
УДК 636.2.033:577.121:612.017

**РОЛЬ ФЕРМЕНТОВ И ИНТЕРМЕДИАТОВ ЦИКЛА КРЕБСА
В ПОВЫШЕНИИ ПРОДУКТИВНОСТИ И СТРЕССУСТОЙЧИВОСТИ БЫЧКОВ,
ВЫРАЩИВАЕМЫХ НА МЯСО**

Галочкина В.П., Галочкин В.А.

Институт физиологии, биохимии и питания с.-х. животных, Боровск, Россия

Непреложные технологические требования обеспечения жизнеспособности и высокой продуктивности животных на клеточном уровне трансформируются в необходимость поддержания определенного соотношения энергопроизводящих и энергопотребляющих процессов, а это соотношение в свою очередь обеспечивается соотношением окисленных и восстановленных, фосфорилированных и дефосфорилированных эквивалентов, а также поддержанием их концентрационных градиентов в различных клеточных компартментах. Поддержание этих соотношений лежит в основе регуляции обмена веществ, а пируватдегидрогеназа, изоцитратдегидрогеназа и другие ферменты цикла Кребса, осуществляющие окислительные процессы и поставляющие восстановленные эквиваленты, относятся к числу регуляторных ферментов, определяющих направленность метаболических потоков в клетке.

В наших опытах (Галочкина, Радченков, 1974), проведенных на откормочных бычках при свободном доступе к комбикорму и люцерновому сену, т.е. при питании, полностью обеспечивающем потребности в питательных веществах и энергии, при исследовании активности ферментов цикла Кребса в печени было показано, что возрастная динамика активности фермента, окисляющего пирувоградную кислоту (пируватдегидрогеназа, ПДГ), и фермента, карбоксилирующего ее (пируваткарбоксилаза, ПК) и осуществляющего синтез оксалоацетата, имеют диаметрально противоположную направленность (рис. 1).

При ограниченном кормлении наблюдалась иная картина возрастной динамики (рис. 1) для этих двух взаимосвязанных ферментов. Взаимосвязь этих ферментов объяснима не только наличием общего субстрата, но и механизмами регуляции, которые осуществляются одними и теми же регуляторами, но имеют прямо противоположное воздействие на активность указанных ферментов. Например, при низком энергетическом уровне в клетке (низкие значения отношений АТФ / АДФ, НАДН / НАД и ацетил КоА / КоА) активность пируватдегидрогеназы повышается и, в зависимости от метаболических потребностей организма, продукт реакции ацетил-КоА может пойти на окисление в цикл Кребса или на липогенез (Ещенко, Путилина, 1973; Holness et al., 1987). При высоком энергетическом уровне в клетке (высокие значения этих отношений), пируватдегидрогеназа ингибируется, а пируваткарбоксилаза активизируется. При этом накапливается оксалоацетат, который в соответствии с запросами организма будет направляться на поддержание реакций цикла Кребса или на синтез глюкозы, или будет подвергнут аминированию до аспартата и пойдет на синтез белков. Направленность метаболизма пирувата может определяться рядом эндогенных факторов, которые проявляют себя в зависимости от условий кормления.

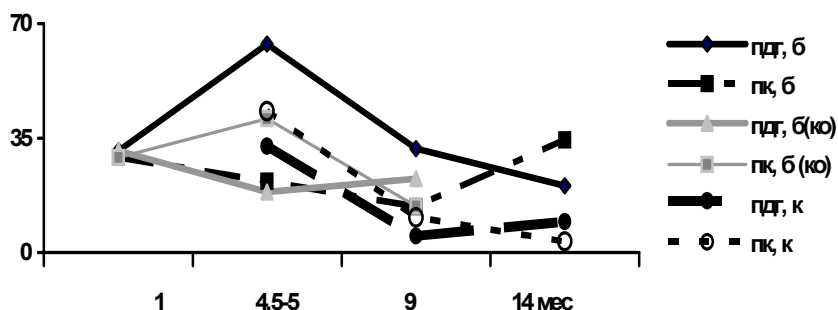


Рис. 1. Активность ПДГ и ПК в печени бычков при свободном доступе к корму (б), при ограниченном кормлении (б(ко)) и кастратов (к) в зависимости от возраста

