

饲料营养活性物质调节奶牛瘤胃发酵及乳脂合成机制研究进展

高家瑞 童津津* 曹素英 蒋林树

(北京农学院动物科学技术学院, 奶牛营养学北京市重点实验室, 北京 102206)

摘要: 随着我国饲料全面禁抗的实施, 饲料营养活性物质成为当下研究热点。乳腺合成乳脂的调节过程受到多方面因素的共同影响, 目前通过饲料营养活性物质调节乳脂合成研究受到广泛关注。本文从奶牛瘤胃微生物氢化以及瘤胃发酵 2 个方面, 探讨了饲料营养活性物质对乳脂合成调节机制的影响, 旨在为通过饲料营养活性物质改善奶牛生产性能提供参考。

关键词: 营养活性物质; 瘤胃微生物氢化; 乳脂; 信号通路

中图分类号: S823

文献标识码: A

文章编号: 1006-267X(2023)07-4172-10

近年来, 乳脂作为牛奶中脂溶性营养物质的重要载体, 其营养价值逐渐被人们所重视。乳脂作为一种除乳蛋白以外的牛乳中关键成分, 是一个用来衡量牛乳产品质量和奶牛综合生产性能的重要指标。然而, 乳脂的合成是一个极其复杂的过程, 这一过程不仅关系到奶牛饲料营养的摄入, 同时也与体内的消化吸收和乳腺合成乳脂调控过程息息相关, 因此如何通过营养手段提高奶牛乳脂合成已成为亟需研究的新问题。

随着我国饲料全面禁抗的实施, 畜禽养殖业面临了更大的挑战, 安全、绿色、健康的饲料添加剂已成为当前研究的热点和市场急需产品。饲料营养活性物质是饲料中含有的超微量成分, 其具有多种生物活性及保健作用。卢德勋^[1]提出把饲料营养活性物质列入饲料营养正常组成的崭新学术观点, 为传统饲料营养价值评定技术和饲粮配合技术现代化发展提供了新思路, 对传统饲料科学整体现代化发展具有开创性贡献。特别是对其健康效应的研究, 可以称之为现代动物营养学的一个里程碑式的进展。因此, 通过解析饲料营养活性物质对奶牛瘤胃发酵及乳脂合成调控的影

响, 可全面提升奶牛绿色健康养殖水平, 实现乳产品生态绿色的可持续发展。

本文综述了奶牛瘤胃微生物氢化影响因素以及瘤胃发酵对乳脂合成影响的研究进展, 并介绍了目前通过营养调控手段改善乳脂合成和瘤胃发酵的相关研究, 为进一步实现并完善奶牛精准营养饲喂提供参考。

1 奶牛瘤胃微生物氢化及相关微生物调节机制

胃肠道的进化充满了创新和妥协的历程, 在此过程中草食动物与微生物形成了共生关系。奶牛瘤胃是一个高度特化的器官, 具有高度适应性、多样性和竞争性的微生物环境, 瘤胃内微生物充分利用其不可消化的食物并代谢产生宿主所需要的营养^[2]。奶牛摄入饲料后, 其中的多种脂类物质进入到瘤胃中, 通过瘤胃微生物的脂解作用, 释放出游离脂肪酸(fatty acids, FA)和甘油。而水解出的游离 FA 包含了饱和脂肪酸(saturated fatty acids, SFA)和不饱和脂肪酸(unsaturated fatty acid, UFA), 其中的 UFA 通过顺反异构化反应生

收稿日期: 2023-01-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(32272904)

作者简介: 高家瑞(1998—), 男, 河北张家口人, 硕士研究生, 研究方向为动物营养与免疫。E-mail: gaojiarui98@126.com

* 通信作者: 童津津, 副教授, E-mail: tongjinjin0451@163.com

成反式 FA 中间体,随后在瘤胃微生物参与下将碳链上的双键转变为单键生成 SFA,这一过程称为生物氢化^[3]。在生产中,奶牛饲料通常含有 5% 的粗脂肪,为机体提供的脂肪酸主要为 C18 UFA,包括 C18:3n-3、C18:2n-6 和 *cis*-9 C18:1 等。

