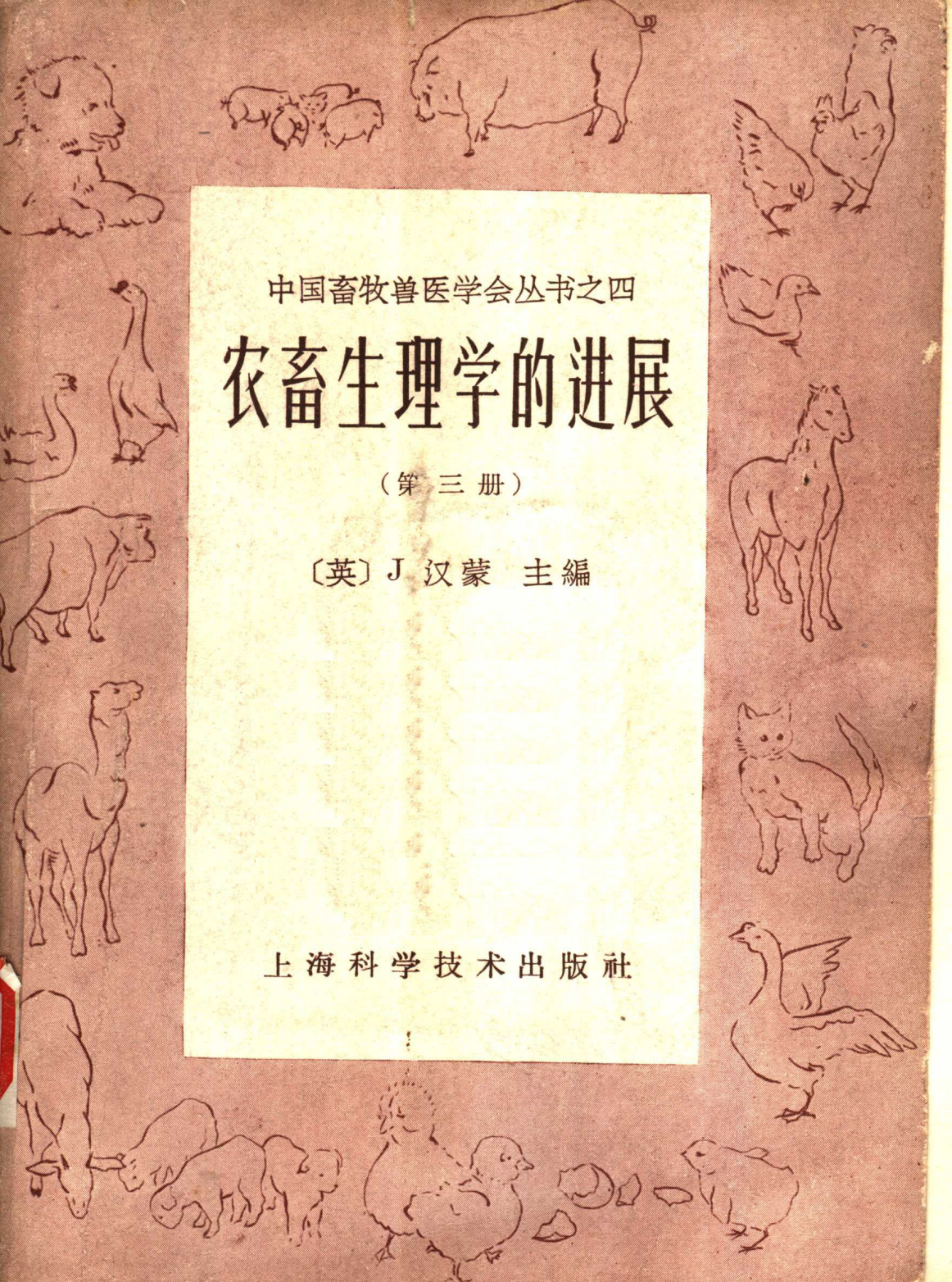




中国畜牧兽医学会丛书之四

农畜生理学的进展

(第三册)

〔英〕J. 汉蒙 主編

上海科学技术出版社

农畜生理学的进展

(第三册)

[英] J. 汉蒙 主编

俞渭江 安民 严炎

祝寿康 韩正康 湯逸人

郑丕留 陈万芳 译

邱祥聘 湯逸人 郑丕留

崔之兰 常平生 楊傳任

韩正康 校

上海科学技术出版社

內 容 提 要

研究农畜生理学的目的在于控制家畜家禽体内的各种机能,以便提高其产卵、产仔、产肉和产毛的效率,并使其一生在长时间的高度生产中能够保持健康。

本书是过去二十年中国外在农畜生理学上的研究成果,原文共有三卷,本册是第三卷,对我国现阶段发展畜牧业、加速禽畜繁殖以及提高产量等方面均有一定参考价值。

PROGRESS IN THE PHYSIOLOGY OF FARM ANIMALS

J. Hammond

Butterworths Scientific Publications • 1954

农畜生理学的进展 (第三册)

