

## Źródła i drogi powstawania tłuszczu mleka u przeżuwaczy

Według dawniejszych poglądów przerabianie składników karmy na specyficzne składniki mleka zachodzi jedynie w gruczole mlecznym. Obecne osiągnięcia biochemii pozwalają stwierdzić, że przy tworzeniu składników mleka bierze udział cały organizm samicy laktującej. W szczególności początkowe etapy przeróbki składników karmy zachodzą w szeregu narządów i tkanek, a powstałe przy tym produkty doprowadzane są z krwią do gruczołu mlecznego, w którym zostają przerobione na specyficzne składniki mleka, a w tej liczbie i na tłuszcz. Celowe więc jest ustalenie, gdzie w organizmie, na drodze jakich procesów, składniki pokarmowe paszy przerabiane są na tłuszcz i inne składniki mleka oraz jaką rolę odgrywa w tym gruczoł mleczny. W omawianej pracy autorzy starają się zreasumować wyniki licznych badań dążących do wyjaśnienia procesów zachodzących w organizmie przeżuwaczy przy powstawaniu tłuszczu mleka.

### *Rola tłuszczów paszy w tworzeniu tłuszczu mleka*

Skład tłuszczów paszy pobieranej przez przeżuwacze różni się od tłuszczu ciała i tłuszczu mleka zestawem kwasów tłuszczowych. Znane jest, że tłuszcze paszy biorą udział w tworzeniu tłuszczu mleka. Z jednej strony specyficzne tłuszcze paszy wywierają bezpośredni wpływ na tworzenie tłuszczu mleka, z drugiej zaś strony działają one pośrednio na całą laktację i na tworzenie się tłuszczu mleka. Tłuszcz paszy po strawieniu jest wchłaniany w jelicie cienkim i dalej zostaje przerobiony głównie w tkance tłuszczowej. W przebudowie tłuszczów paszy bierze też udział wątroba, gdyż około 30% wchłanianego tłuszczu (większa część lipidów) dostaje się z krwią do wątroby. W całym szeregu doświadczeń dowiedziono, że tłuszcz obojętny osocza krwi stanowi podstawowe źródło do tworzenia tłuszczu mleka. Na podstawie badania różnicy w składzie krwi naczyń i żył można powiedzieć, że do  $\frac{2}{3}$  tłuszczu mleka może powstawać z obojętnych tłuszczów i kwasów tłuszczowych osocza krwi, z których część powstaje z tłuszczów karmy. Fosfatydy i cholesteryna krwi odgrywają znikomą rolę jako źródło kwasów tłuszczowych przy tworzeniu tłuszczu mleka (Lintzel, 1934; Graham, Jones i Kay, 1936; Nikitin, 1934, 1949; Chewieszi, 1950; Saارينen i współautorzy 1950).

Zestaw kwasów tłuszczowych tłuszczu mleka zupełnie różni się od ich zestawu w tłuszczu krwi (Kelsey i Longenecker, 1941; Hilditch, 1949; Inichow, 1951; Zinowiew, 1952). Na przykład zawartość kwasu linolowego we krwi i mleku przedstawia się następująco:

w tłuszczu mleka . . . . .	3,6% mol.
w wolnych kwasach tłuszczowych krwi . . . . .	16,4% „
w glicerydach krwi . . . . .	18,4% „
w estrach cholesteryny krwi . . . . .	61,8% „

Charakterystyczne jest, że w tłuszczu mleka krowiego większość stanowią niskocząsteczkowe lotne kwasy tłuszczowe (około 20% mol.). Gruczoł mleczny przy syntezie tłuszczu mleka wybiera wysokocząsteczkowe kwasy tłuszczowe z krwi i droga

