

反刍动物内脏能量利用和代谢研究进展

罗 军

(西北农林科技大学 动物科学与动物医学学院, 陕西 杨陵 712100)

S823

S852.219.3

[摘要] 引用国外有关研究结果,从内脏系统能量利用的影响因素、门静脉排流内脏系统的能量利用、肝静脉系统的能量利用和能量利用的稀释作用4个方面详细阐述了反刍家畜内脏能量利用的规律,并提出内脏能量代谢方面的研究领域。

[关键词] 反刍动物; 内脏; 能量代谢; 能量利用; 粗饲料

[中图分类号] S823.5 **[文献标识码]** A

反刍动物营养物质吸收的主要场所是小肠和瘤胃,营养物质经肠上皮细胞进入肠粘膜下的毛细血管,渐次汇聚成小静脉及静脉,然后流入门静脉内,门静脉血液入肝后,与来自肝动脉的血液混合,再由肝静脉将肝内血液输至后腔静脉,大部分蛋白质、糖类及无机盐都是经过这条途径消化吸收的。不同的内脏组织在营养物质消化吸收中的作用也有所差别,通过内脏组织营养物质分配的研究,可以更好地探讨代谢机理。

粗饲料主要用于反刍家畜生产,是能量物质的主要来源。粗饲料采食特点的生理控制机制对家畜能量代谢效率和体组织的维持、生长和产物分泌等方面所需代谢能的多少非常重要^[1]。由于肝、肠系统的产热量占整个身体产热量的比例最大(40%),影响其代谢的因素对热量平衡和饲料采食有着极其重要的意义^[2]。本文引用国外的研究结果和试验数据,综述以粗饲料为主的反刍家畜内脏能量利用和代谢的研究进展,并提出反刍动物内脏能量代谢的重要研究领域。

1 内脏系统能量利用的影响因素

近年来,国外许多学者利用手术安装血管导管的方法,对牛、绵羊等反刍家畜内脏能量利用进行了广泛的研究,测定了通过门静脉排流内脏(Portal-drained Viscera, PDV)、肝脏和内脏床(Splanchnic Bed)的血液营养物质浓度和氧饱和度。Goetsch等^[3]对11个以阉绵羊作为试验动物的研究(基础日粮为粗饲料,日饲喂2~3次)结果的归纳分析发现,消化能摄入量(DEI)是影响内脏系统能量利用效率的主要变量,分别占PDV、肝脏和内脏床能量利用总变异的22%、25%和35%,引入其他自变量可增加能量利用回归估计方程的决定系数,但未必能反映出变量间的真实关系。除DEI之外,DEI²、粪便中性洗涤纤维(NDF)排泄量和肝静脉血液尿素N的浓度,也是影响内脏组织能量利用的重要变量。

[收稿日期] 1999-08-30

[作者简介] 罗 军(1965-),男,教授,博士。

2 门静脉排流内脏系统(PDV)的能量利用

肝脏是体循环系统中最主要的动力性血库,含有丰富的血管,能容纳大量的循环血液。在绵羊上,心脏输出量30%~40%的血液由肝脏接受。肝脏总血流量的2/3左右由门静脉供应。由内脏毛细血管汇集入静脉系统,通过门静脉而流入肝脏,这些内脏器官称为门静脉排流内脏(PDV,包括胃肠道,胰脏,脾脏,肠系膜及网膜脂肪)。目前关于消化液化学特性与PDV组织能量代谢的研究很少,机理也不十分清楚。Johnson等^[4]认为,小肠粘膜增厚与吸收有关,与代谢的关系不大。但是研究表明^[5],DEI增加时,粪便NDF的排泄量的影响效应减少。由于受DEI和肠内纤维含量等影响的某些代谢过程共存,因此胃肠道中纤维素的含量并非营养物质吸收的限制因素。

瘤胃后消化道内消化液的化学作用可能包括一种或几种挥发性脂肪酸(VFA),这些VFA对非反刍家畜上皮细胞有营养作用^[5]。粪便NDF排泄量增加时,由于瘤胃液流速和pH值增高^[6],瘤胃后消化道内纤维发酵可刺激微生物VFA的产量,因此会使瘤胃后消化道对瘤胃VFA的吸收增加。VFA也可刺激瘤胃上皮细胞的分化,丁酸的刺激效果强于乙酸和丙酸,可使粘膜细胞群产生持久性地变化^[7,8]。但是对VFA效应的作用方式仍不清楚,如系统与局部的关系,胰岛素、肠高血糖素和粘膜血流量的效用等等。有关VFA对上皮细胞增生的化学刺激作用,随日粮中不同消化能含量和消化液特性变化方式的研究目前尚属空白。