湯逸人等 譯 邱群聘等 校

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路450号)
上海市书刊出版业营业许可証出093号

商务印书馆上海厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 787×1092 1/25 印张 18 10/25 排版字数 380,000
1962年12月第1版 1964年9月第3次印刷
印数 2,001—4,000

统一书号 16119·482 定价(科七) 2.50元

目 录

繁 殖

- 第十五章 家禽的产卵和繁殖力 (R. M. Fraps) 1
- 第十六章 生殖激素 (S. A. Asdell) 85
- 第十七章 雌性繁殖力 (J. A. Laing) 103
- 第十八章 妊娠 (T. J. Robinson) 136
- 第十九章 雄性的繁殖力 (C. W. Emmens) 249

乳的生产

- 第二十章 乳腺的发育和泌乳 (A. T. Cowie) 317
- 第二十一章 影响牛乳分泌率和泌乳期产量的因素
(F. H. Dodd) 373
- 第二十二章 影响乳成分的因素
(Ivar Johansson 和 Olof Claesson) 415

第十五章 家禽的产卵和繁殖力

R. M. Fraps 原著

*Agricultural Research Service, U. S. Dept., of Agriculture,
Beltsville, Maryland*

近几十年来,由于内分泌学的发展,预料很多关于母禽繁殖生理的研究工作,可在这领域内找到根据。家禽和哺乳动物的繁殖一样,卵巢-脑下垂体的关系(在某些方面,现在也许应该称作卵巢-神经-脑下垂体的关系)占据了非常重要的地位。下面所要讨论的主要目的,就是要检查家禽在产卵过程中所显示出来的这些关系。

本章大部分内容是说明产卵的周期——典型的短周期,它是下列二个习见中的最简单现象:(1)一连两天或两天以上每天递次延迟产卵时间所形成的连续产卵(或称续产期);(2)在连续产卵期间停产一天。在某种意义上,周期的概念,包含了解释为什么母禽在连续产卵期间要停产一天;或者用另一种方法来说明此点,即母禽为何不依照它自己的产卵强度在齐一的间隔时间内产卵,而却是表现为或长或短的间隔时间。初看起来,这似乎是无足轻重的事,但深入分析,它将涉及到卵巢、脑下垂体和中枢神经系统之间的基本关系。在这个看上去似乎没有连系的关系上,“周期”成为它们的最方便的参考轮廓,象自然排卵的哺乳动物的发情周期一样,能说明上述三者的关系。

对本文限于讨论有关产卵方面一些基本和一般的问题来说,要是没有1954年出版的Sturkie“家禽生理学”一书,将是不恰当的。该书用了四章或者说是大部分来写产卵的问题,实际上它可认为是产卵生理的最近发展的总结。因此,这里再要重复Sturkie的工作似无必要。

此外,1949年Taylor在其编写的书内已经综述了家禽的繁殖

力和孵化問題, Landauer 在 1951 年进一步地对孵化問題进行了綜述。关于禽卵的組成与性质是 Romanoff 和 Romanoff (1949) 所著一册书的主要内容, 其中第一章介紹了禽类, 特别是鸡的产卵行为。关于光照对家禽产卵行为和哺乳动物排卵的影响的討論, 可詳見本书第八章 (Yeates, 1954)。

家禽的繁殖器官和繁殖过程

家禽的繁殖器官包括一个主要器官卵巢和一个次要器官輸卵管。卵巢产生和形成生殖細胞或卵子; 同时分泌激素——雌性激素、雄性激素 (androgen), 可能还有助孕素, 它們是調节生殖过程所必需的。家禽的卵与哺乳动物的卵主要不同之点, 前者含有大量的卵黃, 人們常常把家禽的卵子叫作蛋黃。当成熟的卵子从卵巢上掉下 (排卵) 被輸卵管承接和納入后, 并行受精作用, 分泌蛋白, 形成蛋壳膜和蛋壳, 最后产出体外 (下蛋)。在野生禽类, 生殖还包括另一重要过程——菴蛋或蛋的孵化, 在本文仅是順便提及之。

卵巢及其功能

通常在家鸡中只有左边的一个卵巢具有功能。在胚胎发育早期左右卵巢同时出現, 但右边卵巢在孵化的第 7~9 天即停止发育, 成年后右卵巢退化的痕迹仍繼續存在 (Domm, 1939)。右边卵巢和輸卵管也有繼續发育的 (Crew, 1931; Quinn, Burrows 和 McNally, 1939, 以及 1954 年 Sturkie 引证的其他資料)。当左卵巢被摘除时, 右边卵巢产生异常发育, 变成象睪丸一样的器官 (参閱 Domm, 1939)。

