



Oszacowanie kosztu energetycznego depozycji białka u rosnących zwierząt*

Dla lepszego oddania szacunku, jakim był obdarzony prof. Jan Kielanowski przez naukę zachodnioeuropejską, przedstawiamy omówienie artykułu przeglądowego autorstwa D.J. Millwarda, P.J. Garlicka i P.J. Reedsa. Autorzy dedykują tę publikację prof. Janowi Kielanowskiemu w dowód wdzięczności za inspirację i wkład włożony w badania nad zapotrzebowaniem energetycznym zwierząt. Z kolei w Polsce w 1977 roku nazwisko prof. Jana Kielanowskiego umieszczono na specjalnej liście osób pod szczególną kontrolą cenzury. Wytyczne dla cenzorów wymieniały jego nazwisko z adnotacją: „Wszelkie próby popularyzowania w środkach masowego przekazu (prasa codzienna, radio, TV, tygodniki społeczno-polityczne) niżej wymienionych osób należy sygnalizować kierownictwu Głównego Urzędu Kontroli Prasy, Publikacji i Widowisk”. Zalecenia cenzorskie zezwalały co prawda na publikacje w prasie specjalistycznej, naukowej oraz skryptach, ale wyjątek ten nie działał w praktyce. W drugim wydaniu podręcznika *Zootechnika* (PWRiL, 1967) nazwisko Profesora wielokrotnie pojawiało się w tekstach rozdziałów i w spisie piśmiennictwa, ale nie w piątym wydaniu z 1985 roku. Oczywiście świat zachodniej nauki nie brał sobie do serca wytycznych GUKPPiW i nazwisko Profesora

* Na podstawie artykułu: D.J. Millward, P.J. Garlick, P.J. Reeds, *The energy cost of growth*, „Proceedings of the Nutrition Society” 1976, vol. 35, s. 339–349.

często pojawiało się w publikacjach naukowych dotyczących kosztów energetycznych odkładania białka u zwierząt. Do najczęściej wymienianych należy jego publikacja z 1965 roku *Estimates of the energy cost of protein deposition in growing animals*. In *Energy Metabolism* (s. 13–20, Academic Press, London).

Opracowali
Małgorzata Szumacher-Strabel, Romuald Zabielski



Zapotrzebowanie na energię do wzrostu można podzielić na dwie składowe. Pierwsza to energia substratów, z których mają być tworzone nowe tkanki, a druga – to dodatkowa energia potrzebna do pokrycia metabolicznego kosztu wzrostu tkanek. Pierwsza składowa jest bezwzględna. Na przykład powstanie 1 g nowej tkanki, zawierającej np. 25% tłuszczu i 15% białka, wymaga dostarczenia około 13,4 kJ energii (Spady, Payne, Picou & Waterlow, 1976). To zapotrzebowanie na energię będzie zmieniało się wraz ze zmianą składu tkanki, a także ze spadkiem potencjału organizmu do wzrostu obserwowanego z wiekiem. Druga składowa kosztu energetycznego wzrostu to koszt metaboliczny obserwowany jako produkcja ciepła związana ze wzrostem.

Efektywność wzrostu netto

Efektywność netto wzrostu ma oczywiste znaczenie praktyczne, ponieważ reprezentuje koszt energii, który zarówno w teorii, jak i w praktyce jest zmienny. Tak więc każda zmiana efektywności energetycznej wzrostu będzie musiała pociągnąć za sobą zmiany w tym składniku. Badania bilansu energetycznego prowadzono na większości gatunków zwierząt w okresie wzrostu. Obejmowały one albo bezpośredni pomiar pobrania energii i jej wydatkowania w próbach oddechowych,



Uczestnicy konferencji European Association of Animal Production – 4th Symposium on Energy Metabolism, Pałac w Jabłonnie, 1967

