Э.Р. ЁРСКОВ, М. РИЛ

ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ПИТАНИЕ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Перевод с английского
к.б.н. Е.Л. Харитонова
к.б.н. Д.Е. Панюшкина

BIFIP

ВНИИ ФИЗИОЛОГИИ, БИОХИМИИ И ПИТАНИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ

г. Боровск, 2003

КНИГА ВПЕРВЫЕ ОПУБЛИКОВАНА В АНГЛИИ В 1990 ГОДУ.
GROWN HOUSE, LINTON ROAD, BARTING, ESSEX IG 11 8JU, ENGLAND

СОДЕРЖИТ 43 ТАБЛИЦЫ И 9 ИЛЛЮСТРАЦИЙ

БРИТАНСКАЯ БИБЛИОТЕКА
ЁРСКОВ Э.Р., М. РИЛ
ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ПИТАНИЕ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
636.2084

БИБЛИОТЕКА КОНГРЕССА
ЁРСКОВ Э.Р., М. РИЛ
ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ПИТАНИЕ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
636.2’085- DC 20
ISBN 1-85166-439-4

ПРЕДИСЛОВИЕ К РУССКОМУ ИЗДАНИЮ

Издание русского варианта книги широко известного во всем мире исследователя в области кормления сельскохозяйственных животных, доктора Руветского исследовательского института Великобритании, а в настоящее время активного пропагандиста своих научных идей профессора Э. Ёрского, стало возможным благодаря любезному согласию автора, в ответ на наше предложение, на перевод и издание его книги.

Для научных и практических работников, занимающихся вопросами рационального питания и исследованиями в области использования и превращения питательных веществ в организме животных, хорошо знакома предыдущая книга профессора Э.Ёрскова «Протеиновое питание жвачных животных», благодаря знакомству с материалами которой была в свое время разработана новая отечественная система оценки и нормирования протеинового питания жвачных животных. Данная книга посвящена вопросам энергетического питания жвачных животных, а именно, использованию питательных веществ для энергетических целей, их метаболизму после всасывания и количественному определению продуктов их переваривания в желудочно-кишечном тракте в зависимости от различных кормовых ситуаций, а также роли их в образовании продукции. Как подчеркивается автором, в обоих изданиях указывается на взаимосвязь протеинового и энергетического питания. В отличие от других изданий по вопросам энергетического питания, в книге подчеркивается роль в использовании энергии основных ее составляющих, а именно – ЛЖК (и их соотношений) и глюкозы, и уделяется внимание определению потребности организма животных в глюкозе и в глюкогенной энергии. Описан принципиально новый подход к прогнозированию потребления кормов животными, что в значительной степени может способствовать развитию систем питания жвачных животных.

Совершенствование системы оценки питательности кормов и нормирования питания молочного скота, что является в настоящее время предметом исследований во ВНИИФБиП с.-х. животных, поставило на повестку дня вопросы, часть из которых рассматривается и в данной работе. Было приятно найти подтверждение нашим исследованиям в книге уважаемого ученого.

Хотелось бы надеяться, что книга в равной мере окажется полезной как для молодых исследователей в области физиологии и биохимии питания – студентов и аспирантов, так и для сложившихся ученых, и практических работников.

Б.Д. Кальницкий

ПРЕДИСЛОВИЕ К АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

Эта книга является дополнением к изданной ранее книге «Белковое питание жвачных животных» (1982, Academic Press), в которой описана роль белков и новые системы для оценки их питательной ценности. В данной книге внимание сосредоточено на энергетических питательных веществах и новых системах для их оценки. Тем не менее, в обоих томах имеется явное указание на взаимозависимость энергетического и белкового питания.

Я не ставил задачу всесторонне обобщить всю литературу, касающуюся энергетического питания жвачных животных, и должен принести извинения коллегам, чьи работы здесь не сообщены. По возможности таблицы и рисунки взяты по результатам исследований нашей группы в Руветском научно-исследовательском институте, т.к. я наиболее знаком с этими данными.

В книге рассмотрены вопросы питания новорожденных и подчеркнута роль их пищевого поведения в определении путей поступления питательных веществ – либо в рубец, либо в обход его. Описано последовательное развитие рубца, принципы анаэробного брожения и роль различных видов бактерий, простейших и грибов рубца в переваривании различных субстратов. Одновременно перечислены факторы, влияющие на всасывание и использование различных субстратов, на обмен конечных продуктов ферментации и переваривания, дана оценка переваривающей способности различных сегментов пищеварительного тракта.

Потребности жвачных животных в энергетических питательных веществах рассмотрены относительно различных видов деятельности и условий окружающей среды. Особое внимание уделено определению потребностей в предшественниках глюкозы.

Заключительные главы в основном посвящены контролю потребления кормов, особенно грубых. Обсуждается, что существующие системы оценки кормов неадекватны, поскольку они не учитывают количество каждого корма, которое животное фактически потребляет. Этот недостаток особенно заметен, когда рацион состоит в основном из грубых кормов.

Автором предложена временная новая система, которая основана 1) на определении растворимой фракции корма, 2) на учете доли нерастворимой фракции, потенциально способной к ферментации, и 3) на учете скорости, с которой нерастворимая, но способная к брожению часть корма, распадается. Представленные данные убедительно показывают, что эта система может предсказывать и потребление корма животными, и скорость их роста.

Я надеюсь, что данная книга будет ценной для студентов, аспирантов и преподавателей, специализирующихся в области питания, а также для специалистов по кормлению жвачных животных. В то же время она не является категорическим трактатом, и я надеюсь на продолжение дискуссии.

Глава 2 написана доктором Маргарет Рил. Она же и редактировала книгу в целом. Мы оба благодарны доктору Р.Н.Б. Кау за его конструктивные предложения, и госпоже Р. Милтон за помощь в подготовке рукописи.

Э.Р. Ёрсков

ГЛАВА 1

ПИТАНИЕ НОВОРОЖДЕННЫХ ЖВАЧНЫХ

I. Введение
II. Физиология развития желудка
 А. Рефлекс пищеводного желоба
 Б. Развитие ферментных систем
 1. Ферменты, расщепляющие белок
 2. Липаза
 3. Карбогидразы
III. Заменители молока
IV. Использование энергии из молока
V. Переход на растительные корма

I. Введение

Момент обрыва пуповины во время родов приводит к глубокому изменению энергетического питания новорожденных, но в то же время такой комплекс значительных изменений практически не сказывается на состоянии здоровья. Главное же изменение касается доставки питательных веществ. Перед рождением глюкоза, аминокислоты и другие питательные субстраты поставляются плоду непосредственно через плаценту. После рождения они должны сначала быть приняты с молоком, а затем всосаться из тонкого кишечника. Благоприятный исход этого кардинального изменения в питании возможен благодаря соответствию состава молозива, как первого источника энергии для новорожденного, и благодаря проницаемости клеток стенки кишечника для больших молекул. Одновременно с этим глобулины, полученные из молозива, защищают новорожденных от распространенных болезнетворных организмов, поскольку иммунная система у них еще не развита.

Другое очень важное изменение, требующее немедленной адаптации, касается контроля температуры тела, что так же требует значительных затрат энергии. Такая адаптация у животных после рождения происходит быстрее и эффективнее, чем у людей и намного быстрее, чем у только что вылупившихся цыплят, которые не могут управлять температурой своего тела в течение нескольких часов и их в этот период можно рассматривать как движущиеся яйца. Для жвачных животных, которые рождаются в холодной окружающей среде, другие факторы помогают гарантировать выживание. Они обладают способностью вызывать дрожание подкожного слоя жира, который действует подобно электрическому «одеялу». Этот жир накапливается только к концу беременности, поэтому ягнята, рожденные даже на одну неделю раньше срока, бывают намного более чувствительны к неблагоприятной температуре, чем родившиеся в срок.

II. Физиология развития желудка

Имеется достаточно научной литературы, в которой описано развитие желудка у жвачных животных. Кроме того, изданы материалы симпозиумов по физиологии жвачных животных, которые проводятся каждые пять лет, и материалы других форумов. Поэтому здесь будет даваться только резюме.

IIА. РЕФЛЕКС ПИЩЕВОДНОГО ЖЕЛОБА

В отличие от сычуга, рубец при рождении развит плохо. У новорожденного объемы этих двух камер подобны, хотя у взрослого животного объем рубца, по крайней мере, в десять раз больше сычуга. Молоко и заменители молока у только что родившегося теленка направляются непосредственно в сычуг через так называемое пищеводное углубление. По существу оно имеет строение желоба, который, когда закрыт, предотвращает попадание жидкости в рубец. Проведено много исследований по изучению рефлекса смыкания пищеводного желоба. Первоначально полагали, что некоторые вещества в молоке стимулируют закрытие желоба, когда они попадают в рот или глотку (Wester, 1926). Однако, Watson (1944) установил, что ведущая роль здесь принадлежит осязательным возбуждениям в момент сосания. Ørskov et al. (1970) провели несколько исследований в этом направлении и получили убедительное свидетельство относительно характера рефлекторного закрытия. Они показали, что это происходит согласно условным рефлексам, описанным Павловым (1927). Даже в том случае, когда действие на рецепторы во рту и глотке было исключено, при введении жидкости непосредственно в пищевод, и при условии, что ягненку в это время показывали бутылку или ковш, из которого его обычно кормили, жидкость поступала в сычуг. Кроме того, ягненок проявлял обычное волнение, связанное с материнским кормлением. С другой стороны, если ягненку не показывали бутылку или ковш, жидкость проходила в рубец, и не наблюдалось никакого возбужденного поведения. Если регулярное кормление из бутылки или ковша было продолжено, рефлекторное закрытие закреплялось хорошо и у взрослых животных, независимо от режима кормления. Использование этого механизма для обхода рубца в опытах с суспензией протеина и в других исследованиях обсуждено более подробно в работе Ørskov (1982).

Хотя обусловленный характер рефлекса пищеводного желоба имеет много преимуществ для животного, это также имеет и неудобства в период раннего отъема от матери, когда они должны получать молоко или заменители молока из каких-либо емкостей. Чтобы применять такой метод кормления, вообще необходимо отнимать от матери молодняк в течение 24–48 ч после рождения. Поздний отъем от матери, особенно при дальнейшем вскармливании из ковша, создает трудности. Телят некоторых пород практически невозможно обучить пить из ковшей (обучение сосать из искусственных сосков дается более легко). Неудачное применение такого режима связано с отсутствием пищевого возбуждения. У таких животных большая порция молока попадает в недоразвитый рубец и там подвергается молочнокислому брожению, что ведет к проблемам ацидоза и частичному разрушению протеина.

IIB. РАЗВИТИЕ ФЕРМЕНТНЫХ СИСТЕМ

1. Ферменты, расщепляющие белок

Под действием реннина и кислоты, выделяемых в сычуг, молоко створаживается, что задерживает поступление белка и жира в кишечник. У молодняка жвачных относительно низкая секреция пепсина. Она увеличивается с возрастом и, очевидно, также зависит от присутствия других белков, кроме казеина (Garnot et al., 1974). При замене казеина растительным или микробным белком переваримость их снижается. По данным ряда авторов, оценка кажущейся переваримости соевого белка находится в пределах от 70 до 90% (Walker и Kirk, 1975; Nistan et al., 1971; Raven и Robinson, 1959), в то время как для казеина она обычно составляет около 95%. Наиболее приемлемой заменой казеина в искусственном молоке является, вероятно, гидролизат белка рыбы, кажущаяся переваримость которого равна приблизительно 92% (Toullec, 1974; Soliman et al., 1977). Реннин в основном задерживает только поступление казеина из сычуга, не влияя на белки из других источников. Поэтому искусственное молоко, в котором все или большая часть белков имеют растительное происхождение, а также белки из рыбы нужно давать в более частых интервалах, чем молоко, в котором казеин является единственным источником белка.

2. Липаза

Молочный жир не имеет никаких трудностей в переваривании. Липаза присутствует и в слюне, и в панкреатическом соке (Ternouth et al., 1971). Хотя содержание жира в молоке широко варьирует у овец и коров, также как и у различных пород коров, эти различия не приводят к проблемам в переваривании чистого молочного жира. Возможно, что сгусток казеина замедляет поступление липидов в тонкий кишечник и, тем самым, сокращает риск превышения липолитической способности панкреатической липазы или способности к всасыванию.

Молочный жир может вообще заменяться жирами из многих источников как животного (сало, масло), так и растительного (кокосовый орех, ядро кокосового ореха) происхождения, если они гомогенизированы и эмульгированы. Однако, когда Walker и Kirk (1975) сравнили растительные жиры с молочным, они обнаружили более высокую их переваримость.

3. Карбогидразы

Способность молодняка переваривать лактозу вполне естественна. Известно, что содержание лактозы в кормах может изменяться довольно широко. Penning (1975) исследовал влияние разных соотношений лактозы к жиру (от 35:29, 45:20 до 55:11) и обнаружил небольшую разницу в сохранности ягнят, хотя они имели тенденцию расти быстрее на рационе с высоким содержанием жира. Однако, когда способность для переваривания лактозы превышена, или когда переваривание нарушается, это приводит к ферментации лактозы в толстом кишечнике, что в свою очередь часто приводит к диарее. Glimp (1972), Molenat и Theriez (1972) нашли, что максимальным уровнем лактозы, эффективно используемой ягнятами, является 42% от сухого вещества.

В то время как можно было бы ожидать раннее развитие лактазной активности, ранняя способность к перевариванию мальтозы вызывает удивление. Мальтазная активность быстро увеличивается после рождения ягнят, и достигает высокого уровня уже ко второй неделе жизни (Walker, 1959).

Способность к перевариванию небольших количеств крахмала также развивается рано и также быстро увеличивается после рождения. Ternouth et al. (1971) нашли 6-кратное увеличение амилазной активности у телят между первой и третьей неделями жизни. Thivend et al. (1979), используя искусственно выращиваемых ягнят, оснащенных илеальной канюлей, нашли, что их способность к перевариванию крахмала была весьма существенна. Когда доля крахмала в сухом веществе заменителя молока была увеличена от 19,6 до 35,7%, то только при самом высоком уровне существенные количества крахмала достигали толстой кишки (табл. 1.1). Пост-рубцовое переваривание остатков крахмала замедляется и ограничено даже у взрослых жвачных животных, хотя способность к перевариванию желатинизированного и частично гидролизованного крахмала оказывается намного большей (Mayes и Ørskov, 1974).

Имеется общее мнение, что сахаразная активность не присутствует в тонком кишечнике ни у животных в дожвачный период, ни у взрослых жвачных (Siddons, 1968; Ørskov et al., 1972). Добавка сахарозы к молоку практически всегда приводит к поносу, вследствие повышенной ферментации в толстом кишечнике.

Таблица 1.1. Состав заменителей молока и переваримость частично гидролизованного крахмала кукурузы (протамил) в тонком и толстом кишечнике ягнят

Корм	*1*	*2*	*3*
Протамил (г/кг)	196	279	357
Казеин (г/кг)	373	355	339
Молочный жир (г/сут)	328	272	218
Потребление крахмала (г/сут)	49	70	100
Переваримость крахмала в тонком кишечнике (%)	95,2	91,0	83,6
Переваримость крахмала в толстом кишечнике (%)	4,5	8,6	15,7

Из Thivend et al. (1979).

III. Заменители молока

Soliman et al. (1977) приготовили заменитель молока, состоящий из гидролизата рыбы, эмульгированного сала, кокосового масла и частично гидролизованного крахмала. Для обеспечения нормального роста заменитель скармливали ягнятам 8 раз в сутки. Таблица 1.2 суммирует результаты, которые показывают, что действительно возможно заменить все компоненты молока, если технические средства, необходимые для обработки ингредиентов при изготовлении заменителя, доступны. Однако, системы кормления, основанные на использовании цельного молока или еще лучше молока, которое молодняк получает непосредственно от матери (от коровы или овцы), являются более предпочтительными. Кроме того, при естественном вскармливании выше скорость роста и ниже смертность, по сравнению с искусственным (Paredes et al., 1981).

Таблица 1.2. Влияние замены всех молочных компонентов немолочными заменителями

Источник жира:	*Молочный жир*	*Молочный жир*	*Лярд + кокосовое масло*	*Лярд + кокосовое масло*
Источник углеводов:	*Лактоза*	*Протамил*[a]	*Протамил*	*Протамил*
Источник протеина:	*Казеин*	*Казеин*	*Казеин*	*Рыбный белок*
Привес (г/сут)	177	183	154	170
Оплата корма [b]	1,02	1,06	1,08	1,00
Переваримость сухого вещества (%)	98,8	96,4	96,4	95,4
Переваримость протеина (%)	96,4	94,9	94,4	96,6
Переваримость липидов (%)	98,9	98,3	98,2	97,7
Переваримость крахмала (%)	--	99,8	99,8	99,9

Soliman et al. (1977)

[a] Протамил — гидролизованный кукурузный крахмал.

[b] кг потребленного сухого вещества/кг привеса.

IV. Использование энергии из молока

В сравнительном исследовании на большом поголовье ягнят Walker и Jagusch (1967) показали, что эффективность использования обменной энергии молока составляла 71%, при уровне кормления выше поддерживающего. Как будет показано в главе 7, максимальная эффективность использования энергии для летучих жирных кислот (ЛЖК) составляет приблизительно 60%. Следовало и ожидать, что энергия, содержащаяся в молоке, будет метаболизироваться более эффективно, чем энергия корма у животных с функционирующим рубцом, т.к. переваривание молока не сопровождается потерями при ферментации с метаном и теплотой ферментации, и поэтому метаболизируется более полно.

V. ПЕРЕХОД на растительные корма

Молодые жвачные животные обычно начинают поедать грубые корма на 2–3-ю недели после рождения. В то же самое время у них начинает развиваться типичная флора и фауна рубца. Хотя большинство бактерий рубца функционируют как облигатные анаэробы, они однако поступают из внешней среды. Многие организмы рубца, в особенности простейшие, попадают от других животных через слюну. Другие заносятся с кормом, загрязненным калом. У животных, выращиваемых даже в полной изоляции, развивается относительно нормальная флора рубца, хотя у них отсутствуют простейшие.

На развитие рубца большое влияние оказывает стимуляция его летучими жирными кислотами, образующимися при ферментации углеводов. Стимуляция самим волокнистым кормом менее значима (Warner и Flatt, 1965). Другими словами, чем больше выражена ферментация углеводов, тем быстрее развивается рубец, чтобы обеспечить достаточное количество питательных веществ для удовлетворения потребности животного. Обычно рубец достигает соотношения с сычугом, характерного для взрослых животных, ко 2–6 месяцу.

Вообще развитие рубца происходит более быстро у овец, чем у крупного рогатого скота (см. Van Soest, 1982). Однако возраст, в котором это соотношение может быть достигнуто, можно изменять в зависимости от уровня потребления молока. Чем больше количество выпаимого молока, тем меньше молодняк жвачных склонен потреблять грубый корм и, следовательно, тем медленнее будет развиваться рубец. Чтобы способствовать более быстрому развитию рубца, нужно снизить количество выпаимого молока после 3–4 недельного возраста. Отъем от матери прежде, чем рубец достигнет пропорций взрослого животного, возможен при условии, если предлагаемые грубые корма будут быстро распадаться и смогут обеспечивать достаточное образование ЛЖК. Ягнята, которых отнимали от матерей в 25, 35 или 45 дней, и которые получали концентраты, достигали своего предотъемного веса через 23, 15 и 5 дней соответственно. Кроме того, быстрый рост был впоследствии обеспечен, несмотря на то, что соотношение рубца к сычугу, соответствующее взрослым животным, еще не было достигнуто (Ørskov et al., 1973).

Ссылки

Garnot, P., Valles, E., Thapon, J-L., Toullec, R. & Tomassone, R-D. (1974) Influence of dietary proteins on rennin and pepsin content of pre-ruminant calf veal *J. Dairy Res.* 41, 19-23

Glimp, H.A. (1972) Effect of diet composition on performance of lambs reared from birth on milk replacer *Anim. Sci.* 34, 1085-1088

Mayes, R.W. & 0rskov, E.R. (1974) The utilization of gelled maize starch in the small intestine of sheep *Brit. J. Nutr.* 32, 143-153

Molenat, G. & Theriez, C-M. (1972) Artificial milk feeding of lambs. 2. Effect of fat content of milk replacers *Ann. Zootech.* 21, 385-399

Nistan, Z., Volcani, R., Gordin, S. & Hasdai, A. (1971) Growth and nutrient utilization by calves fed milk replacers containing milk or soybean protein concentrate heated to various degrees *J. Dairy Sci.* 54, 1294-1299

Ørskov, E.R. (1982) *Protein Nutrition in Ruminants* Academic Press, London

Ørskov, E.R., Benzie, D. & Kay, R.N.B. (1970) The effect of feeding procedure on closure of the oesophageal groove in sheep *Brit. J. Nutr.* 24, 785-795

Ørskov, E.R., Mayes, R.W. & Mann, S.O. (1972) Postruminal digestion of sucrose in sheep *Brit. J. Nutr.* 28, 425-432

Ørskov, E.R., Fraser, C. & Gill, J.C. (1973) A note on the effect of time of weaning and weight at slaughter on feed utilization of intensively fed lambs *Anim. Prod.* 16, 311-314

Paredes, L., Capriles, M., Parra, R. & Marguer, N. (1981) The performance of calves reared by restricted suckling with matter of high milk production potential *Trap. Anim. Prod.* 6, 368-372

Pavlov, I.P. (1927) *Conditioned Reflexes* Transl. by O.V. Aarep. Oxford University Press, Oxford

Penning, I.M. (1975) *Nutrition of the Liquid-fed Lamb* Ph.D. Thesis, University of Reading

Raven, A.M. & Robinson, K.L. (1959) Studies on the nutrition of the young calf. 2. The nutritive value of unhydrogenated palm oil, unhydrogenated palm-kernel oil and butter fat, as additions to a milk diet *Brit. J. Nutr.* 13, 178-190

Siddons, R.C. (1968) Carbohydrase activities in the bovine digestive tract *Biochem. J.* 108, 839-844

Soliman, H.S., Ørskov, E.R. & Smart, R.I. (1977) Milk replacers based on non-milk constituents for lambs *Proc. Nutr. Soc.* 36, 52A

Ternouth, J.H., Siddons, R.C. & Toothill, J. (1971) Pancreatic secretion in the milk fed calf *Proc. Nutr. Soc.* 30, 89A

Thivend, P., Clark, C.F.S., Ørskov, E.R. & Kay, R.N.B. (1979) Digestion of partially hydrolyzed starch in milk replacers by the young lamb *Ann. Rech. Vet.* 10, 422-424

Toullec, R. (1974) The use of soluble fish protein concentrates in milk replacers *Proc. 3rd European Symposium on the Use of Fish Meal in Animal Feeding* pp 68-72 Internal. Assocn. of Fish Meal Manufacturers, Peterborough

Van Soest, P.J. (1982) *Nutritional Ecology of the Ruminant* O & B Books, Corvallis, OR

Walker, D.M. (1959) The development of the digestive system of the young animal. 3. Carbohydrase enzyme development in the young lamb *J. agric. Sci., Camb.* 53, 374-380

Walker, D.M. & Jagusch, K.T. (1967) Influence of ambient temperature on energy utilization for milk production in the cow. In Blaxter, L.L., Kielanowski, J. & Thorbek, G. (Eds) *Proc. 4th Symp. on Energy Metabolism of Farm Animals* pp 187-193 E.A.A.P. Publication No. 12 Oriel Press, Newcastle upon Tyne

Walker, D.M. & Kirk, R.D. (1975) The utilization by pre-ruminant lambs of milk replacers containing isolated soya bean protein *Austr. J. agric. Res.* 26, 1025-1035

Warner, R.G. & Flatt, W.P. (1965) Anatomical development of the ruminant stomach. In Dougherty, R.W., Alien, R.S., Burroughs, W., Jacobson, N.L. & McGilliard, A.D. (Eds) *Physiology of Digestion in the Ruminant* pp 24-38 Butterworth, London

Watson R.H. (1944) *Studies on Deglutition in Sheep* Bulletin No. 180 Council for Scientific & Industrial Research, Melbourne

Wester, I. (1926) *Die Physiologic und Pathologie der Vormagen beim Rinde* Berlin

ГЛАВА 2

ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЕ ПИТАНИЕ РУБЦОВЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

I. введение

Рубец часто сравнивают с бродильным чаном. Однако, хотя его температурное и анаэробное состояние устойчиво, а колебания pH ограничены, его нельзя сравнивать с индустриальным ферментером. И химический состав, и физическое строение потребляемых кормов могут значительно варьировать. Вместо одного или двух типов микроорганизмов, обеспечивающих ферментацию, там находится значительное число других разновидностей, принадлежащих к каждой из трех главных групп — бактериям, грибам и простейшим.

Относительные количества различных микроорганизмов изменяются в зависимости от состава и строения корма, и их взаимоотношения очень сложны. Хотя параметры различных конечных продуктов также изменяются, они однако обычно состоят преимущественно из углекислого газа, метана и трех летучих жирных кислот (ЛЖК) — уксусной, пропионовой и масляной, а также аммиака, со следами некоторых других ЛЖК и иногда молочной.

В этой главе описывается характеристика каждой главной группы микроорганизмов, имеющих отношение к энергетическому питанию, и рассматриваются некоторые аспекты их взаимодействия друг с другом, с животным-хозяином и потребляемой ими диетой. Дальнейшая информация представлена в следующих обзорах и статьях: Coleman (1979, 1985a, 1986a, 1986b), Wolin (1979), Demeyer (1981), Williams (1982, 1986), Orpin (1984), Williams и др. (1984), Williams и Strachan (1984), Williams и Coleman (1985), Mountfort (1987), Ryle и Ørskov (1987), Veira (1986).

II. БАКТЕРИИ РУБЦА

Содержимое рубца обычно включает около 10^{10}–10^{11} бактерий/мл, до 75% которых связано с частицами корма. Концентрация бактерий не очень изменяется на различных рационах, но относительные количества отдельных видов очень сильно зависят от субстратов, доступных для ферментации. Из нескольких сотен видов бактерий в рубце, только приблизительно 30 присутствуют в концентрации, составляющей по крайней мере 10^7/мл. Наиболее важными из них являются бактерии, ферментирующие целлюлозу.

IIA. ЦЕЛЛЮЛОЗОЛИТИЧЕСКИЕ БАКТЕРИИ

Позвоночные испытывают недостаток ферментов, способных разрушать целлюлозу и гемицеллюлозы, которые являются сложными полимерами глюкозы и пентоз. Целлюлозолитические микроорганизмы дают преимущество жвачным животным (и некоторым другим видам), обеспечивая для них доступность этих обильных источников энергии. Имеется несколько разновидностей целлюлозолитических бактерий рубца, наиболее важными из которых являются *Ruminococcus albus, Ruminococcus flavefasciens* и *Bacteroides succinogenes*. Они прочно прикрепляются к фрагментам растений и выделяют ферменты, которые разрушают основу молекулы целлюлозы, отделяют боковые цепи от нее и далее гидролизуют оставшиеся фрагменты олигосахаридов. Целлобиоза – дисахарид, который является одним из растворимых продуктов. Она используется и бактериями, которые ее продуцируют, и другими микроорганизмами, которые не могут сами разрушать целлюлозу. Если целлобиоза не будет далее гидролизована, это может ингибировать атакуемость целлюлозы *B. succinogenes* и подавлять целлюлозолитическую активность *R. albus*. Глюкоза, другой продукт целлюлолизиса, может также ингибировать активность некоторых ферментов. Вообще, многие виды ассоциируются с целлюлозолитическими бактериями, вероятно, по зависимости их от растворимых источников энергии, которые они реализуют. Три вида бактерий, описанные выше, разрушают также гемицеллюлозы — другой важный структурный полисахарид тканей растений, но оказываются не способными использовать продукты гидролиза. Они используются далее другими видами.

Чистые культуры различных бактерий образуют много субстратов, обычно не обнаруживаемых в рубце. Например, *B. succinogenes* образует сукцинат из целлюлозы, но *in vivo* он преобразуется в пропионат другими видами. Поскольку пропионат является одним из главных продуктов ферментации, из которого жвачное животное-хозяин может получать глюкозу, важно сопряженное действие этих двух видов. Напротив, большая доля ацетата, произведенного *R. flavefasciens,* может вносить вклад непосредственно в пул ЛЖК.

Целлюлозолитические бактерии колонизируют эпидермальные фрагменты поверхности растения в течение 5 мин после их попадания в рубец. В присутствии достаточного уровня аммиака, они быстро размножаются. Кормовая мочевина может обеспечивать достаточный уровень аммиака и способствовать эффективному использованию волокнистого грубого корма. Если, однако, pH рубца снизится приблизительно до 6,0, то размножение целлюлозолитических бактерий и целлюлолизис замедляются. При pH ниже 5,6 эти процессы прекращаются совсем, т.е. присутствие компонентов корма, повышающих кислотность, ингибирует переваривание грубых кормов (см. главу 3).

IIБ. АМИЛОЛИТИЧЕСКИЕ БАКТЕРИИ

Некоторые виды бактерий, обладающие широким набором ферментов, и способные ферментировать множество субстратов, могут использовать один субстрат предпочтительнее другому. Другие, с меньшим диапазоном, могут ферментировать несколько субстратов. Большинство бактерий, которые гидролизуют крахмал, неспособны использовать целлюлозу. Однако, они в большей степени обладают амилазной активностью, чем только целлюлазной. Таким образом, хотя жвачные животные редко получают большие количества крахмала, они могут, как видим, с успехом приспосабливаться к этому источнику энергии. Благодаря бактериям рубца, которые способны начать процесс преобразования крахмала в ЛЖК, скот может нагуливаться на зерновых кормах.

При достаточном уровне доступного аммиака бактерии размножаются быстро. Скорость роста может определять образование тех или иных конечных продуктов. Например, *Streptococcus bovis* производит ацетат и этиловый спирт, если размножается медленно, но при быстром размножении производит лактат. Этот вид более кислотоустойчив, чем большинство микроорганизмов рубца. В нормальных условиях это не очень проявляется, но если накопление молочной кислоты будет превышать возможности буферной системы, этот вид может стать доминирующим. Выраженный ацидоз (pH 5,0) может происходить в случае резкой замены в кормах целлюлозы на крахмал или сахарозу. Возможно это случается, когда популяции микроорганизмов, обеспечивающих преобразование лактата в ацетат и пропионат, находятся в недостаточном количестве, или размножаются менее быстро, чем популяция *S. bovis,* и тогда происходит снижение pH. Тем временем популяция самого *S. bovis* может удваиваться каждые 20 мин.

Некоторые виды бактерий могут ферментировать декстрины и мальтозу также как крахмал, но не могут использовать большинство моно- и дисахаридов. Другие, неспособные ферментировать крахмал непосредственно, могут связываться с амилолитическими бактериями и вносить косвенный вклад, утилизируя растворимые конечные продукты ферментации.

IIВ. РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ

Растворимые олигосахариды и сахара являются конечными продуктами внеклеточной деградации целлюлозы, крахмала и других полимеров. После их всасывания внутриклеточный гидролиз обеспечивает бактерии (и другие микроорганизмы жвачного животного) энергией, требуемой для образования аденозинтрифосфата (АТФ). АТФ, в свою очередь, обеспечивает энергией синтез наиболее биологически значимых соединений и, следовательно, необходим для роста и размножения большинства организмов. Он используется так же быстро, как и образуется. Так как сахара легко поглощаются из окружающей жидкости, оптимальные их концентрации обеспечивают очень высокую скорость роста бактерий.

В процессе образования АТФ производятся также восстановленный нуклеотид НАД·Н и восстановленный ферродоксин. При этой рецикличности окисления образуется водород. Однако, при очень низких парциальных давлениях водород может ингибировать окислительные ферменты и это приводит систему образования АТФ к остановке. Энергия, образующаяся при гидролизе сахаридов в этом случае направляется на другие синтетические процессы, включая образование пропионата и бутирата. Этот процесс может быть ограничен рубцовыми видами метаногенных бактерий. Тогда выделяемая энергия направляется для биосинтеза метана из водорода и углекислого газа. Метан накапливается в рубце в газообразной форме до тех пор, пока не будет удален во время отрыжки, вместе с избытком углекислого газа. Деятельность метаногенных бактерий может приводить к образованию более чем 200 литров метана в день, у коровы весом 500 кг. Поэтому необходимо создавать такие условия, при которых ограничивается метаногенез, но повышается образование пропионата и увеличивается пропионат/ацетатное отношение. Условия, которые благоприятствуют процессу метаногенеза, ограничивают синтез АТФ, микробный рост и продукцию ацетата. Потери энергии корма с метаном при этом могут достигать 15%.

IIГ. ДРУГИЕ ИСТОЧНИКИ ЭНЕРГИИ

Липиды

Только низкие уровни липидов (до 7%) допустимы в рационах жвачных животных. При более высоких уровнях свободные жирные кислоты, освобождающиеся при гидролизе липидов, ингибируют переваривание клетчатки, возможно, покрывая жиром кормовые частицы и препятствуя прикреплению бактерий. В случае необходимости использования высоких уровней жира, он должен быть защищен от гидролиза в рубце. Глицерол, получаемый из гидролизованных жиров, преобразуется в ЛЖК некоторыми видами бактерий рубца. Другие гидрогенезируют ненасыщенные жирные кислоты, превращая их в насыщенные.

Белки

Растворимые фракции белков корма быстро и полностью гидролизуются в рубце. Часть образовавшихся аминокислот может быть включена непосредственно в белок некоторых видов бактерий и инфузорий. Остальные служат источником энергии при распаде их до ЛЖК и аммиака. Некоторые виды бактерий используют аммиак для своего роста и размножения. Излишек аммиака поступает в портальную кровь животного-хозяина и в печени преобразуется в мочевину.

Летучие жирные кислоты

Бактерии, которые утилизируют ЛЖК, присутствуют в рубце, но они размножаются настолько медленно, что скорость оттока содержимого из рубца обуславливает очень низкую плотность популяции. Таким образом, конечные продукты ферментации в рубце а) ЛЖК, которые метаболизируются только микроорганизмами, медленно размножающимися в окружающей среде рубца; b) углекислый газ, который образуется быстрее, чем используется и составляет (в зависимости от степени и от типа ферментации) приблизительно 65% отрыгиваемых газов, и c) метан, который составляет 35%, не могут обеспечить микроорганизмы энергией в анаэробных условиях рубца.

III. ГРИБЫ РУБЦА

Значительный вклад грибов в рубцовую ферментацию был признан относительно недавно, хотя они могут составлять до 8% рубцовой биомассы. В жгутиковой стадии жизненного цикла они в течение 2-х часов колонизируют поврежденные участки ткани растений, проникая в растительный субстрат. Стадия вегетации развивается быстро. За 22 ч до 30% больших частиц корма может быть колонизирована и уже значительно проращена грибными ризоидами, проникающими через стенки растительной клетки. Чистые культуры некоторых грибов рубца ферментируют целлюлозу *in vitro*, производя при этом главным образом ацетат, лактат, углекислый газ и водород. Целлюлоза — главный объект деградации. Гемицеллюлозы и ксилан также могут ферментироваться подобно крахмалу и сахару. К настоящему времени не установлена восприимчивость лигнина к воздействию грибов рубца. Однако, эта группа микроорганизмов особенно важна для расщепления того структурного материала растения, который преобладает в грубом корме.

IV. Простейшие рубца

IVA. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

В рубце обнаружено много классов простейших, но большинство из них принадлежат классу Ciliata. Этот класс простейших является одним из наиболее сложных одноклеточных организмов, которые сейчас известны. Их суммарная микробная биомасса в рубце сравнима с бактериальной, но на соответствующем корме может быть или большей, или нулевой. Но в связи с тем, что они по размеру больше чем бактерии, их количество варьирует в пределах 10^5 – 10^6/мл содержимого рубца.

Различные разновидности имеют размеры от 25 до 250 мкм в длину. Они насчитывают семнадцать видов в пределах подкласса Entodiniomorphida и два вида в пределах подкласса Holotricha. Эти две главные группы заметно отличаются друг от друга и по их морфологии, и по обмену веществ. Специфическая комбинация ciliate- видов может изменяться у разных видов животных-хозяев в зависимости от географического местоположения, рациона и индивидуальных особенностей животных в пределах стада.

