

DOI:10.34617/9qac-z693
УДК 636.2:591.132.6:637.12.043

ОРГАНИЗМ ЖИВОТНОГО – ЕДИНАЯ ЦЕЛОСТНАЯ СИСТЕМА ЖИЗНЕОБЕСПЕЧЕНИЯ И ПРОДУКТИВНОСТИ ЖИВОТНОГО

Галочкина Валентина Петровна, д-р биол. наук
Остренко Константин Сергеевич, д-р биол. наук
*ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт физиологии,
биохимии и питания животных» филиал, г. Боровск, Россия*

Коровам с высокой продуктивностью для обеспечения их обменной энергией в рационах повышают уровень концентратов, что приводит к нарушению рубцовой ферментации, снижению pH в содержимом рубца, к нарушению и взаимосвязи основных метаболических циклов, процессов и отдельных реакций. Подтверждением – нормализации процесса ферментации в содержимом рубца и является повышение жирности молока при использовании буфера.

Ключевые слова: жвачные; высококонцентратное кормление; клетчатка; содержимое рубца; pH; буфер; ферменты цикла Кребса; глиоксилатного цикла; жир молока

THE ANIMAL'S ORGANISM IS A SINGLE INTEGRAL SYSTEM OF LIFE SUPPORT AND PRODUCTIVITY OF THE ANIMAL

Galochkina Valentina Petrovna, Dr. Biol. Sci.
Octrenko Konstantin Sergeevich, Dr. Biol. Sci.
*All-Russian research Institute of animal physiology, biochemistry and nutrition –
branch of L.K. Ernst Federal Science Center for Animal Husbandry, Borovsk, Russia*

To provide highly productive cows with exchange energy, the level of concentrates in the diets is increased, which leads to a disturbance rumen fermentation, a decrease in the pH of the rumen content, as well as a disturbance of the relationship between the main metabolic cycles, processes and individual reactions. Confirmation of normalization of the fermentation process in the rumen content after using a buffer is an increase in the fat content of milk.

Key words: ruminants; highly concentrated feeding; fiber, rumen content; pH; buffer; Krebs cycle enzymes; glyoxylate cycle; milk fat

Жвачные животные – уникальные животные. В этом их преимущество и их недостаток. Уникальность и преимущество их в том, что употребляя дешевую грубую растительную пищу, они поставляют человеку не только полноценный животный белок в виде молока и мяса, но и с молоком витамины, органические кислоты и др. биологически активные вещества. Их недостаток – невозможность обеспечить высокопродуктивную корову сухим веществом и обменной энергией

только за счет грубых кормов. Филогенетически сложилось так, что корова и ее хозяин (человек) должны обеспечить энергетическими и пластическими веществами не только корову в соответствии с ее продуктивностью, но и микрофлору, населяющую ее рубец. Достичь этого за счет дешевых грубых кормов, содержащих большое количество клетчатки, не реально. Для этого используют концентрированные корма (КцК) – корма с высокой концентрацией обменной энергии и про-

теина (чаще всего зерно злаковых и бобовых).

Клетчатка – это основа питания, базовый корм для жвачных и для ее симбионтной микрофлоры. В результате такого симбиоза создается преобладание в содержимом рубца простейших и целлюлолитических микроорганизмов с накоплением продуктов их жизнедеятельности в наиболее благоприятном для обмена веществ и жизнеобеспечения жвачных животных. Соотношение ЛЖК – ацетат 55-65 %, пропионат 18-24 % и бутират 11-17 %. При таком соотношении ЛЖК содержимого рубца должно иметь величину с концентрацией водородных ионов (рН) в пределах 7, то есть близкой к нейтральной. При условии достаточного содержания в рационе грубых кормов значение рН близкое к нейтральному должно сохраняться не только в содержимом рубца, но и в других биологических жидкостях и тканях. Кислая среда присутствует только в желудке (у жвачных в сычуге) и в клеточных структурах лизосомах. Однако высокопродуктивную корову трудно обеспечить обменной энергией на рационах с большим содержанием грубых кормов. В итоге в их рационы вводят повышенное содержание КцК, что нарушает в рубце микробиологическое сообщество, следовательно, и соотношение ЛЖК необходимое для поддержания нужного уровня рН в его содержимом, и как результат этого – нарушение процессов метаболизма не только в рубце и его содержимом, но и во всех органах и тканях организма, что и наблюдается в практике при содержании высокопродуктивных коров на рационах с высоким содержанием КцК.

