

# MEDYCYNĄ WETERYNARYJNĄ

ORGAN POLSKIEGO TOWARZYSTWA NAUK WETERYNARYJNYCH

CZASOPISMO POSWIĘCONE NAUCIE I PRAKTYCE WETERYNARYJNEJ  
ZAŁOŻONE W 1945 R. PRZEZ WYDZIAŁ WETERYNARYJNY W LUBLINIE

REDAKCJA: Redaktor naczelny: Prof. Dr T. Żuliński (Lublin), zastępcy redaktora naczelnego: Prof. Dr H. Szwejkowski (Warszawa), Prof. Dr G. Staśkiewicz (Lublin), Redaktor naukowy: Prof. Dr E. Prost (Lublin), Członkowie Komitetu Redakcyjnego: Prof. Dr B. Gancarz (Wrocław), Dr K. Morawski (Piaseczno), Dr Z. Wojtatowicz (Warszawa).

WSPÓŁPRACOWNIKOM, AUTOROM I CZYTELNIKOM NASZEGO CZASOPISMA  
WIELE SERDECZNYCH ŻYCZEŃ Z NOWYM ROKIEM 1966

składa  
REDAKCJA

## FIZJOLOGIA I FIZJOPATOLOGIA

MARIAN PYTASZ  
Lublin

### Synteza i wchłanianie substancji pokarmowych w żwaczu

Podczas gdy w procesach rozkładu na plan pierwszy wysuwają się zjawiska związane z rozkładem celulozy, to w procesach syntezy najważniejsze wydaje się tworzenie aminokwasów, a z nich białek, oraz witamin. Sprawa wykorzystywania azotowych substancji niebiałkowych przez przeżuwacze znana jest od 3/4 wieku. Od dawna jest też wiadomo, że asymilacja białka odbywa się dzięki drobnoustrojom żyjącym w żwaczu (*Weiske, Zuntz, Hageman*). Problem ten od końca XIX wieku do chwili obecnej jest stale i coraz intensywniej badany. Nasilenie badań wyraźnie wzrosło po drugiej wojnie światowej i ilość publikacji dotyczących zastępowania w żywieniu zwierząt pewnej ilości białek azotem niebiałkowym staje się coraz większa. Wystarczy wspomnieć, że do połowy 1963 r. opublikowano na ten temat ponad 1500 prac (*Stengel — 31*). Z tej ilości przeszło 1300 prac, a więc ok. 84% przypada na ostatnie dwudziestolecie. Dynamikę badań w tym zakresie ilustruje ryc. 1.

Produktami wyjściowymi dla syntezy białek w żwaczu mogą być albo aminokwasy, albo — jak to się dzieje częściej — amoniak. Zależnie od tego drobnoustroje żwacza możemy podzielić na 3 zasadnicze grupy (10):

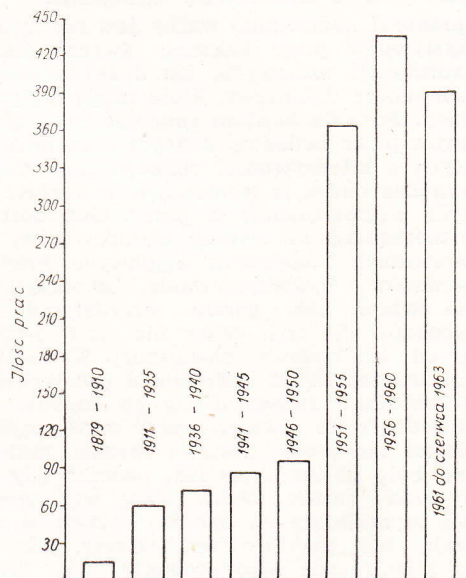
1) Szczepy, które budują własne białko z amoniaku, zaś bardzo słabo albo wcale nie wykorzystują aminokwasów. Do nich należy np. *Eubacterium ruminantium* GA 195.

2) Szczepy, które dobrze wykorzystują aminokwasy, a bardzo słabo albo wcale nie potrafią zużytkowywać amoniaku, jak np. *Succinivibrio dextrinosolvens*.

3) Szczepy wykorzystujące zarówno azot amoniaku, jak i aminokwasów.

Przykładem wykorzystywania różnych źródeł azotu przez bakterie żwacza jest tabela 1 (5, 6). Warto przy tym zwrócić uwagę, że ważne szczepy celulozyczne, jak np. *Ruminococcus albus* lub *Ruminococcus flavefaciens* wykazują specyficzne zapotrzebowanie przede wszystkim na azot amoniaku, ztracając w dużej mierze zdolność wykorzystywania azotu aminokwasów. Jeśli przypatrujemy się jednak całej mieszanej populacji drobnoustrojów żwacza, to widać, że jest ona w stanie doskonale wykorzystywać azot znajdu-

jący się w treści żwacza w dowolnej postaci — białek, aminokwasów, soli amonowych, lub innych azotowych substancji niebiałkowych (22, 23, 24). Według wielu autorów większość azotu wykorzysty-



Ryc. 1. Ilość prac publikowanych w poszczególnych okresach na temat żywienia przeżuwaczy azotem niebiałkowym.

wanego przez przeżuwacze musi przejść przez organizm drobnoustrojów, a dopiero po tym pełnowartościowe białko ich ciała jest trawione w trawieńcu i jelicie cienkim. Pogląd ten wydają się podważać wyniki doświadczeń opublikowanych w 1965 r., w których wykazano pojawienie się znakowanego azotu ( $N^{15}$ ) z podanego doustnie dwuwęglanu amonu z  $N^{15}$  w kazeinie mleka, już po ok. 30 min (*Mielke — 28*). Gdyby azot soli amonowych ze żwacza musiał być najpierw przetworzony w białko drobnoustrojów a te po tym miały być trawione, tak szybka inkorporacja azotu radioaktywnego w białko mleka nie byłaby możliwa.

