

反刍动物取食量及其调节^{*}

陈化鹏 马建章

(东北林业大学野生动物资源学院, 哈尔滨, 150040)

摘 要

反刍动物取食量受动物因素、环境因素和植物因素的影响。取食量的估计可基于5个途径: 饲料生物量或动物体重的短期变化; 食道或瘤胃瘘管技术; 食口计数法; 日粪便排出量和消化率的测定; 双链烷技术。取食量的调控机制极为复杂, 任何单因子都很难给予完全的解释。多因子途径将有助于这一问题的解决。中枢神经系统应当作为探索这一课题的重要基础。无论是从生理学、解剖学或行为学的途径, 重要的是寻找和发现中枢神经系统和来自动物体内环境各种信号间的联系, 并且探索建立这种联系的巧妙机制以及这种机制是如何在短期和长期的条件下对取食量加以调控。

关键词 取食量; 反刍动物; 调控

取食量直接决定着动物能够从环境中获得多少营养物质, 它是评价反刍动物营养物质需求、能量代谢以及估计栖息地容纳量的基础。因此, 取食量的确定以及对其调控机制的深入理解具有重要的理论与实践意义。

取食量的测定

干物质取食量的测定一直是反刍动物营养学研究中的一个难题, 对野生反刍动物更是如此。尽管在家畜营养学研究中, 可通过测定饲料植物生物量或动物体重在短期内的变化 (Penning 等, 1985) 或使用食道和瘤胃瘘管可直接测定干物质取食量 (Allen 等, 1970), 但这些方法应用于野生或散放条件下反刍动物干物质取食量的测定有一定的困难。在反刍动物营养学研究中, 通过测定食口率 (bite rate)、食口大小 (bite size) 和取食时间 (grazing or foraging time) 来估计干物质取食量则是一种易于实施的方法, 因而被许多研究者采用 (Renecker 等, 1985; Jiang 等, 1992), 但这种方法的准确性因其在食口大小确定方面存在严重的主观性而受到怀疑。传统的估计反刍动物干物质取食量的方法是基于粪便干物质的日排出量和食物干物质表观消化率的测定 (Langlands, 1987; Minson, 1990)。尽管通过标记物技术的使用能够使这种方法在野生反刍动物取食量的研究中得以实施 (Jiang 等, 1992, 1994), 但由于干物质表观消化率测定方面的误差以及该法未考虑到取食量的个体间的变异可能对干物质表观消化率产生影响, 该法也受到一些研究者的批评 (Dove 等, 1991)。为此, Meyes 等 (1986) 首次提出双链烷技术 (double alkane technique) 来估计反刍动物的取食量。该法通过使用口服偶数链链烷 (C_{32}) 和测定饲料植物中存在的奇数链链烷 (C_{31} 或 C_{33}) 的含量, 可直接估计干物质的取食量, 而不必

* 本文于1996年12月18日收到, 1997年7月3日收到修改稿

单独地去测定食物的干物质表观消化率和粪便干物质的日排除量。评价研究证明该法是一种准确的技术 (Dove 等, 1989; Vulich 等, 1991), 其最大优点是该法的估计结果可以反应出动物个体取食量的变异。因此, 该法在家畜和野生反刍动物的营养生态学的研究中得到越来越多的应用 (Wright 等, 1990; Merchant 等, 1994)。

取食量的调控机制

野生反刍动物的取食量存在季节变动, 春季达到高峰, 夏季有一定下降, 秋季稍有回升后, 在冬季降到最低点 (Drozdz, 1979; Short, 1975; Jiang 等, 1994)。迄今, 有关取食量的变异机制存在许多假设。下面, 着重介绍几种具有代表性的假设。

1. 中枢神经系统调控说 (Control of central nervous system)

