

调味剂对动物嗅觉、味觉、肠道功能的调控研究进展

王旭东¹, 邵丽霞¹, 唐仁龙¹, 代正阳¹, 茅慧玲¹, 汪海峰^{1,2}, 王翀^{1*}, 华卫东^{3*}

(1. 浙江农林大学动物科技学院, 动物营养研究所, 浙江杭州 311300; 2. 浙江大学新农村发展研究院, 动物科学学院, 浙江杭州 310058; 3. 浙江省农业科学院畜牧兽医研究所, 浙江杭州 310021)

摘要: 饲料的适口性是动物对饲料的气味及口感等的综合感知, 在一定程度上影响动物的采食量, 而动物的采食量与生产性能有较高的正相关。气味的感知主要源于鼻腔内嗅觉神经的突起, 口感的感知主要由口腔内的味觉受体来完成, 主要味觉受体包括甜味受体、鲜味受体和苦味受体等。食物进入胃肠道后, 胃肠道上的味觉受体感应程度可影响并调节动物对食物的吸收率和采食行为。本文主要介绍了近年来有关鼻腔的嗅觉受体、口腔内的味觉受体和胃肠道内味觉受体和信号传递等相关研究, 并就调味剂在动物生产上的应用进行综述, 为调味剂的应用及相关研究提供一定借鉴。

关键词: 嗅觉; 味觉; 调味剂; 胃肠道

中图分类号: S816

文献标识码: A

DOI 编号: 10.19556/j.0258-7033.2018-02-015

调味剂是能够改善饲料适口性、促进消化液分泌、增加动物食欲的一类添加剂, 饲料调味剂的工业化生产和应用已有七十多年历史。随着对动物嗅觉、味觉研究的不断深入, 人们认识到动物通过嗅觉和味觉综合判断对食物的喜好, 因此饲料调味剂渐渐融合了香与味 2 方面因素。调味剂按风味物质的来源分为天然调味剂和人工合成调味剂。天然调味剂主要包括植物的种子、花瓣、叶子等, 或经简单加工或提取产物, 如茴香、茴香油、橙子皮等。人工合成调味剂主要是经过化学反应等加工过程, 如氨基酸、醇类等。调味剂按饲喂动物的不同又可以分为猪用、鸡用、牛用等调味剂。常见的猪用调味剂有甘草、香兰、橙子皮、糖等物质; 鸡对糖水有偏爱性; 牛的调味剂主要以青草型和奶香型为主, 如柠檬酸、草香醛、乳糖等。近年来研究表明, 动物对食物的喜好

不仅与口腔和鼻腔的嗅觉及味觉的感官有关, 也与胃肠道内味觉受体有一定关系, 肠道释放的相关食欲激素会影响动物的采食, 因此动物是否采食是嗅觉、味觉、肠道功能的综合感知。随着调味剂对胃肠道内的味觉受体功能性调节机制的深入研究, 新型调味剂已是香、味、鲜的综合体, 并且具有调控胃肠道内味觉受体的功能。

1 嗅觉系统

1.1 嗅觉机理 动物首先通过食物的色泽和气味诱导产生食欲, 香气等引起食欲的电子信号汇集至大脑皮层, 经处理后, 相关反馈信息调控动物做出反馈行为, 如加强唾液分泌、寻找以及采食等行为。气味是通过动物体的嗅觉与外界气体化学感知的结果, 根据气体流经途径的不同, 嗅觉分为正鼻和鼻后 2 种。空气从鼻孔进入, 花香、饲料等谷物香味和猎物气味等都属于正鼻; 经口腔咀嚼食物后散发出的气味上行到咽喉为鼻后。动物能分辨出各种不同气味的气体主要是气体进入鼻腔后, 部分气体溶解于鼻腔分泌物中, 此时嗅觉神经元上的独特表面突起——嗅觉感受器 (OR) 与溶解于鼻腔分泌物中的气体分子结合, 这种结合可以是多对一或一对多的形式^[1]。OR 与配体 (挥发性气味分子) 识别后, 嗅觉

收稿日期: 2017-08-25; 修回日期: 2017-10-30

资助项目: 农业部公益性行业 (农业) 科研专项经费 (201303143); 杨胜先生门生社群项目 (B2016017、C2016042)