Tab. 1. Wykorzystanie amoniaku i aminokwasów (znakowanych  $C^{14}$ ) przez poszczególne szczepy bakteryjne wyizolowane z treści żwacza (wg Bryanta i Robinsona)

Rodzaj bakterii	Szczep	Wykorzystywanie	
		Amoniaku	Aminokwasów
<i>Selenomonas ruminantium</i>	Ga 192	0,1	8,5
<i>Succinovibrio dextrinosolvens</i>	24	0,0	8,2
<i>Eubacterium ruminantium</i>	Ga 195	1,0	0,5
<i>Ruminococcus flavefaciens</i>	C 94	2,0	0,9
<i>Bacteroides ruminicola</i>	23	0,0	0,8
<i>Bacteroides ruminicola</i>	85	0,0	0,9

$NH_3$  oznaczany w molach amoniaku zużytego do wytworzenia azotu wytrącanego kwasem trójchlorooctowym.  $C^{14}$  wyrażony w % węgla radioaktywnego znajdującego się we frakcji wytrącalnej kwasem trójchlorooctowym w stosunku do całego  $C^{14}$ .

Nie jest dotąd wyjaśniona rola pierwotniaków w zaopatrywaniu przeżuwaczy w pełnowartościowe białko. Wydaje się, że pierwotniaki pokrywają swoje zapotrzebowanie azotowe raczej z białek karmy, być może trawia ła ciała bakteryjne i innych mniejszych jednokomórkowców. Problem, czy potrafią one wykorzystywać dla syntezy własnych białek niebiałkowe substancje azotowe nie został do dziś rozstrzygnięty; nie są one w stanie wbudować np. radioaktywnej siarki we własne ciała, w przeciwieństwie do bakterii (Block i wsp., Müller i wsp., Kleiber i wsp., Virtanen i Land — za 10), które potrafią zresztą syntetyzować aminokwasy egzogenne.

Dla praktyki hodowlanej ważny jest nie tylko fakt wykorzystywania przez bakterie żwacza niebiałkowych substancji azotowych, ale duże znaczenie ma także znajomość czynników, które mogą wpływać na te procesy. Pozwala bowiem zmieniać je w kierunku pożądanym przez hodowcę. Jednym z czynników decydujących o intensywności rozwoju flory bakteryjnej i syntezy białek w żwaczu jest zawartość łatwostrawnych węglowodanów w paszy. One dostarczają energii niezbędnej dla syntezy aminokwasów, a także odpowiednich fragmentów węglowych. Przy braku węglowodanów wykorzystywanie amoniaku przez bakterie żwacza jest gorsze. Przydatność różnych węglowodanów dla tych celów nie jest jednakowa i zależy od ich budowy chemicznej. W doświadczeniach na owcach Lewis i McDonald (19) wykazali, że ubytek amoniaku zwiększał się po dodaniu węglowodanów do treści żwacza, przy czym najbardziej przyspieszał ten proces lewan i skrobia, mniej skutecznymi były glikoza i ksylan, podczas gdy wpływ celulozy był bardzo słaby. Poza węglowodanami działaniem stymulujące na syntezę białek w żwaczu wywierają też niektóre aminokwasy, jak walina, leucyna i izoleucyna albo produkty ich przemian. Podobnie wpływa też dodatek pewnej ilości lotnych kwasów tłuszczowych.

Nie ulega wątpliwości, że poza innymi czynnikami, decydujący wpływ na intensywność bakteryjnej syntezy białek ma gęstość populacji drobnoustrojów. Ponieważ większość żyjących w żwaczu bakterii zaciepiona jest na stałych cząsteczkach pokarmowych (Orth i Kaufman — za 10), szybkość przechodzenia treści przez żwacz będzie wpływała na gęstość populacji bakteryjnej. Im pokarm krócej przebywa w żwaczu, tym gęstość populacji jest mniejsza, a wykorzystywanie niebiałkowych substancji azotowych gorsze. Taki efekt będą dawały wszystkie czynniki przyspieszające przechodzenie treści przez żwacz.

Na zakończenie tych pobieżnych rozważań na temat syntezy białek w żwaczu u przeżuwaczy, wypadałoby

jeszcze zastanowić się nad praktycznym dla hodowcy znaczeniem znajomości tych procesów. Istotny jest przy tym nie tylko problem najekonomiczniejszego wykorzystania białek paszy, ale także, a może przede wszystkim, zastąpienie białek niebiałkowymi substancjami azotowymi.

Nie jest możliwe zastąpienie dowolnie dużych ilości azotu białkowego azotem soli nieorganicznych lub organicznych, z uwagi na niekorzystne ich działanie na organizm zwierzęcia. Niemniej zaoszczędzone na tej drodze ilości białka mają istotne gospodarcze znaczenie i problem ten nie budzi dziś żadnej wątpliwości. Świadczy o tym nie tylko ilość publikowanych w związku z tym prac, ale jeszcze lepiej uwypukla to liczba 100 000 ton mocznika dodawanego do paszy w samych tylko Stanach Zjednoczonych AP (Stangel — 31). Ta ilość w bardzo orientacyjnym przeliczeniu na azot białek odpowiada mniej więcej 300 000 ton czystego białka, co daje ok. 1 500 000 ton mięsa, uzyskanego z substancji produkowanej syntetycznie. Autor zakłada przy tym, że ilość mocznika stosowana w żywieniu przeżuwaczy będzie w dalszym ciągu szybko wzrastała. Podane liczby godne są uwagi.