В результате многолетнего опыта работы с полигастричными животными с определением и интерпретацией данных полученных в их тканях по активности ферментов цикла Кребса и глюконеогенеза [2, 3, 4]. Привлечение данных, полученных коллегами по активности ферментов гликолиза, глюконеогенеза, пентозофос-

фатного цикла, субстратов, конечных продуктов этих реакций [7], а также показателей, характеризующих процессы ферментации в содержимом рубца у этих животных при различных условиях кормления [8].

Анализ и обобщение полученных данных привели к заключению, что громадное количество ЛЖК (особенно уксусной), поступающее из содержимого рубца и полученное в результате метаболических процессов в организме (окисление жирных кислот, конечных продуктов углеводородов, углеродного скелета аминокислот) не в состоянии метаболизироваться только через цикл Кребса.

Впервые сообщение о функционировании у высших животных ключевых ферментов глиоксилатного цикла было опубликовано Кондрашовой М.Н. и Родионовой М.А. (1971). Они показали на лабораторных животных, что при низком содержании АТФ в клетке происходит индукция ключевых ферментов глиоксилатного цикла [9].

Фундаментальные работы на лабораторных животных проводятся в Воронежском университете. В них показано, что при искусственно вызванном диабете, длительном голодании и длительном стрессовом состоянии у крыс индуцируются ферменты глиоксилатного цикла [10].

На основании сказанного нами была выдвинута гипотеза о постоянном функционировании у жвачных животных глиоксилатного цикла [1, 2, 3, 4]. По выдвигаемой гипотезе, у жвачных животных, в большей степени у высокопродуктивных, специфика обмена веществ может быть объяснена параллельным функционированием в их организме цикла Кребса и глиоксилатного цикла, а именно наличием его ключевых ферментов изоцитратлиазы и малатсинтазы.

Обмен веществ у жвачных животных характеризуется:

а) постоянным дефицитом глюкозы и спецификой индукции биосинтеза и

секреции инсулина активированными формами пропионата и бутирата, в большом количестве образующихся в процессе рубцовой ферментации;

б) поступлением в метаболический пул колоссального количества органических кислот преимущественно уксусной;

в) поступлением в стенку рубца и организм жвачных больших количеств аммиака в виде аммонийной соли и мочевины;

г) невозможностью окисления многократно возрастающего количества цитрата, активно образующегося вследствие большого притока ацетата из содержимого рубца и его активной конденсации с оксалоацетатом с помощью конденсирующего фермента при очень низкой активности ключевого (скоростьлимитирующего) фермента цикла Кребса изоцитратдегидрогеназы (ИДГ);

д) способностью, при постоянном очень низком количестве жира в рационе, синтезировать липиды собственного тела из основных предшественников в виде низкомолекулярных летучих жирных кислот, продуктов рубцовой ферментации.

Из представленного перечня особенностей пищеварения жвачных животных, следовательно, и их обмена веществ, 4 пункта предполагают функционирование глиоксилатного цикла.