作者简介: 王旭东 (1975-), 男, 硕士, 主要从事动物营养研究, E-mail: 1449696139@qq.com

* 通讯作者: 王翀, 教授, E-mail: wangcong992@163.com; 华卫东, 研究员, E-mail: huaweidong@sohu.com

细胞内的G蛋白被活化,进而激活腺苷酸环化酶(AC),在AC作用下ATP变为环腺苷酸(cAMP),cAMP的大量生成打开了膜上的通道,钙等离子内流,进而产生电位,神经纤维把气味相关的信息汇集传导至嗅觉大脑皮层^[2]。小分子的气味分子与大分子的气味分子在哺乳动物的嗅觉系统中是分开独立传导至杏仁中枢神经的,在杏仁中枢神经经过汇集、处理后再传至下丘脑,进而调控动物的采食行为^[3]。

1.2 嗅觉的印记性 嗅觉在动物觅食、繁殖以及御敌等方面起到了重要作用,如使动物远离被捕食的危险并减少吸入有毒气体或采食有害食物。猪嗅觉灵敏,在仔猪出生以前,母体气味已传递给胎中的小猪;仔猪出生后,可运用嗅觉辨别母猪乳头的方位;母猪也通过嗅觉来分辨是否为其仔猪。相似的事情也发生在人类上,当母亲食用含有大蒜气味的食物时,可以在母体羊水中检测出大蒜气味分子,而胎儿通过胎盘对羊水的吸收,含有大蒜气味的分子进入胎儿体内^[4]。母猪羊水中 α -1酸性糖蛋白(GAP)和气味结合蛋白(OBP)与气味运载有关,证实了母猪采食饲料的气味可以传递仔猪^[5]。在咀嚼食物时,嗅觉可以分辨食物中挥发性物质,从而形成食物的特有气味。动物对没有采食过的食物表现出好奇性,经多次接触后,试探性地采食,大脑对食物的气味进行一定记忆,储存食物是否可食、气味状况等相关信息。动物偏食性的选择不仅取决于食物气味、口感,还与采食这种食物的经历有关。如猪饲料中加苯酸苄铵酰胺的试验验证了食物选择与采食经历有关;小鸡孵化过程中,蛋壳上涂抹草莓味液体,会使4日龄幼雏喜欢草莓味的饮用水^[6]。怀孕母亲多吃胡萝卜会使6月龄婴儿对胡萝卜气味的食物的喜爱性明显提高^[7]。对于来自母体的气味的偏爱是如何确立,大部分机制还不清楚,可能是重复接触同一种气味,使得该种气味变得熟悉而更易被接受,也可能是化学感应系统在出生前受到影响,提高了出生后的接触反应^[8]。

2 味觉系统

2.1 味觉机理 味觉是动物在自然界里进化的产物,它可以很好地确定食物是否有毒以及是否可食用,如有毒的食物大多与苦味有关。对食物咀嚼的力度也是食物适口性的重要组成部分,咀嚼可以使食物的小颗粒更好地溶于唾液,与口腔内的味蕾接触,从而对食物产生味觉。

味觉包括对酸、甜、苦、咸、鲜及其混合的味道感觉,是通过味觉系统中的味觉受体(TR)感受。每个味觉细胞仅有1个TR族群,大约50~120个味觉细胞组成1个味蕾,每个味蕾基本可以辨别不同的味道。味蕾的形状为叶状、环状和蘑菇状,蘑菇状主要分布在舌尖,叶状味蕾主要在舌头两侧、背面,咽喉处主要为环状味蕾。不同TR的信号传导、生理调节、基因表达等都有所不同。

