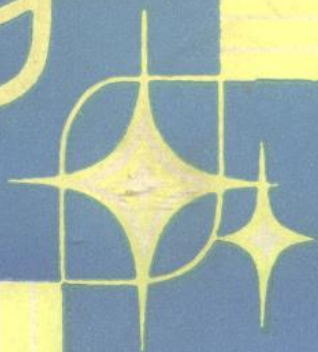




全国高等农业院校教材

全国高等农业院校教材指导委员会审定



家畜营养生理学

● 韩正康 主编

● 动物饲养及营养、动物生理生化专业用

农业出版社

全国高等农业院校教材

家畜营养生理学

韩正康 主编

动物饲养及营养、动物生理生化专业用

农业出版社

(京)新登字060号

全国高等农业院校教材
家畜营养生理学

韩正康 主编

* * *

责任编辑 诸葛群

农业出版社出版 (北京市朝阳区农展馆北路2号)
新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787 × 1092mm16开本 7.25印张 167千字

1993年12月第1版 1993年12月北京第1次印刷

印数 1—1,500册 定价 3.70元

ISBN 7-109-02710-4/S·1733

前 言

本书是根据农业部教材指导委员会的指令性计划编写的，可供高等农业院校动物饲养及营养专业和动物生理生化专业作为教学参考书，亦可供畜牧兽医等专业参考。

本书编写过程中，以J. A. F. Rook和P. C. Thomas的《农畜营养生理学》(Nutritional Physiology of Farm Animals, 1983)作为主要参考书，同时吸收近年国内外一些有关研究资料。

家畜营养生理学是一门新学科，编者才力不足，疏漏、错误或不妥之处，恳予指正。

编 者

1991.7

目 录

| | |
|--------------------------|----|
| 第一章 绪论 | 1 |
| 一、家畜营养生理学的内容和研究对象 | 1 |
| 二、研究方法 | 1 |
| 三、消化腺酶对饲料中主要营养分的作用 | 2 |
| 四、微生物消化 | 4 |
| 第二章 随意采食的调控 | 8 |
| 一、采食模式 | 8 |
| 二、采食中枢 | 8 |
| 三、反射性调节 | 9 |
| 四、激素及神经递质在采食调控中的作用 | 12 |
| 五、长期性调控——维持能量平衡 | 13 |
| 六、采食调控与畜牧生产 | 14 |
| 第三章 营养物利用的调节 | 16 |
| 一、营养物的吸收 | 16 |
| 二、营养物的运输 | 17 |
| 三、营养物分配的调节 | 19 |
| 第四章 胎畜与新生仔畜的代谢与营养 | 30 |
| 一、胎盘及其机能 | 30 |
| 二、胎畜和新生仔畜的生长发育 | 31 |
| 三、胎畜和新生仔畜的代谢特点 | 36 |
| 第五章 生长和肥育 | 40 |
| 一、骨骼 | 41 |
| 二、肌肉 | 43 |
| 三、脂肪 | 47 |
| 四、生长的神经内分泌调节 | 49 |
| 第六章 泌乳及其营养性调节 | 52 |
| 一、乳的组成 | 52 |
| 二、乳的分泌 | 54 |
| 三、泌乳时营养物分配的调控 | 59 |
| 第七章 禽蛋形成和产蛋 | 66 |
| 一、蛋的形成 | 66 |
| 二、产蛋性能及其影响因素 | 71 |
| 三、营养对禽蛋形成和产蛋的影响 | 73 |
| 第八章 日粮与毛的生长 | 76 |
| 一、羊毛的结构与生物合成 | 76 |
| 二、营养与羊毛生长 | 78 |

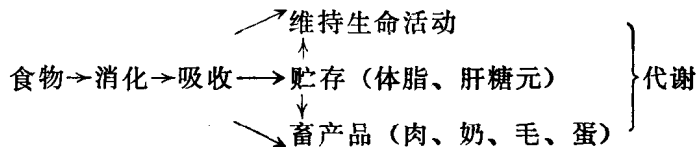
| | |
|---------------------------------|-----|
| 第九章 微量营养成分对物质代谢的调节 | 82 |
| 一、微量营养成分的生物学活性 | 82 |
| 二、微量营养成分的相互作用 | 83 |
| 三、微量营养成分代谢的调节 | 84 |
| 四、微量营养成分缺乏症 | 85 |
| 五、日粮对微量营养成分缺乏的影响 | 88 |
| 六、微量营养成分的毒性 | 89 |
| 第十章 外界高温和低温与农畜营养生理 | 90 |
| 一、环境温度与农畜机体的生理反应 | 90 |
| 二、外界高温的影响 | 93 |
| 三、外界低温的影响 | 94 |
| 四、防制措施的营养生理依据 | 97 |
| 第十一章 营养失调 | 99 |
| 一、糖、脂肪的营养和代谢失调 | 99 |
| 二、矿物质营养和代谢失调 | 102 |
| 三、酸碱平衡失调 | 105 |
| 四、蛋白质和氨基酸的营养失调 | 107 |

第一章 绪 论

一、家畜营养生理学的内容和研究对象

动物从周围环境中摄取食物，以满足身体的营养需要，用以维持个体生命和繁衍种族。家畜、家禽经人类长期驯化选育后，所生产的奶、肉、毛、蛋等已远远超出本身的生理需要，为人类提供了营养丰富的食品和衣着等原料。

