

反刍动物瘤胃尿素氮代谢的研究进展

鲜莉莉^{1,2}, 张强^{1,2*}

(1. 省部共建青稞和牦牛种质资源与遗传改良国家重点实验室, 西藏 拉萨 850000; 2. 西藏自治区农牧科学院畜牧兽医研究所, 西藏 拉萨 850009)

摘要: 尿素氮循环再利用对哺乳动物维持体内氮平衡和提高氮素利用率等方面具有重要意义, 尤其是对反刍动物而言, 当饲料日粮中氮含量摄入不足时, 会更加依赖于尿素氮循环再利用。本文以反刍动物尿素氮循环再利用为对象, 阐述了反刍动物体内尿素氮循环利用的特点及影响瘤胃尿素氮循环再利用的因素, 为实际生产中反刍动物的精准营养提供理论依据和技术支撑。

关键词: 反刍动物; 尿素氮循环再利用; 尿素转运蛋白; 瘤胃微生物

中图分类号: Q95

文献标志码: A

Progress in Rumen Urea Nitrogen Metabolism of Ruminants

XIAN Lili^{1,2}, ZHANG Qiang^{1,2*}

(1. State Key Laboratory of Highland Barley and Yak Germplasm Resources and Genetic Improvement, Tibet Lhasa 850000, China; 2. Institute of Animal Husbandry and Veterinary Medicine, Tibet Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Tibet Lhasa 850009, China)

Abstract: Urea nitrogen recycling plays an important role in maintaining nitrogen balance and improving nitrogen utilization in mammals, especially for ruminants. When the intake of nitrogen content in feed diet is insufficient, it will be more dependent on urea nitrogen recycling. Taking the urea nitrogen recycling of ruminants as the object, this paper expounds the characteristics of urea nitrogen recycling and the factors affecting rumen urea nitrogen recycling in ruminants, which provide theoretical basis and technical support for accurate nutrition of ruminants in actual production.

Key Words: Ruminant; urea nitrogen recycling; urea transporters; rumen microorganism

对于反刍动物而言, 尿素氮在机体的消化代谢过程中处于至关重要的地位。尿素氮是反刍动物氮素循环再利用的重要载体。与植物不同, 反刍动物需要从外界获取氮素, 当动物机体经常处于不同氮“胁迫”的环境状态下时, 会利用尿素氮循环再利用这一生理机制来最大程度地利用和保存氮素, 这对于动物机体内氮平衡的维持具有十分重要的意义。随着生物技术的发展, 科研人员

对动物机体内的尿素氮循环再利用代谢进行了一系列相关研究, 积累了许多关于反刍动物体内氮代谢的资料^[1]。

1 反刍动物尿素氮循环利用

体内存在一个体积庞大的瘤胃是反刍动物对比于单胃动物最明显的特点。瘤胃在反刍动物中起到至关重要的作用, 其中栖息着数量惊人的微生物。瘤胃微生物能够为宿主动物提供机体营养代谢所需的各种氨基酸资源^[2]。饲料蛋白质在瘤胃被微生物降解生成氨, 除被细菌合成菌体蛋白质外, 多余的氨则被瘤胃壁吸收, 随血液循环进入肝脏用于合成尿素。所合成的尿素一部分进入肾脏随尿排出体外, 另一部分通过瘤胃壁的血液扩散又回到瘤胃, 再一部分进入唾液腺随唾液返回瘤胃。后两种方式返回瘤胃的尿素均可再次被细菌利用合成菌体蛋白。由于这一过程反复不断循环, 故也

收稿日期: 2022-04-29

基金项目: 省部共建青稞和牦牛种质资源与遗传改良国家重点实验室自主课题(XZNKY-2021-C-014-Z06); 吉拉牦牛遗传资源挖掘及良种选育研究项目(QYXTZX-RKZ2020-04); 阿里地区改则县野血牦牛健康养殖营养调控技术与示范项目(QYXTZX-AL2021-02)。

作者简介: 鲜莉莉(1991-), 女, 研究实习生, 主要研究方向为动物遗传育种, E-mail: 1973298876@qq.com; *为通讯作者: 张强(1979-), 男, 副研究员, 主要研究方向为牦牛遗传育种, E-mail: tibetq@126.com。