我们目前对中枢神经系统在取食量调控中的精确机制尚缺乏足够的了解。现有证据表明, 下丘脑在取食量的定量调控中起着重要作用。其中, 下丘脑的2个区域, 下丘脑腹中核 (ventromedial hypothalamic nuclei, VMH) 和下丘脑侧区 (lateral hypothalamic area, LHA), 在取食量的调控中特别重要。前者被称之为饱腻中心 (satiety center), 其作用是抑制取食; 后者被称之为饥饿中心 (hunger center), 其作用为促进取食。一些研究表明, 下丘脑的这两个区域间的相互作用对调控取食量起着关键的作用 (Della-Fera 等, 1984)。此外, 下丘脑的其它区域也可能对取食量的调控产生影响, 并且, 这些区域间的通路联系及其活动在取食量的调控中要比任何单一特定的区域起着更为重要的作用 (Baile 等, 1987)。

中枢神经系统中, 有2类神经肽对取食量起着调控作用。第一类是阿片样物质肽 (opioid peptides), 包括脑啡肽 (enkephalins)、内啡肽 (endorphins) 和强啡肽 (dynorphins), 其作用是促进取食; 另外一类为胰酶分泌素 (cholecystokinin, CCK), 其作用为抑制取食 (Baile 等, 1987)。

2. 物理调控说 (Physical control)

这是一个传统的假设。该学说强调, 由于瘤胃的填充作用, 饲料的低营养价值限制干物质的取食量。这个学说的提出主要基于家畜的取食量与消化率之间存在正的相关关系 (Montgomery 等, 1965)。这种关系在鹿类中也得到证实 (Ammann 等, 1973)。

近来, 该假设受到越来越多的挑战。一些研究表明, 取食量未必受瘤胃填充 (rumen fill) 的限制。例如, 在哺乳期, 反刍动物的取食量急剧增加, 而这种增加并不受瘤胃容积的限制 (Ketelaars 等, 1992a; Stanley 等, 1993)。在温带地区, 鹿类的取食量存在显著的季节变化 (Barry 等, 1991; Domingue 等, 1992; Jiang 等, 1994), 但这种变化并未伴随着饲料干物质的消化率和在消化道中平均滞留时间等方面的相应改变而变化, 此外, 消化道的组织重或度量长度方面也未发生变化 (Sibbald 等, 1993)。Forbe 等 (1981) 观察到, 消化道内容物的增加通常与长日照而不是与短日照有着紧密的相关, 这种相关即使是在取食量无明显增加的情况下也同样存在。这表明消化道在某些生理学方面发生改变, 以此对日照长度的变化作出反应, 而且这种反应是独立于取食量的季节变化。这一点在最近马鹿的研究中得到证实 (Freudenberger 等, 1994)。同样, Ketelaars 等 (1992a) 在评述了涉及831种粗饲料的各类研究之后, 并未发现可消化有机物质的取食量随消化率增加, 并达到一个饱和的水平。此外, 他们还注意到, 瘤胃填充通常是在饲料消化率超过70%时才开始下降, 但有机物质和可消化有机物质的取食量却依然增加。

3 最优代谢调控说 (Optimal metabolic control)

Ketelaars 等(1992b)指出,传统的物理调控假说不足以解释取食量现存的巨大差异。他们基于以下3点提出氧气利用效率 (efficiency of oxygen utilization) 的概念来解释取食量的变异。

(1) 不断变化的取食量要比一个恒定的取食量更能增加反刍动物生存和成功繁殖的机会;

(2) 取食量在动物表型间存在的差异或由于外部环境变化所导致的差异与基础代谢的差异紧密相关;

(3) 饲料或动物因素所引起的取食量的变化与代谢能的利用效率相关。

他们提出,净能摄入量 (net energy intake, NEI) 作为收益,相应的耗氧量作为成本,收益与成本之比为氧气利用效率。因此,当氧气利用效率达到最大时,反刍动物的取食量为最优。Ketelaars 等 (1992b) 用来自非繁殖的反刍动物的数据检验了该假说,结果得到了非常一致的取食量的预测值和观测值。

4 餐后反馈机制调控说 (Postingestive feedback control)

