают ДНК [64], тем самым способствуя стабильности и репарации ДНК посредством стимуляции активности рекомбиназы RAD51 [16; 26; 64]. Полиамины также взаимодействуют с липидами, тем самым защищая мембраны от осмотического шока [61] и предотвращая разрыв мембран эритроцитов, которые в определенных условиях подвергаются высокому напряжению [10].

Существенным аспектом антивозрастного воздействия спермидина на метаболизм является его способность регулировать *липидный обмен* [3; 12]. Минуа *и др.* обнаружили, что повышенный уровень триглицеридов, а также изменённый профиль фосфолипидов и жирных кислот, были связаны с увеличением продолжительности жизни мух, которых кормили спермидином. Гао *и др.* доказали, что спермидин регулирует липидный обмен путем подавления экспрессии липогенных генов через сигнальный путь АМР-активируемой протеинкиназы (АМПК) [7].

Важно подчеркнуть, что спермидин может замедлять старение оказывая влияние на определённые сигнальные пути, таких как SIRT1/PGC-1 α , инсулин/IGF, AMPK-FOXO3a и сигнальные пути CK2/MAPK [7]. Спермидин может регулировать апоптоз и некроз клеток [61], а также полиамины способны предотвращать развитие апоптоза [65]. Сообщалось о роли спермидина в механизмах регуляции процесса некроза клеток [67].

В опытах на дрожжах было показано, что повышение уровня спермидина подавляет некроз клеток, тем самым продлевая срок жизни и улучшая метаболизм у стареющих дрожжей [67]. Важно отметить, что механизм, с помощью которого полиамины способны эффективно регулировать процесс старения у позвоночных животных, связан с модуляторной активностью нейромедиаторных систем и рецепторных комплексов (ионотропных глутаматных рецепторов, NMDA, ацетилхолиновых, ГАМК и др.) [5].

Полиамины – ключевые регуляторные молекулы активности всех систем в организме позвоночных животных

Возраст-ассоциированное снижение функциональной компетентности органов и тканей является характерным признаком старения.

Современные исследования указывают на полиамины, в частности путресцин, спермидин и спермин, как на ключевые регуляторные молекулы, оказывающие плеiotропное воздействие на различные типы тканей, включая мышечную, скелетную, соединительную, нервную, эндокринную и жировую [20; 33] (рисунок 2).

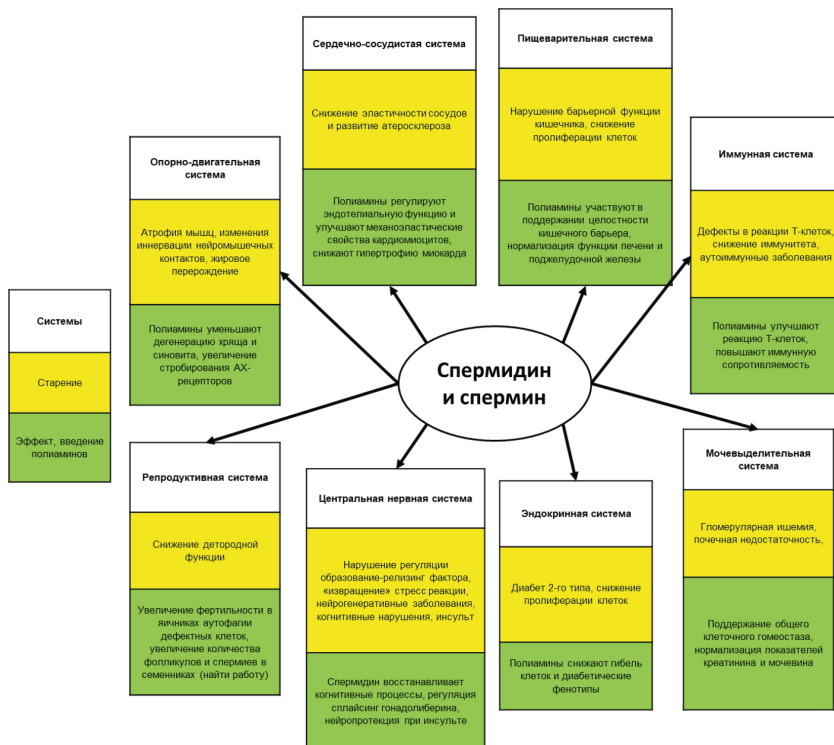


Рис. 2. Роль полиаминов в организме животных

Fig. 2. The Role of Polyamines in the Animal Body

Возраст-зависимое снижение фертильности, проявляющееся в ослаблении репродуктивной функции, является одним из ключевых признаков старения. Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что добавление путресцина в рацион птиц приводит к значительному увеличению количества фолликулов в яичниках [63], что указывает на потенциальную роль путресцина в поддержании репродуктивного здоровья. Примечательно, что полиамины способны модулировать эндокринную систему посредством регуляции высвобождающих факторов. В частности, путресцин выступает в качестве регулятора альтернативного сплайсинга пре-мРНК гонадолиберина, оказывая, таким образом, влияние на экспрессию гонадотропин-рилизинг гормона (ГнРГ). ГнРГ, являясь ключевым регулятором репродуктивной оси, контролирует секрецию лютеинизирующего гормо-

на (ЛГ) и фолликулостимулирующего гормона (ФСГ), необходимых для поддержания фертильности [25].

Учитывая значительное снижение качества жизни, связанное с возрастными изменениями в *опорно-двигательной системе*, изучение молекулярных механизмов, модулирующих ее состояние и функционирование, представляет собой особенно актуальное направление исследований. В скелетных мышцах содержится значительное количество полиаминов и при старении их содержание снижается. Полиамины регулируют мышечную массу скелетных мышц, запуская активацию процессов аутофагии и митофагии [24,53]. Недавние экспериментальные исследования *in vitro* и *in vivo* показывали, что экзогенное введение спермидина обращает вспять дисфункциональную аутофагию и стимулирует митофагию в скелетных и мышцах сердца, предотвращая атрофию этих тканей [53]. Получены убедительные доказательства эффективности полиаминов и физических упражнений в качестве индукторов аутофагии, отдельно или в сочетании, что может способствовать лечению саркопении и заболеваний опорно-двигательного аппарата, патогенез которых связан со старением [24]. Ои с соавторами показали, что введение экзогенного спермидина улучшает состояние костно-суставной системы при остеоартрите, изменяя поляризацию макрофагов [53]. Сунг Х.К. с соавторами предлагают рассматривать уровень спермидина в сыворотке крови в роли предиктора переломов в опорно-двигательной системе человека [66]. Высокая геронпротекторная активность установлена в отношении эффектов спермидина на сердечно-сосудистую систему. Установлено, что спермидин снижает гипертрофию миокарда, нормализует кровяное давление, улучшает механоэластичные свойства кардиомиоцитов благодаря активации аутофагии [58].

Особенно важно в настоящее время изучение роли полиаминов в функциональной активности центральной нервной системы. Получены убедительные доказательства участия полиаминов в процессе нейропротекции при старении, что особенно важно в регуляции когнитивных нарушений, которые наблюдаются при нейродегенеративных заболеваниях. Полиамины имеют относительно высокие концентрации в головном мозге и обладают плеiotропной биохимической активностью, включая регуляцию ионных медиаторных каналов, экспрессии генов, транспорта Ca^{2+} в митохондриях и многое другое. Также описан неспецифический механизм ответной реакции на стресс со стороны полиаминов, получивший название ПСО (полиаминная стресс-реакция). В данных работах подчеркивают и ведущую роль полиаминов в регуляции синаптической пластичности в

процессе адаптации животных к экстремальным условиям окружающей среды [5; 7].

Желудочно-кишечный тракт особенно чувствителен к нарушениям обмена полиаминов

Эпителиальная ткань кишечника содержит высокие концентрации полиаминов, что связано с высокой пролиферативной активностью этих клеток. Хорошо известно, что нарушения функциональной активности кишечника являются возраст-зависимой патологией. Дополнительное введение в рацион питания животных путресцина позволяет не только увеличить уровень полиаминов, непосредственно, в клетках кишечника, но и повлиять на накопление спермидина в тканях печени и мышц [18; 73]. Эндокринная система особенно чувствительна к метаболическим изменениям уровня полиаминов [17]. Полиамины оказывают модулирующее влияние на эндокринную систему, что подтверждают работы, направленные на изучение механизмов влияния спермидина на функциональную активность последней. Показано, что полиамины влияют непосредственно на метаболизм клеток эндокринной системы, например, поджелудочной железы, где спермидин модифицирует RIPK1, подавляя развитие и прогрессирование диабета [3]. Важно отметить, что полиамины способны регулировать состояние эндокринной системы через рилизинг-факторы (как описано выше). Полиамины принимают участие в регуляции обменных процессов в жировой ткани, определяя количественный и качественный состав клеток белой жировой ткани, а также, определяя соотношение белых и бежевых адипоцитов. Обмен липидов в адипоцитах контролируется полиаминами: активация спермидин/спермин-N1- ацетилтрансферазы (ускорение метаболизма полиаминов) приводит к уменьшению энергетических запасов жиров в клетке, а замедление – наоборот, к увеличению внутриклеточных концентраций нейтральных жиров. Метаболизм полиаминов обеспечивает регуляцию массы жировой ткани благодаря изменению баланса между процессами окисления и биосинтеза жирных кислот [1; 71].

