第一篇　猪的消化生理及行为特性

第一章　猪的消化生理

1.1　消化器官的构造、发育及其消化功能

消化器官系指由口腔连接到肛门的一系列管状系统。具有摄取、粉碎、消化、吸收营养物质，且把未吸收的固形物排除体外的功能（Frandson，1986）。消化器官壁从里往外由粘膜层、固有层、（lumuna propria）、肌层及浆膜层构成(Frandson，1986）。猪消化器官的发育过程如同其它组织器官一样，可受遗传基因、固有的生物学特性、内分泌调节及环境变化等各种因素的影响。

营养物质的消化和吸收主要是在胃、小肠、胰及肝脏中进行，其消化吸收可因消化系统的容量、酶的分泌能力、小肠粘膜的吸收能力不同而有所差异。饲料进入消化道后，必须通过物理的、化学的、微生物的消化，使它转变为结构简单的可溶性物质，如氨基酸、甘油、脂肪酸、葡萄糖等，便于被消化管吸收后供机体利用。

1.1.1　消化器官的结构及消化作用

每个消化器官都具有各自的酶系及消化能力，其特性如下：

1)口腔

口腔消化由摄取食物开始。食物进入口腔后，经过咀嚼，降低其颗粒大小并混入唾液淀粉酶，然后吞咽。唾液淀粉酶的活性具可变性，初生后三周，单位体重唾液腺的分泌能力快速生长。三周龄后，α-淀粉酶的分泌量日趋减少，而唾液腺与体重等速增长（Kidder 和 Manners，1978）。因食物在口腔中的时间很短，故淀粉酶的消化几乎不能进行。

2)胃

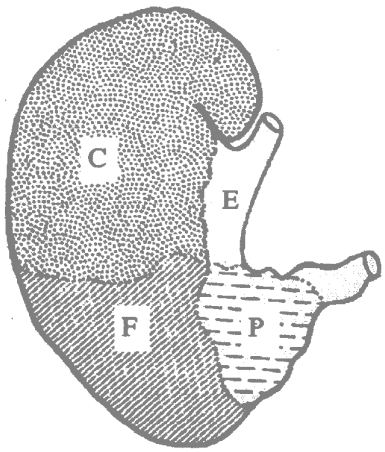
已成熟的猪其胃的容积有 8 升左右，食物进到胃里可进行物理、化学消化和贮备过程。胃可分为贲门部、胃底部和幽门部。细分为四个区：①食道部②贲门部③消化腺④幽门部位于小肠前端，可分泌粘液（Mcdonald 等，1995)(见图 1.1)。

初生后三日龄时，仔猪的胃重随单位体重及日龄而增加。生后 4～36 日龄时，胃重并不随体重的增加而改变，当 36 日龄时，单位体重所占胃重小于初生时(Xu 等，1992)，仔猪断奶后胃重增加(Chen 等，1992)。用 28 日龄断奶仔猪调查了 15 天的胃重变化，发现胃重占单位体重的 6～9.9/kg，比断奶时增加 60%。同时断奶后胃粘膜占单位体重的大小显著增加（Lindeman 等，1986)。

Wondra 等(1995)发现，肥育期猪饲料粒度与胃溃疡有密切关系。当颗粒度由 1 000 μm 减少到 400 μm时，其胃溃疡发病率增加。

胃液是胃粘膜各腺体分泌的混合液，包括盐酸、水、无机盐(Na^+，K^+，Cl^-)等物质。

需要全本请访问 www.ertongbook.com



C: cardiac region, E: esophageal region, F: fundic region, P: pyloric region

Figure 1.1 Stomach regions of pig (Frandson, 1986)

胃主要进行蛋白质的分解作用。胃壁细胞分泌盐酸，使胃内 pH 维持在 2.0 以下水平，促使非活性的胃蛋白酶原激活成胃蛋白酶，提供胃蛋白酶所需要的酸性环境。猪胃中所发现的胃蛋白酶主要在 pH 值 2.0 或 3.5 的酸性环境中表现最佳活性。

胃蛋白酶由主细胞产生，在胃蛋白酶的作用下，激活和分解蛋白质的适宜 PH 值为 2.0，可因底物而有所差异。在胃蛋白酶的作用下，蛋白质被分解成肽和胨而利用。哺乳仔猪在胃中可进行凝乳反应。凝乳酶先将酪蛋白原转变成酪蛋白质，增加胃液对乳汁的消化（McDonald 等，1995）。

3)小肠

小肠占胃肠管的 1/3 容积，食物的消化及吸收主要在此进行（Moran，1982；Mcdonald 等，1995）。小肠占单位体重的长度变化很大，初生当日 2.1～2.9 m/kg 体重，21 日龄时为 0.9 m/kg 体重。到成熟期总长可达 16～21 m(Cera 等，1988；Tarvid 等，1984a；Nickel 等，1973)(见表 1.1)。小肠可分为十二指肠、空肠及回肠(Frandson，1986)，所占比率分别为 4%～4.5%，88%～91%及 4%～5%(Nickel 等，1973)

十二指肠为小肠的开端，由胃的幽门尾部至骨盆入口连结处的管组成，且与胰腺及肝管连接。空肠和回肠也同样没有明显的界线。回肠由小肠末端部连接至大肠(Frandson，1986)。

小肠的粘膜由外往里可分粘膜肌层、肠感受部及肠粘膜。肠感受部与上皮细胞共同进行血管、淋巴管及中间物作用。而肠粘膜是与肠内微生物直接接触的部分。肠粘膜表面有无数突起物一绒毛（长度约 300～500 μm），因而极大地增加了营养物质的吸收面积。每一条绒毛的外周为一层柱状上皮细胞，这种上皮细胞具有特殊的吸收能力。在上皮细胞的肠腔边缘排列着数百条的微绒毛，更使吸收面积增加了数百倍。微绒毛被糖蛋白质覆盖，这两种物质的结合状态称刷纹缘（上皮细胞）膜（Brush border membrane)。这里含有可水解碳水化合物和蛋白质的各种酶，其表面又有很多运输蛋白。绒毛的基底部有管状隐窝(Mosenthin，1998)。

猪的小肠一生可发生两次形态学、组织学的变化，其一为初生，其次是断奶。仔猪从胚胎开始通过细胞的增殖分裂、生长及组织变化过程，促进上皮细胞分裂、成熟及其功能的分化，但其在结构和功能尚不健全的状态下出生(Menard，1989)。

Table 1.1 The relationship between the weight of the stomach, small intestine and pancreas, the length of the small intestine and bodyweight

