

甘油在反刍动物生产中的应用

朴泯宇 刁其玉 屠 焰*

(中国农业科学院饲料研究所,农业农村部饲料生物技术重点实验室,北京 100081)

摘 要: 随着大量生物燃料副产品的问世,人们对生产生物柴油作为生物可再生燃料的兴趣与日俱增。甘油是生产生物柴油过程中产生的副产物,又名丙三醇,是一种无色无味的糖醇,但口感甜美,在水中的溶解度指数高。此外,它也是肝脏和脂肪组织合成甘油三酯和磷脂的重要底物,还能够参与糖异生和糖酵解途径进行糖代谢,从而提高血液中葡萄糖含量并减少酮体含量。近几年大量的试验支持用低水平的甘油改善围产期奶牛能量平衡和肝脏糖原合成,以缓解酮病发生,但甘油的水平过高,会增加瘤胃中丙酸和丁酸的含量,从而造成反刍动物瘤胃代谢性酸中毒。本文基于近几年甘油对肉牛和奶牛生长性能和代谢、瘤胃内发酵和屠宰性状等方面的影响,客观论证甘油作为一种糖异生的前体物质取代传统饲料中的部分能量饲料原料的可行性。

关键词: 甘油;反刍动物;能量饲料原料;糖代谢

中图分类号: S816

文献标识码: A

文章编号: 1006-267X(2021)07-3608-14

近年来,随着全球范围内人们对能源物质的高需求导致生物性燃料,特别是运输用液体燃料的生产需求不断增加,以取代化石能源,最终提高能源安全和应对温室气体排放^[1]。这一现象对高产量副产品的处理能力的要求也随之升高。例如,玉米和植物油是生物乙醇和生物柴油生产中所利用的原料,其副产品之一是甘油(图1)。而甘油是甘油三酯的重要结构成分,也是糖异生过程中的重要前体物质^[2]。当动物禁食时,自身可以利用体内脂肪作为能量来源,脂肪代谢产生的游离脂肪酸和甘油释放到血液中,一部分甘油在甘油激酶的催化下形成3-磷酸甘油参与糖酵解途径,另一部分甘油则通过糖异生途径转化为葡萄糖,最终为机体提供营养与能量。

由于甘油具有以上代谢特点,当给反刍动物饲喂甘油时,需要考虑以下几个因素:1)饲料中的能量供应;2)甘油是一种糖原前体;3)它可能会影响产奶量和乳成分。在反刍动物生产中,甘油被

普遍用作能量饲料原料和饲料中的谷物替代物^[3-4],在奶牛饲料中的应用研究较多,以期预防或治疗泌乳奶牛中常见的酮病。本文就甘油在反刍动物生产中的应用及其代谢研究结果进行综述,特别是它对采食量、生长性能、营养物质消化率、瘤胃发酵、奶牛产奶量、肉牛胴体性状和感官性状的影响。

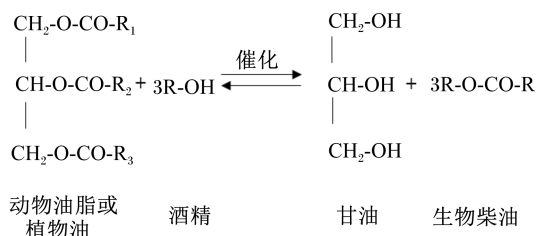


图1 生物柴油生产过程中甘油的生成

Fig.1 Glycerol formation in biodiesel production^[5]

收稿日期:2020-12-15

基金项目:中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ASTIP-2017-FRI-04);宁夏自治区重大科技专项(2018GYQ0002);奶牛产业技术体系北京市创新团队(BAIC06-2020)

作者简介:朴泯宇(1987—),男,吉林延边人,博士,从事反刍动物营养研究。E-mail: tmpark729@126.com

*通信作者:屠 焰,研究员,博士生导师,E-mail: tuyan@caas.cn

1 甘油的特性

甘油,又名丙三醇,是一种无嗅、无色并且略带甜味的糖浆状液体,在 18 ℃ 以下会结晶变成固体,是一种非常弱的酸性化合物 ($\text{pK}_a = 14.4$),具有较高的沸点 (290 ℃),很难与其他非挥发性杂质分离。甘油存在于大多数动物体组织和生物液 (脑脊液、汗液、粪便和血液等) 中。在细胞内,甘油主要存在于线粒体、髓鞘和细胞质中。甘油的化学结构中具有 3 个羟基,可以形成分子间氢键,从而使甘油具有一定的黏性,并具有较强的保水能力^[6]。甘油易溶于乙醇、水,微溶于二氧六环、乙醚和乙酸乙酯,但不溶于苯、四氯化碳、氯仿、石油醚等,主要用于药物制剂、工业生产以及饲料添加等。此外,在室温下,精制甘油处于液态,其干物质 (DM) 含量约为 90%^[7],这种独特的物理和化学性质使甘油成为制粒工艺中的特殊饲料原料。但纯甘油在加热时会发生分解,产生有毒的丙烯醛,所以在生产加工时应额外注意使用安全和防护。

2 甘油在瘤胃中的发酵、吸收和代谢

经计算和估测,饲料中的甘油被反刍动物摄入后,主要通过 3 个途径被吸收或代谢,包括通过瘤胃上皮的吸收 (45%)、在瘤胃中发酵成挥发性脂肪酸 (VFA) (25%) 和通过瓣胃孔流到皱胃和小肠并被吸收利用 (30%)^[8],被吸收的甘油进入肝脏后转化成 3-磷酸甘油,然后通过糖异生作用进一步生成葡萄糖,或者通过糖酵解分解代谢进入三羧酸循环^[9] (图 2)。其中,甘油的吸收可能主要是被动扩散,而不是促进扩散。水通道蛋白 (aquaporin) 是一种运输蛋白质,它携带甘油和水穿过哺乳动物各种组织的细胞膜,如瘤胃上皮和胃肠道^[10]。然而,Omazic 等^[8]报道称,甘油的瘤胃转运不受水通道蛋白抑制剂的限制;此外,甘油在瘤胃上皮中的转移随着甘油水平的增加而线性增强,这表明对载体吸收的依赖性较小。

甘油的密度为 1.261 g/cm³,这与经过瘤胃排出的颗粒最佳密度相似^[12]。Garton 等^[13]报道称,当使用绵羊瘤胃液进行体外试验时,发现大约 25% 的甘油在瘤胃液发酵 2 h 后被降解,90% 以上的甘油在发酵 8 h 后消失。也有报道称,通过体外试验发酵甘油时,发现 90% 左右的甘油在发酵 2 h

后消失。Trabue 等^[14]也进行了类似的体外试验,并发现 80% 左右的甘油在发酵 24 h 后被降解。Rémond 等^[15]通过瘤胃瘘管给饲喂玉米青贮的奶牛注入了 480 g/d 的甘油后,发现在发酵 4 h 后甘油完全被降解。也有研究表明,牛体内的甘油主要是在瘤胃中发酵,在胃肠道中的吸收速率较低^[16]。

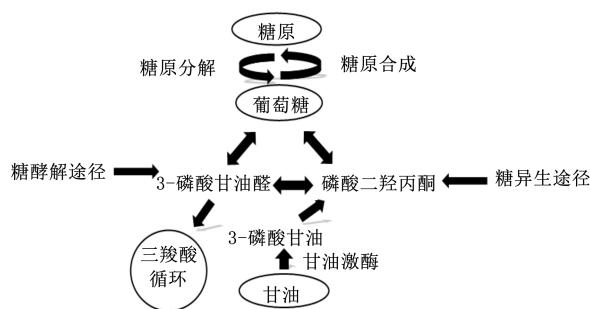


图 2 甘油参与的糖代谢途径

Fig.2 Glycerol involved in glucose metabolism pathway^[11]

