

家禽营养

Jiaqin Yingyang

第3版

吕于明 主编



中國農業大學出版社

CHINA AGRICULTURAL UNIVERSITY PRESS

内容简介

家禽营养

第3版

冯于明 主编

中国农业大学出版社

内 容 简 介

《家禽营养》(第3版)在第2版(2004年9月出版)内容的基础上,全面更新和补充在过去10年里家禽营养学领域所取得的新理论、新知识和新技术,构建了家禽营养学更完善的理论知识体系,同时更突出强化了应用技术进展。新增的内容包括家禽采食量调节、消化道结构功能及营养调节、蛋鸭营养与饲料利用特点、饲料安全(霉菌毒素、转基因饲料)、饲料及饲料添加剂有效性和安全性评价技术规范、《中国鸡的饲养标准》(2004)以及《饲料原料目录》(2013)等。更新和补充的内容包括氨基酸代谢和小肽营养、微量元素与分子营养、营养代谢病机理、应激生理与营养调节、营养与免疫、营养需要与饲料效价评定方法及组学技术、非营养性饲料添加剂(植物提取物和酶制剂)等。本书是国内最新的也是唯一的系统介绍家禽营养学理论知识与技术体系的书籍,反映了国内外关于家禽营养学学科领域发展现状和趋势,内容的系统性、新颖性和实用性突出,可供从事与养禽业相关的科研人员、教师、学生和生产技术人员使用。

图书在版编目(CIP)数据

家禽营养/昝于明主编. —3版. —北京:中国农业大学出版社,2015.12
ISBN 978-7-5655-1439-5

I. ①家… II. ①昝… III. ①家禽-营养学②家禽-饲料-配制 IV. ①S831.5

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 269357 号

书 名 家禽营养 第3版

作 者 昝于明 主编

策划编辑 张秀环

责任编辑 田树君

封面设计 郑川

责任校对 王晓凤

出版发行 中国农业大学出版社

社 址 北京市海淀区圆明园西路2号

邮政编码 100193

电 话 发行部 010-62818525,8625

读者服务部 010-62732336

编辑部 010-62732617,2618

出版部 010-62733440

网 址 <http://www.cau.edu.cn/caup>

E-mail cbsszs@cau.edu.cn

经 销 新华书店

印 刷 涿州市星河印刷有限公司

版 次 2016年4月第3版 2016年4月第1次印刷

规 格 787×1092 16开本 32.75印张 820千字

定 价 68.00元

图书如有质量问题本社发行部负责调换

第3版编写人员

主 编 吕于明(中国农业大学)

副主编 张克英(四川农业大学)

杨 鹰(中国农业大学)

袁建敏(中国农业大学)

参 编 (按姓氏拼音排序)

耿爱莲(中国农业大学)

贺 喜(湖南农业大学)

黄艳玲(西南民族大学)

贾 刚(四川农业大学)

林 海(山东农业大学)

刘 丹(中国农业大学)

刘国华(中国农业科学院饲料研究所)

罗绪刚(中国农业科学院北京畜牧兽医研究所)

马得莹(东北农业大学)

宋志刚(山东农业大学)

武书庚(中国农业科学院饲料研究所)

杨小军(西北农林科技大学)

张炳坤(中国农业大学)

前 言

《家禽营养》第2版距今已10年,10年期间学科理论和应用技术的进展显著。营养研究不仅限于家禽生产性能,更多地注重了营养与家禽的免疫机能、肠道健康和产品品质;对饲料营养作用的认识不仅局限于动物机体本身,更多地扩展到了饲料营养对动物肠道内微生物菌群结构和功能的影响;有关营养素功能的研究不仅限于生长和繁殖性能水平,更多地深入到了细胞发育和细胞信号传导、功能基因和蛋白质表达等微观层次。集成过去近10年来国内外在家禽营养领域的理论与应用技术研究成果,修订形成了第3版《家禽营养》。家禽营养与饲料科学研究对营养免疫学、分子营养学等交叉学科的形成做出了显著的贡献,这些新兴交叉学科的理论与应用技术在本书中也有充分的体现。本书注重内容的系统性、新颖性和实用性,可供从事与养禽业相关的科研人员、教师、学生和生产技术人员使用。由于编写时间仓促,书中难免错误与遗漏之处,敬请读者见谅并斧正。

作 者

2015年10月19日于北京

目 录

第一章 家禽对饲料的摄食与消化	1
第一节 消化系统解剖学特点	1
第二节 消化道结构功能及营养调节	6
第三节 营养素的消化与吸收	14
第四节 采食量调节	19
第二章 营养原理与鸡的营养特点	39
第一节 能量代谢及能量需要	39
第二节 脂肪营养	44
第三节 蛋白质、肽与氨基酸营养	56
第四节 碳水化合物营养	97
第五节 矿物元素营养	104
第六节 维生素营养	135
第七节 水	154
第三章 鸭的营养与饲料利用特点	170
第一节 肉鸭的营养与饲料利用特点	170
第二节 蛋鸭的营养与饲料利用特点	208
第四章 鹅的营养与饲料利用特点	220
第一节 鹅的消化生理特点	220
第二节 鹅的营养需要	222
第三节 鹅的常用饲料及其营养价值	225
第五章 平胸鸟的营养与饲料利用特点	232
第一节 平胸鸟的消化生理	233
第二节 平胸鸟的营养需要	235
第三节 平胸鸟的常用饲料及其营养价值	244
第六章 鸽子的营养与饲料利用特点	247
第一节 鸽子的品种与生理特点	247
第二节 鸽子的消化系统特点	249
第三节 乳鸽的营养需要	252
第四节 成鸽的营养需要	255