Полиамины играют важную и разнообразную роль в иммунной системе и могут влиять как на врождённый, так и на адаптивный иммунный ответ, включая модуляцию, пролиферации и дифференцировки иммунных клеток, поляризации макрофагов, иммунного старения и аутофагии, иммуносупрессии при раке [22]. Хотя изначально считалось, что полиамины оказывают иммуносупрессивное действие, теперь стало очевидно, что их иммунобиологические свойства многогранны и зависят от контекста, типов клеток и патологических состояний. Ранние исследования выявили

потенциальную роль полиаминов в развитии аутоиммунных заболеваний [46]. Недавние исследования подчёркивают ключевую роль полиаминов в регуляции иммунитета. Они усиливают активацию и пролиферацию Т-клеток, а также влияют на функции макрофагов и дендритных клеток [46]. Снижение уровня спермина в плазме крови связано с нарушением функции мочевыделительной системы [44]. Клетки почек реагируют на различные формы повреждения снижением синтеза полиаминов и активацией пути распада полиаминов. Показано, что при фиброзной патологии почек у млекопитающих наблюдается индукция сперминоксидазы в эпителии почечных канальцев с фиброзом почек, а также при этом снижается содержание спермина в почках. Более того, экспрессия SMOX в почках положительно коррелирует с фиброзом почек и снижением их функции у пациентов с хронической почечной недостаточностью. Важно отметить, что введение экзогенного спермина значительно улучшает аутофагию, замедляет старение и ослабляет фиброз в почках мышей. Кроме того, снижение уровня ATG5, важнейшего компонента аутофагии, в эпителиальных клетках канальцев усиливает экспрессию SMOX и снижает уровень спермина при фиброгенезе, вызванном TGF- β 1, *in vitro* и фиброзе почек *in vivo*. Механически ATG5 легко взаимодействует с SMOX в физиологических условиях и при фиброгенных реакциях, вызванных TGF- β 1, сохраняя уровень спермина в клетках. Авторы делают вывод, что полученные результаты позволяют предположить, что применение спермина является перспективной терапией против фиброза почек, возможно, за счёт координации аутофагии и подавления механизмов патологического старения [44].

Изменения в синаптической передаче, называемые синаптической пластичностью, являются одним из механизмов, с помощью которого нейронная активность отражает изменения в окружающей среде и влияет на функцию мозга в целом. Спермидин защищает от возрастных изменений в межнейронных связях, которые вызывают возрастные проблемы с памятью. Спермидин может предотвратить потерю нейронных митохондрий, восстановить синаптическую функцию у пожилых животных и способствовать долгосрочному потенцированию, что имеет решающее значение для обучения и памяти. Кроме того, сообщалось, что активные зоны старения в нервной системе дрозофилы достигают своей максимальной емкости, что может ограничивать синаптическую пластичность и вызывать проблемы с формированием памяти [7]. Подавляющее большинство исследований эффектов полиаминов, особенно спермидина, на синаптическую пластичность подчеркивают их важную роль в поддержании и увеличении нейронной функции.

По мере того, как мы узнаем больше о сложной связи между метаболизмом полиаминов и синаптической пластичностью, использование этих знаний для разработки методов лечения неврологических заболеваний животных и человека, разработки способов адаптации животных к стрессорным воздействиям окружающей среды становится все более актуальным.

Гипотеза синдрома темпа жизни (pace of life syndrome, POLS) и полиамины

Гипотеза синдрома темпа жизни предполагает, что в ходе эволюции живых организмов их физиологические, генетические, биохимические и поведенческие особенности должны эволюционировать совместно [2]. Данная гипотеза предполагала, что гликемия (т. е. уровень глюкозы в крови) и продукты взаимодействия с белками и другими высокомолекулярными соединениями (т. е. процесс гликирования) изменяются параллельно в ходе эволюции. Несмотря на последствия увеличения содержания глюкозы и гликирования белков в процессе старения и, следовательно, потенциально как фактора эволюции, исследования птиц особенно актуальны, так как у них самые высокие уровни глюкозы в крови среди позвоночных и еще более высокая скорректированная по массе продолжительность жизни по сравнению с организмами с похожей физиологией, как у млекопитающих. Moreno-Borralló A. с соавторами провели сравнительный анализ показателей гликирования глюкозы и альбумина у 88 видов птиц из 22 отрядов в зависимости от особенностей жизненного цикла (масса тела, масса кладки, максимальная продолжительность жизни и время развития) и рациона [49]. Уровни глюкозы положительно коррелировали со скоростью гликирования альбумина нелинейным образом, что указывает на устойчивость к гликированию у видов с более высокими уровнями глюкозы. Уровни глюкозы в плазме крови снижались с увеличением массы тела, но, вопреки тому, что предсказывает гипотеза POLS, содержание глюкозы в крови увеличивалось с максимальной продолжительностью жизни, прежде чем достичь максимального плато. Эти результаты расширяют наши знания о разнообразии гликемии и гликировании у птиц, указывая на существование механизмов устойчивости к гликированию у птиц со сравнительно высоким гликемическим индексом.

Известно, что полиамины являются соединениями, способными регулировать уровень глюкозы в крови и процесс гликирования [74]. В связи с этим можно предложить гипотезу, что в ходе эволюции содержание спермидина и спермина явились тем фактором, который определял скорость старения у птиц и млекопитающих, и являлся предиктор долголетия.

Заключение

Из приведённых выше литературных данных очевидно, что полиамины являются не только маркерами старения, но могут рассматриваться в качестве предикторов долголетия, о чем свидетельствует эффективность влияния полиаминов на все системы организма. Предложенная гипотеза о продолжительности жизни у птиц предоставляет перспективное направление для дальнейших исследований. Проверка этой гипотезы с использованием обширных наборов данных, включающих различные виды птиц и учитывающих множество переменных, позволит значительно углубить наше понимание механизмов старения и факторов, определяющих продолжительность жизни. Будущие исследования, направленные на подтверждение или опровержение этой гипотезы, могут внести значительный вклад в сравнительную биологию, геронтологию и экологию, а также способствовать разработке новых подходов к пониманию процессов старения в целом. Необходимы дальнейшие исследования для выявления конкретных причинно-следственных связей и количественной оценки влияния этих факторов, что в конечном итоге позволит построить более полную и точную модель, объясняющую продолжительность жизни птиц, в силу особенностей обмена полиаминов и их более высокого уровня в организме у птиц в сравнении с млекопитающими.

Информация о конфликте интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Информация о спонсорстве. Тематика поддержана Российским научным фондом, проект № 24-26-00225 (<https://rscf.ru/project/24-26-00225/>).