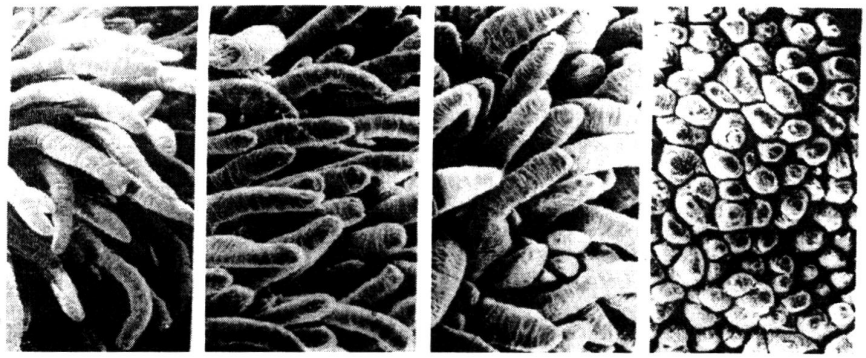
Sources	0 day	1～3 days	7 days	14 days	21 days	28 days	35～42 days	100 days	142 days
Stomach (g/kg BW)									
Xu (1989)*	4.9	5.2	5.3	4.6	4.2	4.5	4.0	-	-
Sangild (1990)*	4.9	-	5.3	4.6	4.2	4.5	3.8	-	-
Pekas and Wray (1991)**	-	-	-	-	-	-	-	7.38	5.27
Xu et al. (1992b)*	4.3	5.2	-	-	-	-	-	-	-
Small intestine (g/kg BW)									
Cera et al. (1988)*	-	34	32	-	30	36	41	-	-
Pekas and Wray (1991)**	-	-	-	-	-	-	-	24.69	13.65
Puchal and Buddington (1992)*	35	44	-	53	-	-	-	-	-
Xu et al. (1992a)*	27	41	-	-	-	-	-	-	-
Tarvid et al. (1994b)*	29	34	31	-	27	-	26	-	-
Pancreas (g/kg BW)									
Cera et al. (1990)*	-	1.7	1.6	-	1.5	-	1.4	-	-
Pekas and Wray (1991)**	-	-	-	-	-	-	-	1.85	1.17
Tarvid et al. (1994a)	1.0	1.5	1.5	-	1.2	-	1.0	-	-
Small intestine (m/kg BW)									
Pekas and Wray (1991)**	-	-	-	-	-	-	-	0.39	0.32
Puchal and Buddington (1992)	2.3	2.9	-	1.8	-	-	-	-	-
Xu et al. (1992a)	2.6	2.9	-	-	-	-	-	-	-
Tarvid et al. (1994b)	3.2	2.1	1.4	-	0.9	-	0.8	-	-

* Pigs were not given creep feed. (Cranwell, 1995; Han, 1999)

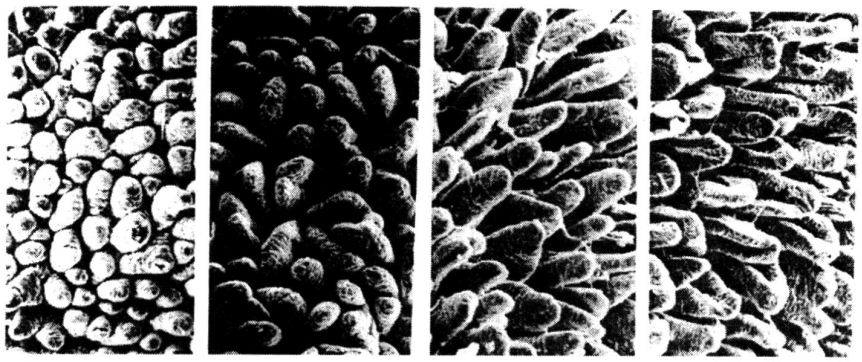
** This value is expressed as "g/kg EBW (empty body weight)".

Mosenthin(1988) 指出，初生至断奶前仔猪主要从母乳中吸收各种营养活性物质及免疫蛋白等，发生形态学和组织学的变化。据 Cera 等(1988)报道，2 日龄哺乳仔猪空肠内绒毛长度比 2 日龄以后的高而薄，2～10 日龄及 21～35 日龄时，空肠绒毛的长度比其以前日龄短而粗。 Kelly 等(1991a)也发现，空肠及回肠部的绒毛长度随日龄的增加而变短。

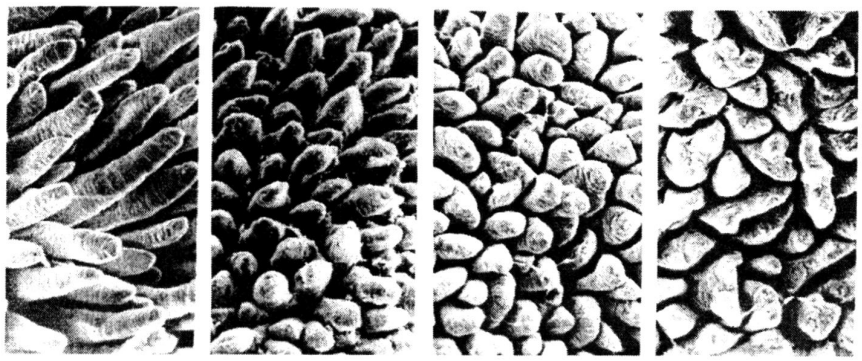
断奶可使小肠发生形态学的变化。断奶后，仔猪必须很快适应由流质母乳转变为干粉固体饲料这一过程。这对乳猪来讲是一个很大的应激。断奶也带来了小肠形态及组织学变化，使肠绒毛长度变短且隐窝变深(Cera 等，1988；Kelly 等，1991a，b；Pluske 等，1996a，b)。Cera 等(1988)对初生至 49 日龄猪的小肠（空肠）形态的变化做了调查，发现断奶前为指状的肠绒毛，因断奶而变短且密集柔软。该现象可持续到离乳后 7 天左右，当断奶后 14 日龄时，绒毛重新变长，但并不像断奶前那样细而薄。直至断奶后 28 日龄时，绒毛还不能恢复到断奶以前的形态，而且没能变厚(见图 1.2)。



(A)



(B)



(C)

(A) Left to right 2, 10, 21 d of age suckling; 24 d of age (weaned at 21 d). (B) Left to right 28, 35, 42 and 49 d of age (weaned at 21 d). (C) Left to right 28, 35 d of age suckling; 38, 42 d of age (weaned at 35 d)

Figure 1.2 Scanning electron micrograph (×60) at 50% of small intestine length (jejunum) in swine showing villi length and morphology (Cera et al., 1988)

小肠的形态变化与断奶日龄也有关系。据 Smith(1984) 报道，2 周龄断奶仔猪的绒毛比以后断奶仔猪的绒毛短且隐窝深。Cera 等(1988)也发现，3 周龄断奶仔猪的绒毛比 5 周龄断奶仔猪的绒毛长度短，这说明断奶日龄愈小，细胞再生率越低(Moon 等，1971)，断奶时绒毛长度愈短(Mosenthin，1998)。

据 Hampson 和 Kidder(1986)、Miller 等(1986)及 Kelly 等(1996b，c)报道，断奶后小肠的形态变化主要与酶功能有关。即断奶使肠绒毛受损或长度变短，隐窝细胞数增加，导致微绒毛酶的效价变低。Kelly等(1991a)指出，随日龄的增加，乳糖酶活性降低，且断奶可抑制此现象。断奶时所提供的饲料形态及采食也影响小肠形态的变化。

据 Pluske 等(1996c) 报道，给断奶仔猪饲喂液体饲料组比饲喂固体饲料或高能量饲料组，其小肠绒毛的长度要短，其原因是采食量减少所致。断奶后饲料不仅带来肠内形态学、组织学的变化，同时也影响小肠的正常生理现象。Mosenthin(1998) 对其原因说明如下：

①断奶中止了母乳内生理活性物质的提供

②断奶饲料含抗营养因子

③饲料内纤维素

④饲料采食量

(1)生理活性物质的提供

初乳和母乳中均含有生长因子或激素及一些乳蛋白的分解产物，如 L-谷氨酰胺、多胺、表皮生长因子、胰岛素、类胰岛素生长因子等大量生理活性物质(可激活底物，促使小肠机能发育、细胞生长、分裂及肠代谢的调节)。

