

ОГЛЯДИ

УДК 636.2/3:612.3

**АСПЕКТ СИМБІОЗУ В РОЗРОБЦІ БІОТЕХНОЛОГІЧНИХ ОСНОВ
ПІДВИЩЕННЯ ПРОДУКТИВНОСТІ ТВАРИН**

Г. Калачнюк, Л. Калачнюк

*Національний університет біоресурсів і природокористування України
вул. Героїв Оборони, 15, Київ 03041, Україна
e-mail: lilkalachnyuk@gmail.com*

Даний огляд присвячений вивченню симбіозу живих організмів (власне – між твариною-господарем і мікроорганізмами травного тракту) з метою підвищення продуктивності тварин. У ньому представлений аналіз досліджень ролі стінки рубця у процесах травлення жуйних тварин, симбіозу в жуйних і нежуйних видів тварин з мікроорганізмами, ефективності ферментації в передшлунках і товстому кишечнику та біотехнологічні основи використання симбіозу у тваринництві, а також висвітлюється вагомий внесок українських вчених у вирішення вищевказаних питань.

У жуйних слизова оболонка рубця забезпечує тісні взаємовідносини між твариною-господарем і змішаними популяціями мікроорганізмів рубця завдяки її двобічній проникності й синтезуючій здатності. Для підтримання постійного ферментативного процесу слизова оболонка здатна передавати у порожнину рубця близько 0,4 кг гліколіпонуклеопротеїнових комплексів. Ферментація у передшлунках є більш ефективною, ніж у товстому кишечнику. При розробці біотехнологічних основ у системах підвищення продуктивності жуйних і нежуйних тварин обов'язково мають братися до уваги головні чинники корекції симбіозу.

Ключові слова: слизова оболонка рубця, ензими, тварина-господар, мікроорганізми-симбіонти.

Значний поступ у розвитку сучасних біотехнологій у тваринництві неможливо уявити без урахування та використання досягнень у вивченні симбіозу живих організмів взагалі, а у жуйних – між твариною-господарем і мікробною екосистемою травного тракту зокрема. Саме таким був погляд у професора С.З. Гжицького і його учнів на цю проблему [3, 4, 9, 10, 13–17, 28, 34, 35]. І, здається, без перебільшення можна сказати, що за успіхи та досягнення передусім у цьому напрямі серед багатьох інших важливих підстав для офіційного визнання й увіковічнення заслуг перед світовою наукою та народом України його ім'я було вкарбоване в назву Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій, а ще згодом – організовано низку науково-дослідних інститутів у його складі, зокрема НДІ біотехнологічних основ підвищення продуктивності тварин (1997–2010 рр.) [2, 9, 26].

У цьому огляді будуть зроблені тільки деякі акценти на досягненнях, пов'язаних з дослідженнями, які ми виконували разом із С.З. Гжицьким і після 1976 р. Вони, на нашу думку, є важливою сторінкою наукової історії та мають багатогранне значення.

Відомо, що симбіоз у широкому розумінні сприймається як своєрідне співіснування живих організмів, одним із типів якого є взаємовигідні відносини. Виходячи з цього і стосовно галузі тваринництва, більшу увагу в цій роботі зосередимо тільки на основних досягненнях безпосередньо у таких напрямках: *1. Роль стінки рубця у взаємозв'язках загального обміну речовин макроорганізму-господаря зі середовищем рубцевої порожнини;*

2. Симбіоз у жуйних і нежуйних видів тварин з мікроорганізмами; 3. Ефективність ферментації в передшлунках і товстому кишечнику; 4. Біотехнологічні основи використання симбіозу у тваринництві.

1. Роль стінки рубця у взаємозв'язках загального обміну речовин макроорганізму-господаря зі середовищем рубцевої порожнини. Якщо про популяції мікроорганізмів-симбіонтів рубця в 60–70 рр. XX ст. було достатньо наукової інформації, то знання про біологічну роль рубцевої стінки ще залишалися дискусійними. У ті часи були судження про стінку рубця як про звичайнісіньку грубу й міцну тканину, прямим призначенням якої є фізичне перетримання кормових мас протягом процесу мацерації їх мікробами у спецвмістилищі. У той час (за результатами досліджень передусім учнів школи С.З. Гжицького) стало відомо, що для стінки рубця характерна двобічна проникність, тобто вона здатна не тільки всмоктувати, але й виділяти у просвіт рубця велику кількість різноманітних речовин. Це наштовхнуло С.З. Гжицького на нові ідеї, в тому числі на ідею про регуляцію обміну речовин у жуйних за допомогою компонентів раціону. Свідченням такої регуляції могло бути виявлення того, що слизова рубця може виділяти в рубцеву порожнину складні гліколіпонуклеопротейнові комплекси, яким властива ензимна активність. Було встановлено, що рубець об'ємом 100 л здатний виділити їх протягом доби близько 0,4 кг [10, 13, 14]. Зважаючи на те, що вони за амінокислотним і ліпідним складом та іншими властивостями суттєво відрізняються від сироваткових, тоді ж було висунуто низку нових гіпотез, у тому числі й таку, що ці комплекси синтезує сама слизова оболонка [13]. Вже згодом це було підтверджено [10, 15, 53] у спеціальних дослідках при вивченні початкових етапів біосинтезу білка на рівні аміноацилювання десяти транспортних РНК (*tRNA*), а саме *tRNA^{Glu, Ser, Val, Phe, Ala, Gly, Lys, Met, Leu, Tyr}* (табл. 1).

Таблиця 1

Інтенсивність акцепції ¹⁴C-, ³⁵S-амінокислот транспортними РНК слизової рубця, печінки і м'яза телят (нмоль амінокислоти мг *tRNA* · 10²; M±m; n=6)

№ п/п	¹⁴ C-, ³⁵ S-амінокислоти	Тканини		
		Слизова рубця	Печінка	Найдовший м'яз спини
1.	Лізин	230±12,6	172±2,5	136±5,6
2.	Метіонін	91±1,4	111±1,8	Не вивчали
3.	Лейцин	60±11,1	52±14,5	-- « --
4.	Тирозин	210±15,4	55±10,9	-- « --
5.	Глутамат	153±6,7	109±3,3	-- « --
6.	Фенілаланін	194±4,4	55±3,8	-- « --
7.	Серин	109±15,4	91±8,6	-- « --
8.	Валін	55±2,6	30±0,9	-- « --
9.	Аланін	151±6,5	119±9,4	-- « --
10.	Гліцин	58±3,5	118±4,5	-- « --

Електронною мікроскопією [6–8, 57] було підтверджено складність будови слизової оболонки рубця, яку схематично представлено на рис. 1.

Із розвитком передшлунків, зокрема їхньої слизової оболонки, тісно пов'язана їх функціональна зрілість: моторика, активність симбіотичних мікрорганізмів і підвищена метаболічна здатність [31, 32]. У 18-годинних телят спостерігаються рухи рубця-сітки і спарені скорочення цих відділів складного шлунку, які є характерними для дорослих тварин [17]. У новонароджених телят висота ворсинок (папіл) слизової оболонки рубця-сітки становить менше 1 мм, але при переході тварин на живлення рослинними кормами ворсинки ростуть швидше і досягають максимальної висоти (5–7 мм) у 8-тижневому віці [17]. При цьому епітелій слизової швидко ороговіває при паралельному збільшенні кількості пухирцевих клітин, зменшенні зародкового шару та скороченні епітеліальних ніжок [19]. Є

взаємозв'язок між розмірами та розміщенням папіл і кольором слизової оболонки, а також приростами живої маси [6–8, 36, 37, 48]. Звідси випливає, що стан розвитку передшлунків впливає на обмін речовин, ріст і розвиток жуйної тварини.