Список литературы

1. Березов, Т. Т., Маклецова, М. Г., & Федорова, Т. Н. (2012). Полиамины: их роль в норме и при патологии центральной нервной системы. *Анналы клинической и экспериментальной неврологии*, 6(2), 38–42. EDN: <https://elibrary.ru/OZHGNJ>
2. Васильева, Н. А. (2021). Синдром темпа жизни (pace-of-life syndrome, POLS): эволюция концепции. *Зоологический журнал*, 100(9), 969–983. <https://doi.org/10.31857/S0044513421090117>. EDN: <https://elibrary.ru/IXGKTP>
3. Корзун, И. А., Неборак, Е. В., Сяткин, С. П., Сунграпова, К. Ю., Хиляль, А., & Ибрагимова, А. М. (2000). Роль полиаминов в поддержании гомеостаза белой жировой ткани. *Медико-фармацевтический журнал «Пульс»*, 22(1), 47–54. <https://doi.org/10.26787/nydha-2686-6838-2020-22-1-47-54>. EDN: <https://elibrary.ru/VXOQAP>

4. Маклецова, М. Г., Куликова, О. И., Сволинский, С. Л., & Федорова, Т. Н. (2013). Содержание полиаминов в мозге 10-дневных и взрослых мышей линий SAMP1 и SAMR1, характеризующихся разным темпом старения. *Нейрохимия*, 30(3), 229–232. <https://doi.org/10.7868/S1027813313030096>. EDN: <https://elibrary.ru/QMGHIF>
5. Маклецова, М. Г., Рихирева, Г. Т., Кириченко, Е. Ю., Тринитатский, И. Ю., Вакуленко, М. Ю., и др. (2022). Роль полиаминов в механизмах когнитивных нарушений. *Нейрохимия*, 39(3), 265–278. <https://doi.org/10.31857/S1027813322030050>. EDN: <https://elibrary.ru/IGICJR>
6. Травин, Д. Ю., & Фенюк, Б. А. (2017). Старение птиц (мини-обзор). *Биохимия*, 82(1), 35–42. EDN: <https://elibrary.ru/XWTTTH>
7. Arthur, R., Jamwal, S., & Kumar, P. (2024). A review on polyamines as promising next-generation neuroprotective and anti-aging therapy. *European Journal of Pharmacology*, 978, 176804. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2024.176804>. EDN: <https://elibrary.ru/NUYIBG>
8. Atiya Ali, M., Poortvliet, E., Strömberg, R., & Yngve, A. (2011). Polyamines in foods: Development of a food database. *Food Nutr. Res.*, 55, 5572. <https://doi.org/10.3402/fnr.v55i0.5572>.
9. Bae, D. H., Lane, D. J. R., Jansson, P. J., & Richardson, D. R. (2018). The old and new biochemistry of polyamines. *Biochim. Biophys. Acta Gen. Subj.*, 1862(9), 2053–2068. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2018.06.004>. EDN: <https://elibrary.ru/VGHYPM>
10. Ballas, S. K., Mohandas, N., Marton, L. J., & Shohet, S. B. (1983). Stabilization of erythrocyte membranes by polyamines. *P.N.A.S.*, 80(7), 1942–1946. <https://doi.org/10.1073/pnas.80.7.1942>.
11. Bardóc, S., Duguid, T. J., Brown, D. S., Grant, G., Pusztai, A., et al. (1995). The importance of dietary polyamines in cell regeneration and growth. *Br. J. Nutr.*, 73(6), 819–828. <https://doi.org/10.1079/bjn19950087>.
12. Brenner, S., Bercovich, Z., Feiler, Y., Keshet, R., & Kahana, C. (2015). Dual Regulatory Role of Polyamines in Adipogenesis. *J. Biol. Chem.*, 290(45), 27384–27392. <https://doi.org/10.1074/jbc.M115.686980>. EDN: <https://elibrary.ru/VFSOSD>
13. Cantabrana, B., Peña-Iglesias, P., Castro-Estrada, P., Suárez, L., Bordallo, J., et al. (2025). Dietary intake of polyamines in a Spanish adult population: Age-dependent correlation with Healthy Eating Index and Dietary Inflammatory Index scores. *Nutrition*, 130, 112608. <https://doi.org/10.1016/j.nut.2024.112608>. EDN: <https://elibrary.ru/MIUZSY>
14. Chai, N., Zhang, H., Li, L., et al. (2019). Spermidine Prevents Heart Injury in Neonatal Rats Exposed to Intrauterine Hypoxia by Inhibiting Oxidative Stress and Mi-

- tochondrial Fragmentation. *Oxid. Med. Cell. Longev.*, 2019, 5406468. <https://doi.org/10.1155/2019/5406468>. EDN: <https://elibrary.ru/NPNUJX>
15. Clarkson, A. N., Liu, H., Pearson, L., Kapoor, M., Harrison, J. C., et al. (2004). Neuroprotective effects of spermine following hypoxic-ischemic-induced brain damage: a mechanistic study. *F.A.S.E.B. J.*, 18(10), 1114–1116. <https://doi.org/10.1096/fj.03-1203fje>.
 16. Despotovic, D., Longo, L. M., Aharon, E., Kahana, A., Scherf, T., et al. (2020). Polyamines mediate folding of primordial hyperacidic helical proteins. *Biochemistry*, 59(46), 4456–4462. <https://doi.org/10.1021/acs.biochem.0c00800>. EDN: <https://elibrary.ru/AUSAXG>
 17. Dever, T. E., & Ivanov, I. P. (2018). Roles of polyamines in translation. *J. Biol. Chem.*, 293(48), 18719–18729. <https://doi.org/10.1074/jbc.TM118.003338>. EDN: <https://elibrary.ru/XBCYBL>
 18. Díaz-Osorio, Y., Gimeno-Agud, H., Mari-Vico, R., Illescas, S., Ramos, J. M., et al. (2025). Spermidine Recovers the Autophagy Defects Underlying the Pathophysiology of Cell Trafficking Disorders. *J. Inherit. Metab. Dis.*, 48(1), e12841. <https://doi.org/10.1002/jimd.12841>. EDN: <https://elibrary.ru/KCLFNr>
 19. Drolet, G., Dumbroff, E. B., Legge, R. L., & Thompson, J. E. (1986). Radical scavenging properties of polyamines. *Phytochemistry*, 25(2), 367–371. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)85482-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)85482-5).
 20. Duan, H., Yu, Q., Ni, Y., Li, J., Yu, L., et al. (2024). Synergistic anti-aging effect of Dendrobium officinale polysaccharide and spermidine: A metabolomics analysis focusing on the regulation of lipid, nucleotide and energy metabolism. *Int. J. Biol. Macromol.*, 278(4), 135098. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.135098>. EDN: <https://elibrary.ru/LULEGG>
 21. Eisenberg, T., Abdellatif, M., Schroeder, S., Primesnig, U., Stekovic, S., et al. (2016). Cardioprotection and lifespan extension by the natural polyamine spermidine. *Nat. Med.*, 22(12), 1428–1438. <https://doi.org/10.1038/nm.4222>.
 22. Eisenberg, T., Knauer, H., Schauer, A., Buttner, S., Ruckenstein, C., et al. (2009). Induction of autophagy by spermidine promotes longevity. *Nat. Cell Biol.*, 11(11), 1305–1314. <https://doi.org/10.1038/ncb1975>.
 23. Furukawa, K., He, W., Bailey, C. A., Bazer, F. W., Toyomizu, M., & Wu, G. (2021). Polyamine synthesis from arginine and proline in tissues of developing chickens. *Amino Acids*, 53(11), 1739–1748. <https://doi.org/10.1007/s00726-021-03084-7>.
 24. Galasso, L., Cappella, A., Mulè, A., Castelli, L., Ciorciari, A., et al. (2023). Polyamines and Physical Activity in Musculoskeletal Diseases: A Potential Therapeutic Challenge. *Int. J. Mol. Sci.*, 24(12), 9798. <https://doi.org/10.3390/ijms24129798>. EDN: <https://elibrary.ru/IPEEYF>

25. Gautam, P., Srivastava, V., Bammidi, S., Ghosh, S., Babu, V. S., & Banerjee, A. (2025). Putrescine modulates alternative splicing of gonadotropin hormone-releasing hormone (GnRH) through differential regulation of splicing factors. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 763, 151795. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2025.151795>.
26. Ha, H. C., Sirisoma, N. S., Kuppusamy, P., Zweier, J. L., Woster, P. M., & Caseiro, R. A., Jr. (1998). The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95(19), 11140–11145. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.19.11140>.
27. Handa, A. K., Fatima, T., & Mattoo, A. K. (2018). Polyamines: Bio-Molecules with Diverse Functions in Plant and Human Health and Disease. *Frontiers in Chemistry*, 6, 10. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00010>.
28. He, W., Li, P., & Wu, G. (2021). Amino acid nutrition and metabolism in chickens. *Adv. Exp. Med. Biol.*, 1285, 109–131. https://doi.org/10.1007/978-3-030-54462-1_7. EDN: <https://elibrary.ru/EIOPAD>
29. Ibarra, A. A., Wrobel, K., Escobosa, A. R., Elguera, J. C., Garay-Sevilla, M. E., et al. (2015). Determination of putrescine, cadaverine, spermidine and spermine in different chemical matrices by high performance liquid chromatography-electrospray ionization-ion trap tandem mass spectrometry (HPLC-ESI-ITMS/MS). *J. Chromatogr. B. Analyt. Technol. Biomed. Life Sci.*, 1002, 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.jchromb.2015.08.036>.
30. Jaenne, J., Raina, A., & Siimes, M. (1964). Spermidine and spermine in rat tissues at different ages. *Acta Physiol. Scand.*, 62, 352–358. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1964.tb10433.x>.
31. Jaenne, J., Raina, A., & Siimes, M. (1964). Spermidine and spermine in rat tissues at different ages. *Acta Physiol. Scand.*, 62, 352–358. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1964.tb10433.x>.
32. Jeong, J. W., Cha, H. J., Han, M. H., Hwang, S. J., Lee, D. S., et al. (2018). Spermidine protects against oxidative stress in inflammation models using macrophages and zebrafish. *Biomol. Ther.*, 26, 146–156. <https://doi.org/10.4062/biomolther.2016.272>. EDN: <https://elibrary.ru/YFXRJJ>
33. Jiang, D., Guo, Y., Niu, C., Long, S., & Jiang, Y. (2023). Exploration of the Antioxidant Effect of Spermidine on the Ovary and Screening and Identification of Differentially Expressed Proteins. *Int. J. Mol. Sci.*, 24(6), 5793. <https://doi.org/10.3390/ijms24065793>. EDN: <https://elibrary.ru/WPPUKS>
34. Jiang, D., Weikang, L., Zhixin, Y., Yilong, J., Zelong, W., et al. (2024). High-performance liquid chromatography determination of polyamine contents in poultry based on precolumn benzoyl chloride derivatization. *Microchemical Journal*, 203, 110821. <https://doi.org/10.1016/j.microc.2024.110821>. EDN: <https://elibrary.ru/URKVXU>