(2)断奶日粮内抗营养因子

断奶饲料中有以下几种抗营养因子。第一，饲料抗原(过敏反应)，如大豆蛋白 第二，豆类及豌豆等豆科植物和谷物中的化学物质，如丹宁酸（tannin）第三，外源凝集素(lectin)。这些物质通过饲料被仔猪摄取后，对仔猪的消化及生理机能有不利影响。

(3)饲料内纤维素

饲料内纤维素可提高胃液、胆汁及胰液的分泌率，机械地吞食粘膜外表，增加内源物质的损失，减少氨基酸及矿物质的吸收率，尤其可改变小肠形态，对绒毛形态、长度及数量、粘膜细胞的分化及吸收有不利的影响。如断奶前给猪饲喂纤维素，可使空肠和回肠绒毛长度减少 15%(Jin，1992)，增加肠粘膜细胞的再生率。

(4)饲料采食量

断奶后，仔猪因不能充分摄取维持生命所需的能量而导致粘膜萎缩现象。但是，断奶以后持续饲喂饲料，则可刺激粘膜生长和机能发育，促进消化吸收能力，提高生长速度。

4)大肠

大肠由盲肠、结肠及直肠组成(Frandson，1986)。大肠的主要功能是吸收水分、电解质和小肠来不及吸收的物质，并把代谢物排出体外，给细菌的繁殖创造适宜的环境（Mosenthin，1998)。在一般的植物性饲料条件下，猪大肠的消化过程与草食动物相似，即微生物的消化作用占主要的位置。在大肠中，纤维素及半纤维素可被 Lactobacilli，streptococci，coliforms，bacteroides，clostridia 及酵母等微生物分解。

猪大肠内的细菌能分解蛋白质，多种氨基酸及尿素，产生氨、胺类及有机酸。也能合成 B 族维生素，供猪体吸收利用。此外，猪大肠中的细菌还能合成高分子脂肪酸。猪进食通过大肠（20～40 h）的时间比通过胃和小肠（2～16 h）的时间长（Low，1993）。因食物在猪大肠内停留的很长，有利于大量微生物的生长。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

1.2 消化酶

1.2.1 胃消化酶

胃液中主要分泌的四种消化酶有蛋白分解酶（见表 1.2）及脂肪分解酶。胃蛋白酶主要有胃蛋白酶 A(pepsin A)，胃蛋白酶 B(pepsin B)，胃亚蛋白酶(gastricsin)及凝乳酶(chymosin)。

Table 1.2 Characteristics of porcine gastric proteases

Name	Other names	Optimum pH for GPA	Relative GPA at pH 2.0*	Relative MCA	
				Bovine milk*	Porcine milk
Pepsin A	Pepsin Pepsin Ⅱ	2.0	100	100	High
Pepsin B	Parapepsin Ⅰ	3.0	1	10	-
Gastricsin	Pepsin C Pepsin Ⅰ Parapepsin Ⅱ	2.0～3.5	70	100	-
Chymosin	Rennin Rennet	3.0～4.0	1	100	Very high

GPA: general proteolytic activity; MCA: milk clotting activity. (Cranwell, 1995)
* Approximate values.

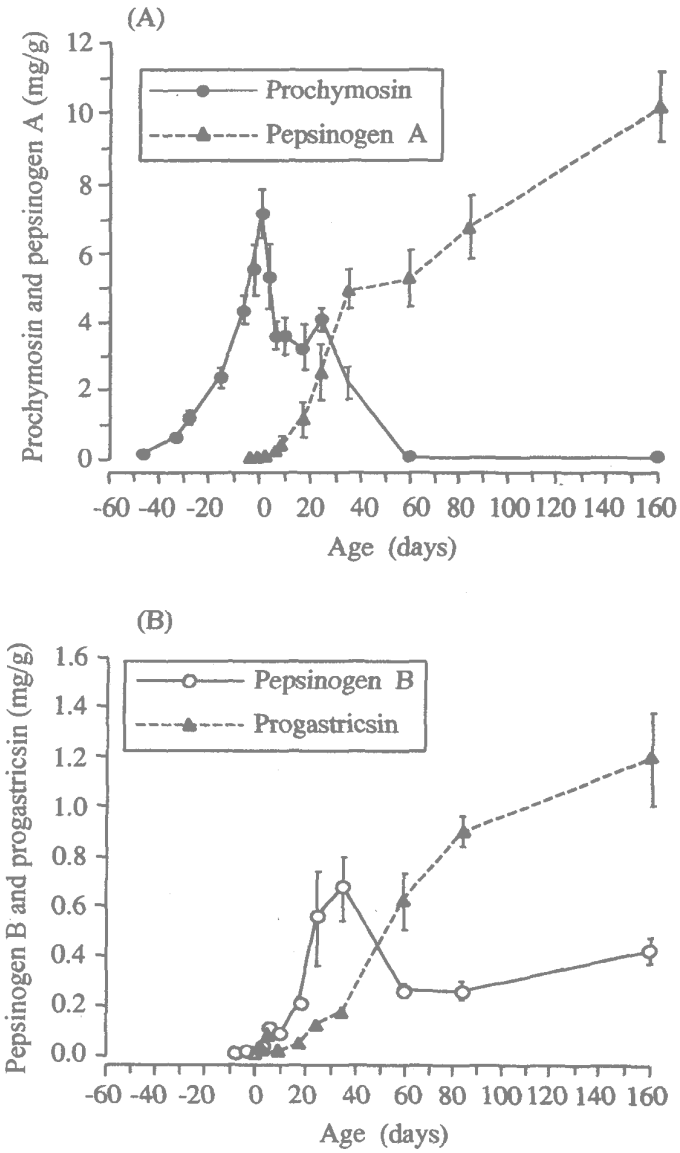
胃蛋白酶由主细胞产生。Ma 等（1993a）报道，胃蛋白酶的分泌可被 histalog 和 pentagastrin 所调节。Holst 等（1994）指出，断奶仔猪的胃蛋白酶分泌可受 GRP（gastric releasing peptides）的影响。

基底部凝乳酶原浓度出生后头一周减少，3～4周以前可维持高浓度，3～4 周以后又急剧减少，而到 8～9 周几乎不分泌(Cranwell，1995)。基底部胃蛋白酶原 A 的浓度出生后头一周微量，3周龄以前逐渐增加，3 周龄以后急剧增加，而到 4～5 周龄以后，酶原(zymogen）含量最多(Sangild 等，1991b，1994；Turvey 等，1992，1994；Singild，1993)。基底部胃蛋白酶原 B 的浓度出生前微量存在，出生后一周龄以内逐渐增加，3～5 周龄时含量最高，以后可维持此浓度不变(见图 1.3)。

胃内含有微量的胃脂肪酶，其在仔猪的分泌位置尚不清楚，但 30～40 kg 以上的猪分泌位置为贲门部(Moreau 等，1988；Armand 等 1992)。Newport 和 Howarth (1985）及 Chiang 等(1989)指出，16日龄仔猪，25%～50% 饲料内脂肪可在胃内被消化。但是胃内所有脂肪分解酶与胰酶相比只有 3%效价(Newport 和 Howarth，1985)。断奶前胃内脂肪酶含量随体重而增加，但断奶后可维持一定水平不变(Jensen. 1997)。