ŹRÓDŁO: ZASOBY ARCHIWALNE IFŻZ PAN

albo pomiar za pomocą kalorymetrii, albo alternatywnie pobieranie i deponowanie energii były mierzone za pomocą analizy tuszy. Najprostszym pytaniem, jakie można zadać, jest to, czy produkcja ciepła, czyli tempo przemiany materii podczas wzrostu, jest wyższa niż u zwierzęcia nierosnącego, a jeśli tak, to w jaki sposób jest to związane z tempem wzrostu. Skoro szybkość produkcji ciepła można określić przy różnych prędkościach wzrostu, to można odpowiedzieć na to pytanie za pomocą liniowej regresji bilansu energetycznego (E_b) z uwzględnieniem poboru energii metabolicznej (ME), co da równanie w postaci:

$$E_b = f \cdot ME - B = f (ME - B/f)$$

Powyższe równanie obejmuje trzy wartości:

B – produkcję ciepła na czczo, f – współczynnik regresji, który jest ułamkiem poboru ME powyżej poboru podstawowego (B/f), który jest zdeponowany w tkankach, tj. efektywność netto wzrostu, f to część pobranej ME powyżej potrzeb bytowych pojawiająca się jako produkcja ciepła. Podczas gdy zarówno produkcja ciepła na czczo, jak i produkcja ciepła podtrzymującego są wartościami, które można określić (w dobrze zdefiniowanych warunkach), koncepcja składnika podtrzymującego produkcję ciepła w rosnącym zwierzęciu jest fizjologicznie sztuczna. Jest ona jednak istotna, jeśli chcemy wyrazić efektywność wzrostu netto. Jediną alternatywą jest zastosowanie efektywności brutto. Jak z tego widać, oszacowanie kosztów utrzymania u rosnących zwierząt jest niełatwe.

Pomiar efektywności wzrostu netto

Do pomiaru efektywności wzrostu zwierząt netto używa się zasadniczo dwóch metod badawczych. Zostaną one tutaj rozpatrzone oddzielnie z uwagi na różnice metodyczne. W pierwszej z nich (metoda A) tempo wzrostu jest zróżnicowane przez zmniejszenie spożycia z poziomu *ad libitum* do poziomu potrzeb bytowych, a w niektórych przypadkach do zera, tak że wartość E_b jest ujemna. W ten sposób

można bezpośrednio określić zarówno odkładanie energii, jak i produkcję ciepła na czczo. Z porównania efektywności netto (f) deponowania energii u ssących prosiąt, jagniąt i niemowląt o podobnej masie ciała wynika, że jagnięta są mniej wydajne (f od 0,66 do 0,69) niż niemowlęta ($f = 0,82$) lub prosięta (f od 0,78 do 0,88). W związku z tym, stały przyrost pobrania energii spowoduje większy przyrost u prosiąt niż u jagniąt. Aby jednak ocenić fizjologiczne implikacje tych różnic, musimy wziąć pod uwagę koszty utrzymania (B/f), które są znacznie niższe u jagniąt (od 250 do 300) niż u niemowląt (358) czy prosiąt (od 380 do 391). Oznacza to, że przy poborze energii w wysokości 400 kJ/g na dzień, który jest bliski wartości energii bytowej dla prosiąt, jagnięta wytwarzają mniej ciepła i odkładają do jednej czwartej energii z pobranego pokarmu. Przy poborze energii 850 kJ/g dziennie, który mieści się w zakresie *ad libitum* spożycia energii dla jagniąt i prosiąt, a także często jest osiąganym przez niemowlęta podczas wzrostu kompensacyjnego, całkowita produkcja i deponowanie ciepła (lub wydajność brutto) jest bardzo podobna we wszystkich przypadkach. Chociaż możemy odjąć wartość energii bytowej od energii całkowitej przy wysokim poborze i w ten sposób wykazać, że jagnięta wytwarzają średnio dwa razy więcej ciepła związanego ze wzrostem niż prosięta. Wątpliwe jest, czy ten podział energii ma jakiegokolwiek znaczenie fizjologiczne lub biochemiczne. Być może moglibyśmy lepiej opisać fizjologiczną różnicę między jagniętami a prosiętami przez stwierdzenie, że w żywieniu *ad libitum* produkcja ciepła i tempo wzrostu są podobne, ale gdy spożycie jest zmniejszone, jagnię zmniejsza tempo metabolizmu w większym stopniu niż prosię.