График демонстрирует обратную взаимосвязь между пируватдегидрогеназой и пируваткарбоксилазой в печени у бычков при свободном доступе к корму (б) и при ограниченном кормлении б(ко). При свободном доступе к корму активность пируватдегидрогеназы повышается с 1- до 4,5-месячного возраста со снижением к 9- и 14-месячному, а активность пируваткарбоксилазы имеет обратную зависимость. При меньшем потреблении концентрированных кормов в организм бычков меньше поступало пропионата и глюконеогенез протекал из пирувата в большей степени, чем у бычков при свободном потреблении корма, что отразилось на активности пируваткарбоксилазы, и к 4,5-месячному возрасту она повышалась, тогда как активность пируватдегидрогеназы снижалась. Снижение андрогенов у кастрированных бычков (к) в период полового созревания (с 5- до 9-месячного возраста) привело к снижению активности как пируватдегидрогеназы, так и пируваткарбоксилазы. Поэтому мы сочли целесообразным ввести показатель отношения пируватдегидрогеназы к пируваткарбоксилазе (коэффициент ПДГ/ПК).

Активность пируватдегидрогеназы (мкг восстановленного тетразолия синего на грамм белка за минуту инкубации при 30⁰С) при свободном и ограниченном потреблении комбикорма и люцернового сена положительно коррелировала с приростом живой массы, а активность пируваткарбоксилазы (мкмоль НАД-Н на грамм белка, окисленного за минуту инкубации при 25⁰С) – отрицательно. Отношение активности этих ферментов имело достоверную положительную связь с интенсивностью роста и обуславливало различную возрастную динамику. Оно резко отличалось у кастратов и у бычков при ограниченном кормлении по сравнению с интактными бычками при свободном потреблении корма (рис. 2). Это свидетельствует о нарушении присущего данному виду животных равновесия метаболических процессов при ограниченном кормлении и лишении бычков влияния андрогенных гормонов. У кастратов взаимосвязь активности этих ферментов с интенсивностью роста была достоверно отрицательная и изменения были особенно выражены в период полового созревания.

С возрастом менялось соотношение указанных ферментов у бычков и бычков-кастратов (рис. 3). Если у кастратов в 9-месячном возрасте активность ПДГ составляла всего 9,7 % от активности у бычков, то в 14-месячном возрасте наблюдалось резкое снижение активности фермента у бычков и некоторое повышение ее у

кастратов, и показатели активности ферментов были сравнимы по величине (Галочкина, 2006). Активность пируваткарбоксилазы с возрастом повышалась примерно в равной степени у бычков и кастратов при более низкой активности ее у кастратов, которая составила 53,7 и 40,3 % от активности у бычков соответственно в 9 и 14 месяцев (рис. 3).

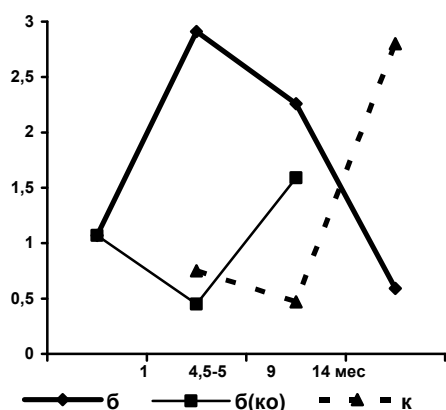


Рис. 2 Коэффициент ПДГ/ПК в печени у бычков (б), у бычков с ограниченным кормлением (б (ко)) и кастратов (к) в зависимости от возраста

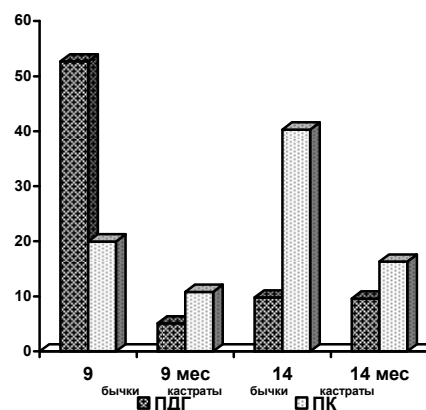


Рис. 3. Активность пируватдегидрогеназы и пируваткарбоксилазы в печени у бычков и кастратов в зависимости от возраста