第五节	乳鸽的饲料及哺喂	260
第六节	成鸽的常用饲料与添加剂	263
第七节	成鸽日粮配制	267
第七章	应激生理与营养调节	274
第一节	应激的概念与应激反应	274
第二节	应激对机体营养代谢的作用	277
第三节	应激的营养调控	282
第八章	家禽免疫营养调控	294
第一节	免疫应激与营养代谢	294
第二节	氨基酸与免疫	298
第三节	微量元素与免疫	302
第四节	维生素与免疫	308
第五节	脂肪酸与免疫	314
第六节	多糖与免疫	317
第九章	饲料营养与禽产品品质	326
第一节	禽产品外在品质的营养调控	326
第二节	禽产品内在品质的营养调控	337
第三节	禽产品风味的形成机理与调控	343
第十章	营养代谢疾病	355
第一节	概述	355
第二节	糖、脂肪、蛋白质营养代谢紊乱性疾病	358
第三节	维生素营养代谢紊乱性疾病	363
第四节	常量元素营养代谢紊乱性疾病	379
第五节	微量元素营养代谢紊乱性疾病	383
第六节	营养性胚胎病或其他综合征	390
第十一章	营养与动物基因表达	408
第一节	基因表达过程	408
第二节	营养物质影响基因表达的方式及途径	409
第三节	营养物质对基因表达的影响	412
第四节	分子营养的前景及其在动物生产中的应用	426
第十二章	家禽营养需要与饲料营养价值评定方法	431
第一节	家禽营养需要研究方法	431
第二节	家禽饲料营养价值评定方法	453
第三节	能量和养分生物学有效性的评定	459
第四节	家禽饲料及饲料添加剂有效性和耐受性评价	473
第五节	组学技术	477
第十三章	非营养性饲料添加剂及其应用	481
第一节	酶制剂	481
第二节	益生菌	485

第三节 寡聚糖	488
第四节 中草药及其提取物	492
第五节 抗菌肽	497
附件 饲料和饲料添加剂畜禽靶动物有效性评价试验指南(试行)	506
附录 A 试验期和动物数量	509
附录 B 试验概述表	512

第一章 家禽对饲料的摄食与消化

第一节 消化系统解剖学特点

禽类的消化系统简单,由喙、口腔、咽、食道、嗉囊、腺胃、砂囊(肌胃)、十二指肠、空肠、回肠、盲肠、结直肠、泄殖腔、肝脏和胰腺等组成。

家禽靠喙采食饲料。鸭、鹅的喙长而扁,末端圆形,被覆有角质板;其余大部分则被覆较厚而柔软的皮肤,称为蜡膜。上、下喙的边缘形成锯齿状横褶,鸭、鹅在水中采食时可以很快通过横褶将水滤出而将食物阻留于口腔中。在横褶的蜡膜以及舌的边缘上,分布有丰富的触觉感受器。鸭的上喙尖端有一坚硬的豆状突起,称喙豆。硬腭上的乳头大而钝且分散,在腭隙缝中有筛状的细孔,在水中采食时有排水的作用。

口腔内无牙齿,口腔底为舌所在,舌黏膜上典型的味蕾细胞数较少,但能经验性地感觉味道。口腔的顶壁为硬腭,因无软腭而向后与咽的顶壁直接相连,所以二者又合称口腔咽腔。

家禽的唾液腺不发达,口腔内唾液腺分泌唾液以湿润食物。唾液内含有少量淀粉酶。鹅口腔和咽的黏膜里分布有小而丰富的唾液腺,主要包括上颌腺、舌腺、口角腺、腭腺等,腺导管直接开口于口腔或咽黏膜表面,分泌黏液,以润滑口腔黏膜便于吞咽。

饲料经与口腔内分泌的黏液混合后吞咽经食道进入嗉囊作短暂贮存,排入胃内消化。食道是一条从咽到胃的细长而富有伸张力的管道,食管壁从外向内由外膜、肌膜和黏膜构成。在黏膜下分布有食管腺,分泌黏液。食管通过肌膜产生蠕动,将食物逐渐向后推移。

鸭、鹅和平胸鸟的食管不形成嗉囊。当贮存食物时,颈部食管呈纺锤形膨大。可贮存食物和软化食物。鸭的食道长而富有弹性,能一次采食大量纤维性饲料,从而使鸭、鹅具有很强的耐粗饲和觅食能力。平胸鸟食道很长,起始于喉头后部,位于气管的右侧和右颈静脉之间,经过胸廓口、通过心脏和肝脏血管之间后,终止于胸腔内腺胃起始部。平胸鸟食道起始部的黏膜形成的皱折具有良好的伸缩性,采食中抬头咽下食物之前,皱折伸展形成袋状,能暂时贮存食物。把头举高后,食物进入腺胃。