W drugim głównym schemacie doświadczalnym (metoda B) tempo wzrostu jest zróżnicowane przez wybór do prób normalnie rosnących zwierząt o różnej masie ciała, co jest związane z rozwojowym spadkiem spożycia i – w większości przypadków – tempem wzrostu. Analiza tych wyników jest jednak zarówno pod względem praktycznym, jak i koncepcyjnym znacznie trudniejsza. Aby określić efektywność netto wzrostu, produkcja ciepła musi być podzielona między koszty utrzymania (tj. energię na potrzeby bytowe) i wzrostu, tak jak wcześniej, ale w tej metodzie koszty utrzymania nie są bezpośrednio określane. Ponadto zakłada się,

że koszty utrzymania zmieniają się wraz ze wzrostem masy ciała zwierząt i dlatego przed analizą danych dotyczących bilansu energetycznego należy przyjąć założenie co do tego, jak koszty te zmieniają się w zależności od masy ciała.

W praktyce większość badaczy zakłada, że koszty utrzymania będą się różnić w zależności od masy ciała podniesionej do pewnej mocy mniejszej niż I, tak więc regresja liniowa wykonywana na pobraniu i deponowaniu energii (lub produkcji ciepła) podniesiona do tej mocy będzie uwzględniać te zmieniające się koszty utrzymania. Całkowita produkcja ciepła u rosnących świń wydaje się zmieniać w zależności od zmiany metabolicznego współczynnika masy $W^{0,56}$ (Kielanowski, 1969; Thorbeck, 1969; Bowland, Bickel, Wenk, Pfirter, Schurch, 1970), tak jak to ma miejsce u szczura (Walker, Garrett, 1970; McCracken, 1975). Produkcja ciepła na czczo u świni również się różni (Breirem, 1939), więc możliwe jest, że jest to ogólna zależność fizjologiczna. Oznacza to oczywiście, że gdyby wartości bilansu energetycznego były analizowane za pomocą regresji danych wyrażonych jako $W^{0,56}$ (uwzględniając wpływ powierzchni ciała na tempo metabolizmu, a nie tylko samą masę ciała), istniałyby stałe ilości ciepła podzielone na BMR i wzrost, tak że nie uzyskano by wyraźnej korelacji między wzrostem a produkcją ciepła. U dojrzałych zwierząt produkcja ciepła na czczo różni się w zależności od gatunku (Klieber, 1961) i ta moc jest często używana, ponieważ wydaje się, że w większości przypadków daje najlepsze dopasowanie liniowe. Niezależnie od fizjologicznego znaczenia taka regresja podzieli ciepło na energię podstawową metabolizmu (BMR), który jest stałą funkcją i kosztami wzrostu. Oczywiście jest zatem, że wybór mocy, do której wyrażane są wyniki, oraz wynikająca z tego wartość dla BMR są kluczowe dla analizy. Najlepiej ilustrują to podobne próby równowagi na świnich rosnących od 30 do 85 kg, opisane przez Kielanowskiego i Kotarbińską (1970) oraz Thorbecka (1969, 1970). W pierwszym doświadczeniu dane dotyczące bilansu energetycznego obliczono, uwzględniając metaboliczną masę ciała – $W^{0,75}$. Rzeczywista produkcja ciepła różniła się na tyle, że u mniejszych zwierząt większa część energii była przeznaczona na wzrost, a mniej na utrzymanie. Najmniejsze świny w badaniach Kielanowskiego rosły szybciej (w przeliczeniu na 1 kg masy ciała), więc regresja wskazuje na pozornie sensowny wynik,

