

## 第五章 碳水化合物的营养

碳水化合物(Carbohydrates)是多羟基的醛、酮或其简单衍生物以及能水解产生上述产物的化合物的总称。这类营养素在常规营养分析中包括无氮浸出物和粗纤维,它是一类重要的营养素,在动物饲料中占一半以上。因来源丰富、成本低而成为动物生产中的主要能源。本章主要介绍碳水化合物的组成、性质、营养生理作用、代谢利用过程和供能效率。

### 第一节 碳水化合物及其营养生理作用

#### 一、碳水化合物的组成、分类和主要性质

##### (一) 碳水化合物的组成和分类

目前,在生物化学中常用糖类(Saccharides)这个词作为碳水化合物的同义语。不过,习惯上所谓糖(Sugar),通常只指水溶性的单糖和低聚糖,不包括多糖。动物营养中把木质素也归入粗纤维和碳水化合物一并研究。

一些重要碳水化合物的分类及其基本结构单位见表 5-1。

表 5-1 碳水化合物及其分类

##### (一) 单糖

丙糖: 甘油醛、二羟丙酮  
丁糖: 赤鲜糖、苏阿糖等  
戊糖: 核糖、核酮糖、木糖、木酮糖、阿拉伯糖等  
己糖: 葡萄糖、果糖、半乳糖、甘露糖等  
庚糖: 景天庚酮糖、葡萄糖庚酮糖、半乳庚酮糖等  
衍生糖: 脱氧糖(脱氧核糖、岩藻糖、鼠李糖), 氨基糖(葡萄糖胺半乳糖胺)、糖醇(甘露糖醇、木糖醇、肌糖醇等)、糖醛酸(葡萄糖醛酸、半乳糖醛酸)、糖苷(葡萄糖苷、半乳糖苷、果糖苷)

##### (二) 低聚糖或寡糖 (2-10 个糖单位)

二糖: 蔗糖(葡萄糖+果糖)  
乳糖(半乳糖+葡萄糖)  
麦芽糖(葡萄糖+葡萄糖)  
纤维二糖(葡萄糖+葡萄糖)  
龙胆二糖(葡萄糖+葡萄糖)  
蜜二糖(半乳糖+葡萄糖)  
三糖: 棉籽糖(半乳糖+葡萄糖+果糖)  
松三糖(2 葡萄糖+果糖)  
龙胆三糖(2 葡萄糖+果糖)  
洋槐三糖(2 鼠李糖+半乳糖)  
四糖: 水苏糖(2 半乳糖+葡萄糖+果糖)  
五糖: 毛蕊草糖(3 半乳糖+葡萄糖+果糖)  
六糖: 乳六糖

##### (三) 多聚糖 (10 个糖单位以上)

同质多糖(由同一糖单位组成)  
糖原(葡萄糖聚合物)  
淀粉(葡萄糖聚合物)  
纤维素(葡萄糖聚合物)  
木聚糖(木糖聚合物)  
半乳聚糖(半乳糖聚合物)

(续)

甘露聚糖(甘露糖聚合物)  
杂多糖(由不同糖单位组成)  
半纤维素(葡萄糖、果糖、甘露糖、半乳糖、阿拉伯糖、木糖、鼠李糖、糖醛酸)  
阿拉伯树胶(半乳糖、葡萄糖、鼠李糖、阿拉伯糖)  
菊糖(葡萄糖、果糖)  
果胶(半乳糖醛酸的聚合物)

- 粘多糖 (N-乙酰氨基糖、糖醛酸为单位的聚合物)  
 透明质酸 (葡萄糖醛酸、N-乙酰氨基糖为单位的聚合物)
- (四)其它化合物
- 几丁质 (N-乙酰氨基糖、CaCO<sub>3</sub> 的聚合物)  
 硫酸软骨素 (葡萄糖醛酸、N-乙酰氨基半乳糖硫酸脂的聚合物)  
 糖蛋白质  
 糖脂  
 木质素 (苯丙烷衍生物的聚合物)

## (二) 碳水化合物与动物营养有关的一些性质

淀粉分为直链淀粉和支链淀粉两类。直链淀粉呈线型，由 250—300 个葡萄糖单位以  $\alpha$ -1,4-糖苷键连结而成。支链淀粉则每隔 24—30 个葡萄糖单位出现一个分支，分支点以  $\alpha$ -1,6-糖苷键相连，分支链内则仍以  $\alpha$ -1,4-糖苷键相连。糖原(动物淀粉)则每隔 10—12 个葡萄糖单位出现一个分支，结构与支链淀粉相似。淀粉在其天然状态下呈不溶解的晶粒，对其消化性有一定影响，但在湿热条件下 (60—80℃) 淀粉颗粒易破裂和溶解，有助于消化。

麦芽糖由两分子  $\alpha$ -D-葡萄糖以  $\alpha$ -1,4-糖苷键连结而成。纤维二糖则由两分子  $\beta$ -D-葡萄糖以  $\beta$ -1,4-糖苷键连结而成。纤维素和淀粉都是葡萄糖的聚合物，区别仅在于淀粉中的葡萄糖分子是以  $\alpha$ -1,4-糖苷键和  $\alpha$ -1,6-糖苷键连结在一起，而在纤维素中则是以  $\beta$ -1,4-糖苷键连结。动物胰腺分泌的  $\alpha$ -淀粉酶只能水解  $\alpha$ -1,4-糖苷键，其产物包括麦芽糖和支链的低聚糖。支链的低聚糖在低聚  $\alpha$ -1,6-糖苷酶的催化下才裂解产生麦芽糖和葡萄糖。动物淀粉酶不能分解  $\beta$ -糖苷键。这是动物本身不能消化利用纤维素的根本原因。

半纤维素是木糖、阿拉伯糖、半乳糖和其他碳水化合物的聚合物，含大量  $\beta$ -糖苷键，与木质素以共价键结合后很难溶于水。草食动物(如鹿)的唾液中含有大量的脯氨酸，脯氨酸与单宁结合可以减轻单宁对细胞壁纤维素及半纤维素消化的抑制作用。