Zgodnie z doświadczeniem wielu autorów ok. 1/3 całego zapotrzebowania białkowego można pokryć azotem mocznika przy żywieniu zwierząt opasowych, jak wykazał to Brügemann i wsp. (4) w doświadczeniach przeprowadzonych na 80 młodych buhajach. Co do stosowania mocznika u krów mlecznych, to wyniki nie są, jak dotąd, tak jednoznaczne i zachęcające (11, 32, 33). Wprowadzie Tangel podawał bydłu opasowemu i mlecznemu po 100—150 g, a owcom po 10—15 g mocznika dziennie, bez szkodliwego wpływu ani na produkcję mleka, ani na ilość i jakość wytwarzanej wełny (32), to jednak według innych autorów liczby podane przez Tangla wydają się zbyt wysokie. Wg Tkaczewa ilość mocznika podawanego bydłu nie powinna przekraczać 20 g na dobę z uwagi na jego toksyczne działanie (33). Wyniki jak widać są dość rozbieżne. Nie jest również zgodna ocena co do wpływu mocznika na organizm zwierzęcia. Feliński i Felińska piszą o jego wpływie na motorykę przewodu pokarmowego, o zmniejszeniu współczynnika strawności różnych składników paszy o 3—16% (13), podczas gdy wg Chomyszyna współczynnik strawności rośnie (9). Obecnie wykonywanych jest cały szereg prac nad zmniejszeniem toksyczności mocznika i umożliwieniem w ten sposób dodawania większych jego ilości do paszy. Głównym problemem do rozwiązania jest zmniejszenie szybkości rozkładu mocznika w żwaczu, przez to zmniejszenie toksycznego działania dużych ilości wytwarzanego w czasie rozkładu amoniaku oraz lepsze wykorzystywanie azotu mocznikowego i zmniejszenie strat azotu wydalanego w moczu. Andreć próbował rozwiązać ten problem przez przygotowanie mocznika w postaci granulowanej razem ze skrobią. Dodatek tego węglowodanu nie tylko zmniejszył szybkość rozkładu mocznika, ale także poprawiał jego wykorzystywanie dzięki przyspieszeniu wzrostu flory bakteryjnej. Dzieje się tak też dlatego, że uwalnianie się mocznika z przygotowanych granulek jest wolne, co wykazano w doświadczeniach *in vitro* jak i *in vivo* (1). Przygotowany w opisany sposób mocznik podawano bez żadnych objawów toksycznych w bardzo dużych ilościach w krótkich odstępach czasu. Poza mocznikiem stosuje się też inne związki azotowe, np. kreatynę, biuret, sole amonowe (węglan amonu, czy kwaśny węglan amonu). Niektóre z tych substancji są nawet lepiej wykorzystywane niż mocznik (kreatyna, biuret), choć zdania co do tego nie są zgodne (8, 17, 26). Na marginesie warto jeszcze zwrócić uwagę na doświadczenia Landisa (18) i Mc Naughta (27), w których autorzy ci stwierdzili, że własne białko bakterii, wyprodukowane między innymi z azotu mocznikowego, jest bardziej zbliżone

swym aminokwasowym składem do białka mleka niż białko paszy treściwej, w skład której wchodzi ziarna zbóż (tablica 2).

Tab. 2. Zawartość aminokwasów egzogennych w białkach paszy i drobnoustrojów żwacza u krów mlecznych (wg Landisa)

Aminokwasy	Aminokwasy w % aminokwasów mleka (110%)			
	Bakterie	Pierwotniaki	Pasza zielona	Pasza treściwa
Arginina	107	111	155	207
Histydyna	65	69	85	81
Izoleucyna	73	92	68	61
Leucyna	63	74	76	69
Lizyna	76	111	55	41
Metionina	81	62	75	34
Fenylalanina	82	105	120	87
Treonina	106	98	115	68
Walina	86	74	90	70

Co do syntezy węglowodanów, to wiadomości o tych procesach dokonywanych przez drobnoustroje żwacza są dość ubogie. Wiadomo, że przemyta zawiesina bakterii żwaczowych jest w stanie syntetyzować z podanej glikozy i ksylozy polisacharyd (Gibson i wsp. za 10). Niewielki dodatek mocznika tę syntezę pobudza, zaś jego nadmiar hamuje. Wiadomo jest też, że arabinoza może być wbudowana przez bakterie żwacza w węglowodan o charakterze skrobi. Znany jest fakt tworzenia dekstranu z sacharozy przez *Streptococcus bovis*. Wreszcie wiadomo, że wycieczki żwacza są w stanie pobierać ziarna skrobi i w stanie niezmiennym odkładać je w niebywale dużych ilościach (Mangold, Trier za 10). Wycieczki mogą także ze spożytej skrobi, glikozy lub galaktozy budować glikogen. Mimo tych różnorodnych dróg wykorzystywania niektórych węglowodanów prostych i złożonych, udział drobnoustrojów żwacza w zaopatrywaniu zwierzęcia w węglowodany nie jest zbyt wielki, choć pomijać go nie można. Jeśli przyjąć, że ilość węglowodanów w treści żwacza wynosi ok. 40% suchej masy, a ilość węglowodanów bakteryjnych opuszczających żwacz wynosi mniej więcej 500 g na dobę u krowy ważącej ok. 600 kg, to węglowodany te dostarczają ok. 10% kalorycznego zapotrzebowania podstawowego.

Co do syntezy lipidów, to wydaje się, że proces ten ma jeszcze mniejsze znaczenie niż synteza węglowodanów. Wg *Garzona* (20) lipidy bakterii żwacza stanowią tylko znikomą część lipidów paszy, zaś zawartość lipidów w samych ciałach bakteryjnych jest stosunkowo nieduża, bo ok. 15% (*Garzon* i *Oxford*).

Eiorąc pod uwagę potrzeby zwierzęcia, o wiele istotniejsze znaczenie ma dla przeżuwaczy synteza witamin, odbywająca się w przedżołądkach. Dzięki niej oraz dzięki syntezie białek przeżuwacze są o wiele bardziej odporne na złe warunki żywieniowe, szczególnie niedobory witaminowe, niż zwierzęta z żołądkami jednokomorowymi. Populacja mikroorganizmów żwacza wytwarza wszystkie witaminy grupy B, a oprócz tego witaminę K, przy czym produkcja witamin przekracza zapotrzebowanie organizmu gospodarza (z wyjątkiem witaminy B<sub>12</sub>). O wielkości syntezy może dać pewne pojęcie tabela 3 przytaczana za *Konem* i *Porterem* (20). Wyniki ich doświadczeń wyraźnie uwidaczniają różnicę w zawartości witamin między treścią żwacza a podawaną paszą. Odnosi się to szczególnie do kwasów nikotynowego i foliowego, a jeszcze bardziej do witaminy B<sub>12</sub>, której w paszy w ogóle nie było. Synteza witamin i jej intensywność są w dużej mierze związane z jakością karmy. Wraz z polepszającą się jakością siana wzrastała ilość ryboflawiny i kwasu pantotenowego w treści żwacza. Podobny wpływ ma

Tab. 3. Zawartość witamin grupy „B” w treści żwacza u bydła przy różnym sposobie odżywiania (wg Kona i Portera)

Witamina	Ilość witamin w µg/1g suchej masy			
	Karmienie sianem		Siano i koncentrat	
	Pasza	Treść żwacza	Pasza	Treść żwacza
Tiamina	0,80	2,10	5,00	3,00
Ryboflawina	13,00	11,00	9,00	13,00
Kwas nikotynowy	27,00	50,00	32,00	60,00
Kwas pantotenowy	11,00	10,00	19,00	28,00
Pirydoksyna	2,70	2,80	2,50	2,50
Biotyna	0,14	0,16	0,12	0,22
Kwas foliowy	0,40	1,70	0,25	2,30
Witamina B <sub>12</sub>	0,00	5,00	0,00	6,50

także dodatek do paszy skrobi (*Orth* i *Kaufman*). Z innych witamin należących do grupy B, a syntetyzowanych w żwacu w znaczniejszych ilościach, należy wymienić tiaminę (10).