Интервалы между последовательными сменами поколений у ciliate- видов длиннее, чем у бактерий и составляют порядка 0,5–2 дней. Более медленная скорость размножения могла бы теоретически привести к их полному удалению с оттоком жидкости из рубца. Однако, многие из них остаются прикрепленными к большим частицам корма, отток которых затруднен, и остаются в рубце. Кроме того, Holotrichs могут скапливаться в большом количестве на слизистой сетки (Abe et al., 1981). По этой причине, фракция ciliate популяции, покидающая рубец в течение дня, существенно меньше, чем эквивалентная фракция бактериальной популяции. Однако, значительная ее доля (возможно до 2/3) разрушается в рубце (Ffoulkes и Leng, 1984).

Ciliates отличаются от бактерий и по некоторым другим важным аспектам: (1) они высокоподвижны и несмотря на значительно меньшее количество, они вторгаются во вновь поступившие частицы корма почти так же быстро, как бактерии. Orpin (1985) показал, что *in vitro* они быстро передвигаются к кормовым частицам и тут же связываются с ними, оставаясь лишь в небольшом количестве плавающими свободно в жидкости. (2) Они способны накапливать избыточный углевод в форме запасного полисахарида — амилопектина. (3) Они более чувствительны к кислотным условиям, чем многие бактерии; из них наиболее чувствительными являются Holotrichs, а некоторые малые формы Entodiniomorphs менее чувствительны. (4) Подобно животным, они не могут синтезировать аминокислоты из простых соединений азота, а зависят главным образом от бактерий, которых они заглатывают и переваривают, используя освобожденные аминокислоты для синтеза их собственных белков. В зависимости от вида бактерий и инфузорий, отдельные ciliates могут заглотить от 200 до 10^5 бактерий/ч. В целом приблизительно 1% от популяции бактерий в рубце заглатывается простейшими каждую минуту. Некоторые крупные ciliates получают аминокислоты, поглощая более мелких. (5) В отличие от бактерий, ciliates не оказывают существенного влияния на ферментацию в рубце, хотя и могут вносить вклад в ее эффективность.

IVБ. ЦЕЛЛЮЛОЗОЛИТИЧЕСКИЕ ПРОСТЕЙШИЕ

Некоторые разновидности рода *Epidinium* участвуют в физическом разрушении тканей растений. Они выделяют ферменты, которые разрушают межклеточное вещество, и тем самым разделяя клетки, разрушают их стенки и фрагментируют растительный субстрат. Так же как и другие Entodiniomorphs, они быстро заглатывают крупные фрагменты растения и переваривают их внутриклеточно.

Хотя Holotrichs обладают низкой способностью к ферментации целлюлозы, у многих разновидностей Entodiniomorph проявляется значительная целлюлозолитическая активность. В соответствующих условиях больше половины целлюлозолитической активности в рубце ассоциируется с популяцией простейших, действующих совместно с ферментами, которые деполимеризируют гемицеллюлозы, пектин и другие структурные углеводы. Кроме того, свободные протозойные целлюлазы могут адсорбироваться на целлюлозе. Таким образом, существенная доля расщепления клетчатки может быть обусловлена присутствием свободных целлюлаз простейших, количество которых может уменьшиться в результате чувствительности к кислороду, поступающему во время жвачки или к гипотонической жидкости рубца после питья (Coleman, 1985b). Поэтому не удивительно, что скорость переваривания клетчатки в рубце часто снижается, когда ciliates отсутствуют, хотя последующее бактериальное брожение в слепой и ободочной кишках может в значительной степени компенсировать недостаток в общем объеме переваривания.

Различные виды ciliates вероятно участвуют в расщеплении целлюлозы и других субстратов. Eadie (1962) описал две очень стабильные ассоциации Entodiniomorph: тип A охарактеризован присутствием одного вида, а тип B различными видами, встречающимися в обеих ассоциациях. Недавно Coleman (1986b) сообщил, что отношение целлюлозолитической активности к амилолитической было существенно большим в типе B, чем в типе A ассоциации простейших.

IVB. АМИЛОЛИТИЧЕСКИЕ ПРОСТЕЙШИЕ

Общее число простейших быстро увеличивается при наличии большого количества крахмала в рационе. Все Entodiniomorphs используют крахмал, захватывая его зерна, ферментируют и запасают избыточное количество углевода в виде гранул амилопектина. Некоторые также выделяют сахара в окружающую жидкость. Отдельные виды, которые не могут использовать целлюлозу, в значительной степени зависят от крахмала как источника энергии. Напротив, один из двух видов Holotrich genera вообще не может использовать крахмал и другие ферменты имеет только в ограниченном количестве.

IVГ. РАСТВОРИМЫЕ УГЛЕВОДЫ

Большинство Entodiniomorphs вероятно поглощают и используют растворимые углеводы, имеющиеся в наличии в окружающей жидкости, а Holotrichs полностью зависят от них. Эти ciliates быстро проникают в растительный субстрат и быстро абсорбируют сахара из жидкости рубца, сохраняя излишек в виде амилопектина. Coleman (1979) установил, что до 1/3 сахара, который получает животное-хозяин, может быть отложено в виде амилопектина. Растворимые углеводы, ферментированные Holotrichs, включают глюкозу, фруктозу, сахарозу и целлобиозу. Когда эти сахара присутствуют в рационе в больших количествах, общее число простейших может быть очень высоким, в результате более высокой скорости размножения Holotrichs по сравнению с Entodiniomorphs.

IVД. ДРУГИЕ ИСТОЧНИКИ ЭНЕРГИИ

Липиды

Ciliates обычно ответственны за расщепление приблизительно 30–40% жиров, которое происходит в рубце. Entodiniomorphs заглатывают жировые шарики и также как Holotrichs поглощают жирные кислоты с длинной цепью. Они гидрогенизируют ненасыщенные жирные кислоты и таким образом увеличивают содержание насыщенных. Установлено, что у овец уровень последних в плазме снижается при дефаунизации (при устранении простейших). Приблизительно 75% микробных липидов обычно приходится на долю простейших, так что их вклад в обеспечение липидами животного-хозяина может иногда быть существенным.

Белки

Простейшие вероятно не играют важной роли в процессе гидролиза кормового белка. Nugent и Mangan (1981) установили, что они причастны к разрушению только 10% белка листьев растений. Их специфическая протеолитическая активность может составлять десятую часть таковой бактерий (Brock et al., 1982). С другой стороны, часть аминокислотного пула, который потребляют бактерии, распадалась бы до аммиака быстрее, чем аминокислоты протозойного белка. Вследствие этого, плюс с учетом медленного оттока неповрежденных простейших из рубца, общее количество микробного белка, доступного животному-хозяину, может быть в некоторых случаях заметно увеличенным при дефаунизации.

IVЕ. ПРОДУКТЫ ФЕРМЕНТАЦИИ ПРОСТЕЙШИМИ

Культуры рубцовых простейших *in vitro* производят существенные количества ацетата, бутирата, лактата, водорода и углекислого газа, но немного пропионата. Их полный вклад в ферментацию рубца был исследован при сравнении интактных животных с дефаунизированными. В отсутствии простейших соотношение пропионата и общей суммы образованных ЛЖК часто, но не всегда, повышается, в то время как соотношение бутирата и ацетата может снижаться. В этом случае может образовываться больше лактата, но меньше метана. Однако, результаты дефаунизации противоречивы и, вероятно, изменяются в зависимости от доминирующей разновидности изначально присутствующих простейших. Таким образом, Holotrichs образуют много лактата, а Entodiniomorpha производят главным образом бутират и ацетат. Кроме того, дефаунизация ведет не только к быстрому увеличению суммарной биомассы бактерий и грибов, но также и к изменениям в относительной значимости различных видов. Поэтому трудно установить, объясняются ли изменения в образовании конечных продуктов ферментации отсутствием простейших или это обусловлено вторичными изменениями в микробной популяции.

Дефаунизированные животные на рационах с высоким уровнем грубых кормов проявляют тенденцию к снижению ферментации целлюлозы и других структурных углеводов, что связывают с большим объемом рубцового содержимого и с более длительной ферментацией в толстом кишечнике. Выделение сухого вещества с калом также иногда увеличивается. Хотя дефаунизация и может увеличивать долю микробного белка, доступного животному-хозяину, но на рационах с высоким содержанием грубого корма это может снижать суммарную скорость ферментации и, вместе с этим, количество общего белка и ЛЖК, поступающих из рубца.

V. НЕКОТОРЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ БАКТЕРИй И ПРОСТЕЙШИх

О взаимодействии различных рубцовых микроорганизмов, их конкуренции и сообществе уже было упомянуто. Наиболее показательна зависимость простейших от бактерий в отношении аминокислот. Дефаунизация может привести к 3-кратному увеличению количества бактерий. С другой стороны, бактерии экстенсивно используют и белок, и амилопектин из лизированных простейших (Cottle et al., 1984).

Некоторые бактерии могут функционировать симбионтно внутри заглотивших их простейших. Другие, оставаясь независимыми, также могут взаимодействовать в процессе метаболизма с простейшими. Например, метаногенные бактерии присоединяются к некоторым видам Entodiniomorph при недостатке водорода. Вероятно, ciliate-произведенный водород является главным источником метана рубца. Конечные продукты грибного целлюлолизиса используются метаногенными бактериями. Некоторые простейшие поглощают следы кислорода из жидкости рубца, тем самым способствуя поддержанию окружающей среды, приемлемой для более строгих анаэробов, включающих большинство бактерий.

Внимание было сосредоточено на взаимодействии различных видов бактерий, расщепляющих целлюлозу. Простейшие, в особенности Holotrichs, которые скапливаются в местах распространения растворимых углеводов, также, вероятно, вносят вклад в бактериальную деградацию полисахаридов, расщепляя некоторые из конечных продуктов. Переваримость целлюлозы *in vitro* и *in vivo* является наибольшей, если присутствуют и целлюлозолитические бактерии, и простейшие. Yoder et al. (1966) обнаружили, что *in vitro* смешанная популяция простейших, свободная от бактерий, переваривала 7% стандартного количества целлюлозы в течение определенного периода. В пределах того же самого периода сопоставимая квота смешанных бактерий рубца переварила 40%. Если простейшие и бактерии присутствовали в оптимальных соотношениях, они действовали синергически и переварили более 60% целлюлозы. Однако, если в жидкости много сахаров, Holotrich ciliates малоподвижны и не скапливаются на волокнистом материале. Так, например, избыточное количество патоки, добавленной к рациону с высокой долей грубых кормов, может понижать переваривание целлюлозы.

На высококонцентратных рационах наиболее существенным путем, посредством которого простейшие влияют на бактериальную функцию, является стабилизация рубцовой среды. Заглатывание простейшими крахмала и растворимых углеводов ограничивает скорость образования молочной кислоты и колебания pH рубца. Это важно, поскольку выживание любой популяции микроорганизмов зависит от значения pH. Имеется, однако, предел количества углеводов, которое простейшие могут поглотить, поэтому их излишек может привести к повышению кислотности. Постоянное образование ЛЖК из корма и из амилопектина простейших является преимуществом, получаемым животным-хозяином от присутствия в его рубце простейших.

VI. PH и влияние вида кормов

Как отмечено ранее, различные микроорганизмы устойчивы к различным диапазонам pH. *Streptococcus bovis* устойчив к гораздо большей кислотности, чем целлюлозолитические бактерии. Holotrichs погибают при значениях pH, которые не летальны для малых форм Entodiniomorphs. Таким образом, два фактора – доступные субстраты и pH жидкости рубца совместно определяют, какие микроорганизмы преобладают в экосистеме рубца.

Бикарбонаты, выделяемые со слюной, являются наиболее важным буферным веществом в системе. Обильная секреция слюны обеспечивает эффективную стабилизацию pH. Так как слюноотделение стимулируется пережевыванием корма и жвачкой, физическое строение корма оказывает значительное влияние на выживание многих микроорганизмов рубца. Так рубцовая жидкость крупного рогатого скота, питающегося целым сахарным тростником, будет иметь высокое значение pH и содержать много Holotrichs, но у скота, содержащегося только на патоке, в рубцовой жидкости не будет обнаружено ни одного вида простейших, несмотря на изобилие растворимых углеводов. Вообще, физическое состояние, также как химический состав корма влияют и на эффективность ферментации, и на соотношение между ее конечными продуктами, посредством влияния на соотношение микроорганизмов, населяющих рубец.

VII. ЗНАЧЕНИЕ АНАЭРОБИОЗА ДЛЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ПИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ РУБЦА

В строгих условиях анаэробиоза в рубце только та энергия, которая извлечена без использования кислорода, может быть доступна микроорганизмам. ЛЖК, если можно так выразиться, являются продуктами их экскреции. Они всасываются непосредственно из рубца в портальную систему крови животного-хозяина (см. главу 5) и служат главным источником энергии при дальнейшем окислении. Ферментация углеводов — наиболее важный источник энергии для анаэробов рубца. Несмотря на то, что они могут также ферментировать и белок, количество энергии, получаемой таким образом, очень мало, вероятно, меньше чем 1% от общей энергии белка. Доля энергии, получаемой из липидных компонентов посредством ферментации глицерола, еще меньше.

Стехиометрия ферментации гексоз для трех главных ЛЖК представлена ниже:

Уксусная кислота

$C_6H_{12}O_6 + 2H_2O \rightarrow 2CH_3COOH + 2CO_2 + 4H_2$

Пропионовая кислота

$C_6H_{12}O_6 + 2H_2 \rightarrow 2CH_3\text{-}CH_2\text{-}COOH + 2H_2O$

Масляная кислота

$C_6H_{12}O_6 \rightarrow CH_3\text{-}CH_2\text{-}CH_2\text{-}COOH + 2CO_2 + 2H_2$

$4H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2H_2O$

Степень преобразования энергии углеводов в метаболиты, полезные для животного-хозяина, намного выше в случае образования пропионовой кислоты, в сравнении с уксусной. Генерация водорода и следовательно метана — самые основные ненужные продукты при образовании уксусной кислоты. Следует отметить, что производство 2 молей пропионовой кислоты из 1 моля гексозы требует дополнительного водорода. Пропионовая кислота, таким образом, действует как водородная «ловушка» и понижает потерю энергии через образование метана. Этот процесс был описан Hungate (1966).

Преобразование энергии гексоз в ЛЖК при их полной ферментации может быть рассчитано из следующего уравнения:

$$E = \frac{0,622pa + 1,092pp + 1,56pb \times 100}{(pa + pp + 2pb)} \qquad (2.1)$$

где E — эффективность преобразования энергии гексоз в ЛЖК; pa, pp и pb — соотношение уксусной, пропионовой и масляной кислот, соответственно. Соотношения иллюстрированы на рис. 2.1. Эти отношения, описанные Ørskov et al. (1968), также показывают, что теплота ферментации, то есть энергия не содержащаяся в конечных продуктах, составляет 6,4%, независимо от типа ферментации. Это подразумевает, что суммарная энергия, доступная для микроорганизмов, так же не зависит от соотношения образуемых ЛЖК, хотя количество произведенного АТФ может изменяться. Если количества образуемых ЛЖК известны, образование метана можно рассчитать из уравнения

$$M = 0,5a - 0,25p + 0,5b \qquad (2.2)$$

где a, p и b — моль уксусной, пропионовой и масляной кислот соответственно. Вышеупомянутые стехиометрические отношения указывают, что доля энергии брожения, входящая в энергию, которая может использоваться животным-хозяином, может значительно изменяться. Эти изменения будут касаться различий в образовании метана, но не различий в теплоте ферментации.

VIII. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Это краткое описание экосистемы рубца только подтверждает ее сложность. Многие аспекты, которые изучались экстенсивно, не упомянуты здесь, многие из других еще не исследованы.

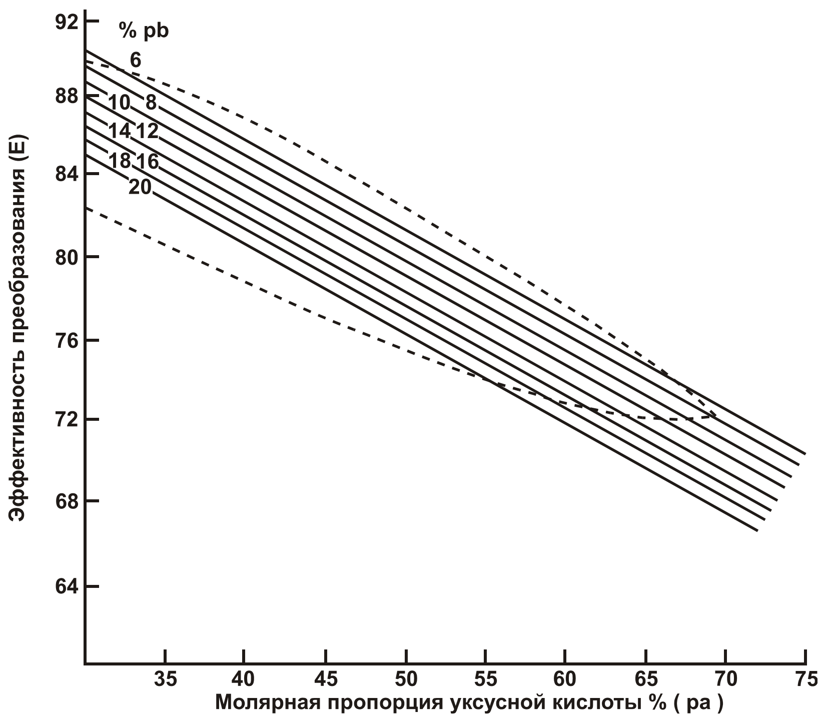

Рис. 2.1. Влияние типа ферментации на эффективность преобразования энергии гексоз. % pb: молярная пропорция масляной кислоты; 100 – (pa + pb): молярная пропорция пропионовой кислоты; пунктир отражает абсолютные молярные проценты. (Ørskov et al. (1968)).

Взаимодействия между многочисленными разновидностями микроорганизмов вероятно лучше всего сравнимы с очень сложным подвижным устройством: переместите один компонент и все остальные, по крайней мере, немного переместятся. Но следует отметить гибкость этой сложной системы, которая делает возможным преобразование широкого диапазона субстратов в ЛЖК, от которых, как источника энергии, зависит жизнедеятельность жвачного животного.

Ссылки

Abe, M., Iriki, T., Tobe, N. & Shibui, H. (1981) Sequestration of Holotrich protozoa in the reticulo-rumen of cattle *Appl. Env. Microbiol*. 41, 758-765

Brock, P.M., Forsberg, C.W. & Buchanan-Smith, J.G. (1982) Proteolytic activity of rumen microorganisms and effects of proteinase inhibitors *Appl. Env. Microbiol*. 44, 561-569

Coleman, G.S. (1979) The role of rumen protozoa in the metabolism of ruminants given tropical feeds *Trop. Anim. Prod*. 4, 199-213

Coleman, G.S. (1980) Rumen ciliate protozoa *Adv. Parasitol*. 18, 121-173

Coleman, G.S. (1985a) The cellulase content of 15 species of entodiniomorphid protozoa, mixed bacteria and plant debris isolated from the ovine rumen *J. agric. Sci.*, Camb. 104, 349-360

Coleman, G.S. (1985b) Possible causes of the high death rate of ciliate protozoa in the rumen *J. agric. Sci.*, Camb. 105, 39-43

Coleman, G.S. (1986a) The distribution of carboxymethyl-cellulase between fractions taken from the rumens of sheep containing no protozoa or one of five different protozoal populations *J. agric. Sci.*, Camb. 106, 121-127

Coleman, G.S. (1986b) The amylase activity of 14 species of entodiniomorphid protozoa and the distribution of amylase in rumen digesta fractions of sheep containing no protozoa or one of seven different protozoal populations *J. agric Sci*., Camb. 107, 709-721

Cottle, D.J., Nolan, J.V. & Leng, R.A. (1984) Turnover of protozoa and bacteria in the rumen of sheep *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod*. 12, 138

Demeyer, D.I. (1981) Rumen microbes and digestion of plant cell walls *Agric. &Env*. 6, 295-337

Eadie, J.M. (1962) Inter-relationships between certain rumen ciliate protozoa *J.gen. Microbiol*. 29, 579-588

Ffoulkes, D. & Leng, R.A. (1984) Dynamics of protozoa in the rumen of cattle *Anim. Prod, in Austr*. 15, 679

Hungate, R.E. (1966) *The Rumen and its Microbes* Academic Press, New York

Mountfort, D.O. (1987) The rumen anaerobic fungi *FEMS Microbiol. Rev*. 46, 401-408

Nugent, J.H. & Mangan, J.L. (1981) Characteristics of the rumen proteolysis of Fraction I (18S) leaf protein from lucerne (*Medicago saliva* L.) *Brit. J. Nutr*. 46,

39-58
Ørskov, E.R., Flatt, W.P. & Moe, P.W. (1968) Fermentation balance approach to estimate extent of fermentation and efficiency of volatile fatty acid formation in ruminants *J. Dairy Sci*. 51, 1429-1435
Orpin, C.G. (1984) The role of ciliate protozoa and fungi in the rumen digestion of plant cell walls *Anim. Feed Sci. Technol*. 10, 121-144
Orpin, C.G. (1985) Association of rumen ciliate populations with plant particles *in vitro. Microb. Ecol.* 11, 59-70
Ryle, M. & Ørskov, E.R. (1987) Rumen ciliates and tropical feeds *World Anim. Rev.* 64, 21-30
Veira, D.M. (1986) The role of ciliate protozoa in nutrition of the ruminant *J. Anim. Sci.* 63, 1547-1560
Williams, A.G. (1982) The metabolism and significance of ciliate protozoa in the rumen ecosystem *Rep. Hannah Res. Inst*. pp. 93-110
Williams, A.G. (1986) Rumen holotrich ciliate protozoa *Microbiol. Rev*. 50, 25-49
Williams, A.G. & Coleman, G.S. (1985) Hemicellulose-degrading enzymes in ciliate protozoa *Curr. Microbiol*. 12, 85-90
Williams, A.G. & Strachan, N.H. (1984) The distribution of polysaccharide-degradmg enzymes in the bovine rumen digesta ecosystem *Curr. Microbiol.* 10, 215-220
Williams A.G., Withers, S.E. & Coleman, G.S. (1984) Glycoside hydrolases of rumen bacteria and protozoa *Curr. Microbiol*. 10, 287-294
Wolin, M J. (1979) The rumen fermentation: a model for microbial interactions in anaerobic ecosystems *Adv. Microb*. Ecol. 3 49-77
Yoder R.D., Trenkle, A. & Burroughs, W. (1966) Influence of rumen protozoa and bacteria upon cellulose digestion in vitro. *J. Anim. Sci*. 25, 609-612

ГЛАВА 3

УПРАВЛЕНИЕ ФЕРМЕНТАЦИЕЙ В РУБЦЕ И АССОЦИАТИВНЫЕ ЭФФЕКТЫ

В. Сахара
Г. Липиды

II. Влияние среды рубца
- А. pH
- Б. Добавки
- В. Скорость оттока

III. Ассоциативные эффекты
- А. Отрицательные ассоциативные эффекты
    1. pH рубца, вызывающий снижение скорости ферментации клетчатки
    2. Субстратная конкуренция
    3. Снижение переваримости крахмала
- Б. Положительные ассоциативные эффекты

IV. Заключение

Причины, обуславливающие необходимость управления ферментацией в рубце, будут обсуждены более подробно в главах 6 и 7. Как подчеркнуто в главе 2, тип ферментации в рубце определяет то состояние процесса, при котором водород или становится доступным для анаэробного брожения и включается в компоненты, используемые животным, в частности, в пропионовую кислоту, или теряется с метаном. Тип ферментации может также непосредственно влиять на обмен веществ животного-хозяина, воздействуя на его эндокринный статус (см. главу 7). К примеру, если молочные коровы будут абсорбировать слишком много пропионовой кислоты из рубца, это вызовет повышение уровня инсулина в крови, что может серьезно сказаться на количестве и составе молока. Точно так же и у ягнят слишком высокая доля пропионовой кислоты, относительно других жирных кислот, может привести к отложению мягкого, с разветвленной цепью жирных кислот, жира (Dunkan et al., 1974). Поэтому методы управления ферментацией рубца направлены на оптимизацию выхода различных конечных продуктов ферментации, имеющих практическую значимость, особенно для лактирующих животных.

I. ВЛИЯНИЕ СУБСТРАТОВ

IА. КЛЕТЧАТКА

Много лет назад установлено, что конечные продукты ферментации клетчатки, то есть деятельности целлюлозолитических организмов, имеют высокое содержание уксусной кислоты (см. обзоры Blaxter, 1962, и Ørskov, 1975). Чем больше в рационе грубого корма, тем больше доля уксусной кислоты в общем объеме летучих жирных кислот. Большое количество уксусной кислоты связано с высокими уровнями образования доступного водорода и метана. Однако, этот процесс могут изменить растворимые сахара. Качественные грубые корма содержат больше растворимых сахаров, и при их ферментации проявляется тенденция к образованию больших количеств и увеличению соотношения пропионовой и масляных кислот (Hungate, 1966). В таблице 3.1 (Armstrong, 1964)) представлены результаты влияния на процесс ферментации в рубце грубых кормов различного качества. Показано, что при скармливании зрелого сена образуется большее количество уксусной кислоты, чем при скармливании сена, заготовленного из молодых злаков.

IБ. КРАХМАЛ

В отличие от целлюлозолитических микробов, которые продуцируют главным образом уксусную кислоту, ферментирующие крахмал микроорганизмы обычно образуют относительно большее количество пропионовой кислоты. Однако, это соотношение в количестве продуцируемых кислот зависит от pH рубца. Таблица 3.2 иллюстрирует результаты образования ЛЖК при различных значениях pH, связанные с различиями в обработке ячменя, пшеницы и кукурузы (Ørskov et al., 1974). Вариации в значениях pH были вызваны различиями в секреции слюны, зависящей от времени, требуемого для приема корма и для пережевывания жвачки. Подобные результаты были получены и при добавлении в рацион со злаками бикарбоната (Mould и Ørskov, 1984). Хлебные злаки, скармливаемые ягнятам, вызывают образование высоких количеств пропионовой кислоты и, как было сказано выше, влияют на направленность жирового обмена в сторону производства больших количеств нечетных и разветвленных жирных кислот (см. главу 7). Следует отметить, что при наличии большой популяции рубцовых простейших, на рационах с высоким содержанием крахмала, процесс образования масляной кислоты будет преобладать над пропионовой.

ТАБЛИЦА 3.1. Молярное соотношение ЛЖК в рубце при скармливании различных видов сена, приготовленного из травы различной стадии вегетации

Тип сена		*Молярное соотношение ЛЖК (%)*		
		уксусная	*пропионовая*	*масляная*
Рейграсс	начало	62,7	22,7	14,6
	конец вегетации	68,6	20,8	10,6
Тимофеевк	начало	67,2	20,7	12,1
	конец вегетации	71,7	18,0	10,3

Из Armstrong (1964).

IB. САХАРА

Продукты, образующиеся при ферментации растворимых сахаров, включая патоку, являются менее предсказуемыми, чем при ферментации клетчатки или даже крахмала. Несомненно, что это происходит, по крайней мере частично, вследствие того, что многие типы микроорганизмов могут использовать данные вещества. Даже целлюлозолитические организмы могут использовать глюкозу непосредственно (Hungate, 1966). В таблице 3.3 (Ørskov и Oltjen, 1967) сравниваются типы ферментации в рубце при скармливании различных углеводов. Растворимые сахара приводят к высоким концентрациям общих ЛЖК в рубце в связи с быстрой скоростью ферментации.

ТАБЛИЦА 3.2. Влияние обработки различных злаков на pH рубца и концентрацию летучих жирных кислот в жидкости рубца*

Зерно и вид обработки	*pH рубца*	*ЛЖК (ммоль/л)*	*Молярное соотношение ЛЖК (%)*			
			уксусная	*пропи-оновая*	*масля-ная*	*други е*
Ячмень						
Ц	6,4	86	52,5	30,1	12,0	5,4
МГ	5,4	102	45,0	45,3	7,0	2,7
Кукуруза						
Ц	6,1	84	47,2	38,7	8,8	5,3
МГ	5,2	90	41,3	43,2	10,0	5,6
Овес						
Ц	6,7	65	65,0	18,6	11,7	4,8
МГ	6,1	73	53,2	37,5	5,4	3,9
Пшеница						
Ц	5,9	78	52,3	32,2	8,6	6,9
МГ	5,0	100	34,2	42,6	16,0	7,2
Ошибка средней	0,14	11	2,4	3,2	2,0	--

Из Ørskov и др. (1974).

*8 наблюдений/средняя

Ц – цельное

МГ – молотое и гранулированное

IГ. ЛИПИДЫ

Хотя глицерол липидов может использоваться как источник энергии для микробов, свободные жирные кислоты не являются доступными для них в анаэробных условиях, преобладающих в рубце. Высокие концентрации этих кислот ингибируют переваривание клетчатки и, следовательно, приводят к образованию меньшего количества уксусной кислоты; в то же самое время общая сумма ферментированных субстратов понижается. Поэтому вводить липиды в рационы с высоким содержанием клетчатки следует с осторожностью.

ТАБЛИЦА 3.3. Влияние высоких уровней различных углеводов на выход продуктов рубцовой ферментации у быков на очищенных рационах

Углеводы	*pH рубца*	*ЛЖК (ммоль /л)*	*Молярное соотношение ЛЖК (%)*			
			уксусная	*пропи-оновая*	*масля-ная*	*другие кислоты*
Целлюлоза	6,9	87,1	73,7	18,3	4,8	3,2
Крахмал	6,7	76,3	60,4	24,7	10,4	4,5
Крахмал + глюкоза	6,0	114,4	57,1	28,9	9,9	4,1
Сахароза	5,8	121,7	49,6	23,2	20,2	7,0
Глюкоза	5,7	102,6	38,0	22,3	25,8	13,9
Ошибка средней	0,2	9,3	2,8	2,9	1,0	--

Из Ørskov и Oltjen (1967).

II. ВЛИЯНИЕ СРЕДЫ РУБЦА

IIA. PH

Как указано выше, pH может изменять тип ферментации в рубце, особенно на рационах с преобладанием крахмала и растворимых сахаров. Следовательно, различия между животными в секреции слюны могут так же влиять на тип ферментации (см. главу 4) при тех условиях, в которых выборочно ингибируется размножение некоторых организмов. Например, небольшое количество видов простейших присутствуют в рубце при pH ниже 6,0. Mould и Ørskov (1984) снижали pH рубца введением минеральных кислот (таблица

3.4). Когда pH понижали ниже 6, потребление корма уменьшалось быстро, в связи с тем, что ферментация целлюлозы была угнетена, хотя доля уксусной кислоты, находившейся в рубце, фактически увеличивалась, несмотря на низкий показатель pH.

IIБ. ДОБАВКИ

Как и со значениями pH рубца, добавки, которые выборочно ингибируют размножение некоторых типов бактерий или простейших, могут изменять тип брожения. В течение последнего десятилетия было выполнено много работ с целью создания добавок, которые увеличивали бы долю пропионовой кислоты относительно других кислот.

Так называемые ионофоры (типа Моненсина) слегка снижают соотношение уксусной и масляной кислот в рубце, также как и образование метана, увеличивая уровень пропионовой кислоты (см. таблицу 3.5). Однако, такие составы также действуют как антибиотики, так что сомнительно, являются ли результатом их действия изменения в типе брожения рубца и в микрофлоре толстого кишечника, или они оказывают влияние на обмен веществ животного – хозяина.

ТАБЛИЦА 3.4. Влияние изменения кислотности при контролированном введении минеральных кислот (H_2SO_4, H_3PO_4 и HC1) на траво-сенных рационах на тип ферментации в рубце

Концентрация инфузата (ммоль)	*pH рубца*	*Молярное соотношение ЛЖК (%)*		
		уксусная	*пропионовая*	*масляная*
0	6,6	62,4	25,7	9,0
0,20	6,4	64,5	22,4	9,2
0,25	6,2	70,7	18,8	8,4

Из Mould и Ørskov (1984).

ТАБЛИЦА 3.5. Влияние ионофора Моненсина на молярное соотношение ЛЖК в рубце скота, содержащегося на грубых кормах

Моненсин (ppm)	*Молярное соотношение ЛЖК (%)*		
	уксусная	*пропионовая*	*масляная*
0	67,0	22,1	10,9
1	63,5	26,7	9,8
5	62,0	29,3	8,7

По Richardson et al. (1976).

IIB. СКОРОСТЬ ОТТОКА

Имеется некоторая информация относительно результатов влияния на тип брожения в рубце скорости разбавления его содержимого или скоростей оттока жидкости и твердых частиц. Тип питательного вещества, усваиваемого животным-хозяином, может зависеть от места его переваривания. Так, если переместить переваривание крахмала из рубца в кишечник, путем защиты его от ферментации в рубце, можно достичь повышения всасывания глюкозы. Послерубцовое переваривание крахмала может быть повышено путем снижения ферментации в рубце за счет менее глубокой предварительной обработки зерна, особенно кукурузы. В таблице 3.6 сравнивается степень переваривания лущеного ячменя, флакированной, молотой и растреснутой кукурузы. Крахмал лущеного ячменя ферментируется намного быстрее, чем крахмал из обработанного кукурузного зерна и очень малое количество его избегает ферментации в рубце. Крахмал из обработанной кукурузы также ферментируется быстро, но уже большее количество его избегает рубцовой ферментации.

ТАБЛИЦА 3.6. Влияние различных видов зерна злаков и различных методов их обработки на процентное содержание крахмала, избежавшего ферментации в рубце у овец

Обработка	*% избежавшего рубцовой ферментации крахмала*	*% в кале от потребленного крахмала*
Лущеный ячмень	6,2	0,8

Флакированная	5,4	0,7
Молотая кукуруза	12,1	0,5
Растреснутая	14,2	0,8
Ошибка средней	3,2	2,0

Из Ørskov et al. (1969).

III. АССОЦИАТИВНЫЕ ЭФФЕКТЫ

Этот термин используется в том случае, если смесь или комбинация кормов имеют питательную ценность, отличную от суммы значений ее компонентов. Например, кажущаяся переваримость смеси может отличаться от суммы кажущихся переваримостей ее компонентов. Термины «не аддитивный эффект» или «эффект взаимодействия» могут быть более приемлемыми, но «ассоциативный эффект» более широко принят. Это явление было детально описано Forbes et al. (1931), но с тех пор появились противоречивые мнения относительно его важности. Ни одна из систем оценки кормов не принимает этот факт во внимание: каждая предполагает, что значение питательной ценности кормов в смешанном рационе представлено суммой значений ее индивидуальных компонентов. Однако, пример возможной величины ассоциативного эффекта показан в таблице 3.7 (Mould et al., 1983a). Когда плющеный ячмень был добавлен к молотому сену, наблюдаемая переваримость сухого вещества была существенно ниже, чем та, что могла ожидаться на основе простой аддитивности. В этом эксперименте снижение переваримости, связанное только с добавкой ячменя и только к сену, составило 37%. Такое существенное изменение не может игнорироваться. Другие значимые примеры ассоциативных эффектов обсуждены ниже.

IIIA. ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ АССОЦИАТИВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

pH рубца, вызывающий снижение скорости ферментации клетчатки

Самая главная и единственная причина отрицательных ассоциативных эффектов — несомненно низкий pH рубца. Mould et al. (1983b) убедительно доказали, что при значении pH рубца менее 6,2, переваривание клетчатки было снижено (таблица 3.8).

ТАБЛИЦА 3.7 Влияние кормления очищенным ячменем вместе с молотым сеном на переваримость

Ячмень (% от рациона)	*Переваримость сухого вещества (%)*		*Снижение переваримости (%)*	
	получено	*ожидалось*	*сухое вещество*	*сено*
0	52,2	52,2	--	--
33	56,2	60,9	–7,7	–13,4
46	57,7	64,3	–10,2	–23,4
57	59,0	67,2	–12,2	–37,2
100	78,4	78,4	--	--

Из Mould et al. (1983a).

ТАБЛИЦА 3.8 Влияние типа концентратов и добавок бикарбоната на pH рубца и распадаемость нерастворимой фракции сена за 24 ч

	pH рубца		*Распадаемость, %*	
	– $NaCO_3$	*+ $NaCO_3$*	*– $NaCO_3$*	*+ $NaCO_3$*
Контроль	6,6	--	46,7	--
Целый ячмень	6,0	6,7	26,2	32,0
Пеллетированный ячмень	6,2	6,9	27,6	37,6
Целая кукуруза	5,9	6,8	13,8	24,2
Пеллетированная кукуруза	6,1	6,6	19,3	27,1
Ошибка средней	0,08	0,06	1,67	1,67

Из Mould et al. (1983b).