1.2.2 胰酶

胰腺是具有内外分泌的腺体。它的外分泌部分由腺泡和导管系统组成，产生的分泌物为胰液。胰酶的分泌受迷走神经和内分泌（促胰液素及 CCK）调节。促胰液素在十二指肠及酸性条件下空肠上段的 S-细胞分泌(Go 等，1993)。Vagal (GRP）和 CCK (cholecystokinin)可调节胰腺腺泡细胞分泌的消化酶活性(Holst 和 Schmidt，1994；Knuhtsen 等，1987a，b)。小肠中的脂肪酸、氨基酸、蛋白胨(Pepton)及酸性条件促进了腺泡分泌消化酶(Hong 和 Magee，1970；Harada 等，1988)。另外，断奶前



(A) prochymosin and pepsinogen A. (B) pepsinogen B and progastricsin

Figure 1.3 Concentration of gastric protease zymogens per unit weight of tissue from the entire wall of the fundic region of the stomach in pigs from 46 days before birth to 160 days of age (mean±SEM) (Cranwell, 1995)

胰高血糖素(glucagon）抑制了酶的合成，胰岛素则促进了酶的合成（Henderson 等，1981；Lee 等，1990）但断奶后胰高血糖素和胰岛素对酶没有影响。Rantzer 等(1997)指出,断奶后 5 日内血液胰岛素和胰高血糖素对酶没有发现有任何影响。

胰腺所分泌的消化酶可分为蛋白质分解酶、碳水化合物分解酶、脂肪分解酶和核酸酶四大类，包括 20 几种酶、异酶辅酶(Cranwell，1995)(见表 1.3).

Table 1.3 Porcine pancretic enzymes (including isoenzymes and co-factor) present in pancreatic tissue or pancreatic secretions

Class	IUBMB name* (other names)	IUBMB number	Suckling pigs 0～5 days	Suckling pigs 1～6 days	Weaned pigs >4～6 days
Carbohydrase	α-amylase (total)	EC 3.2.1.1	+[1]	++	++
	(α-amylase 1)	EC 3.2.1.1			
	(α-amylase 2)	EC 3.2.1.1			
	Chitinase	EC 3.2.1.14			
Protease					
(Endopeptidase)	Trypsin (anionic)	EC 3.4.21.4	++	+	+
	Trypsin (cationic)	EC 3.4.21.4	±	±	++
	Chymotrypsin (A)	EC 3.4.21.1	+	+	++
	Chymotrypsin (B)	EC 3.4.21.1	++	+	±
	Chymotrypsin (C)	EC 3.4.21.2	-	±	+
	Pancreatic elastase	EC 3.4.21.36			
	(Elastase Ⅰ)	EC 3.4.21.36	-	-	+
	(Elastase Ⅱ)	EC 3.4.21.36	++	++	++
	(Protease E)		±	±	+
(Exopeptidase)	Carboxypeptidase A	EC 3.4.17.1	++	++	++
	Carboxypeptidase B	EC 3.4.17.2			
Lipase	Triacyglycerol lipase	EC 3.1.1.3		×[2]	××
	Carboxylesterase	EC 3.1.1.1	+	+	+
	Phospholipase A_2	EC 3.1.1.4			
	Sterol esterase	EC 3.1.1.13			
	(Total colipase)				
	(Colipase Ⅰ)			×	××
	(Colipase Ⅱ)				
Nuclease	Pancreatic ribonuclease	EC 3.1.27.5	1.0	1.3～1.7	3.0

* IUBMB (1992): international union of biochemistry and molecular biology. (Cranwell, 1995)

[1] -, no activity; ±, weak activity; +, medium activity; ++, strong activity.

[2] ×, similiar preprandial and postprandial outputs in pancreatic juice; ××, postprandial output > preprandial output ($p<0.05$).

各个日龄胰腺分泌酶的情况如下：

从出生至断奶逐渐开始分泌胰凝乳酶 C **和胰蛋白酶** E (Pierzynowski **等，**1993; Weström **等，**1987).

Cranwell (1995)**指出，影响胰腺成熟及酶发育的主要因素是日龄、饲料饲喂次数及饲料成分。** Rantzer**等** (1997)**则报道，影响胰酶的主要因素有饲料成分、蛋白质原料、干物质含量及粘度，而能量水**

平不包括在内。

Cranwell(1995) 对仔猪酶活性的变化进行了三个比较试验。因直接作比较会受很多因素的影响（断奶情况、断奶日龄、补食、绝食时间、试验期限),因此,以初生时单位体重酶的浓度为相对值进行了比较。试验结果如下,5 周龄前胰蛋白酶的相对值维持一定水平，到 6 周龄时逐渐增加。此外,28 日龄断奶时，离乳 2 周后胰蛋白酶浓度增加。断奶时胰凝乳酶相对含量增加了 1.5～3.0倍，但断奶一周后便急剧下降。而到断奶 2～4 周龄时又恢复到断奶前水平。其原因与胰腺的相对大小增大有关，而不是因胰凝乳酶的效价增加。Rantzer 等(1997)指出,断奶后 5 日内胰蛋白酶分泌量及蛋白质含量均增加。

胰蛋白酶和胰凝乳酶的含量受蛋白质原料及采食量的影响。 Makkink 等(1994)报道,28 日龄断奶仔猪饲喂脱脂奶粉（skimmed-milk powder)、大豆浓缩蛋白(soy protein concentrate; SPC)、大豆粕及鱼粉等蛋白质饲料，发现断奶后 3 天时，鱼粉组仔猪胰凝乳酶活性增加。断奶后 6 天时,鱼粉组胰凝乳酶效价最低，而大豆浓缩蛋白组胰腺及空肠内胰凝乳酶活性最高。此外，不同蛋白质原料组间胰腺内胰蛋白酶及胰凝乳酶的效价没有差别。另外，采食量高的仔猪(ADFI 为 10 g 以上）比采食量低的仔猪(ADFI 为 10 g 以下）胰腺内胰蛋白酶的浓度要高，而胰凝乳酶则正好相反。

胰腺内弹性蛋白酶 (elastate)I 及 II 的分泌量分别与胰蛋白酶及胰凝乳酶相似（Gestin 等,1997)。Gestin等(1997)调查了出生至断奶共 56 天期间胰腺所分泌的酶。结果发现，弹性蛋白酶 I 的效价从出生至断奶前缓慢增加，而断奶后急剧增加。与此相反，弹性蛋白酶 II 刚刚出生时最高，随时间的流逝而急剧减少。胰腺内淀粉酶相同数量随日龄的增加而急剧升高，但断奶后 1 周时，先是急剧下降,2～4 周时又重新增加。Corring 等(1978)报道，饲料的变化对胰腺内淀粉酶的含量有很大影响， 6 周龄时饲喂碳水化合物淀粉酶的含量比 4 周龄时高 700%。

脂肪分解酶在生后 4 周急剧增加，这是由于母乳分泌量及母乳内脂肪含量增加的缘故（Cranwell, 1995)。Lindemann等(1986)及 Cera 等(1990)指出,脂肪酶断奶后 2周龄时会减少。Corring 等(1978)则指出，不进行断奶而继续吸吮母乳时脂肪酶到 6 周龄为止一直增加且维持该水平。 Jensen 等(1997) 最近进行的研究结果与此相似。脂肪酶含量可随日龄和体重的增加而增加，单位体重脂肪酶效价的增加率断奶后比断奶前高。Pierzynowski 等(1993)报道,4 周龄和 6 周龄断奶仔猪饲喂饲料前脂肪酶分泌量显著低于饲喂后的分泌量。

1.2.3 小肠分泌的消化酶

小肠分泌 6 个碳水化合物分解酶(乳糖酶、海藻糖酶、异麦芽糖酶、蔗糖酶、麦芽糖酶 II 及 III)与 4 个蛋白质分解酶(enteropeptidase, neprilysin, aminopeptidases 及 dipeptidases),另外还有 2 个脂肪分解酶即单甘油脂肪酶（monoglyceride lipase） 及卵磷脂酶（lecithinase） ，还有有机酸分解酶 (phosphatase).