Рис. 1. Будова слизової оболонки рубця: 1 – порожнина рубця; типи клітин слизової оболонки рубця (2 – ороговілі; 3 – гранулярні; 4 – парабазальні; 5 – базальні); 6 – м'язова оболонка; 7 – артеріоли.

У дорослих жуйних тварин слизова оболонка рубця вистелена епітелієм, будову якого тривалі роки вважали багат шаровим, ороговілим, позбавленим секреторних клітин. Усе це було причиною того, що довгий час вона залишалася поза увагою дослідників. Однак дослідження морфологічних особливостей епітеліального шару слизової показали, що вони визначають його особливі функції. У 1961–1964 рр. А.А. Туревський першим виявив велику васкуляризацію епітеліального шару [6, 17, 19, 48]. Він показав, що товщина епітелію дорівнює 60–80 мкм, тобто у 8–10 разів менша ніж товщина епітелію стравоходу, що ороговіння властиве тільки поверхні клітинних оболонок у вигляді захисної кутикули, а самі клітини – живі та мають ядра. Автор припускав, що ця гістологічна особливість епітелію є передумовою специфічної діяльності. Через кілька років П. В. Груздев [6, 17, 19] підтвердив велику васкуляризацію слизової рубця. Її венозні судини відрізнялися густотою і гострими кутами впадання та чисельністю малих відвідних венозних шляхів. Це вказувало на можливість швидкого відтоку крові, що сприяє інтенсивному обміну [17]. Про активне всмоктування, асиміляцію і метаболізм речовин, які надходять у слизову рубця, свідчать електронномікроскопічні дослідження [57]. Роботами Л. Давлетової [6–8] було показано, що у процесі диференціації слизової оболонки рубця ягнят протягом пізньоплодного періоду відбувається формування сосочків (ворсинок, папіл), яке пов'язане із вrostанням сполучної тканини основи слизової в епітеліальний шар. У міру підростання сосочків до поверхні епітеліального шару порушується його єдність. Завдяки діяльності особливих світлих клітин, починається формування захисного шару, що пов'язане з накопиченням у поверхнево розміщених епітеліальних клітинах нейтральних і кислих мукополісахаридів. Залежно від ступеня звільнення сосочків із епітелію, значно зменшується кількість гліко-

гену і в клітинах захисного шару починає вироблятися кератин. Клітини захисного шару не піддаються роговинню, а тільки виробляють кератин, що входить до складу кутикули. Самі клітини виглядають життєздатними і містять нуклеїнові кислоти, необхідні для продукції специфічного захисного шару [17, 37].

У ранніх плодів вміст рубця, можливо, є фільтратом із крові лімфи зародка, який надходить у рубець із його стінки завдяки енергійному скороченню м'язової оболонки і підслизового шару й утворенню в епітеліальному шарі колбоподібних порожнин, що з'єднуються з просвітом органа. У старших плодів цей механізм проникнення рідини в рубець затрудняється через утворення сосочків. На зміну йому приходять заковтування амніотичної рідини і збільшення проникності в оболонках епітеліальних клітин [6–8, 17, 37].

За допомогою гістохімічних методів, світлової та електронної мікроскопії було доведено те, що ворсинки слизової оболонки розмірами 1 см x 2 мм складаються з епітелію, який покриває дуже васкуляризовану сполучну тканину [6–8, 17, 57]. Під клітинами епітелію лежить базальна пластинка товщиною до 500 Å. Клітини базального відділу епітелію розміщуються в 1–2 шари і діють як резервуар розчинних речовин. У них виявляється багато піноцитозних міхурців. Клітини поверхневих (зернистого й рогового) шарів епітелію беруть активну участь у перенесенні розчинних речовин. У клітинах зернистого шару містяться зерна кератогіаліну. Залежно від вмісту солей і зміни осмотичного тиску в клітинах поверхневого епітелію з'являються вакуолі, форма яких може змінюватись. У базальних відділах обмін між клітинами епітелію і кров'ю відбувається шляхом дифузії та піноцитозу. На цьому рівні здійснюється й обмін жирних кислот.

Вибіркове всмоктування на величезній поверхні рубцевої слизової оболонки є також могутнім засобом, спрямованим проти раптових змін у вмісті передшлунків. Однак у самому всмоктуванні й інших відомих регуляторних засобах макроорганізму слабко відчувається фактор симбіозу між твариною-господарем і мікроорганізмами-симбіонтами. Зважаючи на це, С.З. Гжицький висунув гіпотезу про проникність стінки рубця й у зворотному напрямку, тобто із крові – у просвіт передшлунку [2, 9, 17, 19]. Суть цієї гіпотези зводилася до того, що за допомогою двобічної проникності стінки організм має можливість компенсувати певні недоліки дієти і тим самим підтримувати ті умови, які необхідні для підтримання життєдіяльності мікробних популяцій.

Комплекс мікроорганізмів-симбіонтів можна приймати за окремий життєво необхідний орган жуйної тварини [18–21], а рубцеву слизову оболонку як зв'язуючу ланку між загальним обміном речовин тварини і рубцевою ферментацією, тобто між макро- і мікроорганізмами.

У всіх передшлунках інтенсивно всмоктується вода і розчинені в ній речовини зі швидкістю від 37,1 до 70,8 мл/хв. На другу–третю годину після годівлі настає пік всмоктування, який триває 10–14 год. Вуглекислота і бутират стимулюють цей процес, а акт напування тварини гальмує його [13–15, 17, 19]. Вільний аміак проникає у 4–6 разів швидше, ніж амонійні солі. Незалежно від концентрації амонійних іонів у рубцевому середовищі проникання аміаку найвище при рН 6,75–6,9 [13]. Проникність вільних летких жирних кислот (ЛЖК) також є вищою, порівняно з їх солями. Всмоктуються всі прості сполуки, які утворюються при ферментації кормових часток, що надходять у рубець.

Поряд з наведеними даними було показано, що із крові в рубець надходить у 15 разів більше нітрогену, ніж зі слиною. Протягом дня в рубець надходить 6 г нітрогену [50]. Слизова оболонка рубця здатна виділяти велику кількість різноманітних речовин [13], у тому числі й білки у вигляді гліколіпонуклеопротеїнових комплексів, яким властива ензимна активність [14, 16, 17, 19].

Спостереження виділення значної кількості білків і продуктів їх розкладу із травними соками у собак наводили на думку, що інтермедіати білкового обміну циркулюють від органів до шлунково-кишкового тракту й у зворотному напрямку [13, 17, 19]. Лактуюча корова здатна за добу виділити в порожнину рубця 500–700 г білка, із 100 мл рубцевої рідини за 1 год всмоктується стінкою ізольованого рубця 41 мг загального і 25 мг білкового нітрогену та 28 мл рідини. За добу це становить 984 мг загального і 602 мг білкового нітрогену.