Концентраты 65% в рационе.

На переваримость могут в значительной степени влиять размеры частиц корма. Молотый корм снижает переваримость в большей степени, чем длинноволокнистый грубый корм, возможно из-за большей секреции слюны с последним. Однако, потребление длинноволокнистого грубого корма также снижается. Istasse et al. (1986) показали, что степень, с которой ингибируется переваривание клетчатки, может быть точно предсказана по степени снижения pH рубца ниже 6,0 и по продолжительности этого снижения (см. глава 2). Во многих системах оценки кормов переваримость корма оценивается на уровне поддерживающего кормления, когда pH рубца редко снижается ниже 6,0, и поэтому отрицательные ассоциативные эффекты не наблюдаются. Это, вероятно, одна из причин того, что в большинстве систем оценки кормов этот факт не принимается во внимание.

Как режимы кормления, так и методы обработки корма могут влиять на величину ассоциативных эффектов. Ørskov и Fraser (1975) наблюдали, что ягнята потребляли больше сена и переваривали его лучше, когда им давали дополнительно целый ячмень, а не очищенный. При этом pH рубца поддерживался на более высоком уровне. Сходные данные приводятся в таблице 3.9, где показано влияние степени дополнительной обработки хлебного злака на потребление длинноволокнистого сена бычками (Ørskov et al., 1978). Чем большей была степень обработки зерна, тем большим было и снижение потребления сена. В дополнение к степени обработки, тип концентрата также может содействовать проявлению ассоциативных эффектов, опять же через изменения pH рубца. Fahmy et al. (1984) показали, что когда диета включала 70% плющеного ячменя, переваримость обработанной аммиаком соломы падала с 53 до 22%, при включении 70% пульпы сахарной свеклы переваримость снижалась только до 40% (таблица 3.10). Таким образом, величины отрицательных ассоциативных эффектов обусловлены главным образом pH рубца, который, в свою очередь, зависит от вида и уровня концентратов в рационе и степени их обработки.

2. Субстратная конкуренция

Mould et al. (1983b) отметили, что хотя большинство отклонений в переваримости, связанные с эффектом аддитивности, зависят от pH рубца, часть из этих отклонений зависела от других факторов. Они дали им название «субстратная конкуренция» или «углеводные эффекты». Проявления таких эффектов особенно очевидны, когда рационы содержат большую долю растворимых сахаров типа патоки. В этой ситуации переваривание клетчатки может снижаться и при отсутствии любого снижения pH рубца. Ørskov и Hovell (1978) нашли, что переваривание клетчатки замедлялось, когда быки получали рацион, основу которого составлял сахарный тростник, в сравнении с рационом на основе сена, несмотря на сходные значения pH рубца. Вероятно быстрое использование микроэлементов быстрорастущими бактериями лишает медленнее растущие целлюлозолитические организмы этих веществ. Напротив, разновидность ciliate – простейших, которые утилизируют конечные продукты целлюлолизиса, может удовлетворять свои потребности другим путем и таким образом не вступать в ассоциацию с целлюлозолитическими бактериями, в результате чего будет снижаться перевариваримость клетчатки. Возможно, что смесь растворенного сахара с высококачественным грубым волокном может устранить отрицательный результат, или даже вызвать положительный ассоциативный эффект.

ТАБЛИЦА 3.9 Влияние метода обработки зерна ячменя на потребление сена бычками (расход зерна около 40 г/кгЖМ^{0,75}/день)

Метод обработки	*Потребление сена (г сухого вещества/ кгЖМ ^{0,75})*	*Общее потребление (г сухого вещества/ кгЖМ ^{0,75})*
Целое	42,1	83,5
Обработанное щелочью	43,0	80,4
Тепловая обработка[a]	38,1	79,6
Плющенное	35,1	76,6
Очищенное	34,9	76,8
Молотое	34,4	76,7
Молотое и	30,5	70,9
Ошибка средней	1,4	1,4

Из Ørskov et al. (1978).

[a]Тепловая обработка инфракрасным излучением для разрушения семенной

оболочки

ТАБЛИЦА 3.10 Влияние пульпы сахарной свеклы и очищенного ячменя на переваримость сухого вещества кормов на рационе с обработанной аммиаком соломой: сравнение наблюдаемой переваримости с предсказанной с учетом аддитивности

Корм	*% переваримости сухого вещества*		*Вычисленная переваримость соломы (%)*
	получено	*ожидалось*	
Только обработанная	53,3	53,3	53,3
Солома + 70% пульпы сахарной свеклы	70,5	74,5	40,3
Солома + 70% очищенного ячменя	65,4	74,9	21,8

Из Fahmy et al. (1984).

3. Снижение переваримости крахмала

В то время как отрицательные ассоциативные результаты обычно связаны со снижением расщепления клетчатки, они могут, на некоторых диетах, быть причиной снижения переваримости крахмала. Например, целая или растреснутая кукуруза, скармливаемая отдельно, имеет высокую переваримость и у скота, и у овец из-за низкой скорости оттока рубцового содержимого, хотя крахмал кукурузы ферментируется намного медленнее, чем таковой ячменя (Ørskov et al., 1969). Однако, если волокнистые грубые корма добавить к таким рационам, скорость прохождения малых частиц увеличивается и существенные количества крахмала могут оказаться в кале. Nordin и Campling (1976) и Joanning и Johnson (1979) подтвердили, что если такие корма смешиваются, то аддитивный эффект может быть отрицательным.

IIIБ. ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ АССОЦИАТИВНЫЕ ЭФФЕКТЫ

Хотя отрицательные ассоциативные результаты более распространены, но имеют место и положительные. Они наблюдаются, в основном, когда рацион в значительной степени состоит из низкокачественных грубых кормов. Silva и Ørskov (1988) продемонстрировали превосходную иллюстрацию. Они кормили овцу обычной соломой, обработанной аммиаком соломой или сеном. Мочевина (и сера) были добавлены к необработанной соломе и к сену для гарантии, что скорость распада их не будет лимитироваться концентрацией аммиака в рубце. Затем образцы трех кормов были инкубированы (в нейлоновых мешочках) в рубце овец, на каждом из трех рационов. Наиболее важное наблюдение состояло в том, что необработанная солома быстрее ферментировалась в рубце животных, которые питались обработанной аммиаком соломой, чем в рубце животных, которым давали необработанную солому (таблица 3.11). Авторы интерпретируют это следующим образом: недостаток доступных субстратов на рационе с необработанной соломой ограничивал колонизацию микроорганизмов в рубце животных, и приводил к поиску возможных приемов для увеличения скорости распада таких кормов. Таблица 3.12 показывает, как пульпа сахарной свеклы являлась одним из таких приемов увеличения переваримости и потребления необработанной соломы (Silva et al., 1989). Многие фермеры в Азии наблюдают такое же явление: при кормлении скота рисовой соломой обычно требуется добавка малых количеств зеленых кормов для увеличения ее потребления.

ТАБЛИЦА 3.11 Влияние различных кормов на распадаемость необработанной соломы при разном времени инкубации нейлоновых мешочков в рубце

Корм	*Рубцовый аммиак (мг/л)*	*pH рубца*	*% распада*			
			8 ч	*16 ч*	*24 ч*	*48 ч*
Необработанная	268	6,9	19,	29,	36,	45,
Солома обработанная	244	6,8	19, 5	30, 6	38, 7	53, 1

Сено	212	6,5	17,	31,	40,	50,

Из Silva и Ørskov (1988).

ТАБЛИЦА 3.12 Влияние добавок рыбной кормовой муки (РМ; 50 г/кг соломы) и пульпы сахарной свеклы (ПСС; 150 г/кг соломы) на потребление и переваримость соломы, с добавкой мочевины или обработанной аммиаком

Обработка	*Добавка*	*Потребление соломы (г/сут)*	*Переваримость соломы (%)*
Солома + мочевина	--	414	49
Солома + мочевина	РМ	480	56
Солома + мочевина	ПСС	505	57
Солома + мочевина	РМ и ПСС	480	59
Солома обработанная	--	729	57
Солома обработанная	РМ	690	59
Солома обработанная	ПСС	717	59
Солома обработанная аммиаком	РМ и ПСС	658	64
Ошибка средней		42,0	1,8

Из Silva et al. (1989).

Из вышеупомянутого обсуждения ясно, что существуют и отрицательные, и положительные ассоциативные эффекты, но их трудно учесть в большинстве систем оценки корма. Инкубация корма в нейлоновых мешочках у фистулированных животных представляет собой важный инструмент для изучения этих эффектов. Этот метод может использоваться для определения оптимальных комбинаций кормов, оптимумов и режимов кормления, и оптимальных величин ввода концентратов с целью обеспечения максимального использования комбикормов.

IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на значимость типа брожения, только учет всех эффектов действия преднамеренной или случайной манипуляции кормов рациона может дать объективный результат. Из-за влияния многих факторов предсказать этот эффект чрезвычайно трудно. В целом, ферментация целлюлозных субстратов сопровождается образованием больших количеств уксусной кислоты. Наоборот, ферментация крахмала сопровождается большим соотношением пропионовой кислоты. Особенно трудно предсказать тип ферментации на рационах с высоким содержанием сахара, включая патоку. Поэтому мало вероятно, что каждый корм может быть описан по параметрам количества и типа ЛЖК, произведенных из них в процессе ферментации в рубце.

Отрицательные и положительные ассоциативные эффекты очень важны при комбинировании кормов (рационов). Многие из отрицательных эффектов могут быть минимизированы при внимательном отношении к режиму кормления, к степени обработки зерна хлебных злаков и к типам концентратов, наиболее подходящих для различных комбинаций кормов.

Ссылки

Armstrong, D.G. (1964) Evaluation of artificially dried grass as a source of energy for sheep *J. agric. Sci., Camb.* 62, 399-406

Blaxter, K.L. (1962) *The Energy Metabolism of Ruminants Hutchinson*, London

Duncan, W.R.H., Ørskov, E. R., Frazer, C. & Garton, G.A. (1974) Effect of processing of dietary barley and of supplementary cobalt and cyanocobalamine on the fatty acid composition of lamb triglyceride with special reference to branched chain fatty acids *Brit. J. Nutr*. 32, 71-75

Fahmy, S.T.M., Lee, N. & Ørskov, E.R. (1984) Digestion and utilization of straw. 2. Effect of different supplements on the digestion of ammonia-treated straw *Anim. Prod.* 38, 75-81

Forbes, E.B., Braman, W.W., Kriss, M. & Swift, R.W. (1931) The metabolizable energy and net energy values of corn meal when fed exclusively and in combination with alfalfa hay *J. agric. Res*. 43, 1015-1026

Hungate, R.E. (1966) *The Rumen and its Microbes* Academic Press, New York

Istasse, L., Smart, R.I. & Ørskov, E.R. (1986) Comparison between two methods of feeding concentrate to sheep given a diet high or low in concentrate, with or without buffering substances *Anim. Feed Sci. Technol*. 16, 37-49

Joanning, S.W. & Johnson, D.E. (1979) Nutrient digestibility depressions in corn silage-corn grain mixtures fed to steers *J. Anim. Sci*. 49, Suppl.l, p 379

Mould, F.L. & Ørskov, E.R. (1984) Manipulation of rumen fluid pH and its influence on cellulolysis in sacco, dry matter degradation and the rumen rnicroflora of sheep offered either hay or concentrate *Anim. Feed Sci. Technol*. 16, 1-14

Mould, F.L., Ørskov, E.R. & Gould, S.A. (1983a) Associative effects of mixed feeds. II. The effect of dietary addition of bicarbonate salts on the voluntary intake and digestibility of diets containing various proportions of hay and barley *Anim. Feed Sci. Technol*. 10, 31-47

Mould, F.L., Ørskov, E.R. & Mann, S.O. (1983b) Associative effects of mixed feeds. I. Effects of type and level of supplementation and the influence of rumen fluid pH on cellulolysis in vivo and dry matter digestion of various roughages *Anim. Feed Sci. Technol*. 10, 15-30

Nordin, M. & Campling, R.C. (1976) Effect of the amount and form of roughage in the diet on digestibility of whole maize grain in cows and steers *J. agric. Sci., Camb*. 87, 213-219

Ørskov, E.R. (1975) Manipulation of rumen fermentation for maximum food utilization *World Rev. Nutr. Diet* 22, 152-182

Ørskov, E.R. & Fraser, C. (1975) The effect of processing of barley based supplements on rumen pH, rate of digestion and voluntary intake in sheep *Brit. J. Nutr*. 34, 493-500

Ørskov, E.R. & Hovell, F.D. de B. (1978) Rumen digestion of hay by cattle given sugar cane diets or pangola hay *Trop. Anim. Prod*. 3, 9-11

Ørskov, E.R. & Oltjen, R.R. (1967) Influence of carbohydrate and nitrogen sources on the rumen volatile fatty acids and ethanol of cattle fed purified diets *J. Nutr*. 93, 222-228

Ørskov, E.R., Fraser, C. & Kay, R.N.B. (1969) Dietary factors influencing the digestion of starch in the rumen and small and large intestine of early weaned lambs *Brit. J. Nutr*. 23, 217-226

Ørskov, E.R., Fraser, C. & Gordon, J.G. (1974) Effect of processing of cereals on rumen fermentation, digestibility, rumination time and firmness of subcutaneous fat in lambs *Brit. J. Nutr*. 32, 59-69

Ørskov, E.R., Soliman, H.S. & Macdearmid, A. (1978) Intake of hay by cattle given supplements of barley subjected to various forms of physical treatment or treated with alkali *J. agric. Sci., Camb*. 90, 611-616

Richardson, L.F., Raun, A.P., Potter, E.L., Cooley, C.O. & Rathmacher, R.P. (1976) Effect of Monensin on rumen fermentation in vitro and in vivo *J. Anim. Sci*. 43, 657-664

Silva, A.T. & Ørskov, E.R. (1988) Fibre degradation in the rumens of animals receiving hay and untreated or ammonia treated straw *Anim. Feed Sci. Technol*. 19, 277-287

Silva, A.T., Greenhalgh, J.F.D. & Ørskov, E.R. (1989) Influence of ammonia treatment and supplementation on the intake, digestibility and weight gain of sheep and cattle on barley straw diet *Anim. Prod*. 48, 99-108

ГЛАВА 4

КОНТРОЛЬ ЖИВОТНОГО-ХОЗЯИНА ЗА МИКРОБНОЙ ФЕРМЕНТАЦИЕЙ И ПЕРЕВАРИВАНИЕМ В КИШЕЧНИКЕ

I. Контроль pH рубца
  A. Кормление грубым кормом
  Б. Кормление концентратами
  В. pH рубца и пищевое поведение
II. Контроль животного за рециркуляцией мочевины
III. Контроль скорости оттока
IV. Контроль пострубцового переваривания

В некотором отношении можно сказать, что когда жвачное животное потребило корм, остальная часть процесса оставлена по существу микробам рубца. Однако, индивидуальное животное-хозяин может, непосредственно или косвенно, влиять на окружающую среду, в которой происходит ферментация. Это ясно иллюстрировано фактом, что, когда скорости распада корма были измерены в группе животных, самый большой источник различий был между индивидуумами, чем между измерениями, сделанными в разное время

(Mehrez и Ørskov, 1977). Кроме того, изменение в рубцовой скорости оттока также имеет большое значение для этих различий (Ørskov и др., 1988). В этой главе обсуждены наиболее важные источники этих различий между животными.

I. КОНТРОЛЬ PH РУБЦА

IA. КОРМЛЕНИЕ ГРУБЫМ КОРМОМ

Для быстрого размножения целлюлозолитические бактерии нуждаются в pH рубца приблизительно между 6,2 и 7,0 (см. главу 2). На зеленом и грубом корме pH обычно находится в пределах этого диапазона, потому что животные выделяют большое количество слюны, которая содержит натрий, калий, бикарбонат и фосфат. Кау (1966), обобщив сведения по слюноотделению, приводит диапазон секреции слюны у овец 6–12 л/сут, а у крупного рогатого скота 110–170 л/сут. Таким образом, объем ежедневно выделяемой слюны обычно больше, чем таковой заполненного рубца. Оказывается, что количество слюны, выделяемой во время потребления грубых кормов и их последующего пережевывания (жвачки), вместе с углекислым газом, произведенным в процессе ферментации, является по существу основой для поддержания pH, являющегося оптимальным для ферментации целлюлозы. Выход слюны зависит главным образом от потраченного времени на первичное пережевывание и жвачку, но слюна также выделяется в изобилии и между периодами жевания. Даже голодающие животные секретируют малый, но устойчивый ее поток. Действительно, если животным дают небольшое количество концентратов, и они едят и пережевывают корм в течение коротких периодов, pH рубца у них поддерживается на уровне 6–7, в отличие от pH 5–6, вызываемого скармливанием высоких уровней концентратов.

Слюна скорее обеспечивает буферную среду для микробов, чем служит для нейтрализации всех произведенных ЛЖК. Фактически количество выделяемой слюны бывает достаточно, чтобы нейтрализовать только приблизительно треть ЛЖК. Большинство ЛЖК всасывается в кислотной форме сквозь эпителий рубца, который является высокопроницаемым к недиссоциированным ЛЖК, и нейтрализуется буферной системой крови до метаболизации. Бикарбонат и фосфат слюны имеют значения pK (то есть значения pH, в которых соль является наполовину диссоциированной) — 6,2 и 7,4, соответственно, и они поддерживают pH содержимого рубца выше 6, если ЛЖК не образуются с чрезмерной скоростью. Таким образом, хотя большинство ЛЖК, имеющие значение pK приблизительно 4,8, что значительно ниже нормального pH рубца, присутствуют в нейтрализованной форме, большое количество их всасывается и в кислотной форме. Следовательно, при внутрижелудочной инфузии питательных веществ подопытным животным, нет необходимости нейтрализовать все ЛЖК. Это выяснилось при использовании метода внутрижелудочного питания (Ørskov et al., 1979). Попытки нейтрализовать ЛЖК карбонатом натрия перед вливанием немедленно приводят к электролитическому дисбалансу, а также к нарушениям осмотического давления. Так как даже инфузируемые животные выделяют некоторое количество собственной слюны, искусственная слюна должна поставляться со скоростью, которая фактически составляет только около $^1/_6$ от объема, требуемого для нейтрализации всех инфузируемых ЛЖК. Ситуация в таком случае отражает естественное состояние, когда большинство ЛЖК поглощается в недиссоциированной кислотной форме, в которой они производятся микроорганизмами рубца.

ТАБЛИЦА 4.1

Влияние кормления ягнят целым и гранулированным ячменем на pH рубца, время жвачного процесса, количество отрыжек и переваримость

Ячмень	*pH рубца*	*Время руминации (мин/сут)*	*Количество отрыжек в сутки*	*Переваримость (%)*
Целый	6,2	402	521	78,0
Пеллетированный	5,2	216	263	76,7
Ошибка средней	0,1	41	62	0,5

Из Ørskov et al. (1974).

IБ. КОРМЛЕНИЕ КОНЦЕНТРАТАМИ

Следует принять во внимание, что оптимальный диапазон pH для переваривания целлюлозы поддерживается только на рационах из грубых кормов, в отличие от высококонцентратного кормления. Для этого имеется несколько причин. Высококонцентратные рационы обычно более переваримы, т.е. лучше ферментируются. Поэтому на единицу веса концентратов образуется большее количество ЛЖК, чем на единицу веса грубых кормов. К тому же более высокая плотность и меньшие размеры частиц приводят к более быстрому потреблению и меньшим затратам времени на жвачку. Поэтому и секреция слюны на таких рационах понижена. Как видно из таблицы 4.1, ягнята, потреблявшие гранулированное зерно, тратили меньше времени на процесс жвачки, чем ягнята, получавшие цельное зерно. Хотя переваримость этих двух кормов была одинаковой, pH рубца у ягнят, получавших гранулированное зерно, был 5,2 по сравнению с 6,2 у ягнят, которым скармливали целое зерно. (Ørskov et al., 1974).

ТАБЛИЦА 4.2

Влияние частоты кормления на pH рубца и распадаемость сухого вещества сена, инкубированного в рубце овец, содержащихся на смешанном рационе (65% концентратов и 35% сена)

Частота кормления	*Овцы*	*Рубцовый pH*		*Время в сутки (ч), когда*	*Распадаемость сух. вещ-ва сена (%)*		
		Средний	*Разброс*		*24 ч*	*48 ч*	*72 ч*
Часто	A	6,1	5,9–6,3	7	22,1	36,9	44,7
Редко	B и C	5,8	5,3–6,6	19	10,3	21,9	27,6

Из Istasse и др. (1974).

IВ. PH РУБЦА И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Если pH рубца — функция слюноотделения, то естественно, что пищевое поведение может влиять на состояние среды. Животные, которые едят медленно, вероятно, произведут большее количество слюны, чем те, которые едят быстро. Обычно концентраты, задаваемые в ограниченных количествах, потребляются быстро. Таблица 4.2 показывает контраст в ежедневном изменении pH рубца у овцы, которой скармливали малые количества смешанных кормов частыми интервалами, по сравнению с pH у овец, которым скармливали большие дозы, но более редко (Istasse et al., 1986). Скорость деградации целлюлозы кормов была намного большей в первом случае, когда поддерживался более высокий и постоянный pH рубца.

Можно предположить, что если доля целлюлозы в кормах рациона мала, значения pH рубца ниже 6,2 не будут иметь серьезных последствий для переваривания кормов. Однако, высококонцентратные рационы могут приводить к длительной задержке в рубце длинных частиц грубого корма, из-за их низкой скорости деградации, и препятствовать дальнейшему потреблению корма. Если pH рубца приближается к 5,0, то возникают другие проблемы. Например, у крупного рогатого скота это часто приводит к абсцессам печени (Fell et al., 1968).

II. КОНТРОЛЬ ЖИВОТНОГО ЗА РЕЦИРКУЛЯЦИЕЙ МОЧЕВИНЫ

Когда ферментация грубого корма ограничена содержанием азота в корме, то эндогенная мочевина, поступающая в рубец в составе слюны и через эпителий рубца, обеспечивает микробный белковый синтез дополнительным азотом, что улучшает переваримость грубого корма и повышает его потребление. Злаковые корма также могут содержать излишек ферментируемой энергии относительно доступного азота, и подобным образом могут способствовать использованию эндогенного азота микроорганизмами. Такое использование мочевины из крови уменьшает выделение ее с мочой, поскольку почки способны повторно абсорбировать большую часть мочевины, отфильтрованной в клубочке, особенно при недостатке воды, когда моча сконцентрирована. Однако, если процессы ферментации и микробного белкового синтеза ограничены недостатком сбраживаемых углеводов, то мочевина, поступающая в рубец, будет просто повторно поглощена в виде аммиака и, в конечном счете, выделится с мочой. Скорость, с которой мочевина поступает со слюной и диффундирует сквозь эпителий рубца, зависит от ее концентрации в крови. Животные на субподдерживающих рационах, бедных азотом, используют белок ткани для энергетических целей, и дополнительная мочевина добавляется к мочевине крови и поступает в рубец. Это, в свою очередь, способствует увеличению переваримости и потребления корма.

III. КОНТРОЛЬ СКОРОСТИ ОТТОКА

Предыдущие разделы были посвящены рассмотрению способностей животного-хозяина влиять на pH рубца и концентрацию аммиака в нем, изменяя секрецию слюны и рециркуляцию эндогенной мочевины. Но, очевидно, большой приток слюны должен вести к большему оттоку жидкости, которая может проходить через стенку рубца и переходить в пострубцовые отделы. Данные таблицы 4.3, полученные в опытах на внутрижелудочном питании (Ørskov et al., 1986) показывают, что увеличение осмотического давления рубцовой жидкости значительно ускоряет ее отток в пострубцовые отделы. Однако точный контроль скорости оттока жидкости и имеющихся в ней частиц корма все еще затруднен. Например, как будет обсуждено далее в главе 8, температура окружающей среды может легко воздействовать на скорость оттока. Так как структура кормов рациона в значительной степени определяет скорость слюноотделения, это также приводит к изменению скорости оттока рубцовой жидкости.

ТАБЛИЦА 4.3

Влияние осмотического давления в рубце и сычуге на скорость оттока жидкости у трех овец в условиях внутрижелудочного питания

	Средняя	*Средняя*	*Ошибка средней*
Инфузировано жидкости (л/сут)	9,9	9,9	--
мОсмоль/кг воды	288	373	25

Рубец	pH	6,38	6,92	0,09
	Скорость оттока (л/сут)	5,9	9,6	0,9
Сычуг	мОсмоль/кг воды	264	299	12
	pH	3,28	3,25	0,49
	Скорость оттока (л/сут)	7,7	11,4	0,7

Из Ørskov et al. (1986).

Имеются и индивидуальные отличия у животных по скорости оттока твердых частиц из рубца. Таблица 4.4, (Ørskov et al.,1971) показывает, как у одного из пары ягнят, кормившихся кукурузой, в рубце ферментировалось меньшее количество корма от потребленного, чем у другого. Это, в свою очередь, привело к значительным различиям и в степени усвоения крахмала в тонком и толстом кишечнике, и в количестве рубцовой микробной белковой продукции, определяемой по диаминопимелиновой кислоте в сычуге. Животные также отличались концентрацией сухого вещества в рубце, что могло быть частично связано с различиями в потреблении воды для поддержания осмотического давления. Они могут также отличаться по концентрации твердых частиц в химусе, поступающих от сетки к книжке, из-за относительно довольно высокой концентрации ее в сетке-рубце.

ТАБЛИЦА 4.4

Различия в переваривании кукурузы и в показателях азотистого метаболизма у ягнят

	Ягнята	
	A	*B*
Потребление крахмала (г/сут)	942	778
Ферментировано в рубце (г/сут)	540	757
Переварено в тонком кишечнике (г/сут)	324	21
Ферментировано в толстом кишечнике (г/сут)	57	0
Выделено с калом (г/сут)	21	0
Видимая переваримость протеина (%)	47	72

ДАПК [a]: г/16 г сычужного азота	3,56	4,95
Сырой протеин в кале (г/сут)	59	27

Из Ørskov et al. (1971).

[a]ДАПК — диаминопимелиновая кислота

Различия между индивидуальными способностями животных влиять на рубцовую среду, вернее различия между индивидуальными параметрами рубцовой среды, которые имеют тенденцию к стабилизации, могут сказываться на переваримости кормов. Недавний эксперимент на молочных коровах (Ørskov et al., 1988) привел к нескольким важным заключениям. Несмотря на сходные рационы, между животными наблюдались различия относительно фракционного оттока и жидкости, и частиц (таблица 4.5). Значимой корреляции между движением отдельных фаз в многофазном потоке жидкости и частиц не обнаружено. Различия между животными в скорости оттока частиц сказались на кажущейся переваримости органического вещества. Скорость оттока частиц высокозначимо отрицательно коррелировала с показателями кажущейся переваримости, но не коррелировала со скоростью оттока жидкости. (Количественные показатели скорости оттока и переваримости будут обсуждены далее в главе 8.) Интересно, что не имелось никакой корреляции между потреблением и переваримостью корма у коров, которых кормили вволю, хотя эти параметры значительно коррелировали у коров при ограниченном потреблении корма.

ТАБЛИЦА 4.5

Видимая переваримость корма у коров, отобранных по различию во фракционной скорости оттока мелких частиц из рубца

Потребление органического вещества (г/кгЖМ ^{0,75})	101	99
Скорость оттока мелких частиц (ед/час)	0,0257	0,0309
Видимая переваримость (%)	75,1	71,4

Из Ørskov et al. (1988).

3 коровы в каждой группе

IV. КОНТРОЛЬ ПОСТРУБЦОВОГО ПЕРЕВАРИВАНИЯ

Мало данных известно относительно возможности животных контролировать послерубцовое переваривание. Поступление в тонкий кишечник потенциально переваримых субстратов в значительной степени определяется диетой и процессами в рубце. Таблица 4.4 показывает, что у одного ягненка количество крахмала, которое проходило в сычуг, превышало способность к его усвоению в пострубцовых отделах, в то время как у другого ягненка этого не наблюдалось.

Количество доступных к ферментации субстратов, которые доходят до толстого кишечника, также в значительной степени определяется рационом и процессами в рубце. Корма из рационов, содержащих мало целлюлозы, с большей вероятностью избегут рубцовой ферментации, чем из рационов, состоящих из длинных частиц грубого корма. Таким образом, следует отметить еще раз, что различия между животными относительно ферментации в толстом кишечнике в значительной степени управляются различиями в функции рубца. У поросят рационы на основе фуража стимулируют быструю гипертрофию толстого кишечника (Stephen, 1976). Аналогичная картина наблюдается у различных видов жвачных животных, различающихся по вместимости слепого отростка ободочной кишки относительно вместимости сетки-рубца, очевидно отражая различия в количестве потенциально переваримой клетчатки, которая проходит через рубец без распада (Hofmann, 1989).

Ссылки

Fell, B.F., Kay, M., Whitelaw, F.G. & Boyne, R. (1968) The relationship between the acidity of the rumen contents and rumenitis in calves fed on barley Res. *Vet. Sci*. 10, 181-187

Hofmann, R.R. (1989) *Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system* Oecologia 78, 443-457

Istasse, L., Smart, R.I. & 0rskov, E.R. (1986) Comparison between two methods of feeding concentrate to sheep given a diet high or low in concentrate with or without buffering substances *Anim. Feed Sci. Technol*. 16, 37-49

Kay, R.N.B. (1966) The influence of saliva on digestion in ruminants *World Rev Nutr. Diet* 6, 292-325

Mehrez, A.Z. & Ørskov, E.R. (1977) The use of a Dacron bag technique to determine rate of degradation of protein and energy in the rumen *J. agric. Sci.,* Camb. 88, 645-650

Ørskov, E.R., Fraser, C. & McDonald, I. (1971) Digestion of concentrate in sheep. 3. Effect of rumen fermentation of barley and maize diets on protein digestion *Brit. J. Nutr*. 26, 477-486

Ørskov, E.R., Fraser, C. & Gordon, J.G. (1974) Effect of processing of cereals on rumen fermentation, digestibility, rumination time and firmness of subcutaneous fat *Brit. J. Nutr*. 32, 59-69

Ørskov, E.R., Grubb, D.A., Wenham, G. & Corrigall, W. (1979) The sustenance of growing and fattening ruminants by intragastric infusion of volatile fatty acids and protein *Brit. J. Nutr*. 41, 553-558

Ørskov, E.R., MacLeod, N.A. & Kyle, D.J. (1986) Flow of nitrogen from the rumen and abomasum in cattle and sheep given protein free nutrients by intragastric infusion *Brit. J. Nutr*. 56, 241-248

Ørskov, E.R., Ojwang, I. & Reid, G.W. (1988) A study on consistency of difference between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages *Anim Prod*. 47, 45-51

Stephen, T.G. (1976) *A Preliminary Evaluation of the Value of Grass and Grass Pulp for Non-lactating Sows M.Sc*. Thesis, University of Aberdeen

ГЛАВА 5

ВСАСЫВАНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

I. Всасывание летучих жирных кислот из рубца
   А. Влияние pH рубца
   Б. Влияние тока крови
II. Пострубцовое переваривание и всасывание
   А. Тонкий кишечник
   Б. Толстый кишечник

I. ВСАСЫВАНИЕ ЛЕТУЧИХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ ИЗ РУБЦА

Летучие жирные кислоты — главный источник энергии для жвачного животного. Как описано в главе 2, они продуцируются при ферментации корма в рубце и во время ферментации остатков пищи в толстом кишечнике (хотя это составляет только малую долю от общего количества образованных ЛЖК).

Приблизительно 80% ЛЖК, продуцируемых в рубце, всасывается через его стенку, поверхность оболочки которой значительно увеличена за счет многочисленных ворсинок. Эти ворсинки появляются и отмирают в ответ на изменения в составе рациона и в концентрации ЛЖК (Hofmann, 1989). Остальная часть рубцовых ЛЖК поглощается из книжки и сычуга. При нормальном значении pH рубца (между 6 и 7) 95% или большая часть ЛЖК находится в диссоциированной, ионизированной форме (см. главу 4). Стенка рубца намного меньше проницаема для диссоциированной, чем для недиссоциированной формы ЛЖК, и больше всего их поглощается в кислотной форме, в которой они образуются. В процессе поглощения ЛЖК ворсинками, около их поверхностей создается щелочная среда. B.F. Fell и E.R. Ørskov (неопубликовано) обнаружили, что pH между ворсинками у ягнят, получавших концентраты, был приблизительно на единицу выше, чем таковой в центре рубцового содержимого.

IA. ВЛИЯНИЕ PH РУБЦА

Поскольку ЛЖК всасываются главным образом в недиссоциированной форме, всасывание их должно быть более интенсивным при низких значениях pH. Спорным остается вопрос относительно количественных соотношений различных ЛЖК в рубце. Отражают ли они молярные соотношения, в которых они образуются? Ранние работы Danielli et al. (1945) с эпителиальными срезами ясно показали, что скорость всасывания различных ЛЖК может отличаться. При величине pH в рубце около 7 и выше наблюдался следующий порядок: уксусная кислота > пропионовая кислота > масляная кислота, в то время как при более низком pH последовательность была полностью изменена. Поскольку эта работа была выполнена *in vitro*, эти сведения в значительной степени игнорировались. Большинство ученых все еще полагают, что соотношения ЛЖК в рубце соответствуют тем пропорциям, в которых они образованы, игнорируя возможность дифференцированного поглощения. Австралийский ученый Leng R.A. (1966) подтвердил этот факт на основании исследований с изотопами. Однако, Thorlacius и Lodge (1973), используя животных с изолированными участками рубца, подтвердили важность учета pH рубца при определении относительного поглощения. Важно также, что Sutton и Morant (1978) обнаружили более близкие молярные отношения между образованными ЛЖК и ЛЖК в рубце, когда коровы получали сено и когда они получали концентраты, которые создавали более кислую среду в рубце.

Так как продукция ЛЖК не постоянна, трудно получить объективные данные по их поглощению, используя радиоактивные изотопы. Однако, совершенствование техники внутрижелудочного питания (Ørskov et al., 1979), при котором вводят ограниченное количество ЛЖК в рубец и протеина в сычуг, открыло новые перспективы для такого изучения. При постоянной скорости инфузии соотношения вводимых ЛЖК могут быть сравнимы с таковыми в рубце. В опыте MacLeod et al. (1984) pH рубца был изменен за счет изменения количества вводимого буфера, и было четко показано, что различие между молярным отношением ЛЖК в инфузате и таковым в рубце увеличилось, поскольку pH уменьшался (рис. 5.1). Хотя инфузат содержал 63 молярных % уксусной кислоты, в содержимом рубца ее было 73% при pH 5,5 и 66% при pH 6,6. Таким образом, при изучении всасывания ЛЖК должна быть принята во внимание различная скорость всасывания, особенно при низком значении pH рубца.

N.A. MacLeod и E.R. Ørskov (не опубликовано) также отмечали возможность влияния осмотического давления на скорость всасывания ЛЖК. Соотношение между основными ЛЖК не изменялось, но общая средняя скорость их всасывания снижалась, когда осмотическое давление повышалось, особенно выше 330–350 мОсмоль/кг воды. При таком осмотическом давлении большое количество ЛЖК поступает в сычуг с оттоком жидкости. Это приводит к изменениям буферности, тенденции повышения pH сычуга выше его нормального диапазона 2,3–2,8 и, следовательно, к стимулированию дополнительной секреции соляной кислоты и пепсина (Ørskov et al., 1986).

IБ. ВЛИЯНИЕ ТОКА КРОВИ

Влияние тока крови на поглощение ЛЖК недавно было доказательно представлено Dobson (1984) и Barnes et al. (1986). Расширение кровеносных сосудов в эпителии рубца и увеличение тока крови, происходящее через 2–3 ч после кормления, вероятно является ответом на продукцию CO_2 и ЛЖК в рубце. Ток крови к мускулатуре сетки-рубца также увеличивается в результате более быстрого сокращения. Увеличение тока крови в сосудах рубца приводит к увеличению скорости всасывания ЛЖК в ответ на их повышенное образование. Относительно других возможных влияний на скорость тока крови к пищеварительному тракту, таких как скорость, с которой нутриенты удаляются из циркулирующей крови, информация недостаточна. Если последнее имеет место, то потребление кормов может быть уменьшено даже в ситуациях, когда не имеется физических ограничений к потреблению.