35. Jimenez, G. E., Borbolla, F. V., Muñoz, L. G., et al. (2023). The Molecular Role of Polyamines in Age-Related Diseases: An Update. *Int. J. Mol. Sci.*, 24(22), 16469. <https://doi.org/10.3390/ijms242216469>. EDN: <https://elibrary.ru/FDPQHO>
36. Jing, Y., Zhang, C. R., Li, Z. X., Gao, Y. H., Jiang, L., et al. (2025). Spermine alleviates myocardial cell aging by inhibiting mitochondrial oxidative stress damage. *Eur. J. Pharmacol.*, 997, 177477. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2025.177477>. EDN: <https://elibrary.ru/HKWZMM>
37. Kalac, P., & Krausová, P. (2005). A review of dietary polyamines: Formation, implications for growth and health and occurrence in foods. *Food Chemistry*, 90, 219–230. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.03.044>. EDN: <https://elibrary.ru/MDYPDR>
38. Kiechl, S., Pechlaner, R., Willeit, P., Notdurfter, M., Paulweber, B., et al. (2018). Higher spermidine intake is linked to lower mortality: a prospective population-based study. *Am. J. Clin. Nutr.*, 108(2), 371–380. <https://doi.org/10.1093/ajcn/nqy102>.
39. Knut, A. E., Risøen, U., Rønning, H. F., & Reistad, R. (2002). Dietary polyamines. *Food Chem.*, 78, 273–280. [https://doi.org/10.1016/S0308-8146\(01\)00405-8](https://doi.org/10.1016/S0308-8146(01)00405-8).
40. Kolesnikov, Y., Kretynin, S. V., Filepova, R., Dobrev, P. I., Martinec, J., et al. (2024). Polyamines metabolism and their biological role in plant cells: what do we really know? *Phytochemistry Reviews*, 23, 997–1026. <https://doi.org/10.1007/s11101-024-09913-3>. EDN: <https://elibrary.ru/JBWJVL>
41. Krausová, P., Kalač, P., Křížek, M., & Pelikánová, T. (2006). Content of biologically active polyamines in livers of cattle, pigs and chickens after animal slaughter. *Meat Sci.*, 73(4), 640–644. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2006.03.005>.
42. Li, Y., Cheng, A., & He, F. (2025). Metabolism of polyamine in vascular diseases: a prospective therapeutic target. *Bratisl. Med. J.*, 126, 845–863. <https://doi.org/10.1007/s44411-025-00147-z>. EDN: <https://elibrary.ru/MSJGOB>
43. Lovaas, E. (1997). Antioxidative and metal-chelating effects of polyamines. *Adv. Pharmacol.*, 38, 119–149. [https://doi.org/10.1016/s1054-3589\(08\)60982-5](https://doi.org/10.1016/s1054-3589(08)60982-5). EDN: <https://elibrary.ru/XYPYEL>
44. Luo, D., Lu, X., Li, H., Li, Y., Wang, Y., et al. (2024). The Spermine Oxidase/Spermine Axis Coordinates ATG5-Mediated Autophagy to Orchestrate Renal Senescence and Fibrosis. *Adv. Sci. (Weinh)*, 11(29), e2306912. <https://doi.org/10.1002/advs.202306912>. EDN: <https://elibrary.ru/WEMIXS>
45. Luo, D., Lu, X., Li, Y., Xu, Y., Zhou, Y., et al. (2023). Metabolism of polyamines and kidney disease: a promising therapeutic target. *Kidney Dis.*, 9(6), 469–484. <https://doi.org/10.1159/000533290>. EDN: <https://elibrary.ru/GRVJCN>
46. Mahalingam, S. S., & Pandiyan, P. (2024). Polyamines: Key Players in Immunometabolism and Immune Regulation. *J. Cell. Immunol.*, 6(5), 196–208. <https://doi.org/10.33696/immunology.6.206>. EDN: <https://elibrary.ru/ZCNLKN>

47. Makletsova, M. G., Fedorova, T. N., Maksimova, M. J., & Boldyrev, A. A. (2012). Effects of Carnosine on Polyamine Levels in Red Blood Cells of Patients with Hypertonic Discirculatory Encephalopathy. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 154(2), 210–212. <https://doi.org/10.1007/s10517-012-1914-2>. EDN: <https://elibrary.ru/RGFETX>
48. Minois, N., Carmona-Gutierrez, D., & Madeo, F. (2011). Polyamines in aging and disease. *Aging*, 3(8), 716–732. <https://doi.org/10.18632/aging.100361>. EDN: <https://elibrary.ru/RJYPKT>
49. Moreno Borralló, A., Jaramillo, S., Schaeffer-Reiss, C., Rey, B., Quintard, B., et al. (2024). Understanding glycaemia and glycation levels in birds: diet and life history traits associations. <https://doi.org/10.1101/2024.07.02.600014>.
50. Muñoz-Esparza, N. C., Costa-Catala, J., Comas-Basté, O., Toro-Funes, N., Latorre-Moratalla, M. L., et al. (2021). Occurrence of Polyamines in Foods and the Influence of Cooking Processes. *Foods*, 10(8), 1752. <https://doi.org/10.3390/foods10081752>. EDN: <https://elibrary.ru/OQXVUP>
51. Naoyoshi, N., Akihiro, Y., & Toshiko, A. (2007). Amounts of polyamines in foods in Japan and intake by Japanese. *Food Chemistry*, 100, 491–497. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.09.070>.
52. Ni, Y. Q., & Liu, Y. S. (2021). New insights into the roles and mechanisms of spermidine in aging and age-related diseases. *Aging Dis.*, 12(8), 1948–1963. <https://doi.org/10.14336/AD.2021.0603>. EDN: <https://elibrary.ru/TOGXOU>
53. Ou, Q., Tang, S., Zhu, J., Xue, S., Huang, H., et al. (2024). Spermidine ameliorates osteoarthritis via altering macrophage polarization. *Biochim. Biophys. Acta Mol. Basis Dis.*, 1870(4), 167083. <https://doi.org/10.1016/j.bbadis.2024.167083>. EDN: <https://elibrary.ru/AARHWP>
54. Partridge, L., Fuentealba, M., & Kennedy, B. K. (2020). The quest to slow ageing through drug discovery. *Nat. Rev. Drug Discov.*, 19(8), 513–532. <https://doi.org/10.1038/s41573-020-0067-7>. EDN: <https://elibrary.ru/XYPHPU>
55. Pegg, A. E. (2006). Regulation of ornithine decarboxylase. *J. Biol. Chem.*, 281(21), 14529–14532. <https://doi.org/10.1074/jbc.R500031200>.
56. Pegg, A. E. (2016). Functions of Polyamines in Mammals. *J. Biol. Chem.*, 291(29), 14904–14912. <https://doi.org/10.1074/jbc.R116.731661>.
57. Qi, Q., Hu, C., Zhang, H., Sun, R., Liu, Q., et al. (2023). Dietary supplementation with putrescine improves growth performance and meat quality of wenchang chickens. *Animals (Basel)*, 13(9), 1564. <https://doi.org/10.3390/ani13091564>. EDN: <https://elibrary.ru/RLDDGK>
58. Ren, J., & Zhang, Y. (2018). Targeting Autophagy in Aging and Aging-Related Cardiovascular Diseases. *Trends Pharmacol. Sci.*, 39(12), 1064–1076. <https://doi.org/10.1016/j.tips.2018.10.005>. EDN: <https://elibrary.ru/DHOGZJ>

