


动物泌乳生理



韓 正 康 編

上海科学技术出版社

PDG

前 言

畜乳是幼畜的必需营养物质，也是人們的重要食品之一。了解动物乳汁的生成与排出生理，不仅对于畜牧生产中仔畜繁育和提高乳的生产甚为重要，在营养学及医学方面也有一定的意义。

近二十年来，泌乳生理学有了相当迅速的发展。有关乳的生成、内分泌在泌乳中的作用机制方面已有一定的科研成果，在排乳生理及神經調节的研究领域中，也提供了不少有价值的资料。在 Vearl R. Smith 所著《Physiology of Lactation》(1959)和 М. Г. Закс 的专著《Физиология двигательного аппарата молочной железы с/х животных》(1958),《Молочная железа》(1964)中分别总结了这方面的研究成果。

在編写本书过程中，选用了上述专著中的部分材料，并結合了刊物文章及自己的一些科研工作。其中第一、二章主要取材于 Smith 的著作，第七章主要取材于 И. И. Грачев 的《泌乳的反射性調节》(1964)一书，其余各章取材于 Закс 的专著(1958, 1964)。由于水平所限，不当之处，在所难免，望讀者多予指正。

韓 正 康 1965 年 1 月

目 录

前 言

第一章 乳腺的生长发育及其调节	1
第一节 乳腺的解剖结构	1
第二节 乳腺的正常发育	3
第三节 乳腺的实验性发育——激素的作用	7
第四节 乳腺发育的神经性调节	12
第五节 乳腺发育的定向性影响	13
第二章 乳的分泌(乳的生成)	15
第一节 乳生成的直接来源——血液供应	15
第二节 研究乳的生成的方法	16
第三节 乳的前体物	18
第四节 乳分泌的生理机制	33
第五节 乳生成的部位	34
第三章 乳分泌的调节	36
第一节 乳分泌的引起	36
第二节 乳分泌的维持	38
第三节 高级神经活动与乳的分泌	49
第四章 乳腺的容纳机能——乳汁的蓄积	51
第一节 乳腺的容纳系统	51
第二节 乳汁的蓄积过程与分泌关系	53
第三节 乳房充满的动态变化	54
第四节 两次挤乳之间的乳池内压	58
第五章 排乳及其调节	61
第一节 排乳的意义	61
第二节 排乳的研究方法	61
第三节 排乳的反射弧	64
第四节 排乳的激素因素	69

第五节	排乳反射的生理特征	74
第六节	排乳动作的双相性	78
第七节	残留乳	79
第八节	排乳抑制	81
第九节	直接机械刺激对排乳的作用	83
第十节	乳头括约肌的生理特性	84
第十一节	排乳的条件反射	85
第六章	排乳过程中乳的各种成分的变化	89
第一节	乳的脂肪及其他成分排出的特征	89
第二节	乳的排出与生成的关系	95
第七章	乳腺与机体其他部分的反射性相互联系	98
第一节	乳腺与消化系统的反射性联系	98
第二节	乳腺与心血管系统的反射性联系	102
第三节	乳腺与生殖系统的反射性联系	105
第四节	乳腺与其他系统的反射性联系	107
第八章	乳腺机能与乳牛的挤乳实践	110
第一节	挤乳次数	110
第二节	挤乳前对乳牛的准备工作的	113
第三节	按摩乳房	114
第四节	挤乳	115
参考文献		121

第一章 乳腺的生长发育及其调节

第一节 乳腺的解剖结构

乳腺是由皮肤衍生而来的复杂葡萄状腺体，雌性动物在妊娠期中达到完全的发育。乳腺的部位和数量随动物的种类而不同：灵长类和象类有一对乳腺，位于胸部；馬、羊有一对位于腹股沟的乳腺。牛的乳腺有两对，位于腹股沟。杂食和肉食动物从后胸至腹股沟有好几对乳腺。