Mimo stwierdzenia syntezy różnych witamin, nie udało się, jak dotąd, uzyskać danych ilościowych co do jej wielkości. *Poppe* nie mógł np. podać ile wytwarza się w żwacu tiaminy, gdyż część tiaminy jest w dalszych odcinkach przewodu pokarmowego (trawieniec) rozkładana albo też ulega resorpcji. Przy badaniu wielkości syntezy ryboflawiny ilościowe dane są bardzo rozbieżne i mówi się o 35–306 mg syntetyzowanej ryboflawiny na dobę. Ilościowe badania syntezy witamin utrudnia jeszcze fakt, że wielkość ich resorpcji w jelicie jest bardzo różna i zależy w dużej mierze od rodzaju substancji. Wg cytowanego autora wielkość jelitowej resorpcji witaminy B<sub>1</sub> wynosi 65–85%, a witaminy B<sub>2</sub> 50–60% (badania zwierząt z przetokami jelitowymi).

#### Losy substancji pokarmowych w żwacu

Substancje, które w żwacu w procesach rozpadu albo syntezy powstają, mają trzy możliwe drogi wędrowki:

1) są od razu wchłaniane ze żwacza do krwi;

2) poza wchłanianiem, niektóre z nich, gazy, mogą być wydalane drogą odbijania;

3) cały szereg substancji może wędrować do dalszych odcinków przewodu pokarmowego i tam są one albo wchłaniane, o ile ich postać czyni to możliwym, albo też najpierw ulegają rozkładowi w procesach trawienia, jak u zwierząt z żołądkiem jednokomorowym, a dopiero później są wchłaniane do krwi lub limfy.

Wchłanianie substancji pokarmowych w przedżołądkach, szczególnie w żwacu, jest cechą dla przeżuwaczy bardzo charakterystyczną, tym ciekawszą, że żołądek u wszystkich zwierząt ssących uważany jest za miejsce do wchłaniania słabo przystosowane, w którym procesy te odbywają się w bardzo ograniczonym zakresie i to jedynie w odniesieniu do niektórych substancji. W żwacu natomiast wchłanianie jest bardzo intensywne, czemu sprzyja zwiększenie powierzchni chłonnej przez palczaste wyrostki błony śluzowej.

Wchłanianie w żwacu może odbywać się w różny sposób:

a) albo na drodze wolnej dyfuzji, o której wielkości decyduje gradient stężeń dyfundujących substancji, albo ich gradient elektrochemiczny (29), po obu stronach błony półprzepuszczalnej;

b) przez zwykłe procesy sączenia;

c) dzięki aktywnemu transportowi, wymagającemu dostarczenia pewnych ilości energii.

Substancje mogą dyfundować przez znajdujące się w błonie śluzowej wypełnione wodą kanaliki — pory, albo przez lipidy błony śluzowej. Przez lipidy przechodzą ciała hydrofobowe, słabo rozpuszczalne w wodzie, a dobrze w tłuszczach. Przez pory w substancji kitowej spajającej komórki nabłonka błony śluzowej przechodzą ciała hydrofilne, dobrze rozpuszczalne w wodzie (20). Co do aktywnego transportu, to jest on związany z wydatkowaniem energii i może odbywać się wbrew gradientowi stężeń, czy też gradientowi elektrochemicznemu (36).

Do najważniejszych substancji przechodzących przez błonę śluzową żwacza należą przede wszystkim lotne kwasy tłuszczowe, amoniak, aminokwasy, mocznik, sole mineralne, glukoza oraz gazy.

Lotne kwasy tłuszczowe wchłaniane są głównie dzięki procesom dyfuzji, o której intensywności decyduje gradient ich stężeń między treścią żwacza a krwią. Wykazano bowiem istnienie równoległości między stężeniami lotnych kwasów tłuszczowych we krwi żyły wrotnej i w żwaczu (Sutton i wsp. za 15). Kierunek wędrowki kwasów może ulec odwróceniu i mogą one przechodzić z krwi do żwacza, o ile zmieni się gradient stężeń i więcej kwasów znajdzie się we krwi, niż w treści żwacza. Można to wykazać doświadczalnie napemniając zwacz roztworem nie zawierającym w ogóle kwasów tłuszczowych. Niezależnie jednak od różnicy stężeń muszą w transporcie tych ciał brać udział jeszcze inne siły, ponieważ proporcje pomiędzy poszczególnymi kwasami w treści żwacza i we krwi nie są identyczne (Annison i wsp.). Innym dowodem na istnienie jeszcze jakichś mechanizmów przenoszących jest fakt, że przy wysokich stężeniach kwasu octowego w żwaczu szybkość jego przechodzenia zmienia się tylko nieznacznie, nawet gdy jego stężenie dalej podwyższać. Poza wpływem metabolizmu błony śluzowej żwacza na przechodzenie kwasów pewną rolę odgrywa także skład treści pokarmowej. Dlatego w czasie głodzenia szybkość wędrowki lotnych kwasów tłuszczowych wyraźnie się zwalnia (15).