У дослідах із міченим альбуміном було виявлено, що у травний тракт вівці із крові надходить 8 г/день альбуміну. Якщо врахувати, що за день у вівці, котра поїдала сіно, із шлунку в кишечник надходить близько 11 г нітрогену, то 8 г альбуміну, який надходить із крові в шлунково-кишковий тракт, займає значну кількість у білковому обміні організму. Н.В. Курілов [27] на основі результатів власних досліджень із міченим ¹³¹J-альбуміном показав, що основним шляхом проникнення білка крізь стінку в рубець і кишечник є його рух по міжклітинному просторі. Із наведеної інформації випливає, що білок, який проникає у просвіт травного тракту, вважається білком сироватки крові. Але в 1967 р. на основі порівняльних електрофоретичних та інших досліджень білків, які виділяються слизовою оболонкою рубця та білків сироватки крові, було зроблено припущення про біосинтез білків клітинами стінки цього передшлунку [13]. Н. Курілов і А. Кроткова такий висновок спочатку піддавали сумніву [13, 27], але у 1968 р. А. Алієв підтвердив гіпотезу Г. І. Калачнюка і С. З. Гжицького [1, 15]. Для отримання доказів неоднозначних поглядів вчених щодо можливості біосинтезу білка у слизовій рубця потрібні були нові дослідження.

Оскільки у відтікаючій від рубця крові спостерігали нижчу концентрацію аміаку, ніж у його вмісті, то було зроблено припущення про можливий синтез сечовини на шляху до печінки [17, 24, 28, 30]. С. Кусень та І. Пупін першими вказали на процес сечовиноутворення в рубцевій стінці [17, 28]. Збільшення сечовини при інкубації слизової оболонки рубця з вуглекислим амонієм свідчить про вірність припущення того, що аміак є її джерелом у цьому процесі [17]. В епітеліальному шарі слизової оболонки були виявлені всі ензими циклу Кребса-Гензелейта і визначений їх оптимум дії, а також підтверджено синтез карбомойлфосфату й наявність активної орнітинтранскарбомойлази у стінці рубця [28, 30]. Вченими [24, 33, 35, 36] у дослідах з використанням ізотопів було підтверджено синтез сечовини у стінці рубця. Новосинтезована сечовина здатна надходити як у кров, так і в рубцеву порожнину. У слизовій оболонці рубця синтезуються амінокислоти. Синтез глутамінової кислоти із α -кетоглутарату й аміаку має особливе значення, адже за допомогою цієї реакції нітроген аміаку включається в метаболізм органічних сполук [17, 24, 33, 40, 43, 45], а наявність у стінці амінотрансфераз створює сприятливі умови для використання глутамату. Кращими донаторами аміногруп для α -кетоглутарату є аланін і аспартат, а менш ефективними – метіонін, валін, лейцин та ізолейцин [13–17, 33, 43]. Стінка рубця здатна виконувати роль тимчасового депо багатьох амінокислот, які надходять як із просвіту порожнини рубця, так і з крові [27]. У стінці рубця амінуються піруват, ацетоацетат і α -кетоглутарат [13–17, 27]. Епітеліальна тканина слизової оболонки рубця сорбує глюкозу з крові та його вмісту, поповнюючи таким чином енергетичні запаси у вигляді креатинфосфату, АТФ і глікогену [13–17]. Підвищений вміст глюкози у тканині впливає на кількість вуглеводів у вмісті рубця. Додавання інсуліну посилює бродильні перетворення й підвищує засвоєння глюкози слизовою оболонкою рубця та процеси синтезу в ній. У слизовій оболонці рубця синтезуються гексозаміни з використанням глюкози, аміногрупи глутаміну й вільного аміаку. За наявності сечовини цей процес посилюється. Використання глюкози з метою утворення уронних кислот є важливою умовою для забезпечення процесів де-

токсикації фенолів [17, 43, 45]. У роботах Г.І. Калачнюка вперше наведено прямі докази білоксинтезуючої здатності слизової оболонки рубця, з якої були виділені й очищені високоактивні сумарні препарати тРНК і аміноацил-тРНК-синтеаз. Встановлено, що рівень аміноацилювання тРНК^{Lys}, тРНК^{Ser}, тРНК^{Gly}, тРНК^{Phe} і тРНК^{Val} клітин слизової оболонки телят, які поїдали більше сухих кормів, був значно вищим, ніж при звичайній молочній дієті [10–12, 17].

Отже, наведеними вище дослідженнями встановлено активну роль слизової оболонки рубця у взаємозв'язках загального обміну макроорганізму-господаря зі середовищем рубцевої порожнини, де інтенсивно відбувається ферментація кормових мас за участю мікробних популяцій і гліколіпонуклеопроїдів, які утворюються у слизовій оболонці рубця та виділяються в його просвіт [10, 14, 19, 34].

2. Симбіоз у жуйних і нежуйних видів тварин з мікроорганізмами. У рубці функціонують бактерії, протисти й анаеробні гриби, які виконують різні функції [3, 4, 9, 19]. Причому мікроорганізми зброджують усі компоненти раціону, також розщеплюють клітковину до полі-, оліго- й моносахаридів. Разом з тим, ферментацію за участю мікроорганізмів у рубці неможливо вважати дуже бажаним явищем для перетравлення концентрованих кормів, оскільки внаслідок цього процесу відбувається суттєва втрата енергії та нітрогену. Жуйні тварини могли би перетравлювати крохмаль і легкодоступні білки корму й без попередньої їхньої ферментації в рубці, але яскравою демонстрацією симбіозу мікроорганізмів і тварини-господаря та розподілу функцій між ними є те, що макроорганізм постачає сировину мікроорганізмам, які за її утилізації створюють для нього вкрай необхідні продукти [14, 19]. Це стає можливим тому, що мікроорганізми при зброджуванні корму не споживають кисень і продукують органічні кислоти (оцтову, пропіонову, масляну та ін.) й амоній [9], а у тварини деякі метаболічні продукти мікроорганізмів поряд з іншими речовинами всмоктуються й використовуються в процесі обміну речовин у аеробних умовах [10, 38]. Це є винятково важливим для співіснування тварини-господаря з мікроорганізмами, що заселяють шлунково-кишковий тракт (ШКТ). Слід наголосити на тому, що жуйні тварини не можуть перетворювати корм на енергію власного тіла такою мірою, як це роблять нежуйні види (наприклад, свині) і птиця. Тому в жуйних спостерігається втрата певної частини енергії у вигляді газів і тепла, які утворюють мікроби в рубці [9, 19, 38]. У вигляді метану втрачається 6–15% і тепла – 6–7%, що разом коливається в межах 12–22% [17]. У тварин частина корму може перетравлюватися шляхом ферментації в товстому кишечнику [22, 23, 27]. Ці два типи травлення відомі як передшлункове і задньокишкове, тобто травлення у передшлунках і товстому кишечнику (задній кишко), відповідно. Останнє особливо ефективним є у коней.

