

УДК 636.2.034; 577.1; 612.64

## ВЛИЯНИЕ СПЕКТРА МЕТАБОЛИТОВ-ПРЕДШЕСТВЕННИКОВ НА БИОСИНТЕЗ КОМПОНЕНТОВ МОЛОКА У КОРОВ

**А. И. ДЕНЬКИН**

*ВНИИ физиологии, биохимии и питания животных  
г. Боровск, Калужская обл., Российская Федерация, 249013*

**В. О. ЛЕМЕШЕВСКИЙ**

*УО «Международный государственный экологический институт им. А. Д. Сахарова»  
Белорусского государственного университета  
г. Минск, Республика Беларусь, 220070*

**А. А. КУРЕПИН**

*РУП «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по животноводству»,  
г. Жодино, Республика Беларусь, 222163*

*(Поступила в редакцию 30.01.2018)*

*На основе стехиометрии и термохимических характеристик реакций биосинтеза вычислены затраты энергии на конечных этапах биосинтеза важнейших компонентов молока (лактозы, белка и жира). Показано, что затраты энергии при биосинтезе жирных кислот триглицеридов молока зависят от спектра использованных предшественников. Высказано предположение, что снижение энергетической эффективности синтеза компонентов молока с ростом молочной продуктивности объясняется аналогичными механизмами. Возможно, при этом возрастают и энергетические затраты на поддержание гомеостаза.*

**Ключевые слова:** *метаболиты предшественники, энергия удоя, артерио-венозная разница, биосинтез молока, лактоза, глицерин, молочный жир.*

*On the basis of stoichiometry and thermochemical characteristics of biosynthetic reactions, we have calculated energy expenditure at the final stages of biosynthesis of the most important components of milk (lactose, protein and fat). We have shown that energy expenditure during the biosynthesis of fatty acids of milk triglycerides depends on the spectrum of the precursors used. We suggest that decrease in energy efficiency of milk components synthesis with an increase in milk production is explained by similar mechanisms. Perhaps, at the same time, the energy costs of maintaining homeostasis also increase.*

**Keywords:** *metabolites-predecessors, energy of milk yield, arterio-venous difference, milk biosynthesis, lactose, glycerin, milk fat.*

**Введение.** Интенсификация животноводства в условиях техногенного пресса заставляет ученых искать все новые пути повышения молочной продуктивности сельскохозяйственных животных. К настоящему времени накоплено еще очень мало данных о механизмах влияния факторов питания на функциональную активность молочной железы, что сдерживает разработку эффективных способов стимуляции молокообразования. Одна из причин дефицита знаний о факторах, лимитирующих биосинтез компонентов молока, состоит в том, что лишь в немногих работах исследование артериовенозного баланса субстратов в молочной железе сопровождалось прямой регистрацией ее кровоснабжения.

**Анализ источников.** Для совершенствования систем питания и разработки способов влияния на процессы биосинтеза компонентов молока в организме лактирующих коров необходимо углубление знаний о потоках метаболитов на уровне как всего организма [1, 2, 3], так и важнейших тканей и органов, особенно молочной железы. Это касается как субстратов-предшественников веществ молока, так и метаболитов – источников энергии для биосинтеза [5–7, 11–13].

Вероятно, что для повышения эффективности использования корма, особенно при высокой продуктивности, целесообразно обеспечивать организм веществами, требующими меньших затрат энергии на их трансформацию в процессе использования. Соответственно, при этом возможно снижение затрат энергии – доминирующего по дефицитности компонента при кормлении высокопродуктивных коров. Одновременно имеет значение и снижение затрат на поддержание гомеостаза организма. Учитывая большой объем использования коровами питательных веществ, эти затраты могут быть весьма существенными [11].