Сказанное выше позволяет предположительно заключить, что эволюционно сложившийся обмен веществ у жвачных животных предполагает в их организме активное функционирование глиоксилатного цикла. Из изложенного материала вытекает физиологическая и биохимическая необходимость функционирования этого цикла и ставит на повестку дня расшифровку как отдельных механизмов регуляции обмена веществ, так и общего взаимосвязанного, взаимозависимого и взаиморегулируемого обмена веществ у жвачных животных с включением в них продуктов глиоксилатного цикла:

1) глиоксилатный цикл метаболизирует не только продукты жизнедеятельности микрофлоры преджелудков, но и конечные продукты тканевого метаболизма общего обмена веществ жвачных животных, включая в метаболизм и синтез глюкозы как продукты рубцовой ферментации (преимущественно уксусную кислоту), так и через пируват продукты метаболизма лактата и ацетил-КоА, образующийся не только в реакциях бета-окисления липидов, но и окисления углеродного скелета некоторых аминокислот и др.;

2) двууглеродные соединения пероксисомальных реакций – гликолевая и глиоксиловая кислоты (в большей степени их конечный продукт метаболизма оксалат) ингибируют в клетке, в том числе ферменты цитратного цикла, терминальное окисление, активность пируватдегидрогеназы и пируваткарбоксилазы и усиливают поток метаболитов по пероксисомальным реакциям;

3) в пероксисомах активно протекают процессы бета-окисления жирных кислот, наивысшая активность которых достигает в период наибольшего напряжения обмена веществ при снижении митохондриального бета-окисления липидов;

4) тесная взаимосвязь между пероксисомами и митохондриями осуществляется на уровне координации энергопроизводящих, биосинтетических, окислительных и антиоксидантно-прооксидантных процессов, проявляющиеся во взаимоактивировании, взаимоингибировании и взаиморегуляции этих процессов.

5) одним из основных метаболитов пероксисомальных реакций является цистеамин обладающий выраженными антиоксидантными и радиопротекторными свойствами; в виде спонтанно образующегося цистеамин-глиоксилатного комплекса является лучшим субстратом для пероксисомальных оксидаз-D-аминокислот, участвуя в пероксисомальных метаболических процессах, одновременно яв-

ляется отрицательным внутриклеточным мессенджером инсулина;

б) образующаяся в пероксисомах в больших количествах перекись водорода проявляет инсулиноподобный эффект и оказывает влияние на ряд таких процессов как утилизация глюкозы и синтез мышечных белков.

Методика исследований. При использовании высококонцентратных рационов были исследованы на интенсивно растущих бычках ферменты цикла Кребса изоцитрат-, сукцинат, альфакетоглутарат- и малатдегидрогеназ, а также ферменты глиоксилатного цикла изоцитратлиаза и малатсинтаза.

На высокопродуктивных коровах (продуктивностью до 40 кг молока в сутки) исследовали влияние рационов с высоким содержанием концентратов (до 12 кг) на процессы рубцовой ферментации (рН, буферную емкость, содержание ЛЖК с процентным содержанием в них ацетата, пропионата, бутирата, содержание инфузорий, бактерий, целлюлозолитическую активность, в плазме крови активность пируваткарбоксилазы и лактатдегидрогеназы, содержание в молоке жира и белка.

Результаты исследований и их обсуждение. Для заострения внимания о том, что кормление оказывает влияние на обмен веществ, на направленность метаболических потоков, в итоге на формирование продуктивных качеств, в частности крупного рогатого скота, был проведен эксперимент в виварии на бычках в период откорма с введением в их рацион жира для балансирования рациона по обменной энергии (в виде кормовой добавки Бергафат). Результаты показали, что использование в кормлении бычков жира радикально повлияло на активность и соотношение в печени ферментов цикла Кребса. В печени бычков при низкой активности сукцинатдегидрогеназы ($11,04 \pm 3,75$ мкмоль/мин/г белка) и высокой изоцитрат- и альфа-кетоглутаратдегидрогеназ

(соответственно $26,78 \pm 3,97$ и $6,13 \pm 1,98$ при самой низкой активности малатдегидрогеназы $0,67 \pm 0,23$ мкмоль/мин/г) было показано, что у жвачных животных при заданных условиях кормления и интенсивности роста (выше 1100 г в сутки) активность изоцитратлиазы составила $0,56 \pm 0,07$, а малатсинтазы – $56,06 \pm 3,74$ мкмоль/мин на грамм белка.