2.2 甜味受体 因甜味物质不同,甜味分子与甜味受体的结合区域和传导路径都有所不同,如蔗糖等非蛋白甜味剂在甜味受体的捕蝇器模块(Venus Flytrap Module)结合,而蛋白甜味剂在半胱氨酸富集区结合^[9]。蔗糖等大多数天然物质的甜味分子与受体结合,G蛋白的 α 传导蛋白被激活,激活AC,AC促使cAMP生成,使 Ca^{2+} 经CNMP门控通道内流,或导致蛋白酶A被cAMP激活,引起 K^{+} 通道的磷酸化,进而通道被关闭,引起膜质去极化,去极化产生的电位差使 Ca^{2+} 通道开启, Ca^{2+} 流入细胞内,甜味受体细胞被活化^[10]。人工甜味剂分子和甜味受体结合后,G蛋白偶联蛋白的 β 、 γ 亚基促使磷脂酶 $\text{PLC}\beta 2$ 水解二磷酸为三磷酸肌醇/二酯酰甘油(IP_3/DAG),引起细胞内 Ca^{2+} 的储存库膜上的通道打开, Ca^{2+} 被释放,细胞内 Ca^{2+} 浓度上升,开启了瞬时受体电位阳离子通道5(TRPM5), Na^{+} 流入细胞,膜去极化^[11]。TRPM5是甜味、苦味及鲜味共同的下游信号传导通路。胰岛 β 细胞上也有TRPM5表达,说明TRPM5可能与胰岛素的释放和作用也有关^[12]。ATP在细胞去极化后通过pannexin 1半通道流出^[13],进而P2X激活转入味觉神经^[14]。

2.3 鲜味受体 鲜味是一些氨基酸和谷氨酸(MSG)与味觉受体(TR)或受体mGluR结合,经细胞内的化学反应变为电信号,电信号传至经孤束核神经后再传至大脑皮质上的味觉感应区进行处理结果。食物中的谷氨酸钠及类似物质等鲜味分子在mGluR1或mGluR4受体上的位点结合后,启动 α -传导蛋白,进而刺激了磷酸二酯酶,使 Ca^{2+} 得以释放,并使膜去极化,电信号的神经传导得以进行^[15]。另外,如果此时游离的鲜味分子恰好落入由TR组成的钳口状中并与TR受体位点结合后,磷脂酰酯醇的信号通路打开,进而磷脂酶被激活,在酶催化作用下的产物促使细胞释放储存的 Ca^{2+} , Ca^{2+} 数量增多。 Ca^{2+} 浓度升高使TRPM5及时开启, Na^{+} 流

入细胞内, 进而引起神经体 ATP 释放和鲜味信号的传导^[16]。在生产实践中鲜味受体受环境温度和营养因子双重调控。

2.4 苦味受体 苦味在生物进化中非常重要, 苦味可以引起动物对有害物质的拒食。如植物为了防止被动物采食而分泌出有毒物质, 而有毒物质多伴有苦味。G 蛋白偶联受体 (GPGR) 包含苦味受体 (T2R)。如硫代葡萄糖苷、苯硫脲、大豆异黄酮、生物碱中的奎宁等苦味分子与细胞质外 T2R 的部分结合后, 信息沿着 T2R 穿过细胞质进入胞内, 此时细胞内的 G 蛋白家族中的 α -传导蛋白和 α -味蛋白被激活, 进而启动磷酸二酯酶, 降低细胞内的环核苷酸, 环核苷酸降低导致细胞内 Ca^{2+} 的增加, 进而启动细胞膜去极化, 苦味信号由鼓索神经传至脑。另外, 与此平行的一种路线是 G 蛋白家族中的 β 、 γ 蛋白在苦味分子与 T2R 偶联后被激活。它又激活了三磷酸 (IP₃) 的催化酶 (β 2), IP₃ 在酶的催化下增加了细胞内 Ca^{2+} 的浓度, T2R 去极化, 苦味神经信号释放^[17-18]。上述 2 条信号传递路线中, 细胞内 Ca^{2+} 的增加主要来源于细胞内 Ca^{2+} 储存库的释放和细胞外 Ca^{2+} 的流入^[19]。

2.5 咸味受体 已知咸味受体主要有 ENaC 和 TRPV1, 其中 ENaC 是感受由阿米洛利带来的咸味^[20]。ENaC 由 α 、 β 和 γ 3 个亚基组成, 主要分布在菌状味蕾中^[21]。TRPV1 是对阿米洛利以外的咸味物质感应表达, 主要存在于三叉神经节和背根神经节中。