odwodnienia przekształca je w kwasy niskocząsteczkowe (Ochrymienko, 1950). Obecnie zostało udowodnione, że odwodnienie wysokocząsteczkowych kwasów tłuszczowych nie jest główną drogą do tworzenia niskocząsteczkowych kwasów tłuszczowych tłuszczu mleka. Powstawanie tej specyficznej części tłuszczu mleka u przeżuwaczy jest rezultatem syntetycznej działalności gruczołu mlecznego. Liczne doświadczenia z żywieniem zwierząt potwierdzają udział tłuszczów paszy w tworzeniu tłuszczu mleka (Gogitydze, 1904; Sołowjew, 1952; Bloor, 1943; Hiltitch, 1949). Na przykład przy obfitym karmieniu krów ziarnem palmowym, zawierającym duże ilości kwasów tłuszczowych — laurynowego i mirystynowego, zawartość tych kwasów w maśle powiększa się (Hiltitch, 1949). To samo stwierdzono przy skarmianiu tłuszczu kokosowego. Również żywienie krów paszami, które zawierają tłuszcze o niskim i wysokim stopniu nienasylenia, wywiera wpływ na liczbę zmydlania tłuszczu mleka.

Doświadczenia Maynarda i Mc Cay (1929) wskazują na to, że usunięcie większej części tłuszczu z dawki pokarmowej i zastąpienie go przez skrobię prowadzi do obniżenia udojów oraz do zmniejszenia wydzielania tłuszczu, które jest następstwem obniżenia zawartości kwasów tłuszczowych i cholesteryny w osoczu krwi. Potwierdza to Sołowjew (1952), który mówi, że zwiększenie ilości tłuszczu w paszy sprzyja zwiększeniu procentu tłuszczu w mleku.

Gage i Fish (1924) w swoich doświadczeniach otrzymali wyniki, które mówią o różnym udziale tłuszczów paszy przy tworzeniu tłuszczów mleka w zależności od gatunku zwierząt. A więc u zwierząt wszystkożernych, u których zawartość tłuszczu w paszy zajmuje dość znaczne miejsce, tłuszcz mleka powstaje bezpośrednio w większej ilości z tłuszczów paszy. Dlatego u tych zwierząt tłuszcze paszy szybko ukazują się w mleku. U przeżuwaczy natomiast tłuszcz mleka w znacznej mierze powstaje na drodze syntetycznej z węglowodanów, a częściowo także z białka paszy i dlatego bezpośredni wpływ tłuszczów paszy na tłuszcz mleka jest znacznie mniejszy niż u mięsożernych.

Doświadczenia Dżordana nad bilansem tłuszczu u krów dojnych, podane przez Popowa (1946), wykazały, że w okresie trzech miesięcy krowa, która otrzymała w dawce pokarmowej tylko 2,5 kg tłuszczu, dała 28,6 kg tłuszczu w mleku. Należy dodać, że pod koniec doświadczenia sztuka ta była w lepszej kondycji niż na początku. Wyliczenia wykazały, że z białka paszy krowa ta mogła wytworzyć maksimum 7,3 kg tłuszczu mleka, a 18,8 kg musiało powstać z węglowodanów paszy.

Krowom dla utrzymania procentu tłuszczu na odpowiednim poziomie trzeba w paszy dać optymalną ilość tłuszczu, gdyż często sztuki o wysokiej wydajności mlecznej nie są w stanie syntetyzować dostatecznej ilości tłuszczu z nietłuszczowych składników paszy. Jednak zbyt wysokie dawki tłuszczu w paszy mogą powodować zaburzenia w trawieniu.

Jak już wyżej powiedziano, tłuszcz paszy nie tylko bezpośrednio uczestniczy w tworzeniu tłuszczu mleka, ale i pośrednio wpływa na przebieg całej laktacji (Popow, 1946; Nikitin, 1940; Sołowjew, 1952). Tłuszcz paszy jest źródłem szeregu składników niezbędnych dla organizmu, niedobór których narusza normalny przebieg funkcji życiowych. Zaliczyć tutaj trzeba: lipowitaminy — D, E i karoten, kwasy tłuszczowe o wysokim stopniu nienasylenia (linolowy, linolenowy, arachidowy), które nie mogą być syntetyzowane w organizmie zwierzęcym.