畜禽摄取食物后，经过胃肠道内消化，将复杂的分子分解为简单的营养成分（如葡萄糖，氨基酸、脂肪酸、甘油、矿物质等）而被吸收入血液循环，进行代谢活动。其中大部分营养成分供机体组织利用（消耗、修复）以维持生命活动，一部分供生长、泌乳、繁殖（胎儿生产、产蛋等）等需要，剩余部分在体内贮存或排泄体外。如果食物的营养供应不足，机体则动员贮存的营养成分（如脂肪、肝糖元等）供生命活动和生产的需要。动物在采食、消化、吸收、代谢以及生长、泌乳、繁殖等营养过程中，受到体内神经及内分泌系统的调节，使营养成分在各组织器官的分配协调一致。



人们为了获得高产优质的畜产品，除了通过遗传途径选育外，同时还必须通过营养途径；否则，遗传的高产潜力就不能发挥。这里包括：①根据畜禽的生产性能特点，提供全价营养的日粮（包括营养成分组成，日粮结构、组成，营养水平和适口性），促进食欲，提高采食量。②增强各种饲料在胃肠道适当部位的消化活动，以提高饲料的消化率，例如延长粗饲料在瘤胃停留时间，以提高纤维素的消化率；加速蛋白质饲料通过瘤胃以便降低损耗、主要在小肠消化，以提高其利用率。③通过神经内分泌途径，调节代谢，改变营养成分分配以提高产品质量；例如：应用生长激素以促进生产；应用 β -受体激动剂以提高瘦肉率；应用促性腺激素释放激素（GnRH）或孕马血清（PMSG）等生殖激素提高繁殖率。以上措施都是按人们对畜禽的生产需要而对营养过程进行生理性调控。由于效果显著，目前已为畜牧工作者所瞩目，成为提高畜牧生产的研究热点。

家畜营养生理学是在动物营养学、家畜生理学、动物生物化学等学科基础上相互渗透、交叉发展起来的一门新的学科。特别是近年神经分泌学、基因工程学飞速发展，为营养生理的调控提供了必要的条件。与生长发育科学、泌乳生理生化学紧密联系，有的已发展为新的生物技术，开始在畜牧生产中应用。虽然这门学科还很年轻，还很不完善，但其发展有着非常广阔的前景。

二、研究方法

家畜营养生理学是一门实验科学，与一般动物生理学一样，它的研究方法，主要也是

包括体内实验与体外实验两大类，体内实验又可分为慢性（长久性）和急性（活体解剖、宰杀等）两类。应用较广的是体内慢性实验和体外实验：①体内慢性实验。即对动物在生理条件下进行长期的观察和实验。普遍采用消化道长久性瘘管方法，以采取食糜和消化液样品，进行分析研究。例如反刍家畜瘤胃瘘管，可定期采集瘤胃食糜样品，对瘤胃的微生物和消化代谢进行研究；目前比较通行的尼龙绢袋法，可直接研究饲料样品各种营养成分在瘤胃内的消化情况。为研究机体代谢，近年应用长久性或暂时性血管插管，以获取血样，不但可分析测定代谢物含量，也可应用放射免疫方法了解有关内分泌激素水平，有助于对机体代谢调控的研究。②体外实验。离体器官在模拟机体生理条件下进行实验，如人工瘤胃实验、乳房灌流实验等。也可通过组织和细胞培养，对代谢及神经、激素调控进行研究，例如用乳腺细胞培养研究激素对乳腺发育和乳的合成、分泌；脂肪细胞和肌细胞培养，有助于阐明营养分的调节机理。在体外组织和细胞培养中，往往借助于示踪元素标记，例如培养基中添加标记氨基酸以了解蛋白质合成情况。

研究营养生理学，除了可广泛应用动物生理学和生物化学的研究方法外，近年也开始采用新的生物技术，例如应用基因工程生产重组DNA生长激素以调控畜禽生产和提高乳牛的奶产量，在畜牧上已取得突破性的成就。

家畜营养生理学是一门应用基础学科，与营养学和畜牧生产有着密切的联系。所以常规的营养学研究方法，甚至饲养管理措施有时也往往应用，特别是在生产场所进行科学生产性试验时，更应如此，以便家畜营养生理学的研究成果直接应用于畜牧生产中。

三、消化腺酶对饲料中主要营养分的作用

饲料在胃肠道消化过程中，受到生理生化以及微生物的综合作用，包括消化液的分泌和消化酶的催化作用、胃肠道运动、微生物的发酵以及营养分的吸收和转运等过程。

（一）碳水化合物的消化 食物进入口腔后，受复合反射性刺激而分泌大量唾液，唾液使饲料浸湿滑润，便于咀嚼和吞咽；单胃动物唾液内含 α -唾液淀粉酶，将淀粉分解为麦芽糖、麦芽二糖和各种糊精的混合物。口腔的混合唾液中亦发现许多其他消化酶，如脂肪分解酶、麦芽糖酶、磷酸酶和过氧化物酶等，不过可能均来源于口腔的细菌，在消化过程中大概不起重要作用。不少动物种别，特别是犊牛口腔腺分泌一种脂肪分解酶（胃前酯酶，pregastric esterase），能分解乳脂中含短链脂肪酸（尤其是丁酸）的甘油酯，与乳脂小球同存在于胃内凝乳块中，促进释放游离脂肪酸。反刍动物唾液含丰富的碳酸氢钠和磷酸钠，而呈碱性（pH8.2），作为缓冲物维持瘤胃内环境，以利微生物生长，起了重要作用。引起唾液腺反射性分泌（尤其是腮腺）的感受器，除了存在于口腔外，在食道、瘤胃、网胃也广泛分布化学和机械感受器，也都能引起丰沛的唾液分泌。反刍动物唾液内还含有相当分量的尿素，这是在瘤胃内吸收氨，经肝脏所产生的。