-
59. Rossi, M. N., & Cervelli, M. (2024). Polyamine Metabolism and Functions: Key Roles in Cellular Health and Disease. *Biomolecules*, 14(12), 1570. <https://doi.org/10.3390/biom14121570>. EDN: <https://elibrary.ru/YQVNLD>
60. Schibalski, R. S., Shulha, A. S., Tsao, B. P., Palygin, O., & Ilatovskaya, D. V. (2024). The role of polyamine metabolism in cellular function and physiology. *Am. J. Physiol. Cell Physiol.*, 327(2), 341–356. <https://doi.org/10.1152/ajpcell.00074.2024>. EDN: <https://elibrary.ru/HGIBHB>
61. Schuber, F. (1989). Influence of polyamines on membrane functions. *Biochem. J.*, 260(1), 1–10. <https://doi.org/10.1042/bj2600001>.
62. Seiler, N., & Lamberty, U. (1975). Polyamines and nucleic acids in brains and hearts of newborn and adult autophagous and heterophagous vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 52(3), 419–425. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(75\)90155-8](https://doi.org/10.1016/0305-0491(75)90155-8).
63. Seller, N. (2000). Oxidation of Polyamines and Brain Injury. *Neurochemical Research*, 25(4), 471–490. <https://doi.org/10.1023/A:1007508008731>. EDN: <https://elibrary.ru/AGKVHZ>
64. Singh, B. P., Saha, I., Nandi, I., & Swamy, M. J. (2017). Spermine and spermidine act as chemical chaperones and enhance chaperone-like and membranolytic activities of major bovine seminal plasma protein, PDC-109. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 493(4), 1418–1424. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2017.09.148>.
65. Sturman, J. A., & Gaull, G. E. (1975). Polyamine metabolism in the brain and liver of the developing monkey. *J. Neurochem.*, 25(3), 267–272. <https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1975.tb06964.x>.
66. Sung, H. K., Jung, H. K., & Chan, S. S. (2021). Serum Spermidine as a Novel Potential Predictor for Fragility Fractures. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, 106(2), e582–e591. <https://doi.org/10.1210/clinem/dgaa745>. EDN: <https://elibrary.ru/THFJQJ>
67. Tkachenko, A. G., & Nesterova, L. Y. (2003). Polyamines as modulators of gene expression under oxidative stress in *Escherichia coli*. *Biochemistry*, 68(8), 850–856. PMID: 12948384. <https://doi.org/10.1023/a:1025790729797>. EDN: <https://elibrary.ru/LHSJLN>
68. Vivó, M., de Vera, N., Cortés, R., Mengod, G., Camón, L., et al. (2001). Polyamines in the basal ganglia of human brain. Influence of aging and degenerative movement disorders. *Neurosci. Lett.*, 304(1–2), 107–111. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(01\)01776-1](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(01)01776-1).
69. Vrijssen, S., Houdou, M., Cascalho, A., Eggermont, J., & Vangheluwe, P. (2023). Polyamines in Parkinson's Disease: Balancing Between Neurotoxicity and Neuroprotection. *Annu. Rev. Biochem.*, 92, 435–464. <https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-071322-021330>. EDN: <https://elibrary.ru/PGTGHU>

70. Wirth, A., Wolf, B., Huang, C. K., Glage, S., Hofer, S. J., et al. (2021). Novel aspects of age-protection by spermidine supplementation are associated with preserved telomere length. *GeroScience*, 43(2), 673–690. <https://doi.org/10.1007/s11357-020-00310-0>. EDN: <https://elibrary.ru/BLCCCC>
71. Wu, G., Bazer, F. W., Hu, J., Johnson, G. A., & Spencer, T. E. (2005). Polyamine synthesis from proline in the developing porcine placenta. *Biol. Reprod.*, 72(4), 842–850. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.104.036293>.
72. Wu, X., Cao, W., Jia, G., Zhao, H., Chen, X., et al. (2017). New insights into the role of spermine in enhancing the antioxidant capacity of rat spleen and liver under oxidative stress. *Anim. Nutr.*, 3(1), 85–90. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2016.11.005>. EDN: <https://elibrary.ru/SXUGAH>
73. Xu, T. T., Li, H., Dai, Z., Lau, G. K., Li, B. Y., et al. (2020). Spermidine and spermine delay brain aging by inducing autophagy in SAMP8 mice. *Aging (Albany NY)*, 12(7), 6401–6414. <https://doi.org/10.18632/aging.103035>. EDN: <https://elibrary.ru/LUPOIW>
74. Zhang, T., Fu, W., Zhang, H., Li, J., & Xing, B. (2024). Spermidine mediates acetylhypusination of RIPK1 to suppress diabetes onset and progression. *Nat. Cell Biol.*, 26(12), 2099–2114. <https://doi.org/10.1038/s41556-024-01540-6>. EDN: <https://elibrary.ru/QFQDHN>

References

1. Berezov, T. T., Makletsova, M. G., & Fedorova, T. N. (2012). Polyamines: Their role in normal conditions and in pathology of the central nervous system. *Annals of Clinical and Experimental Neurology*, 6(2), 38–42. EDN: <https://elibrary.ru/OZHGNJ>
2. Vasilieva, N. A. (2021). Pace-of-life syndrome (POLS): Evolution of the concept. *Zoological Journal*, 100(9), 969–983. <https://doi.org/10.31857/S0044513421090117>. EDN: <https://elibrary.ru/IXGKTP>
3. Korzun, I. A., Neborak, E. V., Syatkin, S. P., Sungrapova, K. Yu., Khilal, A., & Ibragimova, A. M. (2000). The role of polyamines in maintaining homeostasis of white adipose tissue. *Medical and Pharmaceutical Journal “Pulse”*, 22(1), 47–54. <https://doi.org/10.26787/nydha-2686-6838-2020-22-1-47-54>. EDN: <https://elibrary.ru/VXOQAP>
4. Makletsova, M. G., Kulikova, O. I., Svolinsky, S. L., & Fedorova, T. N. (2013). Polyamine content in the brain of 10-day-old and adult SAMP1 and SAMR1 mice characterized by different rates of aging. *Neurochemistry*, 30(3), 229–232. <https://doi.org/10.7868/S1027813313030096>. EDN: <https://elibrary.ru/QMGHIF>
5. Makletsova, M. G., Rikhireva, G. T., Kirichenko, E. Yu., Trinitatsky, I. Yu., Vaku-lenko, M. Yu., et al. (2022). The role of polyamines in the mechanisms of cog-