雛鸡在出壳时或其稍后, 其左卵巢視之象一个小而扁平的薄层物, 与左腸骨的靜脉和靜脉腔的腹面紧密联系着。通常它一直延伸到左腎上腺的中部, 并遮盖了这个腺体的大部分。在这个阶段卵巢形成外部和内部, 外部是包含无数卵子的皮质, 内部是髓质。卵子为

許多細胞包圍，這些細胞形成不同發育階段的卵濾泡 (Benoit, 1950 和 Romanoff 及 Romanoff, 1949)。

在開始產卵相當久之前，卵巢表面上很容易看出有很多的濾泡 (圖 15-1)，它們大小不等，大部分的卵濾泡 (卵母細胞) 仍需要用顯微鏡才能觀察到。在開始產卵前 8~10 天左右，較大的濾泡生長速度顯著加快，但卵子 (或濾泡) 仍存在不同程度的大小，因此在未成熟的母雞剛要產卵之前，卵巢上增加 5~8 個大的卵濾泡，它們的重量從幾分之 1 克到 16 克左右。在此相當短暫的時間內，卵巢重量的激增，主要由於其中少數正在迅速發育卵子的重量的增加。在正常的

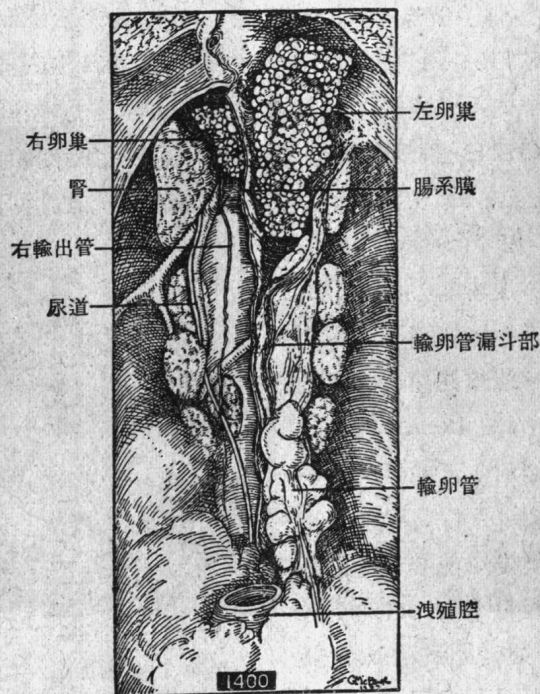


圖 15-1 第一產卵周期過程中的正常成年來航母雞的泌尿生殖系統。注意小的右卵巢。在成年的褐色來航雞中，其右邊卵巢的比例在 5% 以下，其大小自正常的直到小至僅能看得見 (采自 Domm, 1939)

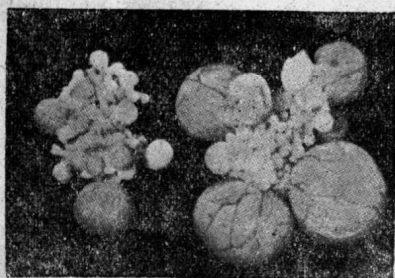


图 15-2 左：在一度停产后将开始产卵的卵巢。右：正常产卵鸡的卵巢，注意破裂的卵滤泡

产卵鸡中，虽然排卵时卵巢总重量的增加会比滤泡大小的增加更快，也可看到同样的关系（图 15-2）。

卵子生长的速度 较小的卵子的生长速度很难衡量，但可肯定它生长非常缓慢（Marza 和 Marza, 1935）。到了迅速生长的最后阶段，生长的速度可以相当

准确地衡量出来。实际上，在这个时期由于卵子本身（胚质）体积并不增加，其生长速度可以用卵黄堆积的速度来衡量（Olsen, 1942）。

Stieve (1918) 根据从正在产卵的母鸡体内移出的卵子的重量，估计母鸡卵子的生长曲线，这种方法为了某种目的现在仍然是有用的。Riddle (1911) 采用脂溶性的染料，每隔一定时间给产卵母鸡喂一次，将其蛋煮熟后，从卵黄切面中观察染色层来估计卵黄沉积的速度。Conrad 和 Warren (1939)

采用染料静脉注射的方法，大大增加了 Riddle 法的精确性。每隔 24 小时连续注射所表示的卵黄的直径，如图 15-3。

一个排卵前 9 天的卵黄沉积的分析可见图 15-4。从排卵前第 9 天起，至排卵前 3~4 天止，卵黄沉积量逐日增加，在排卵前 3~4 天到排卵时卵黄增加量逐渐减少。卵黄直径的日增量，在排卵前第 7~9 天比较均衡，在排卵前第七天以后，有逐渐降低趋势，在排卵前一天，增加量仅为排