目前大量研究已阐明了 *cis*-9 C18:1、C18:2n-6 和 C18:3n-3 的几种瘤胃生物氢化途径^[3-4]。在常规饲喂条件下,C18:2n-6 主要异构化生成 *cis*-9, *trans*-11 C18:2, 然后进一步转化为 *trans*-11 C18:1,最后氢化生成 C18:0;C18:3n-3 在氢化过程中首先生成 *cis*-9, *trans*-11, *cis*-15 C18:3、*trans*-11, *cis*-15 C18:2 和 *trans*-11 C18:1 3 种主要中间异构化产物,最后产生 C18:0;而 *cis*-9 C18:1 的氢化过程较为简单,主要在瘤胃中直接氢化生成 C18:0。以上过程为 C18:2n-6、C18:3n-3 和 *cis*-9 C18:1 3 种 UFA 的主要氢化途径,而在瘤胃微生物氢化过程中,3 种 UFA 也可能出现其他几种次要中间异构体的形成,例如 C18:2n-2 生成 *trans*-9, *trans*-11 C18:2 氢化途径、C18:3n-3 生成 *cis*-9, *trans*-13, *cis*-15 C18:2 氢化途径等。乳脂抑制 (milk fat depression, MFD) 作为当前奶牛养殖实践中普遍存在的问题,通常会使得奶牛乳脂合成受到由于瘤胃脂质代谢的改变,导致生成直接抑制乳脂合成的特定脂肪酸生物氢化中间体^[5]。研究发现,C18:2n-6 在瘤胃氢化过程中形成的 *trans*-10, *cis*-12 共轭亚油酸 (CLA) 已明确其可以抑制奶牛乳脂合成的中间体, *cis*-10, *trans*-12 CLA 和 *cis*-11, *trans*-9 CLA 可以发挥潜在的抗脂肪生成作用^[5],由此说明瘤胃氢化途径的不同影响奶牛乳脂的合成。

据报道,瘤胃中的细菌和原虫是参与 UFA 生物氢化的主要微生物^[3]。根据氢化产物的不同,将瘤胃细菌分为 A、B 两类,其中 A 类细菌主要出现在将 UFA 转变为中间异构化产物的过程,B 类细菌主要将中间异构化产物氢化为最终 SFA C18:0,同时在 C18:2n-6 和 C18:3n-3 氢化途径中也会转化 UFA 生成中间异构化产物。姜雅慧等^[6]研究发现,A 类细菌中溶纤维丁酸弧菌、真细菌、白色瘤胃球菌和革兰氏阴性杆菌用于转化亚油酸和亚麻酸;B 类细菌中羧尾菌占有主要菌群,其中 *Fusocillus* T344、革兰氏阴性杆菌 R8/5 和 *Fusocillus babrahamensis* P2/2 既可氢化油酸,同时也对烟油酸和亚麻酸氢化起一定作用。此外,有

研究表明,多酚化合物通过抑制特定的瘤胃细菌而影响瘤胃的生物氢化作用^[7],使牛奶的脂肪酸组成更理想,多不饱和脂肪酸与单不饱和脂肪酸的比例更高,n-3 脂肪酸的比例也更高,而且牛奶中的 n-6:n-3 脂肪酸的比例较低。目前关于原虫在瘤胃氢化过程中发挥的作用尚未明确^[6,8],通过吞噬具有脂解作用的微生物使其评定脂解效果具有不确定性。然而,研究发现纤毛虫原生动动物虽然不直接参与生物氢化活性,但可通过不同的机制积极地促进脂解发生并影响生物氢化过程^[8]。Jafari 等^[9]通过体外试验研究发现,添加木瓜叶甲醇提取物后显著降低瘤胃对亚油酸、油酸以及亚麻酸的生物氢化作用,同时瘤胃培养液中细菌总数和原虫总数均减少。因此,影响瘤胃微生物氢化的因素^[3,10],首先是饲料结构和组成,精料比例增加导致瘤胃氢化作用下降,同时饲料中的脂肪来源、浓度以及脂肪酸的不饱和程度也会影响氢化效率;其次瘤胃内环境影响微生物氢化作用,瘤胃中存在大量不同菌属的微生物,瘤胃微生物区系结构发生变化,进而影响瘤胃微生物代谢,并且较高 pH 可以更适宜微生物的氢化;另外,瘤胃内容物的外流速度影响微生物氢化作用,当外流速度加快,脂肪酸会出现不完全氢化的现象,也证实了瘤胃外流速度与生物氢化之间有着直接联系。

饲料中的脂质经过瘤胃水解、异构及微生物氢化后进入小肠,在小肠消化酶系以及胆汁盐的乳化作用下降解,进入肠细胞中再次被脂化,与载脂蛋白结合生成乳糜微粒和极低密度脂蛋白 (very low-density lipoprotein, VLDL) 进入血液,经肝脏代谢转运至各组织,而且高密度脂蛋白组装和分泌也在肠脂质吸收中起作用^[11]。脂质在小肠中的吸收主要包括了肠腔脂肪水解、肠细胞对水解产物吸收、脂质再合成以及乳糜微粒的组装和分泌。此外,乳腺上皮细胞通过脂蛋白酶特异性识别血液中乳糜微粒和 VLDL 携带的长链脂肪酸 (long-chain fatty acid, LCFA),将所需的 LCFA 摄入经加工后用于乳脂合成^[12],而绝大多数 LCFA 是在转运蛋白的参与下,以主动运输的方式进入到乳腺细胞。目前已报道的转运蛋白主要包括脂肪酸转运蛋白 (fatty acid transport proteins, FATPs)、脂肪酸转位酶 (fatty acid translocase, FAT/CD36)、脂肪酸结合蛋白 (fatty acid binding protein, FABP) 以及 Caveolin-1 蛋白^[13]。值得注意的是,CD36 主要作