一、乳腺的基本结构——腺泡和导管系统

乳腺的基本结构包括腺泡和导管系统两部分：腺泡由分泌上皮构成，是生成乳汁的部位。每一个腺泡象一个小囊，有一条细小的乳导管通出。导管系统包括一系列复杂的管道与腔道。导管起源于与腺泡腔相連的细小乳导管，它们汇合成中等的乳导管，而中

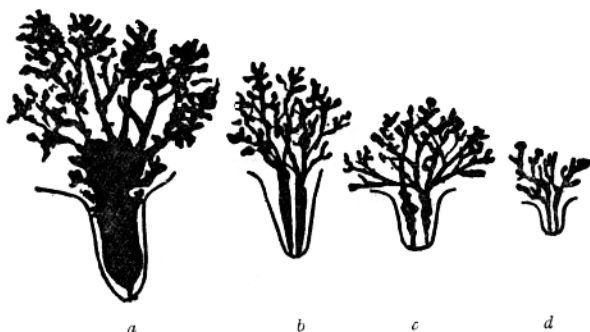


图 1-1 构成乳腺容纳系统的排出管道模式图
a. 牛; b. 馬; c. 猪; d. 大白鼠
(依 Богдaшев 及 Елисеев)

等的又汇合成粗大的乳导管，最后则在乳腺下部汇合成乳池。乳池是贮藏乳汁的较大腔道，它经乳头管在乳头顶部向外界开口。母马的乳头有两个乳头管和乳池；而牛、羊的乳头只有一个乳头管和乳池；猪的每一个乳头区域各有 2~3 个乳池及乳头管（图 1-1）。

腺泡和细小乳导管的外层围绕有特殊的肌上皮细胞，当这些细胞收缩时可使积聚于腺泡腔中的乳汁排出。较大的乳导管和乳池由平滑肌纤维构成，这些肌肉的运动参与着乳的排出过程。围绕乳头管的平滑肌纤维在乳头部排列成明显的环状，形成乳头管括约肌，使乳头孔在不排乳时保持闭锁状态。

整个乳腺被浅筋膜、深筋膜、结缔组织和脂肪组织所包围，这些组织还穿进腺体内部将乳腺分隔成若干小叶。各小叶间的结缔组织中含有丰富的弹性纤维，所以可随着乳腺内乳汁的积蓄而使整个乳房扩张。

二、乳腺的血液供应和神经支配

乳腺有很丰富的血液供应。每一个腺泡都被稠密的毛细血管网包围着，因此血液可以充分将营养物质和氧带给腺泡，以供生成乳的需要。

乳腺的动脉系统在马、牛、羊来自阴部外动脉的分枝；在肉食和杂食动物则除接受阴部外动脉分枝的血液外，还接受来自肋间动脉和胸外动脉的血液。乳腺中的血液主要沿着腹皮下静脉、乳房前静脉及阴部外静脉三对静脉流出。这些静脉位于皮下的浅层，相当发达，在腹部和乳房的外表都可以明显地看到。发育良好的乳静脉往往是乳牛高产的标志。

乳腺的淋巴系统起自腺泡周围的淋巴间隙和淋巴腔。淋巴由此汇流入叶间淋巴管，再经过淋巴结而流入淋巴池，最后由淋巴池沿胸导管进入腔静脉。

乳腺中有丰富的感觉、运动、血管运动、营养和分泌神经。支配乳腺的神经来自脊神经和交感神经系统。脊神经的背枝（传入纤维）支配着乳房和乳头的皮肤。腰部脊神经的腹枝（传出神经）

形成腰神經丛后由髂腹下神經、髂腹股沟神經和精索外神經的分枝进入乳腺,并在各腺泡間形成稠密的神經丛(图 1-2)。猪、兔等动物的乳腺除了腰部脊神經外,还接受肋間神經和胸外神經的支配。牛、羊还有来自荐部脊髓的会阴神經分布于后侧乳房。除脊神經系統外,乳腺还接受从脊柱側神經鏈 2~4 腰节傳来的交感神經纖維的支配。这些纖維与脊神經同时进入乳腺。