纤维素、半纤维素、木质素和果胶是植物细胞壁的主要构成物质。木质素是植物生长成熟后才出现在细胞壁中的物质，含量为 5-10%，它是苯丙烷衍生物的聚合物 (亦称苯丙基的多聚物)，动物及其体内微生物所分泌的酶均不能使其降解。木质素通常与细胞壁中的多糖形成动物体内的酶难降解的复合物，从而限制动物对植物细胞壁物质的利用。果胶在植物细胞壁中约占 1-10%。植物细胞壁中果胶物质与纤维素、半纤维素结合形成不溶性的原果胶。原果胶经酸处理或在原果胶酶的作用下，可转变为可溶性果胶。

从营养生理角度考虑,多糖可分为营养性多糖和结构性多糖。淀粉、菊糖、糖原等属营养性多糖，其余多糖属结构性多糖。

近年来有人提出了非淀粉多糖 (NSP) 的概念，认为 NSP 主要由纤维素、半纤维素、果胶和抗性淀粉 (阿拉伯木聚糖、 $\beta$ -葡聚糖、甘露聚糖、葡糖甘露聚糖等) 组成。NSP 分为不溶性 NSP (如纤维素) 和可溶性 NSP (如  $\beta$ -葡聚糖和阿拉伯木聚糖)。可溶性 NSP 的抗营养作用日益受到关注。大麦中可溶性 NSP 主要是  $\beta$ -葡聚糖，同时含部分阿拉伯木聚糖，猪、鸡消化道缺乏相应的内源酶而难以将其降解。它们与水分子直接作用增加溶液的粘度，且随多糖浓度的增加而增加；多糖分子本身互相作用，缠绕成网状结构，这种作用过程能引起溶液粘度大大增加，甚至形成凝胶。因此，可溶性 NSP 在动物消化道内能使食糜变粘，进而阻止养分接近肠粘膜表面，最终降低养分消化率。

动物营养中碳水化合物的一个重要特性是与蛋白质或氨基酸发生的美拉德反应(Maillard

reaction)。此反应起始于还原性糖的羰基与蛋白质或肽游离的氨基之间的缩合反应，产生褐色，生成动物自身分泌的消化酶不能降解的氨基-糖复合物，影响氨基酸的吸收利用，降低饲料营养价值。赖氨酸特别容易发生美拉德反应。温度对美拉德反应的速度有着十分显著的影响，70℃时的反应速度是 10℃时反应速度的 9000 倍。干草、青贮饲料调制过程中温度过高，出现的深褐色便是美拉德反应的表现。

动植物体内的碳水化合物在种类和数量上不尽相同，但植物体中有些碳水化合物在动物体内可转化为六碳糖被利用。碳水化合物的这种异构变化特性在营养中具有重要意义。它是动物消化吸收不同种类碳水化合物后能经共同代谢途径利用的基础，也是阐明动物能利用多种糖类作为营养的理论根据。

## 二、碳水化合物的营养生理作用

### （一）碳水化合物的供能贮能作用

碳水化合物，特别是葡萄糖是供给动物代谢活动快速应变需能的最有效的营养素。葡萄糖是大脑神经系统、肌肉、脂肪组织、胎儿生长发育、乳腺等代谢的主要能源。葡萄糖供给不足，小猪出现低血糖症，牛产生酮病，妊娠母羊产生妊娠毒血症，严重时会导致死亡。体内代谢活动需要的葡萄糖来源有二：一是从胃肠道吸收；二是由体内生糖物质转化。非反刍动物主要靠前者，也是最经济最有效的能量来源。反刍动物主要靠后者。其中肝是主要生糖器官，约占总生糖量的 85%，其次是肾，约占 15%。在所有可生糖物质中，最有效的是丙酸和生糖氨基酸，其次是乙酸、丁酸和其它生糖物质。核糖、柠檬酸等生糖化合物转变成葡萄糖的量较小。

碳水化合物除了直接氧化供能外，也可以转变成糖原和脂肪贮存。胎儿在妊娠后期能贮积大量糖原和脂肪供出生后作能源利用，但不同种类动物差异较大（见表 5-2）。

表 5-2 妊娠后期胎儿体内贮能物质含量 (%)

	总糖原	肝糖原 (占总糖原)	总脂肪
猪	2.	9	1.1
鼠	0.8	76	1.1
兔	0.5	54	5.8
羊	1.1	20	3.0
人	1.1	33	16.1

引自 Riis (1983)

值得注意的是小猪总糖原含量高，肝糖原含量低。这可能与小猪出生后几天产生低血糖，难于克服能量供给不足和抵抗应激能力极差有关系。

### （二）碳水化合物在动物产品形成中的作用

高产奶牛平均每天大约需要 1.2kg 葡萄糖用于乳腺合成乳糖。产双羔的绵羊每天约需 200g 葡萄糖合成乳糖。反刍动物产奶期体内 50-85% 的葡萄糖用于合成乳糖。基于乳成分的

相对稳定性，血糖进入乳腺中的量明显是奶产量的限制因素。葡萄糖也参与部分羊奶蛋白质非必需氨基酸的形成。碳水化合物进入非反刍动物乳腺主要用以合成奶中必要的脂肪酸，母猪乳腺可利用葡萄糖合成肉豆蔻酸和一些其它脂肪酸，也可利用葡萄糖作为合成部分非必需氨基酸的原料。

### （三）碳水化合物的其它作用

#### 1. 某些寡糖的生理作用

不同的微生物通过特异性识别作用，只能选择性地定植于某一特定的器官或部位。近年来研究发现，这种特异性识别是通过微生物表面的凝集素和宿主细胞表面的某些寡糖介导完成的。在畜禽胃肠道内，微生物表面的糖蛋白质（或菌毛）能够特异地识别肠粘膜上皮的寡糖受体，并与之结合。近几年来，人们对于寡糖的研究和应用具有特别的兴趣，已合成了一些寡糖产品，如甘露寡糖(MOS，酵母细胞壁的衍生物)、果寡糖(FOS，由蔗糖通过转果糖酶反应合成)等。研究表明，当含有上述寡糖的饲料进入动物体内后，胃肠道中的致病菌就会与之结合，从而不能在肠壁表面定植，这样它们就会随食糜一道排出体外，从而保护了动物免遭这些致病菌的侵害。

某些寡糖不能被动物分泌的酶消化。在胃肠道内，寡糖可以选择性地作为某些细菌生长的底物。果寡糖能够作为乳酸杆菌和双歧杆菌生长的底物，但沙门氏菌、大肠埃希氏菌和其它革兰氏阴性菌发酵 FOS 的效率很低，因而它们的生长将会受到抑制。MOS 可以防止沙门氏菌、大肠杆菌和霍乱弧菌在动物肠道粘膜上皮上的粘附。由于合成寡糖具有上述调整胃肠道微生物区系平衡的效应，现已将其称为化学益生菌(Chemical probiotics)。