当食物进入胃后，由于pH降低，唾液淀粉酶活性下降（活性范围pH4.0—9.0，适宜pH7.0）。不过进入十二指肠后，食物与胰液、小肠液和胆汁混合，pH上升，适宜于胰淀粉酶作用，将淀粉及其中间产物进行分解。

胰液含有碳酸氢根作为主要阴离子，对排入肠内食糜pH升高起了主要作用。空腹动物的胰液分泌保持于低水平，酶的合成也较低。受食物形状、气味、摄食和咀嚼的影响引起神经性胰液迅速分泌，以保证新进入十二指肠食糜的消化；继而酸性食糜与十二指肠粘

膜作用释放两种激素：胰泌素和胰酶素（胆囊收缩素，CCK-PZ）。胰泌素主要由于十二指肠pH降低而引起释放，其作用主要使碳酸氢钠分泌，同时也刺激胰酶分泌；而CCK-PZ由食糜氨基酸和脂肪酸作用所释放，除主要作用为刺激胰酶分泌外，也刺激 NaHCO_3 分泌，并加强胰泌素的作用。

胰腺细胞内合成的胰酶是呈不活动状态的酶原颗粒贮存（各种酶的比例保持一定）。

小肠粘膜细胞还产生许多碳水化合物酶，分布于成熟细胞的刷状缘，包括乳糖酶、海藻糖酶及几种麦芽糖酶。乳糖酶水解乳糖，海藻糖酶的作用有限，而麦芽糖酶除水解麦芽糖外，还能作用其他底物。麦芽糖酶Ia（异麦芽糖酶）分解含 α -1,6键的糊精，麦芽糖IIb（蔗糖酶）分解蔗糖，麦芽糖酶II（葡糖淀粉酶）和麦芽糖酶III（耐热葡糖淀粉酶）分解麦芽糖、糊精和淀粉。

大多数日粮碳水化合物分解为单糖而被吸收。不过各种糖吸收速率不同，葡萄糖和半乳糖吸收非常迅速，果糖吸收较慢，其他单糖吸收更慢。葡萄糖靠需能的主动吸收，而其他单糖部分靠被动扩散，故吸收较慢。

（二）蛋白质消化 分解蛋白质的消化酶主要分为脲酶（内切酶）和肽酶（外切酶）两类，外切酶的专一性看来变异较大，例如，胰羧基肽酶可分别作用多种底物，而亮氨酸氨基肽酶具有高度专一性。内切酶水解蛋白质的内部肽键，例如胃蛋白酶分解涉及芳香族氨基酸（尤其是苯丙氨酸或酪氨酸）氨基的肽键，而胰蛋白酶作用于双碱基氨基酸羧基的肽键。内切酶还可根据与其他物质结合而分类，例如丝氨酸脲酶、金属脲酶等。消化酶与食物除在胃肠腔内起作用外（腔消化），近年还注意到粘膜表面的消化与吸收的整合作用（膜消化）。

蛋白质消化从胃内与胃液作用开始。胃液为贲门腺、胃底腺和幽门腺分泌的混合液。胃底腺分泌盐酸（由壁细胞分泌）和胃蛋白酶（由主细胞分泌），非壁细胞碱性分泌物含粘液及电解质。纯粹胃液的pH为1或略低。胃蛋白酶是胃内的主要蛋白分解酶，由胃底腺主细胞合成，呈非活性的胃蛋白酶原分泌，在盐酸作用下而致活。

在食物的刺激作用下胃腺分泌含丰富蛋白酶的胃液。食物刺激口腔时冲动经传入神经到中枢由迷走神经到达胃腺，引起胃液分泌。而主要的分泌反应发生于食物进入胃内，其综合机制包括：①食糜作用于胃幽门区的“G”细胞而释放胃泌素；②胃扩张引起胆碱能神经反射导致胃泌素释放；③蛋白质消化产物刺激胃酸分泌，当胃酸在胃内积聚，使幽门区的pH低于2.5时，抑制胃泌素释放；而当酸、高张溶液或脂肪由胃进入十二指肠时，由于胆囊收缩素和胰泌素释放而抑制胃酸分泌。

胃酸分泌模式存在动物种别差异，猪胃具有大面积贲门区（在其中贮存食物和微生物发酵），胃液呈连续性分泌；在胃体部胃液浸透食糜，使食糜pH迅速下降而适宜于胃蛋白酶的消化作用。反刍动物的皱胃分泌胃液，来自前胃的食糜（包括未发酵的残余食物、发酵产物和微生物）有规则地进入皱胃，使皱胃保持连续性分泌胃液。因此，皱胃内保持较低的pH，适宜于蛋白质消化。

（三）脂肪消化 日粮的脂肪主要是甘油三酯以及一些磷脂、固醇类及固醇酯；还有内源磷脂，主要由胆汁进入肠内。胃液脂肪酶活性很低。脂肪分解酶主要来自胰液的胰脂肪酶；需要 Ca^{2+} ，而仅作用于不溶性底物，其活性与底物表面积呈比例，因此脂类必须处于分散相（dispersed phase），才能被水解产生1,2-甘油二酯和2-甘油一酯；甘油三酯；