#### *Drogi przemiany węglowodanów paszy na tłuszcz mleka*

Węglowodany stanowią większą część składników paszy przeżuwaczy i są ważnym źródłem tłuszczu mleka. Jeszcze w połowie ubiegłego wieku przypuszczano, że

część błonnika ulega w przewodzie pokarmowym zwierząt roślinożernych fermentacji pod działaniem mikroorganizmów. Podstawą tego twierdzenia był fakt, że tylko część surowego włókna opuszcza przewód pokarmowy zwierzęcia. Tappeiner (1883, 1884) pierwszy badał, jakim przemianom ulega błonnik w organizmie i gdzie one zachodzą. Stwierdził on, że masa papierowa i wata bawełniana przy inkubacji w warunkach beztlenowych z płynną treścią żwacza powoli rozpuszczają się wydzielając  $\text{CO}_2$  i  $\text{CH}_4$  przy równoczesnym tworzeniu się niskocząsteczkowych kwasów tłuszczowych. Tappeiner twierdził, że wartość odżywcza powstających na tej drodze niskocząsteczkowych kwasów tłuszczowych jest bardzo niska. Jednakże fakt, że tylko ślady tych kwasów znajdują się w odchodach zwierzęcia, świadczy o tym, że zostają one przyswojone i wykorzystane przez organizm (Wilsing, 1885; Knirim, 1885).

Błonnik i skrobia ulegają znacznie wolniej fermentacji aniżeli jedno i dwucukry. Podczas gdy rozkład jedno i dwucukrów następuje całkowicie w żwaczu pod działaniem mikroorganizmów, rozkład błonnika i skrobi nie kończy się w przedżołądkach. W żwaczu ulegają również częściowej fermentacji hemicelulozy (Mc Anally, 1942; Marshall, 1949) i substancje pektynowe (Henneberg, 1926).

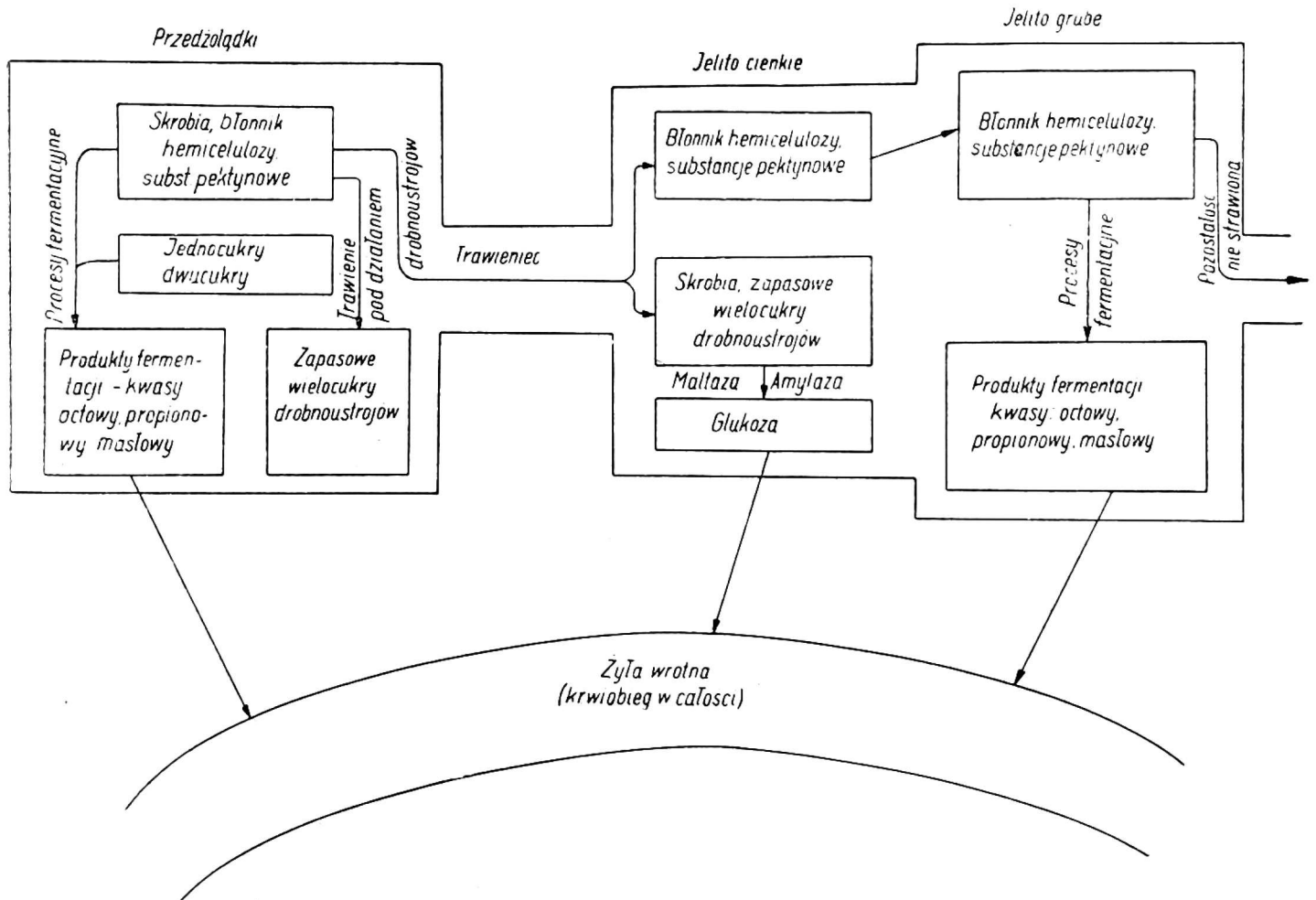
Przemiana węglowodanów w żwaczu nie ogranicza się do fermentacji: Smith i Baker (1944) wykryli przy fermentacji *in vitro* powstawanie pewnych ilości wielocukru bakteryjnego. Powstawanie wielocukrów bakteryjnych w żwaczu potwierdza też jodofilny charakter bakterii wywołujących tę fermentację (Enneberg, 1922). Ilość powstających tą drogą cukrów jest znikoma (Mc Climent, 1951). Błonnik oraz część hemiceluloz i substancji pektynowych, które nie uległy fermentacji w żwaczu, przechodzą przez jelito cienkie bez zmian i dopiero w jelicie grubym są w dalszym ciągu rozkładane (Elsden, Hitchcock, Marshal i Phillipson, 1946). Główna masa węglowodanów paszy w przewodzie pokarmowym przeżuwaczy ulega procesom fermentacji, a tworzące się przy tym niskocząsteczkowe kwasy tłuszczowe (propionowy, octowy, masłowy) są wchłaniane przez organizm bezpośrednio w tych odcinkach przewodu pokarmowego, w których powstają (Barkroft, Mc Anally i Phillipson, 1944). Nie wielkie ilości węglowodanów paszy przechodzą do organizmu w formie glukozy, która powstaje w wyniku rozszczepiającego działania karbohidraz w jelicie (rys. 1).