Неперетравлені частки їжі, злуцений епітелій, ензими та виділення слизових оболонок травного тракту надходять у товстий кишечник, у просвіті якого створено сприятливі умови для життєдіяльності мікроорганізмів-симбіонтів [22, 23, 29]. Для слизової оболонки тут також характерна двобічна проникність. Вибірково всмоктуються і виділяються різноманітні речовини [13–17, 22, 23, 25, 29, 44]. Галактоза всмоктуються значно швидше, ніж глюкоза, а глюкоза – швидше, ніж фруктоза. Нітрогеновмісні сполуки також всмоктуються і виділяються, основну масу речовин, які виділяє слизова сліпої кишки, становить нітроген сечовини, і тільки 15% припадає на білки [13, 25, 44]. Двобічна проникність слизової сліпої кишки, як і слизової оболонки рубця, вважається важливим пристосуванням макроорганізму тварини-господаря не тільки для ефективного використання поживних речовин їжі, але й для підтримання його співжиття з мікроорганізмами-симбіонтами [17, 19].

Стосовно видового складу кишкових мікроорганізмів-симбіонтів є різні погляди. Наприклад, при утриманні кролів на звичайній дієті основна маса бактерій представлена родом *Bacteriodes* і в менших кількостях – коками, а молочнокислих бактерій немає [22, 23, 29, 47].

При інокуляції з кормом чи водою таких мікробів, як *Escherichia coli*, *Clostridium welchii*, *Streptococcus faecalis* і *Lactobacillus acidophilus*, не спостерігалось їх виділення з калом або воно було в незначних кількостях. Мікробіота кишечника, в основному, представлена грампозитивними бактеріями [41]. Серед мікроорганізмів, що населяють кишечник тварин, 45–50% становлять бактерії *Bacillus subtilis*, 39–45% – *Lactobacillus* і 2–12% – *Bacteriodes*. Поодинокі трапляються коліформні бактерії. Однак є дані, що в 4–8-місячних кролів мікрофлора сліпої кишки на 50% складається з коліформних бактерій. 15% припадає на *Proteus*, 10% – на бацили і 10% – на ентерококи [22, 47].

У кроленят 4-денного віку в товстому відділі шлунково-кишкового тракту виявлені *E. coli*, *Streptococcus* і *Bacteriodes* [39]. При споживанні тваринами лише гранульованого корму в товстому відділі кишечника третє місце за чисельністю можуть зайняти бацили. Молочнокислі бактерії не виділялися [58, 61, 62]. Більшість дослідників вважають, що весь процес розвитку і зміни видового складу мікробних популяцій відтворює характер симбіозу макроорганізму тварини-господаря і мікроорганізмів, що заселяють шлунково-кишковий тракт. Мікроорганізми ШКТ синтезують вітаміни групи В і вітамін К, які засвоюються організмом кролів завдяки копрофагії [42, 49]. Вони також беруть участь у жировому обміні. Під їхнім впливом у кишечнику зменшується вміст жовчних кислот, покращується перетравлення холестеролу. У розщепленні клітковини й інших важкоперетравних компонентів рослин беруть участь мікроорганізми виду *Butyrivibrio fibrisolvens*. Для їхнього росту необхідні такі амінокислоти, як гістидин, лейцин, ізoleyцин, метіонін, лізин, цистин і такі вітаміни, як біотин, фолієва кислота тощо [51, 52, 54–56, 60, 63]. Компоненти корму, в яких міститься багато пектину і геміцелюлози, перетравлюються у сліпій кишці дуже ефективно. У кролів це пов'язує ще і з копрофагією. Фібринолітична активність бактерій сліпої кишки найвища для раціонів із високим вмістом пектину [62]. Це забезпечується підвищеною колонізацією кишок пектинолітичними мікробами. До них належать бактерії *Bifidobacterium pseudolongum*, які метаболізують пектин і глюкозу й активують ензими, що надходять з тонкої кишки, та кишкових бактерій. Ці ензими включаються в деградацію даних вуглеводів. З пектинолітичних мікроорганізмів велику роль відіграють *Bacteriodes*, *Bifidobacterium* і *Eubacterium* [46, 58].

Загалом у кролів, завдяки особливостям їхнього обміну речовин і анатомічній будові органів травлення, перетравність багатьох поживних речовин є нижчою, ніж у інших травоядів, передусім жуйних тварин і коней. Особливо важко перетравлюється клітковина, хоча ємність шлунково-кишкового тракту дає змогу поїдати великі кількості об'ємних кормів. У товстому відділі кишечника під впливом мікробів клітковина розщеплюється, головним чином, у сліпій кишці, яка за об'ємом удвічі більша, ніж шлунок. Тут інтенсивно відбуваються мікробні процеси, подібно до тих, які спостерігаються у рубці жуйних тварин. За способом перетравлення корму кролі належать (як і свині) до моногастричних тварин. Перетравлення клітковини, яка у природних умовах становить основу раціону травоядних, у кролів відбувається після того, як доступні для власних ензимів крохмаль і білок кормових засобів розщеплюються в шлунку й тонкому кишечнику. Очевидно, в цьому полягає основна біологічна відмінність (за особливостями травлення) між моногастричними та жуйними тваринами, у яких мікробіальне розщеплення клітковини відбувається в передшлунках, тобто ще до дії на корм власних травних соків і ензимів [5,

19, 29, 31, 32, 59]. Тварини поїдають м'який кал, тобто вдаються до копрофагії, отримуючи при цьому продукти мікробного метаболізму [47].

3. Ефективність ферментації у передшлунках і товстому кишечнику. Основною перевагою ферментації в передшлунках є її більший об'єм порівняно з такою ж у задній кишці, що дає змогу вмістити більше корму і затримати його протягом довшого часу, а також перетравлювати навіть важкоперетравні компоненти раціону. У передшлунках за процесу ферментації поживних речовин швидко розмножуються і ростуть мікробні клітини, які разом з рідиною та дрібними частками кормів переходять у сичуг і становлять важливе джерело протеїну в живленні жуйних. У результаті симбіозу створюються необхідні умови для життєдіяльності мікробів-симбіонтів з боку тварини-господаря, яка отримує високоцінний білок від мікробної популяції [10]. Основним недоліком тут є те, що деякі компоненти кормів (наприклад, крохмаль, протеїн) повністю перетравлюються, стримуючи біосинтез бактеріального білка, який швидше утворюється під час ферментації такої ж кількості целюлози. Тривалість перебування корму в передшлунках частково обумовлюється розміром вихідного отвору із рубцево-сіткової порожнини в сичуг. Для грубого корму цим створюються умови для додаткового подрібнення за допомогою жуйки [17].

Основною перевагою травлення в товстому кишечнику є те, що воно запобігає втраті поживних речовин, які не встигають перетравитись у попередніх відділах ШКТ. Недоліком його (особливо, якщо в раціоні тварин є багато клітковини) є те, що мікробні клітини не засвоюються макроорганізмом, а видаляються з нього. Копрофаги (наприклад, кролі) здатні споживати значну частину свого калу, що сприяє повнішому перетравлюванню корму і в тому числі продуктів задньокишкової ферментації; унаслідок цього, наприклад, організм отримує більшу кількість повноцінного мікробного білка. Іншим недоліком вважається те, що товстий кишечник – порівняно недостатньо великий, щоб забезпечити тривале перебування вмісту з великою кількістю клітковини. У траводідів загалом товстий кишечник має трохи нижчу ферментативну здатність, ніж передшлунки у жуйних [17, 19]. Тільки у коней на бідному пасовищі (завдяки значній пропускну здатності ШКТ за низької перетравності корму) може збільшуватися жива маса. Водночас у жуйних тварин у таких же умовах менше споживається корму і зникають прирости.