- nitive impairment. *Neurochemistry*, 39(3), 265–278. <https://doi.org/10.31857/S1027813322030050>. EDN: <https://elibrary.ru/IGICJR>
6. Travin, D. Yu., & Fenyuk, B. A. (2017). Aging of birds (mini-review). *Biochemistry*, 82(1), 35–42. EDN: <https://elibrary.ru/XWTTTH>
 7. Arthur, R., Jamwal, S., & Kumar, P. (2024). A review on polyamines as promising next-generation neuroprotective and anti-aging therapy. *European Journal of Pharmacology*, 978, 176804. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2024.176804>. EDN: <https://elibrary.ru/NUYIBG>
 8. Atiya Ali, M., Poortvliet, E., Strömberg, R., & Yngve, A. (2011). Polyamines in foods: Development of a food database. *Food Nutr. Res.*, 55, 5572. <https://doi.org/10.3402/fnr.v55i0.5572>.
 9. Bae, D. H., Lane, D. J. R., Jansson, P. J., & Richardson, D. R. (2018). The old and new biochemistry of polyamines. *Biochim. Biophys. Acta Gen. Subj.*, 1862(9), 2053–2068. <https://doi.org/10.1016/j.bbagen.2018.06.004>. EDN: <https://elibrary.ru/VGHYPM>
 10. Ballas, S. K., Mohandas, N., Marton, L. J., & Shohet, S. B. (1983). Stabilization of erythrocyte membranes by polyamines. *P.N.A.S.*, 80(7), 1942–1946. <https://doi.org/10.1073/pnas.80.7.1942>.
 11. Bardócz, S., Duguid, T. J., Brown, D. S., Grant, G., Pusztai, A., et al. (1995). The importance of dietary polyamines in cell regeneration and growth. *Br. J. Nutr.*, 73(6), 819–828. <https://doi.org/10.1079/bjn19950087>.
 12. Brenner, S., Bercovich, Z., Feiler, Y., Keshet, R., & Kahana, C. (2015). Dual Regulatory Role of Polyamines in Adipogenesis. *J. Biol. Chem.*, 290(45), 27384–27392. <https://doi.org/10.1074/jbc.M115.686980>. EDN: <https://elibrary.ru/VFSOSD>
 13. Cantabrana, B., Peña-Iglesias, P., Castro-Estrada, P., Suárez, L., Bordallo, J., et al. (2025). Dietary intake of polyamines in a Spanish adult population: Age-dependent correlation with Healthy Eating Index and Dietary Inflammatory Index scores. *Nutrition*, 130, 112608. <https://doi.org/10.1016/j.nut.2024.112608>. EDN: <https://elibrary.ru/MIUZSY>
 14. Chai, N., Zhang, H., Li, L., et al. (2019). Spermidine Prevents Heart Injury in Neonatal Rats Exposed to Intrauterine Hypoxia by Inhibiting Oxidative Stress and Mitochondrial Fragmentation. *Oxid. Med. Cell. Longev.*, 2019, 5406468. <https://doi.org/10.1155/2019/5406468>. EDN: <https://elibrary.ru/NPNUJX>
 15. Clarkson, A. N., Liu, H., Pearson, L., Kapoor, M., Harrison, J. C., et al. (2004). Neuroprotective effects of spermine following hypoxic-ischemic-induced brain damage: a mechanistic study. *F.A.S.E.B. J.*, 18(10), 1114–1116. <https://doi.org/10.1096/fj.03-1203fje>.
 16. Despotovic, D., Longo, L. M., Aharon, E., Kahana, A., Scherf, T., et al. (2020). Polyamines mediate folding of primordial hyperacidic helical proteins. *Biochemis-*

- try, 59(46), 4456–4462. <https://doi.org/10.1021/acs.biochem.0c00800>. EDN: <https://elibrary.ru/AUSAXG>
17. Dever, T. E., & Ivanov, I. P. (2018). Roles of polyamines in translation. *J. Biol. Chem.*, 293(48), 18719–18729. <https://doi.org/10.1074/jbc.TM118.003338>. EDN: <https://elibrary.ru/XBCYBL>
 18. Díaz-Osorio, Y., Gimeno-Agud, H., Mari-Vico, R., Illescas, S., Ramos, J. M., et al. (2025). Spermidine Recovers the Autophagy Defects Underlying the Pathophysiology of Cell Trafficking Disorders. *J. Inherit. Metab. Dis.*, 48(1), e12841. <https://doi.org/10.1002/jimd.12841>. EDN: <https://elibrary.ru/KCLFNR>
 19. Drolet, G., Dumbroff, E. B., Legge, R. L., & Thompson, J. E. (1986). Radical scavenging properties of polyamines. *Phytochemistry*, 25(2), 367–371. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)85482-5](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)85482-5).
 20. Duan, H., Yu, Q., Ni, Y., Li, J., Yu, L., et al. (2024). Synergistic anti-aging effect of Dendrobium officinale polysaccharide and spermidine: A metabolomics analysis focusing on the regulation of lipid, nucleotide and energy metabolism. *Int. J. Biol. Macromol.*, 278(4), 135098. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2024.135098>. EDN: <https://elibrary.ru/LULEGG>
 21. Eisenberg, T., Abdellatif, M., Schroeder, S., Primessnig, U., Stekovic, S., et al. (2016). Cardioprotection and lifespan extension by the natural polyamine spermidine. *Nat. Med.*, 22(12), 1428–1438. <https://doi.org/10.1038/nm.4222>.
 22. Eisenberg, T., Knauer, H., Schauer, A., Buttner, S., Ruckenstein, C., et al. (2009). Induction of autophagy by spermidine promotes longevity. *Nat. Cell Biol.*, 11(11), 1305–1314. <https://doi.org/10.1038/ncb1975>.
 23. Furukawa, K., He, W., Bailey, C. A., Bazer, F. W., Toyomizu, M., & Wu, G. (2021). Polyamine synthesis from arginine and proline in tissues of developing chickens. *Amino Acids*, 53(11), 1739–1748. <https://doi.org/10.1007/s00726-021-03084-7>.
 24. Galasso, L., Cappella, A., Mulè, A., Castelli, L., Ciorciari, A., et al. (2023). Polyamines and Physical Activity in Musculoskeletal Diseases: A Potential Therapeutic Challenge. *Int. J. Mol. Sci.*, 24(12), 9798. <https://doi.org/10.3390/ijms24129798>. EDN: <https://elibrary.ru/IPEEYF>
 25. Gautam, P., Srivastava, V., Bammidi, S., Ghosh, S., Babu, V. S., & Banerjee, A. (2025). Putrescine modulates alternative splicing of gonadotropin hormone-releasing hormone (GnRH) through differential regulation of splicing factors. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 763, 151795. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2025.151795>.
 26. Ha, H. C., Sirisoma, N. S., Kuppusamy, P., Zweier, J. L., Woster, P. M., & Caseiro, R. A., Jr. (1998). The natural polyamine spermine functions directly as a free radical scavenger. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 95(19), 11140–11145. <https://doi.org/10.1073/pnas.95.19.11140>.

27. Handa, A. K., Fatima, T., & Mattoo, A. K. (2018). Polyamines: Bio-Molecules with Diverse Functions in Plant and Human Health and Disease. *Frontiers in Chemistry*, 6, 10. <https://doi.org/10.3389/fchem.2018.00010>.
28. He, W., Li, P., & Wu, G. (2021). Amino acid nutrition and metabolism in chickens. *Adv. Exp. Med. Biol.*, 1285, 109–131. https://doi.org/10.1007/978-3-030-54462-1_7. EDN: <https://elibrary.ru/EIOPAD>
29. Ibarra, A. A., Wrobel, K., Escobosa, A. R., Elguera, J. C., Garay-Sevilla, M. E., et al. (2015). Determination of putrescine, cadaverine, spermidine and spermine in different chemical matrices by high performance liquid chromatography-electrospray ionization-ion trap tandem mass spectrometry (HPLC-ESI-ITMS/MS). *J. Chromatogr. B. Analyt. Technol. Biomed. Life Sci.*, 1002, 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.jchromb.2015.08.036>.
30. Jaenne, J., Raina, A., & Siimes, M. (1964). Spermidine and spermine in rat tissues at different ages. *Acta Physiol. Scand.*, 62, 352–358. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1964.tb10433.x>.
31. Jaenne, J., Raina, A., & Siimes, M. (1964). Spermidine and spermine in rat tissues at different ages. *Acta Physiol. Scand.*, 62, 352–358. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1964.tb10433.x>.
32. Jeong, J. W., Cha, H. J., Han, M. H., Hwang, S. J., Lee, D. S., et al. (2018). Spermidine protects against oxidative stress in inflammation models using macrophages and zebrafish. *Biomol. Ther.*, 26, 146–156. <https://doi.org/10.4062/biomolther.2016.272>. EDN: <https://elibrary.ru/YFXRJJ>
33. Jiang, D., Guo, Y., Niu, C., Long, S., & Jiang, Y. (2023). Exploration of the Antioxidant Effect of Spermidine on the Ovary and Screening and Identification of Differentially Expressed Proteins. *Int. J. Mol. Sci.*, 24(6), 5793. <https://doi.org/10.3390/ijms24065793>. EDN: <https://elibrary.ru/WPPUKS>
34. Jiang, D., Weikang, L., Zhixin, Y., Yilong, J., Zelong, W., et al. (2024). High-performance liquid chromatography determination of polyamine contents in poultry based on precolumn benzoyl chloride derivatization. *Microchemical Journal*, 203, 110821. <https://doi.org/10.1016/j.microc.2024.110821>. EDN: <https://elibrary.ru/URKVXU>
35. Jimenez, G. E., Borbolla, F. V., Muñoz, L. G., et al. (2023). The Molecular Role of Polyamines in Age-Related Diseases: An Update. *Int. J. Mol. Sci.*, 24(22), 16469. <https://doi.org/10.3390/ijms242216469>. EDN: <https://elibrary.ru/FDPQHO>
36. Jing, Y., Zhang, C. R., Li, Z. X., Gao, Y. H., Jiang, L., et al. (2025). Spermine alleviates myocardial cell aging by inhibiting mitochondrial oxidative stress damage. *Eur. J. Pharmacol.*, 997, 177477. <https://doi.org/10.1016/j.ejphar.2025.177477>. EDN: <https://elibrary.ru/HKWZMM>
37. Kalac, P., & Krausová, P. (2005). A review of dietary polyamines: Formation, implications for growth and health and occurrence in foods. *Food Chemistry*, 90, 219–230. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2004.03.044>. EDN: <https://elibrary.ru/MDYPDR>