乳糖酶在生后 1 日龄时开始表现出比活性（specific activity)，在小肠内前端及中后端中比活性最强。生后 6～10 周龄以后逐渐下降(James 等,1987; Aumaitre 和 Corring, 1978) 。如图 1.4 所示,哺乳仔猪 2周龄到 5 周龄为止，乳糖酶的比活性急剧下降，然后到 8 周龄时维持该水平或逐渐减少（Hardy, 1990).

对肠内碳水化合物分解酶有影响的因素除日龄外，还包括补饲（Hampson 和 Kidder, 1986)、断奶、生长因子及激素等。

Miller 等(1986)调查了 3 周龄及 5 周龄断奶后第 5 天时碳水化合物分解酶的活性，发现蔗糖酶、异麦芽糖酶及乳糖酶的效价比相同日龄的哺乳仔猪减少 2～5 倍。但是,5周龄断奶仔猪的麦芽糖酶 II 和 III 的效价显著增加。另外,Hampson 和 kidder(1986)指出,3 周龄断奶时，蔗糖酶及乳糖酶效价到断奶后 3～8 日龄时减少。断奶和 2 周龄开始到 200 日龄，除了乳糖酶以外，其它酶活性持续增加。200 日龄

以后麦芽糖酶 II 和 III 维持一定水平不变，而蔗糖酶、异麦芽糖酶的活性随日龄的增大而继续增加(Kidder 和 Manners，1980)。

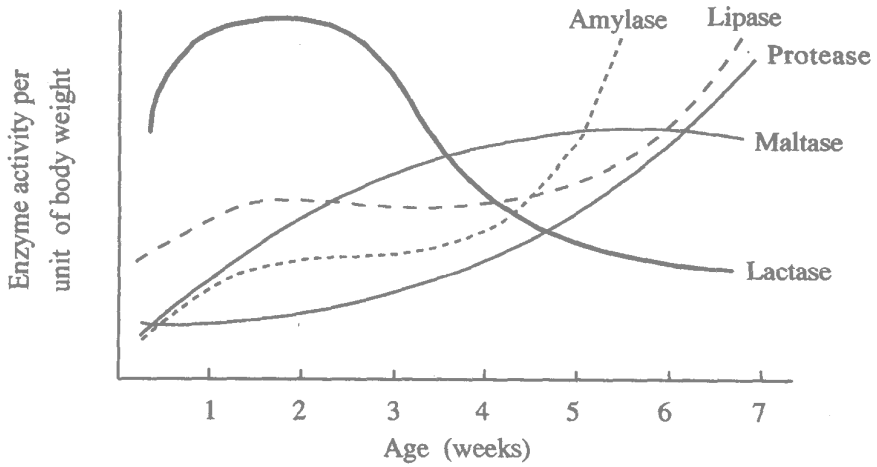


Figure 1.4 The activity of the digestive enzymes in the baby pig (Hardy, 1990)

Kelly 等(1991b)报道，小肠内酶的含量可受采食量的影响，当 14 日龄断奶仔猪强制饲喂 5 天时，自由采食组与强制饲喂组相比，小肠内麦芽糖酶及葡萄糖淀粉酶(glucoamylase)浓度分别提高 55%及 47%。

小肠内分泌的碳水化合物分解酶也受饲料内抗生素及益生素的影响。Collington 等(1990)报道，饲料内抗生素及益生素可增加成熟细胞的比率，同时也增加微绒毛内酶(乳糖酶及蔗糖酶)浓度。一般来说，小肠内分泌的肽酶(peptidase)含量随日龄的增加而减少。

Tarvid 等(1994b)指出，Gly-Leu 肽酶及 Leu 氨态酶(Leu aminopeptidase)的活性出生后 30 天内一直减少(见图 1.5)。

1.3 消化器官内的微生物

猪的消化器官(胃、小肠、大肠)中存在着很多微生物。这些微生物受 pH 值及肠内容物的流动速度的影响。流动速度比较缓慢的大肠与其它消化器官相比，微生物数量多，且微生物之间起各种复杂的生化反应(Maxwell 和 Stewart，1995)。

1.3.1 微生物的发育及种类

出生时猪的消化器官存在着微生物，可提供外表微生物入内急速生长的最适环境(Maxwell 和 Stewart，1995)。出生 3 小时内肠内就存在微生物(Ducluzeau，1983)，可形成菌落的微生物包括 *non-pathogenic Escherichia Coli*，*Streptococci*，*Clostridia* 及 *Lactobacilli*。随后因细菌的存在氧气被耗尽，便逐渐产生 *Bacteroidaceae*，*Eubacteria*，*Bifidobaiteria* 及 *Peptococci* 等厌气性微生物(Barnes，1986)

消化物中占主导位置的微生物有 *Escherichia Coli*，*Clostridium welchil*，*Streptococci*，*Lactobacilli* 及 *Veillonellae*(Smith，1965)。出生 1 日龄后，乳酸杆菌素(lactobacili)在胃及小肠内占主导位置，而出生 32 小时以后，*Bacterioides* spp. 在大肠开始增殖(Maxwell 和 Strewart，1995)。