В описываемых исследованиях ставилась цель – определить величину затрат энергии в молочной железе на конечных этапах биосинтеза компонентов молока на фоне общих затрат

энергии в организме коров. Для этого на основе стехиометрии реакций биосинтеза важнейших по массе и содержанию энергии веществ молока – жира, белка и лактозы – нужно было провести теоретический расчет потребности в АТФ для биосинтеза этих компонентов и теплообразования при синтезе единицы АТФ и ее использовании [5, 7, 8, 9, 11]. Итоговая величина, очевидно, будет несколько ниже фактических общих затрат энергии в молочной железе (теплообразования), так как расчет затрат АТФ касается лишь конечных стадий биосинтеза макрокомпонентов молока.

С использованием этой исходной теоретической базы на примере ацетата прослежена судьба этого метаболита от всасывания из пищеварительного тракта до поглощения молочной железой из крови и использования для синтеза жирных кислот жира молока и генерации АТФ и тепла в клетках молочной железы. Последний аспект работы выполнен с учетом результатов расчета образования и расхода в организме основных (по массе и валовому содержанию энергии) субстратов на энергетические нужды всего организма.

**Материал и методика исследований.** Опыты проведены на трех коровах-первотелках на 2–3-м месяцах лактации. Живая масса коров в среднем равнялась 360 кг. Животные имели фистулы рубца и двенадцатиперстной кишки, через которые отбирали пробы содержимого рубца и химуса, поступающего из сложного желудка в кишечник. Для взятия проб крови выводили под кожу на «лодочку» сонную артерию. Измерение объемного кровотока через половину молочной железы выполнено сотрудниками лаборатории физиологии и биохимии лактации с помощью ультразвукового флоуметра, датчик которого был наложен на одну из наружных срамных артерий. Общий кровоток через молочную железу принимали равным удвоенной величине кровотока через половину вымени.

Содержание животных было привязным, без прогулок. Кормление было трехкратным равными долями в 8, 13 и 20 часов. Учет остатков корма проводили ежесуточно. Поение было из автопоилок. Доение двукратное. Удой учитывали ежедневно, пробы молока для анализа отбирали по плану. Удой оперированных коров во время опыта составлял 9–17 кг.

В предварительном и опытных периодах животные получали одинаковый рацион, в который входили сено, злаково-бобовый силос и комбикорм, состоявший из 45 % ячменя, 20 – пшеницы, 12 – овса, 20 – подсолнечникового шрота, 1 – поваренной соли, 1 – трикальцийфосфата и 1 % – премикса (табл. 1).

Таблица 1. Рацион коров

Корма и показатели питательности	Количество
Состав рациона	
Сено злаковое, кг	3,8
Силос из злаково-бобовых многолетних трав, кг	20,0
Комбикорм, кг	6,0
В рационе содержится:	
Сухое вещество, кг	13,9
Обменная энергия, МДж	121
Сырой протеин, г	1806
в том числе:	
распадающийся, г	1250
нераспадающийся, г	556
Целлюлоза, г	2171
Гемицеллюлоза, г	2742
Лигнин, г	913
Крахмал, г	2540
Сахара, г	450
Сырой жир, г	387
Фонд доступных субстратов:	
Уксусная кислота (ацетат), г	3135
Пропионовая кислота (пропионат), г	1090
Масляная кислота (бутират), г	570
Сумма аминокислот, г	1090
Сумма ВЖК, г	325
Глюкоза, г	682
Молочная кислота, г	320

В опытные периоды, кроме дачи основного рациона, коровам дополнительно ежесуточно инфузирвали через фистулы в пищеварительный тракт растворы питательных веществ (субстратов) в следующих вариантах:

1) смесь 250 г ацетата калия и 365 г ацетата натрия тригидрата – в рубец; 2) 300 г пропионовой кислоты в смеси с буферным раствором – в рубец; 3) 370 г глюкозы – в двенадцатиперстную кишку; 4) 250 г казеината натрия – в двенадцатиперстную кишку; 5) смесь 250 г казеината натрия и 200 г пропионовой кислоты.

Инфузию проводили в течение пяти дней подряд равномерно с 8-00 до 20-00. За час вводили 1 литр раствора. Вводимые за сутки субстраты в каждом варианте содержали около 4,5 МДж валовой энергии. В последний день каждого периода в 7, 11 и 16 ч методом пункции брали пробы крови из сонной артерии и молочной вены.