在幼龄动物方面,Omazic 等^[8]发现甘油可以从犊牛的胃肠道快速吸收。甘油作为糖原底物可通过甘油激酶被磷酸化为 3-磷酸甘油;随后,3-磷酸甘油被甘油磷酸脱氢酶氧化成磷酸二羟丙酮,同时生成烟酰胺腺嘌呤二核苷酸 (NADH) 和氢离子 (H^+)。在这个阶段,磷酸二羟丙酮根据动物的能量状态将进入糖异生或糖酵解途径,当摄入量大于维持量时,相对于需求而增加的代谢物产量会导致能量沉积^[17]。而在成年动物方面,由于瘤胃微生物对甘油的快速适应,甘油在瘤胃中的消失率非常快^[18]。研究表明,奶牛每天 2 次输注 200 g 甘油,在饲喂 2 h 后 85% 的甘油会在瘤胃内消失,且血浆中甘油水平升高^[19]。Rémond 等^[15]提出,大部分甘油可以直接在瘤胃中吸收;然而,尽管甘油瘤胃消失率的最大范围为 1.2 ~ 2.4 g/h,但即使在大剂量下,瘤胃对甘油的净吸收也是有限的,大约只有 10% 的甘油 (每头牛 925 g/d) 在门静脉中被回收为甘油,并被肝脏吸收用于合成葡萄糖^[20]。建议进一步研究如何提高甘油给药的吸收效率,以合成用于生产能量所需的葡萄糖,从而提高动物的生产性能。

牛链球菌 (*Streptococcus bovis*, *S. bovis*)、埃氏巨型球菌 (*Megasphaera elsdenii*, *M. elsdenii*) 和反刍兽月形单胞菌 (*Selenomonas ruminantium*, *S. ru-*

minantium) 是甘油厌氧发酵的主要菌种。众所周知, *M. elsdenii* 将甘油发酵产生的乳酸转化为丁酸^[21]。瘤胃中丙酸的主要来源是 *S. ruminantium* 对琥珀酸的脱羧作用^[22]。通过体外技术在绵羊瘤胃液中发现, 丙酸是 *S. ruminantium* 利用甘油发酵产生的主要产物^[23]。Lee 等^[24] 研究发现, *S. ruminantium*、*M. elsdenii* 和 *S. bovis* 可以利用甘油来减少 NADH 的形成, 促进丙酸和丁酸的生成, 为其他瘤胃微生物提供发酵饲料所需的三磷酸腺苷 (ATP), 从而提高瘤胃的能量效率。Boyd 等^[25] 研究显示, 在反刍动物饲料中添加甘油会导致 VFA 组成发生变化, 以减少乙酸含量为代价而提高丙酸产量。据报道, 给阉牛饲喂甘油后而导致了瘤胃内丙酸含量的增加, 使得总 VFA 含量发生变化或提高^[26]。此外, Kijora 等^[19] 报道, 向瘤胃内注射甘油可以降低瘤胃内 pH 和乙酸/丙酸的比值, 抑制乳脂的合成; Linke 等^[27] 试验表明, 在饲喂 4 h 后, 添加甘油会减少瘤胃中乙酸含量, 并增加丙酸和丁酸含量; Carvalho 等^[4] 也报道称, 当在饲料中添加甘油时, 在瘤胃中发酵后会使乙酸比例显著降低, 丙酸和丁酸比例提高。然而, Kristensen 等^[20] 观察到, 向瘤胃中注入甘油降低了瘤胃中乙酸含量, 增加了丁酸含量, 但是不影响丙酸含量; Trabue 等^[14] 研究也表明, 甘油在体外试验中增加了瘤胃中丁酸、戊酸和己酸含量, 但对乙酸和丙酸含量没有影响。甘油对瘤胃中各 VFA 含量的不同影响可能是由于甘油的剂量与纯度以及饲喂饲料的性质不同所致。Rémond 等^[15] 报道称, 当通过瘤胃瘘管给饲喂玉米青贮的奶牛注入 240 g 甘油时, 丙酸的碳架中有 35%~69% 来自甘油。众所周知, 丙酸是一种糖原化合物, 它保存碳原子并充当一个氢阱 (hydrogen sink)。Avila-Stagno 等^[28] 报道称, 由于甘油在瘤胃中广泛转化为丙酸, 因此, 最初假设为甘油的产丙酸性质可充当瘤胃的氢阱, 从而减少甲烷的排放; 然而, 饲料中甘油的添加并没有减少羔羊的甲烷排放量, 作者解释称, 甘油发酵为丙酸本身并不构成氢阱, 因为甘油在进入糖酵解前必须提供电子。甘油对甲烷缺乏影响, 加上结合其他研究报告, 表明甘油转变成丙酸更可能发生在高粗料饲料中^[29], 而不是在高谷物饲料中^[3]。

据报道, 在饲喂高精料饲料的肉牛中, 甘油抑制了蛋白质降解酶的活性^[30]。Paggi 等^[31] 研究显

示, 当使用体外法逐渐增加牛瘤胃液中甘油添加量时, 蛋白质降解酶活性降低了 20%。此外, 先前的研究表明, 通过体外法将甘油添加到瘤胃液时, 瘤胃脂肪酶活性降低了 48%~77%^[32] 和 46%~80%^[33], 但不影响瘤胃 DM 消化率。前期其他研究结果表明, 尽管饲用级甘油已被证实可以降低瘤胃内 pH, 但对纤维素降解酶活性并没有影响^[15,26]。Abo El-Nor 等^[34] 利用体外法观察了发酵底物中甘油对玉米的替代效果, 发现添加量为 7.2% 和 10.8% 时降低了中性洗涤纤维 (NDF) 消化率; 在瘤胃发酵参数上, 逐渐降低了乙酸含量, 但提高了丁酸、戊酸和总 VFA 含量; 在瘤胃微生物数量上, 逐渐降低了纤维素降解菌溶纤维丁酸弧菌 (*Butyrivibrio fibrisolvens*, *B. fibrisolvens*) 和淀粉降解菌 *S. ruminantium* 的数量。虽然其机理尚不清楚, 但甘油可能干扰了 *B. fibrisolvens* 与饲料颗粒的黏附, 使细菌无法获得营养物质; 至于 *S. ruminantium* 数量的减少, 可能是由于底物中玉米含量的逐渐降低导致可利用淀粉和糖含量降低, 最终抑制 *S. ruminantium* 的生长。然而, 添加 3.6% 甘油时, NDF 消化率和以上 2 种细菌的数量与对照组均没有显著差异, 因此说明瘤胃微生物对甘油的敏感性可能取决于甘油的添加量。Roger 等^[35] 报道称, 在体外培养基中添加 5% 的甘油时, 降低了瘤胃内 pH, 并对瘤胃微生物蛋白质合成、黄化瘤胃球菌 (*Rumenococcus flavefaciens*) 和琥珀酸丝状杆菌 (*Fibrobacter succinogenes*) 的纤维素降解活性、瘤胃发酵以及饲料消化造成负面影响, 这表明少量添加甘油可能有利于动物生长, 但添加量超过 5% 时可能会影响瘤胃微生物的活性, 从而影响瘤胃内环境。

3 甘油作为能量饲料原料在反刍动物生产中的应用

3.1 对采食量的影响

采食量对动物的生产性能有很大影响。甘油对采食量的影响是剂量依赖性的, 增加甘油水平与降低采食量是平行的^[36-38], 但甘油对采食量影响的有效剂量并没有明确, 因为影响有效剂量的因素很多, 包括甘油的纯度、基础饲料、动物的生产阶段等。