的脂肪酸链长度对水解速率并不重要。

脂肪酶对长链甘油酯的催化作用取决于 pH 环境，在 pH 呈碱性条件下，主要产物是 2-甘油一酯和脂肪酸，而在微酸性条件下，则为甘油二酯。

胰液必须在胆汁协同作用下，才能完成上述的脂肪消化作用。胆汁由肝产生，除了排泄产物胆色素外，还含有与胰液相同的电解质混合物、胆酸盐和磷脂类（主要为卵磷脂）。胆汁由肝连续产生，但胆汁作为消化液，大多数动物仅间歇性需要，因此贮存于胆囊内。胆囊壁分泌粘液和吸收水分，使胆囊胆汁比肝胆汁粘稠浓缩，动物进食时，由于酸性食糜进入十二指肠，使 CCK- Γ Z 释放，引起胆囊收缩，于是胆汁排入十二指肠。

胆盐与脂肪酶-底物系统的相互作用非常重要。一般认为胆盐促进脂肪酶与底物结合，在十二指肠微酸性环境下，使这一系统稳定。在小肠中胰脂肪酶催化底物水解作用，导致生成甘油一酯和脂肪酸，并与胆盐一起形成乳化微粒复合物，进行消化和吸收。同时，这些复合物还作为其他脂类如类固醇和脂溶性维生素的载体，协助吸收。

脂肪酸和甘油被肠细胞摄取而吸收入血，脂肪酸吸收与其在甘油酯的位置有关，例如，大多数植物油的饱和脂肪酸大都限于 1-位置，而动物性脂肪主要在 2-位置，因而饱和与不饱和脂肪酸吸收存在差异。长链脂肪酸几乎完全从肠道吸收入淋巴系统，主要以甘油三酯状态转运，而较短链脂肪酸（少于 10 个碳原子）则被吸收入门脉血液，至于中等长度的脂肪酸可从上述两种途径吸收。

不饱和脂肪酸比饱和脂肪酸易于消化，消化率随脂链增长而降低，甘油酯比游离脂肪酸容易利用，而位于 2-位置脂肪酸的利用优于 1-位置的脂肪酸。

四、微生物消化

食物进入胃肠道后，除了由消化腺分泌的酶进行分解作用外，栖居于胃肠道的微生物（细菌、原虫、真菌等）也参与消化，尤其是对于植物性食物的纤维素消化，完全靠微生物的作用。

各种家畜的微生物消化部位，存在种间差异。单胃非反刍动物（兔、马等）的微生物消化，基本上在大肠内进行；而反刍动物在变胃前三室（瘤胃、网胃、瓣胃）和大肠内进行微生物消化；杂食动物（人、猪）大肠内微生物消化也相当发达（表 1-1）。

表 1-1 各种家畜与人的消化道发酵容积（占总容积的百分率）

| 种 别 | 瘤 网 胃 | 盲 肠 | 结肠和直肠 | 总 计 |
|-----|-------|-----|-------|-----|
| 牛 | 64 | 5 | 5—8 | 75 |
| 绵羊 | 71 | 8 | 4 | 85 |
| 马 | — | 15 | 54 | 69 |
| 猪 | — | 15 | 33 | 48 |
| 兔 | — | 43 | 8 | 51 |
| 狗 | — | 1 | 13 | 14 |
| 人 | — | — | 17 | 17 |

引自 Parra, 1975。

微生物消化能力如果以饲料纤维消化率进行比较，则单胃动物亦低于反刍动物，举例如表 1-2。

表 1—2 半纤维素和纤维素消化率的比较 (%)

| | 绵 羊 | 猪 | 大 鼠 |
|------|-----|----|-----|
| 苜蓿 | | | |
| 半纤维素 | 49 | 42 | 46 |
| 纤维素 | 53 | 38 | 23 |
| 雀麦草 | | | |
| 半纤维素 | 76 | 46 | 11 |
| 纤维素 | 72 | 38 | 4 |
| 鸭茅草 | | | |
| 半纤维素 | 76 | 46 | 8 |
| 纤维素 | 68 | 42 | 4 |

引自 Keys, Van Soest和Young, 1969.

微生物消化的主要特点：①瘤胃和大肠内有相当稳定的微生物生存环境（适宜而稳定的温度，38.0—40.5℃；乏氧而充满CO₂和少量CH₄；充分的营养分和水分；接近中性的pH；缓慢的节律性运动）。各种微生物相互共生，建立一定的微生物区系和生态系统。②在微生物有关酶作用下，饲料的碳水化合物、脂肪、蛋白质等被消化，最终分解至挥发性脂肪酸（VFA）、氨、CO₂、水等。③非蛋白氮（NPN）可被合成微生物蛋白。此外，微生物还能合成维生素B等。分述于下。