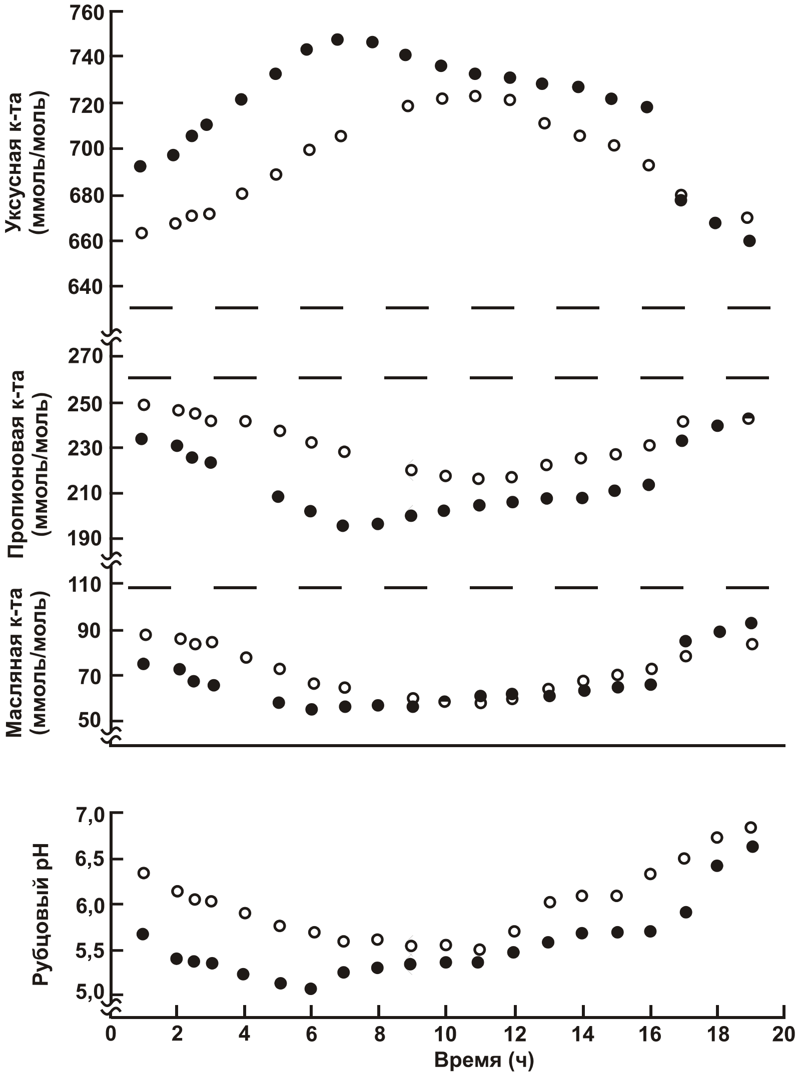

Рис. 5.1. Влияние колебания pH рубца на молярные соотношения ЛЖК (ммоль/моль) в рубце двух ягнят (○ и ●), полностью поддерживаемых инфузией ЛЖК. Прерывистые горизонтальные линии показывают молярные количества кислоты в инфузате (MacLeod et al., 1984).

Предположение, что скорость всасывания зависит от тока крови, которое следует из опытов на жвачных животных, поддерживаемых исключительно на непрерывной инфузии ЛЖК (Ørskov et al., 1979), может быть ценно в этом контексте. Поскольку ЛЖК всасываются в недиссоциированной кислотной форме, буфер, используемый для внутрижелудочных вливаний, применяется в намного меньших количествах, чем это необходимо для нейтрализации кислоты. Из этого следует, что любое уменьшение в скорости всасывания ЛЖК приведет к понижению pH рубца. Действительно, pH рубца очень чувствителен к изменениям в скорости всасывания. Когда животным давали безбелковый инфузат в течение длительного периода, pH рубца уменьшался, означая снижение всасывания ЛЖК. Если животные, получавшие внутрижелудочные инфузии, подвергались стрессу при инфекции или изменением среды, pH рубца снижался аналогично. С другой стороны, pH рубца увеличивается у животных во время быстрого роста и лактации.

II. ПОСТРУБЦОВОЕ ПЕРЕВАРИВАНИЕ И ВСАСЫВАНИЕ

IIA. ТОНКИЙ КИШЕЧНИК

Когда жвачные животные содержатся в основном на грубых кормах, химус, который поступает в тонкий кишечник, состоит в большей степени из продуктов микробного синтеза, некоторого количества кормового белка и липидов, которые не подверглись распаду в рубце. Важно было выяснить, в какой степени концентрированные корма и другие добавки могут перевариваться и всасываться в тонком кишечнике. Исследование этого вопроса важно еще и потому, что эти питательные вещества могут поступать минуя рубец, вследствие действия рефлекса пищеводного желоба (Ørskov et al., 1970a), или могут быть защищены от распада в рубце, что позволяет избежать потерь энергии с теплотой ферментации и газами (см. главу 1).

Полное отсутствие эндогенных сахарозо-гидролизующих ферментов у жвачных животных было обсуждено в главе 1. Сахароза, вводимая в тонкую кишку, будет обнаруживаться почти полностью количественно в подвздошной кишке, незначительная ферментация в которой, вероятно, объясняет исчезновение небольших её количеств (Ørskov et al., 1972). Ограниченная способность в усвоении крахмала также была упомянута. Это касается необработанного крахмала, переваривание которого, в частности, из-за низкой амилазной активности и короткого времени задержки в тонком кишечнике, ограничивается приблизительно до 200 г/сут у овцы. Используя желеобразный крахмал, Mayes и Ørskov (1974) обнаружили накопление мальтозы в кишечнике, что указывает на относительно низкую активность мальтазы, ограничивающей усвоение мальтозы. Количество мальтозы, перевариваемой в тонком кишечнике овцы, составляет 200–300 г/сут.

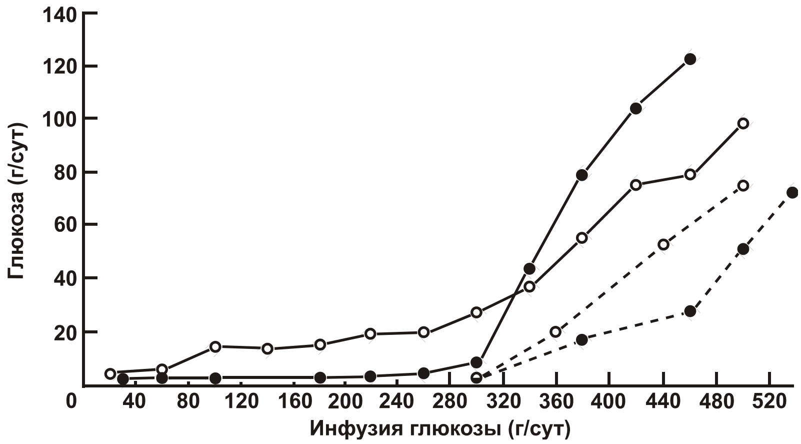

Рис. 5.2. Влияние инфузии глюкозы в сычуг на ее поступление в конец подвздошной кишки (–) и выделение с калом (– – –) у двух овец (○ и ●) (Ørskov et al., 1971).

Установлена также ограниченная способность абсорбировать глюкозу. При идеальных условиях, с непрерывной сычужной инфузией, Ørskov et al . (1971) показали, что максимум около 300 г глюкозы могло быть поглощено в течение 24 ч овцой весом 40 кг (рис. 5.2). Когда подобное количество давали периодически с кормом из бутылки, большее её количество избегало всасывания в тонкой кишке и достигало ободочной и слепой кишок, что изменяло pH, повышая уровень ферментации и число бактерий (Mann и Ørskov, 1973). Таблица 5.1 из вышеупомянутой статьи показывает влияние поступления глюкозы, мальтозы, сахарозы и целлюлозы в рубец или непосредственно в сычуг, при выпаивании их из бутылки. Очевидно, что часть глюкозы, сахарозы и мальтозы, выпаиваемых из бутылки в количестве 200 г/сут, проходит в толстый кишечник, так как в нем уменьшается pH, а число жизнеспособных бактерий в слепом отростке увеличивается. В этих условиях целлюлоза не вызвала никаких изменений. На рис. 5.2 наглядно показано, что способность к поглощению глюкозы довольно ограничена у нормально функционирующих жвачных животных. Это, в свою очередь, ограничивает степень пострубцового переваривания α-связанных углеводов типа крахмала, и поэтому должна поощряться рубцовая ферментация, даже если это увеличивает потери при ферментации в рубце с теплотой и метаном.

ТАБЛИЦА 5.1

Влияние введения в рубец или сычуг (посредством пищеводного желоба) различных углеводов (250г/сут) на pH и состав микрофлоры толстого кишечника

Углеводы	*Место ввода*	*pH в толстом кишечнике*	*Жизнеспособные бактерии ×10^8 (в 1 мл содержимого)*
Сахароза	Рубец	6,6	1
	Сычуг	5,6	19
Мальтоза	Рубец	5,0	2
	Сычуг	6,2	37
Глюкоза	Рубец	6,6	10
	Сычуг	6,0	68
Целлюлоза	Рубец	6,6	200 [a]
	Сычуг	6,4	176 [a]

Из Mann и Ørskov (1973).

[a]Общее содержимое.

IIБ. ТОЛСТЫЙ КИШЕЧНИК

Механизм образования и поглощения ЛЖК в толстом кишечнике подобны таковым в рубце. Буферная среда в нем создается уже не слюной, а бикарбонатами кишечных секретов. Реакция среды подвздошной жидкости обычно имеет величины порядка 7-8. Слизистый эпителий слепого отростка может быстро абсорбировать ЛЖК (Sakata, 1987). Отдельные эксперименты были выполнены для выяснения способности толстого кишечника к ферментации. Ørskov et al. (1970b) инфузировали изменяющиеся количества крахмала в слепой отросток кишки овцы (рис. 5.3) и отметили уровень, при котором крахмал появлялся в кале. Это происходило при инфузии 100 г/сут. Инфузируемый крахмал изменял тип ферментации подобно скармливаемому крахмалу. Изменения наблюдались в ободочной кишке и в кале (см. таблицу 5.2). Когда способность к ферментации крахмала повышалась, кал становился все более и более жидким, подобным по консистенции и по содержанию ЛЖК рубцовой жидкости. Если животным задавали раствор сахарозы из бутылки, то подобные изменения происходили за 3–4 ч. В таких обстоятельствах химус толстого кишечника и даже pH кала может быть ниже 5. Содержимое слепой кишки у ягнят, получавших большие количества молока из бутылки, также становится кислым и может содержать высокие концентрации ЛЖК и лактата, не вызывая неблагоприятных последствий (Robson и Kay, 1972).

Hofmann (1989) суммировал обширные наблюдения относительно морфологии кишечника жвачного животного. Те виды животных, которые обычно выбирают молодые побеги, ферментируют корм быстро и при довольно кислой среде. Более потенциально распадаемая клетчатка у них покидает рубец, но ферментируется далее в ободочной кишке слепого отростка, который значительно увеличен и имеет $^1/_6$–$^1/_{10}$ вместимости рубца, по сравнению с $^1/_{15}$–$^1/_{30}$ у рогатого скота и овец. Адаптация вместимости толстого кишечника и строения слизистой может происходить у животных в зависимости от связанного с сезоном доступного количества и качества кормов.

Такая адаптация к изменениям количества и качества кормов происходит и у одомашненных видов. Однако, при ферментации в толстом кишечнике невозможно использование микробного белка животным. В отличие от микробной массы, синтезированной в рубце, эти микробы не могут быть использованы и теряются с калом (Ørskov et al., 1970b; Ørskov, 1982; Kay, 1983). Этот недостаток нужно принимать во внимание при использовании рационов, которые могут способствовать ферментации в толстом кишечнике.

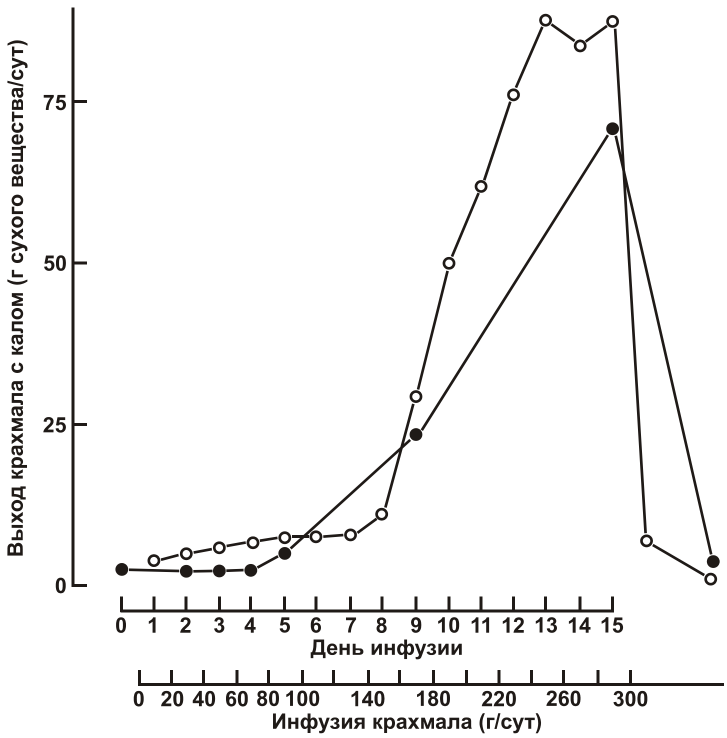

Рис. 5.3. Влияние инфузии крахмала в толстый кишечник на выход крахмала с калом у двух овец (○ и ●), при содержании на основном рационе (900 г/сут сухой травы в форме пеллет). (Ørskov et al., 1970b).

ТАБЛИЦА 5.2

Соотношение различных ЛЖК (молярный %) в ободочной кишке (ОК), слепой кишке (СК) и кале у двух овец (без инфузии крахмала и при инфузии 300 г крахмала ежедневно в слепую кишку)

Овца	*Инфузия крахмала (г/сут)*	*Место*	*Ацетат*	*Пропионат*	*Бутират*	*Другие кислоты*	*Концентрация ЛЖК (ммоль/л фекальной H_2O)*
А	0	ОК	66,0	15,4	6,6	12,1	--
А	300	ОК	61,4	10,6	20,6	7,4	--
В	0	СК	77,1	7,8	4,7	10,5	--
В	300	СК	65,1	9,8	14,8	10,3	--
А	0	Кал	68,5	20,5	6,7	4,4	64,8
А	300	Кал	70,2	5,1	19,5	5,2	227,6
В	0	Кал	69,0	14,6	5,5	10,9	64,8
В	300	Кал	62,9	8,8	18,3	10,0	118,8

Из Ørskov et al. (1970b).

ССЫЛКИ

Barnes, R.J., Comline, R.S. & Dobson, A. (1986) The control of splanchnic blood flow In Milligan, L.P., Grovenor, W.L. & Dobson. A. (Eds) *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* pp 41-59 Proc. 6th Int. Symp. On Ruminant Physiology, Banff, Canada. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ

Danielli, J.F., Hitchcock, M.W.S., Marshall, R.A. & Phillipson, A.T. (1945) The mechanism of absorption from the rumen as exemplified by the behaviour of acetic, propionic and butyric acids *J. exp. Biol.* 22, 75-84

Dobson, A. (1984) Blood flow and absorption from the rumen Quart. *J. exp. Physiol.* 69, 599-606

Hofmann, R.R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system *Oecologia* 78, 443-457

Kay, R.N.B. (1983) Rumen function and physiology *Vet. Rec*. 113, 6-9

Leng, R.A. (1966) Volatile fatty acid production in the rumen of sheep *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod*. 4, 389-394

MacLeod, N.A., Ørskov, E.R. & Atkinson, T. (1984) The effect of pH on the relative proportions of ruminal volatile fatty acids in sheep sustained by intragastric infusions *J. agric. Sci., Camb*. 103, 459-462

Mann, S.O. & Ørskov, E.R. (1973) The effect of rumen and post-rumen feeding of carbohydrates on the caecal microflora of sheep *J. appl. Bact*. 36, 475-484

Mayes, R.W. & Ørskov, E.R. (1974) The utilization of gelled maize in the small intestine of sheep *Brit. J. Nutr*. 32, 143-153

Ørskov, E.R. (1982) *Protein Nutrition in Ruminants Academic Press*, London

Ørskov, E.R., Benzie, D. & Kay, R.N.B. (1970a) The effect of feeding procedure on closure of the oesophageal groove in sheep *Brit. J. Nutr*. 24, 785-795

Ørskov, E.R., Fraser, C, Mason, V.C. & Mann, S.O. (1970b) The influence of starch digestion in the large intestine of sheep on caecal fermentation, caecal microflora and faecal nitrogen excretion *Brit. J. Nutr*. 24, 671-682

Ørskov, E.R., Mayes, R.W. & Penn, A. (1971) The capacity for removal of glucose from the small intestine in mature sheep *Proc. Nutr. Soc*. 30, 43A-44A

Ørskov, E.R., Mayes, R.W. & Mann, S.O. (1972) Post ruminal digestion of sucrose in sheep *Brit. J. Nutr*. 28, 425-432

Ørskov, E.R., Grubb, D.A., Wenham, G. & Corregall, W. (1979) The sustenance of growing and fattening ruminants by intragastric infusion of volatile fatty acids and protein *Brit. J. Nutr*. 41, 553-558

Ørskov, E.R., MacLeod, N.A. & Kyle, D.J. (1986) Flow of nitrogen from the rumen and abomasum in cattle and sheep given protein-free nutrients by intragastric infusion *Brit. J. Nutr*. 56, 241-248

Robson, M.G. & Kay, R.N.B. (1972) Changing patterns of fermentation and mineral absorption in the large intestine of lambs weaned from milk to concentrates *Proc. Nutr. Soc*. 31, 62A

Sakata, T. (1987) Stimulating effect of short chain fatty acids on epithelial cell proliferation in the rat intestine: A possible explanation for trophic effects of fermentable fibre, gut microbes and luminal trophic factors *Brit. J. Nutr*. 58, 95-103

Sutton, J.D. & Morant, S.V. (1978) Measurement of the rate of volatile fatty acid production in the rumen In Osbourn, D.F, Beever, D.E. & Thomson, D.J. (Eds) *Ruminant Digestion and Feed Evaluation* pp 71-79 Agricultural Research Council, London

Thorlacius, S.O. & Lodge, G.A. (1973) Absorption of steam volatile fatty acids from the rumen of the cow as influenced by diet, buffers and pH *J. Anim. Sci* 53, 279-288

ГЛАВА 6

ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН У ЖИВОТНОГО-ХОЗЯИНА

I. Основной и голодный обмен
II. Оценка энергии поддержания
III. Затраты на различные действия
   А. Положение животного
   Б. Прием корма
   В. Пережевывание корма и жвачка
   Г. Ходьба
   Д. Работа
   Е. Отложение жира и белка
   Ж. Беременность
   З. Лактация
   И. Продукция шерсти и других волокон
   К. Условия содержания
      1. Низкая температура окружающей среды
      2. Высокая температура окружающей среды

В этой главе будут обсуждаться энергетические затраты при различных состояниях у жвачных животных, хотя некоторые из этих вопросов еще недостаточно выяснены.

I. ОСНОВНОЙ И ГОЛОДНЫЙ ОБМЕН

Основной обмен определяется количеством тепла, выделяемого животным, находящимся в состоянии покоя, при нейтральной температуре и в условиях голодания. Однако, этого состояния легко достигнуть с людьми, но чрезвычайно трудно достичь с животными. Чтобы измерить основной обмен, животное обычно помещают в респирационную камеру, где его активность минимальна. Одна из проблем у жвачных животных состоит в том, что требуется длительное время для достижения состояния голодания или постабсорбционного состояния. Обычно в течение 5 дней животных выдерживают без корма, прежде чем делают измерения, но даже в конце такого периода ферментация в рубце или толстом кишечнике все еще может продолжаться.

Во многих системах оценки кормов величина основного обмена служит исходной, на фоне которой определяются затраты энергии на переваривание различных кормов, особенно затраты на поддержание. Однако, в последние годы эта практика была оспорена (Webster et al., 1974), главным образом, на том основании, что полученные показатели в состоянии голодания зависят от предыдущих условий кормления до голодания. Это связано с тем, что размеры метаболически активных органов, таких как печень, почки и другие, значительно зависят от уровня питания (Koong et al., 1985). Поскольку за 5 дней голодания происходит лишь незначительное регулирование размеров органов, основной обмен, измеренный у хорошо кормившихся животных, будет больше, чем измеренный у животных, которые содержались до этого на поддерживающем уровне или недокармливались.

Другим аргументом против использования основного обмена как исходного, является процесс окисления жира, который происходит у голодающего животного и связан со значительным увеличением уровня β-гидроксибутирата в крови. Кроме того, некоторые из аминокислот крови, возможно образующиеся в процессе обмена белка, окисляются, чтобы стать источниками предшественников глюкозы, в то время как азот аминогрупп выделяется с мочой. Различия в выделении азота в период голодания и на поддерживающем уровне при инфузии пропионовой кислоты или глюкозы, можно проследить в таблице 6.1 и на рис. 6.1 (KuVera et al., 1988). Рисунок 6.1 основан на наших собственных данных и данных Asplund et al. (1985), полученных с использованием методики внутрижелудочного питания.

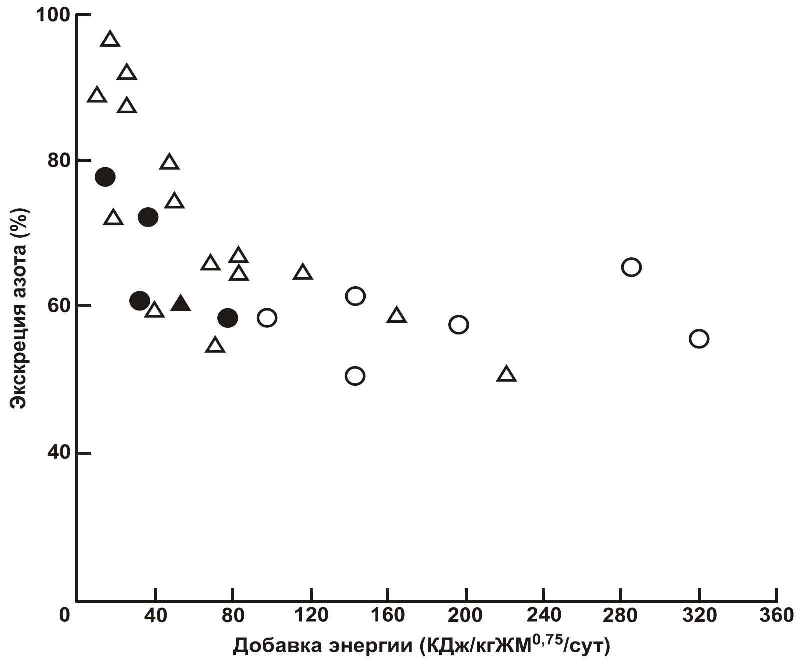

Рис. 6.1. Снижение выделения азота при голодании у рогатого скота и овец, при инфузии глюкозы или пропионовой кислоты (100% = выделению азота в отсутствии инфузии); △ – рогатый скот, получавший глюкозу; ▲ – рогатый скот, получавший пропионовую кислоту; ○ – овца, получавшая глюкозу; ● – овца, получавшая пропионовую кислоту (KuVera et al., 1988).

В целом, при голодании выделение азота приблизительно на 40% больше, чем при нулевом азотистом и энергетическом балансе. Эти характеристики основного обмена показывают, что голодание и недостаточное снабжение глюкозой сопоставимо с питанием несбалансированным рационом. Поэтому был сделан вывод, что такой подход не должен применяться как основа для оценки использования сбалансированных рационов. KuVera et al. (1988) показали, что при инфузии в сычуг малых количеств глюкозы или ее предшественников при голодном обмене, выделение азота сокращалось до таких уровней, как при потреблении количества энергии, составляющей около $^1/_3$ от потребности для поддержания, в то время как уровень в крови β-гидроксибутирата также падал до нормальных значений. Выделение тепла в результате инфузии глюкозы не увеличивалось, в то время как содержание энергии в мочевине и других азотистых компонентах мочи снижалось (таблица 6.1).

Исходя из этих результатов, использование энергии кормов для поддержания лучше основывать на уровне потребления энергии, который не приводит к увеличению выделения азота, при таком же выделении тепла, как при голодании. Действительно, разность, получаемая при голодании, может быть источником различий между метаболической эффективностью на уровне ниже поддерживающего (Km) и выше него (Kf), как принято ARC (1980). Рисунок 6.2 (Ørskov, 1982a) показывает кривую наклона для показателя энергетического баланса при потреблении энергии выше уровня поддержания, что соответствует обозначению Kf. Расположение кривой при уровне энергии ниже поддерживающего демонстрирует изменение наклона. Такой подход привел к созданию концепции о различии между эффективностью использования энергии при кормлении на уровне ниже поддержания (Km) и выше него (Kf). Как обсуждалось ранее, голодный обмен эквивалентен обмену веществ при несбалансированном кормлении, как обозначено на рис. 6.1. Это приводит к переоценке значения наклона и следовательно указывает на большую эффективность использования энергии при уровне питания ниже поддерживающего. Если бы определение эффективности использования энергии было сделано на уровне питания, составляющем приблизительно $^1/_3$ к поддержанию, маловероятно, что различия между Km и Kf были бы обнаружены. Хотя этот вопрос требует дальнейшего исследования, следуя гипотезе, продемонстрированной на рис. 6.2, можно сделать вывод, что использование энергии сходно при кормлении и выше, и ниже уровня поддержания, поскольку известно, что при этих условиях одновременный синтез и распад жировой и белковой ткани ускоряется при увеличении потребления кормов. Это является рациональным предположением.

ТАБЛИЦА 6.1

Влияние инфузии глюкозы или ЛЖК на теплопродукцию, экскрецию азота с мочой и содержание метаболитов плазмы при голодании фризских бычков

Инфузируемое вещество	*МДж /сут*	*Теплопродукция (кДж/кг ЖМ ^{0,75} /сут)*	*Экскреция азота с мочой (мг N/кг ЖМ ^{0,75} /сут)*	*Концентрация в плазме*			
				β-гидроксибутират (ммоль/л)	*инсулин (μ/мл)*	*мочевина (ммоль/л)*	*глюкоза (ммоль/л)*
Нет		365	616	1,08	8,9	2,6	3,8
Глюкоза	1,5	360	533	1,03	8,0	2,3	3,7
Глюкоза	3,1	368	482	0,79	8,9	1,9	3,8
Глюкоза	4,6	360	396	0,59	8,4	1,6	3,8
Глюкоза	7,7	363	389	0,44	8,6	1,2	3,9
Глюкоза	10,8	365	354	0,46	9,0	1,2	4,0
ЛЖК	10,8	400	365	0,47	9,9	1,2	3,8

Из KuVera et al. (1988).

Каждое значение является средним по трем животным

II. ОЦЕНКА ЭНЕРГИИ ПОДДЕРЖАНИЯ

В то время как методы определения потребности в энергии для поддержания могут быть спорными, все же это полезный термин для оценки уровня экзогенного снабжения питательными веществами. Он обозначает количество обменной энергии (ОЭ), потребляемое в сутки, при котором животное находится в состоянии нулевого энергетического баланса. Значения, приводимые в литературе, были обобщены в ARC (1980) и представляют среднее число между 420 и 460 кДж/кгЖМ^{0,75} для овец и рогатого скота. Ørskov и McDonald (1970), используя сравнительные данные убойных опытов, получили для ягнят величину 420 кДж/кгЖМ^{0,75}.

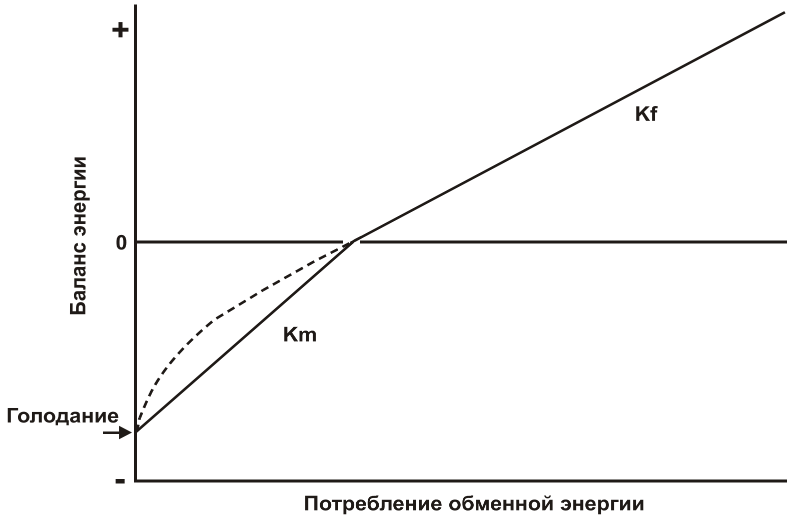

Рис. 6.2. Отношения между состоянием энергетического баланса и потребленной энергией при кормлении выше и ниже уровня поддержания; значения для концепций K_m и K_f (Ørskov, 1982a).

Потребность в энергии для поддержания может быть определена в респирационной камере при уровне кормления, немного ниже или выше поддерживающего. Однако, средние величины потребности в энергии для животных на выпасе должны применяться с некоторой осторожностью. Показатели потребности в энергии поддержания вообще выражаются относительно живого веса, что предполагает, что кроме влияния предыдущего кормления на вес органов, ни количество жира и белка в теле, ни вес содержимого пищеварительного тракта не являются значимыми. Доказательств, указывающих, что количество жира и белка в теле влияет на потребность в питательных веществах для поддержания жизни, в расчете на абсолютный или метаболический вес тела, относительно мало. Blaxter (1962), на основе данных Schiemann (1958), сделал заключение, что не имеется вероятно никаких различий между жирными и тощими животными в их потребности в питательных веществах для поддержания жизни на единицу веса тела.

Что касается объема и веса пищеварительного тракта, то маловероятно, что энергия, требуемая на поддержание работы пищеварительного тракта вместе с содержимым, в расчете на килограмм, равняется таковой, требующейся для поддержания тканей тела. Mould et al. (1982) показали, что вес пищеварительного тракта с содержимым у некоторых особей банглодешского скота составлял 33% от живого веса, хотя у европейского рогатого скота он составляет только 20%. Трудно поверить, что потребность в питательных веществах для поддержания тканей пищеварительного тракта, относительно веса тела, была одинаковой для обоих видов. Этот вопрос, касающийся веса содержимого пищеварительного тракта, хорошо иллюстрирован результатами, полученными в Руветском исследовательском институте (Ørskov et al., 1975). Ягнята, получавшие цельный ячмень или цельный овес вволю, были забиты при достижении 35 кг живого веса. Для вычисления эффективности использования переваримой энергии для откорма, потребности в энергии для поддержания были в каждом случае вычтены из общих затрат. Результаты показали, что овес гораздо лучше использовался, чем ячмень (таблица 6.2). Однако, когда ягнята были забиты, содержимое пищеварительного тракта ягнят, которые питались овсяными зернами, весило 9,4 кг, в то время как тех, которые питались ячменем — 4,7 кг. Вычисление эффективности использования энергии, в расчете на «пустую» массу тела, не показало никаких различий в использовании переваримой энергии между кормами, чего можно было бы ожидать.

ТАБЛИЦА 6.2

Влияние скармливания овса и ячменя на вес содержимого пищеварительного тракта ягнят и эффективность использования энергии при потреблении переваримого органического вещества (ПОВ) выше поддерживающего уровня (вес ягнят при убое 35 кг)

Ячмень (%)	*Дни убоя*	*Вес содержимого (кг)*	*Потребление ПОВ (кг)*	*Потребление ПОВ выше поддержания (кг)*	*Привес «пустой» массы тела (кг/кг ПОВ выше поддержания)*
100	74	4,7	42,1	19,5	0,92
55	91	6,7	49,4	19,9	0,95
0	120	9,4	51,7	12,7	1,36

Из Ørskov et al. (1975).

Овес (%)
0
45
100

III. ЗАТРАТЫ НА РАЗЛИЧНЫЕ ДЕЙСТВИЯ

IIIА. ПОЛОЖЕНИЕ ЖИВОТНОГО

Одно из наиболее обычных состояний млекопитающих — положение стоя. Это положение требует затрат энергии и методические приемы изучения основного обмена должны включать соотношение времени, при котором животное стоит или лежит. Дополнительные затраты в стоячем положении, по сравнению с лежачим, могут быть выражены в расчете энергии на кг живого веса. ARC (1980), основываясь на результатах Blaxter (1962), оценивает такие затраты в 10 кДж/кг живого веса в сутки, что составляет в целом 5 МДж/сут для животного весом 500 кг. Между постоянно стоящими и постоянно лежащими животными KuVera et al. (1988) получил различие в 12 Дж/кг живого веса/мин, что составляет 8,6 МДж/сут для животного весом 500 кг.

Таким образом, при потребности в энергии для поддержания, которая составляет приблизительно 45 МДж/сут, энергия, требуемая для сохранения постоянного вертикального положения, приблизительно на 20% выше. Summers et al. (1988) недавно сообщили, что скорость метаболических реакций была на 26% выше у постоянно стоящих овец, чем у лежащих. Эти результаты подчеркивают важность регистрации положения животного при определении основного обмена веществ при полном покое.

IIIБ. ПРИЕМ КОРМА

В зависимости от типа корма (большие или длинные частицы, размолотый, гранулированный, концентрированный или грубый, твердый или жидкий корм) жвачные животные на прием корма могут тратить разное время – от нескольких минут до 8 часов в день. Во время приема корма они обычно стоят. Следовательно, важно учитывать, что различия в использовании энергии корма могут быть связаны с различиями во времени его приема.

В то время как очевидные затраты на прием корма измерить относительно просто, другие факторы, связанные, например, с беспокойством животного, его положением стоя или лежа, усложняют процесс. Измерение усложняется далее в процессе поглощения питательных веществ. Большинство кормов содержат растворимую фракцию, которая быстро ферментируется до ЛЖК. Они, в свою очередь, стимулируют увеличение тока крови к рубцу и кишечнику, что приводит к естественному увеличению выделения тепла в начале приема корма, что описано много лет назад Rubner (1902). Истинный показатель энергетических затрат на прием корма, таким образом, может быть объединен с так называемым приращением тепла при приеме корма. Эти затруднения теоретически могут быть преодолены, если использовать животных, оснащенных пищеводными канюлями для предотвращения поступления корма в рубец в процессе питания, но этого пока еще предпринято не было.

Истинные затраты энергии на прием корма, вероятно, почти полностью связаны с затратами на пережевывание. Скорость поедания, то есть прием сухого вещества в единицу времени, не имеет особого значения (Holmes et al., 1978). По данным Holmes et al. (1976, 1978) и Adam et al. (1984) средняя скорость составляет 32 Дж/кг живой массы/мин. Однако, KuVera et al. (1988) давал трудно перевариваемые корма быкам (поддерживаемым внутрижелудочным питанием), чтобы избежать любых затрат на всасывание питательных веществ, и получил среднее значение 11,6 Дж/кг живой массы/мин. Важно точно определить, которое из значений является правильным. Так для животных весом 500 кг, которые тратят 8 час/сут на прием корма, эти затраты были бы или 2,8, или 7,8 МДж/сут, то есть 6% или 17% от полной потребности в энергии на поддержание. Однако, какое бы значение не было правильным, затраты довольно большие и могут давать реальное различие для продуктивности, особенно при низких её уровнях. Например, Wainman et al. (1972) обнаружили, что K_f при приеме длинноволокнистой высушенной травы было на 40% выше уровня поддержания, в то время как при приеме той же травы в гранулированном виде на 52%. Это могло быть связано с различным временем приема корма.

IIIВ. ПЕРЕЖЕВЫВАНИЕ КОРМА И ЖВАЧКА

В зависимости от типа питания жвачное животное может тратить до 8 час/сут на жвачку. Продолжительность зависит в основном от физической формы кормов рациона. Так как процесс жвачки связан с увеличенным слюноотделением, ее продолжительность важна также для поддержания стабильной рубцовой среды. В целом, затраты на пережевывание жвачки значительно меньше, чем затраты на прием корма. Graham (1964) сообщил о величине 16 Дж/кг живой массы/мин для овец. Однако, KuVera et al. (1988), используя внутрижелудочную методику питания, получил величину 9,3 Дж/кг живой массы/мин, которая является близкой к оценке затрат на прием корма, при отсутствии сопутствующих эффектов — беспокойства, увеличения тока крови и т.д. (см. выше). Следовало ожидать, что затраты на физическую работу, имеющие место при этих двух действиях, будут подобны.