Использование энергии и питательных веществ основного рациона определяли в обменном опыте в контрольном периоде, который был по порядку третьим после периодов с введением ацетата и пропионовой кислоты. Общий расход энергии в организме коров измеряли методом непрямой калориметрии традиционным масочным методом [10]. Химический анализ образцов газа проводили с помощью аппарата Холдена. Калорийность проб кормов, молока, кала и мочи проводили с помощью адиабатического калориметра.

**Результаты исследований и их обсуждение.** Потребление коровами обменной энергии с кормом колебалось от 90 до 120 МДж/сут. Использование коровами энергии корма в расчете на голову представлено в табл. 2. Данные об образовании за счет переваренных веществ основного рациона важнейших субстратов представлены в табл. 1. Определение фонда субстратов проводилось на основе данных о составе рациона, переваривании питательных веществ в сложном желудке и кишечнике, соотношении образовавшихся в рубце ЛЖК в сочетании и показателями газоэнергетического обмена и обмена азота. Как видно из материалов таблицы, доминирующим по массе субстратом являлся ацетат.

Таблица 2. Обмен энергии у коров при потреблении основного рациона

Показатели	МДж/сут
Обменная энергия потребленных кормов	90–120
Энергия мочи	7,3±0,9
Теплопродукция	52,4±1,0
Энергия удоя	40,8±5,9

В табл. 3 представлены результаты расчета использования (окисления) отдельных субстратов в энергетическом обмене.

Таблица 3. Использование субстратов в энергетическом обмене коров, г/сут

Период опыта	Азотсодержащие вещества	Ацетат	Глюкоза	ВЖК и кетоновые тела
Контрольный	427	1546	327	113
Инфузия ацетата	376	1420	278	565
Инфузия пропионовой кислоты	278	1461	310	500
Инфузия глюкозы	350	1509	366	663
Инфузия казеина	444	1811	304	371
Инфузия казеина и пропионовой кислоты	448	1790	354	458

При инфузии субстратов в пищеварительный тракт наиболее существенным было уменьшение по сравнению с контролем выделения азота с мочой при введении «чисто» энергетических субстратов (ацетата, пропионовой кислоты, глюкозы). Вероятно, что причиной этого было уменьшение использования для генерации энергии азотсодержащих субстратов. При введении растворов с казеином выделение азота с мочой, напротив, увеличивалось.

Для калькуляции расхода энергии в молочной железе при синтезе лактозы, белка и жира молока и, следовательно, единицы молока любого состава, были проанализированы на стехиометрической основе конечные реакции биосинтеза важнейших компонентов молока с учетом затрат макроэргов АТФ [14, 15, 16]. Далее проводится обоснование использованного метода калькуляции. Отдельно анализируются подходы к определению затрат энергии при синтезе лактозы, белка и жира.

**Синтез лактозы.** Молекулярная масса лактозы равна 342 дальтон. При синтезе из двух молекул глюкозы и молекулы лактозы расходуются 2 молекулы АТФ. Отсюда следует, что на синтез 1 г лактозы расходуются 2 (моль АТФ) : 342 = 0,006 моль АТФ.

Образование и расходование АТФ при синтезе 1 г лактозы будет сопровождаться выделением тепла, количество которого определяется следующим расчетом: 25 ккал × 2 : 342 = 0,15 ккал = 0,61 кДж. Обоснованием такого расчета теплообразования при образовании и использовании АТФ являются следующие моменты. Средняя энергия макроэргической связи моля АТФ равна 10 ккал

(предполагаемый размах 8–12 ккал). Эффективность образования связи за счет энергии окисления близка к 40 % [5, 6]. Следовательно, суммарное теплообразование при образовании и расходовании моля АТФ близко к 10:  $40 \times 100 = 25$  ккал = 104,6 кДж. Эта величина теплообразования при синтезе и расходовании 1 моля АТФ будет использована в расчетах и далее.