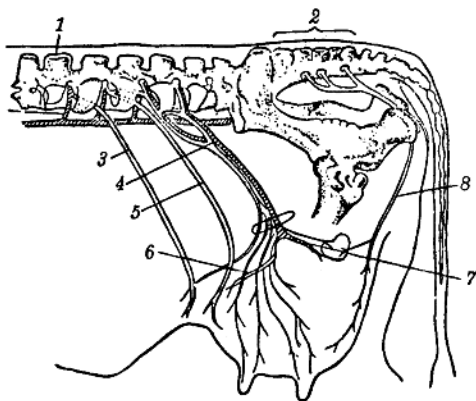


图 1-2 乳牛乳房神經支配模式图(按 Turner 略有变动)

1. 第一腰椎骨; 2. 荐椎骨; 3. 髂腹下神經; 4. 精索外神經;
5. 下腹股沟神經; 6. 精索外神經的上分枝; 7. 精索外神經
的下分枝; 8. 会阴神經

乳腺具有大量的各种內、外感受器。乳房和乳头皮肤中存在机械和溫度等外感受器,而乳腺內的腺泡、血管、淋巴管系統和导管平滑肌等則具有丰富的內感受器(化学感受器和压力感受器等)。所有这些內、外感受器都对泌乳的反射性調节起着重大的作用。

第二节 乳腺的正常发育

各种哺乳动物的乳腺的形状、大小、位置以及数目虽有显著的差别,但却有相同的組織学基本結構;从胚胎早期至成熟期,經

历着同样的发育阶段。现以牛为例，将各发育阶段概述于下（图 1-3）。

一、胚胎期

形成乳腺原基*——乳带，由一层细胞组成，位于胚胎腹面、膈的后部。在胚胎长 1.5 厘米时，乳带成为两条狭带，称作乳线。每条乳线上出现乳胚，它的数目与排列依动物种别而异，与未来的乳腺相当。

胚胎长至 5~8 厘米时，乳腺原基出现性别差异。雌性胚胎生发层下面的间质细胞开始迅速分裂，以致乳胚覆盖周围上皮的表面，它将来发育成乳头。以后（约 12 厘米阶段）生发层由乳胚间质组织向下生长，形成细胞的实心，将来由此发育成乳腺容纳系统与乳腺泡。胚胎长至 25 厘米时乳池大致形成；乳头乳池相当明显，而乳腺乳池差不多仍位于乳头基部内。这时乳头括约肌虽已形成，但乳头孔尚未开张。

自 25 厘米阶段至出生，胚胎乳腺变化不大，这期间开始出现血管。直到胎儿 6 个月大时（约 50~60 厘米），其余的胚胎组织分化为脂肪组织，并形成乳房的结缔组织纵膈与中悬韧带，将乳房分成左右两部，随后又分隔成前后乳叶。在胚胎期，乳房的非腺性组织迅速发育，至胎儿足月期，达到成熟阶段；而腺细胞部分，则并未到达这种成熟程度。

胎盘产生的激素可以刺激乳腺的发育，因此有些种类动物在出生时，乳腺能分泌少许乳汁，人类婴儿初生时，也常有这种现象。

二、出生至初情期

从出生至初情期，处女乳牛的乳腺经历着几个发育阶段（图 1-4）。乳房体积增大，呈现一定形状。这期间乳房的分泌组织生长，导管系统进一步扩大并有脂肪贮积，使乳腺增大。根据早期乳腺的发育情况，可作为估计乳牛的产乳能力的指标。