饲料的适口性是影响采食量的主要因素, 由于甘油带有甜味的特性, 饲料中添加甘油可以有

效改善饲料的适口性,因此适量的甘油也被认为是一种能够促进食欲的饲料原料。Piao 等^[39]的研究发现,在育肥期韩牛饲料中用 3.17% 的甘油取代一部分糖蜜后,提高了精料采食量,并推测甘油可能比糖蜜有更强的食欲刺激作用。Parsons 等^[40]在小母牛饲料中添加 2% 的甘油时,DM 采食量没有显著变化,但添加 4% 以上时,DM 采食量逐渐降低,且日增重和饲料转化效率也有降低的趋势。然而,有研究表明,甘油中的高能量浓度及其对瘤胃发酵的影响和瘤胃 VFA 比例的改变会对反刍动物的 DM 采食量产生负面影响^[37]。Hales 等^[41]报道,用 5% 和 10% 的甘油逐渐替代干草,DM 采食量呈现线性下降的趋势,这种现象可能归因于饲料中能量浓度的增加。据 Pyatt 等^[42]报道,以玉米为主的安格斯阉牛饲料中添加 10% 的甘油时,采食量有下降的趋势,但却改善了日增重和饲料转化率。Ezequiel 等^[36]也观察到,与饲喂不含甘油的饲料相比,给奶牛饲喂含量高达 300 g/kg 甘油的饲料时 DM 采食量减少了 15%。在泌乳山羊中,De Andrade 等^[37]发现,在饲料中大幅度添加甘油(超过 10.9% 的粗甘油)后,瘤胃内的甘油可通过发酵产生大量丙酸和乙酸,从而限制采食量。一项关于水牛的试验结果表明,在泌乳早期奶水牛饲料中添加甘油,在低水平(每头水牛 150 mL/d)和高水平(每头水牛 300 mL/d)甘油的情况下,采食量均显著下降且高水平组采食量的下降程度比低水平组更大^[38]。不同试验结果的差

异性可能与动物的年龄、种类以及甘油的添加量、饲养环境等有关,其具体机制还有待进一步的研究。

粗甘油对动物采食量、新陈代谢和生产性能的不良影响可能归因于以下几点:1)粗甘油中存在甲醇等杂质^[43];2)甘油的瘤胃发酵速度^[44];3)瘤胃上皮细胞对甘油的吸收速度^[45]。甘油的高能量浓度会影响氧化反应,从而增加肝脏中的三羧酸循环次数,导致饱腹感刺激和 DM 采食量减少。此外,采食量的减少也可以用肝脏氧化理论来解释:由于肝脏的燃料氧化,肝细胞中 ATP 的浓度增加,其通过迷走神经向孤束核发送抑制信号,从而抑制下丘脑的饱腹感中枢^[46]。

但矛盾的是,甘油本身具有甜味,理论上应该可以增加反刍动物的采食量,Ogborn^[47]和 Shin 等^[44]的试验结果也证明了这一点,值得一提的是,Ariko 等^[48]研究表明,在泌乳奶牛饲料中分别添加 52、104 和 156 g/kg DM 的甘油,DM 采食量呈线性增长,甘油所引起的采食量增加表明瘤胃微生物区系提高了能量利用效率^[37]。此外,甘油的物理特性,如黏度,可以保持饲料颗粒的聚集性,减少瘤胃填充^[49]。以上不同试验结果之间出现的差异表明,我们需要进行更多的试验来评价甘油水平、反刍动物种类以及饲料类型等对采食量的影响,以对结果进行准确分析。表 1 详细总结了近年来甘油对反刍动物采食量、生长性能以及营养物质消化率的影响。

表 1 甘油对反刍动物采食量、生长性能以及营养物质消化率的影响
Table 1 Effects of glycerol on feed intake, growth performance and nutrient digestibility of ruminants

项目 Items	数量 Number	体重 BW/kg	最高添加量 Maximum supplement level	添加方式 Supplement method	效果 Effect	文献 Reference
肉牛 Beef						
杂交公牛 Crossbred bull	40	209±33	18%	TMR 中添加	生长性能、肉品质(NS),肌肉 不饱和和脂肪酸含量(+)	[50]
杂交牛 Crossbred cattle	50	255±4	10%	TMR 中添加	添加量为 7.5% 时:生长性能(+)	[51]
利木赞公牛 Limousin bull	306	273±43	4%	精料中添加	肌肉中脂肪酸分布、多汁性(+); 能取代 4% 的大麦	[52]
内洛尔公牛 Nellore bull	50	279±16	28%	TMR 中添加	生长性能、肉品质(NS); 能取代 28% 的玉米	[53]
杂交公牛 Crossbred bull	30	311±29	16%	精料中添加	牛肉风味、嫩度(+); 能取代 15% 的玉米	[54]

续表 1

项目 Items	数量 Number	体重 BW/kg	最高添加量 Maximum supplement level	添加方式 Supplement method	效果 Effect	文献 Reference
杂交阉牛 Crossbred steer	100	312±13	20%	TMR 中添加	添加量为 20%时;生长性能(+); 能取代玉米	[55]
瘤牛阉牛 Bos indicus steer	24	321±5	0.2%	添加剂形式	添加量为 0.2%时;糖异生效应(+), 肌肉蛋白质分解(-)	[56]
杂交肉牛 Crossbred beef steer	256	322±15	10%	TMR 中添加	NH ₃ 浓度(-),增重和 BCS(NS), 异丁酸含量(+)	[57]
荷斯坦公牛 Holstein bull	48	335±9	12%	精料中添加	生长性能、瘤胃发酵、肉品质(NS); 能取代能量饲料	[3]
杂交公牛 Crossbred bull	44	368±4	18%	饲料中添加	饲料效率、肌肉大理石纹、 糖异生效应(+)	[58]
内洛尔公牛 Nellore bull	60	374±25	10%	TMR 中添加	肉品质(NS);能取代 10%的 玉米或大豆皮	[59]
杂交育肥母牛 Crossbred finishing heifer	63	422±29	16%	TMR 中添加	添加量为 2%时; 增重、饲料效率(+)	[40]
内洛尔公牛 Nellore bull	10	427±19	28%	精料中添加	添加量为 21%时;增重、饲料 效率(+);能取代玉米	[60]
韩牛阉牛 Korean cattle steer	20	647±11	3.57%	精料中添加	生长性能、肉品质、肌肉中 还原糖和糖原含量(NS)	[39]
安格斯杂交阉牛 Angus-cross steer	36	667±34	4.3%	饮水中添加	肉品质(NS), 肌肉脂肪细胞大小(+)	[61]
奶牛 Dairy cow						
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	8	535±14	156 g/kg	TMR 中添加	DM 采食量线性增长	[48]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	6	587±39	30%	饲料中添加	随着甘油水平的增加, 采食量降低	[36]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	24	594±39	210 g/kg	TMR 中添加	采食量(-),增重和 BCS(NS), DM、CP 和粗脂肪表观消化率(+)	[45]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	36	620±17	300 g/d	TMR 中添加	增重、BCS、DM 采食量、产奶量(+)	[26]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	24	671±58	10%	精料中添加	添加量为 5%时;DM 采食量(+), 产奶量(NS);添加量为 10%时: NDF 消化率降低 30%	[44]
水牛 Buffalo						
奶水牛 Dairy buffalo	24	552±11	300 mL/d	饮水中添加	DM 采食量(-),产奶量(+),增重和 身体状况评分(BCS)(NS),OM 和非 结构性碳水化合物表观消化率(NS), 干物质(DM)、粗蛋白质(CP)和 粗纤维(CF))表观消化率(+)	[38]
羊 Sheep						
萨尔达母羊 Sarda dairy ewe	30	39.4±1.3	400 mL/d	饮水中添加	DM 采食量(-),母羊增重和 BCS (NS),DM、中性洗涤纤维(NDF)和 酸性洗涤纤维(ADF)表观消化率(+)	[18]

续表 1

项目 Items	数量 Number	体重 BW/kg	最高添加量 Maximum supplement level	添加方式 Supplement method	效果 Effect	文献 Reference
Santa Inês 杂交公羔羊 Santa Inês crossbred male lamb	40	21.0±0.8	18%	饲料中添加	添加量为 10.9% 时:DM 采食量最大, 为 1 293.76 g/d;添加量为 10.7% 时: DM、CP、NDF 消化率最大	[37]

NS:不显著;(+):增加;(-):减少。下表同。
NS: not significant; (+): increase; (-): decrease. The same as below.