Синтез белка. При расчете энергетических затрат на синтез белка исходили из следующего: 1) на синтез пептидной связи расходуется, по меньшей мере, 3 молекулы АТФ, 2) основной белок молока – казеин имеет молекулярную массу порядка 23000 дальтон [12], а средняя масса аминокислотного остатка белковой цепи близка к 120 дальтон [8].

Определяем, какое количество пептидных связей необходимо образовать при синтезе молекулы казеина и каковы затраты АТФ при этом: 23000 (молекулярная масса казеина): 120 – 1 = 191 связь. Далее рассчитываем количество АТФ, необходимое для синтеза 191 пептидной связи: 3 (молекулы АТФ)  $\times$  191 = 573 молекулы АТФ. Затраты АТФ на образование одного грамма казеина, соответственно, равны 573 : 23000 = 0,025 моль АТФ. При образовании и использовании такого количества АТФ образуется тепла: 25  $\times$  0,025 = 0,62 ккал = 2,62 кДж.

Синтез жира молока. Этот фрагмент расчетов является наиболее сложным и трудоемким, вследствие многокомпонентности и вариабельности системы. В качестве исходных параметров и допущений было взято следующее. Молочный жир на 97–98 % представлен триглицеридами, поэтому при составлении модели субстратных потоков достаточно в первом приближении учитывать предшественники лишь этой группы веществ. Почти 100 % общей массы жирных кислот в триглицеридах составляют кислоты: C<sub>4:0</sub>, C<sub>6:0</sub>, C<sub>8:0</sub>, C<sub>12:0</sub>, C<sub>14:0</sub>, C<sub>16:0</sub>, C<sub>16:1</sub>, C<sub>18:0</sub>, C<sub>18:1</sub>, C<sub>18:2</sub> и C<sub>18:3</sub>. Соотношение этих кислот в условиях традиционного нормированного кормления сравнительно постоянно. Около 50 % жирных кислот жира молока синтезируется в молочной железе, вторая половина поглощается из плазмы крови [14, 15]. Основными предшественниками достаточно определенных групп жирных кислот являются бета-гидроксибутират, ацетат, жирные кислоты триглицеридов и НЭЖК плазмы крови. Длинноцепочные жирные кислоты (C<sub>18</sub>) считаются используемыми непосредственно в неизменном виде. Предшественниками короткоцепочных кислот C<sub>4</sub>-C<sub>12</sub> являются ацетат и бета-гидроксибутират. Кислоты C<sub>12</sub>-C<sub>16</sub> могут иметь двойное происхождение – синтезироваться в железе и поступать из плазмы крови. Потребность в предшественниках может быть рассчитана стехиометрически по количеству жирных кислот, из них образующихся. Дополнительным и контрольным моментом являются фактические данные о соотношении поглощаемых из крови молочной железой веществ-предшественников жирных кислот. При использовании разработанного метода не было необходимости в идентификации кислот, предшественниками которых были ацетат и бета-гидроксибутират. Достаточно было знать, что последний дает около 8–10 % массы жирных кислот. Эта величина, судя по величинам артерио-венозной разницы по молочной железе для триглицеридов и бета-гидроксибутирата, приведенным в отчете лаборатории межтучного обмена ВНИИФБиП, близка к имевшей место в описываемых исследованиях.

Глицерин, необходимый для синтеза триглицеридов молока, частично происходит из поглощенных триглицеридов плазмы. Это количество поддается расчетному определению, исходя из величины артерио-венозной разницы триглицеридов и объемного кровотока. Данные о поглощении и использовании молочной железой свободного глицерина из плазмы крови очень скудны. Как показывают расчеты, основная масса глицерина должна быть образована из глюкозы. В связи с очень высокой (около 97 %) энергетической эффективностью процесса образования глицерина из глюкозы этими затратами можно пренебречь.