鸡和鸽食道下部膨大的一段称为嗉囊,嗉囊不分泌消化液,仅分泌黏液软化饲料,其中一些细菌和淀粉酶使饲料变成可溶状态。鸽的嗉囊分为两个大的侧囊。囊壁薄,外膜紧贴胸肌前方和皮肤上。嗉囊位于躯干部前方、双翼之下,使鸽子饱食后,身体重心仍在两翼之下而适于飞翔。在哺育乳鸽期间,亲鸽的嗉囊受脑下垂体激素的作用,分泌出鸽乳可哺育雏鸽。嗉囊内分布有一些微生物,其中主要是乳酸菌,可以对食物进行初步发酵,如将糖类发

酵降解成乳酸和挥发性脂肪酸。与其他家禽相比,鸽子的嗉囊较大,能够积存大量的食物,并且在孵化、哺育后代时,公、母鸽子的嗉囊都能够分泌嗉囊液(也叫鸽乳)来哺喂乳鸽。鸟类中只有鸽子、火烈鸟、企鹅3种鸟的嗉囊具有泌乳的特别功能。

胃分腺胃和肌胃。腺胃呈纺锤形,壁薄,富有发达的腺体,开口于黏膜表面的一些乳头上,分泌盐酸和黏蛋白、蛋白酶等,可初步消化食物。

没有嗉囊的禽类采食的饲料直接进入腺胃,在这里与分泌的胃液和胃蛋白酶混合,进而进入肌胃。腺胃具有强大的伸缩力和贮存饲料的功能,便于饲料与消化酶的混合及消化。

与鸡的腺胃存留饲料时间很短的特点相比,平胸鸟的腺胃可以用来贮存饲料,同时通过蠕动来混合胃液进行消化。因此,腺胃容积的大小又与饲料的纤维含量有密切关系,在月龄和体重相同的条件下,当把饲料中的纤维含量由8%提高到14%时,鸵鸟的腺胃容积可增加40%。

肌胃与腺胃相通,肌胃内有厚的肌肉壁。角质膜坚硬,对蛋白酶、稀酸、稀碱等有抗性,并具有磨损脱落和不断修补更新的特点。肌胃内一般有石砂,是觅食时啄入的,当肌胃进行收缩运动时,石砂便和食物混合,将食物磨碎,同时也提高了食物与胃液的接触表面积,使之更容易消化。

鹅的肌胃比较发达,占胃肠道重量的一半以上。肌胃收缩力量很大,压力达到265~280 mmHg,比母鸡收缩力100~150 mmHg、鸭收缩力180 mmHg大得多,而且鹅的肌胃具有强大的旋转运动能力、肌胃腔内壁有一层坚韧的三角质膜,借助沙砾帮助研磨食物。鹅2周龄时肌胃食糜出现沙砾,而且肌胃中食糜量大,9周龄肌胃食糜含量为总食糜量的60%左右。肌胃主要在前期发育,8周前占体重的比例一直上升,达到8.9%;8周龄以后逐步下降,成年鹅肌胃的重量占屠体重的5.5%~6.5%。鹅消化道发育与饲料类型有关,粗放的饲养方式刺激消化道发育,其中肌胃和盲肠尤其明显,但胰腺相反,舍饲鹅的胰腺重量超过放牧鹅。鹅消化道各段食糜量受饲养方式影响,舍饲高于放牧,而肌胃食糜与消化道食糜比例却以放牧高,表明肌胃在放牧条件下尤为重要。

禽类消化道短,体长与消化道的长度比约为1:4。一般鸡在采食饲料后4h可排出,24h内可排泄不能消化的部分。鹅消化道排空快,饲料在胃肠道内一般仅存留2h左右。鸭、鸡、鹅小肠长度见表1-1。

表 1-1 鸭、鸡、鹅小肠长度比较

	鸡	鸭	鹅
肠总长/cm	165~170	155~233	250~365
肠长/体长	(5~6):1	(4~5):1	(4~5):1
十二指肠/cm	30	22~38	45
空肠/cm	85~120	105	165
回肠/cm	16	15	25

季培元,1984,《家禽解剖生理学》。

小肠与肌胃相连接,是蛋白质、碳水化合物、脂肪、维生素以及微量元素进行消化和吸收的主要场所。小肠包括十二指肠、空肠和回肠,十二指肠内有胰腺,终端有胰管和胆管的开口。空肠有很多弯曲,壁较厚且富含血管。回肠是小肠的最后部分,上接空肠,下连直肠。

小肠内壁黏膜有许多小肠腺,能分泌麦芽糖酶、蔗糖酶等,这些酶对各种食物进行全面的消化。鸽的小肠平均长度为 95 cm。

鸭、鹅小肠较长,空肠发达。小肠可明显分为十二指肠和空肠,回肠则与空肠无明显区别,因此又常合称为空回肠。十二指肠在鸡长约 20 cm,北京鸭长 36~42 cm。空回肠在鸡约为 120 cm,北京鸭约为 160 cm。鸭的空肠管径前后不同,可明显区分为前后两个肠袢,前袢管径较细,后袢管径较粗。

饲料在平胸鸟小肠内的消化与其他禽类相同。但幽门括约肌缺乏弹性,1 cm 以上的饲料碎片难于通过幽门到达十二指肠,这是鸵鸟因采食大粒异物和过量采食 4 cm 以上的粗饲料引发肠阻塞的原因。