用于乳腺细胞识别摄取 LCFA, FABP 是乳腺细胞内的主要脂肪酸转运蛋白, 其中的 FABP3 已证明可将长链脂酰辅酶 A 转运到特定的细胞器中, 并且 CD36 以及 FABP 均受到过氧化物酶体增殖物激活受体 γ (peroxisome proliferators-activated receptor γ , PPAR γ) 表达的影响^[14]。在刘馨璐^[15] 研究中发现, 使用 β -谷甾醇处理乳腺上皮细胞后, PPAR γ 蛋白表达显著上调。此外, 樊嘉琦^[16] 使用黄芪甲苷 (astragalus IV, AS-IV) 处理脂多糖刺激的奶牛乳腺上皮细胞, 研究发现 25、50、100 $\mu\text{g}/\text{mL}$ AS-IV 均可以缓解脂多糖对于 PPAR γ 、FABP3 的抑制作用, 显著提高 PPAR γ 、FABP3 基因相对表达量。综上所述, 脂质对奶牛乳腺上皮细胞乳脂合成调控具有重要意义。

2 瘤胃发酵对乳脂合成的影响

瘤胃系统是一个复杂的厌氧发酵环境, 是奶牛体内的饲料加工厂。通过瘤胃微生物发酵作用, 饲料中的大部分碳水化合物在瘤胃中被消化为奶牛可利用的物质, 如挥发性脂肪酸 (volatile fatty acids, VFA)、二氧化碳 (CO_2)、氨气 (NH_3) 等。VFA 主要由乙酸、丙酸和丁酸组成, 其提供给动物 70% 左右的能量^[17]。近年来研究表明, 乙酸与丙酸的比值与乳脂率呈正相关关系^[18], 瘤胃中乙酸和丁酸浓度的增加为乳脂合成和乳脂产量的增加提供了充足的前体物质^[19]。

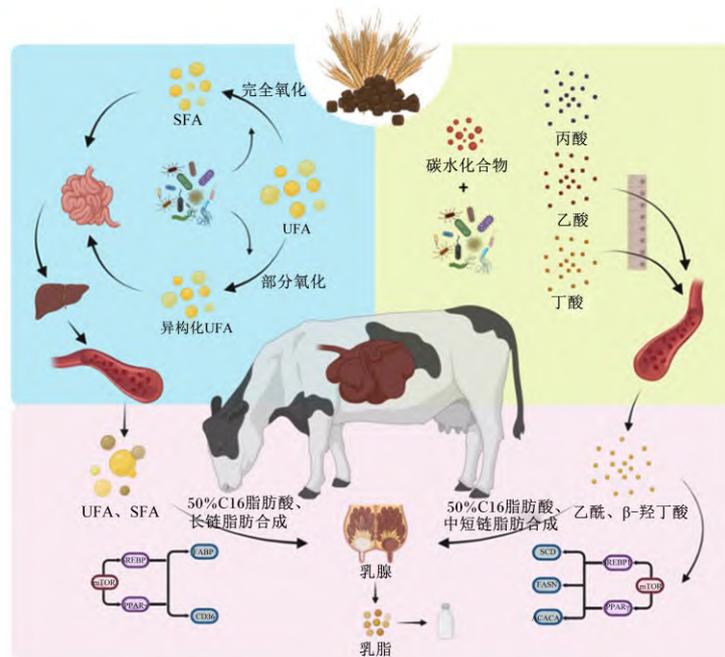
目前研究表明, 牛瘤胃微生物中优势菌门为拟杆菌门和厚壁菌门, 其中拟杆菌门主要分解非纤维碳水化合物, 厚壁菌门则主要分解纤维, 并且乳脂率与厚壁菌门和拟杆菌门的比例有极强的正相关性^[20-21]。在沈子亮等^[22] 的研究结果中, 与低产奶牛相比, 高产奶牛瘤胃中厚壁菌门和拟杆菌门的比例显著升高, 同时发现嗜木聚糖真杆菌群 (*Eubacterium_xylanophilum_group*) 可利用饲料中的半纤维素, 从而提高瘤胃内乙酸和丁酸的浓度, 促进乳脂的合成。此外, 丁酸弧菌和假丁酸弧菌是瘤胃中多糖的重要降解菌, 可将结构性碳水化合物 (半纤维素、木聚糖和果胶) 发酵产生甲酸盐、丁酸盐和乙酸盐^[23], 假丁酸弧菌数量与产奶量、乳脂和乳蛋白产量呈正相关^[24]。王淑玲等^[25] 研究表明, 瘤胃中白色瘤胃球菌、黄色瘤胃球菌、溶纤维丁酸弧菌、栖瘤胃普雷沃氏菌、纤维素分解菌等都可利用碳水化合物产生乙酸, 从而影响乳脂的生成。