目前，应用合成寡糖所实施的实验，其正效应较为一致，但应用天然含有寡糖的某些饲料原料的实验，其效果则不一致。Iji 等(1998)认为造成这种差异的原因可能是添加合成寡糖时，在饲料中的添加水平低(低于 0.5%)，而天然含有寡糖的某些饲料原料中寡糖水平较高。

最常见的寡糖天然来源是豆科籽实，其中寡糖的含量为 23—106g/kg。大豆中寡糖的平均含量为 46g/kg。饲料中天然寡糖主要为棉籽糖系列(棉籽糖、水苏糖、毛蕊草糖)。这些糖主要被肠道中的有益微生物发酵，但如果量过高，发酵产气过多可能导致肠胃胀气。同时，发酵产物也影响肠粘膜与血浆间的渗透压，严重时可导致腹泻，这也是向仔猪饲喂含高水平大豆或豆粕的饲料时，容易产生腹泻的原因之一。

#### 2. 动物体内糖苷的生理作用

糖苷是指具有环状结构的醛糖或酮糖的半缩醛羟基上的氢，被烷基或芳香基团所取代的缩醛衍生物。糖苷经完全水解，糖苷键分裂，产生的糖部分称为糖基(glycone)，非糖部分称为配基(aglycone)。现已确定动物体内代谢产生的许多糖苷具有解毒作用。哺乳类、鱼类及一些两栖类动物的许多毒素、药物或废物，包括固醇类激素的降解产物可能是通过与 D-葡萄糖醛酸形成葡萄糖苷酸而排出体外的。

#### 3. 结构性碳水化合物的营养生理作用

结构性碳水化合物在体内有多种营养生理功能，饲料中适宜水平的纤维对动物生产性能和健康有积极的作用。粘多糖是保证多种生理功能实现的重要物质。透明质酸具有高度粘性，在润滑关节、保护机体在受到强烈振动时，不致影响正常功能方面起重要作用。硫酸软骨素

在软骨中起结构支持作用。几丁质（又名甲壳素、壳多糖）是许多低等动物尤其是节肢动物外壳的重要组成部分。虾、蟹是在不断蜕壳和再生壳的过程中生长，而甲壳素的分解产物 2-氨基葡萄糖对于虾、蟹壳的形成具有重要作用。因此，在饲料中添加甲壳素（生产中添加虾糠或虾头粉）可促进虾、蟹类的生长。

#### 4. 糖蛋白质、糖脂的生理作用

目前糖蛋白质是指由比较短、往往是分支的寡糖链与多肽共价相连所构成的复合糖。糖蛋白质种类繁多，在体内物质运输、血液凝固、生物催化、润滑保护、结构支持、粘着细胞、降低冰点、卵子受精、免疫和激素发挥活性等方面发挥极其重要的作用。

粘液分泌物中的糖蛋白质常含有大量糖类，能束缚大量的水，而且具有很高的粘性，对机体有保护和润滑作用，可作为润滑剂和表面保护剂。粘液的粘性很大程度上依赖于糖蛋白质中的糖链。糖链中吡喃型糖残基中的羟基与水分子形成氢键，此外粘液糖蛋白质中往往含有大量的唾液酸残基，通过负电荷间的排斥作用，分子会呈现较伸展的结构。唾液酸残基上的羧基基团也可与水分子结合(离子偶极相互作用)，其主要原因看来是由于糖蛋白质中糖链具有滞留水的能力。这种能力一定程度上起着增加分泌、增加营养物质溶解度和促进营养物质转运等作用。

南极鱼能生活在温度为-1.85℃的表面水域中，而在这一条件下温带鱼的血清则已冻结。经研究南极鱼中含有一类抗冻的糖蛋白质，此糖蛋白质水解后呈特定形状，可使所系水分子不易冻结，降低水的冰点但不降低其熔点，提高了抗低温能力。

在糖蛋白质的生物学功能中，最引人注目的是细胞质膜糖蛋白质的功能。质膜在主动运输，作为病毒、激素和抗体的受体，参与细胞间的识别和粘着等作用中与糖蛋白质密切相关。许多生物学现象和血清蛋白质的体内平衡，红血球的体内平衡、血小板的凝血作用、动物的受精过程、外源凝集的血球凝集作用等，其作用机制都与糖蛋白质寡糖链所提供的“识别标记”直接相关。体内许多生物学反应的发生，都需要膜中含有特异的识别位点，即受体或选择素。受体分子往往含有若干条寡糖链，糖链的组分常为半乳糖、甘露糖、N-乙酰葡萄糖胺和唾液酸等，受体分子受到诱导发生构象的改变，从而促进特定的生物学反应的发生。受体蛋白质在细胞表面和溶酶体之间循环，保持动态平衡。糖蛋白质作为生物体系的识别标记的研究日益受到重视。

糖脂是神经细胞的组成成分，对突轴传导刺激冲动起着重要作用。

## 第二节 碳水化合物的消化、吸收和代谢

### 一、消化吸收

#### （一）非反刍动物的消化吸收

营养性碳水化合物主要在消化道前段（口腔到回肠末端）消化吸收，而结构性碳水化合物主要在消化道后段（回肠末端以后）消化吸收。

总的来看，猪、禽对碳水化合物的消化吸收特点，是以淀粉形成葡萄糖为主，以粗纤维形成 VFA 为辅，主要消化部位在小肠。所以，在猪、禽的饲养实践中，其饲料粗纤维水平不宜过高，对生长育肥猪应控制在 8% 以下，对母猪可在 10-12%。马、兔对粗纤维则有较强的利用能力，它们对碳水化合物的消化吸收是以粗纤维形成 VFA 为主，以淀粉形成葡萄糖为辅。

#### 1. 碳水化合物在消化道前段的消化吸收

唾液与饲料在口腔中的接触是碳水化合物进入消化道进行化学消化的开始，但不是所有动

物的唾液对饲料中碳水化合物都有化学消化作用。猪、兔、灵长目和人等哺乳动物唾液中含有 $\alpha$ -淀粉酶，在微碱性条件下能将淀粉分解成糊精和麦芽糖。因时间较短，消化很不彻底。禽类唾液分泌量少， $\alpha$ -淀粉酶的作用甚微。产蛋鸡嗉囊中存在有淀粉酶的消化作用，但因饲料粒度限制，消化不具明显营养意义。