小肠的长度在成年鸵鸟约为 6 m,在鹌鹑约为 3.5 m。十二指肠的长度在鸵鸟约为 1 m,在鹌鹑约为 0.6 m。鹌鹑有膨大的回肠,肠壁上血管发达,是进行发酵、吸收的主要场所。鹌鹑的消化道解剖学结构虽然与草食家畜以及鸵鸟和鸡等家禽不同,但由于其回肠具有通过微生物消化纤维质饲料的能力,属于草食性禽,Herd 和 Dawson(1984)证明,鹌鹑在旱季可以凭借发达的回肠消化低质草叶和果实而生存。鸵鸟、鹌鹑和鸡的消化道各段长度的比例见表 1-2。

表 1-2 鸵鸟、鹌鹑和鸡消化道各段长度的比例

项目	鸵鸟 ¹⁾		鹌鹑 ²⁾		鸡 ³⁾	
	cm	%	cm	%	cm	%
小肠	512	36	351	90	61	90
盲肠	94	6	7	2	5	7
结直肠	800	57	28	7	2	3

1)Fowler(1991);2)Herd 等(1984);3) Calhoun (1954)。

大肠包括直肠和两条盲肠。直肠很短,鸡的直肠仅 3~4 cm。小肠和直肠交界处有一对中空的小突起是盲肠,鸡的盲肠长 3~5 cm,鸽的盲肠长度为 0.5~0.6 cm,鸭的盲肠较发达,约 20 cm 长,肠黏膜下层较鸡发达。盲肠内有细菌和微生物,可分解食糜中的蛋白质和氨基酸,产生氨、胺类和有机酸,并能利用非蛋白氮物质合成菌体蛋白质,以及 B 族维生素和 维生素 K 等。

鸽的直肠一般 3~5 cm,不能积存食物残渣,只能吸收水分和一部分盐类,形成粪便排入泄殖腔。因此,鸽子总是排尿频繁,以减轻体重适应飞行。

鸵鸟和鹌鹑的结直肠及盲肠的长度和位置有明显的不同,结直肠长度在鸵鸟为 8~11 m,在鹌鹑约 0.2 m;盲肠直径在鸵鸟为 5~6 cm,长 60~80 cm,在鹌鹑直径为 3~5 cm,长 11~14 cm。鸵鸟的盲肠容积大、结直肠长,具有草食家畜消化道的特征。鸵鸟借助于由盲肠、结直肠以及回肠构成的发酵槽,通过槽内的微生物来利用高纤维质饲料,这也是把鸵鸟看作草食性禽的根据。鹌鹑的盲肠容积比鸵鸟小得多,与鸡接近,结直肠也比较短,消化道不具备草食禽的特征。

鹅盲肠较为发达,长 23~38 cm。盲肠发育较迟,1~14 日龄占胃肠道长度的 1.6%,以后发育加快。2 周龄时盲肠即出现微生物的消化活动,食糜总脱氢酶活力高达 1 395 U/100 g,挥

发性脂肪酸(VFA)含量达 5.63 mmol/100 g。鹅盲肠食糜蛋白酶活力 40.8 IU/g,与小肠接近,淀粉酶活力低,而纤维素酶活力平均为 1 135.5 U/100 g 湿重,约超过瘤胃的 1.5 倍;总脱氢酶活力高达 362.66 U/100 g 湿重,约为瘤胃的 1 倍;VFA 含量平均为 7.00 mmol/100 mL,与瘤胃水平接近,表明盲肠中进行极强的微生物发酵作用。但盲肠体积小,远比鸡低,食糜只占消化道食糜量很小一部分,有时甚至难以采集食糜。在圈养配合饲料条件下,每天食糜量仅 0.13 g;而放牧时盲肠内食糜量增多,每天可达 0.22 g。

鹅后肠发酵的模式类似兔,虽然盲肠并不分泌消化酶,通过来自小肠的剩余消化酶或微生物发酵来进行消化。盲肠发酵主要基质是未消化的淀粉和非淀粉性多糖,盲肠内容物的淀粉酶、纤维素酶活性很高,盲肠碳水化合物经微生物分解产物是挥发性脂肪酸。其含量受饲料来源的影响,青饲料增加总挥发性脂肪酸,放牧鹅挥发性脂肪酸更高。鹅能很好地利用主要由戊聚糖组成的半纤维素,其表观消化率高达 40% 以上,而对纤维素尤其是木质素的消化能力有限。

盲肠食糜各种 VFA 的摩尔数比例为:乙酸 61%,丙酸 27%,丁酸 11%,长链脂肪酸 1%。乙酸、丙酸的摩尔浓度与饲料粗纤维成分有关,补饲青饲料后乙酸摩尔百分含量增加,而丙酸下降,发酵由丙酸型过度为乙酸型,说明禽类与反刍动物类似,其日粮组成是决定盲肠发酵类型的重要因素。

禽类粪尿与产蛋共用一个排泄口——泄殖腔;泄殖腔是消化、泌尿和生殖的共同通道,内有输尿管和生殖导管的开口;由于粪尿不能分开,所以消化试验不易进行。幼禽泄殖腔背壁有一盲囊突起叫法氏囊,它随着家禽年龄的增长而缩小。法氏囊与家禽的免疫能力有关。鸵鸟的粪尿排泄不同时进行,先排尿后排粪。鹌鹑与鸡一样,粪尿同时排泄。

家禽胃蛋白酶的产量较哺乳动物的高。

鸡的小肠淀粉酶及胰蛋白酶在 5 日龄后方达到较高水平;胰脂肪酶和糜蛋白酶分别在 7 日龄和 15 日龄后才达到较高水平。鸡的消化道无纤维素酶,故鸡不能消化利用纤维素。