IIIГ. ХОДЬБА

В большинстве случаев затраты энергии определяют у животных, содержащихся в стационарных условиях в индивидуальных клетках. Однако, было предпринято определение ее затрат на ходьбу. Blaxter (1962) суммировал доступные данные и привел величины, составляющие приблизительно 2 Дж/кг живой массы/горизонтальный метр. Таким образом, дополнительный расход энергии у 500 кг животного на ходьбу 6 км ежедневно, составляет 6 МДж/сут. При оценке расхода энергии в условиях термонейтральной среды, выделение тепла у животных на воле было на 10–15% больше, чем в закрытом помещении. Если двигательная активность одинакова у животных, которые находятся на поддерживающем уровне кормления и у животных, потребляющих в 3 раза больше корма, затраты на движение, выраженные как процент от выделения тепла, очевидно будут изменяться в связи с уровнем питания. Пропорциональное увеличение в расходе энергии будет большим при более низком уровне потребления кормов.

IIIД. РАБОТА

Вызывает некоторое сожаление, что одна из важных функций использования крупного рогатого скота для человеческих нужд в виде тягловой силы получила наименьшее внимание. (Затраты на физическую работу животных, включающую ходьбу, были нами обсуждены.) Однако, Lawrence (1986) отметил, что ходьба требует различного соотношения затрат энергии, в зависимости от типа работы. Он разработал простую формулу, по которой исследовал затраты энергии у волов (весом приблизительно 650 кг) при пахоте и при передвижении телеги. Таблица 6.3 показывает, что при пахоте очень большое количество энергии было необходимо просто для ходьбы. Принимая потребность в энергии для поддержания 400 кДж/кг ЖМ^{0,75}, то есть 50 МДж, общая потребность в энергии для выполнения работы, относительно поддержания, была приблизительно в 1,75 раза больше. Однако, в некоторых работах указывается, что затраты на физическую работу в день фактически редко превышают затраты на поддержание в 1,7 раза (Pearson, в печати) и, в основном, составляют в среднем 1,3–1,4 от уровня поддержания. Кроме того, рогатый скот или буйволы редко выполняют работу каждый день, так что затраты на поддержание относительно объема работы обычно даже большие.

Однако, самки рогатого скота, которых также используют в качестве тягловой силы, могут одновременно быть стельными или лактирующими, что значительно увеличивает их потребность в энергии. Их как тягловую силу используют главным образом в областях, где низкокачественные грубые корма составляют почти весь рацион. Такой корм может лимитировать предельное потребление, поэтому дополнительная потребность в питательных веществах сверх поддержания в 1,7 раза не может быть удовлетворена. Такие животные будут расходовать отложенный жир тела в случае выполнения длительной физической работы.

ТАБЛИЦА 6.3

Влияние типа работы на долю расхода от общей энергии, используемой на ходьбу

	Пашущие на средней почве	*Передвижение телеги 500 кг на грунтовой дороге*
Время работы (ч)	5,5	5,5
Пройденный путь (км)	11,6	19,5
Затраты общей энергии (МДж)	36,5	36,2
Энергия для выполнения работы	21,3	6,5
Энергия, используемая для работы	58,4	18,0
Энергия, используемая для ходьбы	14,4	24,2
Энергия, используемая для ходьбы	39,3	66,9

Адаптировано по Lawrence (1986).

IIIE ОТЛОЖЕНИЕ ЖИРА И БЕЛКА

В системе оценки кормов Кельнера (см. главу 9) использование энергии корма оценивается в способности животного откладывать жир. Однако, фактически часть сохраняемой энергии, даже у взрослых животных, содержится не только в жире, но и в белке. Kotarbinska и Kielanowski (1967) использовали сравнительные данные убойных опытов, предпринятые для определения затрат энергии на отложение белка и жира у поросят. Они приняли постоянную величину потребности в энергии для поддержания и использовали систему регрессионного анализа. Результаты показали, что для отложения 1 г жира требуется 13,45 ккал или 56,35 кДж. Учитывая, что жир содержит 39 кДж/г, эффективность использования энергии для отложения жира составляет 69%. Те же самые авторы были также первыми, кто определил затраты энергии на отложение белка, а именно 11,03 ккал/г или 46,2 кДж/г. Поскольку белок содержит приблизительно 23 кДж/г, эффективность использования энергии на его отложение составляет приблизительно 50%. Другие авторы подтвердили, что синтез белка менее эффективен, чем синтез жира.

Затруднения в использовании множественной регрессии при вычислении затрат на отложение жира и белка состоят в том, что эти два процесса обычно положительно коррелируют. Это приводит к погрешностям в вычислении. Кроме того, обычно намного больше энергии откладывается в жире, чем в белке, так что ошибка, связанная с оценкой затрат на отложение белка, будет относительно намного больше. Ørskov и McDonald (1970) выполнили большой эксперимент со сравнительным убоем ягнят, в котором удалось избежать некоторых из этих погрешностей. Ягнята потребляли разный уровень кормов с различным содержанием белка в рационе. Убой производили при весе тела от 27 до 40 кг. Имелись большие вариации и в днях убоя, и в жиро-белковом соотношении состава их тела. Использование множественного анализа регрессии оказалось возможным за счет ввода в уравнение показателей общего количества метаболического веса-дня (СЖМ), то есть среднего веса тела в течение эксперимента, в кг $ЖМ^{0,75}$, без учета времени и энергии, отложенной соответственно в жире и белке. Были определены коэффициенты, применение которых дает низкую остаточную стандартную ошибку при определении потребления метаболической энергии (ПОЭ), выраженной в кДж. Таким образом было получено следующее уравнение:

$$ПОЭ = 420СЖМ + 3,03 \times кДж_{белок} + 1,26 \times кДж_{жир}$$

Другими словами, средняя потребность в питательных веществах для поддержания жизни составляет 420 $кДж/кгЖМ^{0,75}$. Поскольку энергоемкость белка — 23 кДж/г, эффективность его отложения 33%, то общая сумма энергетических затрат составляет приблизительно 70 кДж/г. Точно так же, как энергосодержание жира — 39 кДж/г, эффективность его отложения 79%, а общая сумма затрат составляет приблизительно 49 кДж/г.

Маловероятно, что затраты на отложение жира и белка остаются постоянными. Более современные данные относительно белкового синтеза свидетельствуют, что интенсивность обмена изменяется и в связи со стадией зрелости, и в зависимости от других факторов (Reeds et al., 1985). В некоторой степени происходит также и обмен жира, хотя затраты на этот процесс, вероятно, намного меньше, чем таковые для белка. Хотя значения, полученные различными исследователями варьируют, имеется однако общее соглашение, что отложение белка относительно более энергозатратно, чем отложение жира.

IIIЖ. БЕРЕМЕННОСТЬ

В конце беременности плод растет интенсивно и требует все больше затрат энергии. Robinson et al. (1980) определили, что эффективность использования ОЭ для синтеза плода составляла около 14,5%, когда рацион содержал 10,5 МДж ОЭ/кг сухого вещества. Эта оценка была основана и на их собственных данных, и на данных Graham (1964), Sykes и Field и Rattray et al. (1973). Используя это значение, они вычислили, что ОЭ, требуемая на кг веса ягненка, составляет 1,13 МДж/сут. Овца, носящая двойню, каждый из которых весит 3,5 кг при рождении, нуждается в 7,9 МДж/сут для их роста. Потребность в питательных веществах для поддержания жизни у овцы весом 70 кг составляет приблизительно 10 МДж/сут (при потребности 420 кДж/кг ЖМ^{0,75}), так что ее общая потребность в конце беременности будет приблизительно в 1,8 раза превышать уровень поддержания. Потребность максимальна перед родами, но к тому времени размеры плодов ограничивают вместимость пищеварительного тракта, что в свою очередь, ограничивает потенциальное потребление грубых кормов, особенно низкокачественных. Усиленный отток частично компенсирует ограниченную вместимость пищеварительного тракта (Ngongoni et al., 1987), но это приводит к снижению переваримости. Отсюда следуют практические рекомендации о том, что животное должно получать рацион, включающий некоторое количество концентратов для увеличения скорости распада, иначе животное будет поддерживать затраты на беременность, используя собственный жир тела и белок. Так как главный источник энергии для плода — глюкоза, важно, чтобы используемые корма содержали и белок, и глюкозу. Токсимия беременности является классическим признаком недостаточности глюкозы у недокормленных овец.

III3. ЛАКТАЦИЯ

Поскольку животные часто находятся то в отрицательном, то в положительном энергетическом балансе, то есть или откладывают или извлекают резервы тканей тела и одновременно выделяют энергию с молоком, то определение параметров использования энергии также трудно, как и параметров использования белка (Ørskov, 1982b). Работа лаборатории энергетического обмена в Балтевил (США) является выдающейся в этой области (Moe et al., 1970). Ими были обобщены данные более чем 500 балансовых опытов для регрессионного анализа, подобного используемому Ørskov и McDonald (1970). Они получили следующие очень важные значения: а) потребность в питательных веществах для поддержания жизни составляет 457 кДж/кг ЖМ^{0,75}; б) эффективность, с которой ОЭ используется для образования молока – 61,6%; и в) эффективность использования тканевых резервов для поддержания лактации – 81,0%. Эффективность отложения энергии у сухостойных коров по их данным составила 59,2%, что выше по сравнению с сообщаемыми где-либо. Когда Ørskov et al. (1969) инфузировали ЛЖК в рубец лактирующих коров, находившихся в респирационных камерах, они получили величину эффективности использования ОЭ для молочной продукции 78%. Соотношение уксусной и пропионовой кислот не влияло на это значение. Whitelaw et al. (1986) при нулевом балансе энергии оценили эффективность в 84%. Не имеется пока еще никакой информации относительно зависимости между составом молока и эффективностью использования ОЭ для целей лактации. В целом обменная энергия более эффективно используется для целей лактации, чем для роста и откорма. ARC (1980) оценивает затраты энергии для отложения приблизительно на 5% выше, чем для лактации. Вероятно, большая эффективность продукции молока связана с отсутствием оборота молочного белка и жира.

IIИ. ПРОДУКЦИЯ ШЕРСТИ И ДРУГИХ ВОЛОКОН

Шерсть, волос, рога и т.д., кроме жиропота, фактически на 100% состоят из белка. Однако, даже у специально отселекционированных животных затраты на продукцию шерсти составляют только очень небольшой процент от запасенной энергии, по сравнению с потребностями ее на поддержание. Но точных оценок затрат энергии на продукцию шерсти и другие образования нет. Вероятно, отложение белка в шерсти будет более эффективно, чем отложение его в активных тканях, так как в них белок не подвергается обороту. Если овца весом 70 кг, отселекционированная для быстрого роста шерсти, производит 30 г шерсти/сут, то чистое отложение энергии составит 0,71 МДж/сут. При принятии показателя эффективности 30%, для этого процесса требуется дополнительно 2,4 МДж/сут ОЭ, в результате общая потребность в энергии будет в 1,25 раза больше потребности для поддержания жизни, т.е. 9,7 МДж/сут. Это, вероятно, крайняя оценка, так как расчеты основаны на допущении подобной эффективности для отложения белка в тканях. Для животных, не отселекционированных на производство шерсти, общее количество требуемой энергии, вероятно, будет в целом меньше, и будет не более, чем в 1,1 раза больше потребности энергии для поддержания. Однако, следует отметить, что поскольку рост шерсти продолжается, то при определении потребности энергии для поддержания, затраты энергии обычно включаются в эту величину.

IIК. УСЛОВИЯ СОДЕРЖАНИЯ

1. Низкая температура окружающей среды

При обсуждении вопроса об оценке основного обмена было принято, что такая оценка проводится в условиях содержания животных при температуре окружающей среды выше некоторого критического уровня. Эта критическая температура определяется как таковая, ниже которой животное должно увеличивать выделение тепла для поддержания нормальной температуры тела. Blaxter (1962) в своей работе детально описал этот вопрос, а здесь это будет обсуждено кратко.

К сожалению очень мало количественных доказательств повышения потребности в питательных веществах при снижении температуры окружающей среды ниже критического уровня. Для этого имеется много причин. И прежде всего способность животных адаптироваться к воздействиям окружающей среды. Показано, что эффективность использования чистых питательных веществ, подобных ЛЖК, у жвачных животных редко превышает 60%. Обменная энергия из обычных кормов используется еще менее эффективно, в связи с потерями на приращение теплоты ферментации и затратами энергии на прием корма и руминацию. Таким образом, значительные количества теплоты генерируются и критическая температура, при которой выделение тепла должно быть увеличено, низкая. Результаты Blaxter (1962) являются этому хорошей иллюстрацией. Критическая температура у быков с нормальным волосяным покровом была 18 ^{0}C при голодании, 7 ^{0}C на уровне поддержания и –1 ^{0}C при потреблении корма, обеспечивающего 500 г/сут привеса. Этот аспект имеет практическую важность, чтобы понять влияние уровня кормления. Например Webster et al. (1970) показал, что телята, потребляющие зерно, имели привес приблизительно 1 кг/сут при 20 ^{0}C, но росли почти также хорошо и при внешней температуре –20 ^{0}C, если они были защищены от ветра. Эти авторы также показали, что для хорошо упитанных бычков, адаптированных к холодной среде, критическая температура составляла –18 ^{0}C. Адаптация заключалась и в менее выраженном процессе линьки в течение холодного сезона.

Реальные проблемы могут возникать в том случае, если ограниченное питание комбинируется с сильным ветром и дождем, что часто встречается на практике. В результате отбора животные так же адаптируются к холодной среде. Так аборигенный рогатый скот в шотландской горной местности имеет намного более длинный волосяной покров, чем скот на юге Англии. Blaxter (1962), изучая влияние длины волосяного покрова на критическую температуру у овец на уровне поддержания показал, что при длине шерсти 1, 10, 50 и 100 мм она составляла 28, 22, 9 и –3 ^{0}C соответственно.

Когда температура окружающей среды опускается ниже критического уровня, первая реакция животного — дрожание, вызывающее увеличение теплообразования. При ритмичном сокращении мышцы, находящиеся под кожей, генерируют теплоту, затем происходит так называемое «недрожащее» теплообразование, когда дополнительная теплота производится не в связи с мышечной деятельностью.

Источником энергии, который используется для согревания животного в холодную погоду, является жир, а не белок (Blaxter, 1962). Эффективность использования жира в этом процессе должна быть близка к 100%. Однако, трудности в количественном определении этого показателя связаны с температурой, влажностью, скоростью вентиляции, типом волосяного покрова и, не в меньшей степени, с уровнем питания животного. По этой причине трудно установить количество дополнительного питания, требуемого для предотвращения большой потери жира при неблагоприятных температурах. Кризис может возникать при отсутствии надлежащего питания в неблагоприятных условиях окружающей среды (сильный ветер и дождь, или дождь со снегом), а хорошо упитанные жвачные животные могут выдерживать серьезные климатические испытания без потерь для жизнедеятельности. Ситуация может ухудшаться во время беременности, когда объединены эти два отрицательных фактора, из-за недостатка глюкозы для эмбрионального роста. При этом часто возникает токсимия беременности.

2. Высокая температура окружающей среды

Во многих частях мира эти проблемы чаще связаны с высокой, а не с низкой температурой и, соответственно, имеются виды жвачных животных, которые адаптировались к ней. Известны трудности, связанные с разведением экзотического рогатого скота из умеренных климатических областей в тропиках. Когда температура среды равняется или превышает температуру тела, избыточная теплота должна быть выделена путем испарения воды через кожу или через дыхательные пути. Животные обычно отвечают на высокие температуры окружающей среды снижением двигательной активности и потребления кормов, с целью сокращения вынужденных потерь с теплотой. Это подтверждено в ряде исследований, выполненных в Миссури (Kibler и Brody, 1956; Johnson et al., 1958; Johnson и Yeck, 1964). Если внешняя температура достигала уровня температуры тела, неизменно снижалось потребление кормов и, как результат, снижалась продуктивность, включая молочную, и скорость роста. Если же высокая температура сопряжена с высокой влажностью, то в результате снижения испарения могут происходить кризисные ситуации. Обычно в этих случаях повышается и температура тела, что облегчает рассеивание тепла, но при превышении 40 ^{0}C интенсивность обмена веществ также увеличивается. Для большинства домашних животных предел поднятия температуры тела ограничен.

Однако, имеет место и адаптация к жаркому климату. Так, овцы породы австралийский меринос выдерживают высокие внешние температуры лучше, чем гемпширы или южные довны, и у них меньше увеличивается температура тела (Miller и Monge, 1946). С другой стороны, верблюды способны изменять температуру своего тела в довольно широких пределах — от 34 до 41^{0}C, без неблагоприятных физиологических последствий. Для жвачных животных в горячих сухих зонах тенденция иметь бледного цвета волосы и кожу, и сохранять жир не под кожей, а в горбах или хвостах, может быть связана с регулированием температуры. Другие поведенческие и физиологические адаптации, типа потребления корма ночью или выделения сконцентрированной мочи и сухого кала, снижают производство тепла и сохраняют воду, необходимую для охлаждения ее испарением (Schmidt-Nielsen, 1964; Yousef, 1987).

Ссылки

Adam, I., Young, B.A., Nicol, A.M. & Degen, A.A. (1984) Energy cost of eating in cattle given diets of different form *Anim. Prod.* 38, 53-56

Agricultural Research Council (1980) *The Nutrient Requirements of Farm Livestock* No. 2. Ruminants 2nd Edition Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough

Asplund, J.M., Ørskov, E.R., Hovell, F.D. de B. & MacLeod, N.A. (1985) The effect of intragastric infusion of glucose, lipids or acetate on fasting N excretion and blood metabolites in sheep *Brit. J. Nutr*. 54, 189-195

Blaxter, K.L. (1962) *The Energy Metabolism of Ruminants Hutchinson Scientific* & Technical, London

Graham, N.McC. (1964) Energy cost of feeding activities and energy expenditure of grazing sheep *Austr. J. agric. Res*. 15, 969-973

Holmes, C.W., Stephens, D.B. & Toner, J.N. (1976) Heart rate as a possible indicator of the energy metabolism of calves kept out-of-doors *Livestock Prod. Sci*. 3, 333-341

Holmes, C.W., McLean, N.A. & Lockyer, K.J. (1978) Changes in the rate of heat production of calves during grazing and eating N. Z. *J. agric. Res*. 21, 107-112

Johnson, H.D. & Yeck, R.G. (1964) Environmental physiology and shelter engineering. LXVIII. Age and temperature effects on TDN, water consumption and balance of dairy cows and heifers exposed to temperatures of 35 to 90°F *Research Bulletin* No. 865 University of Missouri

Johnson, H.D., Ragdale, A.C. & Yeck, R.G. (1958) Environmental physiology and shelter engineering. LIX. Effect of constant environmental temperatures of 50° and 80°F on water and feed consumption of Brahman, Santa Gertrudis and Shorthorn cattle *Research Bulletin* No. 683, University of Missouri

Kibler, H.H. & Brody, S. (1956) Environmental physiology and shelter engineering. VIII. Influence of diurnal temperature cycles on heat production and cardiorespiratory activities in Holstein and Jersey cows *Research Bulletin* No. 601 University of Missouri

Koong, L.J., Ferrell, C.L. & Nienaber, J.A (1985) Assessment of interrelationships among levels of intake and production, organ size and fasting heat production in growing animals *J. Nutr*. 115, 1383-1390

Kotarbinska, M. & Kielanowski, J. (1967) Energy balance studies with growing pigs by the comparative slaughter technique In Blaxter, K.L., Kielanowski, J. & Thorbek, G. (Eds) *Energy Metabolism of Farm Animals* pp 299-310 E.A.A.P. Publication No. 12 Oriel Press, Newcastle upon Tyne

KuVera, J.C., Ørskov, E.R. & MacLeod, N.A. (1988) Energy exchanges in cattle nourished by intragastric nutrition In Van der Honig, Y. (Ed.) Proc. E.A.A.P *Energy Metabolism Symposium* pp 271-274, Pudok, Wageningen

Lawrence, P.R. (1986) A review of the nutrient requirement of draught oxen In Copland, J. (Ed.) *Draught Animal Power for Production* pp 58-63 A.C.I. A.R. Proceedings Series No. 10, A.C.I.A.R., Canberra

Miller, J.C. & Monge, L. (1946) Body temperature and respiration rate, and their relation to adaptability in sheep *J. Anim. Sci*. 5, 147-153

Moe, P.W., Tyrrell, H.F. & Flatt, W.P. (1970) Partial efficiency of energy use for maintenance, lactation, body gain and gestation in the dairy cow In Schurch, A. & Wenk, G. (Eds) *Energy Metabolism in Farm Animals* pp 65-68 E.A.A.P. Publication No. 13 Juris Druck & Verlag, Zurich

Mould, F.L., Saadullah, M., Haque, M., Davis, D., Dolberg, F. & Ørskov, E.R. (1982) Investigation of some of the physiological factors influencing intake and digestion of rice straw by native cattle in Bangladesh *Trop. Anim*. Prod. 7, 174-181

Ngongoni, N.T., Robinson, J.J., Kay, R.N.B., Stephenson, R.G.A., Atkinson, T. & Grant, I. (1987) The effect of altering the hormone status of ewes on the outflow rate of protein supplements from the rumen and so on protein degradability *Anim. Prod*. 44, 395-404

Ørskov, E.R. (1982a) Maintenance and growth in ruminants. Introductory comments In Ekern, A. & Sundst01, F. (Eds) *Energy Metabolism of Farm Animals* pp 141-146 The Agricultural University of Norway, Aas

Ørskov, E.R. (1982b) *Protein Nutrition in Ruminants Academic Press*, London

Ørskov, E.R. & McDonald, I. (1970) The utilization of dietary energy for maintenance and for protein and fat deposition in young growing sheep In Schiirch, A. & Wenk, G. (Eds) *Energy Metabolism in Farm Animals* pp 121-125 E.A.A.P. Publication No. 13 Juris Druck & Verlag, Zurich

Ørskov, E.R., Flatt, W.P., Moe, P.W., Munson, P.W., Henken, R.W. & Katy, I. (1969) The influence of ruminal infusion of volatile fatty acids on milk yield and composition and energy utilization by lactating cows. *Brit. J. Nutr*. 23, 443-463

Ørskov, E.R., Duncan, W.R.H. & Carnie, C.A. (1975) Cereal processing and food utilization in sheep. 3. The effect of replacing whole barley by whole oats on food utilization and firmness of subcutaneous fat in sheep Anim. Prod. 21, 51-58

Pearson, A.R. (In press) Reduced output of well-fed buffaloes carting loads on the Terai in East Nepal *Trap. Anim. Prod*. & Health

Rattray, P.V., Garrett, W.N., East, N.E. & Henman, N. (1973) Net energy requirements of ewe lambs for maintenance, gain and pregnancy and net energy values of feedstuff's for lambs *J. Anim. Sci*. 37, 853-857

Reeds, P.J., Nicholson, B.A. & Fuller, M.F. (1985) Contribution of protein synthesis to energy expenditure in vivo and in vitro In Moe, P.W., Tyrell, H.F. & Reynolds, P.J. (Eds) *Energy Metabolism of Farm Animals* pp 6-9 E.A.A.P. Publication No. 32 Rowman & Littlefield, NJ

Robinson, J.J., McDonald, I., Fraser, C. & Gordon, J.G. (1980) Studies on reproduction in prolific ewes. 6. The efficiency of energy utilization for conceptus growth *J. agric. Sci*., Camb. 94, 333-338

Rubner, M. (1902) *Die Gesetz des Energieverbrauchs bei die Erhndrung* (Quoted by Blaxter, 1962)

Schiemann, R. (1958) Kritische Betragungen iiber den Entwicklung der starke-wertlehre Oscar Kellner Dtsch. *Akad. Landwirt. Wiss. Ab*. No. 31

Schmidt-Nielsen, K. (1964) *Desert Animals Oxford University Press*, Oxford

Summers, M., McBride, B.W. & Milligan, L.P. (1988) Components of basal energy expenditure In Dobson, A. & Dobson, M.J. (Eds) *Aspects of Digestive Physiology in Ruminants* pp 257-285 Cornell University Press, Ithaca, NY

Sykes, A.R. & Field, A.C. (1972) Effects of dietary deficiencies of energy, protein and calcium on the pregnant ewe III. Some observations on the use of biochemical parameters in controlling energy undernutrition during pregnancy and on the efficiency of utilization of energy and protein for foetal growth *J. agric. Sci., Camb*. 87, 127-133

Wainman, F.W., Blaxter, K.L. & Smith, J.S. (1972) The utilization of the energy of artificially dried grass prepared in different ways *J. agric. Sci., Camb*. 78, 441-447

Webster, A.J.F., Chlumecky, J. & Young, B.A. (1970) Effect of cold environments on the energy exchanges of young beef cattle *Canad. J. Anim. Sci*. 50, 89-100

Webster, A.J.F., Brockway, J.M. & Smith, J.S. (1974) Prediction of the energy requirements for growth in beef cattle 1. The irrelevance of fasting metabolism *Anim. Prod*. 19, 127-139

Whitelaw, F.G., Milne, J.S., Ørskov, E.R. & Smith, J.S. (1986) The nitrogen and energy metabolism of lactating cows given abomasal infusions of casein *Brit. J. Nutr.* 55, 537-556

Yousef, M.K. (1987) Principles of bioclimatology and adaptation In Johnson, H.D. (Ed.) *Bioclimatology and the Adaptation of Livestock* World Animal Science Series B5 pp 17-31 Elsevier, Amsterdam

ГЛАВА 7

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНЕРГИИ ПОГЛОЩЕННЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

I. Летучие жирные кислоты

В этом разделе особое внимание будет уделено роли ЛЖК в энергетическом обмене у жвачных. В свое время группа исследователей Кембриджа, во главе с сэром J. Barcroft установили, что ЛЖК — фактически главный источник энергии для жвачных животных. В дальнейшем это было изучено подробно и выявлено несколько интересных фактов. Один из них был связан с обнаружением, что обменная энергия из низкокачественных грубых кормов используется менее эффективно, чем из концентратов. Поскольку из грубых кормов обычно образуется относительно большее количество уксусной кислоты, а из концентратов – пропионовой (см. главу 3), была выдвинута гипотеза, что причина недостаточного использования ОЭ связана с количеством образованной уксусной кислоты.

Эта гипотеза была проверена несколько лет назад Армстронгом и его коллегами (Armstrong и Blaxter, 1957 a, b; Armstrong et al., 1957, 1958). Они наблюдали, что различные ЛЖК, инфузируемые в рубец голодающих овец, использовались с равной эффективностью. С другой стороны, когда овцам, которые находились в состоянии положительного энергетического баланса, вводили ЛЖК дополнительно к основному сенному рациону, то наблюдались различия в их использовании. Измеренные значения составили 33, 57 и 62% для уксусной, пропионовой и масляной кислот соответственно. Они также попытались использовать смеси ЛЖК с высоким и низким соотношением уксусной кислоты. Здесь, однако, результаты были намного менее выразительны – смесь с высоким содержанием уксусной кислоты использовалась менее эффективно, а с низким уровнем – более эффективно, чем ожидалось (см. Ørskov et al., 1979). Используя другой подход, Ørskov и Allen (1966 a, b, c) и Ørskov et al. (1966) не подтвердили наблюдения Armstrong (1957, 1958), когда они скармливали соли ЛЖК растущим ягнятам. Кроме того, они не обнаружили никакого дифференцированного влияния уксусной и пропионовой кислот на выделение тепла молочными коровами, хотя молочная продуктивность изменялась (Ørskov et al., 1969). Позже, Tyrrell et al. (1979) наблюдали, что уксусная кислота использовалась более эффективно, когда инфузировалась в рубец коров, получавших концентратный рацион, чем когда подобная инфузия проводилась на фоне рациона из грубых кормов. ЛЖК составляли 15% ОЭ в каждом опыте. Хотя уксусная кислота составляет самую большую молярную долю общего количества ЛЖК (см. главу 3), ее вклад в общую энергию образованных ЛЖК значительно меньше, из-за её относительно низкой теплотворной способности. Действительно, вклад энергии часто бывает меньше, чем ожидается. Таблица 7.1 демонстрирует ряд смесей с различными молярными соотношениями ЛЖК и вклад каждой смеси в величину общей энергии. Было показано, что добавление 15% ОЭ в виде уксусной кислоты к основному корму, при достаточном уровне образования этой кислоты при ферментации, приводит к увеличению молярного соотношения ацетата выше физиологических уровней. Это должно приниматься во внимание при интерпретации экспериментальных данных. Любое влияние на использование энергии основного рациона, при применении добавок ЛЖК, должно интерпретироваться как результат прямого влияния добавки, но это не в обязательном порядке.

Разработка методики полного внутрижелудочного питания (Ørskov et al., 1979) сделала возможной проведение исследований в этой области. Жвачные животные могли поддерживаться исключительно на внутрирубцовых инфузиях ЛЖК и буферном растворе, который стабилизировал pH рубца и осмотическое давление в пределах нормы, но при этом должны вводиться различные уровни белка в сычуг. Было проведено сравнение широкого диапазона отношений различных ЛЖК по величине теплопродукции. В основном измерения проводились при уровне введения ЛЖК, требуемом для поддержания и на двукратно превышающем поддерживающий уровнь. Однако, смесь, которая содержала 85% уксусной кислоты, задавали при уровне, превышающем поддержание не более чем в 1,5 раза, потому что с большими количествами было трудно поддерживать в норме уровень pH. Результаты, представленные в таблице 7.2 четко показывают, что большие различия в использовании грубых кормов и концентратов нельзя объяснять различиями в молярных соотношениях ЛЖК. Не имелось никаких значительных изменений в использовании различных смесей. Таблица 7.2 также включает оценку использования смесей, основанную на применении коэффициентов, приведенных в работах Armstrong et al. (1957, 1958). Поскольку уксусная кислота составляет относительно малую долю энергии (см. таблицу 7.1), обнаруженные различия в эффективности использования, даже принимая во внимание относительно недостаточное использование уксусной кислоты, были не очень большими. Вернее, они были недостаточно большие, чтобы объяснять различия, наблюдаемые в эффективности использования грубых и концентрированных кормов. Более точные объяснения нужно искать с учетом действий, связанных с положением животного (стоя или лежа), с условиями приема корма и с пережевыванием жвачки (см. главу 6). Недавние результаты (Ørskov и MacLeod, 1990) показали, что при превышении способности к использованию уксусной кислоты выше физиологических норм выделение тепла уменьшается, и уксусная кислота выделяется с мочой. Таким образом, неэффективное окисление уксусной кислоты этим путем не может быть вызвано.

ТАБЛИЦА 7.1

Молярное соотношение и % от общего количества энергии летучих жирных кислот в инфузируемых смесях

	Молярный %					
Уксусная кислота	35	45	55	65	75	85
Пропионовая	55	45	35	25	15	5
Масляная кислота	10	10	10	10	10	10
	% энергии					
Уксусная кислота	22	30	39	48	59	72
Пропионовая	62	53	43	33	21	7
Масляная кислота	16	17	18	19	20	21

Адаптировано по Ørskov et al. (1979)

ТАБЛИЦА 7.2

Эффективность использования различных смесей летучих жирных кислот для отложения (Kf), измеренная при внутрижелудочном питании и предсказанная из результатов Armstrong и Blaxter (1957b)

Молярный %			*Kf*	*Kf*
уксусная кислота	*пропио-новая кислота*	*масляная кислота*	*Внутрижелу-дочное питание*	*Armstrong и Blaxter*
45	45	10	0,64	0,50
55	35	10	0,57	0,48
65	25	10	0,61	0,46
75	15	10	0,61	0,44

Из Ørskov et al. (1979).

Как было отмечено выше, инфузия уксусной кислоты в рубец молочных коров, в отличие от инфузии пропионовой кислоты, воздействует на состав молока иначе, принимая во внимание, что выделение тепла не зависит от типа ЛЖК (Ørskov et al., 1969). Это подтверждено в опытах на молочных коровах, поддерживаемых исключительно внутрижелудочным питанием (Ørskov и MacLeod, 1982). Если поглощение пропионовой кислоты превышает способность печени ее перерабатывать, часть её поступает в периферическое кровообращение и стимулирует выделение инсулина поджелудочной железой, что перераспределяет использование энергии для синтеза тканей и понижает секрецию и жирность молока.

ТАБЛИЦА 7.3

Влияние молярных соотношений летучих жирных кислот на выход глюкогенной энергии, выраженной как процент от общей энергии в смеси

Молярный %			*Глюкогенная энергия (%)*
уксусная кислота	*пропионовая кислота*	*масляная кислота*	
45	45	10	53
55	35	10	48
65	25	10	36
75	15	10	21

Из Ørskov (1980).

Известно, что уксусная кислота не может участвовать в синтезе глюкозы. Наоборот, использование ацетата зависит от источника, имеющего в своем составе три углеродные единицы, типа пропионовой кислоты или глюкозы, которые могут генерировать щавелевоуксусную кислоту, необходимую для окисления лимонной кислоты в цикле Кребса. Однако, только небольшое количество щавелевоуксусной кислоты подвергается разрушению в этом процессе, большая часть её восстанавливается, так что потребность в предшественниках глюкозы для этой цели относительно низкая.

Что касается жирового синтеза, то кофермент НАДФ·Н необходим для продукции длинноцепочных жирных кислот из двухуглеродных единиц. Ими обеспечивают ЛЖК и они образуются также при окислении глюкозы через пентозо-фосфатный путь. У лактирующих животных потребность в предшественниках глюкозы больше, так как они требуются для образования НАДФ·Н, необходимого для синтеза жира и лактозы.

II. ГЛЮКОЗА

IIA. ИСТОЧНИКИ ГЛЮКОЗЫ

Не имеется по существу никаких разногласий во мнении относительно путей окисления различных ЛЖК. В таблице 7.3 (Ørskov, 1980) было показано, что только пропионовая кислота служит прямым источником для синтеза глюкозы. Глюкогенная энергия в смеси ЛЖК варьирует от 21 до 53% от общей энергии смеси. Однако имеются также другие источники глюкозы, в особенности те микробные аминокислоты, составляющие приблизительно 20% от общего их количества, которые являются субоптимальными для синтеза белка жвачного животного (Storm et al., 1983). Некоторые из этих аминокислот являются глюкогенными и доступными в качестве источника трехуглеродных единиц. Кроме того, аминокислоты, высвобожденные при обороте в ткани, составляют приблизительно 350 мг N/кг ЖМ^{0,75} в день, что эквивалентно приблизительно 15% ОЭ, требуемой для поддержания. Эффективность, с которой аминокислоты преобразуются в глюкозу точно не оценена, но некоторые авторы считают, что она может составлять 50% их энергии.

Ранняя работа по инфузии (Armstrong и Blaxter, 1957a) не выявила различий в выделении тепла между смесями ЛЖК, в которых от 100% до 9,9% энергии приходилось на пропионовую кислоту, даже при меньшем её уровне. В своих исследованиях Ørskov et al. (1979) использовали смесь, содержащую только 7,7% глюкогенной энергии в виде пропионовой кислоты. Раньше (E.R. Ørskov и N.A. MacLeod, неопубликовано) использовали только уксусную кислоту, и никаких метаболических проблем не было выявлено при поддерживающем уровне кормления. Таблица 7.3 показывает, что имеется незначительное или полное отсутствие лимитирования в отношении глюкогенных предшественников, ограничивающих обмен веществ при низком уровне потребления, из-за низкой потребности в них.

Когда животные получают корма на уровне ниже поддерживающего, то окисляется жир. Следовательно, это является любопытным для вычисления глюкогенной энергии в триглицеридах. Глицерин составляет только 4–5% от общей энергии триглицерида. Это подразумевает, что у голодающих животных, которые используют только жир, поступление предшественников глюкозы, возможно, будет ограничено. К тому же, большое количество аминокислот окисляется скорее, чем они вновь включаются в белок в процессе оборота в ткани, что обеспечивает дополнительное поступление предшественников глюкозы. Важно, что опыты с внутрижелудочным питанием овец и рогатого скота показали, что азота у голодающих животных выделяется всегда приблизительно на 40% больше, чем у животных, получающих достаточное количество ЛЖК (см. рис. 6.1). Можно сделать вывод, что у голодающих животных происходило дополнительное окисление белка для снабжения предшественниками глюкозы; энергия от введенных ЛЖК, составляющая приблизительно только 20–30% от потребности на поддержание, снижала экскрецию азота до основного уровня (KuVeraet al., 1988). Вычисление количества предшественников глюкозы в смеси ЛЖК указывает, что голодающим овцам необходимо дополнительное их количество, составляющее около 20–40 г/сут. Необходимо отметить, что как и ожидалось, недостаток в глюкозе является самым большим, когда жир тела является основным источником энергии, то есть когда потребление составляет $^1/_3$ от необходимого для поддержания, или еще меньше.