Provenza (1995) 提出,反刍动物体内存在一个餐后反馈机制,这种反馈机制通过神经媒介的调节与动物的感官(味觉、嗅觉)发生相互作用,这种相互作用使动物能够感悟到进食后的结果,让动物体验到饱腻 (satiety) (即取食足够种类和适量的营养成分后产生的舒适感) 或不适 (malaise) (即营养物质取食过量或不足,或取食有毒物质后产生的不适感),进而产生正的或负的餐后反馈,调节取食量。根据这个假说,营养物质的摄入不够或过量都将抑制动物的取食,减少取食量。只有当动物采食适量的营养物质,动物的

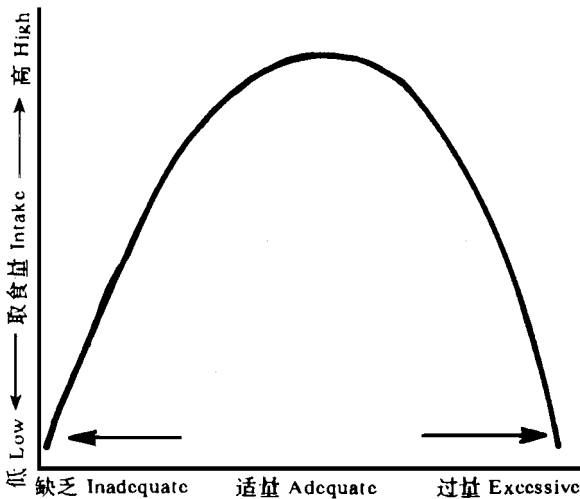


图1 取食量与食物营养特征的关系

Fig. 1 The relationship between intake and nutritional characteristics of feed

的取食量才能够增加,达到最大。同样,采食有毒物质也将减少取食量 (图1)。

反刍动物感官和其体内餐后反馈机制间的相互作用涉及两个过程,情感过程 (affective process) 或非认识过程 (noncognitive process), 和认识过程 (cognitive process)。前者整合食物的味觉和其餐后反馈的结果 (厌食或喜食), 进而改变采食某特定食物的动机。这个过程主要涉及味觉和动物体内脏间的相互作用,主要通过脑干和边缘系统 (limbic system) 来进行。认识过程主要通过使用嗅觉、视觉和听觉来选择产生饱腻感的食物,

或避免选择产生不适感的食物。这个过程涉及高等的大脑皮质中枢、边缘系统和脑干间相互作用 (图2)。以上两个过程是通过不同的脑干系统来进行调节的,但它们均对动物体的内部环境起着重要的调节作用。因此,反刍动物正是在此基础上,依赖于这两个过程对其体内环境的作用来调节取食量。我们也由此可以期望,学习能力将在反刍动物取食量的调