3.2 对营养物质消化率的影响

与 DM 采食量一样,在奶牛饲料中添加甘油对营养物质消化率的影响在不同试验之间仍有一些差异,且导致 DM 采食量不稳定的因素几乎与营养物质消化率相同。Südekum^[16]研究显示,反刍动物服用甘油对有机物(OM)、NDF 和淀粉的表观消化率没有显著影响。Boyd 等^[25]在产后奶牛饲料中添加高达 400 g/d 的甘油时,采食量或营养物质表观消化率没有发生显著变化。Winterholler 等^[62]也报道,当给妊娠后期肉牛母牛饲喂 860 g/d 甘油用于维持身体状况评分(BCS)时,未发现对肠道纤维消化率产生负面影响。然而,Wang 等^[30]观察到每头奶牛添加 100、200 和 300 g/d 的甘油可以提高 DM、NDF 和 ADF 的消化率,这意味着瘤胃微生物活性增强^[37]。Hales 等^[51]报道称,当甘油作为育成期阉牛饲料中粗饲料的替代原料使用时,观察到有机物和淀粉的表观消化率线性增加。此外,Paiva 等^[45]观察到,当饲料 DM 中粗甘油水平为 70、140 或 210 g/kg 时可以显著提高泌乳奶牛对 DM、CP 和粗脂肪的消化率。Schröder 等^[63]的研究表明,甘油改善瘤胃环境的方式与玉米相似,可以极大地提高营养物质的消化率。在水牛上,每天每头饲喂 150 和 300 mL 甘油并不影响 OM 和非结构性碳水化合物消化率,但显著提高了 DM、CP 和粗纤维的消化率^[38]。此外,饲料 DM 中高达 18% 的甘油可以促进可溶性碳水化合物的利用^[37]。有人提出假设,关于甘油能提高营养物质消化率所表现出的积极影响可能是由于甘油为瘤胃微生物提供了足够的能量,为微生物蛋白质的生物合成提供了足够的氮源^[64]。另外,Donkin 等^[65]试验表明,奶牛 DM 摄入量的 5%、10% 或 15% 用甘油代替玉米时,纤

维消化率逐渐降低,其主要原因可能是由于甘油对瘤胃微生物区系和纤维素分解的负面影响造成的。饲料中添加粗甘油降低了 *B. fibrisolvens* 的 DNA 浓度^[34]。AbuGhazaleh 等^[66]观察到在体外给予粗甘油可以降低黄化瘤胃球菌(*Rumenococcus flavefaciens*)和琥珀酸丝状杆菌(*Fibrobacter succinogenes*)的纤维素分解活性。这些问题可能是营养物质消化率降低的原因,尤其是纤维消化率。不同研究结果之间出现的差异可能与饲料中甘油水平、饲料以及试验条件(体外试验与体内试验)有关。

3.3 对生长性能和泌乳性能的影响

在反刍动物饲料中添加甘油对体重和 BCS 的影响因试验而异,一些研究结果显示没有积极影响^[18,38],另一些研究的结果却恰恰相反^[26,67],这取决于饲喂反刍动物的甘油水平、甘油纯度、基础饲料等。甘油和玉米具有相似的能量价值^[68],当用甘油替代玉米作为唯一能源时,应注意甘油不提供玉米本身所含有的蛋白质或重要的矿物质这一事实^[69],因此,在试验时应予以补充相应的营养物质^[70]。在高粗料饲料中,甘油能取代一部分粗饲料和谷物,研究表明,在粗饲料比例为 40% 的育成期阉牛饲料中,添加 7.5% 的甘油可以替代一部分苜蓿或蒸汽压片玉米,在采食量和生长速率等方面没有显著差异^[51]。Anderson 等^[71]报道称,在小母牛育肥饲料中添加 18% 的甘油替代玉米及其副产品时,虽然降低了采食量,但对小母牛的增重没有负面影响。Parsons 等^[40]研究显示,当在小母牛育肥饲料中添加 2% 的甘油时,采食量没有显著变化,但日增重和饲料转化率有显著的提高。Almeida 等^[72]研究表明,在反刍动物饲料中添加甘油会增加动物体重,这主要是由于甘油对瘤胃发酵的

刺激作用导致瘤胃中总 VFA 含量的增加,而瘤胃 VFA 促进瘤胃腔的生长和增殖,增加吸收面积,提高这些酸的去除能力,并为动物提供更大的能量吸收。Gorka 等^[73]研究显示,饲喂甘油对奶牛体重和 BCS 有积极影响,并表明提高采食量、VFA 产量和能量供应是改善体重和 BCS 的主要因素。此外,对运输过程中的瘤牛(*Bos indicus*)阉牛用甘油渗透剂进行预防性处理后减少了 24 h 内的体内水分损失,但 48 h 后效果不明显,但是与甘油相关联的代谢活动增强了糖异生状态,并持续 48 h;最终,饲料中添加甘油导致血液中葡萄糖水平升高,随后胰岛素水平升高,进而抑制肌肉蛋白质的分解,同时抵消了皮质醇水平增加所产生的氨基酸动员效应^[56]。

在饲养场集中饲养犊牛的阶段,甘油也被添加到肉牛犊牛饲料中,目的是为了增加能量摄入和提高免疫功能^[41]。尽管甘油对患有牛呼吸道疾病和鼻窦炎的犊牛健康未起到显著作用,但对饲料转化率有一定的改善作用,进而被视为一种可行的饲料成分,同时建议甘油的最佳添加剂量为 5%^[41]。

乳畜的生活主要有 3 个阶段:生长期、干乳期或非泌乳期和哺乳期。因此,甘油饲喂乳畜的效果取决于生命阶段。在犊牛早期阶段,腹泻引起的脱水和能量缺乏是重要的死亡原因。口服补充液可以维持体液和电解质的平衡。含有甘油的口服补充液可通过影响血糖水平在治疗奶犊牛代谢紊乱中发挥重要作用^[74]。Omazic 等^[74]比较了含有甘油的口服补充液和含有葡萄糖的口服补充液,发现与服用含葡萄糖的口服补充液的犊牛相比,服用含有甘油的口服补充液的犊牛的血糖水平更高。由于血糖水平是动物能量状态的一个衡量指标,其结果表明甘油相对于葡萄糖增强了口服补充液中的能量供应。此外,口服补充液中加入甘油不会影响肠道细菌和乳酸菌的数量,但会在犊牛粪便中检测到利用甘油的罗伊氏乳杆菌(*Lactobacillus reuteri*)数量的增加。

围产期包括胎儿最终生长、产犊和开始哺乳。在此期间,乳腺器官泌乳所需的能量会急剧增加,导致奶牛血液中葡萄糖和胰岛素水平分别降低和升高,血液中非酯化脂肪酸(non-esterified fatty acid, NEFA)和 β -羟基丁酸(β -hydroxybutyric acid, BHBA, 衡量奶牛酮病程度的指标)水平升

高^[75]。甘油作为一种预防围产期奶牛代谢疾病的方法,在许多试验中进行了评估^[76-77]。泌乳早期补充甘油可改善血液中葡萄糖水平,降低 NEFA 和 BHBA 水平,导致代谢状态增强^[78]。Johnson^[79]曾报道可以使用甘油来预防酮病。在评估甘油治疗酮病的潜在价值的试验中,Donkin^[68]建议过渡奶牛的甘油饲喂量为饲料 DM 的 5%~8%,但 Schröder 等^[80]使用 10% 的甘油替代奶牛饲料中 50% 的淀粉,没有观察到对营养物质摄入量和消化率或瘤胃微生物合成的负面影响。此外,Carvalho 等^[4]报道称,当在产前和产后奶牛饲料中分别添加 11.5% 和 10.8% 的甘油时,发现血液葡萄糖水平有降低的趋势,作者解释称,当瘤胃中丁酸产量超过瘤胃上皮可吸收代谢的范围时,供给到肝脏的丁酸含量可能会增加,从而会影响肝脏中丙酸的糖异生作用。