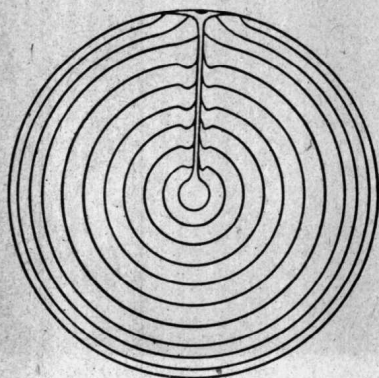


图 15-3 3925 号母鸡的卵黄的图解，表示经过 9 个 24 小时间隔的注射染料所形成的颜色层的位置、每一个同心环表示注射时卵黄的大小。卵黄心(Lutebra)在中央，它的细颈与胚珠相连(采自 Warren 和 Conrad, 1939)

卵前第七天最高量的三分之一。既然卵黄堆积的直径逐日增加量可用滤泡表面的单位面积计算方法来表示,很明显地,滤泡沉积卵黄的能力从第七日以后逐渐下降。根据 Warren 和 Conrad 的研究,如图 15-4 所示,卵黄沉积速率的减小,可能一直继续到排卵时;这些作者没有发现在接近排卵的最后时刻卵黄有增长的趋势。

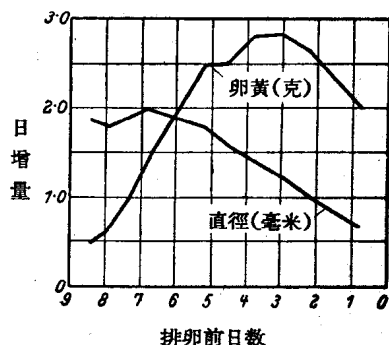


图 15-4 根据 367 枚蛋的分析,生长曲线表示卵黄直径和重量的日增量 (采自 Warren 和 Conrad, 1939)

按 Warren 及 Conrad 的意见,卵黄沉积的速度与产卵的强度或与卵子在连产中预期部位^①的先后无关。后者特别重要,因为它指出卵黄并不由生长速度来决定在连产中的部位。

Riddle (1911) 指出,凡是产卵稍隔 24 小时的蛋黄,经过煮熟以后,可以看到很明显的浅层和深层,他确信这种卵黄颜色的形成与昼夜新陈代谢速度的节奏性有关。但 Conrad 及 Warren (1939) 认为,凡任意采食均衡地供给全粉料的鸡所产的蛋,就不见有深浅层的形成。根据这个观察结果,他们就测定了昼夜各个小时卵黄的沉积速度。他们发现在清早几小时以内有极其轻微和不显著的下降 (约在 3% 左右)。用这种差异来表示任何卵黄代谢速度的改变被认为是太小了。Conrad 和 Warren 还指出可以在试验时间内,给以含有丰富的叶黄素 (xanthophyl) 饲料,使一段时间内血液中这种色素浓度增加,也可形成卵黄色泽深浅交替的现象。

卵滤泡发育中的内分泌因素 家禽中卵子发生和卵滤泡早期的发育,与哺乳动物相似,可能并非由脑下垂体来控制 (参阅 Hisaw, 1947)。禽类在缺乏脑下垂体内分泌时,滤泡能发育到何种程度,尚难断定。Hill 和 Parkes (1934) 观察了切除脑下垂体的母鸡,并没

① 在连产中,产下的第几个蛋谓之连产中的第几个部位 (Place)——译者。

发现直径比 1~2 毫米大的卵滤泡。在摘除脑下垂体后,所有的大滤泡迅速萎缩。因此脑下垂体促性腺激素不仅对卵滤泡的生长和发育是很重要的,对维持卵滤泡亦属必要。

在即将性成熟的以及正在产卵的母鸡体内观察到的卵滤泡的迅速发育,是依靠脑下垂体分泌的促性腺激素的作用 (Breneman, 1954)。象在哺乳动物一样,促滤泡激素 (FSH) 是促性腺激素中产生主要作用的,但促黄体生成素 (LH) 和正常的产卵过程亦有关系 (Hisaw, 1947; Nalbandov, 1953 a)。在产卵母鸡中,使用富有 FSH 的制剂可以促进滤泡的大量生长 (Bates, Lahr 及 Riddle, 1935; Fraps 及 Riley, 1942; Phillips, 1943; Nalbandov 及 Card, 1946)。