Jest to powodem, że skład krwi przeżuwaczy charakteryzuje się niskim poziomem cukru i wysoką zawartością lotnych kwasów tłuszczowych. Ustalono, że sztuki nowonarodzone ze względu na niedorozwój przedżołądków, głównie żwacza, charakteryzują się wysokim poziomem cukru we krwi (100 — 120 mg%), a niską zawartością lotnych kwasów tłuszczowych. W miarę rozwoju przedżołądków stosunek ten zmienia się (Mc Condless i Dey, 1950; Craine i Hansen, 1952).

Wiadomo, że glukoza znajdująca się we krwi częściowo zostaje wykorzystana dla tworzenia tłuszczu. Przemiana ta zachodzi nie tylko w wątrobie, ale i w tkance tłuszczowej, która także jest miejscem aktywnego syntetyzowania tłuszczu z węglowodanów (Leites, 1952). Na podstawie badania składu krwi dopływającej i odpływającej z wymienia ustalono, że gruczoł mleczny zużywa znaczną część glukozy z przepływającej przez niego krwi (Aksenowa, 1931; Nikitin, 1937, 1949). Jak wynika z przeliczenia, na produkcję jednego litra mleka zostaje wykorzystane z osocza krwi 60,2 g glukozy. Większa jej część idzie na tworzenie laktozy. Część glukozy zatrzymywanej przez wymię zużywa się na tworzenie tłuszczu mleka i to zarówno u zwierząt przeżuwających, jak i u nieprzeżuwających. Popiak, Hunter, i French (1953) stwierdzili doświadczalnie (metodą izotopową), że w gruczole mlecznym królika przekształcenie glukozy w kwasy tłuszczowe zachodzi w sposób następujący: glukoza → kwas pirogronowy → kwas octowy → kwas tłuszczowy.