在哺乳期动物饮食中增加能量摄入可以提高动物的泌乳性能^[81],因为这会影响血液中胰岛素和葡萄糖的水平。甘油在奶牛产业中也被认为是一种重要的饲料原料,可以改善奶牛的能量平衡。此外,口服甘油可以有效减轻奶牛的酮病症状,并能提高其泌乳性能。有研究表明,当奶牛产后 5 d 口服 500 mL/d 甘油时,血浆中 NEFA 的水平被降低,这表明甘油的糖异生特性改善了能量平衡^[47]。据报道,干甘油(干粉,含有至少 65% 的食品级甘油)也被认为是一种添加剂,当以 Top-dressing 的方式给哺乳早期奶牛饲喂干甘油时,对奶牛体内能量平衡起到了积极作用^[82]。Paiva 等^[45]报道称,泌乳中期奶牛饲料中甘油添加量为 21% 时,DM 消化率和瘤胃中丙酸含量得到提高,但会影响 DM 采食量和产奶量。因此,当甘油添加量低于 14% 时,可部分取代饲料中的淀粉源,而且不会对奶牛的生长性能产生负面影响。Boyd 等^[25]研究发现,在荷斯坦奶牛全混合日粮(TMR)中添加 1.57% 的甘油时,对产奶量、乳成分以及瘤胃发酵参数都产生了一定的影响,尤其是甘油降低了瘤胃中乙酸比例,增加了丙酸和丁酸比例,这将增加糖异生前体的供应,改善瘤胃上皮组织的生长,并可能增加瘤胃对营养物质的吸收。此外,Liu 等^[83]发现,饲料中添加甘油会缓解热应激给荷斯坦奶牛带来的负面影响,且饲喂量为 153 g/d 时,对能量代谢有改善作用,主要表现为血液中葡萄糖水平增加、NEFA 水平,体重下降率减少。Goff

等^[77]研究显示,当通过食道泵给母牛灌入 1、2 和 3 L 的甘油时,奶牛血液中葡萄糖水平分别提高了 16%、20% 和 25%。通过以上这些研究结果可以看出,甘油的添加量和饲喂方式不同,对奶牛血液代谢产物和产奶性能的影响也会有所不同。DeFrain 等^[76]报道称,饲喂高水平甘油(0.86 kg/d)的母牛产后第 21 天血浆葡萄糖水平急剧下降,但对 DM 采食量无明显负作用,且饲喂低水平甘油(0.43 kg/d)的母牛在产后第 21~70 天时比饲喂

高水平甘油的奶牛增加了更多的体重,且与对照组相比,饲喂高或低水平甘油奶牛牛奶中尿素氮含量降低,且瘤胃发酵参数中观察到丙酸和丁酸含量增加,乙酸/丙酸的比例降低,以及血浆BHBA水平升高。虽然样本数量有限且试验结果呈现为一种趋势,但可以假设甘油改变了瘤胃发酵,使丁酸含量增加,促使血浆 BHBA 水平升高。表 2 详细总结了甘油在反刍动物乳畜饲养中对产奶量和乳成分的影响。

表 2 甘油在反刍动物乳畜饲养中对产奶量和乳成分的影响
Table 2 Effects of glycerol on milk yield and milk composition in dairy ruminants feeding

项目 Items	数量 Number	体重 BW/kg	最高添加量 Maximum supplement level	添加方式 Supplement method	效果 Effect	文献 Reference
奶牛 Dairy cow						
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	48	—	500 mL/d	饮水中添加	血液非酯化脂肪酸(NEFA)水平(-),糖异生效应(+)	[47]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	4	—	3.3%	精料中添加	食欲改善、精料采食量(+)	[78]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	30	—	0.86 kg/d	饮水中添加	牛奶中尿素氮含量(-),奶牛体重(+),瘤胃丁酸含量(+),血液中β-羟基丁酸(BHBA)水平(+)	[76]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	6	568±19	1.57%	TMR 中添加	瘤胃丙酸和丁酸含量(+),糖异生效应(+)	[25]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	14	581±30	500 mL/d	饮水中添加	产奶量和乳糖含量(+),牛奶能量、乳成分(NS),血液葡萄糖、胰岛素和 BHBA 水平(NS)	[84]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	6	587±39	30%	饲料中添加	产奶量(+),乳成分(NS),血液胰岛素和 BHBA 水平(NS)	[36]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	24	594±39	210 g/kg	TMR 中添加	产奶量和乳脂率(-),乳成分(NS),干物质(DM)消化率、瘤胃丙酸含量(+);能取代 14%的淀粉	[45]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	30	648±57	153.2 g/d	TMR 中添加	外周血淋巴细胞热休克蛋白 70(HSP70)mRNA 表达量(-),有效缓解热应激(+),乳蛋白产量(+)	[83]
荷斯坦奶牛 Holstein dairy cow	39	660	250 g/d	Top-dressing	泌乳期体内能量利用率(+)	[82]
瑞典红奶牛 Swedish Red dairy cattle	12	—	450 g/d	TMR 中添加	产奶量(+),乳成分(NS),血液葡萄糖、BHBA、NEFA 和胰岛素样生长因子-1(IGF-1)水平(NS)	[85]
瑞典红牛 Swedish red cattle	42	—	500 g/d	精料中添加	产奶量、乳蛋白含量和乳脂率(+),饲料转化率(+)	[86]

续表 2

项目 Items	数量 Number	体重 BW/kg	最高添加量 Maximum supplement level	添加方式 Supplement method	效果 Effect	文献 Reference
水牛 Buffalo						
奶水牛 Dairy buffalo	24	552±11	150 mL/d	饮水中添加	产奶量(+),乳成分(NS),血液 葡萄糖、BHBA 水平(NS)	[38]
羊 Sheep						
萨尔达母羊 Sarda dairy ewe	30	39.4±1.3	400 mL/d	饮水中添加	乳脂率(NS),牛奶中乳糖和尿素含 量(-),牛奶中蛋白质含量(+)	[18]

3.4 对肉牛胴体性状和感官性状的影响

由于甘油、氨基酸都是动物肝脏和肾脏中糖异生的重要底物^[87],而且瘤胃中产生的丙酸也可作为糖原前体物,甘油供应可通过糖异生途径生成并增加肌肉中的糖原储备。因此,源于甘油的葡萄糖可期待增加肌肉脂肪含量,从而改善肉的嫩度、风味和多汁性等感官性状,进而提高肉品质量。由于甘油具有以上可期待效果,有关甘油对胴体性状和肉质方面的研究也在持续开展。Krueger 等^[32]认为甘油在瘤胃内可抑制脂肪分解菌的活性,从而可增加不饱和脂肪酸的过瘤胃率,并进一步增强小肠的吸收率,使得饲料中的单不饱和脂肪酸和多不饱和脂肪酸更多的被利用到肌肉合成中。Van Cleef 等^[88]报道称,在 Nellore 公牛饲料中添加甘油至 30%时,可改善牛肉的风味、多汁性和油脂强度,而添加 15%甘油时牛肉嫩度最好。然而,有一些研究表明,在饲料中添加甘油时,未观察到屠宰率和胴体重的变化。Mach 等^[3]报道称,在饲喂荷斯坦公牛饲料中添加高达 12%的甘油不会影响胴体重量、屠宰率、背膘厚度和眼肌面积。Buttrey 等^[89]也报道称,在育肥期杂交阉牛饲料中添加高达 10%的甘油不会影响胴体重量、屠宰率、大理石纹评分以及眼肌面积。Egea 等^[52]研究显示,在利木赞公牛饲料中添加甘油至 4%时,不会影响肉的香味和风味、咀嚼强度,但增加了多汁性。Piao 等^[39]研究显示,当给 30 月龄左右的育肥期韩牛饲喂 253 g/d 的甘油时,背最长肌中还原糖和糖原的含量未受影响,由于肌肉中还原糖含量与肌内脂肪含量以及感官性状之间有正相关关系,因此其肌内脂肪含量无差异,可能是由于其还原糖和糖原含量相似所致,最终可能导致感官性状无差异。通过这些报道可以看出,动物品种和