雏鹅孵出时腺胃主细胞已充分发育,1 日龄时腺胃和肌胃食糜的蛋白酶活力分别为 48.8 和 42.6 U/g,6 周龄和 8 周龄时,腺胃蛋白酶活力最高,分别达 57.24 和 67.32 U/g。鹅胚胎期肠内蔗糖酶为 19 胚龄最大,20 日龄减少,孵出后空肠及回肠内蔗糖酶升高,十二指肠内蔗糖酶下降。十二指肠食糜的淀粉酶从 1 日龄不断升高,4 周龄达到最高。1 日龄胰腺具有很高的蛋白酶活力和淀粉酶活力,蛋白酶活性在 6 周以后下降,而淀粉酶活性随年龄增长直线上升,直至达到成年水平。鹅消化道内各种消化酶见表 1-3。

表 1-3 鹅消化道内各种消化酶

U/g

部位	胰蛋白酶	胰凝乳蛋白酶	淀粉酶
胰脏	165.0	1 680.0	368
十二指肠	8.08	12.0	5.98
空肠	11.8	16.7	5.84
回肠	13.3	24.3	5.28
盲肠	10.2	10.05	0.42

季培元,1984,《家禽解剖生理学》。

家禽消化道的酸分泌能力很强,家禽单位体重胃的最大 H^+ 分泌量可达 $3.24 \text{ mEq}/(\text{kg} \cdot \text{h})$,人的为 0.48 ,鼠的为 0.75 ,猫的为 1.40 ,犬的为 1.82 毫当量。家禽各段消化道和胆汁的 pH 见表 1-4。

表 1-4 几种家禽各段消化道和胆汁的 pH

品种	嗉囊	腺胃	肌胃	十二指肠	空肠	回肠	直肠	盲肠	胆汁
鸡	4.5	4.4	2.6	5.8~6.0	5.85	6.35	6.25	5.7	5.9
火鸡	6.1	4.7	2.2	5.8~6.5	6.8	6.85	6.45	5.9	6.0
鸭	4.9	3.4	2.3	6.0~6.2	6.1~6.7	6.85	6.75	5.9	6.1
野鸡	5.8	4.7	2.1	5.6~6.0	6.2~6.8	6.75	6.6	5.4	6.2
鸽	4.3	4.8	2.0	5.2~5.4	5.3~5.9	5.6	5.45		

家禽的嗅觉和味觉远没有哺乳动物的发达,但喙端内有丰富而敏感的物理感受器。因此,饲料的物理特性,如颗粒的大小和硬度,对家禽的摄食及消化影响很大。家禽对不同直径粒度大小的选择与喙的口径大小有关。肉仔鸡能区分饲料粒度的细微差别。适度的颗粒大小及硬度都有助于提高肉仔鸡生产性能,另外颗粒大小变异越小,生产性能越佳。如饲用颗粒料的肉仔鸡就比饲用粉料的有较快的生长速度,以及较好的饲料转化率;用辊压式粉碎机粉碎玉米的颗粒大于用锤片式粉碎机粉碎的玉米颗粒,用前者配制的日粮的饲喂效果就优于用后者配制的日粮。粒度的效果与制粒的效果还具有可加性。

制粒使饲料质地结实,单位时间内采食的营养素增大,采食时间缩短,采食活动耗能减少,生产净能增加(可比粉料增加 30%,Reddy 等,1961),而且总的采食量或营养摄入量增加。

粉化率高的饲料容易糊嘴,不利于采食及生长,且增加饮水量。因此,在水槽等地方的饲料损耗量增加。

饲料结构影响饲料通过胃肠道的速率。粉料比制粒料,粉料中细颗粒比中等或偏粗颗粒的粉料较快通过肌胃到小肠,导致肌胃萎缩,胃内 pH 上升,而小肠轻微肥大,肠内 pH 下降,小肠食糜 pH 下降可能是过度的细菌发酵产生挥发性脂肪酸较多的结果。颗粒料在嗉囊里很快裂解,而大原料颗粒在上消化道消化的速度要比小原料细粉的消化速度慢些,因此加强胃肠蠕动和消化液分泌,促进采食和饲料消化吸收,从而改善生产性能。

不同品种的鸽子具有不同的食性,有些吃小虫、菜叶,有些吃浆果;而大多数的鸽子尤其是肉鸽品种,均喜食颗粒性的植物性蛋白质饲料,如豆类、谷物类等,尤其是对豌豆、玉米、红豆、麦等特别爱吃,其他还有荞籽、稻谷、菜籽、糙米、麻仁、各种野生草籽等。鸽子对食物的选择性很强,很容易挑食、偏食,一般不吃粉末状的饲料,但经过长期的训练和适应后,也能接受。野生的鸽子尤其是岩鸽,曾在海边生活,常饮海水,因此形成了嗜盐的习性。经过数千年的驯养,鸽子仍保留了这一习性,每只成鸽每天需要食盐约 0.2 g 。

由于鹅消化道中无 β -葡聚糖酶,鹅饲喂含有 β -葡聚糖的大麦以后,大麦中 β -葡聚糖释放和溶出的量不断增多,使食糜的黏度由胃到小肠逐渐升高, β -葡聚糖的黏性和持水性使食糜在胃肠道中的运动减慢,滞留时间延长,影响消化酶产生。饲喂大麦基础日粮时,雏鹅小肠的蛋白酶活性依十二指肠、空肠和回肠顺序递增,而脂肪酶活性则递减。淀粉酶以十二指肠