4. Біотехнологічні основи використання симбіозу у тваринництві. Перед тим, як стратегічно вигідніше використати симбіоз у тваринництві необхідно ще зважити і на багато інших деталей, що обумовлюють кінцевий позитивний біотехнологічний ефект. Тут слід почати зі швидкості ферментації або часу розщеплення поживних речовин.

Якщо виходити із кормового фактора чи планування бажаної дієти, то треба враховувати, що корми мають різну перетравність чи обмінну енергію, значення якої обчислюють із даних перетравності. При цьому тривалість дії ензиму на відповідну перетравну частину корму має велике значення. Низька перетравність корму супроводжується більш тривалою взаємодією субстрату й ензиму. Наприклад, трава містить цукри, що мають таку ж розчинність, як і меляса, але остання розщеплюється швидше [17]. Це треба знати, щоб збагнути проблему споживання корму жуйними. Для порівняння варто навести перетравність (%) і тривалість розщеплення (год), відповідно: меляси – 95 і 0,5; буряка й турнепсу – 85 і 2–6; зерна злаків – 80 і 12–14; якісної трави – 70 і 18–24; якісної конюшини – 70 і 12–18; неякісного сіна – 55 і 30–40 та соломи – 40 і 45–55. Негативним результатом травлення соломи є те, що її неперетравний залишок більший, ніж перетравний. Тому під час перетравлення тварина втрачає більше часу на жування, а тривала затримка соломи у рубці обмежує споживання інших кормів. Взагалі, варто знати особливості травлення основних поживних речовин (постійних субстратів) як

твариною-господарем, так і мікробами. Перелік основних бактерій, що перетравлюють різні субстрати у рубці, наведено у табл. 2.

Целюлоза – важливий поживний компонент кормів (трави, сіна, силосу, соломи та стебел). Здатність ефективно перетравлювати целюлозу вважається характерною рисою жуйних тварин, яка обумовлює їхнє виживання без конкуренції з людиною за високоякісний білок і енергію. Сама по собі целюлоза повільніше перетравлюється порівняно з крохмалем і цукром, тобто є важкоперетравною. У рослинах целюлоза разом із лігніном і кутином входить до складу клітковини. Саме в такому комплексі вона захищена від ензимної дії целюлозолітичних мікроорганізмів [17]. Целюлоза як компонент неструктурних вуглеводів вмісту клітин листків перетравлюється швидше, ніж та, що є у складі структурних вуглеводів стебел. Ще треба взяти до уваги і такі дані: 1) целюлозу ферментують бактерії, які дуже чутливі до кислого середовища. Вони краще функціонують при рН 6,4–7,0. Швидкість їхнього росту сповільнюється за зниження рН до 6,2 і зовсім зникає при рН нижче 6,0. Це дуже важливо знати при комбінуванні поєднань кормів [17] з метою досягнення оптимального рН; 2) целюлозолітичні мікроби чутливі до жирів. Якщо жирів більше 5% від сухої маси речовини корму, то мікроорганізми різко знижують свою активність.

Таблиця 2

Основні бактерії, що беруть участь у перетравленні різних субстратів у рубці

Ферментація субстратів	Бактерії
Целюлозолітична	<i>Bacteroides succinogenes, Ruminococcus flavefaciens, Ruminococcus albus</i>
Пектинолітична	<i>Butyrivibrio fibrisolvens, Bacteroides rumenicola, Lachnospira multiparus, Streptococcus bovis</i>
Уреолітична (розщеплення сечовини)	<i>Succinivibrio dextrinosolvens, Selenomonas spp., Bacteroides rumenicola, Ruminococcus bromini</i>
Утилізація цукрів	<i>Treponema bryantii, Lactobacillus vitulinus</i>
Протеолітична	<i>Bacteroides amylophilus, Bacteroides rumenicola, Streptococcus bovis</i>
Утилізація ліпідів	<i>Anaerovibrio lipolitica, Butyrivibrio fibrisolvens, Treponema bryantii</i>
Геміцелюлозолітична	<i>Butyrivibrio fibrisolvens, Bacteroides rumenicola, Ruminococcus spp.</i>
Амілолітична	<i>Bacteroides amylophilus, Streptococcus bovis, Succinomonas amyolytica</i>
Метанопродукуюча	<i>Methanobrevibacter ruminantium, Methanobacterium formicicum, Methanomicrobium mobile</i>
Утилізація карбонових кислот	<i>Megasphaera elsdenii, Selenomonas ruminantium</i>
Утворення аміаку	<i>Bacteroides rumenicola, Megasphaera elsdenii</i>

Крохмаль – основа злакових зерен, картоплі та ін. Його найшвидше розщеплюють амілолітичні мікроорганізми, які менш чутливі до зміни рН і однаково ефективні в межах від рН=5,5–7,0. Нижче рН 5,5 переважна частина їх втрачає життєздатність. Ці бактерії, розщеплюючи крохмаль, утворюють молочну кислоту, тоді як пропіоновокислі – пропіонат [9]. Якщо останніх мало (при годівлі зерном злаків), то відбувається нагромадження й інтенсивне всмоктування лактату в рубці. Така ситуація призводить до ацидозу, який може спричинити смерть, а в кращому випадку тварини втрачають апетит, відмовляються від корму [5, 17].

За корекції субстратного живлення та за оптимального співвідношення мікробів, що вчасно розщеплюють крохмаль і перетворюють молочну кислоту на пропіонову, в рубці утворюється достатня кількість останньої, що найбільш бажано при відгодівлі тварин (рис. 2) [17, 19]. А за надлишку пропіонату в корів знижується жирність молока.

Цукор. У кормах його менше, ніж крохмалю і целюлози. Оскільки мелясу тваринам згодовують в обмежених кількостях і здебільшого разом з коренеплодами (в яких 80–90% води), то цукри надходять у рубець повільно, що запобігає виникненню ацидозів [17].

Мікроорганізми, що ферментують цукри, продукують пропіонат і бутират [9]. Масляна кислота як попередник жирних кислот при утворенні молочного жиру сприяє підвищенню жирності молока.

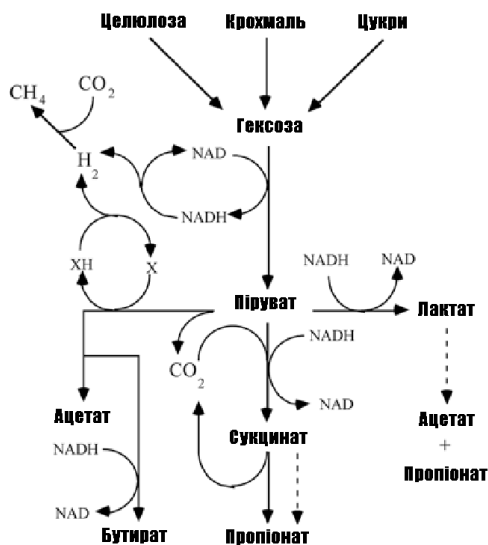


Рис. 2. Схема основних шляхів ферментації вуглеводів бактеріями рубця: "X" означає альтернативний електронний носій (наприклад, феродоксин). У деяких бактерій рубця піруватне декарбосиловання поєднується з продукцією форміату, більшість якого перетворюється на водень і карбон діоксид (CO₂) за допомогою форміатліази. Пунктирні лінії показують шляхи, які виникають у інших організмів.