* 原基(anlage)一辞系指最早能识别的细胞或细胞群，后来胚胎的各部分或器官由此发生。

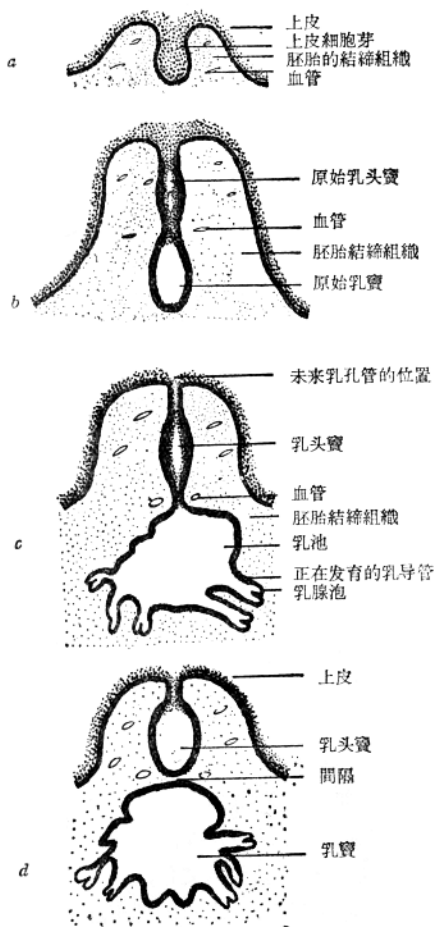


图 1-3 乳房胚胎发育若干阶段的模式图

a. 乳胚长大进入皮肤; b. 乳胚伸长, 表明乳头管及乳竇的某些管状化; c. 乳胚进一步生长, 乳竇增大; d. 乳头与乳竇之間形成間隔的概況(依 Foust)

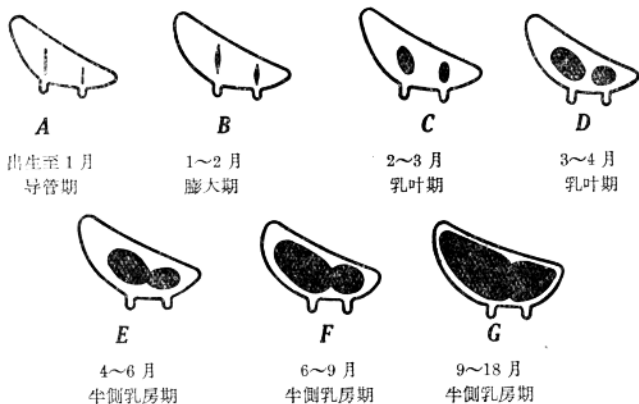


图 1-4 出生后乳腺发育的各阶段(依 Swett)

三、发情周期重复出现

发情周期的发生对乳腺生长具有较大的刺激作用。虽然这时重量的增加主要由于脂肪组织的增长,不过随着初情期降临,在相当数量的乳导管发育中产生了深刻的变化。这时,乳导管系统的发育达到成熟状态。

乳房在发情期间有时比间情期的大些。虽然乳腺组织有所增生,不过这种差别大都由于这时导管内充满液体所致。此外,导管上皮也有所变化。

四、妊娠

在整个乳腺发育周期中,交配妊娠后发生最显著的变化。母牛于妊娠初期,乳导管生长已经完全,血管分布定型,进入乳房分泌组织的导管末端的发育,发生巨大的变化,整个乳房内乳腺泡开始取代脂肪组织。至妊娠第5月,乳小叶虽还小,但已具有一定形状,这时,乳小叶之间的结缔组织形成明显的间隔膜。乳腺泡从导管系统分化出来,但却小而扁平。

在妊娠后半期,乳腺泡的分泌上皮开始机能活动,乳腺泡腔与导管内充满分泌物——乳汁。乳腺泡周围的毛细血管也较易辨

认。从組織学看来,乳腺已发育完全,外表上也可看到乳房的血管怒張。

怀孕母牛若为第二胎,乳腺变化与初孕有很多差别。因为乳导管与腺泡系統已于初孕时得到发育。通常泌乳維持至妊娠第7~8月,一般在干乳期第6~8星期时,乳腺萎縮,乳导管虽然依然存在,而乳腺泡几乎看不到了。