tj. $E_b = 0,59ME - 251 \text{ kJ/kg}^{0,75}$. Najmniejsze świnie w badaniach Thohecka nie rosły tak szybko (na 1 kg) jak większe, więc ta sama analiza dałaby zupełnie inne równanie, tj. $E_b = 1,66ME - 1560 \text{ kJ/kg}^{0,75}$ (co wskazuje, że wzrost jest wydajny w 166%, ponieważ wysokie koszty utrzymania spadają wraz ze wzrostem tempa wzrostu). W związku z tym Thorbeck zastosował analizę, która podzieliła znacznie większą część całkowitego spożycia ME na utrzymanie u mniejszych zwierząt. Założono, że koszty utrzymania wynoszą $7,04 + 0,03 \text{ W MJ}$ i zostały odjęte od poboru przy każdej masie ciała. W efekcie uzyskano wynik zbliżony do wyniku u Kielanowskiego. Wydaje nam się więc, że wartość kosztu energetycznego wzrostu wyznaczona w tego typu badaniu wynika w równym stopniu z podejścia analitycznego, co z danych doświadczalnych. Pozostałe wartości kosztów utrzymania zostały poddane przeglądowi przez Kielanowskiego (1972).

Pomijając problem podziału między wzrostem a utrzymaniem (BMR), dwie główne metody opisane powyżej mogą z powodzeniem badać zmiany w produkcji ciepła, które wynikają z zasadniczo różnych reakcji metabolicznych. Zmiana bilansu energetycznego obserwowana u zwierzęcia w określonym wieku i o określonej masie ciała w miarę zmniejszania jego spożycia może wiązać się z adaptacyjnymi zmianami metabolicznymi. Oprócz tego zmienna produkcja ciepła, którą obserwuje się w miarę wzrostu zwierząt, musi obejmować te zmiany rozwojowe, które powodują zmiany aktywności metabolicznej w różnych narządach, a także zmiany w składzie ciała. Idealny projekt eksperymentalny do określenia maksymalnej efektywności wzrostu to taki, w którym zmiana wzrostu została wywołana przy określonej masie ciała i przy minimalnej zmianie metabolicznej, powiedzmy – przez zwiększenie spożycia. Eksperyment z prosiętami ssącymi może zbliżyć się do tego, ponieważ wydaje się, że zwierzęta te są w stanie dobrowolnie zwiększyć swoje spożycie w bardzo dużym stopniu.

Niektórzy badacze połączyli obie metody, włączając kombinację z różnymi masami ciała i ograniczonym zmniejszeniem spożycia, by określić zmienność tempa wzrostu. Wyniki tych badań są trudniejsze do interpretacji fizjologicznej, ponieważ obejmują zmiany w produkcji ciepła wynikające z dwóch czynników: zmniejszonego spożycia i zmian rozwojowych. Wyniki badań nad efektywnością



Prof. Kielanowski zaproponował metodę badania odkładania białka i tłuszczu opartą o bardzo proste metody pomiarowe wsparte metodami matematycznymi

ŹRÓDŁO: ZASOBY ARCHIWALNE IFZZ PAN

netto wzrostu sugerują, że od 8 do 40% poboru energii metabolicznej powyżej BMR może zostać utracone w postaci ciepła.