除VFA对小肠上皮细胞的影响效应之外,Ketelaars等^[9]指出,瘤网胃中Na⁺和VFA的比例也影响肠道的能量利用。尽管未知其确切的作用机理,但对高纤维含量日粮而言,PDV产热量与吸收能量的比率增高将导致相对较高的唾液量和较低的VFA产量。另外,动物采食后肠道和其他组织间体液的重新分配也可提高体增热。

消化液物理特性在一定程度上也会影响PDV的能量利用与代谢。包含粪便NDF排泄量的回归方程对肠道中消化液的量及物理特性效应的决定程度有多大仍有待研究。Rompala等^[10]认为,肠道中消化液的组成比消化液量的多少更为重要。羔羊饲养试验发现,与对照组相比,给瘤胃中投放质量分数10%的聚乙烯粉可增加胃的重量,而投放聚氨基甲酸乙酯对胃重没有影响(聚乙烯粉和聚氨基甲酸乙酯均为不可消化的非营养物质,通常用于研究非降解物质对反刍动物消化道上皮细胞生长和形态学等的影响作用)。有人认为,热带牧草的结构粗糙、具有突出和锋利的边缘^[11],特定植物组织(如温带牧草与热带牧草之间)的结构完整性和比例差异对肠上皮细胞代谢的作用仍然未知,可以推测,相对于反刍刺激而言,它很可能通过改变蛋白质的合成或转换对肠上皮细胞质量和消化液代谢特性产生影响^[12]。肠上皮细胞蛋白质合成主要用于分泌(包括酶、粘蛋白和粘多糖,占整个合成作用的20%以上)、细胞间转化和细胞脱落进入管腔。Lobley^[13]认为,日粮成分对分泌性蛋白质的合成具有显著的影响作用。小肠消化液纤维含量和内源氮之间存在一定的正相关^[14],或许与非反刍动物一样,消化液的酶吸收作用以及消化液的量和理化特性也是导致上述相关关系的原因^[15],同样程序性的上皮细胞死亡的速率随着肠消化液的量和特性的不同而异^[16],这也将影响细胞迁移过程中的蛋白质转化^[17]。VFA对瘤胃上皮细胞增大的刺激作用和消化液特性之间的关系也将影响上皮细胞死亡和脱落的速度。

除蛋白质转化之外,肠道内的代谢过程如离子转运,也可能受到消化液特性的影响。Rompala 等^[18]给试验组羔羊饲喂基础日粮和质量分数 10% 聚乙烯粉,对照组饲喂基础日粮(质量分数 67% 玉米、质量分数 28% 苜蓿颗粒料、质量分数 5% 添加剂),结果发现试验组羔羊盲肠和结肠粘膜 Na^+/K^+ ATP 酶的活性增加与 Na^+ 通透性变化有关。另一个与消化液物理效应有关的因素(可能导致 PDV 能量利用与 DEI 比率增加)是相对于 DEI 的采食时间,采食时间和 PDV 产热量间的关系包括肠道收缩的肌肉活动^[19,20]、上皮组织的能量利用量远大于肠道肌肉的能量利用量。

3 肝静脉系统的能量利用

对小肠能量代谢而言,除 DEI 之外,肝静脉能量利用率较大的变异程度也受 PDV 能量消耗量的影响,并且不仅仅是一种相关关系。内脏床能量利用回归方程中包含粪便 NDF 排泄量这一变量也是上述观点的例证,相应地,PDV 能量利用的影响作用也反映了 DEI 和粪便 NDF 排泄量对肝能量利用的间接影响作用。由于 PDV 和肝脏代谢的相关关系^[21,22],因此可以视作肝脏能量代谢生理载荷的调节变量。相对于营养物质吸收量来说,肠能量代谢对肝脏代谢的影响也会随试验设计或生产条件的不同而异。以中等或较差品质粗饲料为主的日粮限制能量吸收,容易引起肠道质量增加和与 DEI 相关的能量利用率提高^[23]。