3 肠道调控功能

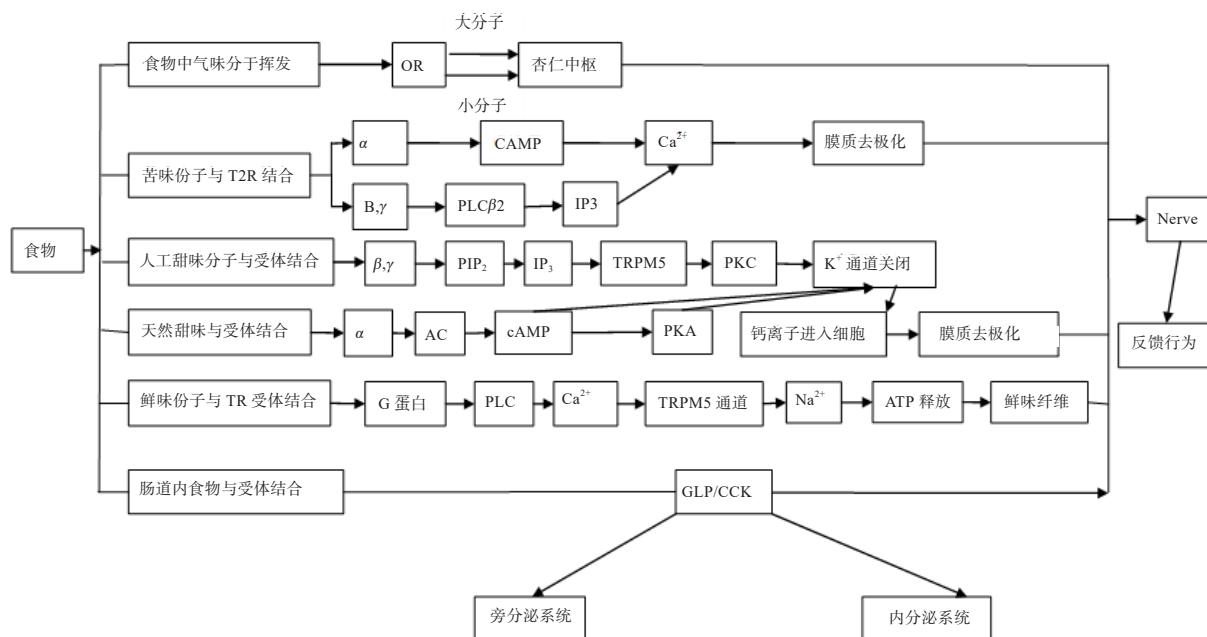
除嗅觉和味觉途径外, 新型调味剂又增加了胃肠道调节功能。胃肠道内味觉的感受体类型和功能与胃、肠等消化吸收功能密切相关。如鲜味受体 T1R1 或 T1R3 广泛分布于肠道的 K、I、L 细胞, 肠道的 K、L 细胞表面有甜味受体 T1R2、T1R3。苦味受体 T2R 在肠道中也有表达, 当苯基硫脲等苦味分子与 T2R 结合, 相应的信号传递会被激活^[22]。同时, 调味剂的信号传导还受饲料水平的影响, 如饲喂高脂肪日粮数周后, 小鼠的 L 细胞显著减少, 胰高血糖素样肽 -1 分泌量明显降低^[23]。胰高血糖素样肽 -1 可以降低血糖增加胰岛素分泌, 从而可以在一定程度上增加采食量。肠道内的味觉受体功能与口腔内味觉细胞相似, 鲜味受体、甜味受体、苦味受体等与肠道内容物结合后产生相关信号, 促使肠道内分

泌系统分泌不同肠道分泌物, 作用于神经系统或经血液运输到要控制的靶器官或通过旁分泌的形式刺激周围细胞促进相关调控, 如控制肠道的营养吸收、物质代谢及肠道蠕动等活动^[24]。胃肠道内受体信号传递途径与口腔中受体传递有着类似的途径, 如甜味受体与味分子结合后抑制 K^{+} 通道, K^{+} 浓度升高, 促进胰高血糖素样肽 -1 (GLP-1) 分泌^[25]。一磷酸腺苷激活蛋白激酶 (AMPK) 可以感知细胞情况, 并调节能量代谢平衡, α -酮戊二酸 (AKG) 通过 AMPK 调节脂多糖 (LPS) 应激, 保护肠黏膜^[26]。动物的采食量受非常复杂的信号产生、传导、处理、反馈等控制, 这些遍布全身特别是消化道内的神经信息和激素控制着动物机体的能量平衡, 当动物饱腹感增加时, 食欲素、神经肽 Y 等分泌减少, 而食物控制因子包括瘦素、尿皮质素 (Urocortin) 等水平增加^[27-28]。