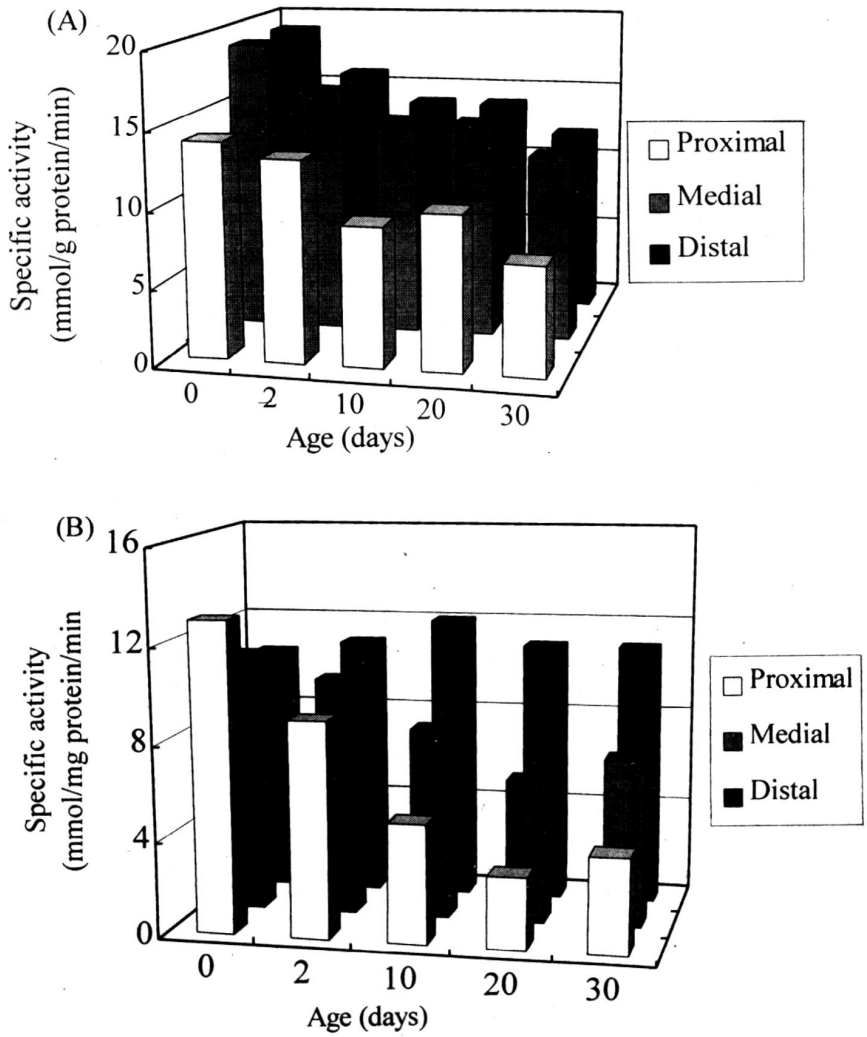


Figure 1.5 Distribution of (A) aminopeptidase-specific activity, and (B) dipeptidase-specific activity in the proximal, medial and distal regions of the small intestinal mucosa of newborn unsuckled pigs and suckling pigs aged 2～30 days. The height of each column represents the mean (Tarvid et al., 1994b)

链球菌(*Streptococci*)属中，断奶前占主导地位的包括 *Streptococcus saliverius*，*Streptococcus faecium* 及 *Streptococcus faecalis*，而断奶后占主导位置的包括 *Streptococcus bovis* 及 *Streptococcus equinus* 菌，乳酸杆菌属中，*Lactobacillus acidophilus*，*Lactobacillus fermentum* 及 *Lactobacillus salivarius* 与占主导地位无关(Fuller，1982)。

成熟猪粪内微生物中革兰氏阳性菌占 90%以上（主要包括 Streptococcus 及 Eubacterium 种(salanitrio，1977)，大肠内微生物中 90%以上为革兰氏阳性菌(Russel，1979)。猪消化器官及粪内微生物见表 1.4。

需要全本请访问 www.ertongbook.com

Table 1.4 Some microorganisms isolated from the pigs gut or from pig faeces

Facultative and/or aerotolerant	*Escherichia coli and coliforms* *Klebsiella, coryneforms, actinomycetes, staphylococci* *Lactobacillus spp., L. acidophilus, L. brevis, L. crispatus, L. fermentum, L. johnsonii, L. agilis, L. amylovorus, L. reteri, L. plantarum, L. delbrueckii, L. salivarius* *Enterococcus spp., E. acium, E. faecium, E. faecalis* *Streptococcus spp., S. salivarius, S. bovis, S. morbillorum, S. intermedius, S. equinus* *Pediococcus halophilus* *Gemella haemolysans* *Bifidobacterium spp., B. adolescentis, B. boum, B. choerinum, B. globosum, B. suis, B. thermophilum, B. pseudolongum* *Propionibacterim acnes, P. granulosum*
Strict anaerobes	*Acetivibrio ethanolgignens* *Acidaminococcus fermentans* *Bacteroieds (Prevotella) ruminicola, B. uniformis, B. furcosus, B. capillosus, B. fragilis* *Bacteroides (Mitsuokella) multiacidus, B. (Ruminobacter) amylophilus* *Fusobacterium prausnitzii, F. necrophorum* *Ruminococcus flavefaciens* *Fibrobacter succinogenes* *Selenomonas ruminantium, Anaerovibrio, Gemminger spp., Desulfomonas pigra* *Colstridium spp., C. putrificum, C. welchii* *Megasphaera elsdenii* *Eubacterium aerofaciens, E. tenue, E. lentum, E. cylindroides, E. rectale, E. ventriosum* *Peptostreptococcus sp., P anaerobius, P. asaccharolyticus, P. productus* *Butyrivibrio spp., B. fibrisolvens* *Methanobrevibacter spp.*

(Maxwell and Stewart, 1995)

猪大肠内厌气性微生物占主导地位（Varel 和 Yen，1997）。猪粪内及直肠内发现的微生物种类很相似，但与盲肠内发现的微生物相比有差异。盲肠内的主要革兰氏阳性菌为 *Prevotella ruminicola*（35%），*Selenomonas ruminantium*（21%），*Butyrivobrio fibrisolvens*（6%）及 *Bacteroides uniformis*（3%）；革兰氏阴性菌为 *Lactobacillus acidophilus*（7.6%），*Peptostreptococcus productus*（3%）及 *Eubacterium aerofaciens*（2.5%）（Robinson 等，1981）。

猪消化器官内存在的微生物与牛和人类肠内微生物相比具有几个特性（Varel 和 Yen，1997）。第一，猪大肠内不存在原生动物门（Protozoa）及厌气性真菌。第二，每头猪甲烷产生量相似。第三，在猪的直肠内发现了大部分反刍动物胃内的纤维素分解菌，主要包括 *Fibrobacter succinogenes* 及 *Ruminococcus flavefaciens*（Varel 等，1984）.

1.3.2 微生物菌落与宿主的关系

肠内微生物的最大作用是发酵，盲肠主要利用微生物进行发酵。能被发酵的底物有淀粉（starch）、

糖(sugar)、棉子糖(rattinose)、水苏糖(stacchyose)、Polydextrose、纤维素(cellulose)、外源及内源性蛋白质、肠内糖蛋白等(Cummings 和 Englyst，1987)。发酵的最终产物为乙酸(acetic acid)、丙酸(propionic acic)、丁酸(buytric acid)、H_2、CO_2 及 CH_4 气体，其中挥发性脂肪酸(乙酸、丙酸、丁酸)被宿主利用。挥发性脂肪酸所提供的能量占生长猪能量需要的 30%(Yen 等，1991)。此外，肠内微生物可改变代谢物质(metabolite)及药物(drugs)的形态(Maxwell 和 Stewart，1995)(见表 1.5)。

Table 1.5 Reactions involved in the transformation of antinutrient compounds by intestinal microflora

Reaction	Example
Hydrolysis	Glucuronides, glysides, esters, lectins
Reduction	C=C, N=N, aldehydes, ketones, alcohols
Degradation	Decarboxylation, deamination, dehalogenation, dehydroxlation, ring fission, demethoxylation, deacetylation
Others	Esterification

(Maxwell and Stewart, 1995)

大肠内微生物参与胆固醇的代谢，使肠内胆固醇分解成 coprostanol，coprostanone 及 cholestenone，从而减少胆固醇含量(Tannock，1988；Prins，1978)。微生物把流入到肠内的尿素(urea)及流入到盲肠的胆汁(bile salt)分解成氨气和胆汁酸(free bile acid)。Suzuki 等(1979)调查了具有尿素酶(urease)活性的微生物，这里包括 *Eubacteria*，*Peptostreptococci*，*Bilfdobacteria*，*Clostridia*，*Fusobacteria*，*Lactobacilli* 及 *Peptococci* 等微生物，以上微生物都是在肠内发现(Maxwell 和 Stewart，1995)。此外，最初参与胆汁分解过程的微生物是厌气性 Bacterioide SPP(Hill 和 Cook，1986)。这些微生物阻碍宿主动物的生长。另外，肠内微生物利用流入到肠内的尿素等含氮化合物合成微生物菌体蛋白，而宿主动物则利用这种蛋白质 Torrallardona 等，1993)。但是 Low(1993)等报道，肠内合成的微生物蛋白对宿主动物没有多大营养价值。

1.3.3 微生物菌落的影响因素

饲料内纤维对动物消化器官内微生物群体影响很大。Varel 和 Pond(1985)指出，饲喂高纤维饲料母猪组比对照组纤维分解菌数增加(见表 1.6)。

消化器官内微生物群也受猪健康状态的影响。Robinson 等(1984)调查了对猪注入异物时细菌的变化形态，发现健康时直肠内 *Baterioides*，*Streptococci* 及 *Lactobacilli* 等细菌含量增加。而 *Anaerovibrio*，*Serenomonas* 及大肠杆菌数减少。但如家畜被感染疾病时，会出现与此相反的结果。

1.4 肠内免疫反应

1.4.1 肠内免疫器官

猪的淋巴器官与其它家畜相比，有解剖及生理学上的不同特性。即淋巴组织结构倒位，组织学上有不同结构，髓细胞数量一定，网状组织(reticulum)分散，与其它动物相比嗜曙红细胞(eosinophils)比率高(Hoshi 等，1986；Ramos 等，1991；Ramos 等 1990；Binns. 1982).