活性最高,空肠、回肠分别较之低 28.84%和 26.98%。其次,可溶性非淀粉多糖使消化器官增大,食糜通过速度减慢,不动水层加厚,内源氮排出增加,致使短肽、氨基酸、寡糖、单糖等从肠道中心扩散到肠壁变得困难。此外, β -葡聚糖还能吸附 H^+ ,使 pH 升高,从而促使胰液分泌减少,而抑制胃肽释放增加,减慢胃的排空。大麦日粮导致鹅消化道食糜黏度和 pH、小肠消化酶活性随肌胃、十二指肠、空肠和回肠依次增加,大麦日粮还可使胰腺肿大,肝脏、胃、十二指肠、回肠的重量增加。

第二节 消化道结构功能及营养调节

肠道既是消化和吸收营养物质的重要脏器,又是保护机体免受食物抗原、病原微生物及其产生的有害代谢产物的损害,保持机体内环境稳定的先天性屏障。肠道屏障是指肠道能防止肠腔内的有害物质如细菌和内毒素穿过肠黏膜进入体内其他组织器官和血液循环的结构和功能的总和。当肠道屏障损伤时,肠道中的微生物和内毒素等便可突破肠黏膜屏障进入血液,引起细菌和内毒素移位,促进肠原性感染的发生,甚至发展为全身性炎症反应综合征或多器官功能衰竭(Gosain 和 Gamelli,2005)。家禽生长(尤其是早期生长)由于受环境和营养应激等因素的影响,肠道屏障很容易受到损伤,造成肠道菌群失衡紊乱引发各种疾病,进而降低其生产性能,甚至导致死亡。

一、家禽肠道屏障的组成及其作用

肠道屏障由机械屏障、化学屏障、微生物屏障以及免疫屏障组成(图 1-1),各自具有不同的分子调控机制和生物学功能,通过各自的信号通路有机地结合在一起,共同防御外来抗原物质对机体的侵袭。

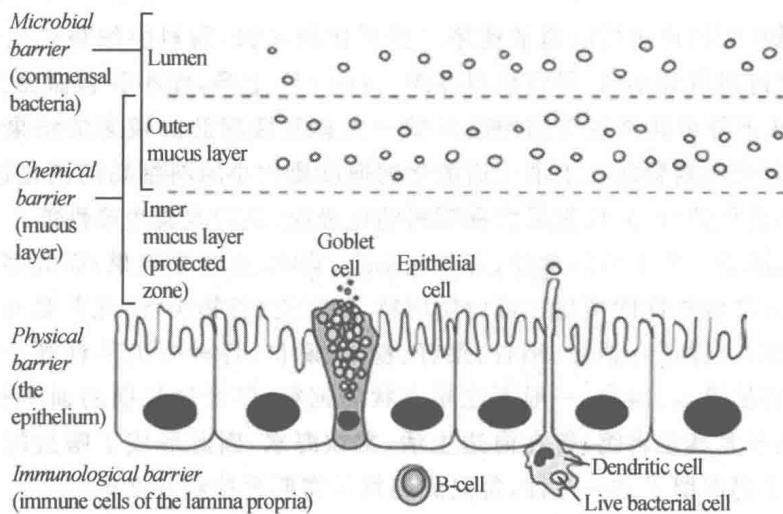


图 1-1 肠道屏障的组成

(Anderson 等, 2012)

(一) 肠道黏膜机械屏障

机械屏障又称物理屏障,是指完整的彼此紧密连接的肠道上皮结构,主要由肠上皮细胞及其紧密连接、黏膜下固有层等组成。肠道黏膜屏障以机械屏障最为重要,其结构基础为完整的肠黏膜上皮细胞以及上皮细胞间的紧密连接(Vicente 等, 2001)。

家禽的肠道上皮为单层柱状上皮,包括吸收细胞、杯状细胞和未分化细胞。吸收细胞含量最多,呈高柱状,相邻细胞之间有由紧密连接(tight junction)、黏着连接(adhesion junction)和桥粒(desmosome)等构成的连接复合体(图 1-2),起着主要的机械屏障作用。紧密连接位于上皮细胞膜外侧的顶部,是由上皮细胞膜中的蛋白质颗粒融合形成的分支及吻合构成,为一狭窄的带状结构(焊接线或嵴线),可以封闭细胞之间的间隙,防止肠腔内有毒物质渗透到周围组织中,还可起到调节肠上皮细胞旁路的流量速度及将细胞顶部与基侧膜分开的作用(Gonzalez-Mariscal 等,2008)。细胞间紧密连接的通透性决定着整个肠上皮细胞的屏障功能(Turner,2006)。黏着连接位于紧密连接下方,起着细胞与细胞之间的黏附和细胞内信号传递的作用(Perez-Moreno 和 Fuchs,2006)。黏着连接和紧密连接(合称为顶端连接复合体)与肌动蛋白细胞骨架相连(Anderson,2001;Madara,1987;Perez-Moreno 和 Fuchs,2006)。桥粒起到铆接相邻细胞的作用(Garrod 和 Chidgey,2008)。