Lotne kwasy tłuszczowe przechodzą przez błonę śluzową w dwójakiej formie. Albo w postaci zdysocjowanej jako aniony, które są hydrofilne i przechodzą przez wypełnione wodą pory, albo też w postaci niezdysojowanych wolnych cząsteczek, jako tzw. „wolne kwasy tłuszczowe” wędrujące przez lipidy błony śluzowej. Szybkość dyfuzji wolnych kwasów tłuszczowych jest większa niż szybkość wędrowki anionów przez pory. Dlatego będzie ona zależała od stosunku cząsteczek zdysocjowanych do niezdysojowanych, ten zaś będzie określany stałą dysocjacji ( $k$ ) i oddziaływaniem środowiska. W środowisku kwaśnym dysocjacja kwasów tłuszczowych się cofa, powstaje więcej drobin niezdysojowanych. W środowisku alkalicznym przeciwnie, dysocjacja postępuje i rośnie ilość drobin zdysocjowanych, anionów kwasów tłuszczowych, zgodnie z równaniem:

$$[H^+] = \frac{k \cdot [\text{wolne kw. tłuszczowe}]}{[\text{aniony kw. tłuszczowych}]}$$

$$\text{a więc } pH = -\log \frac{k \cdot [\text{wolne kw. tłuszczowe}]}{[\text{aniony kw. tłuszcz.}]}$$

Ponieważ wolne kwasy tłuszczowe dyfundują szybciej, środowisko alkaliczne zwalnia dyfuzję, środowisko kwaśne natomiast ją przyspiesza.

Poza oddziaływaniem środowiska na szybkość dyfuzji wpływa także rozpuszczalność kwasów tłuszczowych w tłuszczach oraz wielkość ich cząsteczek. Rozpuszczalność w tłuszczach jest ważnym czynnikiem determinującym szybkość resorpcji wtedy, gdy kwasy przechodzą przez fazę lipidową błony, a więc gdy występują w postaci wolnej (środowisko kwaśne). Ponieważ rozpuszczalność kwasów tłuszczowych w tłuszczach rośnie wraz z wydłużającym się łańcuchem węglowym, szybciej dyfundują kwasy o łańcuchach dłuższych, zgodnie ze schematem:

kwas masłowy > kwas propionowy > kwas octowy. Kiedy zaś kwasy występują w postaci anionów (środowisko alkaliczne) i wędrują przez pory, to wpływ wielkości cząsteczek będzie zmniejszał szybkość wędrowki przeciwnie do schematu wyżej podanego. Im cząsteczki będą większe, tym szybkość przechodzenia się zmniejszy i będzie się ona przedstawiała jak niżej:

octan > propionian > masłan.

Doświadczenia Sutherlanda (za 15) wykonane na owcach potwierdziły te teoretyczne rozważania i zmierzona doświadczalnie szybkość dyfuzji trzech lotnych kwasów tłuszczowych przy lekko kwaśnym pH treści żwacza (pH = 6.3) miała się do siebie jak: kw. octowy : kw. propionowy : kw. masłowy = 1,00 : 1,19 : 1,32.

Na resorpcję lotnych kwasów tłuszczowych ma jeszcze wpływ szereg innych czynników, jak np. niektóre jony: węglanowy (2), amonowy (30) i sód. Nie stwierdzono natomiast wpływu jonu wapniowego (Parthasarthy i Phillipson — 1953) ani fosforanowego (Sutton i wsp. — 196). Przy braku dopływu śliny do żwacza, mimo że spada wtedy pH treści, a stężenie kwasów tłuszczowych jest wysokie, to jednak ich dyfuzja ulega zaburzeniu. Przyczyna tego zjawiska i mechanizm działania śliny na przechodzenie lotnych kwasów tłuszczowych nie jest na razie jasny (15).

Warto jeszcze wspomnieć o zmianie resorpcji kwasów z wiekiem zwierzęcia, co łączy się przede wszystkim ze zmianą sposobu karmienia. U zwierząt młodych resorpcja jest bardzo mała i swój właściwy poziom osiąga dopiero w wieku ok. 13 tygodni. Idzie to w parze z wykształceniem się ośrodków żwaczowych, na co ma także wpływ sposób odżywiania. Jeśli zwierzęta przez czas dłuższy żywione są wyłącznie mlekiem, resorpcja lotnych kwasów pozostaje niewielka nie osiągając poziomu właściwego zwierzętom dorosłym w czasie wspomnianych 13 tygodni (R'latt i wsp. — 1958).

Co do amoniaku, to istnieje duża analogia między jego wędrowką, a wędrowką lotnych kwasów tłuszczowych, gdyż rządzą ją te same siły. Podobnie jak lotne kwasy, amoniak przechodzi przez błonę śluzową dzięki dyfuzji. Powyżej stężenia 10 mg/100 ml treści uosobionego amoniaku jest zgodna ze zmianą jego stężenia w żwaczu. Amoniak dyfunduje albo w formie zdysocjowanej jako jon amonowy, albo też w formie cząsteczki niezdysojowanej, jako tzw. „amoniak wolny”, fizycznie w wodzie rozpuszczony. Warto na marginesie zaznaczyć, że rozpuszczalność amoniaku w wodzie jest bardzo duża. Ponieważ amoniak wolny dyfunduje przez potężnie rozpuszczalne błony biologiczne szybciej i łatwiej niż jon amonowy (podobnie do wędrowki lotnych kwasów tłuszczowych), więc szybkość resorpcji amoniaku będzie zależała nie tylko od jego stężenia w żwaczu, ale także od formy, w jakiej w treści żwacza występuje (25). Ta zaś będzie określana przez oddziaływanie treści. W oddziaływaniu alkalicznym dysocjacja się cofa, amoniak występuje w formie wolnej cząsteczki, a szybkość dyfuzji rośnie. W oddziaływaniu kwaśnym dysocjacja postępuje, amoniak występuje głównie w formie jonu amonowego, a szybkość dyfuzji maleje (Warren 34). Ilość amoniaku wolnego i zdysocjowanego przy odpowiednim pH środowiska można wyliczyć z równania:

$$[H^+] = \frac{k \cdot [NH_3]}{[NH_4^+]}, \text{ a więc } pH = -\log \left( \frac{k \cdot [NH_3]}{[NH_4^+]} \right)$$

Sposób odżywiania zwierzęcia, wpływający na oddziaływanie treści żwacza w istotny sposób wpływa więc także na szybkość dyfuzji amoniaku. Dlatego intoksykacje występują przede wszystkim w środowiskach alkalicznych, bo resorpcja amoniaku jest duża (Combe i wsp. 1960). Amoniak jako trucizna komórek uszkadza ich czynność, także komórek nabłonka błony śluzowej żwacza i dlatego przy nadmiernym

jego wchłanianiu występują także zaburzenia w transporcie innych składników pokarmowych, np. wody i elektrolitów (Engelhardt 1963).