Table 1.6 Number of cellulolytic bacteria from fecal samples of sows fed diets containing various levels of fiber

Days on diet	Cellulolytic bacteria ($\times 10^8$/g of dry wt)				SE[a]
	Control	20% Corn cobs	40% Alfalfa	96% Alfalfa	
0	14.7	6.0	10.8	14.1	8.7
5	10.1	10.2	34.4	56.5	-
14	22.4	17.5	18.8	24.2	-
21	28.4	16.9	41.3	71.0	-
35	27.8	16.3	105.3	54.9	-
49	24.6	32.8	43.5	76.3	-
70	25.0	9.3	56.5	59.3	-
98	33.3	12.5	50.2	63.7	-
Overall	23.3[b]	15.2[b]	45.1[c]	52.5[c]	5.2

[a] Calculated from the error mean square. (Varel and Pond, 1985)
[b,c] Means with different superscripts differ ($p<0.05$).

1)粘液

由杯状细胞(goblet cell)生产出的粘液在肠内起第一道防护作用。粘液腺分布于肠内许多位置，从上皮细胞表面覆盖着粘基化受体，以防细菌和毒素附着于肠表面(Gibbons，1982)。

2)Peyer's Patches (PP)

肠内存在 GALT (gut-assotiated lymphoid tissue)免疫器官。GALT 由 PP及淋巴球组成(Elgert，1996)(图 1.6)。PP 是最大的淋巴群且分布于所有位置，血浆细胞 (plasma cell)、T 细胞、B 细胞、

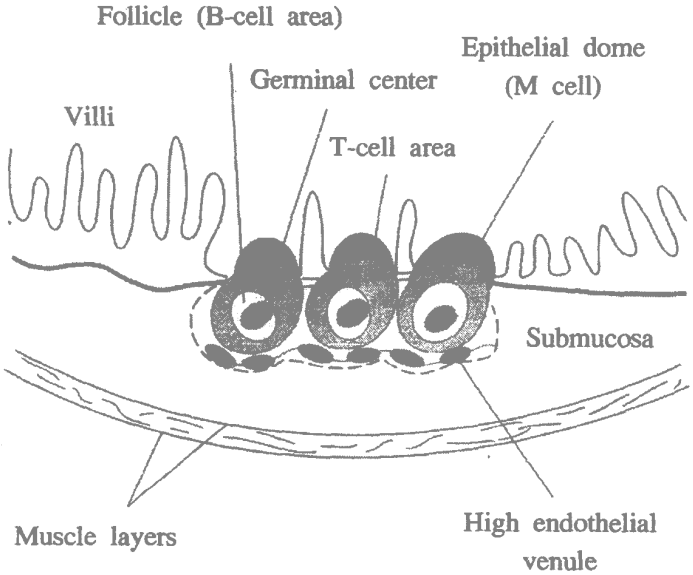


Figure 1.6 Structure of Peyer's patch (Elgert, 1997)

巨噬细胞（macrophage）及树状细胞(dendritic cell)分布在 PP 内,可进行免疫反应。PP 对 IgA 的生产起重要作用。

3)Lamina propria lymphocyte

Lamina Propria 中有 B 细胞、T 细胞、mast cell 及佐细胞（accessory cell)等,与其它淋巴器官细胞相比,Lamina Propria 中许多生产 IgE 的细胞。出生时 Lamina Propria 中有少量淋巴细胞和血浆细胞，出生后随肠内微生物的增殖，淋巴细胞和血浆细胞数量急剧下降。

4)Intraepthelial lymphocytes

上皮细胞上淋巴球是由 T 淋巴球构成。在这里生产出 interferon-like-factor。

出生后肠内免疫系统有巨大变化。 GALT 的数量到 29 日龄时可增加到初生时的 2 倍 (Simophoulos 等，1993)。B 细胞的数量也随日龄的增长而增加。此外，出生初期 Lamina Propria 中存在 IgG 及 IgM +cell,但过几天后可存在 IgA+cell。

1.4.2 肠内免疫系统的影响因素

仔猪出生后就会在肠内形成微生物群。这些物质在肠内起非特异性免疫反应。而且肠内微生物对 GALT 一细胞群起很大影响。另外，肠内 IgA、T 细胞及巨噬细胞的生产也受肠内微生物的影响。 Dritz 等（1996）调查了脂多糖(Lipopolysaccharides；LPS）对断奶仔猪免疫及生长性能的影响效果，发现脂多糖组结合的分子，是革兰氏阴性菌的组成成分。综上所述，免疫反应是由肠内革兰氏阴性菌所致。对肠内免疫反应有影响的另一个因素是饲料的抗原。抗原可提高血清 IgG 数量。

肠内免疫作用也可受饲料内油的来源。Thies 等（1999）用豆油、高油酸葵花油(high-oleic sunflower oil)、葵花油 (sunflower oil)、双低菜籽油及鱼油对 21 日龄奶仔猪免疫反应效果进行了调查。结果发现，添加鱼油组攻击大肠杆菌的吞噬细胞比例及活性下降。 High-oleic sunflower oil ,豆油、鱼油组血液内淋巴结中淋巴细胞数减少，鱼油组血液内淋巴细胞中 natural Killer 细胞效价变低。另外，血液、淋巴结及 thymic mononuclear 细胞培养液内 PGE_2(prostaglandin E_2)浓度也会减少。

1.5 消化、吸收能力的发育

1.5.1 生后至断奶

初生仔猪因其营养物摄取途径由胎盘转变为肠，所以在功能方面会发生巨大的变化。肠细胞由形态上、功能上完全不同于出生时的细胞来替换。例如：肠细胞基因的变化现象就是最好的例子，即乳糖酶活性降低，而麦芽糖酶活性增加(Buddington，1997)。

一般来说，2 周龄内断奶仔猪对乳蛋白饲料的利用率高于以大豆蛋白为主的饲料利用率。利用率虽然该时期已开始分泌大部分消化酶，但是胰酶分泌尚不足。 Pekas 等（1964)用胰管结扎方法观察到胰液对大豆蛋白的消化作用大于对乳蛋白的消化作用。另外，胰液的这种作用于 8 周龄仔猪开始适应大豆蛋白时有所减少。Efird 等（1982 b)指出，胃蛋白酶、胰蛋白酶及胰凝乳蛋白酶的活性到 3 周龄时还不能正常发挥其功能，但断奶可使这些酶的活性增加。胃粘膜及胰腺组织内的蛋白分解酶除了 4 周龄以后的几天外与生长性能没有直接关系，消化能力和生长性能主要与胃肠管内酶的分泌有关 （Lindemann 等，1986)。与哺乳仔猪相比，早期断奶仔猪消化器官重量及组织内酶含量会更加提高。