据报道, 合成乳脂的脂肪酸来源主要有 2 部分, 一部分为依靠乳腺上皮细胞通过利用乙酸和 β -羟丁酸 (β -hydroxybutyric acid, BHBA) 等物质从头合成的中短链脂肪酸和约 50% 的 C16 脂肪酸, 主要过程是通过瘤胃微生物发酵产生 VFA, 其被瘤胃壁吸收后乙酸转化为乙酰辅酶 A、丁酸合成 BHBA, 进入血液运输至乳腺; 而另一部分其余的 C16 脂肪酸、长链脂肪酸以及单不饱和物质则是利用乳腺特异性识别后直接吸收利用血浆中脂质^[17]。研究表明, 瘤胃产生的 VFA 约有 70% 可被瘤胃和瓣胃上皮吸收, 其余则在真胃中吸收进入血液, 经血液循环后, 通过扩散作用经毛细血管内皮和间质空隙进入乳腺上皮细胞被利用^[26-27]。现已证明, 瘤胃 pH>7 时, 乙酸吸收效率最高, 反之, 乙酸吸收速度最慢。但对于瘤胃上皮 VFA 吸收机制尚不明确, 现表明潜在机制共有 5 种: 被动扩散、挥发性脂肪酸酸根离子 (VFA^-) 和碳酸氢根 (HCO_3^-) 的阴离子交换、硝酸盐敏感性转运、质子耦合 VFA^- 运输、电生成的 VFA 运输, 其中 HCO_3^- 依赖性转运、硝酸盐敏感性转运和被动扩散 3 种机制与乙酸吸收有关^[28]。

目前已有报道通过调节瘤胃发酵进而影响乳脂的合成, 并且大量学者从基因层面进一步探究了影响乳脂合成的具体机制, 为通过饲喂营养活性物质研究乳脂合成奠定坚实基础。其中哺乳动物雷帕霉素靶蛋白 (mammalian target of rapamycin complex, mTOR) 作为调控乳脂合成的重要信号通路之一, 受到瘤胃发酵产物总 VFA 的影响, 进而可影响固醇调节元件结合蛋白 (sterol regulatory element-binding protein, SREBP) 以及过氧化物酶体增殖物激活受体 (peroxisome proliferators-activated receptor, PPAR) 的表达^[27], 同时固醇调节元件结合蛋白 1 (sterol regulatory element-binding protein 1, SREBP1) 和 PPAR γ 作为乳脂合成的核心转录因子^[14], 可调控下游的靶基因乙酰辅酶 A 羧化酶 (acetyl coenzyme A carboxylase, ACACA)、脂肪酸合成酶 (fatty acid synthetase, FASN) 以及硬脂酰辅酶 A 去饱和酶 (stearoyl coenzyme A desaturase, SCD) 的表达^[27]。值得注意的是, 在乳脂从头合成途径中, 乙酸和 BHBA 在乳腺细胞中乙酰辅酶 A 合成酶 (acetyl coenzyme A synthetase, ACS) 的催化下转化为乙酰辅酶 A 和 β -羟丁酸辅酶 A, 后受到 ACACA 和 FASN 的作用, 从头合成中短链

脂肪酸用于乳脂,而在 SCD 的作用下又可将部分中链脂肪酸转化为单不饱和脂肪酸^[27]。在 Liu 等^[19]研究中发现,补充支链挥发性脂肪酸可以使 *PPAR γ* 、*SREBP1* 和 *FABP3* 的基因表达呈线性增加,*ACACA*、*FASN* 和 *SCD* 的基因表达呈二次曲线

变化,从而提高了产奶量以及乳脂率。综上所述,瘤胃发酵到乳脂合成这一路径错综复杂(图 1),在目前研究中虽有阶段性的突破,但仍有许多未知问题等待阐明。



SFA:饱和脂肪酸 saturated fatty acids;UFA:不饱和脂肪酸 unsaturated fatty acid;mTOR:哺乳动物雷帕霉素靶蛋白 mammalian target of rapamycin complex;SREBP1:固醇调节元件结合蛋白 1 sterol regulatory element-binding protein 1;PPAR γ :过氧化物酶体增殖物激活受体 γ peroxisome proliferators-activated receptor γ ;FABP:脂肪酸结合蛋白 fatty acid binding protein;CD36:脂肪酸转位酶 fatty acid translocase;SCD:硬脂酰辅酶 A 去饱和酶 stearoyl coenzyme A desaturase;ACACA:乙酰辅酶 A 羧化酶 acetyl coenzyme A carboxylase;FASN:脂肪酸合成酶 fatty acid synthetase。