Resorpcja amoniaku, podobnie jak resorpcja lotnych kwasów tłuszczowych, zależy jeszcze od innych czynników, np. od obecności różnych jonów (sodu, potasu, chloru, węglanów), stężenia kwasów tłuszczowych (Hogan). Jon amonowy neutralizując kwasy tłuszczowe daje ich amonowe sole i w tej postaci przechodzi przez błonę śluzową żwacza. Dopiero przy znacznym obniżeniu pH środowiska do pH ok. 4,5 kwasy tłuszczowe występują już wyłącznie w formie niezdysojowanej, nie reagują z amoniakiem i ich wpływ na resorpcję amoniaku zanika.

Zródłem amoniaku w żwacu jest mocznik, którego rozkład, dzięki działaniu bakteryjnej ureazy, jest szybki i dlatego jego stężenie w treści żwacza jest zwykle małe. Dzięki temu gradient stężeń skierowany jest przeciwnie w porównaniu z kwasami tłuszczowymi, czy amoniakiem. Stężenie mocznika w krwi żyły wrotnej jest większe niż w treści żwacza. Ponieważ dyfunduje on zgodnie z gradientem stężeń, wedruje normalnie z krwi do żwacza (Haupt — 1959), przez co przynajmniej częściowo wyrównywane są straty azotu mocznikowego, powodowane szybkim jego rozkładem. Poza tym część mocznika wraca także do żwacza ze śliną, do której on się z krwi przesącza.

Poza wymienionymi substancjami azotowymi, występuje w treści żwacza również pewna ilość aminokwasów pochodzących bezpośrednio z pokarmu, lub też powstałych dopiero po rozkładzie białek przez enzymy proteolityczne flory bakteryjnej. Większa część tych aminokwasów ulega dezaminacji z utworzeniem amoniaku. Część jednak może być wykorzystana bezpośrednio przez organizm przeżuwacza (12). Jeśli chodzi o transport aminokwasów przez błonę śluzową żwacza, to należy przypuszczać, że odbywa się on podobnie jak w jelicie cienkim (Wilson i wsp. — 1960). Problem ten do dziś jest bardzo jasny. Pozostaje przy tym do rozstrzygnięcia niezmiernie ciekawe zagadnienie zachowania się w czasie tego transportu poszczególnych aminokwasów.

Do dalszych substancji resorbowanych w żwacu należą witaminy, przede wszystkim grupy B. Nie udało się jak dotąd wykazać resorpcji witaminy C. Poza witaminami wchłania się też w żwacu wiele związków organicznych, jak alkohol, aceton, strychnina, pirydyna, błąkiet metylenu, gazy — dwutlenek węgla i metan (16). Istnieje także cały szereg substancji o przeciwnym kierunku wędrowki — z krwi do treści żwacza. Do nich, poza wymienionym już mocznikiem, należą chlorki, fosforany, antypiryna, kwas mlekowy, woda, a czasem dwutlenek węgla.

Z punktu widzenia praktycznego ważne jest to, że na podstawie opisanych prawidłowości możemy do pewnego stopnia przewidzieć zachowanie się niektórych przynajmniej substancji w treści żwacza. Wchłanianie podlega bowiem prawom opisanym wyżej, a związanym z przechodzeniem przez błony półprzepuszczalne różnych ciał w postaci zdysocjowanej lub też wolnych cząstek, jak widzieliśmy to na przykładach wędrowki amoniaku lub kwasów tłuszczowych. Hogan i wsp. oraz Schanker (1957) wysunęli hipotezę, w myśl której kwasy i zasady organiczne dyfundują tym szybciej im są słabiej zdysocjowane, co zależy znów od oddziaływania środowiska. Niskie pH sprzyja resorpcji kwasów, wysokie — zasad. Hipoteza tych autorów została potwierdzona w doświadczeniach nad szybkością resorpcji kwasów i zasad w jelitach u szczerów (Schanker — 1960), a wg Austina i Stowe (15) jest ona również słuszna w odniesieniu do procesów wchłaniania w żwacu u przeżuwaczy.

Interesujące jest porównanie wielkości resorpcji w żwacu i w innych częściach żołądka złożonego.

Wiadomo bowiem, że odbywa się ona także w księgach i trawieńcu. Jeśli chodzi o lotne kwasy tłuszczowe, to z całej ilości wytworzonych, w żwacu wchłania się ok. 87%, zaś z pozostałych 13% ponad połowa (ok. 7%) wchłania się w księgach i prawie tyle samo w trawieńcu. Widać, że właśnie żwacz jest głównym miejscem wchłaniania kwasów i tylko małe ich ilości przechodzą do trawieńca (15). Podobnie ma się sprawa z wchłanianiem wody. Wchłanianie w pozostałych częściach żołądka złożonego (poza żwaczem) jest niewielkie i jeśli chodzi o ilość wchłanianych substancji nie odgrywa ona istotniejszej roli. Niezależnie jednak od wielkości wchłaniania, trawieniec może w tych procesach, zwłaszcza w odniesieniu do pewnych substancji, mieć swój ważny udział. Miałoby to uwagi na jego wybitnie kwaśną treść powstają w nim warunki do rozpuszczania lub wchłaniania związków normalnie w wodzie nierozpuszczalnych, jak np. niektórych substancji farmakologicznych o słabo kwaśnym charakterze — salicylanów czy barbituranów (Schanker — 1962). Natomiast silne kwasy oraz słabe zasady wchłaniają się w trawieńcu tylko w niewielkim stopniu, zaś silne zasady nie wchłaniają się w ogóle.

Procesy wchłaniania i sekrecji podlegają jeszcze innym wpływom poza opisanymi. Chodzi o takie czynniki regulujące ze strony samego organizmu zwierzęcego jak autoregulacja wchłaniania przez zmiany fizyko-chemiczne właściwości błony śluzowej żwacza, czy też jej metabolizmu. Istnieje poza tym regulacja centralna, nerwowa i humoralna. Jej istnienia dowodzą występujące chemo- i mechanoreceptory znajdujące się w ścianie żwacza i innych odcinków przewodu pokarmowego (37). Wreszcie niewątpliwym wpływem na procesy wchłaniania w żwacu mają także zmiany hemodynamiczne ogólne, a szczególnie te, które odbywają się w obrębie samego żołądka złożonego przeżuwaczy (35).