胃肠道内味觉分子与机体受体结合后的信号传导, 有些机理尚不清楚, 如鲜味分子 T1R3/T1R 对肠道中氨基酸的感应尚不明晰。目前, 肠道内信号传导、受体之间的协调机制、口腔和鼻腔中的受体、信号通路及肠道中的信号传导、受体之间的协调关系等研究较少。已知受体及信号通路见图 1。

4 调味剂对嗅觉、味觉、肠道功能的调控

4.1 调味剂对嗅觉的调控 动物嗅觉的灵敏性由基因决定, 哺乳动物的嗅觉灵敏度与功能性 OR 基因在基因组中所占比例呈正相关^[29], 嗅觉上皮表面积及嗅觉细胞和气味分子的亲和力也有一定关系^[30]。动物可以通过饲料散发到空气中的气味, 在较远的距离就能辨别食物的方位, 并分辨出对食物的喜好。张辉浩等^[31]运用风洞原理在距桑蚕相同距离的圆周上放置不同挥发性气味的植物, 证明了动物是利用嗅觉辨别食物方位。王安等^[32]在对半滑舌鳎试验中, 活饵料放入视觉组中的食槽, 无论如何移动饵料槽或震动饵料槽中饵料, 视觉组与对照组都趴在池底无反应, 说明半滑舌鳎的视觉对采食几乎没有作用, 随后放置不同氨基酸, 对照组不放, 结果显示对不同氨基酸的反应时间、反应程度、持续时间存在明显差异, 对照组则安静地趴着, 没有任何反应。以上 2 个试验说明嗅觉在动物的采食中具有辨别方位和诱食作用。同样的结果也发生在反刍动物试验中, 在奶牛饲料中添加调味剂^[33]、在中药散剂中添加香味剂^[34]都可明显提高奶牛的采食量。在奶牛饲料中添加草香型、



OR 为气味分子受体, α 为 α 亚基, β 为 β 亚基, γ 为 γ 亚基, cAMP 为环腺苷酸, PLC β_2 为磷脂酶, PLC 为磷脂酶 C, IP $_3$ 为三磷酸, TRPM5 为瞬时受体电位离子通道蛋白 M5 型, PIP $_2$ 为二磷酸磷脂酰肌醇, PKC 为蛋白肌酶 C, AC 为腺苷酸环化酶, DAG 为二酰甘油, PDE 为磷酸二酯, CCK 为胆囊收缩素, GLP 为胰高血糖素样肽, Nerve 为神经系统

图 1 嗅觉、味觉感应 [16,28]

蔗糖型、果香型香味剂, 其中草香型和蔗糖型可显著提高产前奶牛采食量 [33], 可能奶牛尚是胎牛时就已经从母亲子宫的羊水中接触过青草味, 出生后由于气味的印记原因熟悉青草的气与味, 而更容易采食此种味道饲料。

4.2 调味剂对味觉的调控 味觉的产生不仅与味受体有关, 同时味觉区酶的催化作用与味蕾中酶的活性都息息相关。在酶的催化作用下, 产生 ATP, 改变了离子浓度, 进而产生动作电位, 由化学信号变为电信号, 从神经系统传输到脑的味觉区, 调控采食行为 [1]。早期的甜食经历影响老年时期的甜食偏好, 说明了味觉的记忆性和饮食的偏好及味觉系统调控采食行为的重要性 [35]。另外, TRPM5 是甜味、苦味及鲜味共同的下游信号传导通路, 在饲料中添加蔗糖, 可能更多的甜味分子占用了 TRPM5 通道, 进而减少了饲料中的苦味分子通过此通道传导信号的机会, 使饲料更加适口, 易于采食 [33]。吕继蓉等 [36] 研究发现, 添加香味剂组比对照组采食时间短, 与饲喂同一头牛不同风味日粮的结果相似。这可能是香味剂引起动物的食欲, 进而加快了采食速度。李方方等 [37] 试验结果显示, 饲料中添加香糖和香鲜复合调味剂可以改善断奶仔猪的生长性能与消化率。试验用香味提取物加糖精钠、鲜味组合物等先对动物进行嗅觉