图 1 奶牛乳脂合成与调控示意图

Fig.1 Milk fat synthesis and regulation chart of dairy cows

3 饲料营养手段调控乳脂合成

3.1 微生态制剂

微生态制剂作为一种高效优质的饲料添加剂,其拥有的有效生物功能受到科研人员的广泛关注。根据微生物种类,将其分为了芽孢杆菌制剂、乳酸杆菌制剂、酵母类制剂以及复合制剂等。目前,通过饲喂微生态制剂后已改善奶牛瘤胃发酵,提高乳脂合成和代谢已有大量研究报道。如饲喂添加酵母培养物(yeast culture, YC)对泌乳中期奶牛的乳脂率、乳脂产量虽无显著影响^[29],但瘤胃发酵结果显示,饲喂后总 VFA 含量上升,乙酸、丁酸含量降低,瘤胃细菌种类丰度分析说明,乙

酸、丁酸含量降低是受到淀粉分解菌数量减少影响导致。李琛等^[30]试验表明, YC 可以显著提高乳脂产量,乳脂率也有增长趋势。因此造成饲喂 YC 对于奶牛乳脂率影响各不相同可能是由于使用 YC 来源差异导致。在对酿酒酵母培养物(*Saccharomyces cerevisiae* culture, SC)研究中发现, SC 可以增加奶牛乳脂含量,显著提高乙酸含量,并且丁酸和 VFA 含量均有增加趋势^[31]。田猷良^[32]使用复合微生态制剂使奶牛产奶量、乳脂率等指标均显著提高,说明了微生态制剂可以改善奶牛生产性能。此外,黄良策等^[33]研究发现,泌乳后期奶牛饲喂纳豆芽孢杆菌,乳脂率呈现下降,但乳脂产量与对照组相比显著提高,造成这一现象是由于

产奶量提高影响了乳脂产量。而在 Sun 等^[34] 研究中,纳豆枯草芽孢杆菌可以提高乳脂产量,瘤胃总 VFA 含量增加,乙酸含量降低。Kong 等^[35] 在饲料中添加地顶孢霉培养物 (*Acremonium terricola* culture, ATC) 对荷斯坦奶牛泌乳性能和瘤胃发酵特性的研究中,ATC 可提高奶牛泌乳效率、乳脂和乳蛋白产量,对于总 VFA、乙酸酯、支链 VFA 含量也呈现线性影响;瘤胃微生物多样性结果显示,添加 60 和 300 g/d 的 ATC 对瘤胃微生物组成有显著影响,添加 60 g/d 的 ATC 显著增加了克里斯滕森菌科_R-7_菌群 (*Christensenellaceae_R-7_group*) 和毛螺菌科_NK3A20_菌群 (*Lachnospiraceae_NK3A20_group*) 的相对丰度,而添加 300 g/d 的 ATC 显著增加了丹毒丝菌科_UCG_002 (*Erysipelotrichaceae_UCG_002*)、聚乙酸菌属 (*Acetitomaculum*)、欧陆森氏菌属 (*Olsenella*) 以及互营球菌属 (*Syntrophococcus*) 相对丰度,说明 ATC 可以通过促进瘤胃发酵,从而影响奶牛泌乳性能。但在汲中元等^[36] 研究中,ATC 对于奶牛生产性能和乳成分影响甚微,其结果与 Wang 等^[37] 对过渡期奶牛饲喂 ATC 效果一致,并且添加 30 g/d 的 ATC 可以改善乳脂肪酸的中 \leq C16 脂肪酸与 $>$ C16 脂肪酸比例。综上所述,饲料中添加微生物制剂,可通过改善瘤胃发酵模式,进而改善奶牛泌乳性能,提高牛乳脂含量。

3.2 植物提取物

在减抗替代的畜牧养殖大环境下,植物提取物因其天然、安全和独特的作用效果成为目前学者研究重点。目前,植物提取物中的多种活性成分,如黄酮、生物碱、皂苷等,表现出其可对奶牛瘤胃 VFA 的发酵生成和泌乳性能具有一定作用。Cui 等^[38] 在奶牛饲料中添加 3.0 和 4.5 mg/kg 芦丁提取物,奶牛产奶量显著增加,但乳脂率较对照组降低,其认为乳汁的“稀释效应”导致这一现象;但饲喂芦丁后,瘤胃原虫数量、pH、氨态氮含量等均降低,但总 VFA 和乙酸含量升高,说明饲喂芦丁可以提高瘤胃对于碳水化合物的发酵作用,改善奶牛泌乳性能。侯昆等^[39] 通过给健康荷斯坦奶牛饲喂适宜浓度青蒿素 (artemisinin, ART) 研究表明,ART 可显著提高乳脂校正乳产量和乳脂率,ART 组与对照组乳汁代谢产物存在差异显著,主要为甘油磷脂和甘油酯类代谢物;同时 ART 可以显著下调 α -亚麻酸代谢、亚油酸代谢和甘油磷脂