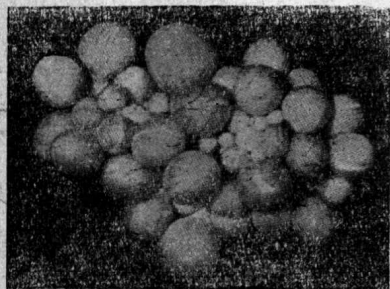


图 15-5 用猪脑下垂体提制的滤泡生长激素处理 12 天后的母鸡的卵巢; 这种制剂也含有一些黄体生成素

采用此种刺激方法的实际例子可参阅图 15-5; 在这个卵巢中的卵滤泡,没有一个比正常的最大的卵滤泡为大,但它们很多都已接近了成熟的体积。

由垂体前叶提取的促滤泡激素制剂(含有一些促黄体生成素)和妊马血清 (PMS) 一样,能使排卵在几天内停止; 因此刺激后的卵巢中有些较大的卵滤泡是积

聚的未排卵的滤泡。将正常的和经过刺激的卵巢中滤泡分布状态加以比较后 (图 15-6), 可以清楚地看到,采用激素(这里指的是 PMS)可使许多相当小的卵滤泡迅速地生长。

产卵母鸡的卵巢对促滤泡激素制剂的反应很强,但未成熟的卵巢(如 Nalbandov, 1953 a 指出的)对这些制剂并无反应,要在将到正常的性成熟前才有作用 (Nalbandov 和 Card, 1946)。而且还证明不可能用注射促性腺激素的办法无限期地来保持垂体摘除后的母鸡继续产卵 (Nalbandov, 1953 a), 虽然用禽类制剂比用哺乳类的同样制剂有更多的希望。根据 Nalbandov、Meyer 和 McShan

(1951) 的資料, 禽类促黄体生成素可能和哺乳动物的不同, 在家禽脑下垂体中存在着第三种促性腺激素亦未可知。据信这种假设的第三种促性腺激素作用的机制在产卵母鸡体内也是存在的 (Nalbandov, 1953a)。Bailey 和 Phillips (1952) 发现未产卵母鸡的血清内所含的促性腺激素的效能高于正在产卵的母鸡。这种差别的原因还不清楚。这是很明显的, 关于正在产卵的母鸡体内其卵巢的发育和维持有关的条件 (无论是内分泌的或其他的), 都需要进行深入的研究。

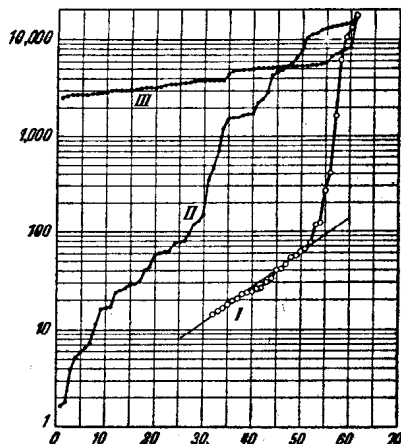


图 15-6 妊娠血清 (PMS) 对卵滤泡生长的作用。每条曲线代表卵滤泡重量 (纵轴) 增加的变化 (横轴)。曲线 I: 代表正常产卵母鸡的卵巢; 曲线 II: 代表注射妊娠血清 (每公斤体重每日注射 80 鼠单位) 13 天后的产卵母鸡的卵巢; 曲线 III: 代表注射妊娠血清 17 天后的产卵母鸡卵巢 (每公斤体重每日注射 80 鼠单位)

排 卵

卵滤泡破裂和同时排出卵子 (或卵黄) 的过程谓之排卵。滤泡经过迅速生长后在将来破裂的地方, 通常在滤泡基对面的半面上, 是一束肉眼可见的、约占半周的脉管带, 叫做滤泡缝痕 (图 15-7)。其实, 滤泡缝痕领域内并不是没有血管的, 仅不过是细小的动脉和静脉管经过 (Kraus, 1947; Nalbandov 和 James, 1949)。有一定的血管分布是可以想象的, 因为排卵 (或滤泡破裂) 是由一种激素作用的结果, 而这种激素是由血液循环供给的。

排卵的过程很早就被 Bartelmez (1912) 在鸽子中观察过。后来 Warren 和 Scott (1934, 1935 a), Phillips 和 Warren (1937)

① 鼠单位 (R. U. = Rat Unit): 使一个大白鼠能够发情的雌性激素含量谓之一个鼠单位——译者。

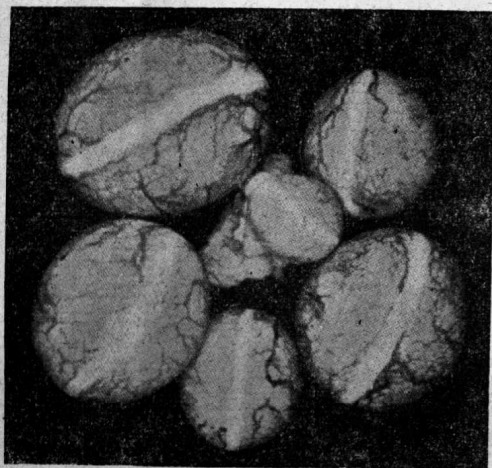


图 15-7 产卵母鸡的卵巢经过处理后，显示成熟滤泡的滤泡縫痕

曾报告用切开腹腔的母鸡观察排卵过程。他们还观察了几个在預計排卵前一小时左右切开的滤泡排卵现象。Olsen 及 Neher (1948) 发现在預計排卵前一小时左右，切开滤泡并将其投入少許温度升至 107°F 的林格氏溶液內，排卵进行显然是正常的 (参閱 Neher、Olsen 和 Fraps, 1950)。