Білок. Мікроорганізми, які розщеплюють целюлозу, крохмаль і цукор, здатні перетравлювати і білок [9, 17], продукуючи менше енергії (ніж за деградації вуглеводів), аміак та суміш органічних кислот. NH₃ використовується мікроорганізмами для синтезу амінокислот і білка [3, 9]. Особливістю функціонування таких бактерій є те, що вони розщеплюють набагато більшу кількість білків, ніж потрібно для їхнього існування. Ріст цих мікробів обмежується енергією (утвореною за ферментації вуглеводів без участі кисню). Аміак використовується відповідно до їхніх потреб, а його надлишок всмоктується у кров тварини і нейтралізується (переважно в печінці) шляхом утворення сечовини, що потім зі слиною надходить назад у рубець для реутилізації або ж через сечовидільну систему зовсім видаляється з організму [17]. Слід пам'ятати, що при дефіциті NH₃ у рубці порушуються взаємозв'язки між симбіонтами, гальмуються процеси травлення та знижується продуктивність тварин [17, 19, 34].

Наведена тут інформація про симбіоз між твариною-господарем і мікроорганізмами рубця та наші дані про формування рубцевого типу травлення у молодняка жуйних під дією дієтичного фактора [10, 16], зокрема підвищення початкової швидкості аміноацилювання *tRNA^{Lys}* у слизовій рубця за дії сухого корму (рис. 3), збільшення ворсинок і товщини слизової оболонки, а також інші [9] сильні чинники (пробіотики, протектори, інгібітори-активатори, сорбенти тощо) дають змогу суттєво впливати на симбіотичні взаємовідносини й успішно розробляти біотехнологічні основи підвищення продуктивності тварин [9].

Отже, завдяки двобічній проникності й синтезуючій здатності, рубцева слизова оболонка підтримує тісні взаємозв'язки між твариною-господарем і мікроорганізмами

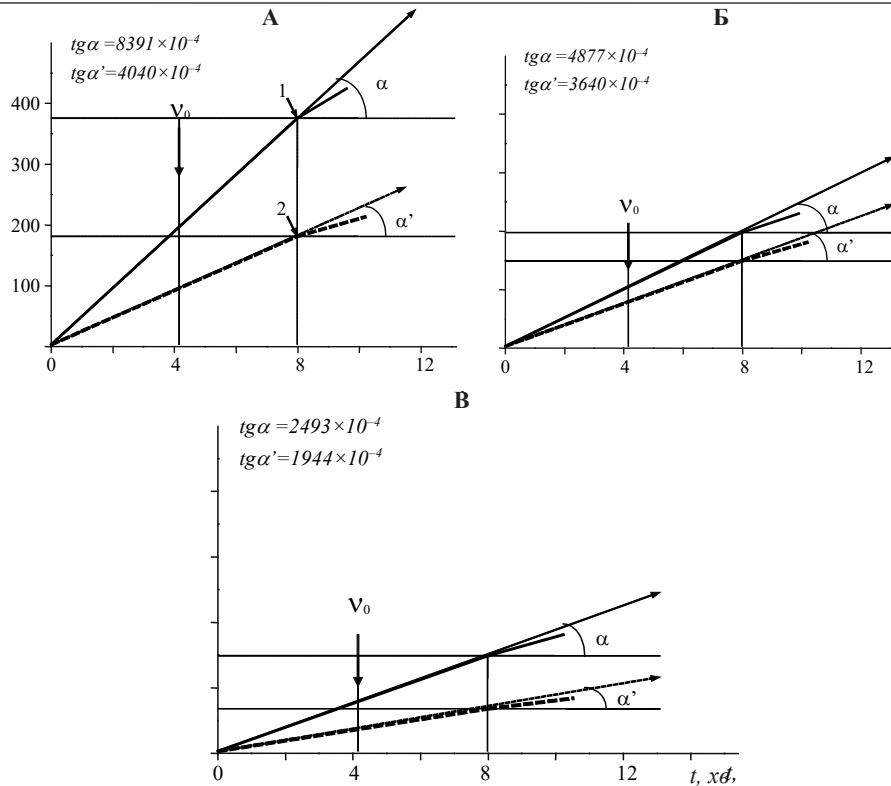


Рис. 3. Зміни початкової швидкості (v_0) реакції аміноацилювання $tRNA^{Lys}$ слизової рубця (А), печінки (Б) і м'язя (В) за умов згодовування сухого (1) та рідкого (2) корму.

рубця. При об'ємі 100 л слизова оболонка здатна виділяти у рубцевий просвіт близько 0,4 кг гліколіпонуклеопроїєнових комплексів для підтримання постійності ферментаційних процесів. Ферментація в передшлунках є ефективнішою, ніж у задній кишці. Представлена інтерпретація основних факторів корекції симбіозу має бути врахована при розробці біотехнологічних основ у системах підвищення продуктивності жуйних і нежуйних тварин.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Алиев А. А. Обмен липидов и продуктивность жвачных животных. М.: Колос, 1980. 380 с.
2. Гжицький С. З. Биосинтетические процессы в слизистой рубца и их значение в усвоении небелкового азота организмом жвачных // Науч. труды УСХА. 1976. Вып. 204. С. 77–80.
3. Гжицький С. З., Головач В. М., Макара І. А. та ін. Сечовина в годівлі жуйних тварин. К.: Держсільгоспвидав УРСР, 1962. 90 с.
4. Гжицький С. З., Скорохід В. Й., Скварук В. С. та ін. Про взаємозв'язок між бродінням у рубці і загальним обміном речовин у тварин // Фізіологія і біохімія с.-г. тварин. 1968. № 8. С. 34–40.
5. Гулий М. Ф., Мельничук Д. А. Роль углекислоты в регуляції обміну речовин у гетеротрофних організмів. К.: Наукова думка, 1978. 244 с.