五、萎縮

大部分乳牛分娩后,泌乳率繼續增加,历2~4星期之久,以后泌乳率逐步下降。乳腺萎縮是由于乳腺泡細胞的活动性逐步降低,还是由于多数外周和少数营养部分活动逐渐停止,尚未能获得完滿的解答。

当細胞停止分泌乳汁,乳腺泡及小导管即开始萎縮,最后乳房内只剩留乳导管的树枝状結構及其周围的組織。

第三节 乳腺的实驗性发育——激素的作用

20世紀初已有試驗表明乳腺的生长与卵巢有密切的联系。未成熟动物摘除卵巢后,乳腺与生殖道的生长停止;如果移植卵巢,又会恢复发育至初情期状态。以后一系列的研究表明乳腺发育不仅与性腺内分泌联系,而且与其他某些内分泌有关。現分述于下:

一、卵巢激素

用天然或人工的雌激素能引起雌性(或雄性去势的)实驗动物与农畜的乳腺发育,但存在种别的差异——猫、小白鼠、大白鼠和兔,主要是促使乳导管发育;豚鼠与猴則使乳房的腺泡——导管系統生长。但是,对狗与雪貂的乳腺泡或乳导管的发育則不起作用。单独应用雌激素使牛、羊的乳腺发育,并能分泌相当的乳汁。但是在单独应用己烯雌酚时,乳房的腺泡系統的发育与正常的发育不完全一样:腺泡的直徑比正常的大,往往由多层細胞构成,有乳头状突起伸入腺泡腔内,从而减少腺上皮的表面积,可能因此影响泌乳有些异常。

长期以来,妊娠黄体被看作对乳腺发育有肯定的作用。例如,

兔子假妊娠时，乳腺胀大是由于黄体激素所引起的。如果給去势的大白鼠每天注射黄体抽提物，能使假妊娠期延长至和正常妊娠期一样，且其乳腺发育与正常妊娠的相同。但如所用剂量不大，单独使用黄体抽提物，并不能刺激乳腺小叶的生长。

同时应用雌激素与孕酮能使乳腺的腺泡导管系统正常发育。两者的适宜比率视动物种别而异：兔子的适宜比例为 1:11~1:42 (雌激素:孕酮)；而小白鼠、大白鼠与狗为 1:1000。在 1:140~1:200 情况下，山羊的乳腺引起发育，但与正常妊娠期的乳腺比较，形态

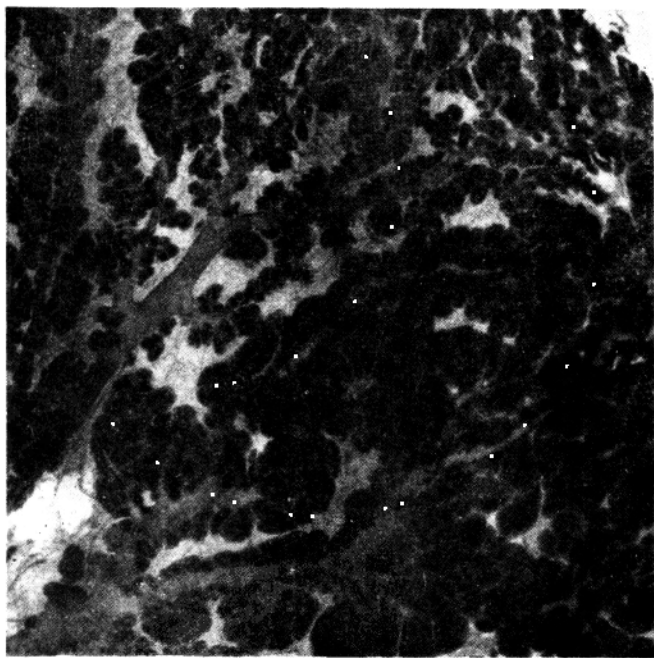


图 1-5 雌激素、孕酮及生乳素对乳腺发育的作用(由 Lyons)