排卵之前不久，由于滤泡縫痕領域內的許多微血管的逐漸消失或变色，滤泡縫痕显得扩大了。Phillips 和 Warren (1937) 发现在即将成熟的卵滤泡上，使用人工压力同样可导致微血管的消失，他們认为卵滤泡膜的肌肉纤维长期的張力，可能是促使滤泡破裂原因之一。滤泡壁上一定程度的張力(或伸縮力)是将卵子(或卵黄)排出的一种必要条件，但如 Kraus (1947) 所推断的，它在卵滤泡破裂上負担着首要作用的說法似乎是值得怀疑的。

卵滤泡膜的破裂过程进行非常迅速。Phillips 和 Warren 观察到，有时內膜首先破裂，导致外膜鼓脹。鼓脹常常发生在滤泡縫痕的一端。就在鼓脹的地方破裂完全后，破裂迅速地扩展到另一端，使卵黄几乎在同时被排挤出来。滤泡壁破裂的沿綫是整齐的，其边缘是鈍的；如果破裂发生在破裂部位良好分化前，并无我們所想象的那样有組織撕裂的现象。Kraus (1947) 在同样观察基础上得出这样結論，认为卵滤泡破裂的主要因素是由于內分泌作用在滤泡縫痕上引起“退縮的形态上的改变”。至于其他因素虽然必需，但属次要。

滤泡破裂是由于垂体前叶分泌的一种促性腺激素的作用。这种誘起排卵的激素叫誘导排卵激素 (ovulation-inducing hormone)，

大概就是促黄体生成素, 象哺乳动物的一样。据信排卵诱导素在排卵前 6~8 小时分泌到血流中, 虽然关于这一点的证据还不充足。关于激素对排卵的控制, 以及释放控制排卵的促性腺激素的机制, 将在以后讨论。

滤泡的破裂 排卵之后, 滤泡壁形成了一种疏松褶皱的结构, 称为滤泡萼 (calyx), 但通常则称为破裂的滤泡 (如图 15-2)。刚排卵的母鸡, 其破裂的滤泡重量大约为 0.3~0.5 克。但很快趋于萎缩, 在 30~35 小时内, 重量可减低到初重的一半左右 (图 15-8)。从图 15-8 中可以看出, 减低的速度(重量) 在很大范围内的任何时间与其原重量成正比。已破裂的滤泡对于决定产蛋的时间起着重要的作用 (Rothchild 和 Fraps, 1944 a), 但除去连产中最后一次产蛋以外, 正在排卵的滤泡亦同样参与决定排卵的时间。因此破裂的滤泡的作用, 在检验它与输卵及产蛋机制的联系时更为有用。

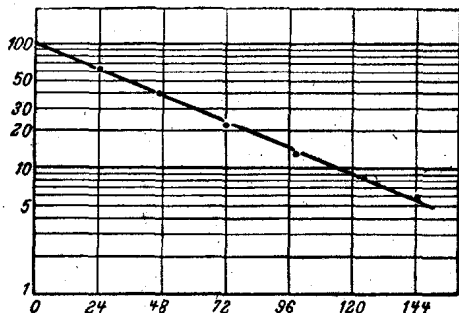


图 15-8 破裂滤泡的年龄(破裂后的小时)与其重量减少的速度成函数

1944 a), 但除去连产中最后一次产蛋以外, 正在排卵的滤泡亦同样参与决定排卵的时间。因此破裂的滤泡的作用, 在检验它与输卵及产蛋机制的联系时更为有用。

卵子的成熟 鸡或火鸡, 象一般鸟类一样, 卵子的成熟变化, 包括完整的发生泡的解体和第一极体的排出 (Olsen, 1942; Olsen 和 Fraps, 1944)。这些变化, 以及其他为卵子受精所作的准备, 很久以来已知道是在排卵时完成的。最近知道, 鸡蛋的成熟变化仅在含有该卵子的滤泡接受了(脑下垂体)释放出来的对滤泡排卵起作用的促性腺激素后才开始的 (Olsen 和 Fraps, 1950)。从显微镜下观察到的变化是在排卵前约 4、5 小时开始, 到排卵发生前完成。变化的时间进程和关于估计促黄体生成素(诱导排卵)放出的时间见图 15-9。当早期(尚未成熟)采用注射垂体制剂人工诱导排卵时, 成熟变化亦同样提前发生, 它与注射诱导排卵的内分泌的时间是相适应的。提前