诱导采食, 再通过动物喜爱的味觉增加采食量。

4.3 调味剂对肠道的调控 肠道中激素的释放与机体的营养水平、食物的吸收有关, 调节食欲的激素可以分为食欲减退激素(胰高血糖素样肽、胆囊收缩素)和胃饥饿素 2 类, 对短期食品摄入发挥重要的调节作用 [38], 其中胃饥饿素的分泌与食品的卡值和营养组成有关 [39], 食物中的营养成分(甜味、苦味、氨基酸鲜味等)通过一些细胞(内分泌细胞、刷状缘细胞、肠上皮细胞)转运、调节, 并与不同的 G 蛋白偶联, 从而导致消化道多种肽的释放, 直接在细胞间进行通讯, 或者间接地通过脑等神经系统控制摄食。祁生旺等 [34] 比较干喂、湿喂、调整精料比例的 3 种方法, 调整精料法效果明显, 这可能是日粮的高精料使肠道中的 L 细胞减少, 进而影响到香味剂的效果。Villalba 等 [40] 试验发现, 在肉羊饲料中添加苦味或鲜味的调味剂可提高肉羊的采食量, 但添加甜味剂效果不明显, 添加苦味、甜味、鲜味的混合调味剂可显著增加采食量、生长性能, 并提高瘦蛋白和 IGF-1, 从而帮助动物更好地适应新的饲料。这可能与香味剂中的载体或抗氧化剂有关, 其影响到香味剂中香味分子与受体的结合或信号传导, 食物在肠道中转换成的氨基酸, 如亮氨酸、甘氨酸等小分子或离子可能干扰

了苦味分子与受体的结合或抢占了 T2R 位点,使苦味程度降低,另外多种味道的混合也可不同程度地降低单种味道的程度,如苦味。

也有试验显示,调味剂的作用效果并不显著,这可能受动物品种、环境、使用方法等因素的影响。黄虎平等^[41]研究发现,添加亚麻油香精和玉米香精对产奶量的提高无显著影响。吴亚琪等^[42]研究显示,添加香味剂组母牛犊的采食量呈现快速上涨后又迅速回调的趋势,整个试验期的采食量较对照组提高 28.9%,但差异不显著。因此,香味剂的香型、香味剂中的抗氧化成分、香味剂的载体、香味剂中的调味部分、日粮的组成及香味剂的用量等多种情况都可导致试验结果的不同。另外,动物品种、地理环境、环境温度及动物健康状况等也可能是影响因素。动物在胚胎和幼龄时的采食气味也会对今后的采食偏好产生影响。因此,关于调味剂在不同动物上的使用方法仍需进行深入的研究。

5 小结

新型调味剂已是嗅觉、味觉和肠道功能调控的有机结合。由调味剂产生的综合感知决定了动物是否持续采食、采食多少以及采食速度。鼻、口腔和肠道内的味受体通过与味分子的结合,启动下游信号通路,分泌不同激素,如肾上腺素、催乳素和胰高血糖素等进行反馈调控采食,并由肠道内的交感神经和迷走神经将信息上传至中枢神经,调控采食行为及其他生理活动。多数调味剂相关的研究取得了良好效果,不同动物针对不同味分子的受体,因此,部分效果不明显可能受动物品种、环境、使用方法等的影响。随着肠道味觉机理研究的深入,结合嗅觉、味觉和肠道功能调控将是新型调味剂的发展方向。而鼻、口腔、胃肠道内受体之间的协调机理尚不明确。因此,对鼻、口腔、肠道内的味受体深入研究,将有助提高动物采食量及营养吸收率。

参考文献:

- [1] 轩俊丽,张莉,杜立新. 嗅觉与味觉对动物采食作用研究进展[J]. 中国畜牧兽医, 2015, 42(12): 3231-3238.
- [2] Buck L B. Unraveling the Sense of Smell (Nobel Lecture)[J]. *Angew Chem*, 2005, 44(38): 6128-6140.
- [3] 任宝军,邵发道. 哺乳类两大嗅觉系统功能的研究进展[J]. *动物学杂志*, 2005, 40(6): 129-136.
- [4] Varendi H, Porter R H, Winberg J. Attractiveness of amniotic fluid odor: evidence of prenatal olfactory learning[J]. *Acta Paediatr*, 1996, 85 (10): 1223-1227.
- [5] 张鑫,李方方,朱宇旌,等. 产前和产后香味剂印迹训练对仔猪断奶后采食偏好的影响及其机理[J]. *动物营养学报*, 2015, 27(6): 1659-1664.
- [6] Sneddon H, Hadden R, Hepper P G. Chemosensory learning in the chicken embryo[J]. *Physiol Behav*, 1998, 64(2): 133-139.
- [7] Mennella J A, Jagnow C P, Beauchamp G K. Prenatal and postnatal flavor learning by human infants[J]. *Pediatrics*, 2001, 107(6): 88.
- [8] Hepper P G, Wells D L. Perinatal olfactory learning in the domestic dog[J]. *Chem Senses*, 2006, 72(3): 207-212.
- [9] Cai H, Daimon C M, Cong W N, et al. Longitudinal analysis of calorie restriction on rat taste bud morphology and expression of sweet taste modulators[J]. *J Gerontol A Biol Sci Med Sci*, 2014, 69(5): 532-544.
- [10] 晏家友,贾刚,王康宁. 饲用甜味剂影响动物采食的研究概况[J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2009(19): 19-20.
- [11] 李振远,李方方,张勇,等. 甜味受体的营养研究进展及其基因表达调控[J]. *养猪*, 2017(1): 25-29.
- [12] 刘聪. 味觉受体信号传导家族系列基因 -Tas1r2, Tas1r3 及 TRPM5 基因多型性与 2 型糖尿病的关系[D]. 沈阳: 中国医科大学, 2004: 47.
- [13] Huang Y J, Maruyama Y, Dvoryanchikov G, et al. The role of pannexin 1 hemichannels in ATP Release and cell-cell communication in mouse taste buds[J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2007, 104(15): 6436-6441.
- [14] Kataoka S, Toyono T, Seta Y, et al. Expression of ATP-gated P2X3 receptors in rat gustatory papillae and taste buds[J]. *Arch Histol Cytol*, 2006, 69(4): 281-288.
- [15] Kinnamon S C. Umami taste transduction mechanisms[J]. *Am J Clin Nutr*, 2009, 90: 753s-755s.
- [16] 王晶,张勇,黄铁军. 动物鲜味受体的研究进展及其基因表达调控[J]. *动物营养学报*, 2016, 28(9): 2702-2708.
- [17] 曹英东,李方方,张勇,等. 苦味受体的生物学特征、信号转导机制及苦味剂和苦味抑制剂对苦味受体的影响[J]. *动物营养学报*, 2017, 27(3): 769-775.
- [18] Margolskee R F. Molecular mechanisms of taste transduction[J]. *Pure Appl Chem*, 2002, 74(7): 1125-1133.
- [19] Narukawa M, Mori T, Hayashi Y. Umami changes intracellular Ca²⁺ levels using intracellular and extracellular sources in mouse taste receptor cells[J]. *Biosci Biotech Bioch*, 2006, 70(11): 2613-2619.
- [20] Kretz O, Barbry P, Bock R, et al. Differential expression of RNA and protein of the three pore-forming subunits of the amiloride-sensitive epithelial sodium channel in taste buds of the rat[J]. *J Histochem Cytochem*, 1999, 47(1): 51-64.
- [21] 陈大志,叶春,李萍. 味觉受体分子机制[J]. *生命的化学*, 2010, 30(5): 810-814.
- [22] Wu S V, Chen M C, Rozengurt E. Genomic organization, expression, and function of bitter taste receptors (T2R) in mouse and rat[J]. *Physiol Genomics*, 2005, 22(2): 139-149.
- [23] Richards P, Pais R, Habib A M, et al. High fat diet impairs the function of glucagon-like peptide-1 producing L-cells[J]. *Peptides*, 2016, 77: 21-27.