节中起着重要的作用。

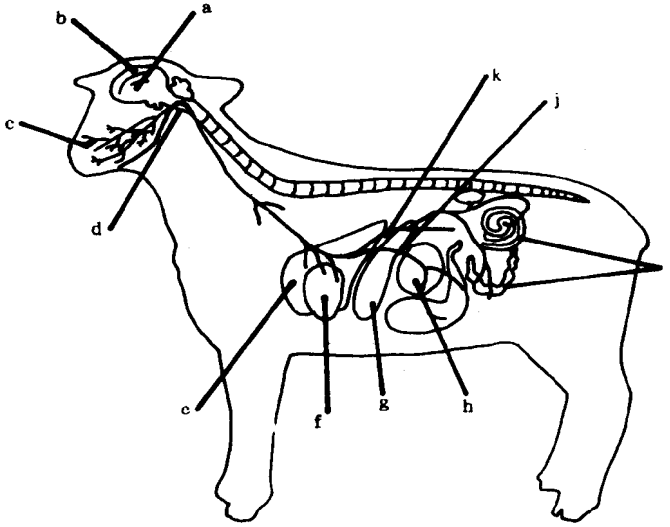


图 2 感官与内脏间食后反馈系统的路径

Fig. 2 Paths of postingestive feedback between the sense and viscera

- a. 边缘系统 (丘脑、下丘脑、杏仁核、海马); b. 大脑; c. 颊腔/咽 (舌下神经、三叉神经、舌咽神经); d. 脑干 (孤立神经核、脑桥、旁体核); e. 肺; f. 心; g. 肝; h. 瘤胃、瓣胃、皱胃; i. 肠; j. 腹迷走神经; k. 背迷走神经
- a. Limbic system (Thalamus, Hypothalamus, Amygdala, Hippocampus);
b. Brain; c. Buccal cavity/pharynx (Hypoglossal, Trigeminal, Glossopharyngeal); d. Brain stem (Solitary nucleus, Area postrema); e. Lungs; f. Heart; g. Liver; h. Rumen, Omasum, Abomasum; i. Intestines; j. Ventral vagus; k. Dorsal vagus

动物的采食环境远比家畜复杂, 其变化也甚于家畜。因此, 我们认为, 野生反刍动物的采食行为对其取食量的调控将具有重要的作用, 采食行为学机制与模式的研究对揭示取食量的调控机制以及取食量的预测也将产生深远的意义。学习能力将是这方面研究中不容忽视的一个重要方面。

影响取食量的因素

1. 动物因素

(1) 种类 本质上, 动物都具有内在的通过采食以实现其遗传特性所决定的最大的生长和生产潜能的趋势。不同体重的反刍动物达到这一目标的能力不同。随着体型大小增加, 单位体重的维持需要减少, 其相对于体重的取食量也将同等程度地下降。Ketelaars 等 (1992a) 强调, 反刍家畜的取食量与其维持需要成比例, 因此, 维持需要可以解释取食量种内和种间存在的大部分差异, 剩下的变异可以用体获重 (weight gain) 的差异来解释。但 Van Soest (1982) 认为, 消化道大小是取食量的一个限制因子, 因此, 一给定的粗饲料的取食量是动物体重的一个恒定的比例, 与体型大小无关。

(2) 生理状况 取食量随动物生理状况 (如成熟、妊娠、哺乳等) 的改变而变化, 但迄今对这种变化的机制尚缺乏解释。反刍家畜的取食量有时在妊娠后期下降, 其原因归

尽管 Provenza 提出的这个假说为进一步探索反刍动物取食量的调控机制提供了一个崭新的理论框架, 但在这个框架内仍有许多实际的问题亟待解决, 如食后反馈具体发生的机制; 食后反馈是通过何种巧妙的机制与感官发生相互作用, 进而调节取食量; 学习能力又是如何影响取食量的调节等。

以上取食量的调控假说都是基于反刍家畜。尽管这些假说的核心理论和内容可能同样适用于野生反刍动物, 但由于野生反刍动物所采食食物的种类、营养特征以及采食行为和采食环境均与反刍家畜有较大的差异, 因此, 这些理论在多大程度上能够解释野生反刍动物取食量的变化本身即是一个值得研究的课题。野生反刍动物

结于消化道和妊娠子宫间的竞争 (Forbes, 1986), 但这种解释受到怀疑, 因为瘤胃体积的变化与妊娠子宫大小的变化并不一致 (Weston, 1988)。在哺乳期, 反刍动物的取食量剧增, 这可能归结于哺乳期能量需求的增加使动物能够忍受较高的瘤胃填充和消化物的周转。这种解释似显得有点圆滑, 因为在取食量的增加和瘤胃填充变化的关系中, 我们很难确定哪个为因, 哪个是果 (Ketelaars 等, 1992a)。

2 环境因素

(1) 温度 当环境温度降到反刍动物热中性区下临界温度以下, 其取食量增加, 增加的程度依赖于温度下降的程度。在寒冷环境中, 能量代谢需求的增加以及食物通过消化道速率的提高, 是导致取食量增加的主要原因 (Young, 1986, 1987)。但 Ketelaars 等 (1992a) 强调, 这种机制并不能解释反刍动物取食量在热中性区中的增加, 此外, 他们进一步指出, 偏离热中性区的基础代谢的增加在解释取食量的变化可能具有不同的意义。