У жвачных животных высока роль метаболизма продуктов рубцовой ферментации (ацетата, пропионата, лактата, бутирата и др.) в тканях. В печени и стенке рубца интенсивность метаболизма пропионата можно оценить по активности сукцинатдегидрогеназы, а лактата - по активности пируватдегидрогеназы и пируваткарбоксилазы (рис. 4 и 5). По кривым, приведенным на рисунках, можно судить о становлении возрастной динамики метаболизма данных органических кислот в этих тканях, о соотношении их использования как относительно друг друга, так и в органах, а также о направленности метаболизма лактата (пирувата). Полученные данные по активности ферментов в стенке рубца и в печени дают представление о становлении рубцовой ферментации и взаимосвязи продуктов ферментации с процессами метаболизма в организме растущих бычков, что необходимо для коррекции рациона с целью обеспечения потребности организма для получения высокой продуктивности.

У бычков в возрасте с 1 до 14 мес выявлена положительная достоверная корреляция концентрации инсулина в плазме крови с активностью в стенке рубца пируватдегидрогеназы и пируватдегидрогеназной фосфатазы (фермента, активирующего пируватдегидрогеназу). В стенке рубца на высоком уровне происходил синтез глюкозы из лактата, о чем говорит высокая активность пируваткарбоксилазы в стенке рубца, и из пропионата (высокая активность сукцинатдегидрогеназы, мкг восстановленного тетразолия синего на грамм белка за минуту инкубации при 30°C) (рис. 5).

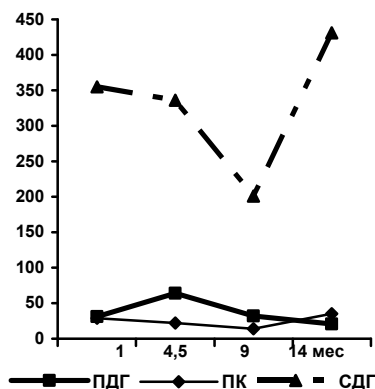


Рис. 4. Активность ферментов в печени у бычков разного возраста

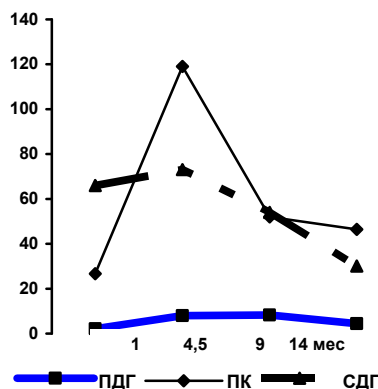


Рис. 5. Активность ферментов в стенке рубца у бычков разного возраста

При свободном доступе к комбикорму и сену у бычков в возрасте с 1 до 14 мес активность пируватдегидрогеназы в печени положительно коррелировала с концентрацией инсулина в плазме крови. В этих условиях бычки при свободном доступе к корму имели и более высокую интенсивность роста (1009 г в сутки против 936 г) в сравнении с бычками, находившимися на ограниченном кормлении.

Из представленного материала видно, что направленность метаболических процессов в тканях (в большей степени на синтез глюкозы) менялась в соответствии с возрастными изменениями ферментативных процессов в рубце, с обеспеченностью глюконеогенеза предшественниками глюкозы за счет продуктов ферментации и ферментализа и активностью инсулярной системы, но общей закономерностью было то, что у бычков с развитием бродильных процессов в рубце повышался и оставался на высоком уровне процесс глюконеогенеза. Поэтому для обеспечения высокой интенсивности роста и наращивания мышечной массы важно повысить поступление из желудочно-кишечного тракта в кровь не только предшественников глюкозы, а также и поступление непосредственно глюкозы и пластического материала в виде аминокислот.