Следующий эксперимент был проведен в условиях хозяйства «Архангельское», Московской области. Как и на бычках, было исследовано также влияние высококонцентратных рационов (до 12 кг в сутки) на процессы, происходящие в содержимом рубца, и на продуктивные качества коров (в среднем по группам с точным удоем 40 кг), с различной жирностью молока (в 1-й группе 4,10, во 2-й 2,85 %). Содержимое рубца, взятое через 3 часа после приема корма резко отличалось по группам: рН – 6,95 и 6,61, ацетат – 65,68 и 63,64 %, пропионат – 18,81 и 23,95 % (достоверно), ЛЖК – 9,24 и 10,26 ммоль/100 мл, ацетат/пропионат достоверно 3,48 и 2,90) соответственно в 1-й и 2-й группах. Во 2-й группе в рубцовом содержимом наблюдался сдвиг в сторону закисления, что повлекло за собой изменения и в тканях организма, характеризующееся также закислением. В плазме крови, как яремной, так и молочной вен выявлена у коров 2-й группы более низкая активность ПК на фоне высокой ЛДГ (отношение активности ПК/ЛДГ меньше единицы), свидетельствующие об использовании оксалоацетата, образующегося при карбоксилировании пирувата, предпочтительно для поддержания окислительных реакций в цикле Кребса. Предположительно проявлению жирдепрессивного действия пропионата у коров 2-й группы способствовало более низкое всасывание ацетата и усиление липогенеза в жировой ткани после приема корма за счет повышения секреции инсулина, индуктором которого является активированная форма пропионата.

Таблица 1 – Продуктивность подопытных коров по периодам опыта

Показатели продуктивности, к предшествующему периоду, %	Исходные данные			Опытный период		
	продуктивность, группы		к 1-й группе, %	продуктивность, группы		к 1-й группе
	1	2		1	2	
Удой, кг	34,4±1,4	36,7±1,0	103,7	31,7±1,58	34,8±1,75	107,3
К исходным, %				89,6	94,8	
Жир молока, %	3,31±0,16	3,22±0,58	97,0	3,53±0,70	3,73±0,25	105,7
К исходным, %				106,7	115,8	
Суточный выход жира, г	1167±59	1147±58	98,3	1118±67	1258±81	112,5
К исходным, %				95,8	109,7	
Белок молока, %	3,10±0,10	3,00±0,04	96,8	3,26±0,06	3,15±0,05	96,6
К исходным, %				105,2	105,0	
К исходным, %						

Следующий эксперимент проведен на коровах этого же хозяйства при использовании им высококонцентратных рационов, с высокой продуктивностью и равной жирностью молока. Однако, несмотря на тщательность подбора коров-аналогов до начала эксперимента, у коров опытной группы жирность молока была ниже на 2,72 %. В таблице 1 показано изменение процентного содержания жира в молоке под влиянием минерального буфера.

По направленности процессов ферментации и обменных процессов данные у коров с коррекцией жирности молока с помощью минерального буфера совпадают с данными, полученными в этом же хозяйстве в опыте на коровах с различным содержанием жира в молоке. На основании этого можно предположить, что продуктивность коров, находящихся в обоих экспериментах, действительно генетически обусловлена приблизительно на равную продуктивность.

Использование буфера повлияло на процессы ферментации в содержимом рубца. По всей вероятности, большую роль в нормализации бродильных процессов в содержимом рубца оказало повышение его буферной емкости с 8,5±1,2

до 13,3±0,69 мл/ед рН, что привело к повышению в нем рН с 6,28±0,08 до 6,42±0,07 и отношения ацетат/пропионат с 2,30 до 2,56 (оно все равно осталось низким как в опытной, так и в контрольной группах), достоверное снижение содержания бутирата с 15,0±0,78 до 13,01±0,95 и достоверное увеличение числа инфузорий с 303±1,7 до 320±4,1 тыс/мл. Остальные показатели претерпели слишком слабые изменения.