38. Kiechl, S., Pechlaner, R., Willeit, P., Notdurfter, M., Paulweber, B., et al. (2018). Higher spermidine intake is linked to lower mortality: a prospective population-based study. *Am. J. Clin. Nutr.*, 108(2), 371–380. <https://doi.org/10.1093/ajcn/nqy102>.
39. Knut, A. E., Risøen, U., Rønning, H. F., & Reistad, R. (2002). Dietary polyamines. *Food Chem.*, 78, 273–280. [https://doi.org/10.1016/S0308-8146\(01\)00405-8](https://doi.org/10.1016/S0308-8146(01)00405-8).
40. Kolesnikov, Y., Kretynin, S. V., Filepova, R., Dobrev, P. I., Martinec, J., et al. (2024). Polyamines metabolism and their biological role in plant cells: what do we really know? *Phytochemistry Reviews*, 23, 997–1026. <https://doi.org/10.1007/s11101-024-09913-3>. EDN: <https://elibrary.ru/JBWJVL>
41. Krausová, P., Kalač, P., Křížek, M., & Pelikánová, T. (2006). Content of biologically active polyamines in livers of cattle, pigs and chickens after animal slaughter. *Meat Sci.*, 73(4), 640–644. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2006.03.005>.
42. Li, Y., Cheng, A., & He, F. (2025). Metabolism of polyamine in vascular diseases: a prospective therapeutic target. *Bratisl. Med. J.*, 126, 845–863. <https://doi.org/10.1007/s44411-025-00147-z>. EDN: <https://elibrary.ru/MSJGOB>
43. Lovaas, E. (1997). Antioxidative and metal-chelating effects of polyamines. *Adv. Pharmacol.*, 38, 119–149. [https://doi.org/10.1016/s1054-3589\(08\)60982-5](https://doi.org/10.1016/s1054-3589(08)60982-5). EDN: <https://elibrary.ru/XYPYEL>
44. Luo, D., Lu, X., Li, H., Li, Y., Wang, Y., et al. (2024). The Spermine Oxidase/Spermine Axis Coordinates ATG5-Mediated Autophagy to Orchestrate Renal Senescence and Fibrosis. *Adv. Sci. (Weinh)*, 11(29), e2306912. <https://doi.org/10.1002/adv.202306912>. EDN: <https://elibrary.ru/WEMIXS>
45. Luo, D., Lu, X., Li, Y., Xu, Y., Zhou, Y., et al. (2023). Metabolism of polyamines and kidney disease: a promising therapeutic target. *Kidney Dis.*, 9(6), 469–484. <https://doi.org/10.1159/000533290>. EDN: <https://elibrary.ru/GRVJCN>
46. Mahalingam, S. S., & Pandiyan, P. (2024). Polyamines: Key Players in Immunometabolism and Immune Regulation. *J. Cell. Immunol.*, 6(5), 196–208. <https://doi.org/10.33696/immunology.6.206>. EDN: <https://elibrary.ru/ZCNLKN>
47. Makletsova, M. G., Fedorova, T. N., Maksimova, M. J., & Boldyrev, A. A. (2012). Effects of Carnosine on Polyamine Levels in Red Blood Cells of Patients with Hypertonic Discirculatory Encephalopathy. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*, 154(2), 210–212. <https://doi.org/10.1007/s10517-012-1914-2>. EDN: <https://elibrary.ru/RGFETX>
48. Minois, N., Carmona-Gutierrez, D., & Madeo, F. (2011). Polyamines in aging and disease. *Aging*, 3(8), 716–732. <https://doi.org/10.18632/aging.100361>. EDN: <https://elibrary.ru/RJYPKT>
49. Moreno Borralló, A., Jaramillo, S., Schaeffer-Reiss, C., Rey, B., Quintard, B., et al. (2024). Understanding glycaemia and glycation levels in birds: diet and life history traits associations. <https://doi.org/10.1101/2024.07.02.600014>.

50. Muñoz-Esparza, N. C., Costa-Catala, J., Comas-Basté, O., Toro-Funes, N., Latorre-Moratalla, M. L., et al. (2021). Occurrence of Polyamines in Foods and the Influence of Cooking Processes. *Foods*, 10(8), 1752. <https://doi.org/10.3390/foods10081752>. EDN: <https://elibrary.ru/OQXVUP>
51. Naoyoshi, N., Akihiro, Y., & Toshiko, A. (2007). Amounts of polyamines in foods in Japan and intake by Japanese. *Food Chemistry*, 100, 491–497. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.09.070>.
52. Ni, Y. Q., & Liu, Y. S. (2021). New insights into the roles and mechanisms of spermidine in aging and age-related diseases. *Aging Dis.*, 12(8), 1948–1963. <https://doi.org/10.14336/AD.2021.0603>. EDN: <https://elibrary.ru/TOGXOU>
53. Ou, Q., Tang, S., Zhu, J., Xue, S., Huang, H., et al. (2024). Spermidine ameliorates osteoarthritis via altering macrophage polarization. *Biochim. Biophys. Acta Mol. Basis Dis.*, 1870(4), 167083. <https://doi.org/10.1016/j.bbadis.2024.167083>. EDN: <https://elibrary.ru/AARHWP>
54. Partridge, L., Fuentealba, M., & Kennedy, B. K. (2020). The quest to slow ageing through drug discovery. *Nat. Rev. Drug Discov.*, 19(8), 513–532. <https://doi.org/10.1038/s41573-020-0067-7>. EDN: <https://elibrary.ru/XYPHPU>
55. Pegg, A. E. (2006). Regulation of ornithine decarboxylase. *J. Biol. Chem.*, 281(21), 14529–14532. <https://doi.org/10.1074/jbc.R500031200>.
56. Pegg, A. E. (2016). Functions of Polyamines in Mammals. *J. Biol. Chem.*, 291(29), 14904–14912. <https://doi.org/10.1074/jbc.R116.731661>.
57. Qi, Q., Hu, C., Zhang, H., Sun, R., Liu, Q., et al. (2023). Dietary supplementation with putrescine improves growth performance and meat quality of wenchang chickens. *Animals (Basel)*, 13(9), 1564. <https://doi.org/10.3390/ani13091564>. EDN: <https://elibrary.ru/RLDDGK>
58. Ren, J., & Zhang, Y. (2018). Targeting Autophagy in Aging and Aging-Related Cardiovascular Diseases. *Trends Pharmacol. Sci.*, 39(12), 1064–1076. <https://doi.org/10.1016/j.tips.2018.10.005>. EDN: <https://elibrary.ru/DHOGZJ>
59. Rossi, M. N., & Cervelli, M. (2024). Polyamine Metabolism and Functions: Key Roles in Cellular Health and Disease. *Biomolecules*, 14(12), 1570. <https://doi.org/10.3390/biom14121570>. EDN: <https://elibrary.ru/YQVNLD>
60. Schibalski, R. S., Shulha, A. S., Tsao, B. P., Palygin, O., & Ilatovskaya, D. V. (2024). The role of polyamine metabolism in cellular function and physiology. *Am. J. Physiol. Cell Physiol.*, 327(2), 341–356. <https://doi.org/10.1152/ajpcell.00074.2024>. EDN: <https://elibrary.ru/HGIBHB>
61. Schuber, F. (1989). Influence of polyamines on membrane functions. *Biochem. J.*, 260(1), 1–10. <https://doi.org/10.1042/bj2600001>.
62. Seiler, N., & Lamberty, U. (1975). Polyamines and nucleic acids in brains and hearts of newborn and adult autophagous and heterophagous vertebrates. *Comp. Biochem. Physiol. B*, 52(3), 419–425. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(75\)90155-8](https://doi.org/10.1016/0305-0491(75)90155-8).