Для обеспечения увеличенного поступления из желудочно-кишечного тракта глюкозы в комбикорме бычков опытной группы часть ячменя заменяли кукурузой, для большего поступления аминокислот в комбикорме часть шрота подсолнечного заменяли кукурузным глютенем, для синхронно повышенного поступления глюкозы и аминокислот проводили частичную замену ячменя и подсолнечного шрота кукурузой с кукурузным глютенем (Коровяцкий и др., 2003; Галочкина и др., 2004). С этой же целью был проведен опыт с комплексной кормовой добавкой (ККД), в состав которой входили корма с повышенным содержанием нерасщепляемого в рубце протеина и компоненты, поддерживающие ферментативные процессы в рубце на уровне интактных животных (Коровяцкий и др., 2004).

Все испытанные варианты дали дополнительный прирост живой массы, дополнительное наращивание мышечной массы и улучшили все показатели, характеризующие качество туши (рис. 6). По результатам опытов можно сделать заключение, что наибольшее наращивание мышечной массы достигалось при увеличенном поступлении аминокислот за счет продуктов рубцовой ферментации и нерасщеп-

ляемого протеина (рис. 7), в этом случае также улучшились и остальные морфологические показатели туши.

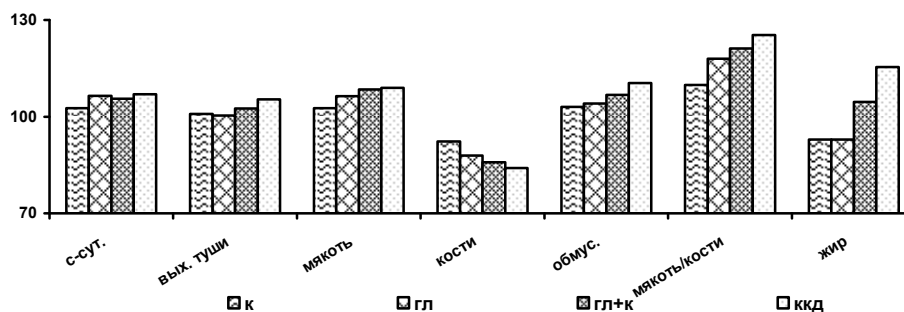


Рис. 6. Продуктивность бычков при увеличенном поступлении из кишечника глюкозы и аминокислот с активизацией рубцовой ферментации, % к контролю. Обозначения: с-сут. - среднесуточный прирост живой массы, вых. туши – выход туши, мякоть/кости - процент мякоти и костей в туше, обмус. – обмускуленность, жир – внутренний жир; к – кукуруза, гл – глютен, ККД - комплексная кормовая добавка.

Инсулин часто относят к анаболическим гормонам, хотя он контролирует как распад, так и деградацию мышечного белка. В серии опытов, совместно проведенных сотрудниками ряда лабораторий нашего института, выявлен интересный факт, когда концентрация инсулина находилась в обратной взаимосвязи с наращиванием мышечной массы (рис. 8). Этот факт мы склонны объяснять тем, что с повышением интенсивности роста, а именно свыше 1200 – 1300 г среднесуточного прироста живой массы, обмен веществ бычков характеризовался переходом к новому метаболическому типу.

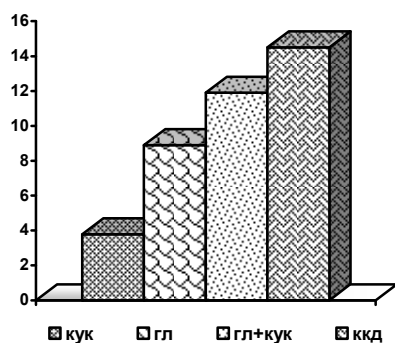


Рис. 7. Количество дополнительно полученной мякоти (кг) по вариантам опыта

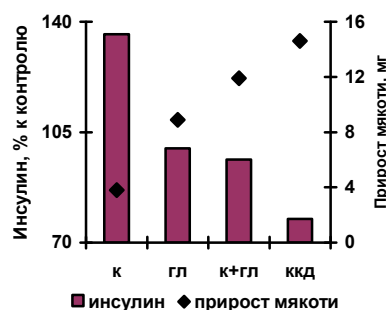


Рис. 8. Взаимосвязь концентрации инсулина в плазме крови с количеством дополнительно полученной мякоти (по вариантам опыта)