通过 PDV 和外周组织汇于肝脏的营养物质流,理论上或至少在某程度上会改变肝脏的能量利用。但是,这种效应是否会引起肝脏能量利用的显著变化,尚待进一步研究^[24]。可以推论,瘤胃氨吸收增高会提高尿素合成过程中肝脏的能量利用(因为该过程要利用相当比例的能量)^[25],这个效应可以通过肝脏尿素氮流对肝能量利用的影响作用证实。在内脏能量利用回归方程中引入 DEI 和肝静脉尿素 N 浓度间的交互作用,可能受 DEI 和可消化 N 采食量之间的相关之影响。研究证实,肝脏氨氮释放速度快将导致与肝静脉尿素合成有关的能量消耗增加,两者之间的强正相关($r=0.904$)关系说明尿素合成过程中的能量消耗较大^[26]。在以粗饲料为主的生长阉羊试验中发现,肝重占体重的相对比例较大,说明营养物质(可能是由于氨的浓度增加而导致肝脏的代谢作用增强)对肝的质量有一定影响,在所有参试饲草中,苜蓿可消化 N 采食量最大,苜蓿蛋白质在瘤胃中的降解最为充分和迅速^[27]。此外,给饲喂劣质干草的绵羊补饲蛋白质可提高 DM、DE 和 ME 采食量^[26]。

有关肝脏尿素合成过程影响因素研究,主要侧重于 PDV 氨释放量,但是提高肝脏氨基酸摄入量的试验或生产条件,同样也会增加尿素合成过程中的能量利用率,与外周组织蛋白质合成有关的 PDV 释放量增加,糖原合成过程中所需的丙酸和乳酸浓度较低或者肝脏氨的摄入量高等均会导致肝静脉氨基酸吸收量增加。例如,Goetsch 等^[28]发现,补饲瘤胃保护蛋白质(非降解蛋白质)的 10 月龄阉羊肝静脉 α -氨氮浓度比对照组大。在限饲条件下,向阉羊真胃中连续灌注酪蛋白,结果发现其肝静脉 α -氨氮浓度比未灌注对照组高^[29]。肝静脉氨基酸脱氨作用过度,导致尿素合成作用增强时,氨基酸吸收量和 DEI 的比率,将随着家畜成熟度增加或瘦肉组织生长潜势下降而减小,根据可利用能量的多少,幼畜或补偿生长能力强的家畜可在外周组织中沉积多量的氨基酸,因此外周组织氨基酸释

放和肝静脉脱氨作用降至最低程度。例如, Oddy 等^[30]发现, 与采食劣质粗饲料、蛋白质沉积能力强、体重轻的羔羊相比, 补饲瘤胃保护蛋白可导致营养水平较高、蛋白组织生长潜力较低羔羊的氨基酸氧化作用发生较大变异。

4 能量利用的稀释作用

当 DEI 随自由采食量增加时, DEI 对 PDV 能量利用, DEI 对内脏组织能量利用的作用, 说明维持状态下内脏组织能量的稀释作用(由于内脏器官的机械收缩从而抵消了家畜采食的部分消化能)。营养物质增加时, 内脏组织的代谢机械能可能超过平均日吸收和代谢的能量需要, 同样根据定时饲喂反刍家畜 VFA 和氨基酸吸收的规律, 相对较高的营养水平, 也许会导致每日特定时间的吸收和代谢水平提高, 以满足需要。可以推论, 由于内脏中营养成分复杂和每日饲料转换频繁, 因此内脏组织酶解作用范围很广。如果内脏组织代谢能力不足(有限的 VFA 或氨基酸吸收)产生负效应, 则很可能导致某些代谢作用过度^[31], 此外, 这可以防止血液中乙酸等代谢产物含量过高带来的有害作用。

目前关于能量稀释的生理机制还不清楚。在离子转运和蛋白质转化中, PDV 和肝脏利用了相当一部分能量。尽管前面主要阐述了肠道消化液的影响作用, 但是日粮效应的主要影响因素尚未确定。对单位能量吸收而言, 通过所有或特定 VFA, 或者消化液的物理效应等产生的刺激作用随 DEI 增加而下降, 在一般或最佳条件下, 能量消耗过程中对刺激的反应性可能减弱, 另一潜在相关因素为细菌等对肠道上皮细胞转化的刺激作用, 这种作用对自由采食量差异的反应性较差^[12]。正如关于日粮包含谷物饲料的问题中提到的, 稀释作用可能与外周组织能量对饲料采食量的影响有关。