-
63. Seller, N. (2000). Oxidation of Polyamines and Brain Injury. *Neurochemical Research*, 25(4), 471–490. <https://doi.org/10.1023/A:1007508008731>. EDN: <https://elibrary.ru/AGKVHZ>
 64. Singh, B. P., Saha, I., Nandi, I., & Swamy, M. J. (2017). Spermine and spermidine act as chemical chaperones and enhance chaperone-like and membranolytic activities of major bovine seminal plasma protein, PDC-109. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 493(4), 1418–1424. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2017.09.148>.
 65. Sturman, J. A., & Gaull, G. E. (1975). Polyamine metabolism in the brain and liver of the developing monkey. *J. Neurochem.*, 25(3), 267–272. <https://doi.org/10.1111/j.1471-4159.1975.tb06964.x>.
 66. Sung, H. K., Jung, H. K., & Chan, S. S. (2021). Serum Spermidine as a Novel Potential Predictor for Fragility Fractures. *The Journal of Clinical Endocrinology & Metabolism*, 106(2), e582–e591. <https://doi.org/10.1210/clinem/dgaa745>. EDN: <https://elibrary.ru/THFJQJ>
 67. Tkachenko, A. G., & Nesterova, L. Y. (2003). Polyamines as modulators of gene expression under oxidative stress in Escherichia coli. *Biochemistry*, 68(8), 850–856. PMID: 12948384. <https://doi.org/10.1023/a:1025790729797>. EDN: <https://elibrary.ru/LHSJLN>
 68. Vivó, M., de Vera, N., Cortés, R., Mengod, G., Camón, L., et al. (2001). Polyamines in the basal ganglia of human brain. Influence of aging and degenerative movement disorders. *Neurosci. Lett.*, 304(1–2), 107–111. [https://doi.org/10.1016/s0304-3940\(01\)01776-1](https://doi.org/10.1016/s0304-3940(01)01776-1).
 69. Vrijsen, S., Houdou, M., Cascalho, A., Eggermont, J., & Vangheluwe, P. (2023). Polyamines in Parkinson's Disease: Balancing Between Neurotoxicity and Neuroprotection. *Annu. Rev. Biochem.*, 92, 435–464. <https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-071322-021330>. EDN: <https://elibrary.ru/PGTGHU>
 70. Wirth, A., Wolf, B., Huang, C. K., Glage, S., Hofer, S. J., et al. (2021). Novel aspects of age-protection by spermidine supplementation are associated with preserved telomere length. *GeroScience*, 43(2), 673–690. <https://doi.org/10.1007/s11357-020-00310-0>. EDN: <https://elibrary.ru/BLCCCC>
 71. Wu, G., Bazer, F. W., Hu, J., Johnson, G. A., & Spencer, T. E. (2005). Polyamine synthesis from proline in the developing porcine placenta. *Biol. Reprod.*, 72(4), 842–850. <https://doi.org/10.1095/biolreprod.104.036293>.
 72. Wu, X., Cao, W., Jia, G., Zhao, H., Chen, X., et al. (2017). New insights into the role of spermine in enhancing the antioxidant capacity of rat spleen and liver under oxidative stress. *Anim. Nutr.*, 3(1), 85–90. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2016.11.005>. EDN: <https://elibrary.ru/SXUGAH>
 73. Xu, T. T., Li, H., Dai, Z., Lau, G. K., Li, B. Y., et al. (2020). Spermidine and spermine delay brain aging by inducing autophagy in SAMP8 mice. *Aging (Albany NY)*, 12(7), 6401–6414. <https://doi.org/10.18632/aging.103035>. EDN: <https://elibrary.ru/LUPOIW>

74. Zhang, T., Fu, W., Zhang, H., Li, J., & Xing, B. (2024). Spermidine mediates acetylhypusination of RIPK1 to suppress diabetes onset and progression. *Nat. Cell Biol.*, 26(12), 2099–2114. <https://doi.org/10.1038/s41556-024-01540-6>. EDN: <https://elibrary.ru/QFQDHN>

ВКЛАД АВТОРОВ

- Зеленкова Г.А.:** занималась концептуализацией исследования, обработкой данных и написанием текста; внесла существенный вклад в разработку гипотезы о ведущей роли полиаминов в долговечности птиц.
- Маклецова М.Г.:** участвовала в обработке данных, анализе результатов и подготовке рукописи; ее вклад включает обсуждение вопросов биологии и общей патологии, связанных с изучением полиаминов.
- Зеленков А.П.:** обеспечивал научную поддержку и экспертизу в изучении свойств полиаминов у домашних птиц; участвовал в формировании выводов и интерпретации данных.
- Устьянцев Д.А.:** оказывал помощь в обработке данных, проведении экспериментов и внесении предложений по улучшению структуры статьи.
- Кочеткова Н.А.:** координатор проекта, занималась подготовкой материалов и сбором необходимой информации; ее работа обеспечивала целостность и точность представленных данных.
- Плеханова Е.В.:** внесла вклад в химическое обоснование и интерпретацию результатов, касающихся химии полиаминов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

- Galina A. Zelenkova:** was responsible for conceptualizing the study, processing the data, and writing the manuscript; made a significant contribution to the development of the hypothesis regarding the key role of polyamines in avian longevity.
- Marina G. Makletsova:** participated in data processing, analysis of results, and preparation of the manuscript; her contributions include discussing issues in biology and general pathology related to the study of polyamines.
- Alexey P. Zelenkov:** provided scientific support and expertise in the study of polyamine properties in poultry; participated in drawing conclusions and interpreting data.
- Daniil A. Ustyantsev:** assisted with data processing, conducting experiments, and making suggestions for improving the structure of the article.
- Natalia A. Kochetkova:** project coordinator; she was responsible for preparing materials and gathering the necessary information; her work ensured the integrity and accuracy of the data presented.
- Elizabeth V. Plekhanova:** contributed to the chemical rationale and interpretation of the results concerning polyamine chemistry.

ДАННЫЕ ОБ АВТОРЕ

Устьянцев Даниил Алексеевич, аспирант кафедры «Биология и общая патология»

*Донской государственный технический университет
пл. Гагарина, г. Ростов-на-Дону, 1344003, Российская Федерация
ustyantsev.danil@yandex.ru*

Маклецова Марина Геннадьевна, кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры «Биология и общая патология»

*Донской государственный технический университет
пл. Гагарина, г. Ростов-на-Дону, 1344003, Российская Федерация
mgm52@bk.ru*

Зеленкова Галина Александровна, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры «Биология и общая патология»

*Донской государственный технический университет
пл. Гагарина, г. Ростов-на-Дону, 1344003, Российская Федерация
galinazelenkova2025@gmail.com*

Кочеткова Наталья Алексеевна, младший научный сотрудник Управления научных исследований

*Донской государственный технический университет
пл. Гагарина, г. Ростов-на-Дону, 1344003, Российская Федерация
nkochetkova@donstu.ru*

Плеханова Елизавета Валерьевна, кандидат химических наук, доцент кафедры «Химия»

*Донской государственный технический университет
пл. Гагарина, 1, г. Ростов-на-Дону, 1344003, Российская Федерация
plekhanjva.e@gs.donstu.ru*

Зеленков Алексей Петрович, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры «Биология и общая патология»

*Донской государственный технический университет
пл. Гагарина, г. Ростов-на-Дону, 1344003, Российская Федерация
zelenkovalex@rambler.ru*

DATA ABOUT THE AUTHORS

Daniil A. Ustyantsev, Postgraduate Student of the Department of Biology and General Pathology

Don State Technical University

*1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 1344003, Russian Federation
ustjantsev.danil@yandex.ru*

Marina G. Makletsova, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Associate Professor of the Department of Biology and General Pathology
*Don State Technical University
1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 1344003, Russian Federation
mgm52@bk.ru*

Galina A. Zelenkova, Doctor of Agricultural Sciences, Professor of the Department of Biology and General Pathology
*Don State Technical University
1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 1344003, Russian Federation
galinazelenkova2025@gmail.com*

Natalia A. Kochetkova, Junior Researcher at the Department of Scientific Research
*Don State Technical University
1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 1344003, Russian Federation
nkochetkova@donstu.ru
SPIN-code: 4049-3467
ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6889-0650>
ResearcherID: OJU-1227-2025
Scopus Author ID: 58079668400
Academia.edu: <https://independent.academia.edu/NataliaKochetkova3>
ResearchGate: https://www.researchgate.net/profile/Natalia-Kocetkova?ev=hdr_xprf*

Elizabeth V. Plekhanova, Candidate of Chemical Sciences, Associate Professor of the Department of Chemistry
*Don State Technical University
1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 1344003, Russian Federation
plekhanjva.e@gs.donstu.ru*

Alexey P. Zelenkov, Doctor of Agricultural Sciences, Professor of the Department of Biology and General Pathology
*Don State Technical University
1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 1344003, Russian Federation
zelenkovalex@rambler.ru*

Поступила 20.12.2025

После рецензирования 21.01.2026

Принята 24.01.2026

Received 20.12.2025

Revised 21.01.2026

Accepted 24.01.2026