切除卵巢的兔子，先以雌酮与孕酮处理后，达到准备泌乳的发育阶段。再在大乳导管内(图左下方)注入 1 毫升 (3 国际单位) 生乳激素，经过 48 小时后，注射部位出现乳汁，其余部分则否。图上方乳腺作为对照(未注射生乳激素)

上略有不同。牛的适宜比率为 1:1000, 这时, 乳腺获得良好的发育(图 1-5)。

二、垂体前叶激素

在没有垂体的情况下, 卵巢的激素不能刺激乳腺的发育。Turner 等(1950)认为卵巢激素的作用, 系通过垂体前叶。雌激素刺激垂体前叶分泌乳腺发育素 I, 促使乳导管发育; 在雌激素与孕酮协同作用下, 垂体前叶分泌乳腺发育素 II, 引起乳腺泡发育。进一步的研究后, 这一学说作了修改, 认为两种乳腺发育素系同一种东西。他们的实验表明摘除垂体的大白鼠如果植入曾经由雌激素处理过的另一大白鼠的垂体, 会引起它的乳腺生长; 如果植入怀孕期的牛的垂体(该牛分泌大量雌激素与孕酮), 也能获得同样结果; 如果以未怀孕的牛的垂体抽提液注射, 则并不能引起乳腺的发育。又以纯粹的促肾上腺皮质激素、生乳素和促甲状腺素注射去垂体的大白鼠, 也不能促使乳腺发育。上述事实, 支持 Turner 的乳腺发育素学说。然而由于至今未曾分离到这种激素, 同时有的实验反对这一学说, 故垂体内究竟有否独立存在的乳腺发育素, 尚属疑问。

垂体前叶通过所分泌的生乳素还对乳腺发育起直接的作用。据 Lyons 等(1955)报导, 摘除垂体及卵巢的处女大白鼠, 注射以生乳素、雌激素与孕酮, 能使乳腺发育达到妊娠初期的程度; 如果再补充生长素, 则乳腺发育达到相当于妊娠后期的水平。单独一种生乳素或生长素, 并不能对乳腺生长产生明显的影响。

垂体前叶除了通过卵巢影响乳腺发育外, 还通过肾上腺皮质与甲状腺起一定的作用。

三、其他内分泌腺

1. 肾上腺皮质: 垂体前叶的促肾上腺皮质激素与肾上腺皮质素的作用对乳腺发育并不如上述数种激素那么重要, 但有一定的影响。Höhn (1957)的实验证明, 雌激素对豚鼠的乳腺泡的发育, 取决于肾上腺的机能状态。如果给摘除肾上腺的豚鼠注射雌激素, 只能引起乳导管生长, 可以推测肾上腺皮质激素与孕酮一

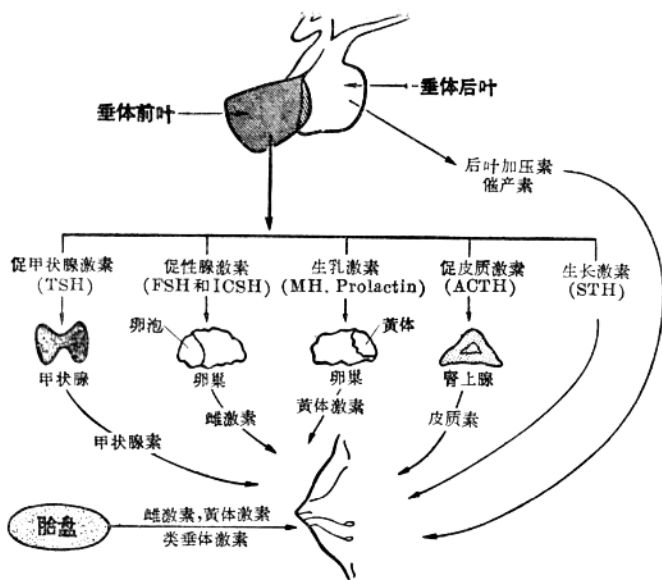
样，为乳腺完全生长所必需。給以促肾上腺皮质激素、去氧皮质酮、醛皮质酮、皮质素及氢皮质素能引起实验动物不同程度的乳腺生长。肾上腺皮质激素对乳腺发育的效果不如卵巢激素来得显著。据 Mixner 和 Turner(1943) 报导，醋酸去氧皮质酮引起小白鼠乳腺泡系统生长的效应仅及孕酮的 $1/3$ 。Flux(1954)肯定皮质素有抑制雌激素引起小白鼠乳导管生长的能力。然而，对大白鼠来说，单独的糖皮质激素类，或与雌激素同时应用，均能刺激乳叶腺泡的发育。