В качестве одного из возможных вариантов объяснения этому феномену мы предлагаем следующую рабочую гипотезу. С нашей точки зрения, сформировавшийся новый метаболический тип может характеризоваться повышенным влиянием на обмен веществ пероксисом. Не исключено, что при высокой интенсивности роста существует пороговая концентрация инсулина, при которой снижается воздействие инсулина на мембраны - как клеточные, так и внутриклеточных компар-

тментов. Связывание инсулина с рецепторами мембран увеличивает вязкость (жесткость) мембран, что может предотвратить в пероксисомах синтез его внутриклеточного отрицательного месенджера цистеамина. При сниженном воздействии инсулина увеличивается синтез цистеамина, который в совокупности с глиоксилатом является прекрасным субстратом для пероксисомальных оксидаз. В результате протекания этих реакций образуется перекись водорода, легко проникающая через любые мембраны и способная проявлять инсулиноподобные эффекты, а это, по нашему мнению, может способствовать увеличению синтеза белка на фоне сниженной концентрации инсулина в крови.

Для достижения и поддержания высокой продуктивности необходимо наряду с повышением поступления и рациональным использованием в организме продуктов рубцового и кишечного гидролиза, предотвращать стрессовые воздействия и смягчать постстрессовые последствия. С этой целью в наших исследованиях был испытан комплекс биологически активных добавок на основе L-карнитина и органических кислот - интермедиатов цикла Кребса. Теоретической предпосылкой послужили литературные данные о том, что ферменты трикарбонового цикла, их субстраты и продукты реакции выполняют, наряду с метаболическими, также и антиоксидантные функции (Upreti et al., 1998; Ramp et al., 2005).

Вначале провели испытание на индюшатах и цыплятах, как наименее устойчивых к стрессовым воздействиям. Одним из самых критических этапов при их выращивании является период перевода из инкубатора в клетки. Особенно это опасно для индюшат вследствие неоднородности их вылупления в инкубаторе. Некоторые индюшата переводятся в клетки на вторые сутки после вывода. Запасы энергии у них в этот период незначительны. К этому времени еще не полностью сформирован желудочно-кишечный тракт и плохо гидролизуются и всасываются пища. Эти причины приводят к большому отходу.

При проведении опыта на индюшатах с комплексной кормовой добавкой, добавляемой к питьевой воде и содержащей карнитин и лимонную кислоту, были сформированы группы по 4 тысяч голов. В результате выживаемость в опытных группах повысилась на 3 – 7 %. Удовлетворительные результаты были получены и при применении различных вариантов аналогичных добавок цыплятам. В общей сложности опыты были проведены на 500 тысячах цыплят. Дополнительный прирост живой массы составил до 3 %, сохранность повысилась в среднем на 1 - 4,6 %, затраты кормов на единицу продукции снизились на 0,1 %.

В виварии института был проведен опыт на цыплятах в стартерном периоде выращивания (с 1 до 28-суточного возраста) по 20 голов в группе. Первая группа (контрольная) получала ОР – полнорационный комбикорм НК-5 с премиксом П-2-1. Вторая группа – основной рацион с добавлением 200 мг карнитинхлорида на кг комбикорма. Третья и четвертая группы - основной рацион с дополнением на кг комбикорма 40 г соапстока (по жиру) с 2 г линолевой кислоты и по 16,25 г биологически активных веществ (карнитинхлорид, цитрат натрия, метионин и витамин Е), приготовленной на основе кормового концентрата лизина (3 группа). Добавка 4-й группы отличалась от добавки цыплят 3-ей группы отсутствием карнитина. Добавку цыплята получали с 1-х по 14-е сутки. По завершении стартерного периода цыплят убивали. Результаты убоя показали, что энергетические запасы в виде абдоминального жира у цыплят опытных групп были более высокими, повысилась живая масса, повысились масса печени и масса 1 см длины тонкого кишечника

(рис. 9). Визуально стенка кишечника у цыплят в опытных группах была значительно толще как за счет мышечной, так и за счет подслизистой и слизистой оболочек.