在炎热环境中, 反刍动物取食量下降, 以减少体内产热。食物通过消化道速率的下降也使炎热环境中反刍动物的取食量受到限制 (Young, 1987)。许多研究证明了这一点 (Forbes, 1986)。

(2) 光周期 光周期对反刍动物的取食量具有短期和长期两方面的作用 (Arnold, 1985; Forbes, 1986)。昼长对取食活动有明显的影响 (Arnold, 1985; Sibbald, 1994), 因此, 取食量随长日照达到高峰, 随短日照处于低谷 (Barry 等, 1991)。Barry 等 (1991) 强调, 马鹿进化出一个消化系统, 在这个系统中, 其一系列的消化特征在夏季发生变化以适应取食量的增加并刺激瘤胃消化。这表明, 季节变化引起内分泌的改变, 进而导致消化物负载 (digesta load) 和消化能力的增加。因此, 光周期对取食量的作用可能涉及一种复杂的生理学机制。

Barry 等 (1991) 基于取食量与繁殖节律的相关性推断, 鹿类的取食量可能表现出年节律。光周期通过褪黑激素 (melatonin) 作用于年节律。正如褪黑激素通过激素 GnRH、LHRH、LH 和 FSH 的分泌变化作用于繁殖系统, 可以期望昼长对取食量的调控也是通过下丘脑、垂体和外缘激素来调节的。此外, 取食量的年节律也可能是代谢需求增加的结果。促乳素 (prolactin) 可能是另外一种对光周期的调节作用起媒介作用的激素, 但其作用并未得到最终证实。GH 对取食量的季节变化有一定作用, 近来有越来越多的研究进一步地证实了这一点 (Suttie 等, 1992; Freudenberg 等, 1993; Enright 等, 1994)。尽管许多研究支持褪黑激素对反刍动物的取食量具有调节作用 (Barry 等, 1991; Domingue 等, 1992), 但其作用可能依赖于饲料的可利用性 (Heydon 等, 1993)。

3 植物因素

(1) 适口性 (palatability) 适口性对取食量有重要影响, 但其在取食量调控中的作用却极少受到注意。原因可能是适口性与取食量之间的关系比较复杂, 这种关系涉及行为学和生理学过程。在不同的研究中, 适口性对取食量的作用变化很大 (Minson 等, 1986; Burns 等, 1987; Doyle, 1988), 这可能因为很难在试验中将其它食物和动物因素对取食量的作用完全剔除。

(2) 化学成分 反刍动物对饲料的消化主要取决于微生物酶, 而微生物酶与微生物的代谢活动紧密相关。基本营养成分的缺乏可能会影响微生物的代谢活动, 进而导致取食量下降。

取食量是饲料消化率的函数。消化率主要取决于瘤胃的发酵速率和食物颗粒的通

过速率。因此，饲料纤维素含量与取食量紧密相关，随着纤维素含量增加，取食量减少，所以，取食量的变异在很大程度上可以通过饲料中纤维素含量的变化得以解释。在反刍动物营养学研究中，许多预测取食量的数学模型是基于食物中细胞壁的含量建立起来的 (Meissner 等, 1995; Jung 等, 1995)。

蛋白质是影响反刍动物取食量的又一重要因素。当饲料中蛋白质的含量低于一个关键的临界水平，蛋白质的含量对取食量将产生限制作用。主要原因是蛋白质缺乏导致瘤胃微生物活动下降，进而降低纤维素的消化率 (Forbes, 1986)。

(3) 毒素 如果饲料中含有有害于反刍动物或其瘤胃内的微生物，反刍动物的取食量将下降。有毒物质通常指植物次生化合物，包括生物碱、萜烯类、丹宁和生氰糖苷等。许多研究已表明次生化合物对取食量有显著的抑制作用 (Arnold, 1985)，但对其作用机制尚缺乏解释。我们认为，次生化合物对取食量的作用不单单是一个生理学和代谢过程，行为学过程也将是一个重要的方面，这方面的研究在今后更待加强。