5 内脏能量利用和代谢的研究领域

综上所述, 在反刍动物内脏能量利用和代谢领域尚需进行以下专题研究: 包括饲料采食量调节机理的研究; 粗饲料纤维含量对小肠生长和细胞增殖机理的研究; 内脏营养物质吸收、转运机理的研究; 消化液的物理特性对上皮细胞 Na^+ 通透性变化的影响, 日粮对消化液 Na^+ 浓度的影响效应, Na^+ 在 VFA 吸收中的作用及其互作, 蛋白质补饲对反刍家畜生产性能影响的生理机制等。通过上述方面的理论研究, 可全面了解反刍动物内脏系统能量利用和代谢的机理, 推动有关应用基础研究的开展, 并将其研究成果尽快运用于生产实践中, 对我国动物营养学的发展具有重要意义。

[参考文献]

- [1] Goetsch A L. Splanchnic tissue energy use in ruminants that consume forage-based diets ad libitum[J]. *J Anim Sci*, 1998, 76: 2737-2746.
- [2] Ferrell C L. Contribution of visceral organs to animal energy expenditures[J]. *J Anim Sci*, 1988, 66(Suppl. 3): 23-34.
- [3] Goetsch A L, Patil A R. Relationships among splanchnic tissue energy consumption and net flux of nutrients, feed intake and digestibility in weibers consuming forage-based diets ad libitum[J]. *J Appl Anim Res*, 1997, 11: 1-18.
- [4] Johnson D E, Johnson K A, Baldwin R L. Changes in liver and gastrointestinal tract energy demands in response

- to physiological workload in ruminants[J]. *J Nutr*, 1990, 120: 649—655.
- [5] Sakata T. Stimulatory effect of short-chain fatty acids on epithelial cell proliferation in the rat intestine; A possible explanation for trophic effects of fermentable fiber, gut microbes and luminal trophic factors[J]. *Br J Nutr*, 1987, 58: 95—103.
- [6] Illius A W, Jessop N S. Metabolic constraints on voluntary intake in ruminants[J]. *J Anim Sci*, 1996, 74: 3052—3062.
- [7] Sakata T, Tamate H. Rumen epithelial cell proliferation by rapid increase in intraruminal butyrate[J]. *J Dairy Sci*, 1978, 61: 1109—1113.
- [8] Sakata T, Tamate H. Rumen epithelial cell proliferation accelerated by propionate and acetate[J]. *J Dairy Sci*, 1979, 62: 49—62.
- [9] Ketelaars J J M H, Tolkamp B J. Oxygen efficiency and the control of energy flow in animals and humans[J]. *J Anim Sci*, 1996, 74: 3036—3051.
- [10] Rompala R E, Hoagland T A, Meister J A. Modifications in growth and morphology of ovine jejunal and ruminal epithelia as affected by inert dietary substances[J]. *J Anim Sci*, 1990, 68: 2530—2535.
- [11] Wilson J R. Organization of forage plant tissues[A]. Jung H G, Buxton D R, Hatfield R D, et al. Forage cell wall structure and digestibility[C]. Madison WI; Am Soc Agron, Crop Sci Soc Am, Soil Sci Soc Am, 1993. 1—32.
- [12] MacRae J C. Advancing our understanding of amino acid utilization and metabolism in ruminant tissues[A]. Kornegay E T. Nutrient management of food animals to enhance and protect the environment[C]. Boca Raton, FL, CRC Press, 1996. 73—90.
- [13] Lobley G E. Amino acid and protein metabolism in the whole body and individual tissues of ruminants[A]. Asplund J M. Principles of Protein Nutrition of Ruminants[C]. Boca Raton, FL, USA, CRC Press, 1994. 147—178.
- [14] Van Bruchem J, Voigt J, Lammers-Wienhoven TSCW, et al. Secretion and reabsorption of endogenous protein along the small intestine of sheep; estimates derived from ^{15}N dilution of plasma non-protein-N[J]. *Br J Nutr*, 1997, 77: 273—286.
- [15] Dunaif G, Schneeman B O. The effect of dietary fiber on human pancreatic enzyme activity in vitro[J]. *Am J Clin Nutr*, 1981, 34: 1034—1035.
- [16] Jin L, Reynolds L P, Redmer D A, et al. Effects of dietary fiber on intestinal growth, cell proliferation, and morphology in growing pigs[J]. *J Anim Sci*, 1994, 72: 2270—2278.
- [17] Lobley G E. The physiological bases of nutrient responses; growth and fattening[J]. *Proc Nutr Soc*, 1986, 45: 203—214.
- [18] Rompala R E, Hoagland T A, Meister J A. Effect of dietary bulk on organ mass, fasting heat production and metabolism of small and large intestines in sheep[J]. *J Nutr*, 1988, 118: 1553—1557.
- [19] Kelly J M, McBride B W, Milligan L P. In vitro ouabain-sensitive respiration and protein synthesis in ruminal epithelial papillae of Hereford steers fed either alfalfa or bromegrass hay once daily[J]. *J Anim Sci*, 1993, 71: 2799—2800.
- [20] Seal C J, Reynolds C K. Nutritional implications of gastrointestinal and liver metabolism in ruminants[J]. *Nutr Res Rev*, 1993, 6: 185—208.
- [21] Bergman E N, Pell J M. Integration of amino acid metabolism in the ruminant[A]. Gilchrist F M C, Mackie R I. Herbivore Nutrition in the Subtropics and Tropics[C]. Craighall, South Africa, The Sience Press, 1984. 613—630.
- [22] Reynolds C K. Metabolism of nitrogenous compounds by ruminant liver[J]. *J Nutr*, 1992, 122: 850—854.
- [23] Kouakou B, Goetsch A L, Patil A R, et al. Visceral organ mass in wethers consuming low- to moderate-quality grasses[J]. *Small Ruminant Res*, 1998, 26: 69—80.
- [24] Parker D S, Lomax M A, Seal C J, et al. Metabolic implications of ammonia production in the ruminant[J]. *Proc*