（一）碳水化合物 瘤胃和大肠微生物能消化糖、淀粉和多糖（纤维素、半纤维素、

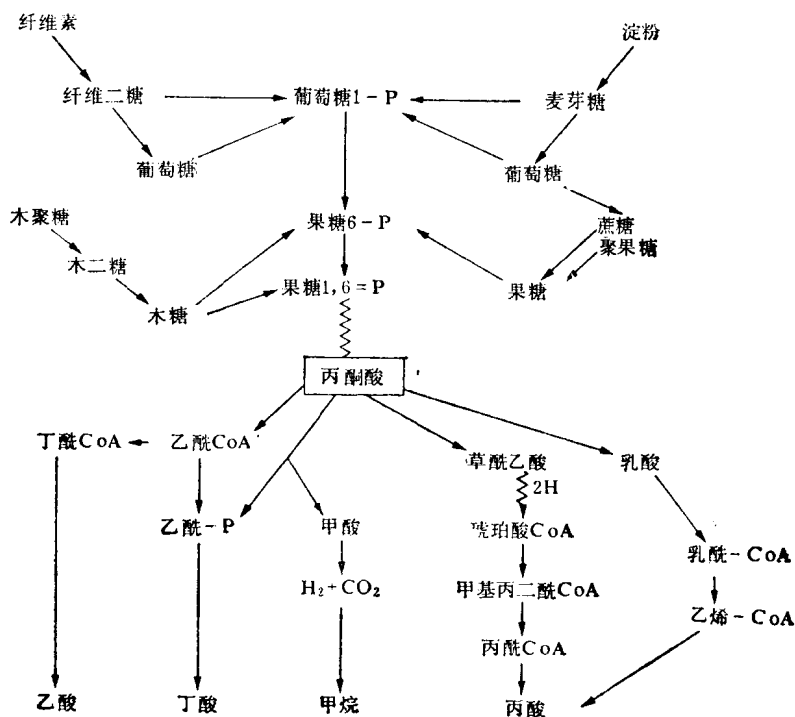


图 1—1 挥发性脂肪酸(VFA)产生的代谢途径
(自D. Lewis 及 K. J. Hill, 1983)

果胶等)。中间代谢产物有乳酸、琥珀酸等，主要终产物为微生物细胞和VFA（乙、丙、丁酸等）、CO₂、CH₄等。VFA为微生物的代谢产物，也是宿主动物的重要营养来源，大约可提供反刍动物机体所需能量的70—80%，猪所需的15—35%。VFA和CH₄生成的生物化学途径示于图1—1。VFA各酸之间存在一定的比例（表1—3）。

表 1—3 食糜挥发性脂肪酸 (VFA) 浓度及各酸比例 (%)

| 指 标 | 绵羊瘤胃 | 猪盲肠 | 鸡盲肠 |
|---------------------|------|------|------|
| 总挥发性脂肪酸(TVFA) mmol% | 11.9 | 18.2 | 10.7 |
| 乙酸 | 54 | 55 | 61 |
| 丙酸 | 25 | 27 | 27 |
| 丁酸 | 17 | 6 | 11 |
| 长链脂肪酸 | 4 | 2 | 1 |

丙酸由瘤胃吸收入血后，能在肝中转化为葡萄糖以供机体需要，其产量约占机体所需的一半。淀粉在瘤胃内迅速发酵产生有关产物，不过在一般日粮条件下，仍有10—20%的淀粉逃脱瘤胃微生物发酵作用而进入十二指肠，而由胰酶消化为葡萄糖被小肠吸收。

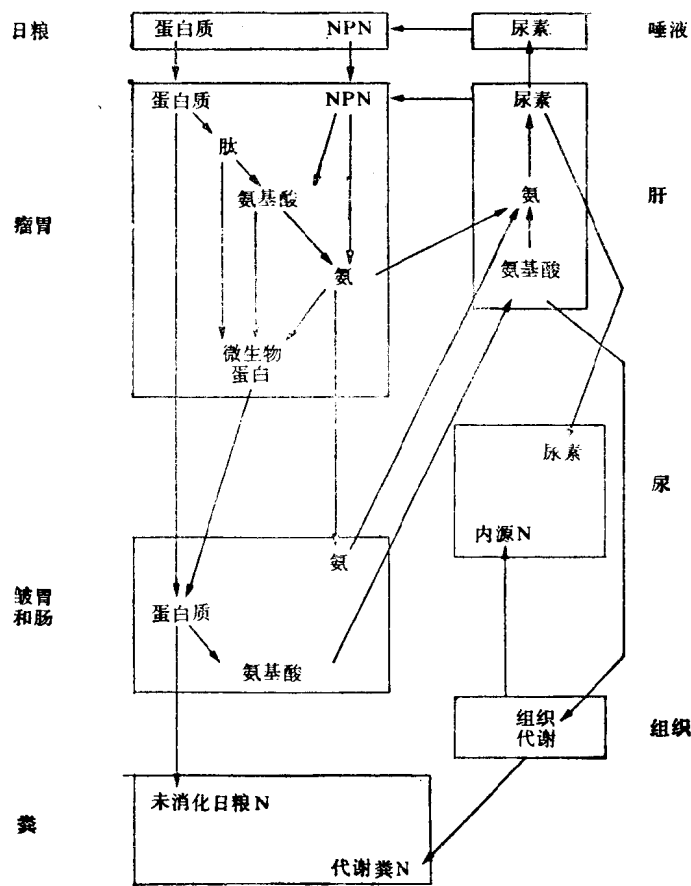


图 1—2 反刍动物氮代谢示意图

(自 D. Lewis 等, 1983)

(二) 蛋白质 饲料蛋白质进入瘤胃后约有40—60%被微生物分解产生肽、氨基酸和氨；非蛋白氮化合物(NPN)被微生物分解后也产生氨。微生物可利用氨合成氨基酸，氨基酸和肽用来合成微生物蛋白；瘤胃中的氨有一部分被吸收入肝，通过鸟氨酸循环变为尿素，可经唾液或直接透过胃肠道壁进入瘤胃和消化道其他部位，供微生物利用。已有实验证明，兔和马的大肠氮再循环产生大量尿素，这种氮的再循环可节约机体氮的消耗，对低氮日粮条件下的草食动物，有重要生理意义。