取食量的预测

正如我们前面所述，影响取食量的因素很多，而且，这些因素间的相互作用也较为复杂，因此，定量预测取食量极为困难。从数学的角度看，取食量的预测模型可分为2类：回归分析模型和模拟模型。前者主要通过测定几个影响取食量的重要参数及其与取食量间的相关关系来建模。后者主要在综合分析影响取食量的一些因子间存在的基本的生物学过程基础上来建模 (Forbes, 1986)。目前，生理学和行为学途径是取食量建模研究中两个主要方向。生理学模型的理论基础是强调取食量调控中的物理限制和代谢限制，因此，应注重饲料营养成分在体内的降解、消化和通过速率等方面 (Fisher 等, 1987; Illius 等, 1991; Poppi 等, 1994)。行为学模型强调动物的取食过程，这些模型均假定取食量的上限并不取决于任何生理学或形态学方面的限制，而是取决于动物的采食行为 (Parsons 等, 1994; Thornley 等, 1994)。我们认为，行为学途径对野生反刍动物取食量的预测更具有实际意义，但这种途径的成功实施将取决于我们对野生反刍动物采食机制过程的深入理解和分析。目前，野生反刍动物取食量预测的建模工作尚很少进行，这显然与野生反刍动物行为学研究的滞后不无关系。

参 考 文 献

- Allen W G, Whittaker IA. 1970. The determinants of herbage intake by grazing sheep: the interrelationship of factors influencing herbage intake and availability. *Aust J Agr Res*, 21: 755~ 766
- Ammann A P, Cowan R L, Mothershead C L, Baumgard B R. 1973. Dry matter energy intake in relation to digestibility in white-tailed deer. *J Wildl Manage*, 37: 195~ 201.
- Arnold G W. 1985. Regulation of forage intake. In: Hudson R J, White R G, eds. *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC press, Inc, Boca Raton, Florida. 82~ 98
- Baile C A, McDoughlin C L. 1987. Mechanisms controlling feed intake in ruminants: a review. *J Anim Sci*, 64: 915 ~ 922
- Barry T N, Suttie J M, Milne J A M, Kay R N B. 1991. Control of feed intake in domesticated deer. In: Tsuda T, Sasaki Y, Kawashima R, eds. *Physiological aspects of digestion and metabolism in ruminants*. Academic Press, London. 385~ 401.
- Burns J C, Fisher D S, Morrison W H. III. 1987. Comparison of steer preferences among *Panicum* accessions in