При синтезе жирных кислот из бета-гидроксибутирата и ацетата путем удлинения углеродной цепи на одно присоединяемое звено требуется 1 молекула АТФ и водород двух молекул НАДФ·Н<sub>2</sub>. При расчетах принято, что молекула бета-гидроксибутирата используется целиком. Необходимый при синтезе НАДФ·Н<sub>2</sub> образуется, в основном, при окислении глюкозы в пентозофосфатном шунте. При этом за счет одной полностью окисленной молекулы глюкозы образуется 12 молекул НАДФ·Н<sub>2</sub> [9]. Синтез молекулы триглицерида из глицерина и 3-х молекул жирных кислот требует расхода 7 молекул АТФ. Таким образом, суммарные затраты на синтез жира молока состоят из затрат на синтез части жирных кислот из ацетата и бета-гидроксибутирата и затрат на синтез триглицеридов из глицерина и жирных кислот.

Для получения ориентировочных количественных характеристик затрат энергии на конечном этапе синтеза молочного жира был разработан методический подход для проведения соответствующих расчетов. В результате установлено, что при синтезе жирных кислот из ацетата и бета-гидроксибутирата (в основном с короткой цепью и часть кислот с C<sub>16</sub>) на 1 г продукта

расходуется около 0,024 моль АТФ. Расход АТФ в расчете на 1 г синтезированных триглицеридов молока (фактически жира молока) близок 0,020 моль, т. е. меньше, так как половина (по массе) жирных кислот (в основном группа C<sub>18</sub>) поглощается из плазмы в готовом виде. Соответственно и расход НАДФ·Н<sub>2</sub> в расчете на 1 г триглицеридов в два раза меньше, чем на синтез 1 г короткоцепочных жирных кислот.

Сравнение затрат энергии на конечном этапе синтеза лактозы, казеина и (жира) триглицеридов молока проведено в табл. 4 и 5. По содержащимся в них данным видно, что наименьший абсолютный и относительный расход энергии на единицу массы продукта имеет место при синтезе лактозы, промежуточный – при синтезе жирных кислот и триглицеридов, максимальный – при синтезе казеина.

Таблица 4. Затраты энергии на конечном этапе синтеза компонентов молока (в расчете на 1 г)

Компонент	Расход АТФ, моль	Расход НАДФ·Н <sub>2</sub> , моль	Теплообразование при синтезе и использовании АТФ, кДж
Лактоза	0,006	–	0,61
Белок (казеин)	0,025	–	2,62
Жир молока (триглицериды в среднем)	0,020	0,023*	2,62
Синтезированные из ацетата и бета-гидроксипропионата жирные кислоты	0,024	0,046*	2,51

Примечание. Потери энергии в виде тепла при функционировании в пентозофосфатном шунте невелики (порядка 5,6 %) и в расчет не принимались.

Далее рассматриваются материалы по затратам энергии и использованию ацетата молочной железой коров в проведенной серии опытов. Анализ материалов проводился по описанной выше методике. В табл. 5 приведены материалы по величине суточного удоя и содержанию в нем основных компонентов молока. Инфузия ацетата обусловила увеличение объема синтеза молочного жира по сравнению с контролем в среднем на 94 г/сут. Инфузия только казеина и особенно казеина в сочетании с пропионатом увеличила массу синтезированного молочного белка, по-видимому, вследствие улучшения обеспечения процессов биосинтеза как аминокислотами, так и энергией, причем в «мягком» режиме. Примечательно, что при инфузии казеина + пропионата величина кровотока через молочную железу была максимальной из всех вариантов. Инфузия только глюкозы, напротив, негативно сказалась как на величине удоя, так и объеме синтеза молочного жира и белка. Предположительно, что это является следствием гомеостатических сдвигов как кровотока, так и вклада отдельных тканей в использование субстратов. Можно ожидать, что в этих изменениях ведущую роль играют гормоны.