Koszty energetyczne odkładania się białek i tłuszczów

Wydaje się, że tempo przemiany materii rosnących zwierząt zmienia się wraz z tempem wzrostu niezależnie od tego, czy zmiana wynika z bezpośredniej manipulacji pobraniem paszy, czy po prostu ze wzrostu masy ciała. Ponieważ duża część tej dodatkowej produkcji ciepła może być wydatkowana na wzrost, a wzrost można uznać za odkładanie się tłuszczu i białka, koszt wzrostu można wyrazić jako koszt odkładania się białka i tłuszczu. Zwykle odbywa się to za pomocą analizy regresji w taki sam sposób, jak opisano powyżej, w celu określenia ogólnej sprawności netto z tym wyjątkiem, że zamiast przyrostu energii w regresji wielorakiej jest uwzględniane odkładanie się białka i tłuszczu. Kielanowski zapoczątkował to podejście, a ostatnio podsumował wyniki swoich i innych badań (Kielanowski, 1976). Pullar i Webster (1977), używając równania Kielanowskiego, zauważyli wyraźne różnice we względnym zatrzymywaniu energii w postaci tłuszczu i białka u otyłych i szczupłych szczurów Zucker, co umożliwiło jednoczesne równania wiążące spożycie ME z wydatkami na utrzymanie oraz odkładaniem się białka i tłuszczu dla wszystkich trzech parametrów. Nie przyjęto żadnych założeń dotyczących kosztów utrzymania, ale założono, że koszt odkładania tłuszczu i białka był taki sam u każdego zwierzęcia. Wszystkie wyniki wskazują, że produkcja ciepła podczas wzrostu zachodzi przede wszystkim w związku z odkładaniem się białka, a nie tłuszczu. Większość zgłoszonych wartości mieści się w przedziale od 0,7 do 1,85 kJ ciepła/kJ odkładanego białka, a ten szeroki zakres odzwierciedla różnice w sprawności netto. Jednak w tych badaniach, w których ogólna wydajność netto jest wysoka, pozorny koszt odkładania białka musi być niższy niż te wartości. McCracken (1973) podał wyliczenie 0,32 kJ/kJ dla swoich młodych, karmionych na siłę szczurów, podczas gdy wartość ogólnej wydajności netto wynosząca 0,88 podana przez Jordana i Browna (1970) oraz 0,92 przez Knoxa, Crownovera i Woodena (1970) musi wskazywać na znikome

ciepło związane z odkładaniem się tłuszczu i prawie teoretyczną produkcją ciepła ($0,15 \text{ kJ/kJ}$) z odkładaniem się białka.

Podczas gdy statystyczna identyfikacja części produkcji ciepła obserwowanej we wzroście z depozycją białka i tłuszczu jest uzasadniona i konieczna w celu przewidywania wydajności wzrostu u zwierząt, jest ona prawdopodobnie myląca pod względem mechanistycznym. Faktem jest, że odkładanie się białek powinno być postrzegane jako wzrost tkanki beztłuszczowej, a to zmiany we wzroście tkanki beztłuszczowej mogą zmienić wzorzec produkcji ciepła. Zachowanie beztłuszczowej tkanki staje się priorytetem, gdy spożycie jest zmniejszone i to właśnie odkładanie się beztłuszczowej tkanki podczas wzrostu powoduje zmiany rozwojowe w metabolizmie. Nic więc dziwnego, że gdy produkcja ciepła podczas wzrostu jest statystycznie podzielona między tłuszcz i białko, powinno się wydawać, że za większość z nich powinno być odpowiedzialne odkładanie się białka.

Źródła ciepła podczas wzrostu

Najoczywistszym źródłem ciepła u rosnącego zwierzęcia jest to, wynikające z przemian biochemicznych związanych z odkładaniem energii. Najbardziej efektywnym procesem jest odkładanie się tłuszczu pokarmowego w postaci tłuszczu, co może nastąpić przy utracie zaledwie $0,01 \text{ kJ/kJ}$ zdeponowanych środków. Prawdopodobnie dzieje się tak szczególnie u młodych zwierząt. Kielanowski i Kotarbińska (1970) podają, że produkcja ciepła związana z odkładaniem się tłuszczu u ssących prosiąt jest znikoma. Odkładanie się 1 kJ tłuszczu z węglowodanów w diecie wytwarza $0,15 \text{ kJ}$ ciepła, tyle samo, ile powstaje w trakcie syntezy białek. Najbardziej nieefektywnym procesem jest odkładanie nadmiaru białka diety w postaci tłuszczu. Jeśli nastąpi to przez proces glukoneogenezy w wątrobie, wówczas zostanie wytworzone ciepło o wartości $0,31 \text{ kJ}$. Nie wiemy jednak, w jakim stopniu tak się dzieje. Lindsay (1976) omówiła metabolizm nadmiaru aminokwasów i doszła do wniosku, że większość z nich jest bezpośrednio utleniana. Następnie, jeśli dzieje się tak, ponieważ kilka etapów utleniania w katabolizmie aminokwasów nie jest związanych z produkcją ATP, produkcja

ciepła związana z daną ilością produkcji ATP byłaby o mniej więcej 10% wyższa niż z innych źródeł (tj. 86,6 kJ/mol ATP w porównaniu z 78,7 kJ/mol ATP z glukozy w diecie). Tak więc produkcja ciepła związana z usuwaniem nadmiaru białka w diecie może wahać się od 10 do 30% jego wartości energetycznej.