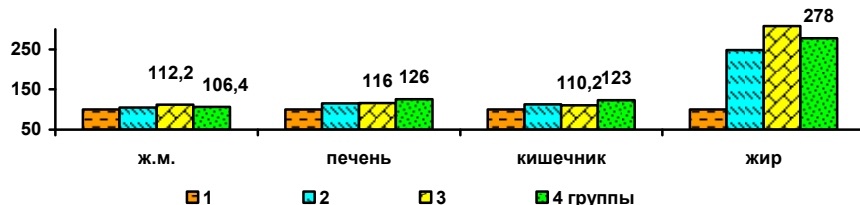


Рис. 9. Живая масса цыплят, масса внутренних органов (печень, кишечник- образец длиной 1 см) и абдоминального жира, % к контролю

Изменилась активность ферментов в печени и стенке кишечника. В стенке кишечника у подопытных цыплят отмечено многократное повышение активности гамма-глутамилтранспептидазы (ГГТП), участвующей в энергозависимом транспорте аминокислот через кишечную стенку. Очертания диаграмм гамма-глутамилтранспептидазы, АТФазы и пируватдегидрогеназы в общем были похожи, с той разницей, что активность гамма-глутамилтранспептидазы (в условных единицах) была в два раза выше активности пируватдегидрогеназы и АТФ-азы (микромоль Р_n/г/мин). Из этого следует, что в кишечной стенке цыплят всех опытных групп усиливался активный транспорт аминокислот и глюкозы. Энергией эти процессы обеспечивались за счет ее поставки из реакций цикла Кребса. В связи с тем, что в кишечник поступало достаточно энергетических субстратов, глюконеогенез из пирувата в опытных группах снижался (рис.10).

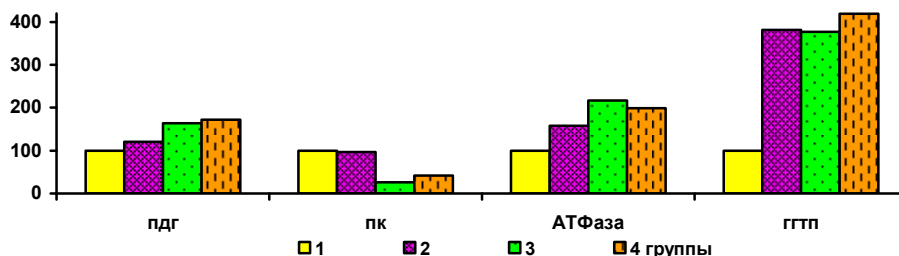


Рис. 10. Активность ферментов в тонком кишечнике цыплят (% к контролю)

Многократное увеличение в печени цыплят 2-й и 3-й групп (группы с карнитинхлоридом) активности пируваткарбоксилазы может свидетельствовать об обеспечении карнитинхлоридом не только транспорта ацилированных форм жирных кислот и активированного ацетата через мембраны, но и об усилении глюконеогенеза из пирувата и снижение окисления пирувата (2 группа). С другой стороны, во второй группе повышался транспорт аминокислот посредством глутамилтранспептидазного цикла. За счет достаточного синтеза глюкозы в клетке (особенно во 2 и 3-ей группах) активность АТФазы снижалась (рис. 11). Эти изменения, в свою очередь, интенсифицировали обмен веществ и рост цыплят.

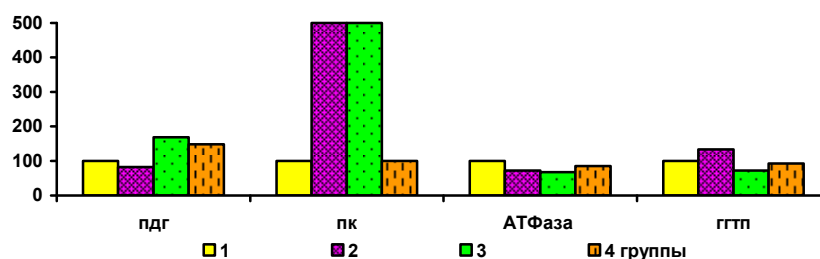


Рис. 11. Активность ферментов в печени цыплят (% к контролю)