- [24] Efeyan A, Comb W C, Sabatini D M. Nutrient-sensing mechanisms and pathways[J]. *Nature*, 2015, 517(7534): 302-310.
- [25] 高侃, 慕春龙, 余凯凡, 等. 肠道内分泌与营养素感应系统[J]. *动物营养学报*, 2016, 28(6): 1633-1640.
- [26] Ladanyi M, Pao W. Lung adenocarcinoma: guiding EGFR-targeted therapy and beyond[J]. *Modern Pathol*, 2008, 21: S16-S22.
- [27] 何庆华, 李铁军, 苗晋峰, 等. 猪自由采食量调控[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2016: 117-127.
- [28] 朱晓莉, 谭支良. 哺乳动物消化道味觉受体和味觉感应研究进展[J]. *动物营养学报*, 2016, 28(12): 3721-3728.
- [29] Nei M, Niimura Y, Nozawa M. The evolution of animal chemosensory receptor gene repertoires: roles of chance and necessity[J]. *Nat Rev Genet*, 2008, 9(12): 951-963.
- [30] Goto T, Salpekar A, Monk M. Expression of a testis-specific member of the olfactory receptor gene family in human primordial germ cells[J]. *Mol Hum Reprod*, 2001, 7(6): 553-558.
- [31] 张辉洁, 孙乐娜, 杨承远, 等. 用四臂嗅觉仪观测家蚕对非桑科植物的选择行为[J]. *蚕业科学*, 2012, 38(1): 74-81.
- [32] 王新安, 马爱军, 庄志猛, 等. 半滑舌鳎(*Cynoglossus semilaevis*)摄食行为感觉作用的研究[J]. *海洋与湖沼*, 2006, 37(6): 555-560.
- [33] 穆淑琴, 李鹏, 李平, 等. 日粮中添加调味剂对围产期奶牛采食量、产后体重和体况评分的影响[J]. *中国奶牛*, 2011(20): 22-25.
- [34] 祁生旺, 苏建东, 赛音朝克图. 香味添加剂对中药散剂适口性影响的效果试验[J]. *中国奶牛*, 2011(2): 40-42.
- [35] 李伟丽, 陈梦玲, 李国梁, 等. 生后发育早期甜味经历影响老年甜味偏好[J]. *南京师大学报(自然科学版)*, 2013, 36(4): 100-106.
- [36] 吕继蓉, 赵华修, 喻麟, 等. 添加不同香味剂对奶牛生产性能的影响[J]. *饲料研究*, 2004(7): 33-35.
- [37] 李方方, 刘清梅, 张勇, 等. 新型香糖、香鲜及香甜复合调味剂在仔猪饲料中的应用效果研究[J]. *动物营养学报*, 2017, 29(3): 945-951.
- [38] Bewick G A. Bowels control brain: gut hormones and obesity[J]. *Biochem Med*, 2012, 22(3): 283-297.
- [39] Brennan I M, Luscombemarsh N D, Seimon R V, et al. Effects of fat, protein, and carbohydrate and protein load on appetite, plasma cholecystokinin, peptide YY, and ghrelin, and energy intake in lean and obese men[J]. *Am J Physiol Gastrointest Liver Physiol*, 2012, 303(1): G129-G140.
- [40] Villalba J J, Bach A, and Ipharraguerre I R. Feeding behavior and performance of lambs are influenced by flavor diversity[J]. *J Anim Sci*, 2011, 89: 2571-2581.
- [41] 黄虎平, 赵瑞峰, 王聪, 等. 添加不同诱食剂对奶牛采食和产奶量的影响[J]. *现代畜牧兽医*, 2008(5): 15-16.
- [42] 吴亚琪, 毕研亮, 王雅晶, 等. 乳香剂对荷斯坦母犊采食量、日增重和健康状况的影响[J]. *中国畜牧杂志*, 2015, 51(4): 71-75.

Research Progress on Transduction Pathway of Palatability Enhancers and Their Application

WANG Xu-dong¹, SHAO Li-xia¹, TANG Ren-long¹, DAI Zheng-yang¹, MAO Hui-ling^{1,2}, WANG Hai-feng^{1,2}, WANG Chong^{1*}, HUA Wei-dong^{3*}

(1. Institute of Animal Nutrition, College of Animal Science and Technology, Zhejiang A&F University, Zhejiang Hangzhou 311300, China; 2. New Rural Development Research Institute, College of Animal Science, Zhejiang University, Zhejiang Hangzhou 310058, China; 3. Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Zhejiang Hangzhou 310021, China)

Abstract: Palatability of animal feed, to a certain extent, affects feed intake, animal feeding behavior and growth or production efficiency. For animals the palatability of diet can be mainly affected by both smells and tastes of diet. Smell perception is achieved by the olfactory nerve prominence perception stems mainly from the nasal cavity (OR). Taste perception is completed through taste receptors in the mouth. This paper reviewed studies on smell relevant nasal olfactory receptors taste receptors in mouth and gastrointestinal tracts, the related mechanism of signal transmission as well as the application of palatability enhancers in ruminant animal production.

Keywords: Smell; Taste; Palatability enhancer; Gastrointestinal tract