Таблица 5. Молочная продуктивность коров при инфузии субстратов в пищеварительный тракт

Период опыта	Удой, кг/сут	Продукция компонентов молока, г/сут		
		молочный жир	белок	лактоза**
Контроль (без инфузии)	13,4±1,4	478±38	380±27	562
Инфузия ацетата	13,8±2,2	562±39	386±54	580
Инфузия пропионата	13,4±2,1	472±51	390±42	563
Инфузия глюкозы	11,2±1,4	399±18	343±18	470
Инфузия казеина	13,1±1,4	434±24	414±48	550
Инфузия казеина и пропионата	13,7±1,5	471±19	444±35	575

Примечание. Содержание лактозы принято равным 4,2 %.

В табл. 6 представлены материалы по затратам энергии на конечный этап синтеза компонентов молока. Суммарные затраты на образование веществ молока были максимальными при инфузии ацетата и минимальными – при инфузии глюкозы.

Таблица 6. Затраты энергии на конечный этап синтеза компонентов молока (теплообразование), кДж/сут

Период опыта	Молочный жир	Белок	Лактоза	Удой в целом
Контроль (без инфузии)	999	996	343	2338
Инфузия ацетата	1174	1011	354	2539
Инфузия пропионата	986	1122	344	2352
Инфузия глюкозы	834	899	287	2020
Инфузия казеина	907	1085	336	2328
Инфузия казеина и пропионата	984	1163	351	2498

Полученные материалы по содержанию ацетата в артериальной крови и крови молочной вены в сочетании с данными о кровотоке позволили определить массу ацетата, поглощаемого молочной железой из крови (табл. 7). Максимальный уровень ацетата в крови (1,55±0,03 ммоль/л) имел место при введении дополнительного количества ацетата в рубец.

В дополнение к описанным выше периодам опыта произвели в течение одного дня снижение уровня кормления коров путем исключения из рациона концентратов. При этом масса поглощаемого молочной железой ацетата снизилась вдвое, преимущественно за счет снижения кровотока. Артерио-венозная разница в это время была минимальной из всех случаев, но снижение ее было не столь существенным.

Таблица 7. Извлечение ацетата из крови молочной железой лактирующих коров

Период опыта	Объект анализа	Содержание ацетата, ммоль/л	Кровоток, л/мин	Извлечение, г/сут
Контроль (без инфузии)	Артериальная кровь	1,49±0,02		
	Кровь из молочной вены	0,69±0,03		
	Поглощение	0,80=0,048 г/л	5,98	413
Инфузия ацетата	Артериальная кровь	1,55±0,03		
	Кровь из молочной вены	0,73±0,02		
	Поглощение	0,82=0,049 г/л	6,06	428
Инфузия пропионата	Артериальная кровь	1,38±0,03		
	Кровь из молочной вены	0,62±0,03		
	Поглощение	0,76=0,046 г/л	6,86	454
Инфузия глюкозы	Артериальная кровь	1,39±0,02		
	Кровь из молочной вены	0,58±0,03		
	Поглощение	0,81=0,049 г/л	6,32	446
Инфузия казеина	Артериальная кровь	1,30±0,01		
	Кровь из молочной вены	0,54±0,02		
	Поглощение	0,76=0,046 г/л	6,62	438
Инфузия казеина и пропионата	Артериальная кровь	1,32±0,01		
	Кровь из молочной вены	0,55±0,01		
	Поглощение	0,77=0,046 г/л	7,26	481
Исходный уровень до снижения уровня кормления		-	5,10	-
В 1-й день исключения из рациона концентратов	Артериальная кровь	1,33±0,02		
	Кровь из молочной вены	0,62±0,03		
	Поглощение	0,71=0,043 г/л	3,62	224
Во 2-й день исключения из рациона концентратов	Артериальная кровь	1,38±0,02		
	Кровь из молочной вены	0,56±0,02		
	Поглощение	0,82=0,049 г/л	3,62	255

При статистической обработке всего массива данных о поглощении ацетата молочной железой выявлена достоверная положительная корреляция между концентрацией ацетата в артериальной крови и величиной артерио-венозной разницы ацетата, что свидетельствует о доминировании пассивного механизма транспорта ацетата из крови в ткани молочной железы.