Dokładne poznanie różnicznych czynników wpływających na procesy rozpadu, syntezy i wędrowki różnych substancji w żwacu i w całym żołądku złożonym ma nie tylko duże znaczenie teoretyczne, z uwagi na odrębności tych procesów w porównaniu z przewodem pokarmowym ssaków wszystko- i mięsożernych, ale posiada także olbrzymie znaczenie praktyczne. Dobra znajomość tych procesów staje się potrzebą coraz bardziej palącą. Pozwala bowiem kierować przyswajaniem i wykorzystywaniem różnych składników paszowych, regulować produkcję zwierzęcą, przy utrzymaniu pełnej produktywności i zdrowotności organizmu. Postulaty te, zwłaszcza postulat utrzymania zdrowia zwierzęcia będący naczelnym zadaniem lekarza weterynarii i hodowcy nie jest łatwy do zrealizowania, szczególnie u zwierząt wysokoprodukcyjnych. U tych bowiem zwierząt, dzięki długotrwałym zabiegom hodowlanym wywołaliśmy celowo pewne przestawienia, „zboczenia” metabolizmu (w porównaniu ze zwierzętami dziko żyjącymi), tak że stale poruszamy się na granicy fizjologii i patologii. Zostały wyhodowane żywe wytwórnie mięsa, mleka, tłuszczu, jaj i wełny. Aby te „wytwórnie” możliwie najdłużej sprawnie funkcjonowały, należy dobrze poznać zasady ich „działania”.

#### Piśmiennictwo

1. Andrec K.: The enhancement of biosynthesis of microbial protein from urea in ruminal juice. Summaries VI Int. Nutr. Work, Foodstuffs, 35, 1963, 50.
2. Ash R. W., Dobson A.: The effect of absorption on the acidity of rumen contents. J. Physiol., 169, 1, 1963, 39.
3. Bloomfield R. A., Garner B. G., Muhrer M. E.: Kinetics of urea metabolism in sheep. J. Anim. Sci., 19, 1960, 1248.
4. Brüggemann J., Drepper K., Zucker H.: Harnstoff-Fütterungsversuche an Jungbullen. Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk., 17, 1962, 243.
5. Bryant M. P., Robinson J. M.: Apparent incorporation of ammonia and amino acid carbon during growth of selected species of ruminal bacteria. J. Dairy Sci., 46, 1963, 150.

6. Bryant M. P., Robinson I. M.: Studies on the nitrogen requirements of some ruminal cellulolytic bacteria. *Appl. Microbiol.*, 9, 2, 1961, 96.
7. Cakata S.: Zagadnienia fizjologii przewodu pokarmowego u przeżuwaczy. *Med. Wet.*, XIX, 3, 1963, 121.
8. Campbell T. C., Loosli J. K., Warner R. G., Tasaki I.: Utilization of biuret by ruminants. *J. Anim. Sci.*, 22, 1, 1963, 139.
9. Chomyszyn M., Bieliński K.: Badania nad zastosowaniem pasz amoniakowanych w żywieniu przeżuwaczy. 2. Zastosowanie różnych ilości amoniaku w dawce dla skopów. *Roczniki Nauk. Roln.*, 74 — B-4, 1959, 527.
10. Crasemann E.: Synthetische Vorgänge im Pansen. *Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk.*, 19, 1—2, 1964, 68.
11. Czeresznijska S. M., Czajka N. F.: Nasz opyt primienienija moczewiny dojnym krowam. *Ziwtownowodstwo*, 12, 1963, 27.
12. Demaux G., Le Bars H., Molle J., Rerat A., Stimmone H.: Absorption des acides aminés au niveau du rumen de l'intestin grele et du cœcum chez le mouton. *Bull. Acad. Vet. France*, 34, 2, 1961, 85.
13. Felińska C., Feliński L.: Wykorzystanie energetycznych składników paszy w przewodzie pokarmowym owiec. *Acta Physiol. Pol.*, XIII, 1962, 177.
14. Feliński L., Baranow-Baranowski S.: Synteza wolnych aminokwasów azotu aminowego przez bakterie żwacza. *Roczniki Nauk Roln.*, 74 B-2, 1959, 379.
15. Hörnicke H.: Der Stoffaustausch durch die Wand des Wiederkäuermagens. *Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk.*, 19, 1—2, 1964, 92.
16. Hörnicke H., Williams E. R., Waldo D. R., Flatt W. P.: Die Resorption von Methan und Kohlendioxyd aus dem Pansen. *Ibidem*. 118.
17. Johnson R. R., McClure K. E.: In vitro and in vivo studies and the adaptation of sheep to biuret. *J. Anim. Sci.*, 22, 1963, 1123.
18. Landis J.: Über den im Pansen vor sich gehende Einbau des Schwefels in Mikroproteine. *Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk.*, 19, 1—2, 1964, 83.
19. Lewis D., McDonald I. W.: The inter-relationships of individual proteins and carbohydrates during fermentation in the rumen of the sheep. I. The fermentation of casein in the presence of starch and other carbohydrate material. *J. Agr. Sci.*, 51, 1958, 103.
20. Lewis D.: Digestive physiology and nutrition of the ruminant. London 1961, Butterworths, 68—76, 140—150, 226—234.
21. Lewis D.: The reduction of sulphate in the rumen of the sheep. *Bioch. J.*, 56, 3, 1954, 391.
22. Loosli J. K., Williams H. H., Thomas W. E., Ferris F. H., Maynars L. A.: Synthesis of aminoacids in the rumen. *Science*, 110, 1949, 144.
23. McDonald I. W.: The role of ammonia in ruminal digestion of protein. *Bioch. J.*, 51, 1952, 86.
24. McDonald I. W.: The extent of conversion of food protein to microbial protein in the rumen of the sheep. *Bioch. J.*, 56, 1954, 120.
25. McDonald I. W.: The absorption of ammonia from the rumen of the sheep. *Bioch. J.*, 42, 1948, 584.
26. McLaren G. A., Campbell C. D., Welch J. A., Anderson G. C., Smith G. S.: A microbiological assay for the determination of the utilization of NPN compounds by rumen bacteria. *J. Anim. Sci.*, 7, 1958, 1191.
27. McNaught M. L., Owen E. E., Henry K. M., Kon S. K.: The utilization of non-protein nitrogen in the bovine rumen. 8. The nutritive value of the proteins of preparations of dried rumen bacteria, rumen protozoa and Brewer's yeast for rats. *Bioch. J.*, 56, 1, 1954, 151.
28. Mielke H.: Untersuchungen zur quantitativen Einbeziehung des Stickstoffes aus oral verabreichten Ammoniumcarbonat in die Milchproteinsynthese des Rindes. Sonderdruck aus „Dritte Arbeitstagung über stabile Isotope“, Abhandlungen der Deutscher Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Akademie — Verlag, Berlin, 1965, 607.
29. Passow H.: Passive Permeabilität von Zellmembranen. Zur Frage der Penetration durch Poren. *Klin. Wochenschrift* 41, 3, 1963, 130.
30. Pennington R. J.: The metabolism of short-chain fatty acids in the sheep. 2. Further studies with rumen epithelium. *Bioch. J.*, 56, 3, 1954, 410.
31. Stangel H.: Urea and non-protein nitrogen in ruminant nutrition. *Publ. Nitrogen Division, Allied Chemical Corp.*, 1964.
32. Tangl H.: Versuche mit Harnstoff bei Milchkühen, Mastrindern und Mastschafen. *Z. Tierphysiol. Tierernähr. Futtermittelk.*, 19, 1—2, 1964, 91.
33. Tkaczew I. F.: Niekatoryje waproisy ispolzowanija moczewiny. *Ziwtownowodstwo*, 25, 1, 1963, 19.
34. Warren K. S.: Ammonia toxicity and pH. *Nature*, 195, 1962, 47.
35. Węgrzynowicz R.: Farmakologiczna analiza neurohormonalnej regulacji ukrwienia żwacza w badaniach fotohemotachometrycznych bez narkozy. *Praca habilitacyjna*, WSR, Wrocław, 1965.
36. Wilbrandt W.: Aktiver Transport durch Grenzflächen. *Klin. Wochenschrift*, 41, 3, 1963, 138.
37. Zutacki G.: Nerwowa regulacja ruchów żwacza u owiec. Streszczenia referatów i komunikatów z IX Zjazdu PTF, Toruń, 1963, 313.