饲料未与胃液混合之前，唾液含有淀粉酶的动物可继续消化淀粉，唾液不含淀粉酶的动物，胃中碳水化合物的消化甚微。胃内无淀粉酶，在胃内酸性条件下仅有部分淀粉和部分半纤维素酸解。非反刍草食动物，如马，由于饲料在胃中停留时间较长，饲料本身所含的碳水化合物酶或细菌产生的酶对淀粉有一定程度的消化。

十二指肠是碳水化合物消化吸收的主要部位。饲料在十二指肠与胰液、肠液、胆汁混合。 $\alpha$ -淀粉酶继续把尚未消化的淀粉分解成为麦芽糖和糊精。低聚 $\alpha$ -1, 6-糖苷酶分解淀粉和糊精中 $\alpha$ -1, 6-糖苷键。这样，饲料中营养性多糖基本上都分解成了二糖，然后由肠粘膜产生的二糖酶—麦芽糖酶、蔗糖酶、乳糖酶等彻底分解成单糖被吸收。小肠吸收的单糖主要是葡萄糖和少量的果糖和半乳糖。果糖在肠粘膜细胞内可转化为葡萄糖，葡萄糖吸收入血后，供全身组织细胞利用。

禽类消化道中不含乳糖酶，不能消化吸收乳糖，饲料中乳糖水平过高可能导致禽类腹泻。

正常情况下，回肠中乳酸发酵不影响酶活；病理条件下，可能因发酵增加，pH 值下降，影响酶的作用。

碳水化合物吸收主要在十二指肠，以单糖形式经载体主动转运通过小肠壁吸收。随食糜向回肠移动，吸收率逐渐下降。单糖吸收受激素控制，也需要 $Ca^{2+}$ 和维生素参加。不同单糖吸收速度不同；鼠的实验证明，半乳糖吸收最快，然后依次是葡萄糖、果糖、戊糖。研究表明，葡萄糖的吸收也可能存在自由扩散。

## 2. 碳水化合物在消化道后段的消化吸收

进入肠后段的碳水化合物以结构性多糖为主，包括部分在肠前段未被消化吸收的营养性碳水化合物。因肠后段粘膜分泌物不含消化酶，这些物质由微生物发酵分解，主要产物为挥发性脂肪酸（Volatile Fatty Acid, 缩写 VFA）、二氧化碳和甲烷。部分挥发性脂肪酸通过肠壁扩散进入体内，而气体则主要由肛门逸出体外。不同种类动物后肠发酵产生的各种 VFA 比例不同，见表 5-3。

表 5-3 不同动物盲肠碳水化合物发酵产生的各种 VFA 比例 (%)

动物	乙酸	丙酸	丁酸
猪	40-75	15-36	5-10
人	45-70	19-38	5-14
兔	75-82	8-11	8-17
马	67	14	14
牛	65-75	18-23	4-6

引自 Piischner 等(1988)p.142。

非反刍草食动物马、兔的盲肠和结肠发达，未被小肠消化吸收的淀粉、双糖、单糖和大量的粗纤维在其中被微生物分泌的酶分解，生成大量的挥发性脂肪酸，由大肠吸收，参与体内代谢。猪对苜蓿干草中纤维物质的消化率仅为 18%，而马却高达 39%。

碳水化合物在猪禽后肠发酵分解受年龄和饲料结构影响较大，低纤维饲料发酵产生的乳酸量相对较大。正常情况下，乳酸，包括来自回肠的乳酸都很快转变成丙酸。乳酸菌发酵产生的

乳酸、乙醇等物质也能被迅速吸收。

## （二）反刍动物的消化吸收

幼年反刍动物以及成年反刍动物除前胃外，消化道各部分的消化吸收均与非反刍动物类似。总的来看，反刍动物对碳水化合物的消化吸收是以形成VFA为主，形成葡萄糖为辅，消化的部位以瘤胃为主，小肠、盲肠、结肠为辅。

### 1. 碳水化合物在前胃消化的实质

前胃是反刍动物消化粗饲料的主要场所。前胃内微生物每天消化的碳水化合物占采食粗纤维和无氮浸出物的70-90%，其中瘤胃相对容积大，是微生物寄生的主要场所，每天消化碳水化合物的量占总采食量的50-55%，具有重要营养意义。

前胃碳水化合物的消化，实际上是微生物消耗可溶性碳水化合物，不断产生纤维分解酶分解粗纤维的一个连续循环过程。微生物附着在植物细胞壁上，不断利用可溶性碳水化合物和其它物质作为营养物质，使其自身生长繁殖，与此同时不断产生低级脂肪酸、甲烷、氢、CO<sub>2</sub>等代谢产物，也不断产生纤维分解酶，把植物细胞壁物质分解成单糖或其衍生物。在纤维酶作用下，粗饲料中纤维素和半纤维素大部分能被分解。果胶在细菌和原生动物作用下可迅速分解，部分果胶能用于合成微生物体内多糖。木质素是一种特殊结构物质，基本上不能分解。半纤维素—木质素复合程度越高，消化效果越差。植物细胞壁物质分解成单糖后，在各种微生物体内的继续代谢过程基本相同。

### 2. 瘤胃中挥发性脂肪酸的形成

碳水化合物在瘤胃中降解为挥发性脂肪酸可分为两步。第一步，复杂的碳水化合物(纤维素、半纤维素、果胶)被微生物分泌的酶水解为短链的低聚糖，主要是二糖(纤维二糖、麦芽糖、木二糖)，部分糖继续水解为单糖。第二步，二糖和单糖被瘤胃微生物摄取，在细胞内酶的作用下迅速地被降解为挥发性脂肪酸——乙酸、丙酸、丁酸。第一步中产生的单糖在瘤胃液中很难检测到，因为它们立即被微生物吸收代谢。由单糖生成挥发性脂肪酸先要形成丙酮酸，后者按不同的代谢途径生成各种挥发性脂肪酸。在第二步降解过程中，有能量释放产生ATP，这些ATP可被微生物作为能源用于维持和生长，特别是用于微生物蛋白质的合成。在单糖转化为丙酮酸的过程中释放出的质子(H<sup>+</sup>)和电子被NAD捕获，生成NADH。NADH携带质子和电子参与细菌内的还原反应，如不饱和脂肪酸的氢化、硫酸盐还原为亚硫酸盐、硝酸盐还原为亚硝酸盐、甲烷的生成等。碳水化合物在瘤胃中的代谢见图5—1。不同碳水化合物发酵分解产物比较见表5—4。