Несмотря на то, что в опытной группе до начала эксперимента процентное содержание жира в молоке относительно контрольной группы было на 2,72 % ниже, под влиянием буфера процент жира в молоке повысился относительно исходных данных на 15,8, а в контрольной – только на 6,7 %. Повысился не только процент жира в молоке, но и удой относительно контрольной группы. В итоге увеличилось с суточным молоком выделение жира.

Таким образом, использование минерального буфера оказало положительное влияние на показатели, характеризующие продуктивность коров и качество молока. При этом до применения буфера процентное содержание жира в молоке относительно контроля было на 2,72 %. В

опытном периоде жирность молока в контрольной группе увеличилась на 6,65 %, а в опытной – на 15,84 % (с 3,22 до 3,73 %). По всей вероятности, продукты жизнедеятельности, сформировавшегося под влиянием буфера микробного сообщества обеспечивало и поддерживало более благоприятное соотношение уксусной и пропионовой кислот, которое и определило повышение синтеза молочного жира в молочной железе. Вместе с этим использование буфера определило направленности метаболических процессов на повышение содержания жира в молоке не только в период использования буфера, но и сохранило эту направленность и после прекращения его скармливания.

Как было сказано ранее, в настоящее время на повестке дня стоит трудная для разрешения проблема обеспечения высокопродуктивных коров в соответствии с их особенностями пищеварения и обмена веществ питательными веществами и энергией при поддержании высокой продуктивности с сохранением их воспроизводительных функций и высокого продуктивного долголетия.

При обменных процессах в норме ацетат в виде его активированной формы ац-КоА метаболизируется в цикле Кребса – 1 молекула и, как впервые нами было показано о постоянном функционировании у жвачных животных глиоксилатного цикла, в глиоксилатном – 2 молекулы за каждый цикл. В цикле Кребса два фермента с низкой активностью – изоцитрат- (ИДГ, ключевая реакция цикла) и альфа-кетоглутаратдегидрогеназ (КГДГ), в реакциях данного цикла. При снижении их активности пропускная способность рассматриваемого цикла снижается для выработки энергии из ац-КоА. В такой метаболической ситуации (при возможности функционирования у жвачных животных глиоксилатного цикла) ац-КоА в малатсинтазной (ключевой фермент цикла) реакции, соединяясь с глиоксилатом, который вместе с сукцинатом образуется в изоцитратлиазной реакции этого же цик-

ла, превращается в оксалоацетат. Оксалоацетат, в свою очередь, конденсируясь со 2-й молекулой ац-КоА, превращается в цитрат, метаболизм которого осуществляется до изоцитрата. Изоцитрат под воздействием второго ключевого фермента глиоксилатного цикла изоцитратлиазы превращается в сукцинат и глиоксилат. Глиоксилат с ац-КоА под воздействием малатсинтазы, как было уже сказано ключевого фермента глиоксилатного цикла, превращаются в малат. Далее малат в зависимости от метаболической ситуации может окислиться с помощью пероксисомальной, цитоплазматической или митохондриальной малатдегидрогеназ до оксалоацетата с образованием НАДН. Оксалоацетат в свою очередь может быть использован в глиоксилатном цикле пероксисом, в митохондриях в цикле Кребса может вступить в реакцию конденсации с ацетил-КоА с образованием цитрата или в цитоплазме пойти на глюконеогенез. Сукцинат – продукт изоцитратлиазной реакции глиоксилатного цикла, как и продукт альфа-кетоглутаратдегидрогеназной реакции митохондрий может использоваться в глюконеогенезе или в цитохромной системе с быстрым образованием двух молекул АТФ.