U przeżuwaczy jednak glukoza krwi jest wykorzystywana głównie nie dla tworzenia kwasów tłuszczowych, lecz glicerolu. W doświadczeniach na królikach i owcach stwierdzono, że wchodzący w skład tłuszczu mleka glicerol powstaje w samym gruczole mlecznym, przy czym do 95% właśnie z glukozy (Popiak, Hunter i French, 1953). Jak widać z tego, tylko niewielka część węglowodanów paszy zostaje bezpośrednio wykorzystana w organizmie przeżuwaczy na tworzenie tłuszczu mleka.

Węglowodany paszy u przeżuwaczy zostają wykorzystane przez organizm nie tyle w formie glukozy, co w formie tworzących się drogą fermentacji lotnych kwasów



Rys. 1. Schemat przekształcania węglowodanów w przewodzie pokarmowym przeżuwaczy

tłuszczowych. Są one zużytkowywane w organizmie przeżuwaczy na energię, a także jako materiał dla syntezy różnych złożonych organicznych składników, przede wszystkim zaś do syntezy tłuszczu. Na podstawie doświadczeń ustalono, że kwasy powstające na drodze fermentacji dają początek glicerolowej i kwasotłuszczowej części molekuł obojętnego tłuszczu. Zużytkowanie kwasów pofermentacyjnych w tworzeniu tłuszczu mleka zachodzi głównie w wątrobie (Mc Anally i Phillipson, 1942), a także ma miejsce w samym gruczole mlecznym. Zużytkowanie kwasu octowego dla syntezy tłuszczu, zachodzące w wątrobie, przechodzi drogą narastania cząsteczek kwasu tłuszczowego przez przyłączanie reszt acetylowych z kwasu octowego. Przy badaniach *in vitro* w ściankach wątroby owiec kwas octowy przechodzi w związki ketonowe (kwas aceto-octowy i beta-oksymasłowy, Pennington, 1952). Proces kondensacji dwu cząsteczek kwasu octowego stanowi pierwszy etap w syntezie wysoko-cząsteczkowych kwasów tłuszczowych.

Podobnie dla produkcji tłuszczu jest wykorzystywany drugi produkt fermentacji węglowodanów—kwas masłowy. Zdolność wątroby do syntetyzowania wysokocząsteczkowych kwasów tłuszczowych z kwasu masłowego wykazali w doświadczeniach *in vitro* Brady i Gurin (1951). Kwas propionowy nie zostaje wykorzystany dla tworzenia wysokocząsteczkowych kwasów tłuszczowych, lecz jest źródłem powstawania glicerolu, który tworzy się głównie w wątrobie, a w małych ilościach także w gruczole mlecznym.

Syntetyzowany w wątrobie tłuszcz przechodzi do krwi, gdzie miesza się z tłuszczem pochodzącym z innych źródeł i jest tą drogą doprowadzany do gruczołu mlecznego. Powstające przy fermentacji lotne kwasy tłuszczowe są wykorzystywane nie tylko przez wątrobę, lecz i przez inne narządy. Gruczoł mleczny krowy wybiera z krwi 40—80% kwasu octowego, co stanowi 2 do 6 mg% (Mc Slymont, 1949, 1951). Na jeden litr wytwarzanego mleka przypada wtedy 4—14 g zaabsorbowanego kwasu octowego (Nikitin, 1953).