代谢信号通路,从而影响乳腺脂质代谢。此外,通过对奶牛乳腺上皮细胞添加 ART 研究结果表明,ART 可促进 mTOR、PPAR γ 、SREBP1-c 等蛋白表达,促进乳脂合成^[40]。刘莉莉等^[41] 研究表明,添加漏芦乙醇提取物培养奶牛乳腺上皮细胞,可显著提高 SREBP1 信号分子的 mRNA 表达,增加 SREBP1 蛋白的表达,从而影响乳腺乳脂合成。同时,在乳腺上皮细胞培养中加入苜蓿黄酮,其可抑制 *FATP1* 基因的表达,同时 50 μ g/mL 组表现出其可促进 *PPAR γ* 、*SCD1* 基因的表达^[42]。在斯琴毕力格等^[43] 研究中,饲料中添加黄花蒿乙醇提取物对于泌乳奶牛乳脂率和乳脂产量都表现出提高趋势,同时乳脂肪酸组成结果表明,CLA 含量显著提高,但乳脂中的 SFA、UFA 等含量均无显著变化。同时王丽芳等^[44] 也利用该提取物探究其对奶牛瘤胃发酵参数的影响,与对照组相比,饲喂黄花蒿乙醇提取物影响了瘤胃 VFA 含量,其中乙酸、丙酸、丁酸含量均有显著降低,并且表明瘤胃中溶纤维丁酸弧菌相对百分比表现出增加趋势,蛋白溶解梭菌相对百分比则为下降;此外,溶纤维丁酸弧菌可以异构化产生 CLA,蛋白溶解梭菌则可将中间产物反式油酸氢化为 C18:0 SFA,这一结果印证了斯琴毕力格等^[43] 研究中 CLA 含量的增加。据报道,在饲料中补充柑橘提取物 (citrus peel extract, CPE),可提高奶牛产奶量,改善乳中共轭亚油酸 UFA 的比例,同时乳汁脂质代谢数据发现有 5 种差异代谢途径,分别为 UFA 生物合成途径、甘油磷脂代谢途径、 α -亚麻酸代谢途径、亚油酸代谢途径和脂肪酸生物合成途径^[45]。综上所述,植物提取物在奶牛上的应用呈现出积极效果,但其具体调节作用机制有待进一步的研究。

3.3 生物活性物质

现阶段,对于生物活性物质的说法有多种,范围也是极为广泛,在目前已有的研究中,其对奶牛的生产性能和瘤胃发酵的影响均有良好的效果。何孟莲等^[46] 对泌乳中期奶牛饲喂 200 mg/kg 壳寡糖,研究发现乳脂产量未受到影响,但产乳量、乳蛋白产量以及乳糖含量均显著高于对照组。Seankamsorn 等^[47] 研究表明,饲料中添加壳聚糖可以改善奶牛泌乳性能,乳脂率有增长趋势。但在奶牛瘤胃体外发酵试验中,添加壳聚糖会改变瘤胃发酵模式,壳聚糖对于革兰氏阳性菌的抑菌作用抑制了厚壁门菌活性,发酵液中乙酸含量降

低^[48]。在 Zanferari 等^[49]的研究中,通过饲喂壳聚糖后,其瘤胃发酵的结果也表现出壳聚糖对于乙酸生成的抑制作用。综上所述,饲料中添加生物活性物质可有效改善奶牛泌乳性能和瘤胃发酵,但由于种类繁多,作用效果也呈现多样,其具体缘由仍需进一步研究。

3.4 中草药

近年来,畜牧业规模化、集约化日益推进下,中草药作为饲料添加剂相关的研究以及应用逐渐显示出巨大潜力。目前研究发现,中草药具有营养与药物双重作用,其含有的多种天然功能物质对改善奶牛泌乳性能、乳品质以及抗炎抑菌等方面具有突出效果。Cui 等^[50]对围产期奶牛饲喂藿香、半枝莲、陈皮和甘草组成的复合中草药,结果表明饲喂低、中、高 3 个试验组与对照组相比,产后 7、14、21 d 各组之间乳脂含量差异不显著,但血清中的 BHBA 含量组内均表现出随着复合中草药浓度的增加而降低,并且中、高剂量组产后 BHBA 含量较低,表明了复合中草药有效地改善负能量平衡,从而导致较低程度的体脂动员。Shan 等^[51]研究发现,在热应激条件下对泌乳后期奶牛饲喂由 18 种中草药组成的发酵中草药混合物,试验组与对照组相比,产奶量增加,随着中草药剂量的增加,各组间乳脂含量差异显著。Li 等^[52]研究表明,给泌乳中期荷斯坦奶牛饲喂 200 g/d 蒲公英,其乳脂含量增加但差异不显著;瘤胃发酵参数结果表明,乙酸、丁酸含量显著增加,总 VFA 含量有增加趋势;瘤胃内容物的微生物多样性分析及代谢组学研究结果表明,蒲公英可以提高瘤胃微生物的丰富度,促进瘤胃发酵能力^[52]。目前,饲喂中草药对于奶牛乳脂合成的影响仅在生产性能方面,但是对于合成机制和代谢等方面的研究尚未指明,有待进一步的研究。