- short-term grazing and stall fed forage. In: Second international symposium on the nutrition of herbivores. Occasional Publ Aust Soc Anim. Prod 95~ 96
- Della-Fera M A, Baile C A. 1984. Control of feed intake in sheep. *J Anim Sci*, 59: 1362~ 1368
- Domingue B M F, Wilson P R, Dellow D W, Barry T N. 1992. Effects of subcutaneous melatonin implants during long daylength on voluntary feed intake, rumen capacity and heart rate of red deer (*Cervus elaphus*) fed on a forage diet. *Br J Nutr*, 68: 77~ 88
- Dove H, Foot J Z, Freer M. 1989. Estimation of pasture intake in grazing ewes, using the alkanes of plant cuticular waxes. Proc XV Int Grasslids Cong (Nice, France), 1091~ 1092
- Dove H, Mayes R W. 1991. The use of plant wax alkanes as marker substances in studies of the nutrition of herbivores: a review. *Aust J Agr Res*, 42: 913~ 952
- Doyle P T. 1988. Utilization of clover diets by sheep. III Palatability of a mature subterranean clover hay. *Aust J Agric Res*, 39: 891~ 898
- Drozd A. 1979. Seasonal intake and digestibility of natural foods by roe deer. *Acta Theriol*, 24: 137~ 170
- Enright W J, Spicer L J, Prendiville D J, Murphy M G, Campbell R M. 1994. Interaction between dietary intake and ovariectomy on concentrations of insulin-like growth factor-I, GH and LH in plasma of heifers. *Theriogenology*, 41: 1231~ 1240
- Fisher D S, Burns J C, Pond K R. 1987. Modelling ad libitum dry matter intake by ruminants as regulated by distension and chemostatic feedbacks. *J Theor Bio*, 126: 407~ 418
- Forbes J M, Brown W B, AL Banna A G M, Jones R. 1981. The effect of daylength on the growth of lambs. 3 Level of feeding, age of lamb and speed of gutfill response. *Anim Prod*, 32: 23~ 28
- Forbes J M. 1986. The voluntary food intake of farm animals. Butterworths, London.
- Freudenberger D O, Toyakawa K, Barry T N, Ball A J. 1994. Seasonality in digestion and rumen metabolism in red deer (*Cervus elaphus*) fed on a forage diet. *Br J Nutr*, 71: 489~ 499
- Freudenberger D O, Wilson P R, Barry T N, Sun Y X, Purchas R W, Trigg T E. 1993. Effects of immunization against GnRH upon body growth, voluntary feed intake and plasma hormone concentration in yearling red deer stags (*Cervus elaphus*). *J Agric Sci*, 121: 391~ 388
- Heydon M J, Sibbald A M, Milne J A, Brinklow B R, Loudon A S I. 1993. The interaction of food availability and endogenous physiological cycles on the grazing ecology of red deer hinds (*Cervus elaphus*). *Func Ecol*, 7: 216~ 222
- Illius A W, Gordon I J. 1991. Prediction of intake and digestion in ruminants by a model of rumen kinetics integrating animal size and plant characteristics. *J Agric Sci Camb*, 116: 145~ 157.
- Jiang Z, Hudson R J. 1992. Estimating forage intake and energy requirements of free-ranging wapiti (*Cervus elaphus*). *Can J Zool*, 70: 675~ 679.
- Jiang Z, Hudson R J. 1994. Seasonal energy requirements of wapiti (*Cervus elaphus*) for maintenance and growth. *Can J Anim Sci*, 74: 97~ 102
- Jung H G, Allen M S. 1995. Characteristics of plant cell walls affecting intake and digestibility of forages by ruminants. *J Anim Sci*, 73: 2774~ 2790
- Ketelaars J J M H, Tolamp B J. 1992a. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants I. Causes of differences in voluntary feed intake: critique of current views. *Livest Prod Sci*, 30: 269~ 296
- Ketelaars J J M H, Tolamp B J. 1992b. Toward a new theory of feed intake regulation in ruminants 3. Optimum feed intake: in search of a physiological background. *Livest Prod Sci*, 31: 235~ 258
- Langlands J P. 1987. Assessing the nutrient status of herbivores. In: Hacker J B, Ternouth, J H, eds. The Nutrition of Herbivores. Academic Press, Sydney. 363~ 390
- Mayes R W, Lamb C S, Colgrove P M. 1986. The use of dosed and herbage n-alkanes as markers for the determination of herbage intake. *J Agric Sci, Camb*, 107: 161~ 170
- Meissner H H, Paulsmeier D V. 1995. Plant compositional constituents affecting between-plant and animal species prediction of forage intake. *J Anim Sci*, 73: 2447~ 2457.