Материалы об использовании молочной железой ацетата приведены в табл. 8 для пересчета от общей массы молочного жира в массу ацетата, использованного для синтеза жирных кислот молока (такие кислоты составляют около 41,2 % от их общей массы). Использовали коэффициент 0,72. Доля ацетата от поглощенного из крови количества, которая пошла на синтез жирных кислот липидов молока, колебалась от 64 до 95 %. Соответственно разницу между 100 % и этими величинами считали использованной на окисление.

Таблица 8. Использование ацетата в молочной железе

Период опыта	Поступление ацетата в кровь за счет корма, г/сут	Поглощение ацетата молочной железой, г/сут	Расход на синтез жира в железе, г/сут; доля от поглощения, %	Расход на окисление в железе, г/сут
Контроль (без инфузии)	2988	413	344 (83,3)	69
Инфузия ацетата	428	428	405 (95,0)	23
Инфузия пропионата	454	454	340 (74,9)	114
Инфузия глюкозы	446	446	287 (64,3)	159
Инфузия казеина	438	428	312 (71,9)	126
Инфузия казеина и пропионата	481	481	339 (70,4)	142

Примечание. Поступление ацетата рассчитано по результатам обменного опыта на основном рационе (табл. 1, 2 и 3).

Вышеизложенные материалы проиллюстрировали вариабельность энергетической эффективности синтеза компонентов молока в зависимости от спектра использованных субстратов.

Лабораторией энергетического питания за ряд лет был также получен большой массив экспериментальных данных по энергетическому обмену у коров разного уровня продуктивности. Путем статистического анализа материала более 80 обменных опытов оказалось возможным получить численную характеристику прироста затрат энергии (соответствует приросту общей

теплопродукции организма) на единицу прироста энергии молока [11]. Эти затраты включают в себя как теплоту, образовавшуюся при окислении органических веществ до этапа образования макроэргических связей (первичная теплота), так и теплоту, образовавшуюся после использования энергии макроэргических связей АТФ (вторичная теплота), для осуществления требующего затрат энергии биосинтеза и других процессов. Очевидно, что общий прирост затрат энергии происходит во всем организме, особенно в органах, обеспечивающих снабжение молочной железы предшественниками веществ молока (желудочно-кишечный тракт, печень, сердечно-сосудистая система).

Важно отметить, что величина прироста затрат энергии ниже при низкой молочной продуктивности и возрастает по мере ее роста. По сравнению с содержанием энергии в самом приросте удою, затраты на его образование составляют при невысокой продуктивности около 30 %, возрастая в изученном диапазоне до 58 %. Можно предполагать, что это связано с изменением спектра субстратов, использованных для синтеза веществ молока, и с возрастающими энергозатратами на сохранение гомеостаза организма. Примечательно, что отношение  $\Delta$  (общая теплопродукция в тканях) /  $\Delta$  (энергия удою) с ростом удою постепенно уменьшается в связи с тем, что доля затрат энергии на поддержание в общей теплопродукции становится все меньше.

**Закключение.** В результате проведенной работы были проанализированы на стехиометрической основе конечные этапы энергетического обеспечения биосинтеза основных компонентов молока. При этом установлено, что синтез в клетках секреторного эпителия молочной железы жирных кислот из ацетата и бета-гидроксипутирата путем удлинения углеродной цепи требует значительного расхода энергии в расчете на единицу массы продукта. Эти затраты приближаются к затратам при синтезе пептидных цепей, являющемся наиболее энергоемким.

Для калькуляции затрат макроэргических связей АТФ в процессах биосинтеза компонентов молока и теплообразования при ее генерации и использовании были разработаны соответствующие алгоритмы. В комплексе они позволяют прогнозировать базисные затраты энергии при биосинтезе молока любого состава. Однако фактические затраты энергии в молочной железе выше расчетных, которые не учитывают необходимости обеспечения ряда физиологических процессов, особенно поддержания ионных градиентов. Для большего приближения результатов прогноза к фактическим величинам в дальнейших исследованиях целесообразно использование дополнительных более специфичных показателей, в частности поглощения молочной железой кислорода. Это позволит оценить объем окисления органических веществ в тканях железы.