性别、年龄、饲料或饲喂方式等因素的不同,甘油所产生的结果有可能不一致。但是从大多数文献中可以看出,在不影响动物生产力的情况下,甘油作为能量饲料原料能取代其他常规能量原料,使得可期待饲料成本减少。

4 小 结

通过以上文献可以看出,甘油作为能量饲料原料在反刍动物饲料中的应用比较广泛,考虑到经济效益时,甘油可以以同样的效率取代传统饲料中价格较贵的能量原料,如玉米。在营养成分方面,由于有些原料,如酒糟等,由于产地或加工方式的不同,有可能表现出营养成分的差异,但纯化的甘油具有一致的能量浓度。但是,在给反刍动物饲料中添加甘油之前,我们应该重视一些问题,比如粗甘油中是否去除甲醇、甘油的添加比例是否合理以及饲养环境等。此外,由于目前在反刍动物饲料中添加甘油的试验结果相互矛盾,因此,我们需要更多的研究来阐明其机理和原因,最大限度地 将甘油应用到反刍动物饲料中。

致谢:

感谢韩国首尔大学农业生命科学院 Myunggi Baik 教授对文稿所提的宝贵意见。

参考文献:

[1] HEINIMÖ J, JUNGINGER M. Production and trading of biomass for energy—an overview of the global status[J]. Biomass and Bioenergy, 2009, 33(9): 1310–1320.

[2] CORI C F, SHINE W M. The formation of carbohydrate from glycerophosphate in the liver of the rat[J]. Science, 1935, 82(2119): 134–135.

- [3] MACH N, BACH A, DEVANT M. Effects of crude glycerin supplementation on performance and meat quality of Holstein bulls fed high-concentrate diets [J]. *Journal of Animal Science*, 2009, 87 (2) : 632–638.
- [4] CARVALHO E R, SCHMELZ-ROBERTS N S, WHITE H M, et al. Replacing corn with glycerol in diets for transition dairy cows [J]. *Journal of Dairy Science*, 2011, 94 (2) : 908–916.
- [5] MA F R, HANNA M A. Biodiesel production: a review [J]. *Bioresource Technology*, 1999, 70 (1) : 1–15.
- [6] MYERS R L. The 100 most important chemical compounds; a reference guide [M]. Westport: Greenwood Press, 2007.
- [7] NEWMAN A A. Glycerol [M]. Cleveland: CRC Press, 1968.
- [8] OMAZIC A W, KRONQVIST C, ZHONGYAN L, et al. The fate of glycerol entering the rumen of dairy cows and sheep [J]. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2015, 99 (2) : 258–264.
- [9] KHOLIF A E. Glycerol use in dairy diets: a systemic review [J]. *Animal Nutrition*, 2019, 5 (3) : 209–216.
- [10] ISHIBASHI K, HARA S, KONDO S. Aquaporin water channels in mammals [J]. *Clinical and Experimental Nephrology*, 2009, 13 (2) : 107–117.
- [11] ENGELKING L R. Gluconeogenesis [M] // ENGELKING L R. Textbook of veterinary physiological chemistry. 3rd ed. Boston: Academic Press, 2015: 225–230.
- [12] NEEL J P, PRIGGE E C, TOWNSEND E C. Influence of moisture content of forage on ruminal functional specific gravity and passage of digesta [J]. *Journal of Animal Science*, 1995, 73 (10) : 3094–3102.
- [13] GARTON G A, LOUGH A K, VIOQUE E. Glyceride hydrolysis and glycerol fermentation by sheep rumen contents [J]. *Journal of General Microbiology*, 1961, 25 (2) : 215–225.
- [14] TRABUE S, SCOGGIN K, TJANDRAKUSUMA S, et al. Ruminal fermentation of propylene glycol and glycerol [J]. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2007, 55 (17) : 7043–7051.
- [15] RÉMOND B, SOUDAY E, JOUANY J P. *In vitro* and *in vivo* fermentation of glycerol by rumen microbes [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 1993, 41 (2) : 121–132.
- [16] SÜDEKUM K H. Co-products from biodiesel production [M] // GARNSWORTHY P C, WISEMAN J. Recent advances in animal nutrition. Nottingham: Nottingham University Press, 2007: 201–219.
- [17] MONTELL E, LERÍN C, NEWGARD C B, et al. Effects of modulation of glycerol kinase expression on lipid and carbohydrate metabolism in human muscle cells [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2002, 277 (4) : 2682–2686.
- [18] PORCU C, MANCA C, CABIDDU A, et al. Effects of short-term administration of a glucogenic mixture at mating on feed intake, metabolism, milk yield and reproductive performance of lactating dairy ewes [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2018, 243: 10–21.
- [19] KIJORA C, BERGNER H, GÖTZ K P, et al. Research note: investigation on the metabolism of glycerol in the rumen of bulls [J]. *Archiv für Tierernährung*, 1998, 51 (4) : 341–348.
- [20] KRISTENSEN N B, RAUN B M L. Ruminal fermentation, portal absorption, and hepatic metabolism of glycerol infused into the rumen of lactating dairy cows [M] // ORTIGUES-MARTY I, MIRAUX N, BRAND-WILLIAMS W. Energy and protein metabolism and nutrition. The Netherlands: Wageningen Academic Publishers, 2007: 355–356.
- [21] STEWART C S, FLINT H J, BRYANT M P. The rumen bacteria [M] // HOBSON P N, STEWART C S. The rumen microbial ecosystem. Dordrecht: Springer, 1997: 10–72.
- [22] WOLIN M J, MILLER T L, STEWART C S. Microbe-microbe interactions [M] // HOBSON P N, STEWART C S. The Rumen microbial ecosystem. Dordrecht: Springer, 1997: 467–491.
- [23] HOBSON P N, MANN S O. The isolation of glycerol-fermenting and lipolytic bacteria from the rumen of the sheep [J]. *Journal of General Microbiology*, 1961, 25 (2) : 227–240.
- [24] LEE S Y, LEE S M, CHO Y B, et al. Glycerol as a feed supplement for ruminants: *in vitro* fermentation characteristics and methane production [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2011, 166/167: 269–274.
- [25] BOYD J, BERNARD J K, WEST J W. Effects of feeding different amounts of supplemental glycerol on ruminal environment and digestibility of lactating dairy cows [J]. *Journal of Dairy Science*, 2013, 96 (1) : 470–476.
- [26] WANG C, LIU Q, YANG W Z, et al. Effects of glycerol