Таким образом, в опытах на индюшатах и цыплятах было установлено, что комплексные кормовые добавки, внесенные к рациону, принятому в хозяйстве, повышали энергетические запасы организма, усиливали метаболизм в печени, тонком кишечнике и во всем организме, укрепляли стенку кишечника и повышали ее транспортную функцию, что в совокупности повышало жизнеспособность организма и сохранность молодняка птицы, а также интенсивность роста. После получения этих результатов было решено провести опыт на интенсивно выращиваемых на мясо бычках.

При поступлении на комплекс (в месячном возрасте) бычки в течение первых 10 дней пребывания получали с регенерированным молоком комплексную кормовую добавку, содержащую глюкозу, цитрат натрия, аскорбиновую кислоту, окись магния и карнитин по 24 г на голову в сутки (2-я группа) (Патент №2044493, 1995). Телята 3-ей группы в день привоза на комплекс однократно с заменителем молока получали феназепам по 0, 15 мг на голову и, как и телята 2-й группы, в последующие 10 дней получали комплексную добавку. Бычки 1-й группы служили в качестве контроля. Результаты опыта представлены в табл. 1. Как следует из представленного цифрового материала, бычки опытных групп даже после 109 дней пребывания на комплексе при условиях кормления, принятых в нем, имели преимущество в интенсивности роста на 5,2 и 6,4 %. В проведенном предварительном опыте при отработке состава и дозировки испытуемой добавки бычки с дозой 24 г на голову в сутки имели через 162 дня опыта преимущество в 2,2 %.

Резюмируя вышеизложенное, можно заключить, что для интенсивного выращивания бычков на мясо необходимо с первых дней выращивания обеспечивать кормовыми факторами направленное формирование обмена веществ, свойственного жвачным животным. Начиная с периода активного функционирования рубцовых процессов, следует обеспечивать достаточное поступление из кишечника в кровоток энергетического материала в виде глюкозы и пластического материала (аминокислот) за счет кормов с повышенным содержанием нерасщепляемых в рубце крахмала и протеина при достаточно активной рубцовой ферментации. Необходимо на протяжении всего периода выращивания бычков и птицы предотвращать стрессовые влияния и нивелировать постстрессовые воздействия на клетки и ткани.

Таблица 1. *Интенсивность роста бычков при использовании добавки комплекса биологически активных веществ*

Показатели	Группы		
	1	2	3
Живая масса в день поступления на комплекс, кг	58,8±0,9	57,0±1,3	54,7±1,2
Живая масса при переводе на 2-ю фазу выращивания, кг	106,6±4,8	111,6±4,1	103,7±2,7
Среднесуточный прирост за 1-ю фазу выращивания, кг	691,3±74,6	791,3±61,3	710,1±61,8
% к контролю	100,0	114,5	110,4
Живая масса за 1-ый период выращивания, кг	149,3±5,0	152,1±3,9	150,9±5,9
Среднесуточный прирост при переводе на 2-й период выращивания (119 дней)	759,2±43,1	799,2±36,0	808,4±51,2
% к контролю	100,0	105,2	106,4