В исследованиях была также дана количественная оценка генерации доминирующего энергетического метаболита у жвачных – ацетата за счет питательных веществ корма, прослежено его поглощение молочной железой из крови при варьировании условий питания и на основе проведенных разработок оценена доля ацетата, использованная для синтеза жирных кислот молока. Дополнительное введение ацетата обеспечило увеличение синтеза молочного жира.

Установленные различия в затрате энергии при синтезе веществ молока из разных предшественников позволяют предположить значение этого факта в механизме роста затрат энергии при синтезе дополнительного количества молока и при росте уровня кормления.

В целом проведенные исследования являются частью работы по созданию более совершенной системы питания жвачных животных, базирующейся на учете обеспеченности организма важнейшими субстратами. Работы в этом направлении постоянно ведутся в скандинавских странах и США. Без сомнения, это направление можно считать прогрессивным и многообещающим в плане повышения эффективности использования кормов, сохранения здоровья коров и продления сроков их хозяйственного использования за счет оптимизации кормления.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алиев, А. Обмен липидов / А. Алиев, В. Димов // Обмен веществ у жвачных животных. – М., 1997. – С. 161–231.
2. Дегли, С. Метаболические пути / С. Дегли, Д. Никольсон. – М.: Мир, 1973. – 310 с.
3. Досон, Р. Справочник биохимика / Р. Досон, Д. Эллиот, У. Эллиот, К. Джонс. – М.: Мир, 1991. – 544 с.
4. Ершов, Ю. А. Кинетика и термодинамика биохимических и физиологических процессов / Ю. А. Ершов, Н. Н. Мушкамбаров. – М.: Медицина, 1990. – 210 с.
5. Иванов, К. П. Основы энергетики организма: теоретические и практические аспекты. Т. 1 Общая энергетика, теплообмен и терморегуляция / К. П. Иванов. – Л.: Наука : Ленингр. отд-ние, 1990. – 307 с.
6. Иванов, К. П. Основы энергетики организма: теоретические и практические аспекты. Т. 2 Биологическое окисление и его обеспечение кислородом / К. П. Иванов. – СПб.: Наука, 1993. – 270 с.
7. Котык, А. Мембранный транспорт / А. Котык, А. Яначек. – М.: Мир, 1980. – 341 с.
8. Ленинджер, А. Биохимия / А. Ленинджер. – М.: Мир, 1976. – 960 с.
9. Малер, Г. Основы биологической химии / Г. Малер, Ю. Кордес. – М.: Мир, 1970. – 568 с.
10. Изучение обмена энергии и энергетического питания у сельскохозяйственных животных : методические указания

/ Е. А. Надаляк [и др.]. – Боровск, 1986. – 58 с.

11. Решетов, В. Б. Энергетический обмен у коров в связи с физиологическим состоянием и условиями питания: дисс. ... д-ра биол. наук / В. Б. Решетов. – Боровск, 1998. – 441 с.

12. Сапунов, М. И. Параметры, характеризующие развитие молочной железы и ее функциональную активность. Сельскохозяйственные животные. Физиологические и биохимические параметры организма / М. И. Сапунов, Г. Г. Черепанов. – Боровск, 2002. – С. 170–182.

13. Трошин, А. С. Распределение веществ между клеткой и средой / А. С. Трошин. – Л.: Наука. 1985, 192 с.

14. Bauman, D.E., Brown, R.E., Davis, C.L. Pathways of fatty acid synthesis and reducing equivalent generation in mammary gland of rat, sow, and cow. In: Arch. of biochem. and biophys. 1970, N 140, P. 237-244.

15. Christie, W.W. The biosynthesis of milk lipids. In: Food Science and Technology. Present status and future direction. 1983, N 5, P. 261-272.

16. Scott, R.A., Beuman, D.E., Clark, J.H. Cellular gluconeogenesis by lactating bovine mammary tissue. In: J. Dairy Sci. 1976, N 59, P. 50-56.