Для окисления ацетата в цикле Кребса он должен активироваться до ац-КоА с использованием молекулы АТФ.

Глиоксилатный цикл представляет собой укороченный цикл Кребса без ключевых (скорость лимитирующих ферментов) ИДГ и КГДГ. Таким образом, через глиоксилатный цикл метаболизируются две молекулы ацетата (причем одна молекула без активации), и с образованием янтарной кислоты и молекулы глиоксилата. Через янтарную кислоту ацетат может включаться в цитохромную цепь с быстрым образованием 2-х молекул АТФ или пойти на глюконеогенез. В случае отсутствия ГЦ и низкой активности ИДГ эти КГДГ у ацетата путь к отложению в жировых депо, или метаболизирования до кетонных тел.

Другой продукт рубцовой ферментации – пропионовая кислота, метаболизм которой также осуществляется в цикле Кребса через метилмалонил-КоА до сукцината. Активная же форма пропионата пропионил-КоА активирует секрецию инсулина, который усиливает использование ацетата в синтезе жирных кислот. С другой стороны, через сукцинат пропионовая кислота может быстро использоваться для выработки энергии (АТФ) или пойти на глюконеогенез. Однако повышенные концентрации пропионил- и малонил-КоА ингибируют активность СДГ и происходит накопление пропионата и его превращение в лактат, который еще в большей степени закисляет тканевые жидкости, или в виде метилмалонил-КоА он будет использоваться в синтезе жирных кислот более активно, чем из ацетата.

Инсулин повышает гликолиз, значит и выработку энергии. Однако конечный продукт аэробного окисления глюкозы пируват, как было уже сказано, из-за низкой активности ИДГ и КГДГ в больших количествах не в состоянии окислиться в цикле. Низкая активность ИДГ повышает концентрацию цитрата, являющегося ингибитором фосфофруктокиназы и пируватдегидрогеназы (ПДГ), то есть снижает активность гликолиза и регуляторного фермента цикла Кребса ПДГ. В такой метаболической ситуации пируват может карбоксилроваться до оксалоацетат или аминироваться в аланин. Превращение его в лактат приводит к большему закислению, что в свою очередь приводит к активированию лизосомальных и деструктивных процессов.

Одним из основных предшественников глиоксилата считается глицин, метаболизм которого через серин дает гликолат легко превращаемый в глиоксилат и наоборот. Глиоксилат, являющийся продуктом глиоксилатного цикла, оказывает через конечный продукт своего метаболизма оксалат ингибирующее действие на многие метаболические процессы. Он ингибирует ПДГ-ую фосфатазу, снижая ак-

тивность ПДГ и окисление пирувата, а также ферменты цикла Кребса, гликолиза, глюконеогенеза, терминального окисления. Цистеамин – продукт метаболизма глиоксилата и гликолата является отрицательным мессенджером инсулина в тканях организма и играет большую роль в регуляции метаболических процессов. Он же является промежуточным продуктом синтеза коэнзима-А. Цистеамин-глиоксилатный комплекс является одним из лучших субстратов для оксидаз-D-аминокислот. Из сказанного видно, что многие процессы взаимопревращаемые. Торможение обратимых окислительных процессов должно сменяться анаболическими процессами. Видимо чередование таких процессов с преобладанием анаболических, по всей вероятности, обуславливает высокие продуктивные качества животных.

На пероксисомы возложена не только регуляторная, но и большая антиоксидантная функция. Цистеамин является классическим антиоксидантом и радиопротектором. Его неферментативно образующиеся комплексы с глиоксилатом метаболизуются до тиозолин-2-карбоксилата (в пределах до 50 %), который, по всей вероятности, как соединение тиозалинового ряда является антиоксидантом и радиопротектором, может превращаться до своего предшественника цистеамина и с участием нескольких реакций – до оксалата [2]. Все описанные процессы не только взаимозависимые, взаимодополняемые, но и взаиморегулируемые. В процессах регуляции обмена веществ играют большую роль регуляторные ферменты ЦК вместе с продуктами пероксисомального метаболизма.