称为瘤胃—肝脏的氮素循环。氮素循环(图1)既可减少食入饲料蛋白质的浪费,又可使食入蛋白质更多地转化为菌体蛋白质^[3]。研究发现^[4-5],氮元素是反刍动物生产的重要元素之一,动物体内瘤胃和肠道微生物经常处在“氮胁迫”的环境中,这使得尿素氮循环再利用对维持反刍动物体内的氮平衡至关重要。有研究发现^[6],反刍动物在肝脏中产生的尿素氮有一部分可以转运到胃肠道中,转运的这部分尿素氮可以作为宿主动物的氮源合成代谢,同时转运到瘤胃中的尿素氮分解的氨具有中和胃酸的作用,可以调节瘤胃内环境的稳定。反刍动物体内的尿素氮循环再利用对维持体内氮循环具有十分重要的意义,为设计低氮日粮提供了理论依据和技术指导,为实现低氮减排的环境友好型经济发展模式开辟了新思路^[7]。

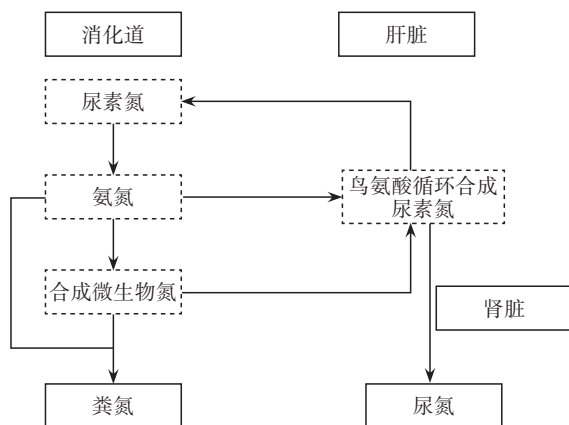


图1 反刍动物尿素氮循环利用

2 影响瘤胃尿素氮循环再利用的因素

2.1 反刍动物尿素转运蛋白

研究发现^[8],红细胞和肾小管上皮细胞的尿素通透性是脂质双层的100倍以上,尿素不能通过自由扩散直接通过细胞膜的脂质双层,必须要通过载体的协助。Ritzhaupt等^[9]研究发现,在反刍动物的胃肠道内存在特殊的尿素转运蛋白,并推断机体内尿素氮循环再利用有可能就是这种特殊的尿素转运蛋白所促进的。有学者研究发现^[10],就反刍动物而言,如果日粮中氮含量增高,则尿素转运蛋白在瘤胃组织中的含量也相应升高,会使得瘤胃内多余的尿素返回到血液中。目前在动物体内研究发现了多种尿素转运载体,统称为尿素转运蛋白(UT)。其基因名称为SLC14,其中SLC14A1基因编码UT-B蛋白、SLC14A2基因编码UT-A蛋白^[11]。Stewart等^[12]通过研究发现,尿素转运蛋白UT-B存在于反

刍动物瘤胃壁中,并证实了尿素转运蛋白UT-B在瘤胃中调节尿素过程中的作用机理。瘤胃壁组织中大量存在UT-B蛋白而没有UT-A蛋白。调节瘤胃中尿素跨膜转运的蛋白主要包括UT-B转运蛋白和部分水通道蛋白(AQP3、7、9和10)^[13]。