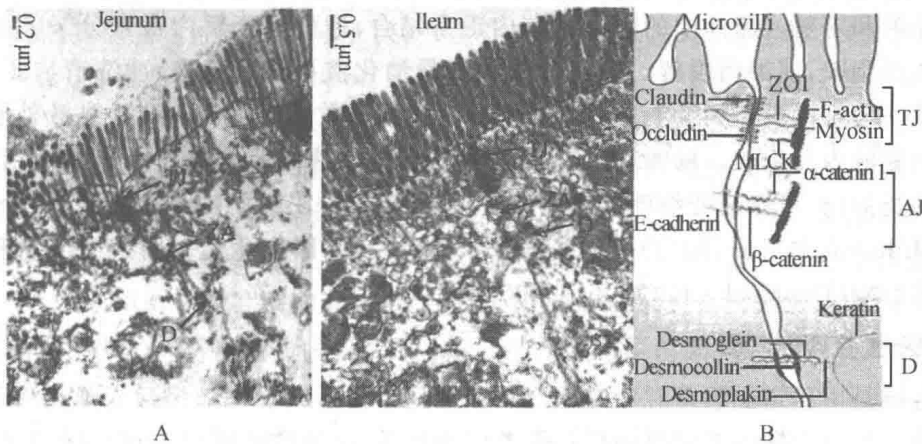


图 1-2 肉鸡肠上皮连接复合体

- A. 肉鸡空肠和回肠组织的透射电镜图(Rajput 等,2013);
B. 肉鸡肠上皮连接复合体示意图(Turner,2009)

[两个上皮细胞间的紧密连接、黏着连接和细胞桥粒。TJ:紧密连接(tight junction),AJ:黏着连接(adhesion junction),ZA:黏着小带(zonula adherens,黏着连接的存在形式)和D:细胞桥粒(desmosome)]

大约有 50 种蛋白质参与紧密连接的形成,主要为闭锁蛋白(occludin)、闭合蛋白(claudins)和连接黏附分子(junctional adhesion molecule,JAM)3 种完整的跨膜蛋白和闭合小环蛋白(zonula occludens,ZO)等外周胞浆蛋白。这些跨膜蛋白(occludin、claudins 和 JAM)的胞外域与相邻细胞构成选择性屏障,参与调节细胞间黏附、移动及细胞的通透性,而胞内域则与细胞质内的 ZO(ZO-1、ZO-2 和 ZO-3)相连(Gonzalez-Mariscal 等,2003)。ZO 是紧密连接支持结构的基础,起到连接跨膜蛋白与细胞骨架及传递信号分子的作用,参与调节细胞物质转运、维持上皮极性等重要过程(Berkes 等,2003)。Claudins 蛋白为紧密连接的结构骨

架,目前在哺乳动物的 claudin 家族中已经发现 24 个成员,其中 claudin-1、-3、-4、-5、-8、-9、-11 和 -14 可使紧密连接变紧,从而减小细胞旁通透性;claudin -2、-7、-12 和-15 则与细胞旁孔道形成相关,会使细胞旁通透性增加(Suzuki, 2013)。而在家禽中,仅见关于 claudin-1、-2、-3、-5 和-16,ZO-1 和-2 以及 occludin 等紧密连接蛋白的研究报道(Kawasaki 等,1998; Osselaere 等,2013;Ozden 等,2010;Simard 等,2005)。此外,紧密连接与肌动蛋白细胞骨架的交互作用对紧密连接结构和功能的维护也是极其重要的。

紧密连接蛋白分子具有高度动态的结构,其密闭程度会因外界刺激、生理和病理条件而发生改变(Gonzalez-Mariscal 等, 2008)。为保持高度动态状态,紧密连接持续地受细胞内外信号的监控和调节。细胞内外信号通过磷酸化和脱磷酸化作用来控制紧密连接的装配和拆卸,参与信号分子包括(myosin light chain kinase, mLCK)、Rho 家族鸟苷三磷酸酶(Rho GTPases)、蛋白激酶 C(protein kinase C, PKC)和丝裂原活化蛋白激酶(mitogen activated protein kinases, MAPK)(Ulluwishewa 等,2011)。

(二) 肠道化学屏障

化学屏障由覆盖在肠上皮细胞上的黏液层、肠道分泌的胃酸、胆汁、各种消化酶、溶菌酶、黏多糖、糖蛋白和糖脂等化学物质构成。胃酸能够杀灭经口入侵的细菌,抑制细菌在肠道上皮的黏附和定殖。胆汁中的胆盐可与内毒素结合,胆酸可降解内毒素分子。溶菌酶能破坏细菌的细胞壁,使细菌裂解。肠道分泌的大量消化液可稀释毒素,冲洗清洁肠腔,使潜在的条件致病菌难以黏附到肠上皮上。黏液层由含一定数量微生物的疏松黏液外层和含少量微生物的黏液内层组成。肠黏膜中杯状细胞分泌的黏液中所含的糖蛋白和糖脂,是细菌黏附受体的类似物,可以改变细菌的进攻位点,使细菌与分泌物中糖蛋白、糖脂结合,然后随粪便排出(Lillehoj 和 Kim,2002)。黏液的分泌、组成和基因表达会受肠道微生物和宿主的炎症介质的影响(Deplancke 和 Gaskins,2001)。