### 3. 挥发性脂肪酸的吸收

瘤胃中碳水化合物发酵产生的VFA约95%通过瘤胃壁扩散进入血液，约20%经皱胃和重瓣胃壁吸收，约5%经小肠吸收。碳原子含量越多，吸收速度越快。丁酸吸收速度大于丙酸，乙酸吸收最慢。

部分挥发性脂肪酸在通过前胃壁过程中可转化形成酮体，其中丁酸的转化可占吸收量的90%，乙酸转化量甚微。转化量超过一定限度，会使奶牛发生酮血症，这是高精料饲养反刍动物存在的潜在危险。

表 5-4 部分饲料发酵分解产物比较

饲料	乙酸	丙酸	丁酸	戊酸
纤维饲料	高	很低	很低	-
淀粉饲料	很低	比较高	比较高	-
富含可溶性糖的饲料	很低	高	高	极低

引自 Puschner 等 (1988) p.48

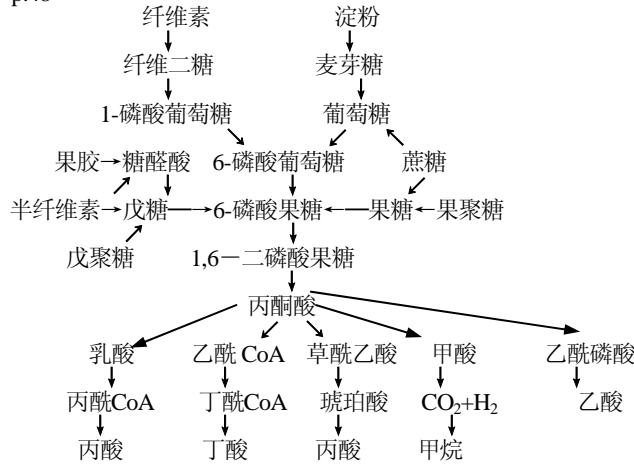
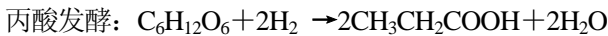
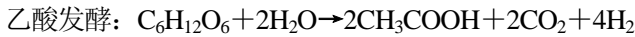


图 5-1 碳水化合物在瘤胃中的代谢

#### 4. 瘤胃中挥发性脂肪酸的不同比例对能量利用效率的影响

瘤胃内碳水化合物发酵的化学方程式如下：



乙酸、丁酸发酵中产生的氢被甲烷产气菌利用合成甲烷，通过嗝气排出体外。甲烷是一种高能物质，但动物不能利用，它的释放必然造成反刍动物饲料能量的损失。每消化 100g 碳水化合物平均产生 4—5g 甲烷。以甲烷形式损失的能量平均约占反刍动物饲料总能量的 7%。控制甲烷生成是瘤胃发酵调控的重要内容之一。

一般来说，饲料中粗饲料比例越高，瘤胃液中乙酸比例越高，甲烷的产量也相应高，饲料能量利用效率则降低。而丙酸发酵时可利用H<sub>2</sub>，所以丙酸比例高时，饲料能量利用效率也相应提高。不过，当丙酸比例过高(33%以上)，乙酸比例很低时，乳用反刍家畜乳脂率会降低，甚至导致产乳量下降。

研究表明：瘤胃液 VFA 中乙酸或丙酸的摩尔比与饲料中中性洗涤纤维和有机物质比值 (NDF / OM)呈高度线性相关。回归方程如下：

乙酸比 (mol / 100molVFA) = 36.670 + 0.5480 (NDF / OM)      r=0.9973

丙酸比 (mol / 100molVFA) = 53.8438 - 55.7091 (NDF / OM)      r=-0.9936

同时，呼吸测热室的研究表明，肉用反刍家畜代谢能用于产热的部分与乙酸摩尔比呈高度线性相关(r=0.9903)，所以代谢能用于增重的效率 (K<sub>f</sub>) 与乙酸比呈高度负相关：

K<sub>f</sub> (%) = 71.1485 - 0.4484 × 乙酸比 (mol / 100molVFA)      r=-0.9791

相反，K<sub>f</sub>与丙酸摩尔比呈高度正相关：



$$K_f (\%) = 25.3044 + 0.5305 \times \text{丙酸比} (\text{mol} / 100\text{molVFA}) \quad r=0.9891$$

### 5. 前胃碳水化合物发酵的利弊

前胃碳水化合物发酵有利有弊：其好处是对宿主动物有显著的供能作用，微生物发酵产生的挥发性脂肪酸总量中，65-80%是由碳水化合物产生；植物细胞壁经微生物分解后，不但纤维物质变得可用，而且使植物细胞内利用价值高的营养素得到充分利用。但发酵过程中存在碳水化合物损失；宿主体内代谢需要的葡萄糖大部分由发酵产品经糖原异生供给，使碳水化合物供给葡萄糖的效率显著比非反刍动物低。

#### (三) 体内碳水化合物的转运

单糖吸收入血后，不管是进入肝细胞、肌肉细胞或其它组织细胞，都存在通过细胞膜转运的问题。葡萄糖通过肌肉细胞膜和脂肪组织细胞膜的转运是不消耗能量的载体转运，胰岛素刺激葡萄糖通过细胞膜是由于胰岛素具有影响细胞膜通透性的效应。细胞摄取葡萄糖的能力随动物年龄增加而下降。肝细胞膜内葡萄糖浓度和细胞外葡萄糖代谢库的浓度发生变化，不需要激素调节，便可很快达到平衡。

## 二、 碳水化合物代谢

### (一) 非反刍动物的碳水化合物代谢

#### 1. 单糖互变

非反刍动物体内循环的单糖形式主要是葡萄糖。但来自植物饲料中的单糖除了葡萄糖外，还有果糖、半乳糖、甘露糖和一些木糖、核糖等。它们必须通过适当变换才能进一步代谢，或从一种单糖转变成另一种单糖以满足代谢需要。单糖在体内的转化见图 5-2。