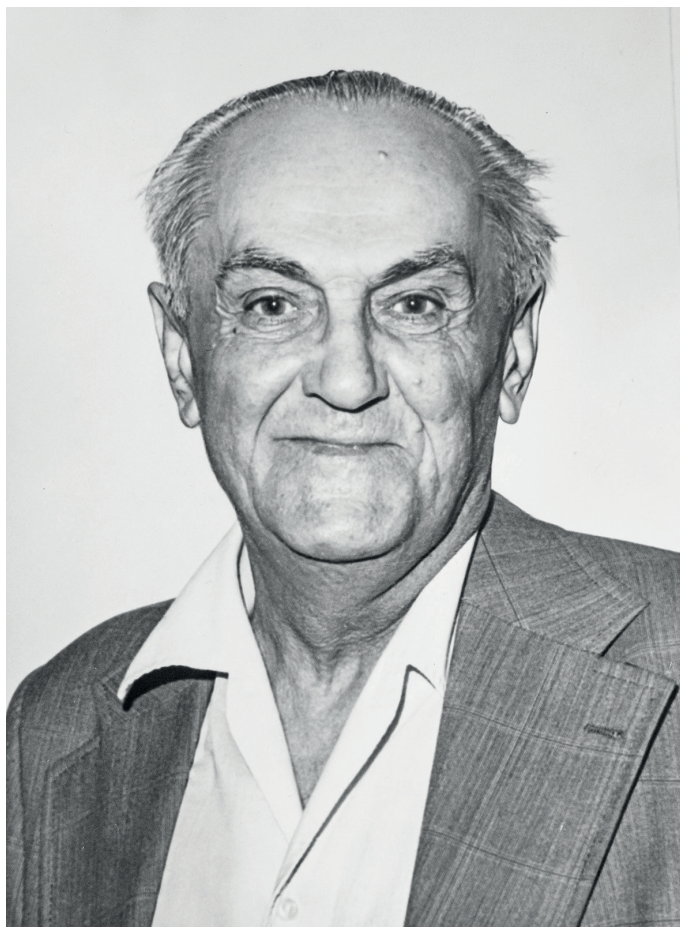
Jeśli chodzi o odkładanie się tłuszczu, to te teoretyczne wartości są bardzo zbliżone do tych obserwowanych w praktyce podczas tuczu dojrzałych zwierząt. Blaxter (1969) podaje wartość 0,18 kJ/kJ tłuszczu zdeponowanego z mieszanek paszowych, chociaż Kielanowski (1972) podaje nieco wyższą wartość 0,35 kJ/kJ. Teoretycznie dawka pokarmowa składająca się z 20% białka i 80% węglowodanów przekształconych w nową tkankę, z zachowaniem 40% azotu pobranego z paszą, powinna obejmować 14,5% spożycia w postaci ciepła i 77% odkładanego w postaci tłuszczu (byłoby to 60% tkanki beztłuszczowej i 40% tkanki tłuszczowej). Ta wydajność netto wynosząca 0,855 byłaby wyższa, gdyby dieta zawierała tłuszcz, i niższa, gdyby zawartość białka była wyższa lub gdyby odkładało się mniej białka. W związku z tym sprawność netto powyżej 0,8 może być zgodna ze znanymi kosztami depozycji energii.