2. 甲状腺：甲状腺可能通过对基础代谢的作用间接地影响乳腺的生长，至于对正常的乳腺发育并非必不可少。实验证明，切除甲状腺的动物其乳腺生长水平降低。患甲状腺机能过低症的小白鼠减低卵巢激素对乳腺生长效应，轻度甲状腺机能过高症加强这种反应，但大白鼠的结果则相反。这可能由于小白鼠是甲状腺机能较低的种别，而大白鼠则是甲状腺机能较高的动物。牛患甲状腺机能过低症时，乳腺发育明显地低于正常水平。Spielman 等(1941)报导，母牛于妊娠期切除甲状腺则乳腺生长不良。母牛于切除甲状腺后如果每天注射己烯雌酚，持续 21~31 天，未能使乳腺生长；但如己烯雌酚与甲状腺制剂同时使用，乳腺则生长，并且还泌乳(Petersen 等, 1944)。对正常动物給以甲状腺类物质能促进乳腺的生长。

3. 胎盘：胎盘对乳腺发育的影响视动物种别而异。豚鼠、大白鼠或小白鼠于怀孕中期以后摘除垂体，由于有胎盘存在，乳腺不致退化；妇女、猴子、马、绵羊等动物于妊娠期摘除卵巢后仍能维持正常的怀孕与乳腺发育。

对大白鼠上的垂体、胎儿、胎盘和卵巢曾单独地摘除或进行了各种可能组合的广泛实验(Leonard S. L., 1945)。摘除胎盘、胎儿和卵巢或胎盘、胎儿与垂体，乳腺均发生显著退化。如果保留胎盘则乳腺仍能保持现状。

此外，雄激素对某些种类动物具有促进乳腺发育的作用，例如，可使大白鼠的乳导管与腺泡发育，然而对小白鼠与豚鼠来说，仅能引起乳导管的生长。



乳腺

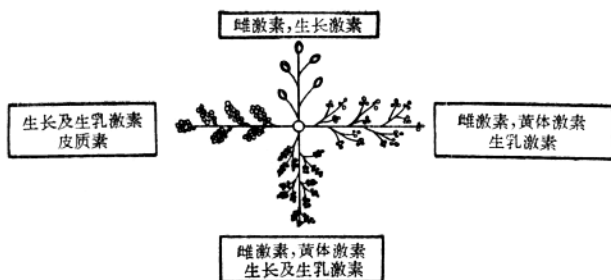


图 1-6 各种因素影响乳腺的生长发育示意图(依 R. W. Smith)

第四节 乳腺发育的神经性调节

本节仅叙述传出神经对乳腺生长发育的影响，至于与乳腺发育有关的神經支配内分泌腺等問題，将在第三章“乳分泌的调节”（第 36 頁）内一并討論。

自 Stricker (1929) 的乳腺移植实验发表以后，公认乳腺发育是不受神经影响的。但是，近年不少新的实验即使生理学家不得不重新考虑这一問題。

早在 1894 年巴甫洛夫在討論他的同事 M. M. Мионов 的实验资料时，就曾认为乳腺发育不受神经的影响。但是应当指出，Мионов 切断支配乳腺的神经实验是在怀孕母羊上进行的，这时乳腺已经充分发育了。