6. Давлетова Л. В. Биология развития органов пищеварения жвачных и всеядных животных. М.: Наука, 1974. 135 с.
7. Давлетова Л. В. Эколого-морфологические особенности диких родичей домашних овец. М.: Наука, 1974. 178 с.
8. Давлетова Л. В., Шелянова Л. В., Кругляков П. П., Демядова Т. В. Электронно-микроскопическое и гистохимическое исследование эпителия преджелудков жвачных животных в онтогенезе // С-х биология. 1988. № 4. С. 52–55.
9. Калачнюк Г. І. Метаболічні особливості синтрофних бактерій рубцевої екосистеми за дії інгібіторів-активаторів і їх значення для симбіозу // Матеріали наук. читання, присв. пам'яті С. З. Гжицького. МСГіП: ЛДАВМ ім.С. З. Гжицького. 1997 (3.7.) С. 31–48.
10. Калачнюк Г. І. Белоксинтезирующая способность слизистой рубца и ее биологическая роль: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.04. К., 1975. 43 с.
11. Калачнюк Г. І. Свойства белков, выделяемых стенкой рубца крупного рогатого скота : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 093 “Биологическая химия“. К., 1968. 16 с.
12. Калачнюк Г. І., Гжицький С. З. Вміст амінокислот у білках, виділюваних стінкою рубця, і в сироватці крові великої рогатої худоби // Фізіологія і біохімія с.-г. тварин. 1968. Вип. 9. С. 25–27.
13. Калачнюк Г. І., Гжицький С. З. Электрофореграма білків, виділюваних стінкою рубця великої рогатої худоби // ДАН УРСР. 1967. Сер. Б. № 11. С. 1020–1023.
14. Калачнюк Г. І., Гжицький С. З. Об основах симбиоза жвачных с микрофлорой // 2-й Всесоюз. биохим. съезд, 23 секция. Ташкент: ФАН, 1969. С. 30.
15. Калачнюк Г. І., Гжицький С. З. Про аміноацилюючу здатність тРНК слизової рубця // Укр. біохім. журнал. 1973. Т. 45. № 6. С. 556–559.
16. Калачнюк Г. І., Гжицький С. З. Вплив сухого корму на аміноацилюючу здатність тРНК слизової рубця, печінки і м'язів телят // Укр. біохім. журнал. 1974. Т. 46. № 1. С. 85–88.
17. Калачнюк Г. І., Грабовенський І. Й. Интенсивна відгодівля телят при знижених витратах молока і зерна. Львів: Каменяр, 1983. 86 с.
18. Калачнюк Г. І., Калачнюк Л. Г., Савка О. Г. та ін. Зміни в ключових реакціях внутрішньоклітинного метаболізму за дії екзогенних факторів // IX Укр. біохім. з'їзд. (Харків, 24–27 жовтня 2006 р.). Харків, 2006. Т. 1. С. 127.
19. Калачнюк Л. Г. Молекулярні аспекти екзогенної регуляції метаболізму у клітинах мікроорганізмів-симбіонтів та тварини-господаря: дис. ... д-ра біол. наук: 03.00.04. К., 2009. 524 с.
20. Калачнюк Л. Г., Возна О. Є., Калачнюк Г. І. та ін. Метаболізм мікробних популяцій рубця, сформованих на біосубстратах різної доступності за дії пентахлорфенолу // Укр. біохім. журнал. 2002. Т. 74. № 3. С. 30–42.
21. Калачнюк Л. Г., Руснак Н. І., Калачнюк Г. І. та ін. Ігібування ензимів вуглеводного обміну пентахлорфенолом у клітинах пектинолітичних бактерій травного тракту тварин та вплив на цей процес адсорбенту кліноптилоліту // Укр. біохім. журнал. 2006. Т. 78. № 5. С. 144–154.
22. Калугин Ю. А. Кормление кроликов. М.: Агрпромиздат, 1985. 112 с.
23. Калугин Ю. А. Физиология питания кроликов. М.: Колос, 1980. 172 с.
24. Козлов Н. Б. Аммиак, его обмен и роль в патологии. М.: Медицина, 1972. 543 с.
25. Кольман Я., Рем К.-Г. Наглядная биохимия. 3-е изд. / пер. с нем. М.: Мир, 2009. 469 с.
26. Кравців Р. Й. Вступне слово до наукового читання, присв. пам'яті С.З. Гжицького // Матеріали наук. читання, присвяченого пам'яті С.З. Гжицького. МСГіП: ЛДАВМ ім. С.З. Гжицького. 1997 (3.7.) С. 1–3.

27. *Курилов Н. В., Кроткова А. П.* Физиология и биохимия пищеварения жвачных. М.: Колос, 1971. 432 с.
28. *Кусень С. И.* Исследование обмена веществ у крупного рогатого скота в связи с онтогенезом: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Львов, 1966. 30 с.
29. *Мотько Н. Р.* Особливості метаболізму вуглеводів змішаною мікробною популяцією сліпої кишки кролів: автореф. дис. ... канд. с.-г. наук: 03.00.04. Львів, 2004. 16 с.
30. *Пашиковская И. С.* Исследование мочевинообразования у крупного рогатого скота в онтогенезе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Львов, 1987. 18 с.
31. *Федець О. М.* Изоформы лактатдегидрогеназы та білковий спектр слизової оболонки травного тракту плода корови в онтогенезі: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.04. К., 2001. 20 с.
32. *Фоменко І. С.* Особливості глутаматдегідрогеназної та амінотрансферазних реакцій у слизовій оболонці травного тракту плода корови: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.04. К., 2001. 20 с.
33. *Шевряков Н. В.* Обмен аминокислот и аммиака в стенке рубца крупного рогатого скота и овец: автореф. дис. ... канд. биол. наук. К., 1975. 22 с.
34. *Шмидт Р. М., Калачнюк Г. И.* Исследование белкового спектра ядерной и митохондриальной фракций слизистой оболочки рубца // Укр. биохим. журнал. 1980. Т. 52. № 1. С. 3–9.
35. *Явоненко А. Ф.* Роль стенки рубца в азотистом обмене крупного рогатого скота и овец: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Львов, 1973. 35 с.
36. *Abdoun K., Stumpff F., Martens H.* Ammonia and urea transport across the rumen epithelium: a review // Anim. Health Res. Rev. 2006. Vol. 7. N 1–2. P. 43–59.
37. *Amasaki H., Daigo M.* Morphogenesis of the epithelium and the lamina propria of the rumen in bovine fetuses and neonates // Anat., Histol., Embryol. 1988. Vol. 17. N 1. P. 1–6.
38. *Baran M.* Oplyvňovanie bachovej fermentácie prežúvavcov. Košice: ÚFHZ SAV, 2002. 226 s.
39. *Belier R., Gidenne T.* Consequences of reduced fibre intake on digestion, rate of passage and caecal microbial activity in the young rabbit // British J. Nutrition. 1996. N 75. P. 353–363.
40. *Bergman E. N., Heitmann R. N.* Metabolism of amino acids by the gut, liver, kidneys, and peripheral tissues // Fed. Proc. 1978. Vol. 37. N 5. P. 1228–1232.
41. *Carabano R., Piquer J.* The digestive system of the rabbit // The nutrition of the rabbit. London: CABI Publishing, 1998. P. 1.
42. *Combes S., Gidenne T., Cauquil L.* et al. Coprophagous behavior of rabbit pups affects implantation of cecal microbiota and health status // J. Anim. Sci. 2014. Vol. 92(2). P. 652–665.
43. *Curthoys N. P., Watford M.* Regulation of glutaminase activity and glutamine metabolism // Annu. Rev. Nutr. 1995. Vol. 15. P. 133–159.
44. *Dagley S., Nicholson D. E.* An introduction to metabolic pathways. Oxford-Edinburg, 1970. 310 p.
45. *Duée P.-H., Darcy-Vrillon B., Blachier F., Morel M.-T.* Fuel selection in intestinal cells // Proc. Nutr. Sci. 1995. Vol. 54. P. 83–94.
46. *Duškova D., Marounek M.* Fermentation of pectin and glucose, and activity of pectin-degradating enzymes in the rumen bacterium *Lachnospira multiparus* // Lett. Appl. Microbiol. 2001. Vol. 33. P. 159–163.
47. *Garcia J., de Blas J. G., Carabano R., Garcia P.* Effect of type of lucerne hay on caecal fermentation and nitrogen contribution through caecotrophy in rabbits // Reprod. Nutr. Dev. 1995. N 35. P. 267–275.