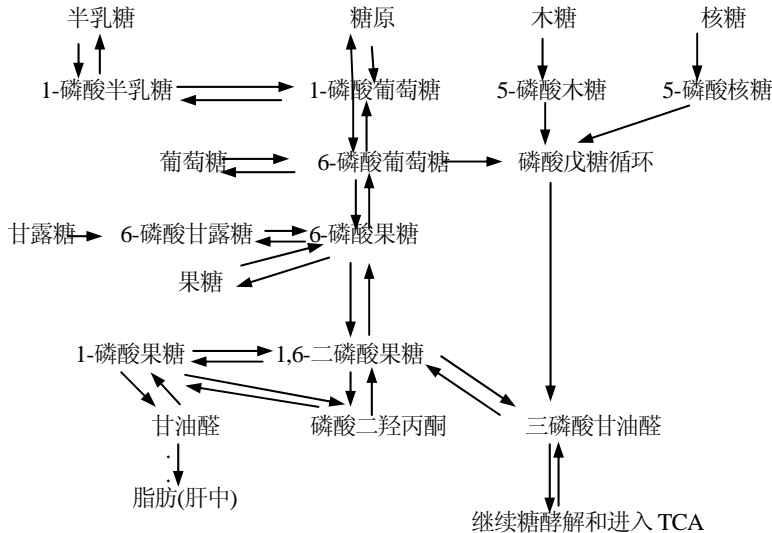


图 5-2 单糖代谢之间的相互关系

果糖主要经 1—磷酸果糖进入代谢。动物采食含果糖多的饲料，很容易经此途径合成较多甘油三酯。

半乳糖代谢过程中，胎儿和新生动物都能有效地把半乳糖转变成 1-磷酸半乳糖，但可能因磷酸半乳糖尿苷转移酶缺乏，使 1-磷酸半乳糖进一步转变成 1-磷酸葡萄糖受阻而使血液中的半乳糖浓度升高。

甘露糖在动物饲料中含量不高，主要参与体内糖蛋白质合成，若参与分解代谢，很容易经 6-磷酸果糖进入代谢。

体内核糖和木糖一般都与其它物质结合存在，通过磷酸化进入磷酸戊糖循环后可按葡萄糖代谢的通常途径继续代谢。

## 2. 葡萄糖分解代谢

主要途径有三条:无氧酵解、有氧氧化和磷酸戊糖循环。

### (1) 无氧酵解

在细胞液中进行，若葡萄糖用于供能，75-90%都要先经此酵解过程。在缺氧条件下酵解产生的丙酮酸还原成乳酸。1mol 葡萄糖经无氧酵解可生成 6--8molATP。

### (2) 有氧氧化

实际上是糖酵解的尾产品在有氧存在条件下，进入线粒体经三羧酸循环彻底氧化。1mol 葡萄糖经有氧氧化可净生成 36--38molATP。

### (3) 磷酸戊糖循环

磷酸戊糖循环的主要功能是为长链脂肪酸 (Long Chain Fatty Acid,缩写 LCFA) 的合成提供 NADPH。由 1mol 葡萄糖经磷酸戊糖循环可得到 12molNADPH。此外，代谢过程中产生的 5-磷酸核糖或 1-磷酸核糖对供给细胞中核糖需要具有重要意义。

葡萄糖分解代谢的三条途径，在肝中受 NAD 和 NADP 浓度调节。NAD 浓度高有利于葡萄糖沿前二条途径代谢，NADP 浓度高则有利于沿第三条途径代谢。

## 3. 葡萄糖参与的合成代谢

### (1) 糖原合成

从肠道吸收的单糖转变成葡萄糖后可用于合成肝糖原和肌糖原。肝糖原只有在动物采食后血糖升高条件下才可能合成。肌糖原生成基本上与采食无关。

### (2) 乳糖合成

乳腺细胞利用血液中的葡萄糖，首先将其磷酸化，然后与 UDP 形成 UDP-葡萄糖，再变构成 UDP-半乳糖，最后与 1-磷酸葡萄糖结合形成乳糖。

### (3) 合成体脂肪

在供能有余的情况下，葡萄糖经糖酵解生成丙酮酸，继而生成乙酰 CoA，后者可转出线粒体，合成长链脂肪酸，合成体脂肪沉积。但动物组织中缺乏将乙酰 CoA 羧化为丙酮酸的酶，故动物组织中不发生上述过程的逆反应。不同种类动物合成体脂肪的能力差异大。任食的动物在合成体脂肪能力上比限食的动物强。

## (二) 反刍动物的碳水化合物代谢

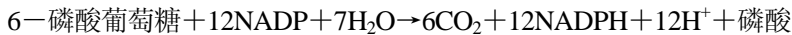
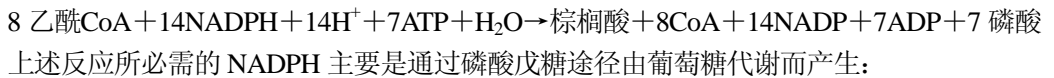
### 1. 糖原异生

反刍动物不能利用葡萄糖合成长链脂肪酸，除此以外，反刍动物体内葡萄糖代谢与非反刍动物类同。

从碳水化合物消化吸收过程可知，反刍动物与非反刍动物不同，不能大量从消化道吸收葡萄糖，但葡萄糖对于反刍动物仍然具有非常重要的生理作用，它仍然是肌糖原、肝糖原合成的前体，充当神经组织（特别是大脑）和红血球的主要能源，通过磷酸戊糖途径生成 NADPH，促进长链脂肪酸的合成等。

在大量饲喂纤维性饲料的条件下，反刍动物从消化道吸收的葡萄糖几乎等于零，反刍动物体内代谢所需的葡萄糖必须全部由糖原异生作用提供。可另一方面，糖异生作用的主要前体物质——丙酸在瘤胃发酵过程中所产生的数量和比例都很小。据报道，在饲喂劣质饲草时，瘤胃液中乙酸与丙酸的比例为 100:16，而在饲喂精料型饲粮时此比例却为 100:75。可见在大量饲喂纤维性饲料条件下，一方面对糖异生作用要求加强，以提供机体代谢所必需的葡萄糖，另一方面又因丙酸数量不足，无法满足糖异生作用进行的需要，使其受到限制，由此会产生下列不良后果：