- Merchant M, Riach D J. 1994 The intake and performance of cashmere goats grazing soen swards. *Grass and Forage Sci*, 49: 429~ 437.
- Minson D J. 1990 Forage in ruminant nutrition. Academic Press, San Diego.
- Minson D J, Bray R A. 1986 Voluntary intake and in vivo digestibility by sheep of five lines of *Cenchrus ciliaris* selected on the basis of preference rating. *Grass and Forage Sci*, 41: 47~ 52
- Montgomery M J, Baumgardt B R. 1965 Regulation of food intake in ruminants. 1. Pelleted rations varying in energy concentration. *J Dairy Sci*, 48: 569~ 574
- Parsons A J, Thornley J H M, Newman J, Penning P D. 1994 A mechanistic model of some physical determinants of intake rate and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Func Ecol*, 8: 187~ 204
- Penning P D, Hooper G E. 1985 An evaluation of the use of short-term weight changes in sheep to estimate herbage intake. *Grass Forage Sci*, 40: 79~ 84
- Poppi D P, Gill M, France J. 1994 Integration of theories of intake regulation in growing ruminants. *J Theor Biol*, 167: 129~ 145
- Provenza F D. 1995 Postingestive feedback as an elementary determinant of food preference and intake in ruminants. *J Range Manage*, 48: 2~ 17.
- Renecker L A, Hudson R J. 1985 Estimation of dry matter intake of free-ranging moose. *J Wildl Manage*, 49: 785~ 792
- Short H L. 1975 Nutrition of southern deer in different seasons. *J Wildl Manage*, 39: 321~ 329
- Sibbald A M. 1994 Effect of changing daylength on the diurnal pattern of intake and feeding behaviour in penned red deer (*Cervus elaphus*). *Appetite*, 22: 197~ 203
- Sibbald A M, Milne J A. 1993 Physical characteristics of the alimentary tract in relation to seasonal changes in voluntary food intake by the red deer. *J Agric Sci*, 120: 99~ 102
- Stanley T A, Cochran R C, Vanzant E S, Hamon D L, Corah L R. 1993 Preparturient changes in intake, ruminal capacity, and digestive characteristics in beef cows consuming alfalfa hay. *J Anim Sci*, 71: 788~ 795
- Suttie J M, White R G, Littlejohn R P. 1992 Pulsatile growth hormone secretion during the breeding season in male reindeer in its association with hypophagia and weight loss. *Gen Comp Endocrinol*, 85: 36~ 42
- Thornley J H M, Parsons A J, Newman J, Penning P D. 1994 A cost-benefit model of grazing intake and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Func Ecol*, 8: 5~ 16
- Van Soest P J. 1982 Nutritional ecology of the ruminant. O & B Books, Inc., Corvallis, Oregon.
- Vulich S A, R Jordan E G O, Hanrahan J P. 1991 Use of n-alkanes for the estimation of herbage intake in sheep: accuracy and precision of the estimates. *J Agric Sci Camb*, 116: 319~ 323
- Weston R H. 1988 Factors limiting the intake of feed by sheep. XI The effect of pregnancy and early lactation on the digestion of a medium-quality roughage. *Aust J Agri Res*, 39: 659~ 669
- Wright I A, Whyte T K, Osoro K. 1990 The dry matter intake and performance of autumn-calving beef cows and their calves when grazing continuously at two sward heights. *Anim Prod*, 51: 85~ 92
- Young B A. 1986 Food intake of cattle in cold climates. In: Owens F N, eds. Feed intake by beef cattle, proceedings symposium. Oklahoma State University. 328~ 340
- Young B A. 1987. The effect of climate upon intake. In: Hacker J B, Ternouth J H, eds. The nutrition of herbivores. Second international symposium on the nutrition of herbivores. Academic Press, London. 163~ 190

INTAKE AND ITS CONTROL IN RUMINANTS

CHEN Huapeng MA Jianzhang

(College of Wildlife Resources, Northeast Forestry University, Harbin, 150040)

Abstract

Animals, environment, and forages are important factors affecting intake of ruminants. Estimates of intake are mainly based on short-term changes in biomass of forages and body weight; techniques of esophageal or ruminal fistulae; bite count; fecal output and a measure of digestibility; double alkanes. Mechanism of intake control is extremely complex and cannot be explained any single factor. It is clear that a multiple factor approach will promote the solution of this issue. However, the central nervous system (CNS) should become an important basis on which we explore this topic. Whether from physiological, anatomical or behavioral approaches, it is important to find the connection between CNS and various signals from the internal environment of animal body. More important, it will be necessary to seek the subtle mechanism of establishing this connection and how it works in the control of intake in the short and long term.

Key words Intake; Ruminants; Control