(三) 脂类 瘤胃内饲料脂肪(三酸甘油酯)被微生物脂肪酶迅速水解为游离脂肪酸和甘油，后者主要发酵生成丙酸。磷脂也可被同样水解。由脂类水解产生的不饱和脂肪酸，迅速被微生物氢化作用。例如油酸(C18:1)、亚油酸(C18:2)、亚麻酸(C18:3)分别与瘤胃内容物一起温育，则都被氢化作用而转变为硬脂酸(C18:0)。微生物还能利用挥发性脂肪酸(VFA)合成脂肪酸，例如十五酸、棕榈酸、棕榈油酸和硬脂酸主要由乙酸合成；丙酸主要用来合成奇数碳原子酸(如十五酸、十七酸等)；丁酸则大部分用来合成棕榈酸；瘤胃细菌也能合成磷脂。

(韩正康)

第二章 随意采食的调控

采食活动是动物赖以生存的最基本活动之一，也是营养过程（采食、消化、代谢）的首要环节。采食量多少与畜禽的生产性能密切相关。畜牧生产中，随意采食量结合消化率指标可用于评定饲料营养价值；还可根据随意采食量建立数学模型，为畜禽工厂化生产配制日粮提供依据。

从生理角度阐明采食调节机理，就有可能合理配制日粮、适当使用食欲促进剂，以提高饲料利用率和生产性能，防制某些代谢疾病。

一、采食模式

各种畜禽的采食方式有各自的特点；采食习性不同，模式亦异，例如，狗、马、猪同是哺乳类单胃动物，因肉食、草食、杂食而存在明显差异；至于牛、羊等反刍动物，具有反刍特性，采食模式与非反刍动物更有重大区别。

畜禽的饲养方式不同，它们的采食模式亦有很大不同。猪在放牧时，喜掘食草根、蚯蚓等，而在圈养尤其是工厂化集约关养时，则采食颗粒饲料和使用自动饮水系统。

在同样的舍饲条件下，日粮组成对采食模式也有明显影响。观察水牛的昼夜行为模式（图2—1），可见饲喂稻草期采食和休息时间约各占30%，反刍时间约占40%；青草期采食时间增加了10%，反刍时间减少7%，休息时间差异不大。同时青草期的采食顿数、咀嚼次数均低于稻草期，而昼夜采食量反而增加。

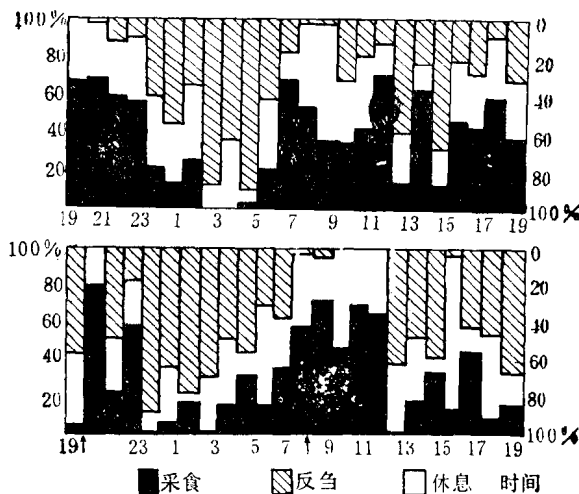


图2—1 舍饲水牛的昼夜摄入模式
A. 青草期 B. 稻草期 箭头表示饲喂

二、采食中枢

随意采食主要受神经系统的调控，体液因素（包括激素和代谢物）也参与作用。对实验动物研究表明，在下丘脑存在食物中枢，由摄食中枢和饱觉中枢两部分组成（图2—2）。摄食中枢又称饥饿中枢，位于下丘脑左右两侧的外侧区（LHA），刺激这个中枢，可使刚吃饱的动物恢复摄食活动；破坏后则导致动物厌食，甚至饿死。饱觉中枢位于下丘脑左右

两侧的腹内侧核 (VMN)，刺激这个中枢可使动物停止摄食，破坏则出现暴食，引起肥胖。这种情况已在猪、鸡及山羊实验中获得证实。

从解剖结构上看，外侧的摄食中枢呈弥散性，与脑的其他部分相联系，被认为是控制采食的初级整合系统。平时摄食中枢呈持续兴奋状态，采食、消化、代谢刺激饱觉中枢活动，使迅速抑制摄食中枢，导致停止采食。当刺激饱觉中枢的因素随采食后时间增长而逐渐消逝时，饱觉中枢的活动性逐渐降低，对摄食中枢的抑制影响不再处于有效水平，于是可能恢复摄食。由此可见，正常生理情况下摄食中枢和饱觉中枢的兴奋和抑制，调节着动物的采食活动。

此外，神经中枢的其他部分参与采食的整合作用，改变下丘脑的效应。例如，新皮层额叶区损伤能产生采食水平暂时的变化；破坏边缘系统则产生不辨食物与非食物而贪婪暴食；刺激一些边缘系统结构可引起咀嚼、唾液分泌和口腔的摄食活动。脑内局部注入神经递质或有关药物，或注入具有代谢效应物质，以研究采食和摄食反应，均表明脑内含有广泛而精细的神经网络系统，能影响和改变进食活动。