Turnover białka jako źródło produkcji ciepła

Rośnie przekonanie, że zwiększony obrót białkami w tkankach może być odpowiedzialny za dodatkową produkcję ciepła obserwowaną u rosnących zwierząt. Rozległa degradacja i wymiana białek w tkankach jest istotnym odkryciem obserwowanym w metabolizmie wielu gatunków zwierząt. Co więcej, w mięśniach szkieletowych szczura podczas szybkiego wzrostu wzrasta tempo turnoveru białek (Millward i wsp., 1975). Pojawia się zatem pytanie, ile dodatkowego ciepła wytwarza turnover białek w całym ciele i jak ma się ono do produkcji ciepła z przemian pokarmu? Ilość ciepła powstającego w turnoverze białek została obliczona na podstawie napływu aminokwasów do osocza krwi mierzono go za pomocą ciągłego wlewu znakowanego aminokwasu (Waterlow i Stephen, 1967). Wyliczenia te mogą być obarczone błędem metod. Po pierwsze, napływ jest obliczany na podstawie specyficznej aktywności aminokwasu osocza

po osiągnięciu przez niego stałej wartości. Jest to więcej niż wewnątrzkomórkowa aktywność specyficzna dla tkanek i dlatego może zaniżać rzeczywisty przepływ. Ze względu na niepewność co do miejsca i specyficznej aktywności rzeczywistego prekursora aminokwasów syntezy białek wielkość możliwego błędu nie jest dokładnie znana. Po drugie, strumień aminokwasów obejmuje utlenianie (a także syntezę białek), a jego zakres nie zawsze jest możliwy do zmierzenia. Jednak to źródło błędu (tj. przeszacowanie) będzie częściowo niwelowane pierwszym błędem. W dodatku w doświadczeniach stosowano różne aminokwasy – tyrozynę u świń i szczurów, leucynę u jagniąt i lizynę lub mieszankę aminokwasów u owiec. Różnice w rozmieszczeniu tych aminokwasów wśród poszczególnych białek o różnym tempie obrotu mogą skutkować zmiennymi odpowiedziami. Jedną ze wskazówek co do dokładności tych wartości jest to, że pomiary u świń, jagniąt, owiec i szczurów obejmowały wartości szybkości obrotu w mięśniach szkieletowych, a w niektórych przypadkach także w innych tkankach. W każdym przypadku wartości całego ciała zgadzały się z wartościami przewidywanymi na podstawie tych wskaźników turnoveru białek w tkankach.

Wartości uzyskano u zwierząt na różnych etapach rozwoju, dlatego porównania międzygatunkowe są trudne. Wartości na 1 kg metabolicznej masy ciała ($W^{0,75}$) są najwyższe u nowo narodzonych jagniąt i odsadzonych szczurów. U rosnących świń i starszych szczurów wartości są niższe oraz zbliżone do siebie. Wskaźniki u dojrzałych owiec i niemowląt są znacznie niższe. Ciepło wytwarzane w wyniku turnoveru białka jest wyrażone jako procent całkowitej produkcji ciepła oszacowany na podstawie literatury. Obrót białka może odpowiadać za 25% całkowitego ciepła wytwarzanego u nowo narodzonego jagnięcia, około 10–20% u świń i szczurów, ale nie wydaje się, by jego udział był wysoki u niemowląt lub dojrzałych owiec. Jeśli zmiany w turnoverze białek są odpowiedzialne za spadek produkcji ciepła związany ze wzrostem zwierząt, a zatem są zaangażowane w koszt energetyczny wzrostu określony za pomocą metody B, to powinniśmy zaobserwować wraz z rozwojem wyraźny spadek produkcji ciepła wynikający z malejącego turnoveru białek w stosunku do całkowitej przemiany materii (CPM). Wydaje się, że zjawisko to nie występuje u szczura, przynajmniej po odsadzeniu.



Prof. Jan Kielanowski

ŹRÓDŁO: ARCHIWUM PAN

Ponieważ całkowita produkcja ciepła jest obliczana w funkcji masy metabolicznej ($W^{0,56}$), to wydaje się, że turnover białek także powinien być tak samo rozpatrywany. Jednak obserwuje się też wyraźny spadek udziału produkcji ciepła u owiec w porównaniu z nowo narodzonymi jagniętami. Pojedyncza wartość dla rosnącej świni nie pozwala nam określić roli obrotu białkami w zmianach rozwojowych u tego zwierzęcia. Oczywiście potrzebujemy więcej informacji na temat zmian rozwojowych w turnoverze białek.