(三) 肠道生物屏障

生物屏障是由肠道黏膜常驻菌与宿主的微空间结构形成了一个相互依赖又相互作用的微生态系统。当这个微生态菌群的稳定性遭到破坏后,可导致肠道中潜在性病原体(包括条件致病菌)的定植和入侵。对肠道屏障起重要作用的微生物主要是一些专性厌氧菌,包括乳酸杆菌、双歧杆菌。这些专性厌氧菌通过黏附作用与肠上皮紧密结合,形成菌膜屏障,可以竞争抑制肠道中致病菌与肠上皮结合,抑制它们的定殖和生长;也可分泌醋酸、乳酸、短链脂肪酸等,降低肠道 pH 与氧化还原电势及与致病菌竞争利用营养物质,从而抑制致病菌的生长。

(四) 肠道免疫屏障

肠道是机体接触外界抗原物质最广泛的部位,也是机体中最大的免疫器官。肠道的免疫防御系统主要由肠道相关淋巴组织(gut-associated lymphatic tissue, GALT)构成,是机体最大的淋巴器官和重要的黏膜相关淋巴组织,是饲养过程中防御病原体侵入机体的第一道防线。鸡发达的 GALT 弥补了其缺乏淋巴结的不足。鸡 GALT 主要由分布于肠道黏膜固有层和黏膜下层的淋巴细胞组成(Fagarasan 等,2010)。高度完整和调节完善的肠道免疫屏障,可对大量无害抗原下调免疫反应或产生免疫耐受,而对有害抗原和病原体产生体液和细胞免疫,进行有效免疫排斥或清除。肠道免疫系统中起核心作用的是分泌性 IgA(secretory

IgA, sIgA), 主要由淋巴细胞和浆细胞产生, 分布于肠黏膜表面, 是肠道分泌物中含量最丰富的免疫球蛋白, 是阻止病原体入侵的主要免疫防御因子。肠道中 sIgA 减少, 可使肠黏膜抗感染免疫屏障功能下降, 增加了肠道细菌和内毒素与黏膜上皮细胞相互作用的机会, 促进了细菌移位和内毒素吸收。

二、家禽肠道屏障功能的评价

目前检测动物肠黏膜屏障功能的手段主要有测定肠黏膜通透性、血浆内毒素、细菌移位、肠道黏膜组织学观察等方法。

(一) 肠道通透性

肠道通透性(intestinal permeability)是指肠黏膜上皮容易被某些物质分子以非载体或通道介导的被动扩散方式通过的特性。肠黏膜通透性改变可准确反映肠黏膜的损伤程度, 是监测肠道屏障功能的重要指标。肠道通透性是反映机械屏障最主要的指标, 被广泛应用于人体和动物的研究中。

目前常用于肠道通透性的测定方法有分子探针法、血浆二胺氧化酶(diamine oxidase, DAO)活性法和体外 Ussing chamber(尤斯灌流室)系统法等。目前, 在人体临床和动物研究中用来检测肠道通透性改变的分子探针, 主要有无毒性的非代谢性糖类(如乳果糖、三氯蔗糖、鼠李糖、甘露醇等)(Bjarnason 等, 1995; Meddings 和 Gibbons, 1998)和同位素类(如⁵¹Cr-EDTA)(Prosser 等, 2004)等。但这两种方法需通过检测尿中的分子探针含量, 而家禽粪尿无法分离, 因而此法不适用于家禽研究中。此外, 荧光标记的分子探针(如异硫氰酸荧光素-葡聚糖)(Lambert 等, 2002)和辣根过氧化物酶(Cameron 和 Perdue, 2005)等方法通过注入动物特定肠后, 测定血液中的标记物来检测该肠段的通透性, 但在家禽研究中鲜有运用。DAO 是人和所有哺乳动物肠黏膜上皮绒毛中具有高度活性的细胞内酶。当肠黏膜屏障结构破坏时, 肠上皮释放 DAO 大量入血, 或随坏死脱落的肠黏膜细胞进入肠腔内, 导致血浆和肠腔 DAO 活性增高而肠黏膜中 DAO 活性降低。因此, 通过测定血和黏膜组织中 DAO 活性变化可反映肠道的黏膜屏障。而家禽肠黏膜中 DAO 活性低。因而, 此法也不能用来评测家禽肠道屏障功能。

1951 年, Ussing 和 Zehran 等首次将 Ussing chamber 介绍于世, 其主要功能是通过微电极检测整个细胞膜离子通道变化的电流信号来反映肠道药物吸收、通透性和分泌情况的变化。目前, Ussing chamber 这一技术已被广泛应用于动物的上皮组织研究, 其研究热点之一是胃肠道屏障功能的研究, 被许多学者誉为胃肠道屏障功能研究的金标准。它既可以应用于研究胃肠道上皮通透性、内毒素及细菌移位的途径和机制, 亦可用于研究各种添加剂保护肠道屏障功能的机制。利用 Ussing chamber 系统, 检测肠上皮细胞跨膜电阻抗和同位素或荧光素标记的大分子物质通过胃肠道上皮的比例已成为研究胃肠道通透性的主要途径。目前, 这一技术在家禽营养吸收和肠道屏障功能研究上的应用已越来越多。

(二) 肠道细菌移位

肠道细菌移位是指原存在于肠腔内的细菌, 通过某种途径越过肠黏膜屏障, 进入肠系膜淋巴结、门静脉系统, 继而进入体循环以及肝、脾、肺等器官的过程, 其结果可触发全身炎症反应乃至多器官功能衰竭。动物试验及临床观察表明, 肠黏膜通透性增高, 细菌和内毒素能