Полученные новые знания об условиях функционирования ключевых и регуляторных ферментов цикла трикарбоновых кислот, глиоксилатного, гликолиза и глюконеогенеза у полигастричных животных могут быть использованы для совершенствования условий их кормления и получения большей продукции лучшего

качества при сохранении здоровья животных.

Выводы. В итоге можно заключить, что нарушения в питании жвачных животных (высококонцентратное кормление), приводящее к закислению содержимого рубца вследствие снижения рН, отношения ацетата к пропионату, количества и активности простейших и целлюлозолитической микрофлоры. В совокупности изменения в рубцовом содержимом приводят к нарушению строгой иерархии описанных выше биохимических процессов и их регуляции, приводящие к различным заболеваниям, связанных с нарушением питания, а также приводящие к нарушению воспроизводительной функции, снижению продуктивности и продуктивного долголетия животного.

Список литературы

1. Агафонова, А.В. Активность ферментов изоцитратлиазы, малатсинтазы, малатдегидрогеназы и сукцинатдегидрогеназы в клеточных фракциях гомогената печени жвачных животных / А.В. Агафонова, В.П. Галочкина // Биология наука XXI века. Сборник тезисов. 19-я Международная школа-конференция молодых ученых. Пущено. 2015. С. 125-126.
2. Галочкина, В.П. Взаимосвязь между активностью ферментов цикла Кребса, метаболизмом пировиноградной кислоты, содержанием половых гормонов и продуктивностью молодняка крупного рогатого скота. / В.П. Галочкина // Сельскохозяйственная биология. 2006. № 6. С. 36-42.
3. Галочкина, В.П. Возможная роль пероксисом и глиоксилатного цикла в регуляции обмена веществ в организме жвачных животных / В.П. Галочкина, В.А. Галочкин // Успехи физиологических наук. 2009. Т. 40 (1). С. 91-101.
4. Галочкина, В.П. О специфике взаимосвязей в метаболизме три- и дикарбоновых кислот у высокопродуктивных жвачных животных (гипотеза) / В.П. Галочкина, А.В. Солодкова, В.А. Галочкин // Проблемы биологии продуктивных животных. 2011. 4. С. 5-18.
5. Ёрсков, Э.Р. Энергетическое питание жвачных животных. / Э.Р. Ёрсков, Рил. М.–Боровск. 2003. 168 с.
6. Кондрашова, М.Н. Реализация глиоксилатного цикла в митохондриях ткани животных / М.Н. Кондрашова, М.А. Родионова // Доклады АН СССР. 1971. Т. 196. (5). С. 1225-1227.
7. Матвеев, В. А. Углеводный обмен у бычков и кастратов, выращиваемых в условиях промышленного комплекса / Матвеев В. А. Автореф. дис. канд. биол. наук. Боровск, 1975. 17 с.
8. Харитонов, Е.Л. Современное состояние и перспективы развития теории питания жвачных животных на основе концепции субстратной обеспеченности продуктивных функций / Е.Л. Харитонов // Проблемы биологии продуктивных животных. 2007. 1. С. 21-31.
9. Gardon B., Hamilton A. Peroxisomal oxidases and suggestionfort for the mechanism of action of insulin and other hormones / B. Gardon, A. Hamilton // Advanckes in Ensymology. Ed. By Alton Meister. New-York Che Chester, Brisbane, Toronto, Singapore. 1985. V. 57. p. 85-178.
10. Popov V.N. Induction of glyoxylate cycle enzymes in various tissues from starving rats. / Popov V.N., Volvenkin S.V., Eprintsev A.T., et al. // Izv. Akad. Nauk Ser. Biol. 2000. (6). С. 672-8.