Kolejne istotne pytanie dotyczy tempa i zakresu możliwych spadków turnoveru białka w przypadku zmniejszenia spożycia pokarmu. Wiązałoby się to ze zmianami w turnoverze białka w koszcie wzrostu mierzonym metodą A. Jeśli spadek produkcji ciepła wynika wprost ze spadku syntezy białek, to powinny wystąpić wyraźne zmiany w proporcjach całkowitej produkcji ciepła, gdy spożycie pokarmu jest zmniejszone. Pierwszy pomiar zmian przepływu u niedożywionych szczurów (Watedow, Stephen, 1967) ujawnił zadziwiająco stałą wartość dla zwierząt w różnych stanach odżywienia, co było później potwierdzone w wielu badaniach (np. Garlick i wsp., 1975).

Kilkudniowe głodzenie (przedłużający się niedobór białka) oraz ponowne żywienie szczurów i otyłych mężczyzn wywołuje małe, krótkoterminowe zmiany w turnoverze białek. Z kolei 28-dniowy niedobór białka powoduje wyraźny spadek turnoveru białek, który szybko powraca do normalnych wartości po ponownym karmieniu. Proporcja tempa metabolizmu (oszacowana na podstawie wyników Walkera i Garretta, 1970) spowodowana turnoverm białek pozostaje stała, z wyjątkiem przypadku przedłużającego się niedoboru białka. Podobny efekt długotrwałego ograniczenia diety obserwuje się u otyłych mężczyzn, gdy obniżenie pobieranej energii do 1250 kJ/dzień powoduje zmniejszenie o połowę turnoveru białka (Sender i wsp., 1975). Z pewnością reakcja całego organizmu różni się od reakcji mięśni, ponieważ – jak wykazano – tempo syntezy w mięśniach spada szybko w czasie głodzenia i na diecie bezbiałkowej (Millward i wsp., 1976). Wydaje się, że jest to reakcja mięśni na każde ograniczenie, które przerywa wzrost. Jednak u szczura mięśnie stanowią tylko niewielki ułamek obrotu całego ciała, a inne tkanki nie wydają się tak wrażliwe jak mięśnie (Garlick i wsp., 1975;

Millward i wsp., 1976). Podsumowując, przynajmniej u głodzonych szczurów nie ma dowodów na powiązanie ostrych zmian w produkcji ciepła ze specyficznymi zmianami w turnoverze białek, ponieważ tempo tego procesu wydaje się spadać równoległe z tempem innych szlaków wytwarzania ciepła.

Wnioski

Omówiono tutaj wielkość zwiększonej produkcji ciepła u rosnących zwierząt i wynikającą z tego efektywność netto wzrostu. Koszty konwersji paszy mogą być odpowiedzialne w niektórych przypadkach, ale nie we wszystkich, jednak trudno jednoznacznie stwierdzić, że turnover białek jest źródłem całego dodatkowego ciepła. Nie omówiono tu zmian w transporcie jonów, które mogą odpowiadać za mniej więcej 40% podstawowej produkcji ciepła (Keynes, 1975), ponieważ istnieje dotąd niewiele dowodów sugerujących, że strumień jonów ulega zmianie podczas wzrostu. Może się zdarzyć, że we wszystkich procesach wytwarzania ciepła w szybko rosnącym zwierzęciu nastąpi ogólny wzrost. Rzeczywiście, potwierdzają to badania, które pokazują, że podwyższone tempo produkcji ciepła jest widoczne mniej więcej w sposób ciągły przez cały dzień u młodej świni (Neergaard, Thorbeck, 1969) w porównaniu z wyraźnym wzrostem produkcji ciepła obserwowanym u starszych zwierząt po posiłku. Na koniec powinniśmy pamiętać o kosztach energetycznych związanych z aktywnością fizyczną. Chociaż zmiany we wzorcu aktywności, które są związane z tempem wzrostu, nie są ogólnie uważane za odpowiedzialne za dodatkową produkcję ciepła, należy pamiętać, że praca jest silnym stymulatorem wzrostu mięśni, więc korelacja między wzrostem tkanki beztłuszczowej a aktywnością fizyczną nie byłaby zaskakująca.