Badania wykazały, że niskocząsteczkowe kwasy tłuszczowe mleka syntetyzowane są z kwasu octowego przez przyłączanie pochodzących z niego reszt acetylowych; niskocząsteczkowe kwasy mogą być również produktami przejściowymi przy tworzeniu kwasów wysokocząsteczkowych. Należy dodać, że kwas masłowy tłuszczu mleka powstaje drogą kondensacji dwu reszt kwasu octowego przez łączenie się węgla grupy metylowej z węglem grupy karboksylowej. Kwas kapronowy powstaje drogą dołączenia reszty acetylowej do kwasu masłowego posiadającego cztery atomy węgla. Trzeba podkreślić, że reszty acetylowe, które są bezpośrednim materiałem do syntezy kwasów tłuszczowych w wymieniu, pochodzą nie tylko z kwasu octowego, doprowadzanego z krwią, lecz częściowo powstają także przez rozłożenie w wymieniu wyższych kwasów tłuszczowych i aminokwasów pobieranych z krwi. Powstające z węglowodanów paszy produkty fermentacji dochodzą do gruczołu mlecznego nie tylko jako niskocząsteczkowe kwasy tłuszczowe, lub powstałe z nich tłuszcze, ale także jako ciała ketonowe, które są przez gruczoł mleczny zużytkowane do tworzenia mleka.

Chociaż glukoza w gruczole mlecznym przeżuwa nie ma większego znaczenia jako materiał do syntezy kwasów tłuszczowych, odgrywa jednak bardzo ważną rolę w szybkości syntezy obojętnego tłuszczu, gdyż jest źródłem glicerolu. Dlatego zabezpieczenie gruczołowi mlecznemu glukozy jest koniecznym warunkiem pełnego wykorzystania tych składników, z których powstaje kwasotłuszczowa część trójglicerydów mleka. Stąd wynika konieczność walki z niskim poziomem cukru we krwi szczególnie u bardzo wysokich mlecnic.

Skład tłuszczu mleka zwierząt roślinożernych, a przede wszystkim przeżuwaczy, charakteryzuje się wysoką zawartością niskocząsteczkowych kwasów tłuszczowych (do C<sub>12</sub>) i bardzo niską zawartością nienasyconych kwasów tłuszczowych w porównaniu z tłuszczem mleka zwierząt wszystkożernych. W tłuszczu mleka krowiego jest dziesięć razy więcej lotnych kwasów tłuszczowych i cztery razy mniej kwasu linolowego aniżeli w tłuszczu mleka świń.

Na podstawie doświadczeń ustalono, że przy głodzeniu nie tylko obniża się produkcja tłuszczu mleka, ale zmniejsza się też zawartość w nim lotnych kwasów tłuszczowych (zahamowanie procesów fermentacji (Smith i Dastur, 1938). Doświadczenia Tyżnika i Allena (1951) wykazały bezpośrednią zależność tworzenia się tłuszczu mleka od ilości kwasu octowego powstającego w żwaczu drogą fermentacji. Ustalono przy tym na krowach (8 sztuk), że przy obniżeniu w dawce pokarmowej ilości paszy objętościowej do 1,5 kg i zastąpieniu jej paszami treściwymi ilość tłuszczu w mleku obniżyła się do 1—2%. Stwierdzono równocześnie, że w żwaczu zawartość

kwasy propionowego zwiększyła się, octowego zmniejszyła się, a masłowego pozostała bez zmian.

Tak więc proces tworzenia tłuszczu mleka zależy od nasilenia i charakteru procesów fermentacyjnych w przedżołądkach, a głównie od ilości powstającego kwasu octowego. Ten fakt, że same pasze treściwe, chociaż zawierają dużo skrobi, nie są zdolne do utrzymania na normalnym poziomie produkcji tłuszczu mleka, świadczy o tym, że wykorzystanie węglowodanów paszy na tworzenie tłuszczu mleka u przeżuwaczy jest ograniczone. Główną drogą wykorzystania węglowodanów do tego celu są procesy fermentacyjne. Wiemy już o tym (Nikitin 1953), że charakter paszy wpływa nie tylko ilościowo, ale i jakościowo na procesy fermentacyjne zachodzące w żwaczu.

Według Myszkina (1942) pasze objętościowe odgrywają rolę pobudzającą przedżołądki do periodycznych ruchów, co w rezultacie powoduje przemieszanie i rozdrobnienie karmy wpływając dodatnio na rozwój drobnoustrojów i fermentację. Tym samym powstają korzystne warunki dla tworzenia tłuszczu mleka z węglowodanów.