(1) 导致体脂肪合成与沉积量下降。反刍动物体内脂肪合成所需的重要原料长链脂肪酸(LCFA)的主要来源有二：一是饲料；二是由乙酸和丁酸合成。在冬春季节或大量饲用秸秆饲料时，由于饲粮内脂肪含量低(约为干物质的 2%左右)，反刍动物从饲料获得的 LCFA 数量很少，这样，它们只有靠瘤胃发酵所产生的乙酸和丁酸来合成 LCFA，这一反应需要 NADPH 存在：



可是在大量饲喂纤维性饲料条件下，由于丙酸等前体物短缺，使内源葡萄糖合成锐减，当然无法满足合成 NADPH 的需要。诚然，反刍动物还有另外产生 NADPH 的代谢途径，但是 70% 的 NADPH 是由葡萄糖代谢产生。因此，在这样的饲粮条件下，外源和内源葡萄糖的短缺对体内脂肪合成的影响是相当严重的。

反刍动物体内合成脂肪过程中，葡萄糖又是合成甘油三酯所必需的甘油的主要前体，据推算每合成 100g 甘油三酯需要 89g 葡萄糖。这是在大量饲喂纤维性饲料条件下由于外源和内源葡萄糖的短缺导致体脂肪合成和沉积量下降的另一个重要原因。

正是由于上述原因，在大量饲用纤维性饲料条件下，反刍动物体内由瘤胃发酵产生的大量乙酸的代谢利用效率降低，直接影响动物体脂肪合成和沉积，造成无法上膘。

(2) 导致机体蛋白质代谢更加恶化。在大量饲喂纤维性饲料的条件下，由于糖异生作用的主要前体——丙酸不足，所以动物不得利用饲料来源和体内内源氨基酸去合成葡萄糖。这又使蛋白质沉积下降，氮代谢趋于负平衡，血液中生酮氨基酸的浓度升高，导致整体蛋白质代谢状况更加恶化。这对于冬春季节牧区生长家畜和处于妊娠泌乳阶段母畜的危害十分严重，是目前放牧家畜生产中有待解决的实际问题。

(3) 导致母畜泌乳量下降。在母畜泌乳期间，葡萄糖是合成乳糖的主要来源(约为 50%)。据报道，乳牛血液中的葡萄糖浓度与乳产量呈直线相关关系，每产 1kg 乳需要乳腺摄取 72g 葡萄糖。

可见，在大量摄入纤维性饲料条件下，反刍动物内外源葡萄糖供应短缺，是造成母畜泌乳量下降的主要营养限制因素。

综上所述，糖原异生对于反刍动物是极其重要的碳水化合物代谢途径。体内所需葡萄糖的 90% 或更多都是来源于糖原异生，最主要的生糖物质是丙酸。丙酸生糖过程比较复杂，先要经过 CoA、ATP、生物素、维生素 B<sub>12</sub> 的作用先后变成丙酰 CoA、甲基丙二酰 CoA 和琥珀酰 CoA，然后进入三羧酸循环转变为苹果酸，最后转出线粒体，在细胞液中变成草酰乙酸，再变成磷酸

烯醇式丙酮酸，经逆糖酵解途径合成葡萄糖。

### 2. 挥发性脂肪酸的代谢

单胃动物碳水化合物消化产物以葡萄糖为主，而反刍动物则是以挥发性脂肪酸为主。挥发性脂肪酸由瘤胃吸收入血转运至各组织器官，反刍动物组织中有许多促进挥发性脂肪酸利用的酶系。

挥发性脂肪酸可氧化供能，反刍动物由挥发性脂肪酸提供的能量占吸收的营养物质总能量的三分之二。乳牛组织中 50% 的乙酸，三分之二的丁酸和 25% 的丙酸都经氧化提供能量。乙酸可用于体脂肪和乳脂肪的合成，丁酸也可用于脂肪的合成。丙酸可用于葡萄糖和乳糖的合成。丙酸和丁酸在肝脏中代谢，60% 的乙酸在外周组织（肌肉和脂肪组织）代谢，只有 20% 在肝脏代谢，还有少量在乳房中参与乳脂肪合成。

非反刍动物挥发性脂肪酸的代谢途径与反刍动物类同。

### (三) 体内碳水化合物的代谢效率

体内化学反应经化学计量学的研究，不同单糖或碳水化合物发酵产物的能量利用效率均不高。平均 50% 以上的能量在体内作为热能散失（见表 5-5）。葡萄糖经磷酸戊糖途径供能效率更低。

表 5-5 1mol 葡萄糖及 VFA 的能量利用效率

	总能(KJ/mol)	代谢耗用(mol)	总产 ATP(mol)	净获能(mol)	捕获能(KJ)	利用率(%)
葡萄糖	2816	4	40	36	1206	43
乙酸	876	2	12	10	335	38
丙酸	1536	4	22	18	603	39
丁酸	2194	2	29	27	905	41

碳水化合物在体内可以糖原的形式少量贮存，其余的碳水化合物可转化为脂肪作为能量贮备。源于饲料中的单糖发酵产物必须经过一定代谢过程才能达到贮能目的。经计算，饲料来源的葡萄糖转变为棕榈酸甘油酯贮存的效率是 0.8，乙酸转变成棕榈酸的效率是 0.72，乳酸转变为葡萄糖的效率是 0.87，丙酸转变为葡萄糖的效率是 0.83，葡萄糖变成糖原的效率是 0.97，葡萄糖变成乳糖的效率是 0.96。

动物体内葡萄糖的周转代谢效率，因动物种类、生理状态、生产目的、饲养、营养等不同而不同。奶牛产奶期葡萄糖的周转率比干奶期高三倍。据调查，周转代谢的葡萄糖 60-90% 用于合成乳糖。产奶期动物血糖浓度对葡萄糖周转代谢影响甚大，血浆葡萄糖浓度提高 100%，葡萄糖周转代谢率即增加 50%。相反，血糖浓度稍微降低，葡萄糖周转代谢速度显著下降，甚至停止泌乳。

各种动物周转代谢的葡萄糖，大约 35-65% 完全氧化成 H<sub>2</sub>O 和 CO<sub>2</sub>，其余均转变成其它化合物。神经系统对来源于血中的葡萄糖可 70-100% 氧化，脂肪组织、乳腺中葡萄糖氧化率低，肌肉居中。反刍动物葡萄糖的平均氧化率大约是 35%，非反刍动物大约是 50-65%。