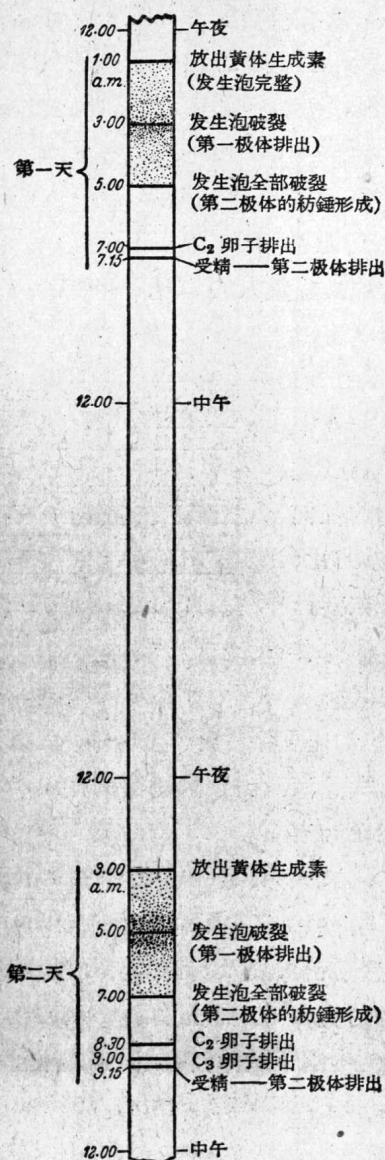


图 15-9 母鸡产卵顺序中第 2 卵 (C_2) 与第 3 卵 (C_3) 最后成熟阶段所经过一连串活动的时间表
(采自 Olsen 和 Fraps, 1950)

排出的卵同样可以正常受精和发育 (Neher 和 Fraps, 1946)。

经过妊馬血清刺激后, 卵巢上的滤泡的发生泡很象正常母鸡釋放誘导排卵激素前的情况^①。即使有一些由妊馬血清处理过的母鸡其卵滤泡可以正常排卵, 它們的卵子也能成熟, 但在观察前 5 或 6 天, 由于缺乏自脑下垂体釋放出来的誘导排卵激素, 卵子并无成熟的变化。

鸡蛋的成熟过程与哺乳动物的卵子相似, 它也依靠着有排卵作用的促黄体生成素的放出和活动; 但在母鸡中却没有剛成长完全的卵子, 象哺乳动物一样, 由繼續釋放出来的促黄体生成素所作用。一个对促黄体生成素没有反应的卵子 (不起成熟变化) 过 24 小时后則立即发生反应; 但是, 必須在卵滤泡能接受所釋放出来的促黄体生成素时才有此种作用。卵滤泡成熟的过程有使卵子易于直接接受促黄体生成素的作用 (例如卵黃膜性质的改变); 也可能是在促黄体生成素的影响下, 成熟的滤泡产生一些激素或其他物质, 它們反过来又促使卵子的成熟。它們的相互作用在目前还不能彻底了解。

輸卵管及其功能

两根輸卵管, 或叫繆勒氏导管, 和卵巢一样出現在雌性胚胎的早期。右边的导管在孵化第八天时开始退化, 但退化痕迹終生存在 (Domml, 1939)。間或也有退化不完全或甚至不退化的, 因而可发展成具有两个正常或者接近正常的輸卵管 (Dommm, 1939)。但在正常情况下, 只有左边的輸卵管发育成为具有功能的器官。

在滤泡尚未迅速发育以前, 輸卵管呈綫状, 長約 8~10 厘米 (图 15-1)。差不多随着卵滤泡迅速发育的同时, 輸卵管亦經歷着一个迅速发育期, 在短期內变成为一个高度卷曲的、相当粗大的結構, 长达 50~60 厘米 (图 15-10)。这种突然生长 (包括发育) 是由于迅速

^① 誘导排卵激素放出前, 促滤泡激素在起作用, 可促进滤泡的发生泡生长, 而妊馬血清也同样有促进滤泡的发生泡生长的作用; 在此还談到即使在缺乏誘导排卵激素的作用下, 也可发生排卵——譯者。