Для этих целей следует использовать рационы, достаточные по энергии, при их обогащении биологически активными веществами, способными предотвращать стрессы и снижать их отрицательное воздействие.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ещенко Н.Д., Путилина Ф.Е. Роль цикла трикарбоновых кислот в метаболизме головного мозга. В сб. Нервная система. 1973, 13: 23-25.
2. Holness M.J., Sugden M. Regulation of renal and hepatic pyruvate dehydrogenase complex on carbohydrate. *Biochem. J.* 1987, 241: 421-425 (Printed in great Britain).
3. Галочкина В. П., Радченков В.П. Возрастные изменения активности ферментов цикла Кребса у молодняка крупного рогатого скота, выращиваемого в промышленных комплексах. Бюллетень ВНИИ ФБиП с.-х. животных. 1974, 4 (34): 12-14.
4. Галочкина В.П. Взаимосвязь активности ферментов цикла Кребса и метаболизма пировиноградной кислоты с половыми гормонами и продуктивностью откармливаемых бычков. *Сельскох. Биология*, 2006, 6.
5. Коровяцкий А.М., Галочкина В.П., Матвеев В.А., Дворецкая Т.Н.. Влияние кормов с пониженной расщепляемостью крахмала в рубце на уровень гормонов, связанных с метаболизмом глюкозы, и мясную продуктивность выращиваемых на мясо бычков. Сб. научных трудов ВНИИ ФБиП с.-х. ж.-х. Боровск. Сб. эксп. статей. Боровск, 2003, 42: 126-134.
6. Галочкина В.П., Матвеев В.А., Коровяцкий А.М., Дворецкая Т.Н. Концентрация глюкозы, гормонов в крови и продуктивность бычков при выращивании на мясо на фоне разного уровня протеина в их рационе. Сб. научных трудов ВНИИФБиП с.-х. ж.-х. Сб. эксп. статей. Боровск, 2004, 43: 176-183.
7. Коровяцкий А.М., Матвеев В.А., Галочкина В.П., Дворецкая Т. Н. Влияние комплексной кормовой добавки на концентрацию глюкозы, инсулина, тиреоидных гормонов и мясную продуктивность бычков. Сб. научных трудов ВНИИ ФБиП с. - х. ж.-х. Боровск, 2004, 43: 184 - 196.
8. Upreti G.C., Jensen K, Munday R, Duganzich DM, Vishwanath R, Smith JF. Studies on aromatic amino acid oxidase activity in ram spermatozoa: role of pyruvate as an antioxidant. *Anim. Reprod. Sci.* 1998, 29, 51(4): 275-87.

9. Pamp K, Bramey T, Kirsch M, De Groot H, Petrat F. NAD(H) enhances the Cu(II)-mediated inactivation of lactate dehydrogenase by increasing the accessibility of sulfhydryl groups. *Free Radic. Res.* 2005, 39(1): 31-40.
10. Матвеев В.А., Галочкина В.П., Панасенко В.Н., Буркова Е.И.. Способ кормления молодняка крупного рогатого скота. Заявка № 93033520. Патент № 2044493, 1993. МКИ⁶ А 23 К 1/16. А 23 К 1/16. Бюл. 1995. № 27.

The role of enzymes of Krebs cycle and its metabolites in enhancement of productivity and stress resistance in farm animals rearing for meat production

Galochkina V.P., Galochkin B.A.

*Institute of Physiology, Biochemistry and Nutrition of Farm Animals,
Russian Agricultural Academy, Borovsk, Russia*

The objectives were to study the dynamics of enzymes of Krebs cycle and pyruvate metabolism in liver, muscle and rumen wall of growing bulls throughout the age interval of 1- 14 months and under various nutritional conditions (use of low degradable protein and starch, feed additives of L-carnitine and organic acids). The activity of pyruvate dehydrogenase (PDH) in liver and rumen wall in bulls fed lucerne hay and concentrates *ad libitum* was found to increase from 1 up to 4,5 -5 month and to decrease from 9 to 14 months of age. The negative correlation was demonstrated between activities of pyruvate dehydrogenase and pyruvate carboxylase (PC) in rumen wall. Feeding rations with limited level of concentrates caused the increase in PC activity up to 4.5 months which suggest an intensification of gluconeogenesis from pyruvate. The ratio PDH/PC indicates partitioning of pyruvate between two metabolic pathways. This ratio was decreased in intact animals and increased in castrates over time period of 9 -14 months. Succinate dehydrogenase (SDH) activity may be used to estimate the intensity of propionate metabolism. Based on the knowledge about antioxidant function of metabolites of Krebs cycle, the feed additives were devised based on citrate salts with complex of biologically active substances aimed to enhance stress resistance and efficiency of livestock and poultry production.

Key words: enzymes, Krebs cycle, pyruvate, citrate, substrate repartitioning, feed additives

Prob. Prod. Anim. Biol., 2007, 2:80-89