- erol on lactation performance, energy balance and metabolites in early lactation Holstein dairy cows[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2009, 151(1/2): 12–20.
- [27] LINKE P L, DEFRAIN J M, HIPPEL A R, et al. Ruminant and plasma responses in dairy cows to drenching or feeding glycerol[J]. *Journal of Dairy Science*, 2004, 87(Suppl.): 343.
- [28] AVILA-STAGNO J, CHAVES A V, HE M L, et al. Effects of increasing concentrations of glycerol in concentrate diets on nutrient digestibility, methane emissions, growth, fatty acid profiles, and carcass traits of lambs[J]. *Journal of Animal Science*, 2013, 91(2): 829–837.
- [29] AVILA J S, CHAVES A V, HERNANDEZ-CALVA L M, et al. Effects of replacing barley grain in feedlot diets with increasing levels of glycerol on *in vitro* fermentation and methane production[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2011, 166/167: 265–268.
- [30] WANG C, LIU Q, HUO W J, et al. Effects of glycerol on rumen fermentation, urinary excretion of purine derivatives and feed digestibility in steers[J]. *Livestock Science*, 2009, 121(1): 15–20.
- [31] PAGGI R A, FAY J P, FERNÁNDEZ H M. Effect of short-chain acids and glycerol on the proteolytic activity of rumen fluid[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 1999, 78(3/4): 341–347.
- [32] KRUEGER N A, ANDERSON R C, TEDESCHI L O, et al. Evaluation of feeding glycerol on free-fatty acid production and fermentation kinetics of mixed ruminal microbes *in vitro*[J]. *Bioresource Technology*, 2010, 101(21): 8469–8472.
- [33] EDWARDS H D, ANDERSON R C, MILLER R K, et al. Glycerol inhibition of ruminal lipolysis *in vitro*[J]. *Journal of Dairy Science*, 2012, 95(9): 5176–5181.
- [34] ABO EL-NOR S, ABUGHAZALEH A A, POTU R B, et al. Effects of differing levels of glycerol on rumen fermentation and bacteria[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2010, 162(3/4): 99–105.
- [35] ROGER V, FONTY G, ANDRE C, et al. Effects of glycerol on the growth, adhesion, and cellulolytic activity of rumen cellulolytic bacteria and anaerobic fungi[J]. *Current Microbiology*, 1992, 25(4): 197–201.
- [36] EZEQUIEL J M B, SANCANARI J B D, NRTO O R M, et al. Effects of high concentrations of dietary crude glycerol on dairy cow productivity and milk quality[J]. *Journal of Dairy Science*, 2015, 98(11): 8009–8017.
- [37] DE ANDRADE G P, DE CARVALHO F F R, BATISTA Â M V, et al. Evaluation of crude glycerol as a partial substitute of corn grain in growing diets for lambs[J]. *Small Ruminant Research*, 2018, 165: 41–47.
- [38] SALEEM A M, ZANOUNY A I, SINGAR A M. Effect of glycerol supplementation during early lactation on milk yield, milk composition, nutrient digestibility and blood metabolites of dairy buffaloes[J]. *Animal*, 2018, 12(4): 757–763.
- [39] PIAO M Y, JUNG D J S, KANG H J, et al. Effects of dietary glycerol inclusion on growth performance, carcass and meat quality characteristics, glycogen content, and meat volatile compounds in Korean cattle steers[J]. *Animal Bioscience*, 2020, doi: 10.5713/ajas.20.0186.
- [40] PARSONS G L, SHELOR M K, DROUILLARD J S. Performance and carcass traits of finishing heifers fed crude glycerol[J]. *Journal of Animal Science*, 2009, 87(2): 653–657.
- [41] HALES K E, KRAICH K J, BONDURANT R G, et al. Effects of glycerol on receiving performance and health status of beef steers and nutrient digestibility and rumen fermentation characteristics of growing steers[J]. *Journal of Animal Science*, 2013, 91(9): 4277–4289.
- [42] PYATT A, DOANE P H, CECAVA M J. Effect of crude glycerol in finishing cattle diets[J]. *Journal of Animal Science*, 2007, 85(Suppl.1): 530.
- [43] THOMPSON J C, HE B B. Characterization of crude glycerol from biodiesel production from multiple feedstocks[J]. *Applied Engineering in Agriculture*, 2006, 22(2): 261–265.
- [44] SHIN J H, WANG D, KIM S C, et al. Effects of feeding crude glycerol on performance and ruminal kinetics of lactating Holstein cows fed corn silage-or cottonseed hull-based, low-fiber diets[J]. *Journal of Dairy Science*, 2012, 95(7): 4006–4016.
- [45] PAIVA P G, DEL-VALLE T A, JESUS E F, et al. Effects of crude glycerol on milk composition, nutrient digestibility and ruminal fermentation of dairy cows fed corn silage-based diets[J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2016, 212: 136–142.
- [46] ALLEN M S, BRADFORD B J, OBA M. Board-invited review: the hepatic oxidation theory of the control of feed intake and its application to ruminants[J].

- Journal of Animal Science, 2009, 87 (10): 3317 – 3334.
- [47] OGBORN K L. Effects of method of delivery of glycerol on performance and metabolism of dairy cows during the transition period [D]. Master's Thesis. Ithaca, NY: Cornell University, 2006.
- [48] ARIKO T, KASS M, HENNO M, et al. The effect of replacing barley with glycerol in the diet of dairy cows on rumen parameters and milk fatty acid profile [J]. Animal Feed Science and Technology, 2015, 209: 69–78.
- [49] CASTAGNINO P S, DALLANTONIA E E, FIORENTINI G, et al. Changes in ruminal fermentation and microbial population of feedlot Nellore cattle fed crude glycerin and virginiamycin [J]. Animal Feed Science and Technology, 2018, 242: 69–76.
- [50] EIRAS C E, MARQUES J D A, TORRECILHAS J A, et al. Glycerin levels in the diets for crossbred bulls finished in feed-lot: ingestive behavior, feeding and rumination efficiency [J]. Acta Scientiarum Animal Sciences, 2013, 35 (4): 411–416.
- [51] HALES K E, BONDURANT R G, LUEBBE M K, et al. Effects of crude glycerin in steam-flaked corn-based diets fed to growing feedlot cattle [J]. Journal of Animal Science, 2013, 91 (8): 3875–3880.
- [52] EGEA M, LINARES M B, GARRIDO M D, et al. Crude glycerine inclusion in Limousin bull diets: animal performance, carcass characteristics and meat quality [J]. Meat Science, 2014, 98 (4): 673–678.
- [53] SAN VITO E, LAGE J F, RIBEIRO A F, et al. Fatty acid profile, carcass and quality traits of meat from Nellore young bulls on pasture supplemented with crude glycerin [J]. Meat Science, 2015, 100: 17–23.
- [54] PRADO I N, CRUZ O T B, VALERO M V, et al. Effects of glycerin and essential oils (*Anacardium occidentale* and *Ricinus communis*) on the meat quality of crossbred bulls finished in a feedlot [J]. Animal Production Science, 2016, 56 (12): 2105–2114.
- [55] RAMOS M H, KERLEY M S. Effect of dietary crude glycerol level on ruminal fermentation in continuous culture and growth performance of beef calves [J]. Journal of Animal Science, 2012, 90 (3): 892–899.
- [56] PARKER A J, DOBSON G P, FITZPATRICK L A. Physiological and metabolic effects of prophylactic treatment with the osmolytes glycerol and betaine on *Bos indicus* steers during long duration transportation [J]. Journal of Animal Science, 2007, 85 (11): 2916–2923.
- [57] WEISS C P, GENTRY W W, COLE N A, et al. Effects of feeding condensed distiller's solubles and crude glycerin alone or in combination on finishing beef cattle performance, carcass characteristics, and *in vitro* fermentation [J]. Journal of Animal Science, 2017, 95 (2): 922–929.
- [58] LADEIRA M M, CARVALHO J R R, CHIZZOTTI M L, et al. Effect of increasing levels of glycerin on growth rate, carcass traits and liver gluconeogenesis in young bulls [J]. Animal Feed Science and Technology, 2016, 219: 241–248.
- [59] LAGE J F, BERCHIELLI T T, SAN VITO E, et al. Fatty acid profile, carcass and meat quality traits of young Nellore bulls fed crude glycerin replacing energy sources in the concentrate [J]. Meat Science, 2014, 96 (3): 1158–1164.
- [60] SAN VITO E, LAGE J F, MESSANA J D, et al. Performance and methane emissions of grazing Nellore bulls supplemented with crude glycerin [J]. Journal of Animal Science, 2016, 94 (11): 4728–4737.
- [61] VOLPI-LAGRECA G, DUCKETT S K. Supplementation of glycerol or fructose via drinking water to enhance marbling deposition and meat quality of finishing cattle [J]. Journal of Animal Science, 2016, 94 (2): 858–868.
- [62] WINTERHOLLER S J, HOJER N L, PRITCHARD R H, et al. The influence of glycerol supplementation during late gestation on beef cow performance and dietary digestibility [J]. Journal of Animal Science, 2011, 89: 360.
- [63] SCHRÖDER A, SÜDEKUM K H. Glycerol as a by-product of biodiesel production in Science [J]. Journal of Animal Science, 2008, 86: 392.
- [64] 王聪, 黄应祥, 刘强, 等. 丙三醇对牛瘤胃发酵、尿嘌呤衍生物、消化率、能量代谢及氮平衡的影响 [J]. 中国农业科学, 2009, 42 (2): 642–649.
- WANG C, HUANG Y X, LIU Q, et al. Effects of glycerol on rumen fermentation, urinary excretion of purine derivatives, digestibility, energy metabolism and nitrogen balance in Simmental steer [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2009, 42 (2): 642–649. (in Chinese)
- [65] DONKIN S S, KOSER S L, WHITE H M, et al. Feeding value of glycerol as a replacement for corn grain in rations fed to lactating dairy cows [J]. Journal of Dairy Science, 2009, 92 (10): 5111–5119.
- [66] ABUGHAZALEH A A, ABO EL-NOR S, IBRAHIM S A. The effect of replacing corn with glycerol on ru-