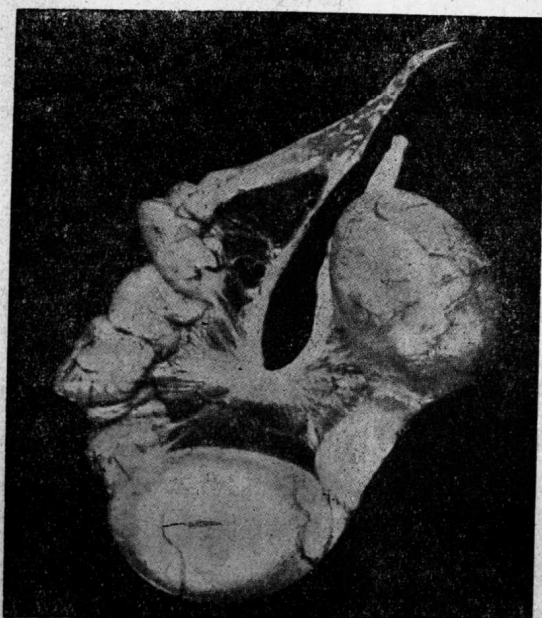


图 15-10 图示接近于体内自然状态的一个母鸡的输卵管。输卵管中有两个卵，上面一个在子宫部，已有硬壳，下面一个还在输卵管峡部，该处正在形成卵壳膜

发育的卵巢和滤泡分泌的动情素刺激的结果。Juhn 和 Gustavson (1930) 最早证明用动情素刺激未成熟的母禽可促使输卵管加速生长，在各种不同的实验条件下也证实此点 (Sturkie, 1954)。

当动情素似是使输卵管获得最大生长所需要的唯一刺激物时，另一种类固醇物质，可能是孕酮，或一种类似孕酮的类固醇——助孕素 (progestin)，显然在完成整个机能时是必需的。象抗生物素肼的形成——存在于卵白中的抗生物素因子，可以从未成熟母禽的输卵管中，经过动情素处理后，继续给予与孕酮或相似的类固醇物质而得到；如果只以前者处理就很难得到 (Hertz, Fraps 及 Sebrell, 1943)。在未产卵母鸡的输卵管内没有发现抗生物素肼，但它却时常存在于产卵鸡的卵巢中 (Fraps, Hertz 及 Sebrell, 1943)。再者，Brant 和 Nalbandov (1952) 曾经报告具有旺盛的蛋白机能的输卵管膨大部除

需要动情素外, 还需要孕酮或助孕素。

产卵母鸡的输卵管是一个高度分化的器官, 从这一事实可想象一个排出的卵黄, 经过输卵管后, 就完成了—个完整蛋的其他构造。通常将输卵管分为五个部分 (Warren 与 Scott, 1935 a; Richardson, 1935)。这些部分可详见图 15-11。

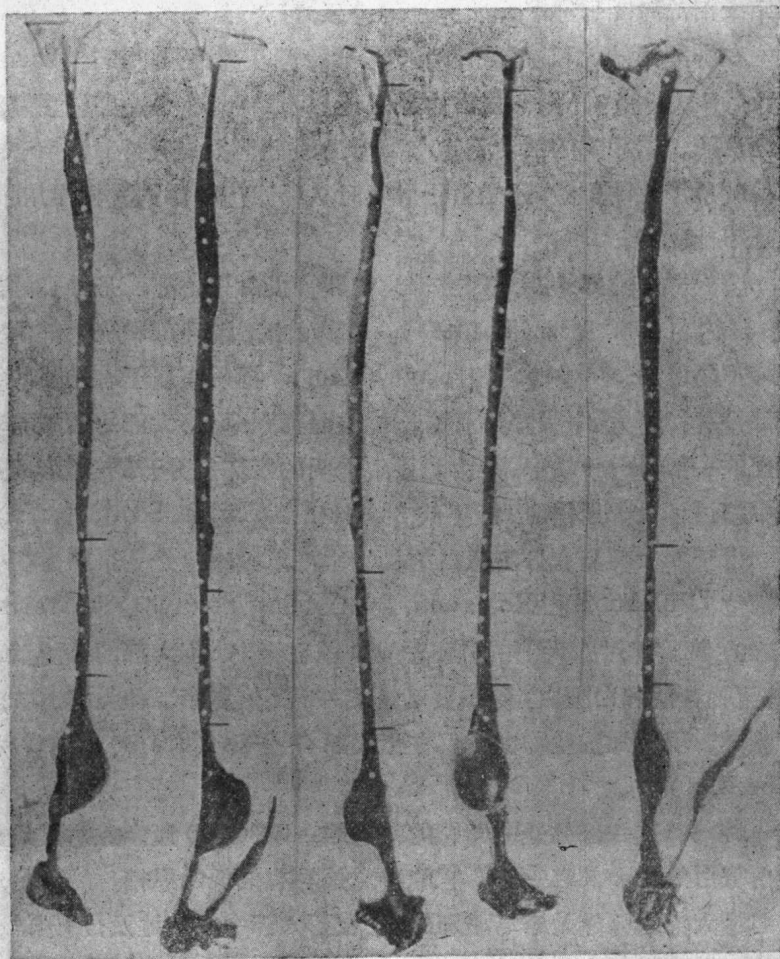


图 15-11 从 5 羽母鸡的输卵管中记录卵经过该器官的时间, 白点代表在 15 分钟时间内卵的移动位置。横的黑线表示输卵管的“缢部”, “膨大部”及“峡部”的界线。其中有 2 羽母鸡尚残留有萎缩的右侧输卵管 (采自 Warren 和 Scott, 1935)