3.5 其他

Xue 等^[53]利用海带粉部分替代饲料粗饲料,研究其对奶牛泌乳性能和瘤胃发酵的影响,结果表明,海带粉可以改善奶牛泌乳性能,提高乳脂率,并且显著提高了瘤胃总 VFA、乙酸、丙酸的含量。此外,通过给奶牛补充饲喂精油和淀粉酶混合物研究发现,奶牛产奶量以及乳脂率均有增长趋势,并且瘤胃液中乙酸、丁酸和支链脂肪酸的含量均提高^[54]。研究发现,饲喂过瘤胃褪黑素的泌乳奶牛乳中乳脂率、乳糖率提升,同时饲喂过瘤胃

褪黑素越多时,产奶量越高^[55]。

4 小 结

综上所述,奶牛乳脂合成受到多方面调控的共同作用,瘤胃微生物氢化以及瘤胃发酵是影响乳脂合成的关键途径,而微生物制剂、植物提取物、中草药等物质均可通过营养手段改善奶牛泌乳性能和瘤胃发酵。但是,利用营养手段改善乳脂合成的相关研究有待进一步验证。首先,瘤胃微生物氢化的途径和瘤胃菌群与发酵参数的关系仍然尚未明确;其次,一些营养物质对奶牛泌乳性能和瘤胃发酵所表现的不同结果的原因及机制有待进一步研究阐明;最后,营养物质的具体饲喂剂量仍需大量体内试验进行确定;并且,营养活性物质成分对于奶牛乳脂合成的具体有效成分的鉴定也是关键问题,其作用机制仍需进行探究。

参考文献:

- [1] 卢德勋.饲料营养活性物质(nutricines):一个亟待重新审视的研究领域[J].饲料工业,2020,41(3):1-5.
LU D X.Feed nutricines;a research area that is worth to examine closely[J].Feed Industry,2020,41(3):1-5.(in Chinese)
- [2] BICKHART D M,WEIMER P J.Symposium review: host-rumen microbe interactions may be leveraged to improve the productivity of dairy cows[J].Journal of Dairy Science,2018,101(8):7680-7689.
- [3] 普宣宣,李秋爽,王敏,等.不饱和脂肪酸瘤胃微生物氢化与调控奶牛泌乳性能的研究进展[J].中国畜牧杂志,2022,58(10):8-13.
PU X X,LI Q S,WANG M,et al.Advances in rumen biohydrogenation of unsaturated fatty acids and its bio-function on lactating performance in dairy cattle[J].Chinese Journal of Animal Science,2022,58(10):8-13.(in Chinese)
- [4] DEWANCKELE L,TORAL P G,VLAEMINCK B,et al.Invited review: role of rumen biohydrogenation intermediates and rumen microbes in diet-induced milk fat depression: an update[J].Journal of Dairy Science,2020,103(9):7655-7681.
- [5] LESKINEN H,VENTTO L,KAIRENIUS P,et al.Temporal changes in milk fatty acid composition during diet-induced milk fat depression in lactating cows[J].Journal of Dairy Science,2019,102(6):5148-5160.