- minal bacteria in continuous culture fermenters [J]. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2011, 95(3):313–319.
- [67] DONKIN S S, DOANE P. Glycerol as a feed ingredient in dairy rations [M]//EASTRIDGE M L. *Proceedings of the 2007 Tri-State Dairy Nutrition Conference*. Fort Wayne: [s.n.], 2007:97–103.
- [68] DONKIN S S. Glycerol from biodiesel production; the new corn for dairy cattle [J]. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 2008, 37:280–286.
- [69] PRESTON R L. 2016 Feed composition tables [EB/OL]. [2020-12-01] <https://www.beefmagazine.com/sites/beefmagazine.com/files/2016-feed-composition-tables-beef-magazine.pdf>.
- [70] KHATTAB M S, EL-NOR S A H A, EL-SAYED H M A, et al. The effect of replacing corn with glycerol and fibrinolytic enzymes on the productive performance of lactating goats [J]. *International Journal of Dairy Science*, 2012, 7(4):95–102.
- [71] ANDERSON V L, ILSE B R. Effect of glycerol level in feedlot finishing diets on animal performance [M]. [S.l.]: NDSU Carrington Research Extension Center, 2008.
- [72] ALMEIDA M T C, EZEQUIEL J M B, PASCHOALOTO J R, et al. Rumen and liver measurements of lambs fed with high inclusions of crude glycerol in adaptation and finishing period of feedlot [J]. *Small Ruminant Research*, 2018, 167:1–5.
- [73] GORKA P, KOWALSKI Z M, PIETRZAK P, et al. Effect of sodium butyrate supplementation in milk replacer and starter diet on rumen development in calves [J]. *Journal of Physiology and Pharmacology*, 2009, 60(Suppl.3):47–53.
- [74] OMAZIC A W, TRÄVEN M, ROOS S, et al. Oral rehydration solution with glycerol to dairy calves; effects on fluid balance, metabolism, and intestinal microbiota [J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A: Animal Science*, 2013, 63(1):47–56.
- [75] INGVARTSEN K L, ANDERSEN J B. Integration of metabolism and intake regulation; a review focusing on periparturient animals [J]. *Journal of Dairy Science*, 2000, 83(7):1573–1597.
- [76] DEFRAIN J M, HIPPEL A R, KALSCHUR K F, et al. Feeding glycerol to transition dairy cows; effects on blood metabolites and lactation performance [J]. *Journal of Dairy Science*, 2004, 87(12):4195–4206.
- [77] GOFF J, HORST R. Oral glycerol as an aid in the treatment of ketosis/fatty liver complex [J]. *Journal of Dairy Science*, 2001, 84(Suppl.1):153.
- [78] FISHER L J, ERFLE J D, SAUER F D. Preliminary evaluation of the addition of glucogenic materials to the rations of lactating cows [J]. *Canadian Journal of Animal Science*, 1971, 51(3):721–727.
- [79] JOHNSON R B. The treatment of ketosis with glycerol and propylene glycol [J]. *Cornell Veterinarian*, 1954, 44(1):6–21.
- [80] SCHRÖDER A, SÜDEKUM K H. Glycerol as a by-product of biodiesel production in diets for ruminants [M]//WRATTEN N, SALISBURY P A. *New horizons for an old crop*. Canberra: International Rapeseed Congress, 1999:241.
- [81] BAJRAMAJ D L, CURTIS R V, KIM J J M, et al. Addition of glycerol to lactating cow diets stimulates dry matter intake and milk protein yield to a greater extent than addition of corn grain [J]. *Journal of Dairy Science*, 2017, 100(8):6139–6150.
- [82] CHUNG Y H, RICO D E, MARTINEZ C M, et al. Effects of feeding dry glycerin to early postpartum Holstein dairy cows on lactational performance and metabolic profiles [J]. *Journal of Dairy Science*, 2007, 90(12):5682–5691.
- [83] LIU J, YE G, ZHOU Y, et al. Feeding glycerol-enriched yeast culture improves performance, energy status, and heat shock protein gene expression of lactating Holstein cows under heat stress [J]. *Journal of Animal Science*, 2014, 92(6):2494–2502.
- [84] KASS M, ARIKO T, SAMARÛTEL J, et al. Long-term oral drenching of crude glycerol to primiparous dairy cows in early lactation [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2013, 184(1/2/3/4):58–66.
- [85] LOMANDER H, FRÖSSLING J, INGVARTSEN K L, et al. Supplemental feeding with glycerol or propylene glycol of dairy cows in early lactation-effects on metabolic status, body condition, and milk yield [J]. *Journal of Dairy Science*, 2012, 95(5):2397–2408.
- [86] OMAZIC A W. Glycerol supplementation in dairy cows and calves [D]. Ph.D. Thesis. Uppsala: Sveriges Lantbruksuniv, Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, 2013:83.
- [87] SUNNY N E, BEQUETTE B J. Glycerol is a major substrate for glucose, glycogen, and nonessential amino acid synthesis in late-term chicken embryos [J]. *Journal of Animal Science*, 2011, 89(12):3945–3953.

- [88] VAN CLEEF E H C B, D'ÂUREA A P, FAVARO V R, et al. Effects of dietary inclusion of high concentrations of crude glycerin on meat quality and fatty acid profile of feedlot fed Nellore bulls [J]. PLoS One, 2017, 12(6): e0179830.
- [89] BUTTREY E K, LUEBBE M K, MCCOLLUM III F

T, et al. Effects of glycerin concentration in steam-flaked corn-based diets with supplemental yellow grease on performance and carcass characteristics of finishing beef steers [J]. Journal of Animal Science, 2015, 93(7): 3698–3703.

Application of Glycerol in Ruminant Production

PIAO Minyu DIAO Qiyu TU Yan*

(Institute of Feed Research, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: With the advent of a large number of biofuel by-products, people are increasingly interested in producing biodiesel as a bio-renewable fuel. Glycerin, also known as glycerol, is a by-product produced in the process of biodiesel. It is a colorless and flavorless syrup-like liquid, but it tastes sweet and has a high solubility index in water. In addition, glycerol is an important substrate for the synthesis of triglycerides and phospholipids in liver and adipose tissue, and also can participate in gluconeogenesis and glycolysis pathway for glucose metabolism, thus increasing blood glucose content and reducing ketone body content. In recent years, a large number of experiments used low level of glycerol as a supplement to improve energy balance and hepatic glycolysis for dairy cows in transient period in order to alleviate ketosis. However, when the level of glycerol supplement is too high, the ruminal contents of propionic acid and butyric acid would be increased, which could cause rumen metabolic acidosis. This review summarized the feasibility of glycerin as a precursor of gluconeogenesis to replace some portions of energy source in diets according to the effect of glycerin in feed on growth performance, nutrient metabolism, rumen fermentation and carcass traits of ruminants. [*Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2021, 33(7): 3608-3621]

Key words: glycerol; ruminant; energy feed ingredient; glucose metabolism

* Corresponding author, professor, E-mail: tuyan@caas.cn