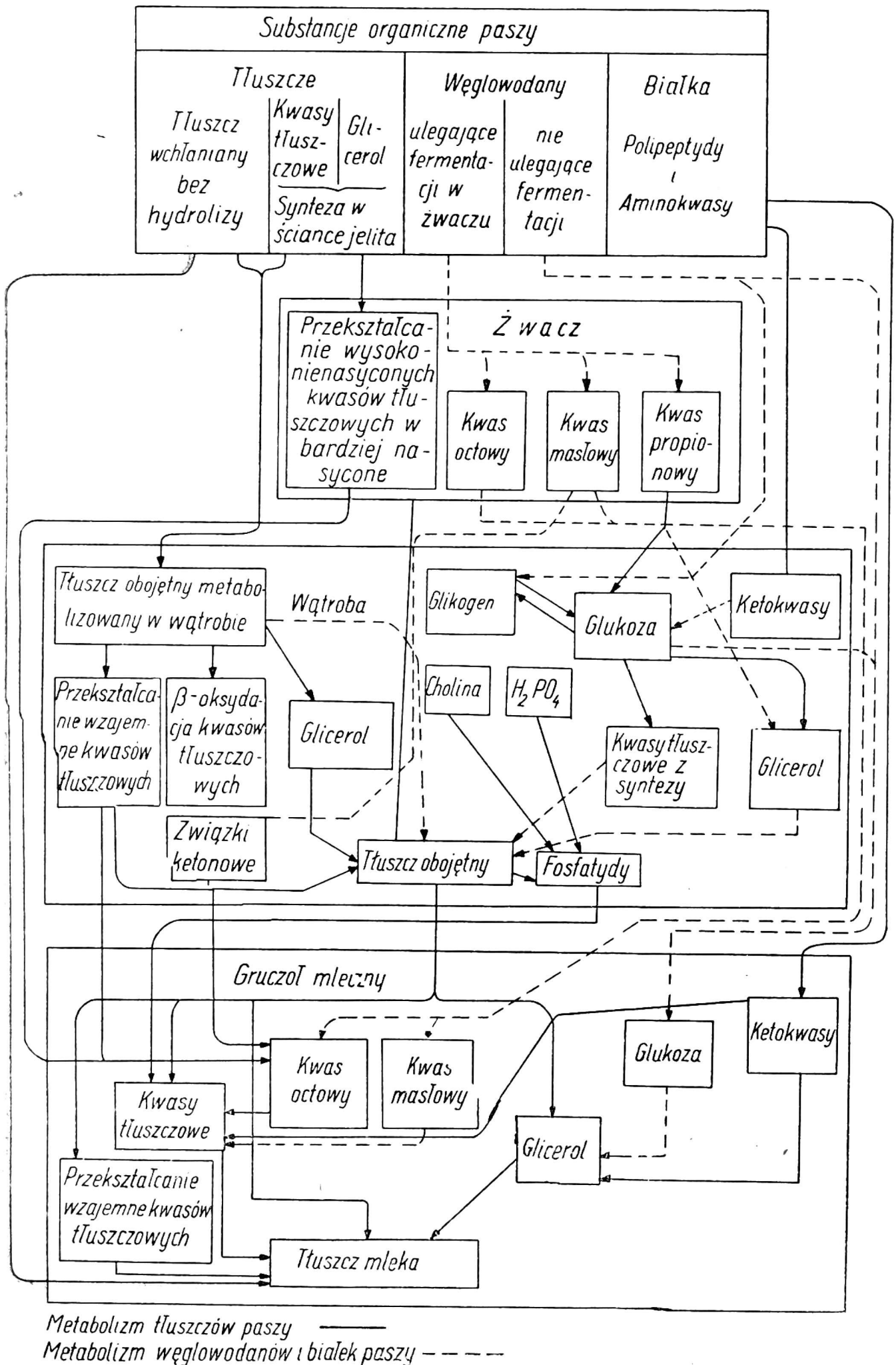
Buraki cukrowe wpływają na wysokość udojów, ilość i skład tłuszczu mleka (Abol, 1950; Kniga 1952).

Ważne więc dla praktyki jest poznanie roli pasz objętościowych w żywieniu przeżuwaczy, ustalenie optymalnej ilości tych pasz w dawce pokarmowej krowy dojnej oraz poznanie wpływu pasz soczystych i zawierających dużo cukru na procent tłuszczu w mleku.