总之，下丘脑对采食调节起了关键作用，而脑的其他部分属于主要影响分辨机理的补充系统。

三、反射性调节

与采食活动有关的中枢神经状况的变化，受来自外界环境和消化道刺激的影响。外界刺激以视觉、嗅觉、味觉最为重要，摄食爱吃的或嫌恶的食物，不仅直接影响采食及消化代谢活动，还可建立条件反射影响以后的采食行为。胃肠道内广泛分布各种感受器，采食后，食物进入胃肠道刺激这些感受器，通过传入神经途径而影响食物中枢的兴奋状态——一般为兴奋饱觉中枢，从而抑制摄食中枢，减少或停止采食活动。

(一) 口咽刺激 假饲实验表明，如果吞咽下的食物经食管瘘管移去，则采食将持续较长时间，但最后终止。这可能由于咀嚼使肌肉疲乏，唾液流出减少，以及食物对口腔和食管感受器的刺激，影响了采食中枢。

切断鸽的三叉神经，取消口腔的传入神经作用，导致采食兴趣消失，说明鸽的味觉和机械感觉对采食起了重要的强化作用。

(二) 胃的机械刺激 胃壁存在牵张感受器，如果经胃瘘管纳入气球，充盈时可抑制猪、羊等的摄食。食物、不消化物质扩大胃的容积，也产生类似的抑制摄食反应；这时，迷走神经传入纤维的电活动增加，有的实验还可在饱觉中枢检查出来。鸡的嗉囊充满水或生理盐水也会产生类似的负反馈反应。

经瘤胃瘘管纳入气球扩张瘤胃，可抑制反刍动物采食。饲喂粗料日粮时，消化率一般

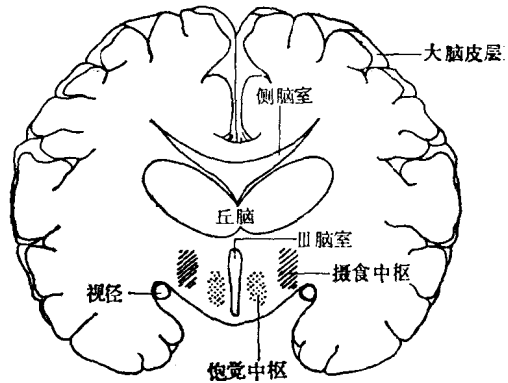


图 2—2 表明下丘脑摄食中枢和饱觉中枢的脑切面示意图
(自 P. A. Sanford, 1982)

不到70%，因此，不易消化的纤维素在瘤网胃内停留时间较长，成为采食的主要限制因素，即所谓物理性限制。实验证明，随饲草含细胞壁成分增高，日粮的消化率下降，反刍动物的进食量亦随之减少（图2—3）。

（三）胃肠道的渗透压效应和化学效应 食物的有机和无机组分在胃肠道内产生一般的渗透压效应和特殊的化学效应。消化过程中产生的离子和小分子物质如单糖、双糖、氨基酸和挥发性脂肪酸(VFA)，起较大的渗透压影响，而多肽、淀粉和脂肪则影响较小。以乳、糖溶液灌入猪胃或十二指肠时，可抑制下顿的采食量，这一反应并可被切断迷走神经所取消。由于胃肠道存在渗透压感受器，因此，认为容积感受器和渗透压感受器均参与采食的负反馈调节。

在胃肠道还分布对食糜个别化学组分起反应的感受器，即化学感受器，与控制采食活动有着密切的关系。例如，单胃动物胃肠道的化学感受器对糖和酸度比较敏感。给仔猪注入15%葡萄糖溶液250ml于十二指肠，可使摄食量减少；而灌注250ml 10%氨基酸溶液则没有效应。

（四）营养物吸收后的渗透压和化学效应 葡萄糖被吸收后是单胃动物的主要能量来源，也是调节能量代谢的中心代谢物。当血糖浓度降低时，往往引起采食量增加。现已证明，血糖浓度的动静脉差，亦即葡萄糖可利用率，是采食短期调节的主要影响因素。血糖浓度变化不仅作用于肝脏血管的化学感受器，经传入神经影响摄食中枢的活动状况，还可通过血脑屏障直接作用于饱觉中枢。实验证明，饱觉中枢的神经核团细胞，存在对葡萄糖敏感的受体，例如：应用葡萄糖竞争剂 α -脱氧-D-葡萄糖降低脑摄取葡萄糖量，则采食增加；注射硫代葡萄糖金可因与腹内侧核的葡萄糖受体结合而损伤饱觉中枢，从而引起动物暴食和肥胖。

（五）挥发性脂肪酸对反刍动物的作用 饲料中碳水化合物在反刍动物胃肠道内被大部分被微生物发酵，最终产生VFA，而被吸收的葡萄糖量极微；反刍动物的血糖水平也较低，一般只有单胃动物的一半。因此，葡萄糖对反刍动物的采食调控并不重要。而VFA在反刍动物采食调控中的作用，受到不少学者的重视。

以生理比例的VFA混合液灌注入山羊、绵羊和牛的瘤胃内，均能抑制采食活动，并表现剂量效应。在乙酸、丙酸、丁酸分别单独灌注时，只有乙酸和丙酸出现效应，并且前者强于后者。实验进一步探明瘤胃壁存在乙酸和丙酸的感受器，乙酸感受器以分布于瘤胃背囊部位较多。但也有认为瘤胃内壁存在一般的pH感受器，降低瘤胃内pH值，就可引起抑