48. *Graham C., Simmons N. L.* Functional organisation of the bovine rumen epithelium // *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 2004. doi:10.1152/ajpregu.00425.2004.
49. *Jilge B., Meyor H.* Coprophagy dependent changes of the anaerobic bacterial flora in the stomach and small intestine of the rabbit // *Zeitung Versuchstierkd.* 1975. N 17. P. 308–314.
50. *Juhasz B.* Endogenous nitrogen cycle in ruminants // *Acta Vet. Acad. Sci. Hung.* 1965. Vol. 15. P. 25–34.
51. *Kalachnyuk G. I.* Influence of zeolites on the metabolism in ruminants // *Recent progress on mineral nutrition and mineral requirements in ruminants: Proceedings. Inter. Meeting, Japan. Kyoto.* 1989. P. 114–119.
52. *Kalachnyuk G. I.* Possibilities of decrease of ammonia formation in the rumen // *Problems of protein nutrition of animals: Proceedings. Inter. Meeting, Slovakia, Nitra.* 1996. P. 62–66.
53. *Kalachnyuk G. I.* Protein biosynthesis in the rumen mucosa // *Asian-Australas. J. Anim. Sci.* 1989. Vol. 2. N 3. P. 424.
54. *Kalachnyuk G. I., Savka O. G., Leskovich B. M.* et al. Metabolism status of young cattle at prolonged feeding of non-traditional feedstuffs // *Physiology of ruminant nutrition. Kosice: IAPhSAS.* 1987. P. 43–56.
55. *Kmeř V., Baran M., Kalachnyuk G. I.* Rumen ecosystem manipulation of calves and lambs by microbial preparations. Bratislava: Veda, 1990. 112 p.
56. *Kovař L., Kalachnyuk G. I., Savka O. G.* et al. Stoichiometry of glucose and xylose fermentation in *Butyrivibrio fibrisolvens* 787 // *Ukr. Biochem. J.* 1996. Vol. 68. N 5. P. 85–89.
57. *Lavker R., Chalupa W., Dickey J. F.* An electron microscopic investigation of rumen mucosa // *J. Ultrastruct. Res.* 1969. Vol. 1. P. 1–15.
58. *Marounek M., Duřkova D.* Metabolism of pectin in rumen bacteria *Butyrivibrio fibrisolvens* and *Prevotella ruminicola* // *Lett. Appl. Microbiol.* 1999. Vol. 29. P. 429–433.
59. *Piattoni F., Demeyer D. I., Maertes L.* *In vitro* study of the age-dependent caecal fermentation pattern and methanogenesis in young rabbits // *Reprod. Nutr. Dev.* 1996. Vol. 36. P. 253–261.
60. *Russell J. B.* Factors affecting lysine degradation by ruminal fusobacteria // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2006. Vol. 56. N 1. P. 18–24.
61. *Savka O. G., Mot'ko N. R., Kalachnyuk L. G.* et al. Effect of antimicrobial feed additives upon rabbit caecal fermentation *in vitro* // *Anim. Sci. in the XXI century: the 1-st Polish-Ukrainian Scientific Conf., 2001: proceedings. Krakow, 2001.* P. 179–184.
62. *Sirotek K. B., Marounek M.* Rabbit caecal pectinolytic and hemicellulolytic bacteria // *Scientific messenger L'viv State Academy of Veterinary Medicine named after S.Z. Gzhytskyi.* 2002. Vol. 4. N 2. P. 206–212.
63. *Sun Z. H., Tan Z. L., Liu S. M.* et al. Effects of dietary methionine and lysine sources on nutrient digestion, nitrogen utilization, and duodenal amino acid flow in growing goats // *J. Anim. Sci.* 2007. Vol. 85. N 12. P. 3340–3347.

Стаття: надійшла до редакції 05.09.14

доопрацьована 22.06.15

прийнята до друку 17.09.15

**ASPECT OF SYMBIOSIS IN DEVELOPMENT OF
BIOTECHNOLOGICAL BASIS OF ANIMAL PRODUCTIVITY INCREASE**

G. Kalachnyuk, L. Kalachnyuk

*National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine
15, Heroiv Oborony St., Kyiv 03041, Ukraine
e-mail: lilkalachnyuk@gmail.com*

This review is dedicated to the study of symbiosis of organisms (actually – between host animal and microorganisms of the digestive tract) with a purpose of improvement of productivity of animals. It presents an analysis of studies on the role of mucous membrane of the rumen in the process of digestion of ruminants, symbiosis in ruminants and non-ruminants species of animals with microorganisms, the efficiency of fermentation in prestomachs and colon and biotechnology basics of using symbiosis livestock and highlights the important contribution of Ukrainian scientists in addressing the above mentioned issues.

In ruminants, the ruminal mucous membrane maintains close relations between the host animal and mixed populations of rumen through its bilateral permeability and synthesizing ability. To maintain a constant enzymatic process mucosa can transfer into the cavity of rumen about 0.4 kg glyco-lipo-nucleoprotein complexes. Fermentation in prestomachs is more efficient than the same in the large intestine. In developing biotechnological bases systems, increase productivity of ruminants and non-ruminants must have taken into account the main factors of correction symbiosis.

Keywords: ruminal mucous membrane, enzymes, animal host, microorganisms-symbionts.

**АСПЕКТ СИМБИОЗА В РАЗРАБОТКЕ БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИХ
ОСНОВ ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ ЖИВОТНЫХ**

Г. Калачнюк, Л. Калачнюк

*Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины
ул. Героев Обороны, 15, Киев 03041, Украина
e-mail: lilkalachnyuk@gmail.com*

Данный обзор посвящен изучению симбиоза живых организмов (а именно – между животным-хозяином и микроорганизмами пищеварительного тракта) с целью повышения продуктивности животных. В нем представлен анализ исследований роли стенки рубца в процессах пищеварения жвачных животных, симбиоза у жвачных и нежвачных видов животных с микроорганизмами, эффективности ферментации в преджелудках и толстом кишечнике, биотехнологические основы использования симбиоза в животноводстве, а также освещается весомый вклад украинских ученых в решение вышеуказанных вопросов.

У жвачных слизистая оболочка рубца обеспечивает тесные взаимоотношения между животным-хозяином и смешанной популяцией микроорганизмов рубца благодаря ее двусторонней проницаемости и синтезирующей способности. Для поддержания постоянного ферментативного процесса слизистая оболочка рубца способна пересылать в просвет рубца около 0,4 кг гликолипонуклеопротеиновых комплексов. Ферментация в преджелудках намного эффективнее, чем в толстом кишечнике. При разработке биотехнологических основ в системах повышения продуктивности жвачных и нежвачных животных обязательно должны учитываться главные факторы коррекции симбиоза.

Ключевые слова: слизистая оболочка рубца, энзимы, животное-хозяин, микроорганизмы-симбионты.