- Nutr Soc, 1995, 54, 549—563.
- [25] Lobley G E, Wetjts P J M, Connell A, et al. The fate of absorbed and exogenous ammonia as influenced by forage or forage-concentrate diets in growing sheep[J]. Br J Nutr, 1996, 76, 231—248.
- [26] Krehbiel C R, Ferrell C L, Freetly H C. Effects of frequency of supplementation on dry matter intake and net portal and hepatic flux of nutrients in mature ewes that consume low-quality forage[J]. J Anim Sci, 1998, 76, 2464—2473.
- [27] Kouakou B, Goetsch A L, Patil A R, et al. Visceral organ mass in wethers consuming diets with different forages and grain levels[J]. Livest Prod Sci, 1997, 47, 125—137.
- [28] Goetsch A L, Patil A R, Wang Z S, et al. Net flux of nutrients across splanchnic tissues in wethers consuming bermudagrass or ryegrass-wheat hay supplemented with rumen undegradable protein[J]. Small Ruminant Res, 1997, 25, 119—128.
- [29] Guerino F, Huntington G B, Erdman R A. The net portal and hepatic flux of metabolites and oxygen consumption in growing beef steers given post-ruminal casein[J]. J Anim Sci, 1991, 69, 387—395.
- [30] Oddy V H, Edwards S R, Warren H M, et al. Interrelationships between amino acid and glucose metabolism in lambs of different dietary history supplemented with rumen escape protein[J]. J Agri Sci (Camb.), 1997, 128, 105—116.
- [31] Cant J P, McBride B W, Croom Jr W J. The regulation of intestinal metabolism and its impact on whole animal energetics[J]. J Anim Sci, 1996, 74, 2541—2553.

Research progress on splanchnic energy use and metabolism in ruminants

LUO Jun

(College of Animal Science and Veterinary Medicine, Northwest Science and Technology
University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: By the extensive citation of related research findings, the splanchnic energy use in ruminants was elucidated in detail from four aspects, including the causal factors of splanchnic energy use and metabolism, PDV energy use, hepatic energy use, and dilution of energy use. Future research fields in splanchnic energy use and metabolism of ruminants were projected.

Key words: ruminant; splanchnic tissue; energy metabolism