2.2 日粮营养

影响反刍动物体内尿素氮循环再利用的重要因素之一为动物日粮的营养水平,尤其是日粮中的氮含量对反刍动物体内尿素循环再利用起着十分重要的调控作用^[14]。研究发现^[10],瘤胃中氨氮的含量会随着动物日粮中氮含量的增加而增加,但循环再利用的尿素氮比例却随之降低,说明动物日粮中氮含量的增加不利于机体对尿素氮的循环再利用。此外,动物机体用于合成、代谢的氮含量不会随日粮中氮含量的增加而增加。而贾青等^[15]研究发现,山羊体内氮代谢及内源尿素氮周转与日粮粗蛋白质水平存在显著的联系,随着日粮中蛋白质含量的增高,机体肾脏合成的尿氮含量会显著增加,并且能获得最大氮的沉积。康婧鹏^[16]研究发现,在低氮日粮条件下,随着藏羊日粮中能量水平的升高,肝脏合成的尿素氮循环再利用的比例也会增加,氮沉积也随之增加。在反刍动物采食低氮日粮的情况下,其机体会依靠体内尿素氮循环再利用能力来调节体内氮循环代谢^[10]。综上所述,反刍动物体内氮含量随着日粮蛋白水平的增高而增高,随之尿素氮循环再利用率也增大,但是,日粮中过高的蛋白质含量也会导致机体氮富裕,机体肾脏会将过多的氮合成尿氮,并排出体外。所以,维持合适的日粮氮含量,对于反刍动物的科学、经济、健康、优质饲养尤为重要。

2.3 生理阶段

反刍动物各个生理阶段对其机体尿素氮再循环利用代谢的影响不同。有研究发现^[17],犊牛断奶后,其瘤胃上皮组织中的UT-B转运蛋白和AQP3蛋白的表达量均显著提高,使其机体的氮沉积也显著提高,这表明机体内尿素循环机制会随着动物机体反刍功能的成熟而健全。犊牛断奶后,肝脏合成的尿素量、粪氮含量和消化道内的尿素氮的含量都在增加^[18]。随着犊牛日龄增长,瘤胃结构发育趋于完善,其上皮组织中的UT-B蛋白表达丰富度显著升高^[19],说明随着动物机体反刍功能发育趋于完善,动物尿素氮再循环机制也会趋于完善。

2.4 瘤胃内环境及微生物区系组成

艳城^[20]通过研究细毛羊发现,其瘤胃的发酵产物短链脂肪酸、二氧化碳、氨和pH值等可以调节反刍动物机体瘤胃上皮组织的尿素转运过程。反刍动物瘤胃上皮中UT-B基因表达量随着瘤胃中短链脂肪酸含量的升高和瘤胃液pH值的降低而显著增加,有利于细毛羊瘤胃尿素氮循环再利用。但是,当其瘤胃中的pH值下降到6.4以下时又会抑制UT-B的基因表达,抑制其尿素氮循环再利用。Lu等^[21]研究发现尿素转运蛋白表达可以通过短链脂肪酸、氨和pH值等的剂量高低以及组合效应来共同决定不同的组合和剂量,其产生的调节效果也不相同。

研究发现^[22],尿素氮再循环利用的量和利用率受到动物瘤胃微生物区系的影响,瘤胃中原虫在蛋白质降解过程中起着十分重要的作用。Kiran等^[23]通过驱除绵羊瘤胃中的原虫来研究对机体尿素氮再循环和氮代谢的影响,研究发现,驱除原虫可以使内源性尿素氮再循环进入胃肠道的比例提高,为MPC的合成提供了氮源,提高了反刍动物氮的利用率,进而调控反刍动物体内尿素的循环效率。

3 小结

大量研究表明,反刍动物消化道内的氮含量是采食量中氮含量的2倍多,所以瘤胃内尿素氮循环再利用是氮代谢的重要组成部分,对动物机体维持体内氮平衡具有重要的生物学意义。目前关于尿素氮循环再利用研究在各个方面都有了很大的突破,尤其是瘤胃对尿素循环的调控因子等方面都取得了突破性的研究,包括UT-B转运蛋白和部分水通道蛋白AQP3等,但是其调控机理和作用机制尚不完全清楚,有待将来进一步研究。

参考文献:

- [1] 董世魁,龙瑞军,胡自治.不同采食水平下舍饲干奶牦牛能量转化、氮、钙、磷代谢的研究[J].草业学报,2000,9(2):32-37.
- [2] 王惟惟,王传洋,郝力壮,等.饲粮氮水平对牦牛尿嘌呤衍生物排出量与瘤胃微生物氮产量的影响[J].动物营养学报,2017,29(11):3932-3941.
- [3] 张恩平,姚军虎,陈玉林.反刍动物内源尿素-N再循环研究进展[C]//饲料营养研究进展(2010),2010:143-150.
- [4] REESE A T, PEREIRA F C, SCHINTLMMEISTER A, et al. Microbial Nitrogen Limitation in the Mammalian Large Intestine[J]. Nature Microbiology, 2018, 3(12):1441-1450.
- [5] STEWART G S, SMITH C P. Urea Nitrogen Salvage Mechanisms and Their Relevance to Ruminants, Non-Ruminants and Man[J]. Nutrition Research Reviews, 2005, 18(1):49-62.
- [6] LAPIERRE H, LOBLEY G E. Nitrogen Recycling in the Ruminant: a Review[J]. Journal of Dairy Science, 2001, 84: E223-E236.
- [7] 甘水燕,刘虎,周建伟.反刍动物体内尿素循环及其转运蛋白的分子调控机制研究进展[J].中国乳业,2021(9):21-31.
- [8] SANDS J M. Mammalian Urea Transporters[J]. Annual Review of Physiology, 2003, 65:543-566.
- [9] RITZHAUPT A, WOOD I S, JACKSON A A, et al. Isolation of a RT-PCR Fragment from Human Colon and Sheep Rumen RNA with Nucleotide Sequence Similarity to Human and Rat Urea Transporter Isoforms[J]. Biochemical Society Transactions, 1998, 26(2):S122.
- [10] MARINI J C, VAN AMBURGH M E. Nitrogen Metabolism and Recycling in Holstein Heifers [J]. Journal of Animal Science, 2003, 81(2):545-552.
- [11] SMITH C P, FENTON R A. Genomic Organization of the Mammalian SLC14a2 Urea Transporter Genes [J]. The Journal of Membrane Biology, 2006, 212(2):109-117.
- [12] STEWART G S, GRAHAM C, CATTELL S, et al. UT-B is Expressed in Bovine Rumen: Potential Role in Ruminant Urea Transport [J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2005, 289(2):605-612.
- [13] RITZHAUPT A, BREVES G, SCHRÖDER B, et al. Urea Transport in Gastrointestinal Tract of Ruminants: Effect of Dietary Nitrogen [J]. Biochemical Society Transactions, 1997, 25(3):490.
- [14] 郭亚敏.饲粮能量水平对藏羊瘤胃氮素转运及利用效率的影响[D].兰州:兰州大学,2019.
- [15] 贾青,康红,徐红蕊,等.结合¹⁵N示踪法研究日粮蛋白水平对山羊氮代谢的影响[J].饲料工业,2007,28(23):48-51.
- [16] 康婧鹏.饲粮能量水平对藏羊尿素循环及其组织中UT-B表达量的影响[D].兰州:兰州大学,2018.
- [17] BERENDS H, VAN DEN BORNE J J G C, RØJEN B A, et al. Urea Recycling Contributes to Nitrogen Retention in Calves Fed Milk Replacer and Low-Protein Solid Feed [J]. The Journal of Nutrition, 2014, 144(7):1043-1049.
- [18] OBITSU T, WATANABE S, YONEYAMA T, et al. Effect of weaning on urea metabolism in calves. [C]// Progress in Research on Energy & Protein Metabolism International Symposium. 2003.
- [19] 仲崇亮.尿素转运蛋白UT-B和AQP3在瘤胃的表达、分布和调节机制[D].兰州:兰州大学,2021.
- [20] 艳城.日粮对细毛羊瘤胃上皮的SCFA吸收相关基因及氮素转运的调控[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2015.
- [21] LU Z Y, GUI H B, YAO L, et al. Short-Chain Fatty Acids and Acidic pH Upregulate UT-B, GPR41, and GPR4 in Rumen Epithelial Cells of Goats [J]. American Journal of Physiology Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2015, 308(4):283-293.
- [22] 林波,王迪铭.反刍动物瘤胃内氨氮产生的微生物机制与调控手段[J].中国饲料,2010(19):9-13.
- [23] KIRAN D, MUTSVANGWA T. Effects of Partial Ruminant Defaunation on Urea-Nitrogen Recycling, Nitrogen Metabolism, and Microbial Nitrogen Supply in Growing Lambs Fed Low or High Dietary Crude Protein Concentrations [J]. Journal of Animal Science, 2010, 88(3):1034-1047.