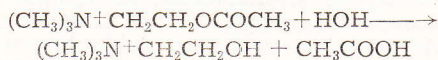
Adres autora: doc. dr Marian Pytasz, Lublin, ul. Akademicka 11.

BOGDAN MIZAK

## Esteraza acetylocholinowa u zwierząt i metody jej oznaczania

Zakład Farmakologii Doświadczalnej i Lecznictwa I. Wet. w Puławach  
Kierownik: doc. dr TEODOR JUSZKIEWICZ

Esteraza acetylocholinowa zwana inaczej cholinesterazą swoistą jest enzymem katalizującym hydroлизę estru kwasu octowego i cholicy, powszechnie znanej pod nazwą acetylocholicy.



W ustroju żywym rozróżnia się dwa zasadnicze rodzaje esterazy cholinowej: właściwą, która zawarta jest głównie w krwinkach czerwonych i niewłaściwą, która występuje głównie w osoczu. Esteraza cholinowa właściwa nazywana jest różnie przez różnych autorów: cholinesteraza swoista, specyficzna, acetylocholinesteraza, e-cholinesteraza, EChE, typ I. Posiada ona specyficzne niemal powinowactwo do biologicznie wytworzonego substratu acetylocholicy, aczkolwiek hydrolizuje niektóre inne syntetycznie otrzymane estry cholicy. Esteraza cholinowa niewłaściwa nazywana jest niekiedy: cholinesteraza nieswoista, niespecyficzna, pseudocholinesteraza, butyrylocholinesteraza, s-cholinesteraza, SChE, typ II. Ma ona właściwości hydrolizowania syntetycznie i biologicznie wytworzonych estrów cholicy łącznie z acetylocholicą (3, 7, 8, 21, 36, 56).

Koelle i Steiner (35) dzielą poza tym cholinesterazę właściwą na funkcjonalną (zewnątrzkomórkową) i rezerwową (wewnątrzkomórkową). Przypuszcza się, że

oddziela je od siebie błona lipidopodobna komórki. Zdaniem tych autorów esteraza funkcjonalna jest odpowiedzialna za hydrolizę acetylocholicy. Esteraza rezerwowa, która jest prawdopodobnie syntetyzowana w endo plazmie (35), w miarę potrzeby jest przenoszona poprzez błonę komórkową. Niektórzy autorzy twierdzą, że w normalnej surowicy krwi możliwa jest obecność dwu i więcej cholinesteraz. Heilbronn (24) przy pomocy elektroforezy i badań kinetycznych stwierdził obecność dwu cholinesteraz we frakcji proteinowej plazmy krwi. Berry (5) badając kinetyczny efekt koncentracji substratu, wnioskuje o możliwości istnienia trzech cholinesteraz w surowicy krwi.

Cholinesteraza erytrocytów jest białkiem, którego punkt izoelektryczny znajduje się w zakresie pH 4,65—4,70 (3). Cholinesteraza surowicy jest mukopolisacharydem o ciężarze cząsteczkowym ok. 165000 (1). W polu elektrycznym wędruje ona w 95% z alfa-2-globulinami, a w ok. 5% z albuminami. Hamowanie endogennej syntezy albumin w wątrobie powoduje zahamowanie aktywności cholinesterazy w surowicy krwi (1). Cholinesteraza właściwa oprócz hydrolizy naturalnego substratu, jakim jest acetylocholina, może również hydrolizować „tio” analogi acetylocholicy, czyli tzw. acetylotiocholicy (17), propionylcholicę (61), acetylo-beta-metylocholicę (8,61) i acetylo-beta-metylotiocholicę (49). Cholinesteraza surowicy katalizuje hydrolizę acetylocholicy i jej „tio” analogi, butyrylocholicę, propionylcholicę i jej „tio” analogi, oraz