#### *Udział białek paszy w tworzeniu tłuszczu mleka*

Praktyczne żywienie zwierząt dostarczyło dostatecznej ilości danych pozwalających stwierdzić, że białka paszy wpływają tylko na ogólną produkcję mleka, lecz również i na procent tłuszczu w nim (Kellner 1927; Szwabe, 1948, 1949; Abol, 1950; Popow, 1951, Sołowjew, 1952). Udział białek paszy w tworzeniu tłuszczu mleka ma dwojaki charakter: z jednej strony część tłuszczu mleka powstaje z substancji białkowych paszy, z drugiej zaś — co ilościowo jest jeszcze ważniejsze — białka paszy działają pobudzająco w procesie tworzenia tłuszczu mleka z innych substancji nietłuszczowych. W porównaniu z ilością tłuszczu mleka powstającego z innych składników paszy, głównie węglowodanów, ilość tłuszczu powstająca z białek jest znikoma. Procesy te zachodzą głównie w wątrobie i gruczole mlecznym. W czasie laktacji w wątrobie zachodzi głęboki rozpad białek z tworzeniem kwasów ketonowych, które z kolei mogą być zużytkowane na syntezę niebiałkowych składników mleka, a w tej liczbie i tłuszczu. Również gruczoł mleczny wybiera z krwi znacznie więcej polipeptydów i aminokwasów aniżeli potrzeba do tworzenia białka mleka.

Na podstawie badania składu krwi dopływającej i odpływającej z wymienia ustalono, że gruczoł mleczny posiada zdolność syntetyzowania mocznika, który, jak wiadomo, jest produktem dezaminacji aminokwasów (Graham, Houchin i Turner, 1937; Nikitin, 1949). Stwierdzono również w gruczole mlecznym obecność arginazy, tj. jednego z fermentów biorących udział w tworzeniu mocznika z amoniaku (Shaw i Petersen, 1938). W gruczole mlecznym następuje dezaminacja aminokwasów, przy czym powstają kwasy ketonowe i amoniak. Pierwsze mogą być zużytkowane, podobnie jak i w wątrobie, na syntezę niebiałkowych składników mleka, przede wszystkim na syntezę tłuszczu. Korzystny wpływ zwiększonej ilości białka w dawce pokarmowej na procent tłuszczu w mleku można częściowo wyjaśnić tym, że białko działa pobudzająco na procesy fermentacji w żwaczu (Nikitin, 1949; Sołowjew, 1952; Szwabe, 1948; 1949, 1950). Potwierdzają to wcześniejsze prace Zuntza (1891, 1913)



Rys. 2. Schemat przeobrażenia składników paszy w tłuszczu mleka u przeżuwaczy

i Markowa (1913), jak i późniejsze prace Nikitina (1839, 1951). Wyniki tych obserwacji każą nam zwracać specjalną uwagę na zabezpieczenie dostatecznej ilości białka w żywieniu krów mlecznych. Należy jednak wystrzegać się podawania zbyt dużych ilości białka, gdyż metabolizm tego składnika u wysokomlecznych krów jest i tak bardzo wysoki. Dotychczasowe doświadczenia pozwalają nakreślić schemat przeobrażeń, jakim ulegają składniki pokarmowe paszy przy tworzeniu się z nich tłuszczu mleka (rys. 2).

W przeobrażeniach tych bierze udział cały organizm zwierzęcia. Na obecnym etapie wiedzy można jedynie wyjaśnić główną drogę, którą przebiega przemiana składników pokarmowych paszy. Przemiany te rozpoczynają się w przewodzie pokarmowym (żwaczu), idą dalej poprzez wątrobę i kończą się w gruczole mlecznym, gdzie następuje przebudowa składników doprowadzonych z krwią. Niestety, nic jeszcze nie wiemy, jaki jest udział pozostałych narządów zwierzęcia w procesie tworzenia tłuszczu mleka.

*„Istoczники i puti obrazowanja žira mołoka u žwacznych žiwotnych“ Uspiechi Sowriemiennoj Biologii, tom XXXVIII, wyp. 3 (6), 1954. Przełożyli: K. Czarnocka i Cz. Lewicki. W tekście poczyniono skróty .*