IIБ. ПОТРЕБНОСТЬ В ГЛЮКОЗЕ ДЛЯ РОСТА

Оценка потребности в глюкозе в период роста рассчитана, в частности, для синтеза жира. Hovell (1972) рассчитал, что 8 молей трехуглеродных единиц требуется для продукции 1 моля триглицерида, исходя из общего количества 32,9 молей двууглеродных единиц. При этом необходимо затратить 29,9% глюкогенной энергии от общих затрат на синтез триглицерида. Подобное, или вероятно меньшее количество необходимо для белкового синтеза. На основе этих предположений Ørskov (1980) вычислил потребность в глюкозе для роста саффолкских ягнят и герефордских быков при различных теоретических скоростях роста и в различных стадиях зрелости (таблица 7.4). Примечательно, что полученная оценка потребности в глюкозе или в трехуглеродных единицах, даже при скоростях роста 600 г/сут у ягнят и 2 кг/сут у быков была меньшей, чем полученная из любой из смесей ЛЖК, приведенных в таблице 7.2, кроме смеси, содержащей 75 молярных процента уксусной кислоты. Это подтверждает, что при адекватном кормлении растущих животных маловероятен дефицит предшественников глюкозы. Однако, это заключение было оспорено Leng и Preston (1976) и Preston и Leng (1986), которые доказали, что дефицит глюкозы возможен у животных, потребляющих низкокачественные грубые корма.

ТАБЛИЦА 7.4

Влияние уровня продуктивности на теоретическую потребность в глюкогенной энергии для ягнят и быков

Вид	*Живой вес (кг)*	*Уровень продуктивности (г привеса/сут)*	*Потребность в ОЭ (МДж/сут)*	*Потребность в глюкогенной энергии (% ОЭ)*
Ягнят	20	0	3,9	9,9
	20	300	9,4	21,6
	20	600	14,9	24,6
	40	300	14,9	21,2
	40	600	23,2	24,2
Бычки	200	отрицательный	11,1	9,9
	200	0	22,2	9,9
	200	1000	42,7	19,6
	200	2000	70,8	23,6
	400	0	37,4	9,9
	400	1000	68,6	18,8
	400	2000	110,9	23,2

Из Ørskov (1980).

[a]Рацион обеспечивал 0,5-кратный уровень поддержания.

IIВ. ПОТРЕБНОСТЬ В ГЛЮКОЗЕ ДЛЯ НУЖД ЛАКТАЦИИ

Были предприняты попытки вычислить потребность в глюкогенной энергии для поддержания, роста и для лактации. В период лактации имеет место дополнительная потребность в глюкогенных предшественниках, в частности на синтез лактозы, выделяемой с молоком и для образования НАДФ·Н, необходимого для синтеза молочного жира. Принимая, что потребность в глюкозе на поддержание такая же, как и у растущих животных, таблица 7.5 иллюстрирует теоретическую потребность в глюкогенной энергии при различной молочной продуктивности. Следует заметить по сравнению с таблицей 7.2, что когда животные получают достаточное количество энергии из корма, необходимое для обеспечения её потребности для нужд лактации, то глюкогенная энергия, вероятно, будет достаточна для синтеза молочной продукции. Напротив, если эти потребности в энергии не обеспечены, как это показано в последних строчках таблицы 7.5, то продукция 10–20 кг молока/сут будет поддерживаться мобилизацией тканевых резервов, при этом глюкогенная энергия из корма может быть недостаточной. В таких случаях увеличенная потребность в раннюю фазу лактации может приводить к реальной возможности возникновения дефицита глюкозы с признаками ацетонемии.

Как недавно показали Ørskov et al. (1987), молочная продукция у недокормленных коров может стимулироваться дополнительным введением в рацион различных количеств рыбной муки (таблица 7.6). При самых высоких уровнях ввода рыбной муки, потребление обменной энергии обеспечивало продукцию приблизительно – 15 кг молока/сут, при фактическом удое 35 кг/сут. У большинства коров при вводе такого количества муки развивалась ацетонемия. Однако у коров, которые получали меньшее количество рыбной муки, и были, следовательно, в состоянии меньшего отрицательного энергетического баланса, признаков ацетонемии не было, хотя они поддерживали продукцию по крайней мере 10 кг молока/сут, в течение 3 месяцев используя резервы тела. Этот эксперимент подтвердил, что даже для синтеза молочной продукции, недостаток доступных предшественников глюкозы является редким явлением. Только в исключительных обстоятельствах, иллюстрированных в таблице 7.5, когда высокопродуктивные животные не получают необходимого количества энергии из корма, недостаточность глюкозы может наблюдаться.

ТАБЛИЦА 7.5

Влияние уровня молочной продукции и степени отрицательного энергетического баланса на потребность в глюкогенной энергии у коров, массой 600 кг

Уровень продуктивности (кг ЖКМ [a]/сут)	*Потребность в ОЭ (МДж/сут)*	*Потребление ОЭ (МДж/сут)*	*Потребность в глюкогенной энергии (% ОЭ)*
0	61,9	61,9	9,9
10	110,5	110,5	22,0
20	159,1	159,1	26,6
40	256,3	256,3	30,7
40	256,3	207,8	34,3
60	353,5	353,5	32,6
60	353,5	256,3	39,0

Из Ørskov (1980).

[a]Молоко, скорректированное по жиру.

IIГ. ПОТРЕБНОСТЬ В ГЛЮКОЗЕ ВО ВРЕМЯ БЕРЕМЕННОСТИ

Главным источником энергии для плода является глюкоза или ее предшественники. Следовательно, животные, несущие большие эмбриональные нагрузки, восприимчивы к недостатку глюкозы. Чем больше нагрузка, тем восприимчивость больше. У овец при двойной суягности проявление токсикоза беременности является высоко вероятным. При лактации эта недостаточность, вероятно, имеет место только тогда, когда потребность в энергии не обеспечивается кормлением и для этих целей используется отложенный жир тела. Это состояние может также развиваться при низком качестве кормов и усиливаться в более поздней стадии беременности, когда объем рубца ограничен объемом матки. Токсимия беременности может также происходить в результате неблагоприятных условий окружающей среды, например, когда овцы оказываются не в состоянии отыскать корм в период или после буранов. Это состояние может быть устранено или внутривенными инъекциями глюкозы, или инъекцией соответствующих предшественников, типа пропионовой кислоты, которая не восприимчива к бактериальному разложению.

ТАБЛИЦА 7.6

Потребление рыбной муки и сухого вещества, молочная продукция и состав молока и расчетный дефицит энергии в течение 2 недель опытного периода

Уровень рыбной муки в рационе (г/кг)	*Потребление сухого вещества (кг/сут)*	*Удой (кг/сут)*	*ЖКМ* [a] *(кг/сут)*	*Состав молока*		*Вычисленный дефицит ОЭ (МДж/сут)*
				жир (г/кг)	*N (г/кг)*	
0	12,2	23,6	28,5	54,0	5,90	–77
40	13,8	26,1	29,2	48,1	5,93	–64
80	13,8	27,1	32,0	52,0	5,97	–80
120	13,6	28,5	34,9	54,8	5,84	–97
Ошибка	0,6	1,8	1,8	3,0	1,36	

Из Ørskov et al. (1987)

Каждое значение как среднее из 8 наблюдений.

[a]Молоко, скорректированное по жиру.

III. РЕЗЕРВЫ ТЕЛА

Резервы тела жвачных животных экстенсивно используются и впоследствии восполняются, особенно у тех животных, которые живут в сухих или холодных зонах с высоким уровнем кормления. Все же имеется некоторая информация относительно эффективности, с которой эти резервы используются. Они состоят, главным образом, из триглицеридов, откладываемых в различных частях тела, включая внутренний жир, хвостовой жир овец и жир в горбах у зебу и верблюдов.

IIIA. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕЗЕРВОВ ТЕЛА ВО ВРЕМЯ ГОЛОДАНИЯ

Очень трудно измерить эффективность использования резервов тела. Однако, поскольку основной обмен может быть измерен, то возможно постулировать, что относительное различие в выделении тепла при голодании и поддержании указывает на эффективность использования резервов тела относительно ОЭ корма, то есть что основной обмен измеряется при введении нутриентов, обеспечивающих поддержание. Однако Armstrong и Blaxter (1957а) не обнаружили никакого увеличения в выделении тепла, когда количество глюкозы было достаточным для обеспечения энергии поддержания за счет введения её в сычуг голодающих животных. KuVera et al. (1988) провели подобные наблюдения (см. главу 6). Они также обнаружили, что в то время как глюкоза, вводимая на уровне поддержания энергии, не увеличивала выделение тепла, смесь ЛЖК вызывала такое увеличение. Это свидетельствует о более низкой эффективности использования экзогенных всосавшихся ЛЖК в сравнении с жиром тела. С другой стороны, эффективность, с которой глюкоза используется для окисления, подобна таковой для жира тела. Уместно, что ARC (1980) определяет потребность энергии на поддержание как 1,35 основного обмена, указывая, что 1 кДж жира тела является приблизительно равным 1,35 кДж ОЭ корма. Было бы интересным определить, используется ли экзогенный жир с подобной эффективностью. Однако, как указывается в главе 6, использование резервов тела во время голодания не может быть максимально эффективным. Известно, что в крови голодающих животных высока концентрация β-гидроксибутирата и свободных жирных кислот, что предполагает вялый обмен веществ резервов тела. Это может быть, однако, исправлено незначительными добавками глюкозы.

Считается, что увеличение выделения азота во время голодания указывает на недостаток предшественников глюкозы. Они, в этом случае, поступают в результате разрушения белков, и одновременно требуются для утилизации аминокислот в процессе оборота белка. Таким образом, выделением азота животные реагируют на малые количества глюкозы. Можно было предположить, что при поступлении малых количеств предшественников глюкозы, у голодающих животных может быть сокращено выделение тепла, чтобы способствовать адекватному использованию жира тела. Такую гипотезу трудно подтвердить, но это важно в отношении концепции, согласно которой обменная энергия используется с различной эффективностью при различных условиях питания, как обсуждено в главе 6.

IIIБ. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЕЗЕРВОВ ТЕЛА ДЛЯ ОТЛОЖЕНИЯ БЕЛКА

Ранее было признано, что накопленный жир тела может служить источником энергии для роста. Опыты с внутрижелудочным питанием показали, что голодающие овцы, которые получали белок только за счет сычужной инфузии, достигали положительного белкового равновесия. Однако, эффективность, с которой белок использовался, была сравнима с таковой у овец и рогатого скота при сбалансированном кормлении (Ørskov et al., 1983; Hovell et al., 1983). Fattet et al. (1984) выполнили сравнительный эксперимент и определили степень, с которой ягнята могли использовать жир тела для поддержания незначительного роста. Одна группа получала ограниченное количество соломы, обеспечивающее только половину потребности в энергии для поддержания, плюс нераспадаемый в рубце белок (рыбная мука). Другая группа получала солому в количестве, почти достаточном для поддержания, плюс рыбную муку. Степень, с которой ягнята были способны использовать жир тела для отложения белка, показана в таблице 7.7. Эффективность этого процесса неизвестна, но результаты открыли новые направления исследований, так как необходима была информация для сравнения эффективности использования жира тела с другими источниками энергии, сохраняемыми другими способами. Поэтому нужно максимальнее использовать пастбища с целью сохранения жира тела в условиях хорошего качества кормов, чем сохранять урожай злаковых, сена или силоса среднего качества. Оптимальное ведение хозяйства, вероятно, включает использование и того, и другого подхода, но стратегическое использование и манипулирование резервами тела для поддержания роста, значительно прибавляет гибкости системам производства продукции жвачными животными.

IIIB. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЖИРА ТЕЛА ДЛЯ НУЖД ЛАКТАЦИИ

Несмотря на то, что использование жира тела для поддержания лактации в общем признавалось, его потенциальная значимость не была оценена до исследований Флатта и его сотрудников в Белтсвилле (Flatt et al., 1965). Они описали опыт с коровой Лорной, которая теряла 70–105 МДж/сут, что эквивалентно ежедневной потере 2–3 кг жира тела. Определение эффективности, с которой резервы тела используются для поддержания лактации, связано с трудностями из-за обоюдного влияния энергии корма и потребности энергии на поддержание. Moe et al. (1970) определили эффективность использования энергии из резервов тела в 85% по сравнению с эффективностью 60%, с которой использовалась обменная энергия корма. Различие, вероятно, частично зависит от формы липидов из жира тела, которые непосредственно включаются в молочный жир. Информации по этому вопросу мало, но Ørskov et al. (1969) показали, что жирнокислотный состав молока у голодающих коров подобен жирнокислотному составу жира тела. В целом, уровень молочного жира повышается, когда экстенсивно резервы тела используются для поддержания лактации. В одном из опытов Ørskov et al. (1977) использование жира тела было увеличено при инфузии казеина в сычуг коров, которые получали питание, достаточное только для продукции приблизительно 10 кг молока/сут. Таблица 7.8 показывает, что концентрация молочного жира и белка, и также удой были увеличены при инфузии казеина, хотя одновременно увеличивался дефицит энергии.

ТАБЛИЦА 7.7

Влияние кормления соломой и рыбной мукой на изменения в составе тела ягнят в течение 92 дней

Потребление: солома:	*Низкое*	*Низкое*	*Высокое*	*Высокое*
рыбная мука:	–	+	–	+

Потребление энергии (кДж/кгЖМ^{0,75}/сут)	235	307	456	488
Изменение в живом весе (кг)	–4,32	0,29	0,08	6,22
Изменение в «пустом» весе	–5,05	0,64	–0,80	4,18
Изменение в содержании	–3,53	–1,53	–1,40	–0,93
Изменение в содержании	–0,47	0,48	–0,14	0,89

Из Fattet et al. (1984)

ТАБЛИЦА 7.8

Влияния сычужной инфузии глюкозы и казеина на удой, состав молока и дефицит энергии у коров в раннюю фазу лактации

Казеин (г/сут)	*Глюкоза (г/сут)*	*Удой (кг/сут)*	*Жир молока (г/кг)*	*ЖКМ [a] (кг/сут)*	*Белок молока (г/кг)*	*Дефицит чистой энергии (МДж/сут)*
0	750	16,8	48,2	18,9	25,2	20,5
250	500	19,8	49,8	22,7	28,4	30,5
500	250	21,6	51,0	25,2	29,6	38,6
750	0	21,4	54,0	26,1	31,5	41,0
Ошибка		0,8	1,2	--	0,6	--

Из Ørskov et al. (1977)

[a]Молоко, скорректированное по жиру.

IV. СОСТАВ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И ЭНДОКРИННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Имеет место относительно небольшая флуктуация в течение дня в продукции ЛЖК и в поступлении белка в тонкий кишечник, при потреблении жвачными рационов, состоящих из грубых кормов. Отсюда и меньшая потребность в секреции гормонов, необходимых для регулирования концентрации в крови поглощенных питательных веществ, в сравнении с моногастричными животными и человеком, которые потребляют крахмалистую пищу в больших количествах. Однако, если жвачные животные получают рационы, вызывающие быстрое образование и поглощение пропионовой кислоты, продукция инсулина повышается. Увеличение концентрации инсулина стимулирует большинство типов клеток организма к поглощению питательных веществ из крови. У лактирующих животных это может лишать молочную железу достаточного количества питательных веществ, что приводит к снижению жира в молоке и, в конечном счете, к снижению удоя. Ørskov et al. (1969) показали, что когда молочный жир снижался при инфузии смеси ЛЖК с высоким соотношением пропионовой кислоты, выделение тепла не изменялось, но было изменено распределение энергии между молоком и тканями тела. Sutton (1980) демонстрировал, что такой эффект был особенно отмечен у молочных коров при 2-х разовой раздаче концентратов, по сравнению с 6-разовой раздачей. Istasse et al. (1987), используя внутрижелудочную методику питания, моделировали постоянное кормление путем непрерывной инфузии ЛЖК и казеина, и периодическое кормление, путем подачи пропионовой кислоты два раз в сутки по 3 ч. Они также сравнили аналогичную по энергии дозу глюкозы или казеина при непрерывном или прерывистом поступлении их в сычуг. Некоторые из результатов иллюстрированы на рис. 7.1. Они показывают, что каждое такое введение по-разному воздействовало на содержание инсулина и глюкозы в крови. Прерывистое введение пропионовой кислоты вызывало увеличение в крови пропионата и инсулина, но не изменяло концентрацию глюкозы в крови. Все показатели возвращались к первоначальному уровню через 2–3 ч после окончания введения. Инфузия глюкозы приводила к увеличению уровня глюкозы и инсулина в крови, которые возвращались к норме за 2–3 ч. Казеин, с другой стороны, вызывал увеличение концентрации инсулина, но уменьшалась концентрация глюкозы в крови. Возвращение к нормальному уровню после окончания инфузии происходило медленнее, чем после введения пропионовой кислоты или глюкозы. Казеин также приводил к увеличению содержания в крови свободных аминокислот. Таким образом, повышенные уровни в крови пропионовой кислоты, глюкозы и также свободных аминокислот были связаны с увеличенной продукцией инсулина, что, вероятно, объясняет, почему аминокислоты вызывают уменьшение концентрации глюкозы в крови (см. также Bassett, 1972).

Хотя не имеется никаких данных относительно влияния уксусной кислоты на уровень инсулина крови, о пропионовой кислоте это можно сказать с определенностью – влияет. В большинстве случаев пропионовая кислота не достигает периферийного кровообращения, преобразуясь в печени в янтарную кислоту, глюкозу и т.д. Однако, когда задают большие количества концентратов, то периодически происходит повышение уровня пропионата в плазме. Таким образом, режим кормления может иметь большое значение для обмена веществ жвачного животного. У овец и коз, но не у других видов рогатого скота, при превышении способности печени преобразовывать пропионовую кислоту, сама кислота непосредственно и ее метаболит — метилмалониловая кислота, появляются в крови. Они используются в синтезе жира, приводя к образованию большей пропорции (иногда больше чем 20%) нечетных и разветвленных жирных кислот. Такой жир имеет очень низкую температуру плавления и вызывает синдром «низкоплавкого жира», описанный Duncan et al. (1974).

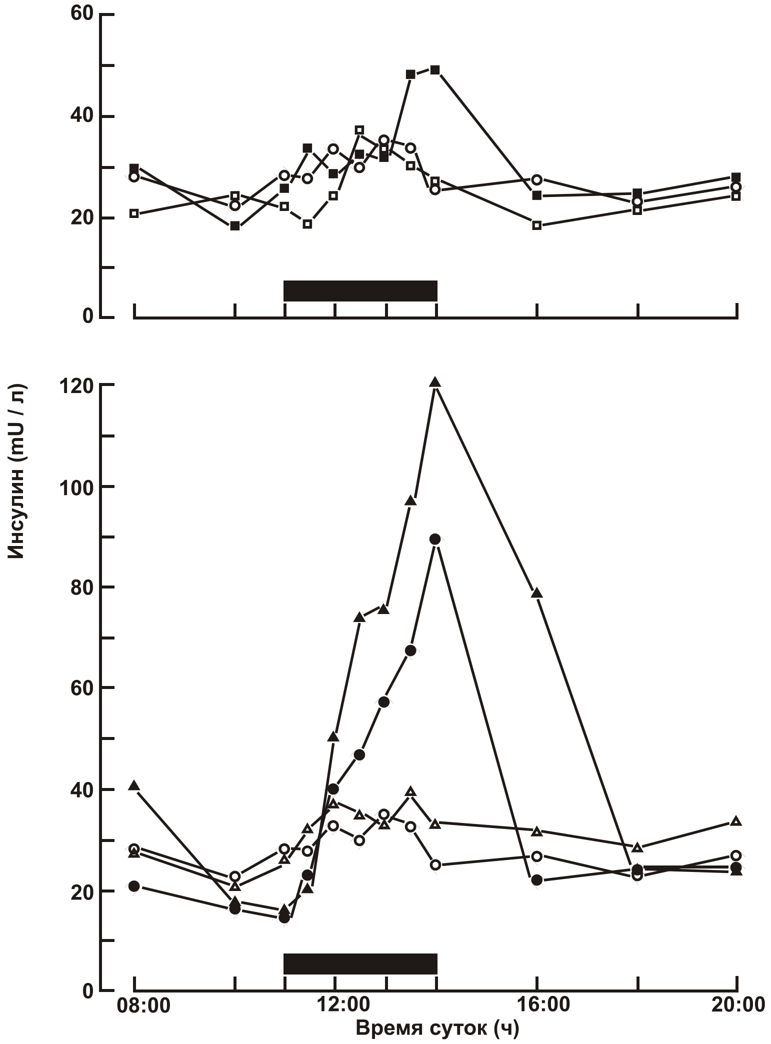

Рис. 7.1. Изменения концентрации инсулина в плазме крови у коров в ответ на следующие внутрижелудочные введения: постоянная инфузия пропионовой кислоты и казеина (○); периодическое введение пропионовой кислоты (●); периодическое введение казеина (■); свободный от казеина (□); постоянная инфузия глюкозы (△); периодическое введение глюкозы (▲). ▬:Продолжительность периодических инфузий. (Из Istasse et al. (1987).)

ССЫЛКИ

Agricultural Research Council (1980) *The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock* Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough

Armstrong, D.G. & Blaxter, K.L. (1957a) The heat increment of steam-volatile fatty acids in fasting sheep *Brit. J. Nutr*. 11, 247-272

Armstrong, D.G. & Blaxter, K.L. (1957b) The utilization of acetic, propionic and butyric acids by fattening sheep *Brit, J. Nutr*. 11, 413-425

Armstrong, D.G., Blaxter, K.L. & Graham, N.McC. (1957) The heat increment of mixtures of steam-volatile fatty acids in fasting sheep *Brit. J. Nutr*. 11, 392-408

Armstrong, D.G., Blaxter, K.L., Graham, N.McC. & Wainman, F.W. (1958) The utilization of the energy of two mixtures of steam-volatile fatty acids by fattening sheep *Brit. J. Nutr*. 12, 177-188

Bassett, J.M. (1972) Plasma glucagon concentrations in sheep: their regulation and relation to concentrations of insulin and growth hormone *Austr. J. Biol. Sci*. 25, 1277-1287

Duncan, W.R.H., Ørskov, E.R., Fraser, C. & Garton, G.A. (1974) The effect of processing of dietary barley and of supplementary cobalt and cyanocobalamine on the fatty acid composition of lamb triglyceride with special reference to branched chain fatty acids *Brit. J. Nutr*. 32, 71-75

Fattet, I., Hovell, F.D. de B., Ørskov, E.R., Kyle, D.J. & Smart, R.I. (1984) Undernutrition in sheep. The effect of supplementation with protein on protein accretion *Brit. J. Nutr*. 52, 561-574

Flatt, W.P., Coppock, C.E. & Moore, L.A. (1965) Energy balance studies with lactating, non-pregnant dairy cows consuming rations with a varying hay to grain ratio In Blaxter, K.L. (Ed.) *Energy Metabolism* pp 121-130 E.A.A.P. Publication No. 11, Academic Press, London

Hovell, F.D. de B. (1972) *The Utilization of Salts of Volatile Fatty Acids by Growing* Lambs Ph.D. Thesis, University of Aberdeen

Hovell, F.D. de B., Ørskov, E.R., Grubb, D.A. & MacLeod, N.A. (1983) Basal urinary nitrogen excretion and growth response to supplemental protein by lambs close to energy equilibrium *Brit. J. Nutr*. 50, 173-187

Istasse, L., MacLeod, N.A., Goodall, E. & Ørskov, E.R. (1987) Effect on plasma insulin of intermittent infusion of propionic acid, glucose or casein into the alimentary tract of non-lactating cows maintained on a liquid diet *Brit. J. Nut*r. 58, 139-148

KuVera, J.C., Ørskov, E.R. & MacLeod, N.A. (1988) Energy transactions in cattle nourished by intragastric nutrition In Van Der Honig, Y. (Ed.) Proc. E.A.A.P. *Energy Metabolism Symposium*., pp 271-274, Pudok, Wageningen

Leng, R.A. & Preston, T.R. (1976) Sugar cane for cattle production. Present constraints, perspectives and research priorities *Trop. Anim. Prod.* 1, 1-12

Moe, P.W., Tyrrell, H.F. & Flatt, W.P. (1970) Partial efficiency of energy use for maintenance, lactation, body gain and gestation in the dairy cow In Schurch, A. & Wenk, O. (Eds) *Energy Metabolism of Farm Animals* pp 65-67 E.A.A.P. Publication No. 13 Juris Druck & Verlag, Zurich

Ørskov, E.R. (1980) Possible nutritional constraints in meeting the energy and protein requirements of highly productive ruminants In Ruckebusch, Y. & Thivend, P. (Eds) *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants* pp 309-327 MTP Press, Lancaster

Ørskov, E.R. & Alien, D.M. (1966a) Utilization of salts of volatile fatty acids by growing sheep. 1. Acetate, propionate and butyrate as sources of energy for young growing lambs *Brit. J. Nutr*. 20, 295-305

Ørskov, E.R. & Alien, D.M. (1966b) Utilization of salts of volatile fatty acids by growing sheep. 3. Effect of frequency of feeding on the utilization of acetate and propionate by young growing lambs *Brit. J. Nutr*. 20, 509-517

Ørskov, E.R. & Alien, D.M. (1966c) Utilization of salts of volatile fatty acids by growing sheep. 4. Effects of type of rumen fermentation of the basal diet on the utilization of salts of volatile fatty acids for nitrogen retention and body gains *Brit. J. Nutr*. 20, 519-532

Ørskov, E.R. & MacLeod, N.A. (1982) Effect of volatile fatty acid composition and protein on energy utilization and milk composition in cows sustained by intragastric nutrition In Ehern, A. & Sundst01, F. (Eds) *Energy Metabolism of Farm Animals* pp 22-25 The Agricultural University of Norway, Aas

Ørskov, E.R. & MacLeod, N.A. (1990) Dietary induced thermogenesis in ruminants and feed evaluation *Proc. Nutr. Soc*. (In press)

Ørskov, E.R., Hovell, F.D. de B. & Alien, D.M. (1966) Utilization of salts of volatile fatty acids by growing sheep. 2. Effect of stage of maturity and hormone implantation on the utilization of volatile fatty acid salts as sources of energy for growth and fattening *Brit. J. Nutr*. 20, 307-315

Ørskov, E.R., Flatt, W.P., Moe, P.W., Munson, A.W., Henken, R.W. & Katz, I. (1969) The influence of ruminal infusion of volatile fatty acids on milk yield and composition and energy utilization by lactating cows Brit. J. Nutr. 23, 443-453

Ørskov, E.R., Grubb, D.A. & Kay, R.N.B. (1977) Effect of postruminal glucose or protein supplementation on milk yield and composition in Friesian cows in early lactation and negative energy balance *Brit. J. Nutr*. 39, 397-405

Ørskov, E.R., Grubb, D.A., Wenham, W. & Corregall, W. (1979) The sustenance of growing and fattening ruminants by intragastric infusion of volatile fatty acids and protein *Brit. J. Nutr*. 41, 553-558

Ørskov, E.R., MacLeod, N.A., Fahmy, S.T.M., Istasse, L. & Hovell, F.D. de B. (1983) Investigation of nitrogen balance in dairy cows and steers nourished by intragastric infusion. Effect of submaintenance energy input with or without protein *Brit. J. Nutr*. 50, 99-107

Ørskov, E.R., Reid, G.W. & Tait, A.G. (1987) Effect of fish meal on the mobilization of body energy in dairy cows *Anim. Prod*. 45, 345-348

Preston, T.R. & Leng, R.A. (1986) Matching Livestock Production Systems to Available Resources International Livestock Centre for Africa, Addis Ababa

Storm, E., Brown, D.S. & Ørskov, E.R. (1983) The nutritive value of rumen micro-organisms in ruminants. 3. The digestion of microbial amino and nucleic acids in, and losses of endogenous nitrogen from, the small intestine of the sheep *Brit. J. Nutr*. 50, 479-485

Sutton, J.D. (1980) Digestion and end product formation in the rumen from production rations In Ruckebusch, Y. & Thivend, P. (Eds) *Digestive Physiology and Metabolism in the Ruminant* pp 271-290 MTP Press, Lancaster

Tyrrell, H.F., Reynolds, P.J. & Moe, P.N. (1979) Effect of diet on partial efficiency of acetate use for body tissue synthesis by mature cattle *J. Anim. Sci*. 48, 598-606

ГЛАВА 8

КАЧЕСТВО КОРМОВ И ИХ ПОТРЕБЛЕНИЕ

I. Введение
II. Факторы, связанные с кормом
  А. Степень переваривания
  Б. Скорость переваривания
  В. Скорость перехода крупных частиц в мелкие

Г. Предсказание потребления на основании характеристик корма

III. Факторы, связанные с животным

А. Контроль потребления концентрированных кормов

Б. Объем рубца

В. Влияние лактации

Г. Влияние температуры

Д. Восстановление после низкого уровня питания

Е. Влияние физической работы

IV. Заключение

I. ВВЕДЕНИЕ

Контроль потребления корма у млекопитающих генетически высоко организован. Некоторые из известных факторов, влияющих на инициирование чувства голода и на ингибирование приема корма, перечислены ниже:

Инициирование голода (потребности в пище)	*Ингибирование приема корма*
Неудовлетворенные метаболические потребности	Удовлетворенные метаболические потребности
Качественные корма	Некачественные корма
Социальные стимулы	Социальные стимулы
Эндокринные стимулы	Растяжение кишечника
Фармакологические стимулы	Нарушение режима, беспокойство, боль, тошнота, высокая температура

У жвачных особенно важным фактором является степень наполненности пищеварительного тракта, но в целом фактическим потреблением корма управляют оба эти фактора: поддерживающий чувство голода и чувство насыщения. Некоторые из факторов плохо понятны, например такие, как сезонность в потреблении корма у некоторых видов. Например, красный олень потребляет вдвое больше корма весной и ранним летом, чем зимой, даже при скармливании того же самого рациона (Kay, 1985).

Предсказание потребления, в особенности волокнистой грубой пищи, является важным аспектом питания жвачного животного и будет обсуждено подробно в этой главе. Этот аспект был центром многих дебатов на многочисленных встречах. Имеются серьезные основания для этого, так как знание питательной ценности корма не имеет часто большого значения без знания того, сколько животное его может потребить. Это имело бы большее значение, если бы было возможным предсказать потребление корма, исходя из характеристик самого корма. Чем больше животное потребляет медленно разлагающегося грубого корма, тем более уместны эти характеристики. Обычная оценка переваримости или метаболизируемости корма часто не имеет большого значения, если не имеется никакой информации относительно количества корма, который будет потреблен. Системы питания, основанные на оценке питательной ценности корма по чистой энергии, например, на крахмальных эквивалентах и системы питания, основанные на оценке по обменной энергии (ОЭ) и по сумме переваримых питательных веществ (СППВ) обладают этим недостатком. В последние годы были идентифицированы некоторые характеристики грубых кормов, которые влияют на их валовое потребление. Многие авторы, особенно Mertens и Ely (1979), Van Soest (1982), Ellis et al. (1987), внесли особый вклад в эти результаты и дали более динамическое описание процесса переваривания, чем это было сделано только на основе данных по переваримости *in vitro* или *in vivo*. Однако, хотя признано, что характеристики корма и факторы, зависящие от самого животного, совместно участвуют в контроле потребления корма, необходимо знать их отдельный вклад в этот процесс. (Некоторые аспекты вкуса, которые изменяют потребление, например содержание таннинов в кормах, здесь обсуждаться не будут).

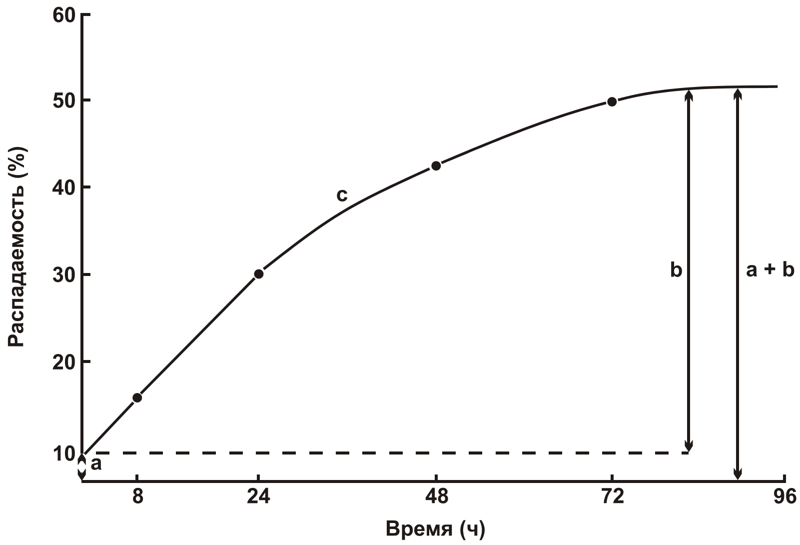

Рис. 8.1. Описание распадаемости волокнистого корма ($p = a + b(1 - e^{-ct})$), полученное методом инкубации в рубце.

II. ФАКТОРЫ, СВЯЗАННЫЕ С КОРМОМ

При обсуждении вопросов питания необходимо рассматривать различные характеристики, связанные с физическими ограничениями в потреблении. Потенциальные размеры переваривания ограничивает доля корма, которая не переваривается или трудно переваривается и занимает пространство в желудке. В то же самое время от скорости переваривания зависит, как долго потенциально переваримый материал может находиться в желудке. Другое возможное ограничение – скорость, с которой длинные частицы превращаются в малые. Напротив, растворимая в воде фракция грубого корма практически не занимает пространства в желудке. Поэтому, при описании характеристик грубых кормов, которые касаются их потребления, каждый из этих аспектов будет анализироваться отдельно.

IIA. СТЕПЕНЬ ПЕРЕВАРИВАНИЯ

Потенциальная степень переваривания может быть определена путем измерения потерь сухого вещества из образцов корма, находящихся в нейлоновых мешочках, которые инкубируются в рубце в течение различных периодов времени. Это изображено на рисунке 8.1 как асимптота кривой для процента распада против оси времени. Кривую можно выразить математически, используя формулу Ørskov и McDonald (1979):

$$p = a + b(1 - e^{-ct}) \qquad (8.1)$$

где p – процент распада за время t, и a, b и c – константы. Из этого следует, что $(a + b)$ — потенциально распадаемый материал. Однако, должно быть подчеркнуто, что $(a + b)$ не синоним переваримости, так как переваримость зависит от времени нахождения в рубце, то есть от задержки в рубце. Как будет обсуждено ниже, время задержки в рубце зависит от объема рубца и уровня потребления, и возможно также от скорости, с которой большие частицы уменьшаются в размерах (см. ниже). Хотя фракция $(a + b)$ должна быть постоянной для кормов, если в рубце поддерживаются условия для целлюлолизиса, фактически переваримость *in vivo* не постоянна. Она варьирует с изменением уровня кормления и зависит от характера и количества добавок, которые повышают или снижают скорость распада. Однако, при определении переваримости *in vivo* в условиях потребления энергии на уровне поддержания, достижима некоторая стандартизация.

Идеально $(a + b)$ должна быть разделена на два компонента. По сути, a представляет собой отрезок, отсекаемый на координатной оси кривой, то есть тот материал, который растворяется немедленно в жидкости рубца, и который не занимает никакого пространства. Напротив, b–нерастворимая, но потенциально распадаемая фракция. Но перед началом распада часто возникает определенный период, называемый лаг-фазой, что может приводить к отрицательному значению для фракции a. Однако, истинное значение степени переваривания может быть оценено непосредственно из фракции содержимого, извлекаемого из нейлонового мешочка при промывании. Альтернативно может использоваться модифицированное уравнение McDonald (1981). (См. главу 10 при дальнейшем обсуждении.)