如果切断尚未成年的动物的乳腺神经会获得完全不同的结果。H. A. Астраханская (1957, 1958) 首先证明，切断性未成熟豚鼠的乳腺的神经，对乳腺生长发育产生的影响远比怀孕或泌乳的动物为大，且在手术后并不立刻出现反应。但在开始妊娠后，切断神经的乳腺则生长延缓，乳腺的小叶与腺泡形成延滞，同时出现乳腺的许多乳细管末端未曾发育以及许多腺泡无腔等异常结构。这种情况正是神经切断后引起的影响，而并非血液循环破坏的缘故。据 H. Г. Микаэлян (1958) 的报导，切断 1~1.5 月龄性未成熟的山羊一侧乳腺的神经支配，引起乳腺发育的一系列破坏——对乳腺间质的发育比对实质的影响更大。上述现象也仅见于动物怀孕之后。

将性未成熟山羊的一侧乳腺移植至体侧表面 (Linzell, 1959, 1963)，当动物性成熟和开始怀孕时，没有神经支配的一侧乳腺的发育远远落后于正常一侧的乳腺，所获乳汁仅及正常的 25%。如果将正常一侧乳腺切除，则移植的乳腺生长有所增强，但是增生的补偿现象仍远不及有神经联系的乳腺。作者还对已经经历一个泌乳期的乳腺进行同样的自体移植，所获结果完全不同：移植一侧的乳腺最初两个泌乳月的乳产量为对照的 66%，乳腺重量为对照乳

腺的 90%。

从上述事实证明，神經对成熟乳腺发育的营养性影响較少，而对于个体在发育較早期阶段的乳腺的影响，則十分明显。

第五节 乳腺发育的定向性影响

研究在乳腺生成期中加以适当的刺激，以便人为地提高泌乳量，已成当前乳牛业中一項重要的課題。

二十余年来，外国不少学者应用雌激素刺激空怀的、性未成熟的以及不孕动物的乳腺发育。如前所述，当雌激素与孕酮适当地合并使用时，能引起乳腺充分的发育。例如，給不孕的娟娜母牛每天注射 100 毫克孕酮与 100 微克乙蔗酚，經過相当时期后，母牛开始强力地泌乳 (Olson 及 Davis, 1960)。然而将这种方法广泛地应用于畜牧业实践中，尚須作进一步的研究。这里，首先要考虑到机体内分泌系統的相互关系問題——尤其是垂体前叶促性腺激素与雌性激素的关系：前者对后者的“促进”作用，以及后者对前者的“反饋”作用。因此，引入外源激素，势必抑制动物本身的神經激素系統，給正常乳牛使用雌性激素，将难免影响垂体的促性腺激素的分泌，从而破坏乳牛的生殖机能。因此，在目前条件下，乳腺发育的激素刺激方法可在兽医上适当施行，还不宜在畜牧生产中推广。

另一种方法，是对調节乳腺发育的神經激素系統的反射性刺激，从而可能影响乳腺的发育。在畜牧实践中，对泌乳牛的乳房施行按摩，甚为普及。对按摩犏牛、处女牛及空怀牛乳房的一系列試驗表明，根据按摩时间的长短、干乳期、动物选择等实验条件，所得結果差异頗大。一般說来，分娩前按摩乳房，对乳腺的发育具有良好的效果：在第一个泌乳期就增大乳房，提高了乳产量与乳脂量。怀胎母猪进行乳房按摩对以后的泌乳能力也有良好的影响。虽然在生产性試驗中对按摩乳房有一定的結果，但是它的生理机制尚有待闡明。

可能影响乳腺发育的第三种方法——从胚胎期至泌乳期建立