## 第三节 纤维的利用

尽管学术界对饲料纤维的测定和研究已有 100 多年的历史，但迄今为止对饲料纤维的定义尚未达成共识。重要原因之一是：分析方法的差异以及对纤维生理作用认识的不断更新。不过从生理角度考虑，可将纤维视为不能被动物自身所分泌的消化酶消化的饲料组成成分，主要是纤维素、半纤维素、果胶物质、木质素、β-葡聚糖、阿拉伯木聚糖等。

各种动物利用纤维很大程度上是利用微生物酶的分解产物或微生物的代谢产物。植物细胞壁越成熟，木质化程度越高，越不易被微生物消化。

纤维的负面作用是众所周知的，比如饲料纤维水平增高，会加快食糜在消化道中的流通速度，从而降低动物对淀粉、蛋白质、脂肪和矿物质的回肠表观消化率；纤维不仅本身消化率低，而且影响其他营养物质的吸收，降低饲料可利用能值；饲料纤维水平增高，将增加动物消化道内源蛋白质、脂肪和矿物质的损失等。

近年来，纤维有益的生理作用日益受到人们的重视，并在动物生产中加以应用。

## 一、反刍动物

纤维是反刍动物的一种必需营养素。

### （一）维持瘤胃的正常功能和动物的健康

淀粉和中性洗涤纤维（NDF）是瘤胃内产生挥发性脂肪酸的主要底物。淀粉在瘤胃内发酵比NDF更快，更剧烈。若饲料中纤维水平过低，淀粉迅速发酵，大量产酸，降低瘤胃液pH，会抑制纤维分解菌活性，严重时可导致酸中毒。饲料纤维能结合 $H^+$ ，本身就是一种缓冲剂，粗饲料的缓冲能力比籽实高2—4倍。此外，饲料纤维可刺激咀嚼和反刍的加强，促进动物唾液分泌，从而间接提高了瘤胃缓冲能力。研究表明，适宜的饲料纤维水平对于消除由于大量进食精料所引起的采食量下降，防止酸中毒、瘤胃粘膜溃疡和蹄病是绝对不可缺乏的。饲料纤维低于或高于适宜范围，都不利于能量利用（见图5-3）。NRC(1989)推荐泌乳牛饲料至少应含19—21%的酸性洗涤纤维(ADF)或25—28%的NDF，并且饲料中NDF总量的75%必须由粗饲料提供。

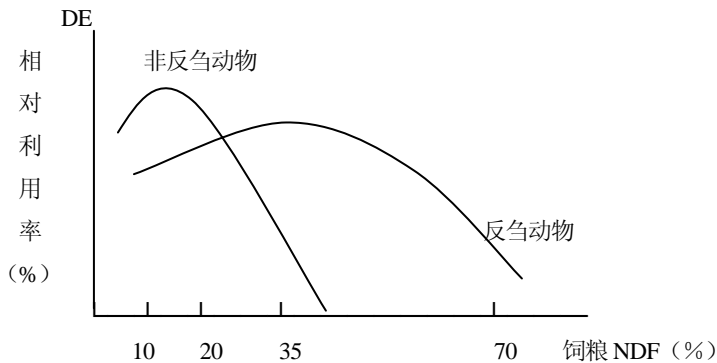


图 5-3 不同动物饲料中纤维（NDF，%）与能量利用的关系  
引自 Van Soest (1985) p.58

### （二）维持动物正常的生产性能

饲料中纤维水平过低，瘤胃液挥发性脂肪酸中乙酸减少，导致乳脂肪合成减少，所以将饲料纤维控制在适宜的水平上，可维持动物较高的乳脂率和产乳量。

### （三）为动物提供大量能源

饲料纤维在瘤胃中发酵所产生的挥发性脂肪酸是反刍动物主要的能源物质。挥发性脂肪酸能为反刍动物提供能量需要的70—80%，可见饲料纤维发酵对反刍动物能量代谢的重要意义。

## 二、非反刍动物

饲料纤维对非反刍动物同样具有重要作用。但非反刍动物利用纤维的能力不及反刍动物（见

图 5—3)。

### (一) 维持肠胃正常蠕动

肠胃正常蠕动是影响养分吸收的重要因素。麦麸对结肠的前进式蠕动有促进作用。饲料纤维中未发酵的部分通过机械作用影响肠道蠕动和食糜滞留时间，而可发酵部分可能是通过其发酵产品来影响肠道蠕动和食糜流通速度。繁殖动物常用 NDF 调节胃肠道食糜排空速度，保证胃肠道畅通。

### (二) 提供能量

纤维经大肠微生物发酵，产生的挥发性脂肪酸，可满足维持能量需要的 10—30%，其中杂食动物相对低一点，非反刍草食动物相对高一点。研究表明，母猪妊娠期间，饲料中配入适量的易于发酵的高纤维饲料，如甜菜渣、大豆壳、麦麸、三叶草、燕麦壳等，除可为母猪供能外，尚可提高初乳中脂肪含量，有利于初生仔猪的生长和成活。

### (三) 饲料纤维的代谢效应

饲料纤维可刺激胃液、胆汁、胰液分泌。果胶物质及可溶性纤维，如  $\beta$ -葡聚糖，可使胆固醇随粪的排出增加，降低胆固醇的肠肝再循环，有效地降低血清胆固醇水平，从而降低心血管疾病的发病率。还有研究表明，不溶性纤维可降低人的结肠、直肠癌的发病率，而可溶性纤维则无此效应。

### (四) 解毒作用

饲料纤维可吸附饲料和消化道中产生的某些有害物质，使其排出体外。适量的饲料纤维在后肠发酵，可降低后肠内容物的 pH 值，抑制大肠杆菌等病原菌的生长，防止仔猪腹泻的发生。

### (五) 改善胴体品质

猪在肥育后期增加饲料纤维，可减少脂肪沉积，提高胴体瘦肉率。

### (六) 刺激胃肠道发育

研究表明，饲喂高水平苜蓿粉饲料的猪，其胃、肝、心、小肠、盲肠、结肠的重量均显著提高。现代动物生产中常用纤维冲淡饲料营养浓度的方法以保证种畜禽胃肠道充分发育，以满足以后高产的采食量需要。