Как следует от формулы, 100 – (a + b) является мерой наиболее трудно перевариваемого материала в корме, выраженное как процент, то есть как минимальная его порция, которая будет выделяться с калом и занимать определенное пространство. Различие между этим значением и неперваримой частью корма может иногда использоваться для идентификации степени пониженного или замедленного распада. Однако, нужно принимать во внимание, что при отсутствии надлежащих условий для целлюлозолитической деятельности в рубце, некоторое компенсирующее разложение целлюлозы может происходить в слепом отростке толстого кишечника. Это обычно сопровождается увеличением азота в кале, потому что, в отличие от рубца, белки микроорганизмов, участвующих в разложении целлюлозы в кишечнике, впоследствии не перевариваются.

IIБ. СКОРОСТЬ ПЕРЕВАРИВАНИЯ

Значение c в уравнении показывает скорость распада нерастворимых материалов. Скорость распада в комбинации со временем задержки в рубце определяет количество распадаемого материала, т.е. потенциально распадаемую фракцию, но не количество растворимой фракции, которая фактически используется. В отличие от a и b, c — не является постоянной величиной для корма, если она определена не при оптимальных условиях для целлюлолизиса. С другой стороны, различия в скорости распада, которые связаны с различными условиями среды в рубце, могут использоваться для оценки степени, с которой целлюлолизис ингибируется. Например, если переваримость *in vivo* гораздо меньше, чем предполагалось, то следует исследовать подробно условия для целлюлолизиса, которые могут ингибировать этот процесс, а именно, кислотность, неадекватные концентрации аммиака и т.д. Величина c

как характеристика корма должна поэтому определяться при наиболее идеальных условиях для целлюлолизиса.

IIB. СКОРОСТЬ ПЕРЕХОДА КРУПНЫХ ЧАСТИЦ В МЕЛКИЕ

Довольно трудно установить константу скорости, определяющую степень разрушения больших частиц до достаточно малых, пригодных к выходу из рубца. Процесс связан и с поведением животного (прием корма и пережевывание жвачки), и с характеристиками корма. Важную роль играют так же уровень восприимчивости клеточной стенки к микробной эрозии и степень рыхлости волокон (см. McLeod и Minson, 1988).

В течение длительного времени предполагалось, что размер частиц в рубцовом содержимом контролируется сетка-книжковым отверстием. Эта гипотеза теперь в значительной степени отвергнута, потому что диапазоны размера частиц в кале овец, коз и рогатого скота довольно схожи, хотя размер сетка-книжкового отверстия различается в несколько раз между этими видами животных. Согласно исследованиям Ullyat et al. (1986), частицы фильтруются через сетчатую структуру твердого содержимого. Это следует из ритма движений сетки, которая поочередно то поддерживает отток к книжке жидкой фазы и с ней суспензию малых плотных частиц из глубин ретикулума, то отводит назад крупные частицы.

Однако важно было знать, является ли скорость уменьшения размера частиц реальным ограничением к потреблению, то есть происходит ли этот процесс медленнее или быстрее, чем скорость оттока малых частиц. Если снижение размера частиц происходит более быстро, чем отток малых частиц, то потребление корма будет главным образом зависеть от характеристик кормов, указанных выше, а именно от скорости и степени переваривания. Mira et al. (1983) не наблюдали никаких различий в потреблении соломы рогатым скотом, в зависимости от того была ли она размолота или только нарезана, и предположили, что скорость уменьшения размера частиц не ограничивала потребление. Точно так же Ørskov et al. (1988a), используя солому, протравленную в качестве маркера хромом (согласно методике Udén et al., 1980), обнаружили, что среднее время задержки ее в рубце было сокращено только приблизительно на 10% (от 53 до 48 ч) в случае использования размолотой соломы. Результаты показали, что для большинства грубых кормов время, необходимое для измельчения больших частиц до малых, не является серьезным ограничением к потреблению, хотя окончательного заключения еще не сделано. Некоторые грубые корма, такие как пульпа американского алоэ, содержат чрезвычайно прочные волокнистые частицы, которые, несомненно, измельчаются очень медленно и поэтому могут серьезно сдерживать потребление.

IIГ. ПРЕДСКАЗАНИЕ ПОТРЕБЛЕНИЯ НА ОСНОВАНИИ ХАРАКТЕРИСТИК КОРМА

Предсказание уровня потребления корма, исходя из характеристик его распада, впервые было предпринято несколько лет назад. Chenost et al. (1970) обнаружили, что для 82 видов фуража, результаты 24 ч инкубации в нейлоновых мешочках лучше коррелировали с показателями потребления сухого вещества при свободном потреблении, чем с показателями переваримости *in vivo*. Точно так же Hovell et al. (1986) показали, что отношения между потреблением четырех видов фуража и фракцией ($a + b$) были выше, чем между потреблением и переваримостью *in vivo*.

В эксперименте, проведенном для исследования свободного потребления соломы быками, Ørskov et al. (1988b) испытали пять видов соломы, которые отличались по всем трем характеристикам распада: a, b и c, упомянутым в разделе IIA этой главы. Чтобы увеличить диапазон вариабельности, образцы тех же самых видов соломы были обработаны аммиаком, таким образом, получилось 10 образцов соломы. Необработанные образцы орошали раствором мочевины для предотвращения снижения скорости распада из-за недостаточности азота. Значения характеристик распада для каждого вида соломы были определены по кривым распада в нейлоновых мешочках в рубце овец. Были вычислены значения a, b и c, которые описывали каждую кривую с наименьшим значением остаточной ошибки. Таблица 8.1 показывает установленные значения исчезновения сухого вещества из нейлоновых мешочков. Также показано, как значения *a*, *b* и *c* варьировали в связи с видом соломы и обработкой аммиаком, и как увеличивалась величина *b*, но закономерно не изменялось значение *c*.

Каждый вид соломы впоследствии скармливали группам быков (по 8 животных в группе) в течение 60 дней. Регистрировали показатели потребления сухого вещества, переваримого сухого вещества и скорость роста. Были проверены возможности предсказания показателя для каждого из этих параметров из асимптоты кривой распада (*a* + *b*), из асимптоты плюс константы скорости *c*, и от значений трех отдельных коэффициентов — *a*, *b* и *c*. Это было выполнено с помощью анализа множественной регрессии. Значения коэффициента корреляции *r*, указывающие на степень прогноза предсказываемых параметров, вместе с коэффициентами регрессии для уравнений, представлены в таблице 8.2. Таблица показывает, что потребление сухого вещества, переваримого сухого вещества и скорость роста могли быть предсказаны с большой точностью из уравнений множественной регрессии, основанных на значениях *a*, *b* и *c*. Так как *a*, *b* и *c* не были коррелированы, это было статистически справедливо. Как можно заметить из таблицы 8.2, для каждого предсказанного параметра сложение константы скорости *c* с суммой (*a* + *b*) в множественной регрессии всегда уменьшало остаточную ошибку и увеличивало значение коэффициента корреляции.

В этом эксперименте прогнозирующая точность была достигнута, несмотря на пренебрежение константой скорости уменьшения больших частиц до малых. Возможно, что ее значение было сходным для всех видов соломы, или что в каждом случае оно было выше, чем величина скорости оттока из рубца. Из этого ни в коем случае не следует, что скорость, с которой уменьшается размер частиц, может не приниматься во внимание.

ТАБЛИЦА 8.1 Влияние вида соломы, сорта и обработки

Разность стандарт-ного отклонения
0,25
1,21
0,97
0,63
0,66
2,04
1,09
0,34
1,76
0,81

из Ørskov et al. (1988b).

Вид соломы	Сорт	Обработка аммиаком	Исчезновение сухого вещества (СВ) из нейлоновых мешочков (г/100 г СВ)				a	b	c
			7 ч	24 ч	48 ч	72 ч			
Озимый ячмень	Гербел	–	12,9	24,3	33,4	36,0	6,0	32,9	0,0337
		+	16,9	33,0	46,5	53,8	7,9	54,4	0,0258
Озимый ячмень	Ирги	–	14,2	28,3	37,4	41,0	5,1	38,2	0,0391
		+	17,8	33,7	44,8	49,6	7,9	45,2	0,0351
Яровой ячмень	Коржи	–	17,4	36,8	47,3	50,6	3,4	48,7	0,0483
		+	22,9	46,6	60,0	64,5	6,4	60,4	0,0457
Яровой ячмень	Голден [illegible]	–	16,6	32,3	44,3	50,1	7,5	48,0	0,0303
		+	21,4	40,3	52,8	57,9	9,3	52,1	0,0376
Озимая пшеница	Норман	–	16,5	30,7	40,8	45,2	7,7	40,9	0,0345
		+	20,7	39,3	51,9	57,2	9,0	51,9	0,0364

III. Факторы, связанные с животным

Хотя определенные характеристики корма могут, вероятно, определять относительные уровни потребления различных видов соломы животными-аналогами, известно, что имеются индивидуальные различия. Уже было отмечено, что вариации в продолжительности приема корма и пережевывании жвачки могут приводить к различным уровням потребления, если скорость уменьшения размера частиц являлась ограничивающим фактором. Однако тот факт, что скорость оттока увеличивается с увеличением уровня кормления, предполагает, что скорость, с которой уменьшается размер частиц корма, имеет вообще небольшое значение. Животные, как известно, значительно различаются по их способности потреблять грубые корма. Высокое потребление является следствием или быстрого оттока содержимого рубца, или увеличенного его объема. Последний фактор способствует длительной задержке корма в рубце (низкий фракционный клиренс) при нормальной скорости оттока.

IIIA. КОНТРОЛЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КОНЦЕНТРИРОВАННЫХ КОРМОВ

Иногда возникают разногласия к какому виду относить тот или иной корм. Другими словами нужно четко разграничивать – когда мы имеем дело с так называемым метаболическим регулированием потребления или когда мы имеем дело с физическими ограничениями. Фермеры часто относят приобретенный обработанный корм к концентратам, а корма, выращенные своими силами, к грубому корму. Например, корнеплоды шведской брюквы относят к грубому корму, хотя по скорости распада они ближе к концентратам. Возможно только волокнистые корма должны быть отнесены к грубым. По этой причине лучше оценить все корма в терминах констант a, b и c, указанных выше, чем делать попытку более точного определения их традиционных категорий. В таблице 8.3 представлен перечень различных видов кормов и указаны их свойства, выраженные в характеристиках распада (см. также главу 10).

ТАБЛИЦА 8.2

Предсказание потребления сухого и переваримого сухого вещества и скорости роста бычков, исходя из характеристик распада на основе коэффициентов регрессии

Переменная Y	*Используемый фактор*	*Коэффиценты регрессии*				*Свободный член урвнения*	*r*	*Разность стандартного отклонения*
		(a + b)	*c*	*a*	*b*			
Потребление сухого вещества	*(a + b)*	0,0766	--	--	--	0,572	0,83	0,452
	(a + b) + c	0,0748	40,7	--	--	0,822	0,89	0,375
	a + b + c	--	56,4	0,159	0,0658	–1,56	0,88	0,383
Потребление переваримого сухого	*(a + b)*	0,0642	--	--	--	1,258	0,86	0,33
	(a + b) + c	0,0624	39,0	--	--	–2,595	0,96	0,195
	a + b + c	--	37,7	0,0554	0,0640	–2,576	0,95	0,204
Скорость роста (г/сут)	*(a + b)*	0,0175	--	--	--	–0,595	0,84	99
	(a + b) + c	0,0170	9,55	--	--	–0,922	0,91	77
	a + b + c	--	17,02	0,0571	0,0126	–1,267	0,95	54

Из Ørskov et al. (1988b).

(a + b) — асимптота кривой распада.

ТАБЛИЦА 8.3

Примеры характеристик распада различных кормов в терминах констант *a*, *b* и *c* из уравнения $p = a + b(1 - e^{-ct})$

Корма	*Сорт*	*Обработка аммиаком*	*a*	*b*	*c*	*Разность стандартного отклонения*
Солома ярового ячменя	Doublet		–7,20	78,91	0,0419	0,43
	Klaxon		–11,93	62,60	0,0736	5,35
Солома озимого ячменя	Pipkin		7,66	46,51	0,0518	1,43
	Opera		4,14	44,61	0,0507	0,83
Солома озимой пшеницы	Norman	–	–3,70	83,78	0,0136	3,29
	Renard	–	–3,23	61,70	0,0220	1,05
	Norman	+	–2,50	83,97	0,0295	2,11
	Renard	+	3,00	81,97	0,0234	2,58
Солома овса	Trafalgar	–	5,21	65,61	0,0209	1,40
	Dula	–	1,90	61,96	0,0265	0,57
	Trafalgar	+	2,14	81,42	0,0296	3,30
	Dula	+	2,72	78,13	0,0271	3,27
Сено сарайной сушки			4,96	69,72	0,0772	6,83
Зерно ячменя ([illegible])			18,5	81,5	0,0340	--
Зерно ячменя (очищенное)			–6,04	90,41	0,2500	1,28
Семена хлопка			32,2	60,2	0,0820	--
Соевые бобы			9,9	80,1	0,0820	--
Молотый нут			12,1	87,9	0,0640	--
Подсолнечник			19,8	77,8	0,0610	--

Из E.R. Ørskov et al. (неопубликовано).

Описание характеристики кормов в этих терминах может помочь при отнесении их к той или иной группе, различающейся по физическим или метаболическим ограничениям в потреблении для животных разных видов или возрастов. Например, Andrews et al. (1969) демонстрировали, что потребление овсяных зерен (но не ячменя) ягнятами весом 20 кг, которые возможно имели достаточно развитый рубец, было ограничено физическими свойствами корма. А у более старших и более крупных ягнят (весом 40 кг) потребление регулировалось прежде всего метаболической способностью животных. Потребление овса по сравнению с ячменем у них было большим по количеству потребленного сухого вещества, но равным по переваримому сухому веществу (таблица 8.4).

ТАБЛИЦА 8.4

Количество потребленного и переваримого сухого вещества при скармливании двух видов концентратов ягнятам, весом 20, 30 и 40 кг

Живой вес (кг)	*Среднее потребление (г/сут)*			
	сухое вещетво		*переваримое сухое вещество*	
	ячмень	*овес*	*ячмень*	*овес*
20	927	780	730	493
30	1038	1094	818	691
40	1150	1410	906	891

Из Andrews et al. (1969).

Естественно, что потребление высококачественных рационов, основанных на зернах злаков, увеличится при изменении потребности в связи с лактацией, увеличением физической нагрузки, при низких температурах окружающей среды, сезонных вариациях скорости роста и отложения жира и т.д. Животные, получающие низкокачественные корма, которые вызывают физические ограничения к потреблению, также часто потребляют больше кормов в результате метаболических факторов, которые стимулируют голод и подавляют насыщение. Как было указано выше, рубцовая среда постоянна для целлюлолизиса. Из этого следует, что если объем рубца постоянен, то время задержки в рубце и, следовательно, переваримость корма, снижаются. Безотносительно к кормам, животные вообще изменяют уровень потребления при изменении их потребности в энергии.

IIIБ. ОБЪЕМ РУБЦА

Объем рубца может иметь критическую значимость при определении потребления низкокачественных грубых кормов. Это ярко иллюстрируется у раноотнятых телят и ягнят, когда их рубец недостаточно развит для приема необходимого количества грубого корма. Животные старшего возраста, даже подобного веса, но с лучше развитым рубцом, успешнее выживают на тех же самых кормах. Как описано выше, Andrews et al. (1969) показали, что даже потребление овса может быть физически ограничено у раноотнятых ягнят, весивших меньше 40 кг.

Различия в объеме рубца между индивидуумами и между породами часто не принимаются в расчет, хотя этот факт заслуживает внимания. Во многих развивающихся странах низкокачественные грубые корма, такие как солома, могут составлять до 90% состава рациона. Свободное потребление соломы местными видами рогатого скота часто значительно выше, чем таковое у привозного скота. Например, потребление обработанной мочевиной ячменной соломы фризскими телками составляло 42 г/кг ЖМ^{0,75}, в то время как подобного качества солома риса малыми зебу в Бангладеше потреблялась в количестве 75 г/кг ЖМ^{0,75} (Mould et al., 1982). Эти авторы впоследствии обнаружили, что заполненный пищеварительный тракт зебу составлял 33% от веса тела, по сравнению с приблизительно 18% для «западных» пород. Вероятно, в процессе эволюции отбирались животные с большими объемами рубца. Впоследствии же, способность потреблять и использовать низкокачественные грубые корма могла снизиться. Weyreter et al. (1987) в своей работе сообщили, что аборигенные овцы имели больший объем рубца и более длительное время задержки корма в нем, чем так называемая улучшенная овца. Кроме того, они извлекали большее количество питательных веществ из корма и теряли меньше в весе, когда содержались на низкокачественной пшеничной соломе. Имеется мало информации о наследовании объема пищеварительного тракта или о возможности отбора жвачных животных по способности использовать низкокачественные грубые корма. В опыте Ørskov et al. (1988a) три фризские коровы, имеющие высокую фракционную скорость оттока волокнистых частиц (т.е. количество частиц содержимого рубца, покидающее рубец за час), были сравнены с тремя коровами, имеющими низкую скорость оттока. Так как потребление корма было одинаковым, ожидалось, что животные с низкой скоростью оттока обнаружат более высокую кажущуюся переваримость, чем с высокой скоростью оттока. У них время задержки в рубце, которое обратно пропорционально фракционной скорости оттока, было большим, и вероятно, это происходило по причине большего объема рубца. На коровах этих двух групп было исследовано влияние на скорость оттока частиц различных типов рационов с высоким или низким уровнем грубых кормов и различных уровней питания. В таблице 8.5 показаны результаты этих опытов. Различия между двумя группами сохранялись независимо от рациона и уровня кормления и это нашло отражение в показателях переваримости. Согласованность этих различий свидетельствует, что характеристики, определяющие использование грубых кормов, могут быть наследственными и указывают селекционерам на возможность отбора животных по способности их проявлять высокую продуктивность даже на низкокачественных грубых кормах.

ТАБЛИЦА 8.5
Потребление, скорость оттока и кажущаяся переваримость корма у коров с низкой (Н) и

Высококачественные грубые корма	
вволю	*ограничено*
598	596
587	583
107,4	76,0
106,1	74,8
0,0275	0,0254
0,0302	0,0316
0,657	0,655
0,636	0,640
0,673	0,670
0,651	0,656

Из Ørskov et al. (1988a).

Три коровы в каждой группе.

Параметры	*Фракцио-нный отток*	*Низкокачественные грубые корма*	
		вволю	*ограничено*
Живая масса коров (кг)	Н	599	599
	В	590	583
Потребление СВ (г/кгМ^{0,75}/сут)	Н	148,7	105,8
	В	145,6	103,5
Фракционный отток/час	Н	0,0298	0,0257
	В	0,0323	0,0309
Переваримость сухого вещества	Н	0,688	0,731
	В	0,674	0,696
Переваримость органического	Н	0,710	0,751
	В	0,696	0,714

IIIВ. ВЛИЯНИЕ ЛАКТАЦИИ

Влияние лактации на потребление корма представляет особый интерес. Большее потребление энергии и существенно более быстрое использование метаболитов из крови в этот период связано с гипертрофией рубца (Forbes, 1986). Ограничение в максимальном потреблении корма у нестельных и нелактирующих коров, связанное с объемом рубца, у лактирующих коров обычно бывает снято увеличением его объема. Tulloh (1966) сравнивал лактирующих и нелактирующих молочных коров по этому показателю. Вес их заполненного рубца составлял 116 и 90 кг соответственно, а вес содержимого – 55 и 39 кг. Поэтому основные изменения в потреблении корма, встречающиеся в период лактации, связаны с увеличенным объемом рубца. Имеющие место незначительные изменения переваримости указывают только на некоторые изменения фракционного оттока (Fell et al., 1972). Интересно, что самый высокий уровень потребления приходится на середину лактации, после достижения пика молочной продуктивности. Forbes (1982) предположил, что размер печени так же может играть здесь свою роль, но он увеличивается относительно медленно в ответ на увеличение метаболических потребностей для целей лактации. Таким образом, при изучении качества кормов и их потребления в период лактации, необходимо учитывать влияние гипертрофии рубца.

IIIГ. ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Потребление корма увеличивается с понижением температуры окружающей среды, как было высказано в начале Graham et al. (1982) и затем канадскими исследователями (см. обзор Kennedy et al., 1986). В отличие от влияния лактации, пониженные температуры, вероятно, не сказываются на увеличении объема рубца. С другой стороны, фракционный отток волокнистых частиц определенно увеличивается и, в связи с этим, снижается переваримость корма (Westra и Christopherson, 1976; Kennedy et al., 1976). Этот эффект был обнаружен у рогатого скота и у овец, содержащихся при низких температурах, а также у овец после стрижки в холодных условиях. Переваримость концентратов, однако, не снижается, так как их высокая скорость распада гарантирует полное использование независимо от температуры и времени задержки (Williams и Innes, 1982). Степень снижения переваримости грубого корма, при увеличении фракционной скорости оттока, будет зависеть от соотношения скорости распада и скорости оттока малых частиц, то есть от качества корма. Kennedy (1985) показал, что при снижении температуры среды с 20–25 ^{0}С до 0–5 ^{0}С переваримость компонентов клеточных стенок быстрораспадаемого волокна люцерны падала от 45 до 42%, но переваримость более медленно разлагающегося волокна бермудской травы падала с 53 до 43%. При постоянной скорости ферментации скорость распада, определяемая в нейлоновых мешочках, не зависит от температуры внешней среды. Таким образом, изменения в потреблении корма в ответ на снижение температуры, вероятно, полностью зависят от увеличения скорости оттока, то есть от уменьшения времени задержки корма в рубце.

IIIД. ВОССТАНОВЛЕНИЕ ПОСЛЕ НИЗКОГО УРОВНЯ ПИТАНИЯ

Известно, что жвачные животные при низком уровне питания в течение зимы или в период засухи, увеличивают потребление корма при улучшении условий питания и потребляют относительно веса тела больше корма, чем животные предварительно содержавшиеся в хороших условиях. Метаболические факторы в этом случае в значительной степени влияют на аппетит, но, кроме этого, не было выяснено, связано ли увеличение потребления с большим объемом рубца, с высокой скоростью оттока или с влиянием обоих факторов. Животные, переведенные с низкобелкового питания, также увеличивают уровень потребления в результате высокого анаболического поглощения и быстрого удаления питательных веществ из крови. Egan (1970) наблюдал, что овца при инфузии протеина поструминально увеличивала потребление грубых кормов, очевидно, в результате увеличения объема рубца. Подобные эффекты на потребление корма были получены у ягнят на белок-дефицитных рационах, при добавках мочевины для удовлетворения потребности микробов в азоте. Таблица 8.6 демонстрирует результаты Ørskov et al. (1973) по обеспечению ягнят различными уровнями белка, задаваемого из бутылки, в обход рубца через пищеводный желоб, с целью избежать микробного разложения его в рубце. Потребление в этом случае также увеличивалось. Таким образом, коррекция метаболических нарушений или ограничений может увеличивать

аппетит даже для таких кормов, которые имеют физические ограничения в потреблении.
Ответы на снижение метаболических ограничений подобны ответам на общее увеличение метаболической активности при лактации, и не должны быть перепутаны с влияниями на изменение условий микробного питания. Как указано выше, микробное питание не влияет на потребление. Однако, если поставка азота или другого важного элемента, например, фосфора, ограничивает микробное питание, то максимальная потенциально возможная скорость распада не будет достигнута и потребление и переваримость корма будут снижены.

ТАБЛИЦА 8.6

Ежедневное потребление сухого вещества г/сут на рационах из ячменя с мочевиной ягнятами различного живого веса, которые получали или не получали добавку концентрата рыбного белка из бутылки

Добавка (г/сут)	*Живой вес (кг)*		
	25	*35*	*45*
0	851	1078	1265
17	994	1190	1415
34	927	1196	1561
51	1003	1241	1416
Ошибка средней	48	44	43

Из Ørskov et al. (1973).

Каждое значение как среднее по 4 животным.

IIIE. ВЛИЯНИЕ ФИЗИЧЕСКОЙ РАБОТЫ

Очень небольшой объем информации имеется по влиянию физической работы на потребление грубых кормов и на кинетику их переваривания. Жвачные животные, выполняющие физическую работу при культивации или в качестве транспортного средства, имеют меньше времени для приема корма и руминации, хотя они очевидно могут осуществлять ее и при работе. В этой области исследований необходима дополнительная информация.

IV. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на потребление корма жвачными животными воздействуют структура корма, его запах, содержание антимикробных веществ в корме (например, таннинов), болезненное состояние животного и высокие температуры. Однако, как указано выше, и при нормальных условиях питания факторы, влияющие на изменение переваривания, оказывают определяющее и все более предсказуемое влияние на потребление корма и, следовательно, на продуктивность животного.

ССЫЛКИ

Andrews, R.P., Kay, M. & Ørskov, E.R. (1969) The effect of different dietary energy concentrations on the voluntary intake and growth of intensively fed lambs *Anim. Prod.* 11, 173-185

Chenost, M., Grenet, E., Demarquilly, C. & Jarrige, R. (1970) The use of the nylon bag technique for the study of forage digestion in the rumen and for predicting feed values Proc. *llth Int. Grassland Congr*., Surfers Paradise pp 697-701 Univ. of Queensland Press, St. Lucia

Egan, A.R. (1970) Utilization by sheep of casein administered per duodenum at different levels of roughage intake Austr. *J. agric. Res*. 21, 85-94.

Ellis, W.C., Wylie, M.J. & Matis, J.H. (1987) Dietary-digestive interactions determining the feeding value of forages and roughages In Ørskov , E.R. (Ed.) *Feed Science World Animal Science* B4 pp 177-225 Elsevier, Amsterdam

Fell, B.F., Campbell, R.M., Mackie, W.S. & Weekes, T.E.C. (1972) Changes associated with pregnancy and lactation in some extra-reproductive organs of the ewe *J. agric. Sci., Camb*. 79, 397-407

Forbes, J.M. (1982) The role of the liver in the control of food intake *Proc. Nutr. Soc*. 41, 123-126

Forbes, J.M. (1986) The effect of sex hormones, pregnancy and lactation on digestion, metabolism and voluntary food intake In Milligan, L.P., Grovum, W.L. & Dobson,

A. (Eds) *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* pp 420-435 Reston Books, NJ

Graham, A.D., Nicol, A.M. & Christopherson, R.J. (1982) Rumen motility responses to adrenaline and noradrenaline and organ weights of warm- and cold-acclimatized sheep *Canad. J. Anim. Sci*. 62, 777-786

Hovell, F.D.de B., Ngambi, J.W., Barber, W.P. & Kyle, D.J. (1986) The voluntary intake of hay by sheep in relation to its degradability in the rumen as measured in nylon bags *Anim. Prod*. 42, 111-118

Kay, R.N.B. (1985) Seasonal variation in appetite in ruminants In Haresign, W. (Ed.) *Recent Developments in Ruminant Nutrition* pp 195-215 Butterworth, London

Kennedy, P.M. (1985) Effect of rumination on reduction of particle size of rumen digesta by cattle *Austr. J. agric*. *Res*. 36, 819-828

Kennedy, P.M., Christopherson, R.J. & Milligan, L.P. (1976) The effect of cold exposure of sheep on digestion, rumen turnover time and efficiency of microbial synthesis *Brit. J. Nutr.* 36, 231-242

Kennedy, P.M., Christopherson, R.J. & Milligan, L.P. (1986) Digestive responses to cold In Milligan, L.P., Grovum, W.L. & Dobson, A. (Eds) *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* pp 285-306 Reston Books, NJ

McDonald, I. (1981) A revised model for the estimation of protein degradability in the rumen *J. agric. Sci., Camb*. 96, 251-252

McLeod, M.N. & Minson, D.J. (1988) Large particle breakdown by cattle eating ryegrass and alfalfa *J. Anim. Sci*, 66, 992-999

Mertens, D.R. & Ely, L.O. (1979) A dynamic model of fibre digestion and passage in the ruminant for evaluating forage quality *J. Anim. Sci*. 49, 1085-1095

Mira, J.J.F., Kay, M. & Hunter, E.A. (1983) A comparison of long and shredded cereal straw for beef cattle *Anim. Prod*. 36, 87-92

Mould, F.L., Saadullah, M., Haque, M., Davis, C., Dolberg, F. & Ørskov , E.R. (1982) Investigation of some of the physiological factors influencing intake and digestion of rice straw by native cattle of Bangladesh Trap. *Anim. Prod*. 7, 174-181

Ørskov , E.R. & McDonald, I. (1979) The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurements weighted according to rate of passage *J. agric. Sci., Camb.* 92, 499-503

Ørskov , E.R., Fraser, C. & Pirie, R. (1973) The effect of by-passing the rumen with supplements of protein and energy on intake of concentrates by sheep *Brit. J. Nutr*. 30, 361-367

Ørskov , E.R., Ojwang, I. & Reid, G.W. (1988a) A study on consistency of differences between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages *Anim. Prod*. 47, 45-51

Ørskov , E.R., Reid, G.W. & Kay, M. (1988b) Prediction of intake by cattle from egradation characteristics of roughages *Anim. Prod*. 46, 29-34

Tulloh, N.M. (1966) Physical studies of the alimentary tract of grazing cattle. III. Seasonal changes in capacity of the reticulo-rumen of dairy cattle *N. Z. J. agric. Res.* 9, 252-260

Udén, P., Colucci, P.E. & Van Soest, P.J. (1980) Investigation of chromium, cerium and cobalt as markers in digesta. Rate of passage studies *J. Sci. Food & Agric*. 31, 625-632

Ullyatt, M.J., Dellow, D.W., John, A., Reid, C.S.W. & Waghorn, G.C. (1986) Contribution of chewing during eating and rumination to the clearance of digesta from the ruminoreticulum In Milligan, L.P., Grovum, W.L. & Dobson, A. (Eds) *Control of Digestion and Metabolism in Ruminants* pp 498-515 Reston Books, NJ

Van Soest, P.J. (1982) *Nutritional Ecology of the Ruminant* O & B Books, Corvallis, OR

Westra, R. & Christopherson, R.J. (1976) Effects of cold on digestibility, retention time of digesta, reticulum motility and thyroid hormones in sheep *Canad. J. Anim. Sci.* 56, 699-708

Weyreter, H., Heller, R., Dellow, D., Lechner-Doll, M. & Engelhardt, W.V. (1987) Rumen fluid volume and retention time of digesta in an indigenous and a conventional breed of sheep fed a low quality fibrous diet *J. Anim. Physiol. & Anim. Nutr.* 58, 89-100

Williams, P.E.V. & Innes, G.M. (1982) Effects of short term cold exposure on the digestion of milk replacer by young preruminant calves *Res. Vet. Sci*. 32, 383-386

ГЛАВА 9

ОЦЕНКА КОРМА (ПРОШЛОЕ И НАСТОЯЩЕЕ)

I. Исторические аспекты
   А. Введение
   Б. Система суммы переваримых питательных веществ
   В. Чистая энергия или система крахмальных эквивалентов
II. Методы
   А. Методы калориметрии
      1. Косвенная калориметрия с замкнутой циркуляцией воздуха
      2. Косвенная калориметрия с открытой циркуляцией воздуха
      3. Респирационные камеры открытого и закрытого типа

I. Исторические аспекты

IA. ВВЕДЕНИЕ

Желание установить единый показатель ценности различных кормов было всегда. Оно возникло с переводом животноводства на коммерческую основу, так как сначала животные служили нуждам человека главным образом при вспашке и для транспортных целей. Tyler (1975) представил блестящую хронологическую запись, с многочисленными ссылками и захватывающими наблюдениями, относительно определения ценности различных кормов на протяжении нескольких веков. Flatt (1988) также суммировал в своей работе исторические аспекты оценки кормов. Поэтому нет необходимости подробно и тщательно разбирать это здесь.

Хотя различия ценности разных видов кормов были широко признаны с ранних времен, таблицы относительных значений питательной ценности были, вероятно, сначала составлены в Германии. Tyler (1975) отметил, что 1725 кормов были оценены в Баварии в соломенных эквивалентах, т.к. солома являлась наиболее распространенным кормом для рогатого скота в той области. Middleton из Кента (цитировано по Tyler, 1975), использовал сенные эквиваленты, сравнивая все другие корма с луговым сеном. По этой оценке 1 т сена была равна 8 т репы, 3 т моркови или 500 кг льняных масляных лепешек. Хотя Middleton был очевидно первым, кто опубликовал оценочную систему, основанную на сенном эквиваленте, Thaer (1809–1812) претендует на эту инновацию. В течение приблизительно 50 лет эквивалент сена широко использовался в практике. В энциклопедии Morton (1855) перечислены девять авторов, включая Thaer, кто подобным образом оценивал различный корм. Некоторые из показателей их оценки кормов в сенных эквивалентах представлены в таблице 9.1. Результаты получены на основе кормленческих опытов, где главным критерием являлся привес, а не показатели переваримости.

IБ. СИСТЕМА СУММЫ ПЕРЕВАРИМЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ

Как это часто происходит, ученые в конечном счете поняли, что сено, как стандарт, слишком изменчиво по качеству, чтобы служить удовлетворительным эталоном. Henneberg и Stohmann (1860) обнаружили, что потребность на поддержание для вола могла меняться от 4 до 7 кг, в зависимости от качества сена. Для замены сена как стандарта, они разработали показатель, основанный на определении переваримости белка, углеводов и жира. Система суммы переваримых питательных веществ (СППВ) послужила основой для разработки более точных методов оценки кормов. Это было принято впервые в США и с незначительными модификациями все еще используется там, несмотря на тот факт, что показатель СППВ не учитывает потери энергии с метаном и мочой.

ТАБЛИЦА 9.1

Сенные эквиваленты, суммированные по Morton (1855)

	Авторы				*Вода, %*
	Block	*Thaer*	*Middleton*	*Schweizer*	
Луговое сено	100	100	100	100	11
Ржаная солома	200	666	--	267	19
Ячменная солома	193	150	--	200	11
Морковь	366	300	338	300	88
Зерно ячменя	33	76	--	35	13
Льняная корка	--	--	--	43	13

IB. ЧИСТАЯ ЭНЕРГИЯ ИЛИ СИСТЕМА КРАХМАЛЬНЫХ ЭКВИВАЛЕНТОВ

Энергия, потерянная с метаном и мочой, по отношению ко всей переваримой энергии, выше для грубых кормов, чем для концентрированных. Следовательно, чтобы объективно оценивать корма, необходимо учитывать эти потери. Для сравнения питательной ценности кормов была разработана система их оценки по чистой энергии или так называемая система крахмальных эквивалентов. В течение первой половины XX столетия эта система стала основой для оценки кормов в Европе. Kellner (1905) издал книгу по этой системе и вообще получил кредит на дальнейшее развитие этой системы, хотя другие рабочие группы также принимали участие. Применяя распирационные камеры, он изучал изменения в скорости отложения жира у взрослого рогатого скота при добавке различных чистых питательных веществ к основному рациону. Количество жира, отложенного на кг испытуемого питательного вещества, выражали в количестве скормленного крахмала, дающего аналогичное отложение. Результаты обычно представлялись в килокалориях, но были пересчитаны в кДж для таблицы 9.2. Представляет интерес, что переваримая клетчатка давала те же самые значения, как и крахмал. Также интересно, что величина для белка была более низкой. Однако, Kellner скоро обнаружил, что если обычные корма исследовали по показателям содержания в них чистых питательных веществ, то полученные значения были часто ниже ожидаемых, особенно для грубых кормов. Поэтому он ввел поправочный коэффициент на клетчатку, который нужно применять к показателю содержания сырой клетчатки в корме.

Сходная процедура оценки по чистой энергии — система скандинавской кормовой единицы, была разработана Johannes Fjord. Она была основана на определении количества жира, отложенного в результате скармливания 1 кг ячменя жвачным животным и эквивалентна чистой энергии в 1650 килокалорий. Когда эта система и система крахмальных эквивалентов были, в конечном итоге, интегрированы, коэффициент для белка был увеличен от 0,94 (см. таблицу 9.2) до 1,43 на основе соотношения калорической ценности белка и углеводов. Однако ни старый, ни новый белковый коэффициент, кажется, не были подтверждены экспериментально.

ТАБЛИЦА 9.2

Крахмальные эквиваленты чистых питательных веществ

Питательное вещество	*Отложенный жир / кг пит. в-ва (кДж)*	*Величина крахмального эквивалента*
Крахмал	9448	1,00
Клетчатка	10057	1,00
Белок	9280	0,94

II. МЕТОДЫ

IIA. МЕТОДЫ КАЛОРИМЕТРИИ

С появлением оборудования, предназначенного для непрерывной регистрации и обработки большого числа данных и для точного измерения состава воздуха, появилось много барометрических камер в разных странах, а с ними почти так же много систем оценки корма. Принцип действия большинства этих респирационных камер основан на непрямой калориметрии, при которой произведенная теплота оценивается по количеству выделенного углекислого газа и использованного кислорода, с учетом потерь с метаном. (Прямая калориметрия подразумевает, что измеряется непосредственно произведенная теплота.) Имеются по существу три типа непрямой калориметрии.