Kidder 和 Manners（1980a，b)对肠粘膜 brush-border 酶的发育过程总结出三点。第一，蔗糖酶

(sucrase)、异麦芽糖酶(isomaltase)在生长期限内持续增加。第三,麦芽糖酶 II、III 及海藻糖酶 (trehalase)到 200 日龄为止持续增加,以后便维持这个水平。第三,乳糖酶到 21 日龄时达到最高水平并维持该水平。一般来说,brush-border 的碳水化合物分解酶的水平在邻近幽门部的小肠上段部位低,逐渐增加至小肠 2/4 或 3/4 处达到最高水平,而在小肠末段部位会减少。然而,乳糖酶和海藻糖酶的水平在小肠上端部 1/4 处最高,而小肠末端最低。小肠粘膜刷状缘酶的含量,5 周龄时比 3 周龄时高,除了乳糖酶以外,断奶仔猪比同龄哺乳仔猪酶水平高。

1.5.2 断奶后的发育

消化器官及其功能的发育水平,可与年龄、断奶日龄、断奶仔猪饲料的成分有密切关系。当对 2～8 周龄仔猪胰管结扎抑制胰液分泌时,乳蛋白为主饲料和大豆蛋白为主饲料中蛋白质及干物质消化率均减少。发现蛋白质消化率的减少幅度以大豆蛋白为主饲料(减少 18%～57%)比乳蛋白为主饲料(减少 5%～39%)更严重,且 2 周龄和 4 周龄时减少程度最严重。但干物质消化率与年龄没有相关,均减少 5%～18% 。当胰管结扎情况下,乳蛋白为主饲料的消化吸收能力比大豆蛋白为主饲料更优秀,然而,大豆蛋白为主饲料的消化率随年龄的增长而增加(Pekas 等,1964)。

随年龄的增长和断奶措施,消化管内会发生组织学和形态学的变化。 Smith (1984)报道,2 周龄断奶仔猪小肠绒毛长度变短,隐窝深度增加。并液体饲料组比固体饲料组,其空肠至回肠粘膜绒毛长度的减少程度较低。

4 周及 6 周龄仔猪小肠绒毛长度断奶后 5 天内可减少到原来的一半左右,隐窝深度在哺乳期和断奶以后呈增加趋势。Efird 等(1982b)调查了哺乳仔猪初生到 21 日龄的酶的活性(单位/kg 体重)。发现胃蛋白酶的活性先减少后恢复,胰蛋白酶及胰凝乳酶的活性增加。胃肠道中蛋白分解酶的活性断奶后 6 日内急剧增加。肠内胰蛋白酶及胰凝乳酶活性增加数倍,断奶后胃尤其是胰腺的蛋白酶活性明显增加。

Efird 等 (1982a)报道,断奶后头一周肠壁重量增加,胰腺重量不受日龄的影响,但饲喂乳蛋白为主饲料进行断奶时与饲喂大豆蛋白为主饲料进行断奶时比较胰腺重量更大。胰腺的胰蛋白酶的活性在断奶后一周增加 2 倍,但肠内胰蛋白酶活性不受影响。肠内胰蛋白酶活性在饲喂大豆蛋白为主饲料时更高,而胰凝乳蛋白的活性不同于胰蛋白酶活性。

Shields 等(1980)调查了出生至 10 周龄的消化器官发育过程。到 10 周龄时,体重约增加 20 倍,而胰腺、肠子长度及肠子的容积分别增加 23 倍、35 倍及 25 倍(表 1.7)。总淀粉酶活性(amylase activity)(胰腺组织、肠内容物及肠粘膜的总淀粉酶活性)增加 82 倍,总蛋白酶活性增加 56 倍,淀粉酶活性在胰腺组织和肠内容物中分别提高 188 倍和 207 倍,而蛋白酶的活性在胰腺和肠内分别增加 34 倍和 169 倍(表 1.8)。

Table 1.7 Mean organ size of pigs between birth and ten weeks of age

Measurement	Age (weeks)					
	0	2	4	6	8	10
No. pigs	3	3	12	12	12	12
Body weight (kg)	1.31	3.78	6.71	9.07	15.61	26.04
Pancreas weight (g)	2.24	3.08	11.63	20.00	35.35	52.23
Intestine length (m)	4.09	5.99	9.20	10.86	13.18	14.61
Intestine volume (ml)	22.00	44.00	120.00	235.00	499.00	542.00

(Shields et al., 1980)

Table 1.8 Effects of age and source of digestive specimen on general protease and amylase activities of young pigs[a]

Measurement	Age (weeks)					
	0	2	4	6	8	10
No. pigs	3	3	12	12	12	12
Amylase activity (g/min)[b]						
Total	15	52	98	208	540	1,222
Pancreas	5	10	48	164	317	939
Intestinal contents	1	20	21	15	158	207
Intestinal mucosa	9	22	29	29	65	76
Protease activity (mg/min)[c]						
Total	6	12	49	84	166	338
Pancreas	5	9	38	57	77	169
Intestinal contents	1	3	11	27	89	169

[a] These enzyme activities were derived from the tissues and contents described in Table 1.7.

[b] Grams of starch hydrolyzed per minute.

[c] Milligram tyrosine equivalents produced per minute. (Shields et al., 1980)

参 考 文 献

Armand, N., P. Borel, P. H. Rolland, M. Senft, M. Andrè, H. Lafont and D. Lairon. 1992. Adaptation of gastric lipase in mini-pigs fed a high-fat diet. Nutrition Research. 12:489.

Aumaitre, A. and T. Corring. 1978. Development of digestive enzymes in the piglet from birth to 8 weeks. Ⅱ. Intestine and intestinal disaccharidases. Nutritition and Metabolism. 22:244.

Bardocz, S. 1993. The role of dietary polyamines. Europ. J. Clinic. Nutr. 47:683.

Barnes, E. 1986. Anaerobic bacteria of the normal intestinal microflora of animals. In: Anaerobic Bacteria in Habitats Ohter than Man (Ed. E. M. Barnes and G. C. Mead). Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK. pp. 225.

Blachier, F. 1997. Intestinal polyamines. Proc. of the 7th International Symposium on Digestive Physiology in Pigs. Saint Malo, France. EAAP Publication no. 88. pp. 222～233.

Buddington, R. K. 1997. Intestinal nutrient transport during the life history of swine. In: Digestive physiology in pigs. (eds.: J. P. Laplace, C. Fevrier and A. Barbeau). Proceedings of 7th International Symposium. EAAP publication No. 88, Saint Malo, France. pp. 102～112.

Buddle, J. R. and J. R. Bolton. 1992. The pathophysiology of diarrhoea in pigs. Pig News Info. 13: 41N.

Caspray, W. R. 1992. Physiology and pathophysiology of intestinal absorption. Am. J. Clin. Nutr. 51(Suppl.):299S.

Cera, K. R., D. C. Mahan and G. A. Reinhart. 1990. Effect of weaning, week post－weaning and diet composition on pancreatic and small intestinal luminal lipase response in young swine. J. Anim. Sci. 68:384.

Cera, K. R., D. C. Mahan, R. F. Cross, G. A. Reinhart and R. E. Whitmoyer. 1988. Effect of age, weaning and postweaning diet on small intestinal growth and jejunal morphology in young

需要全本请访问 www.ertongbook.com