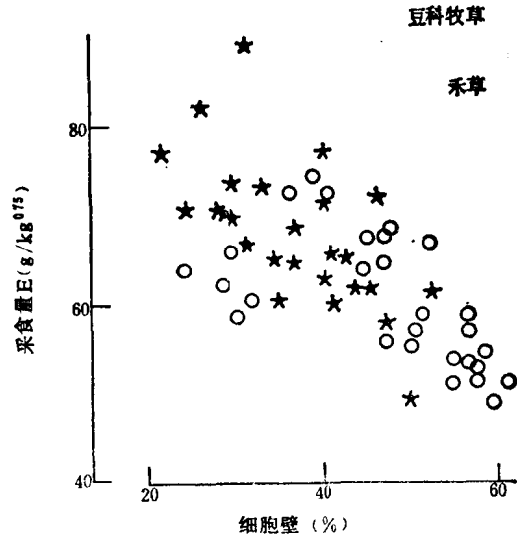


图2—3 绵羊饲喂牧草时有机物摄入量(OMI)与细胞壁含量(CWC)的关系
(自 Van Soest, 1982)

制采食效应。

用装有瘤胃瘘管的水牛研究表明，一昼夜间单位时间（小时）的采食量动态变化与瘤胃的VFA浓度水平呈相反关系而变动，在青草期尤为明显。山羊经瘤胃瘘管灌注生理剂量的VFA或VFA钠溶液，则见单位时间的采食量与瘤胃内VFA浓度存在负相关的变化关系（图2—4）。还值得注意的是，每天于固定的饲喂时间（8:00），采食量大增，这种食欲性摄食表明主要受中枢神经系统采食中枢兴奋的影响，在瘤胃VFA浓度尚未显著升高之前，就出现采食量明显减少，看来是瘤胃容积性反应的表现，其后是VFA浓度升高的化学性影响。上述物理的（容积反应）和化学的（VFA, pH）调节，对采食活动产生迅速的短期反应。

对羊的实验表明，以丙酸、乙酸或VFA钠注入瘤胃静脉或肝门静脉时，也会迅速出现抑制动物采食反应。证明在这些血管壁存在相应的化学感受器，并且丙酸感受器的数量和效应高于乙酸感受器。在上述对山羊的实验中，VFA除直接作用于瘤胃相应化学感受器外，亦不能排除VFA被瘤胃壁吸收入血后对瘤胃静脉等血管壁感受器的作用，共同经神经传入冲动兴奋饱觉中枢，继而抑制摄食中枢。此外，还必须说明，在灌注VFA钠溶液后，由于提高了瘤胃液的渗透压，因而增加了瘤胃液流速，促进采食活动。VFA浓度与渗透压两种因素的负、正反馈的作用，经神经中枢整合后，于是表现出采食的不同反应。

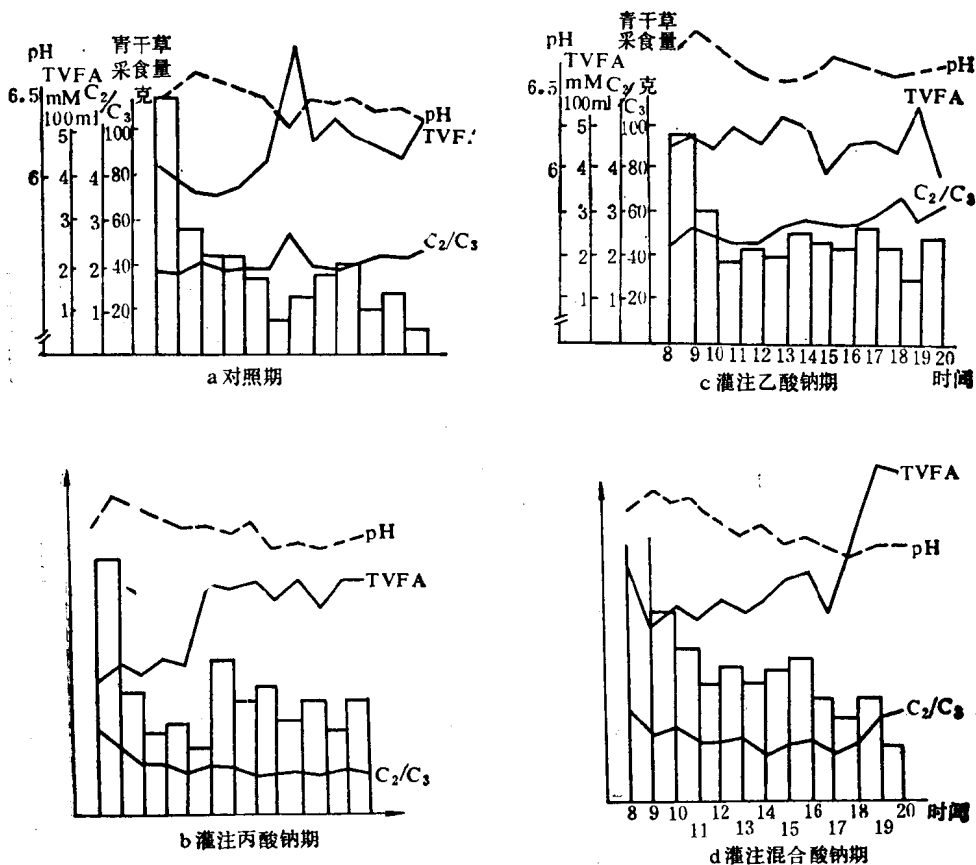


图2—4 山羊瘤胃内，pH, TVFA, 乙酸/丙酸(C₂/C₃)以及青干草采食量的动态变化