1. Косвенная калориметрия с замкнутой циркуляцией воздуха

В этой системе воздух циркулирует через камеру в течение суток. Он прокачивается через раствор KOH, и поглощенный CO_2 измеряется гравиметрически. Вход кислорода компенсируется поглощением CO_2 и тем самым поддерживается постоянное давление воздуха. В конце каждого периода определяется состав воздуха.

Система чрезвычайно точна и устойчива, но годится только для изучения на мелких животных. Количество раствора KOH, требуемого для поглощения CO_2, произведенного, например, рогатым скотом, является очень дорогим для практических целей.

2. Косвенная калориметрия с открытой циркуляцией воздуха

Здесь анализируется состав воздуха, входящего и выходящего из камеры. Использованный кислород и произведенный CO_2 оцениваются по различию на входе и выходе. Эта система требует чрезвычайно чувствительного и точного оборудования для определения малых различий в составе воздуха. Кроме того, требуется очень точное измерение скорости потока воздуха, поступающего из камеры. Продукция метана обычно также измеряется и поскольку некоторое количество метана образуется в толстом кишечнике, то должна использоваться полностью закрытая камера. Система может быть объединена с оборудованием по регистрации данных и результаты сохраняются на компьютере. Это в настоящее время обычно используемая методика для оценки кормов.

3. Респирационные камеры открытого и закрытого типа

Чтобы использовать некоторые преимущества замкнутой системы, но без необходимости использования сорбента CO_2, Kenneth Blaxter и его коллеги разработали так называемую открыто-закрытую камеру (Blaxter et al., 1972). Принцип состоит в том, что воздух циркулирует в большой закрытой камере приблизительно 30 мин, и его состав измеряется в начале и конце этого периода. После этого он заменяется наружным воздухом. Процедура повторяется столько раз, сколько требуется. Точность измерения повышается, поскольку известен объем циркулирующего воздуха и различия в его составе, которые получают каждые 30 мин. Это намного точнее, чем при калориметрии в открытой системе. По существу тот же самый принцип использовался Feng Yanglian et al. (1985) в Руветском исследовательском институте. Животные выдыхали воздух в большой баллон, оснащенный клапанами. Различия между составом вдыхаемого воздуха и содержащегося в баллоне были большими.

Недостаток этого метода в невозможности измерения метана, образующегося в толстом кишечнике.

4. Респирационные маски с открытой циркуляцией воздуха

В дополнение к трем главным системам непрямой калориметрии используются простые системы, которые включают воздушный насос, прогоняющий воздух через маску, закрепленную на лицевой части головы животного. Если противоток выдыхаемого воздуха предотвращен, измерение скорости потока и состава используемого воздуха позволяет вычислять выделение тепла. Этот метод обычно используется только в течение коротких периодов измерения. Оборудование, разработанное по принципу действия дыхательных масок и калориметрических камер открытой системы, было использовано для детального изучения внутрижелудочного питания (KuVera et al., 1988) и может использоваться для этой цели в течение 24 ч. Внутрижелудочное питание исключает продукцию метана в кишечнике и необходимость собирать газы от животного полностью, как в камере открытой системы.

IIБ. СИСТЕМЫ ОЦЕНКИ КОРМОВ

В настоящее время используются три основные системы оценки кормов, основанные, соответственно, на измерении чистой энергии, обменной энергии и суммы переваримых питательных веществ (СППВ).

1. Системы оценки по чистой энергии

Система, разработанная Кельнером, была далее усовершенствована в Институте им. О. Кельнера в г. Ростоке (Германия). Различные коэффициенты были определены для переваримого сырого протеина, переваримого эфирного экстракта, переваримой сырой клетчатки и переваримого N-свободного экстракта. Ряд поправочных коэффициентов был добавлен для низкокачественных грубых кормов (Schiemann et al., 1971). Авторы добились большой точности метода, но использование таких показателей как «переваримый сырой протеин» является малозначащим, так как этот термин не отражает биологическую ценность кормового белка для жвачных животных (см. Ørskov, 1982).

Первые исследования по определению обменной энергии в переваримых питательных веществах, затем преобразуемой в чистую энергию, были выполнены в Нидерландах. Это значение затем было приведено к единице VEM, основанной на учете чистой энергии, получаемой из 1 г ячменя, то есть 1,65 килокалории (Van Es, 1970). Во Франции Vermorel (1978) разработал подобную систему, основанную на расчете чистой энергии 1 кг ячменя, одна единица которой эквивалентна 1,73 Мкал. Сопоставимая швейцарская система выражает результаты в джоулях, вместо калорий.

Система оценки по чистой энергии, основанная на работе W.P. Flatt, P.W. Moe и H.F. Tyrrell в Белтсвилле, была разработана в Соединенных Штатах для молочных коров (см. Flatt, 1988). Однако, прежняя система, основанная на СППВ, является там все еще очень распространенной. Lofgreen и Garrett (1968) разработали другую процедуру, основанную на сравнении показателей, полученных в экспериментах как на овцах, так и на рогатом скоте на откорме. Это широко применяется, но основано на составе тела пород, разводимых в Соединенных Штатах, и не применимо к породам, заметно отличающимся от них.

2. Системы оценки по обменной энергии

В Великобритании система оценки по чистой энергии, основанная на крахмальных эквивалентах, была заменена системой, основанной на оценке по обменной энергии (ОЭ), выраженной в мегаджоулях (ARC, 1980). Обменная энергия — это валовая энергия кормов рациона за вычетом количества энергии в кале, моче и метане. Эта система была принята из-за наблюдаемых различий в использовании энергии для поддержания, откорма, роста и лактации. Измерения на животных, отличающихся по их физиологической функции, привели к различным оценкам значений чистой энергии для различных кормов. Основываясь на потребности животного в ОЭ, поправки могут применяться соответственно к уровню и типу продукции. Значения ОЭ кормов могут быть рассчитаны исходя из обменности валовой энергии, оцененной на уровне поддержания. Различия в эффективности использования энергии связаны со степенью переваримости корма, различиями в эффективности ее использования для поддержания (Km) и эффективности использования для образования продукции, т.е. выше уровня поддержания (Kf). Специфическое преимущество системы состоит в том, что значения ОЭ остаются константой для каждого типа корма. Однако, на практике возникают осложнения при вычислении потребности животного в обменной энергии для определенного уровня продукции. При формулировке рационов должны быть приняты во внимание различия в использовании ОЭ для специфических функций. Напротив, в системах оценки по чистой энергии применяются поправочные коэффициенты для откорма, лактации и т.д. Главное отличие системы оценки по обменной энергии ARC от более ранних, состоит в предположении, что эффективность использования энергии повышается при уровне кормления ниже поддерживающего (Km), в отличие от эффективности использования при уровне выше поддержания (Kf). Правомочность этого предположения была обсуждена в главе 6, где его правильность была подвергнута сомнению. Проверка правильности отнесения энергии мочи к атрибутам корма также остается под вопросом, так как большая часть энергии мочи образуется в процессе обмена веществ у животного. Следовательно, только энергия кала и метана должна вычитаться из валовой энергии.

III. недостатки систем оценки кормов

В течение XIX столетия сенные эквиваленты, как было показано, были недостаточно точными, особенно когда применялись не для условий, в которых были разработаны. Хотя оценка по энергетической ценности 1 кг ячменя явилась более стандартной, система, основанная на оценке питательной ценности ячменя применима только в тех странах, где жвачным животным скармливают ячмень или другое подобное зерно. Новые системы оценки по чистой и по обменной энергии пытаются оценивать тип корма, независимо от потребности животного, используя как рекомендуемые единицы оценки калории или джоули. Однако, чем большее различие в источниках корма, тем более неадекватна оценка питательной ценности кормов. Это замечание может быть отнесено ко всем разработанным системам питания.

Имеются два аспекта. Первый состоит в том, что метаболизируемость корма не является константной величиной. Она может варьировать из-за изменений во времени задержки корма в рубце и скорости распада (см. главу 8). Оценка кормов на уровне поддержания в системе ОЭ несколько сокращает значение источников этих вариаций. Таким образом, скорость распада должна быть в пределах оптимума, при высоком pH рубца, тогда изменения в скорости оттока будут, вероятно, иметь тот же самый порядок, как нормальные вариации между животными. Трудность состоит в экстраполяции к уровням кормления, отличающимся от поддерживающего. Коррекция на уровень кормления применительно к высококонцентратным рационам, почти не изменяет значения ОЭ корма, независимо от условий кормления, в связи с быстрой скоростью распада. Однако, значения ОЭ для грубых кормов и смешанных рационов далеки от постоянства, поскольку скорость распада значительно изменяется в зависимости от pH рубца, субстратной конкуренции, физической структуры кормов и скорости оттока, которая увеличивается с увеличением уровня кормления (см. главу 8).

Второй и наиболее серьезный недостаток существующих систем оценки кормов относится к игнорированию информации о количестве корма, которое животное потребляет свободно. Этот момент был также обсужден в главе 8. Не будет иметь большого значения показатель обменности энергии корма или величина потенциальной или чистой энергии, если не известно ни сколько будет потреблено корма, ни максимальная доля распределения энергии, которая может быть достигнута при полном потреблении рациона.

Другие замечания, указанные в главе 6, касаются оценки корма относительно основного обмена, как например в системе ОЭ. Основной обмен включает использование жира тела, распад белка и сопровождается увеличенным выделением азота, так как происходит при недостатке глюкозы и белка. Иногда выделение тепла может быть даже сокращено в результате удовлетворения недостаточности глюкозы во время голодания поставкой малых количеств ее в сычуг. Конечно, выделение азота в моче также сокращается при таком поступлении глюкозы. Понятие основного обмена внесло путаницу в концепции так называемых Km и Kf, которые отражают различия в эффективности использования кормов на уровне ниже и выше поддерживающего.

Несмотря на эти недостатки, очевидно, что принятые системы оценки питания служили и продолжают служить очень полезной цели в странах, где они были разработаны. Они особенно полезны для организации питания животных при стойловом содержании и особенно при нормированном кормлении высококачественными кормами. Однако, когда режимы питания основаны на неограниченном скармливании смешанных рационов (особенно для молочных коров), эти оценочные системы неадекватно предсказывают расход корма и, следовательно, себестоимость продукции. Кроме того, имеется тенденция к производству говядины при неограниченном кормлении, с использованием высококачественных рационов для откорма, или использованием низкокачественных грубых кормов. В любом случае для практики существенно, чтобы системы оценки корма давали информацию относительно вероятного расхода кормов животными.

ССЫЛКИ

Agricultural Research Council (1980) *The Nutrient Requirements of Ruminant Livestock* Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough

Blaxter, K.L., Brockway, J.M. & Boyne, A.W. (1972) A new method for estimating the heat production of animals Quart. *J. exp. Physiol*. 57, 60-72

Feng Yanglian, Mollison, G.S., Smith, J.S. & Brockway, J.M. (1985) A new closed circuit mask system for estimating heat production in animals In Moe, P.W., Tyrrell, H.F. & Reynolds, P.J. (Eds) *Energy Metabolism of Farm Animals* pp 140-144 E.A.A.P. Publication No.32 Rowman & Littlefield, NJ

Flatt, W.P. (1988) Feed evaluation systems: historical background In Ørskov, E.R. (Ed.) *World Animal Science; B4 Feed Science* pp 1-22 Elsevier, Amsterdam

Henneberg, W. & Stohmann, F. (1860) *Beitrage für Begründung einer nationellen Fütterung der Wiedenkauer* Vol.1 F.U. Schmetschtke & M. Bruhn, Braunschweig

Kellner, O. (1905) *Ernahrüng der landwertschaftlichen Nutztiere 1st* Edition Paul Parey, Berlin

KuVera, J.C., MacLeod, N.A. & Ørskov, E.R. (1988) Energy exchanges in cattle nourished by intragastric infusions of nutrients. In Van der Honig, Y. & Close, W.H. (Eds*) Energy Metabolism of Farm An*imals pp 271-274 Proc. llth E.A.A.P. Symp. on Energy Metabolism in Farm Animals, Pudok, Wageningen

Lofgreen, G.P. & Garrett, W.N. (1968) A system for expressing net energy requirements and feed values for growing and finishing beef cattle *J. Anim. Sci*. 27, 793-806

Morton, J.C. (1855*) A Cyclopaedia of Agriculture* Blackie & Son, London

Ørskov, E.R. (1982) *Protein Nutrition in Ruminants* Academic Press, London

Schiemann, R., Nekring, K., Hoffmann, L., Jentsch, W. & Chudy, A. (1971) *Energetische Futterbestung und Energ*ienormen VEB Deutscher Landwert-schaftsverlag, Berlin

Thaer, A. (1809-1812) *Grundsatze der rationellen Landwirtschaft* Vol. 1-4 Berlin. Quoted by Flatt (1988)

Tyler, C. (1975) Albrecht Thaer's hay equivalents: fact or fiction? *Nutr. Abstr. & Rev*. 45, 1-11

Van Es, A.J.H. (1970) Stimulation of the growth of veal calves fed liquid milk replacers In Schurch, A.S. & Wenk, C. (Eds) *Energy Metabolism in Farm Animals* pp. 97-100 E.A.A.P. Publication No. 13 Juris Druck & Verlag, Zurich

Vermorel, M. (1978) Feed evaluation for ruminants. 11. The new energy systems proposed in France *Livestock Prod. Sci*. 5, 347-365

ГЛАВА 10

К БУДУЩИМ СИСТЕМАМ ОЦЕНКИ КОРМОВ

I. Перспективный подход

Как показано в главе 8, точное потребление соломы быками могло быть предсказано исходя из характеристик распада корма, согласно формуле $p = a + b(1 - e^{-ct})$. Таким же образом M. Gill и Y. Nakashima (персональное сообщение) с подобной точностью предсказали потребление силосованых кормов овцами. Эта формула применима для получения информации относительно ограничений вместимости пищеварительного тракта. Растворимая фракция, содержащаяся в грубых кормах, способствует небольшому наполнению объема рубца. Напротив, нерастворимая, но способная к брожению фракция b обуславливает первоначальный объем, а константа c определяет скорость снижения наполненности. Нерастворимая и трудно перевариваемая фракция $100 - (a + b)$ занимает постоянный объем вплоть до удаления.

IA. ПРОБЛЕМА УЧЕТА ЛАГ-ФАЗЫ

Однако некоторые проблемы, касающиеся приведенной модели, должны быть рассмотрены дополнительно. Применение первоначального уравнения к полученным экспериментальным данным часто приводит к отрицательному значению для a (см. таблицу 8.3), хотя это невозможно в действительности. В белковых добавках и в зерне нерастворимая фракция быстро исчезает. Однако для кормов, содержащих целлюлозу, имеется часто начальный индукционный период, в течение которого микроорганизмы рубца колонизируют частицы корма прежде, чем нерастворимая фракция, соответствующая обозначению b, начинает исчезать (см. главу 2). Действительно, если сухое вещество в нейлоновых мешочках взвешивать с короткими интервалами после начала инкубации в рубце, оно будет становиться более тяжелым из-за накопления микроорганизмов. Этот индукционный период вызывает отрицательные значения a, когда кривая распада экстраполируется к нулю, как это видно на рисунке 10.1. Это, вероятно, важно практически, т.к. в течение этого периода весь нерастворимый, но способный к брожению материал находится в рубце и, таким образом, вызывает ограничения в дальнейшем потреблении. Отрицательные значения a часто совпадают с очень высокими значениями для b, хотя (a + b) очевидно всегда указывает асимптоту кривой распада, то есть полную долю способного к брожению материала. Рисунок 8.1 иллюстрирует кривую, не имеющую лаг-фазы.

Проблема отрицательных значений может быть снята, если есть возможность определить фактическое количество растворимого материала. Если это обозначить как a', лаг-фаза L может быть рассчитана из выражения: $L = 1 / c\,(b / a + b - a')$, как описано McDonald (1981). Рисунок 10.1 иллюстрирует ситуацию и ее решение. Если $b' = (a + b) - a'$, уравнение предсказания, представленное в главе 8 (таблица 8.2), может быть преобразовано с учетом этих дополнительных факторов, при величине c, остающейся неизменной. Эти выверенные результаты представлены в таблице 10.1, которая также включает полученные значения с учетом индукционного периода L.

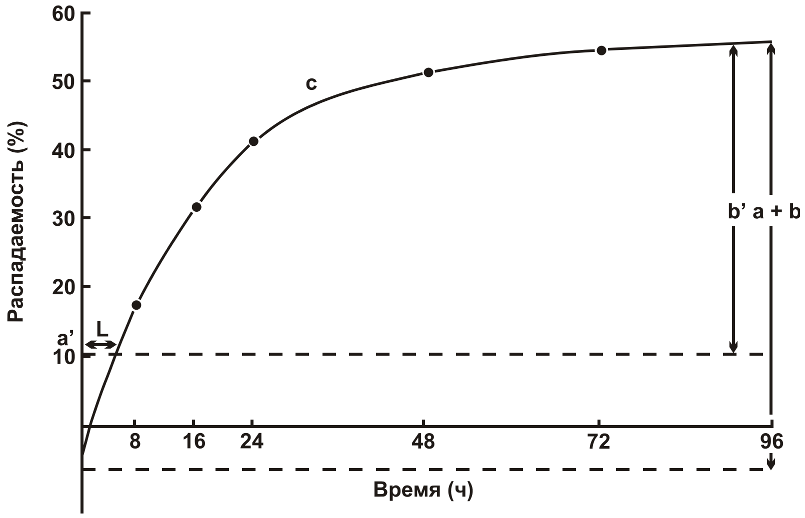

Рис. 10.1. Описание распада волокнистых остатков корма, $p = a + b(1 - e^{-ct})$. Растворимая фракция обозначена пунктирной линией. L– индукционный период.

В таблице 10.1 представлены коэффициенты корреляции между измеренными и предсказанными значениями для переваримости, потребления сухого вещества и т.д. Значения r указывают точность, с которой различные параметры могут быть предсказаны. Из таблицы 10.1 видно, какой вклад вносила каждая характеристика распада в эту точность. Когда использовалась только асимптота $(a + b)$, предсказание было не очень надежным. Оно было значительно улучшено при учете всех параметров, включая константу скорости c. Замена на a' и b' для a и b привела к дальнейшему значительному уточнению предсказания переваримости, потребления сухого вещества и скорости роста ($r = 0{,}90$; 0,93 и 0,95, соответственно). Однако, включение величины индукционного периода – L не приводило к дальнейшему значительному уточнению.

Этот подход, очевидно, предполагает более широкую область применения. Он также указывает, что не может быть дана адекватная характеристика грубых кормов, если не учтены все характеристики:

растворимая фракция, потенциально переваримая нерастворимая фракция и константы скорости.

ТАБЛИЦА 10.1

Точность оценки переваримости, потребления сухого вещества, потребления переваримого сухого вещества и скорости роста быков, исходя из характеристик распада корма, что обозначено коэффициентами множественной корреляции (r) между множителями уравнения распада и этими параметрами; сравнение с коэффициентами множественной корреляции между значением индекса и теми же параметрами

Факторы, используемые в регрессионном анализе	*Перевари-мость*	*Потребление сухого вещества*	*Потребление переваримого сухого вещества*	*Скорость роста*
$(a + b)$	0,77	0,83	0,86	0,84
$(a + b) + c$	0,85	0,89	0,96	0,91
$a' + b' + c$	0,90	0,93	0,96	0,95
$a' + b' + c + L$	0,91	0,93	0,95	0,95
Значение	0,74	0,95	0,94	0,96

E.R. Ørskov (неопубликованно).

$(a + b)$, асимтота кривой распада.

a', растворимая фракция корма

$b' = (a + b) - a'$

L, лаг-фаза

IБ. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗНАЧЕНИЙ ИНДЕКСА

Для практических целей иногда полезно использовать одну из характеристик для каждого корма. Таким образом, различный корм может оцениваться на основе его способности обеспечить адекватное поддержание или любой другой указанный уровень потребления. Такое определение было предложено Ørskov (1989) на основе уравнения регрессии для предсказания потребления сухого вещества бычками (Y) из a', b' и c и полученных значений r, представленных в таблице 10.1, по уравнению:

$$Y = X_1a' + X_2b' + X_3c \qquad (10.1)$$

Так как эта регрессия была рассчитана с целью достичь самой низкой остаточной ошибки, коэффициенты регрессии, связанные с каждым из множителей, определяют их вклад в предсказание потребления. Чтобы упростить это уравнение, коэффициент для a' был соотнесен к 1 делением каждого компонента уравнения на X_1. После этих преобразований получаются коэффициенты для b' и c — 0,4 и 200, соответственно. Используя эти коэффициенты, сумма $a' + 0{,}4b + 200c$ была определена как величина индекса. Например, величина индекса для соломы:

$$12{,}5 + (0{,}4 \times 26{,}3) + (200 \times 0{,}0359) = 30{,}2 \qquad (10.2)$$

Когда солома была обработана аммиаком, значение индекса изменилось:

$$16{,}0 + (0{,}4 \times 46{,}3) + (200 \times 0{,}0257) = 39{,}6 \qquad (10.3)$$

Прогнозирующая точность индекса оценена для этих четырех параметров в таблице 10.1 и приведена в нижней строке этой таблицы. Конечно, следовало ожидать, что потребление сухого вещества будет высоко коррелировать со значением индекса, так как последний был получен из уравнения регрессии для этого параметра. Однако, обнадеживающая корреляция получена со скоростью роста ($r = 0{,}96$). Таблица 10.2 показывает значения характеристик распада a', b', c и L и потребление сухого вещества быками для 10 различных типов соломы в порядке увеличения индекса, значения которого, в свою очередь, хорошо коррелируют с уровнем потребления корма.
Может быть появится возможность использовать такие значения индекса для предсказания минимального качества питания, требуемого для удовлетворения потребности в энергии на поддержание. Было рассчитано из имеющихся данных, что величина индекса должна быть приблизительно 35,5 для удовлетворения

потребности на поддержание (450 кДж ОЭ/кг ЖМ^{0,75}/сут). Необходимо подчеркнуть, что предложенные величины индекса не являются биологической характеристикой и не имеют никакого биологического значения, тем не менее они могут быть полезными для ранжирования кормов в порядке их потенциальной возможности для обеспечения потребности при различном уровне продуктивности. Таблица 10.3 представляет корма, проанализированные в лаборатории авторов, с их значениями a', b', c и L и величинами их индекса. Чтобы доработать этот подход и подтвердить, что эти факторы налагают физические ограничения на потребление и применимы к целому ряду кормов для жвачных животных, необходимо большее количество данных.

ТАБЛИЦА 10.2

Влияние типа и обработки соломы, скармливаемой быкам, на характеристики распада (принимая показатель растворимости как a' и индукционный период L); вычислено согласно McDonald (1981); упорядочено согласно индексу значений, основанных на a', b' и c

Солома		*Обработка аммиаком*	*a'*	*b'*	*c*	*L (ч)*	*Индекс*	*Потребление сухого вещества (кг/сут)*
Тип	*Сорт*							
Озимый ячмень	Gerbel	—	12,5	26,3	0,0359	6,7	30,2	3,43
Озимый ячмень	Igri	—	13,6	29,7	0,0389	6,5	33,3	3,56
Яровой ячмень	Golden Promise	—	15,0	40,5	0,0304	5,7	37,3	4,43
Озимый ячмень	Igri	+	15,9	37,3	0,0350	5,5	37,8	4,82
Озимый ячмень	Norman	—	19,3	29,4	0,0343	9,7	37,9	4,57
Озимый ячмень	Gerbel	+	16,0	46,3	0,0257	6,2	39,6	4,70
Яровой ячмень	Corgi	—	16,0	36,1	0,0481	6,2	40,1	5,16
Яровой ячмень	Golden Promise	+	20,1	41,2	0,0377	6,1	44,1	4,93
Озимый ячмень	Norman	+	24,5	37,5	0,0364	9,7	46,4	5,81
Яровой ячмень	Corgi	+	19,0	47,7	0,0457	5,1	47,2	5,86

E.R. Ørskov (неопубликовано).

Символы как в таблице 10.1.

В то же время, величины, сгенерированные для высококачественных кормов, могут также быть важными при составлении рационов, в которых используются различные по качеству корма. В недавней неопубликованной работе из лаборатории авторов, рационы были сформулированы из сена или аммонизированной соломы пшеницы, и различных количеств концентратов. Было предположено отсутствие ассоциативных эффектов. Ранжирование объединенных величин индекса лучше отражает потребление, чем учет только переваримости кормов.

ТАБЛИЦА 10.3

Описание кормов по характеристикам распада и величине индекса

Тип питания	*a'*	*b'*	*c*	*L*	*Индекс*
Солома ярового ячменя	10,3	33,8	0,0466	4,8	33,1
Солома ярового ячменя	12,8	37,1	0,058	6,7	39,2
Солома ярового ячменя	10,9	39,9	0,049	5,8	36,8
Солома озимого ячменя	6,6	39,1	0,024	3,3	27,2
Солома овса (Ballad)	11,4	38,2	0,024	2,7	31,5
Солома риса (Sasanisiki)	17,1	36,0	0,039	4,2	39,5
Кукуруза грубая	15,6	46,7	0,035	12,	41,4
Листья ячменя	15,6	70,2	0,067	5,0	57,1
Стебли ячменя	13,5	36,4	0,040	7,3	26,2
Листья овса	11,3	49,4	0,035	3,9	38,1
Стебли овса	12,4	29,8	0,015	1,5	27,1
Листья риса	15,1	37,2	0,034	5,2	36,8
Стебли риса	30,0	33,5	0,048	4,7	53,1
Початки кукурузы	12,5	41,5	0,024	16,	33,9
Листья кукурузы	19,7	38,0	0,041	14,	41,5
Стебли кукурузы	14,1	36,9	0,032	11,	35,5
Сено	21,5	49,6	0,037	3,2	59,0

E.R. Ørskov и W. Shand (неопубликовано).

Символы как в таблице 10.1.

Наконец, должно быть отмечено, что возможны дальнейшие уточнения в предсказании продуктивного ответа рационов с высоким содержанием липидов или золы (типа животных экскретов). Это может быть достигнуто путем прослеживания за исчезновением определенного органического вещества или ферментируемой энергии. Необходимо проявлять осторожность в случае, если растворимый материал будет включать труднопереваривамые фенольные смолы в обработанной щелочью соломе или в антимикробных веществах.

IВ. ПРОБЛЕМЫ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ АССОЦИАТИВНЫХ ЭФФЕКТОВ

Отрицательные ассоциативные эффекты, обсужденные в главе 3, приводят, главным образом, к ухудшению оптимальных условий для ферментации, при которых снижается скорость распада. Следовательно, величина индекса корма, установленная экспериментально, не может быть применена в практике кормления, когда не поддерживается максимальный целлюлолилиз. Такие ограничения должны изучаться, когда разрабатываются новые системы питания. Положение, что отрицательные ассоциативные эффекты в общем связаны с константой скорости, должно свидетельствовать, что подобраны оптимальные условия ферментации и поэтому корма используются с максимальной эффективностью.

IГ. ПРОБЛЕМЫ СКОРОСТИ ОТТОКА

Значительная точность прогноза, показанная в таблице 10.1, представленная высокими коэффициентами корреляции, объясняет почти 90% вариаций в потреблении кормов и все же ее можно значительно улучшить в некоторых образцах, измеряя скорость, с которой длинные частицы кормов разлагаются на малые частицы, и измеряя скорость фракционного оттока последних. Сложность измерения скорости оттока частиц была обсуждена недавно в работе Kennedy и Murphy (1988). Совместная информация относительно скорости фракционного оттока и скорости распада должна, по крайней мере теоретически, способствовать лучшей оценке грубых кормов и повышать способность животного извлекать максимальное количество ферментируемого материала при прохождении через пищеварительный тракт. (Ферментация в толстом кишечнике неразложенного, но потенциально переваримого материала, конечно, будет иметь тенденцию увеличивать фактическую эффективность использования кормов выше этой оценки). Однако, вероятны исключения при использовании различных систем питания, уровня кормления, вида животного (в частности, различия в объеме пищеварительного тракта) и т.д. Однако, как демонстрируется в таблице 10.1, учет характеристики кормов может давать весьма точные значения по предсказанию потребления.

II. МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ

Отметив, что три наиболее важные характеристики определяют энергетическую ценность корма — содержание растворимой фракции, содержание потенциально распадаемого материала и скорость распада, мы должны рассмотреть методы определения этих показателей.

IIА. РАСТВОРИМАЯ ФРАКЦИЯ

Она может быть определена разными методами, в частности, по растворимости в буфере, по потере растворимого материала из нейлоновых мешочков при вымывании и фиксации потерь малых частиц и, вероятно, наиболее применимый метод — определение этой фракции в клеточном содержимом и стенках клеток при обработке нейтральным детергентом (см. Van Soest, 1963).

IIБ. НЕРАСТВОРИМАЯ, НО РАСПАДАЕМАЯ ФРАКЦИЯ

Пока только биологические методы позволяют адекватно определить этот параметр. Вместе с растворимой фракцией он включается в асимптоту в уравнении, данном в начале этой главы. Он может быть определен длительной инкубацией в нейлоновых мешочках в рубце, содержащих образцы испытуемого корма. Эта характеристика может также быть определена путем измерения образующихся газов в течение длительных инкубаций *in vitro* (Menke et al., 1979). Маловероятно, что химические методы могут давать требуемую информацию. Ramanzin et al. (1986) и Reid (1988) показали, что ни содержание клетчатки, определяемое различными методами, ни даже содержание лигнина тесно не коррелировало с потенциальной степенью переваривания. Здесь имеет значение строение стенки растительной клетки и содержание лигнина. Предварительные исследования подтверждают, что успех может быть основан на калибровке данных анализа околоинфракрасной спектрометрии против данных, полученных при культивировании нейлоновых мешочков в рубце (I. Murray, не опубликовано).

IIB. КОНСТАНТА СКОРОСТИ РАСПАДА

Этот параметр без сомнения является наиболее трудно определяемым, тем не менее, его важность явно демонстрировалась в главе 8 и в таблицах 8.2 и 10.1. Он может быть определен путем культивирования нейлоновых мешочков испытуемого материала в рубце через интервалы времени и может, возможно, также быть измерен путем инкубации *in vitro*. Приблизительная константа скорости могла бы, возможно, даже быть получена из серии инкубаций, при использовании целлюлозолитических ферментов в сочетании с определением продукции газов (Menke et al.,1979).

В заключение следует указать, что те измерения, которые указаны выше, являются гораздо менее дорогими для выполнения, чем основанные на непрямой калориметрии, к тому же их способность предсказать потребление и связанную с ним скорость роста намного выше.

III. ПОТРЕБНОСТИ ЖИВОТНЫХ

Разработанные методы определения потребностей в белке для жвачных животных позволяют делать это более точно, чем прежде (Ørskov, 1982). Естественно требуются и более точные методы определения потребности в энергии. Пока еще недостаточно информации относительно метаболической способности животных, их способности производства молока разного состава и их способности давать привесы в зависимости от степени упитанности. Кроме того, необходимо знать, какой тип питания должен применяться для удовлетворения полной потребности или использования максимального потенциала и в каком желательном соотношении. Это может обеспечить проявление максимальной потенциальной метаболической активности, вследствие учета тех ограничений, которые зависят от качества и цены имеющихся кормов. Например, ягнята могут иметь одинаковый вес в возрасте как 3, так и 12 месяцев. Высококачественное питание с высоким значением индекса корма является необходимым при условии достижения убойного веса к 3 месяцам. Другая стратегия применяется для откорма ягнят при достижении убойного веса к 1 году. Последний случай, очевидно, намного менее эффективен с точки зрения использования энергии, так как в четыре раза будет расходоваться больше энергии просто для поддержания, тем не менее это может быть рентабельным, так как может быть достигнуто с более дешевыми кормами.

В главе 8 ссылка была сделана на большие различия между животными по времени задержки корма в рубце и, следовательно, по эффективности использования грубых кормов. Работы Mould et al. (1982) в Бангладеше и Ørskov et al. (1988) ясно показали, что рогатый скот может значительно различаться по способности использовать низкокачественный корм, и что такие корма имеют большие различия. Поэтому возможно селекционировать животных с целью соответствия их качеству кормов, которые является доступными в местном масштабе для жвачного животного. Одновременно возможно подбирать такие источники кормов, которые более точно соответствуют потребностям животных и способности их использовать (см. Tuah et al., 1986).

Возможна манипуляция жировыми запасами, зная о том, что сохраненный жир может использоваться в качестве источника энергии при отложении белка (Fattet et al., 1984). Все это ставит перед исследователями в области энергетического питания жвачных животных новые задачи. Должна быть исследована энергетика использования жира для отложения белка. Этот вопрос особенно уместен при колебаниях кормления, так как кормовым белком можно управлять так, что животные будут прибавлять в весе за счет нежировой ткани, несмотря на отрицательный энергетический баланс. Затраты на формирование жировых запасов в сравнении с другими формами сохранения энергии кормов, также должны быть изучены. В некоторых странах жвачные животные могут потреблять большие количества корма, при его достатке и хорошем качестве, и откладывать жир, который может впоследствии использоваться для роста, работы, беременности и лактации.

Таким образом, возможность управления жировыми запасами, подобно другим источникам энергии, и отбор животных в соответствии с имеющимися кормовыми ресурсами, открывают простор для селекционеров, а также для тех, кто занимается питанием животных. Кроме того, эти вопросы уместны любому, кто заинтересован в максимальном использовании возобновляемых ресурсов. Жвачные животные устроены уникально, поскольку имеют возможность использовать низкокачественные волокнистые ресурсы растительного мира и оказывать многие услуги человечеству в виде необходимой для жизни продукции.

ССЫЛКИ

Fattet, I., Hovell, F.D. de B., Ørskov, E.R., Kyle, D.J. & Smart, R.I. (1984) Undernutrition in sheep. The effect of supplementation on protein accretion *Brit. J. Nutr*. 52, 561-574

Kennedy, P.M. & Murphy, M.R. (1988) The nutritional implications of differential passage of particles through the ruminant alimentary tract *Nutr. Res. Rev*. 1, 189-208

McDonald, I. (1981) A revised model for the estimation of protein degradability in the rumen *J. agric. Sci., Camb*. 96, 251-252

Menke, K.H., Raab, L., Salenski, A., Steingass, H., Fritz, D. & Schneider, W. (1979) The estimation of the digestibility and metabolizable energy content of ruminant feedingstuffs from the gas production when they are incubated with rumen liquor in vitro *J. agric. Sci., Camb*. 93, 217-222

Mould, F.L., Saadullah, M., Haque, M., Davis, C, Dolberg, F. & Ørskov, E.R. (1982) Investigation of some of the physiological factors influencing intake and digestion of rice straw by native cattle of Bangladesh *Trop. Anim. Prod*. 7, 174-181

Ørskov, E.R. (1982*) Protein Nutrition in Ruminants* Academic Press, London

Ørskov, E.R. (1989) Recent advances in evaluation of roughages as feeds for ruminants In Farrell, D.J. (Ed.) *Advances in Animal Nutrition* pp 102-108 University of New England Printery, Armidale

Ørskov, E.R., Ojwang, I. & Reid, G.W. (1988) A study on consistency of differences between cows in rumen outflow rate of fibrous particles and other substrates and consequences for digestibility and intake of roughages *Anim. Prod*. 47, 45-51

Ramanzin, M., Ørskov, E.R. & Tuah, A.K. (1986) Rumen degradation of straw. 2. Botanical fractions of straw from two barley cultivars *Anim. Prod*. 43, 271-278

Reid, G.W., Ørskov, E.R. & Kay, M. (1988) A note on the effect of variety, type of straw and ammonia treatment on digestibility and on growth rate in steers *Anim. Prod.* 47, 157-160

Tuah, A.K., Lufadeju, E. & Ørskov, E.R. (1986) Rumen degradation of straw. 1. Untreated and ammonia-treated barley, oat and wheat straw varieties and triticale straw *Anim. Prod*. 43, 261-269

Van Soest, P.J. (1963) The use of detergents in the analysis of fibrous feeds. 11. A rapid method for the determination of fibre and lignin *J. Assoc. Off. agric. Chem*. 46, 829-835