- [6] 姜雅慧,卜登攀,杨红建,等.不饱和脂肪酸在瘤胃氢化的微生物学机制研究进展[J].华北农学报,2015,30(S1):376-382.
JIANG Y H, BU D P, YANG H J, et al. The advance research of the microbial biohydrogenation mechanism of unsaturated fatty acid in rumen[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2015, 30(S1): 376-382. (in Chinese)
- [7] BUTLER G, STERGIADIS S, SEAL C, et al. Fat composition of organic and conventional retail milk in northeast England[J]. Journal of Dairy Science, 2011, 94(1):24-36.
- [8] BESHARATI M, GIANNENAS I, PALANGI V, et al. Chitosan/calcium-alginate encapsulated flaxseed oil on dairy cattle diet; *in vitro* fermentation and fatty acid biohydrogenation[J]. Animals, 2022, 12(11):1400.
- [9] JAFARI S, GOH Y M, RAJION M A, et al. Papaya (*Carica papaya*) leaf methanolic extract modulates *in vitro* rumen methanogenesis and rumen biohydrogenation[J]. Animal Science Journal, 2017, 88(2):267-276.
- [10] 尹琚伊.蓖麻油酸和茼蒿提取物对奶牛瘤胃中亚油酸生物氢化的影响[D].硕士学位论文.南京:南京农业大学,2013.
YIN J Y. Effect of ricinoleic acid and *Chrysanthemum coronarium* L. extract on biohydrogenation of linoleic acid in rumen of dairy cow[D]. Master's Thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2013. (in Chinese)
- [11] HUSSAIN M M. Intestinal lipid absorption and lipoprotein formation[J]. Current Opinion in Lipidology, 2014, 25(3):200-206.
- [12] 白晨,敖长金,哈斯额尔敦,等.脂肪酸的组合效应对奶牛乳脂合成的影响及机制[J].动物营养学报,2022,34(8):4768-4775.
BAI C, AO C J, KHAS-ERDENCE, et al. Effects of combined effect of fatty acids on milk fat synthesis and its mechanism in dairy cows[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2022, 34(8): 4768-4775. (in Chinese)
- [13] 黄国欣,张养东,郑楠,等.牛乳中 ω -3多不饱和脂肪酸调控的研究进展[J].动物营养学报,2019,31(11):4917-4926.
HUANG G X, ZHANG Y D, ZHENG N, et al. Research advances in regulation of ω -3 polyunsaturated fatty acids in milk[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2019, 31(11): 4917-4926. (in Chinese)
- [14] 邓露,张俊,姚军虎.胃肠道-肝脏-乳腺协同调节奶牛乳成分的机制[J].动物营养学报,2022,34(10):6193-6202.
DENG L, ZHANG J, YAO J H. Mechanism of gastrointestinal tract-liver-mammary gland co-regulating milk components of dairy cows[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2022, 34(10): 6193-6202. (in Chinese)
- [15] 刘馨璐. β -谷甾醇缓解奶牛乳腺上皮细胞炎症损伤和对乳脂乳蛋白合成相关基因表达影响的研究[D].硕士学位论文.长春:吉林大学,2022.
LIU X L. Effects of β -sitosterol on inflammatory injury and milk protein and fat syntheses-related genes expression in bovine mammary epithelial cells[D]. Master's Thesis. Changchun: Jilin University, 2022. (in Chinese)
- [16] 樊嘉琦.黄芪多糖及黄芪甲苷对奶牛乳腺上皮细胞Wnt/ β -catenin信号影响机制的研究[D].硕士学位论文.银川:宁夏大学,2021.
FAN J Q. Study of the molecular mechanism of APS and AS-IV regulating Wnt/ β -catenin signaling in BMECs[D]. Master's Thesis. Yinchuan: NingXia University, 2021. (in Chinese)
- [17] 沈义媛,詹经纬,李欣,等.不同泌乳水平奶牛瘤胃发酵及血清代谢差异的研究[J].动物营养学报,2022,34(1):349-357.
SHEN Y Y, ZHAN J W, LI X, et al. Difference of rumen fermentation and serum metabolites in dairy cows of different milk yields[J]. Chinese Journal of Animal Nutrition, 2022, 34(1): 349-357. (in Chinese)
- [18] 罗治杰,马露,卜登攀,等.瘤胃发酵产物乙酸和丙酸比对奶牛生产性能及乳成分影响的荟萃分析[J].中国畜牧兽医,2021,48(5):1613-1624.
LUO Z J, MA L, BU D P, et al. Meta-analysis: how the ruminal acetic acid to propionic acid ratio affect the production and milk composition of dairy cow[J]. China Animal Husbandry & Veterinary Medicine, 2021, 48(5): 1613-1624. (in Chinese)
- [19] LIU Q, WANG C, GUO G, et al. Effects of branched-chain volatile fatty acids on lactation performance and mRNA expression of genes related to fatty acid synthesis in mammary gland of dairy cows[J]. Animal, 2018, 12(10):2071-2079.
- [20] 赵慧颖,余诗强,贺李莹,等.沙棘黄酮对泌乳中期荷斯坦奶牛瘤胃发酵参数、细菌菌群结构及代谢产物的影响[J].动物营养学报,2022,34(9):5809-5823.

- ZHAO H Y, YU S Q, HE L Y, et al. Effects of seabuckthorn flavonoids on rumen fermentation parameters, rumen microorganism structure and metabolites in mid-lactation Holstein dairy cows [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2022, 34 (9): 5809–5823. (in Chinese)
- [21] JIANG Y, OGUNADE I M, ARRIOLA K G, et al. Effects of the dose and viability of *Saccharomyces cerevisiae*. 2. Ruminal fermentation, performance of lactating dairy cows, and correlations between ruminal bacteria abundance and performance measures [J]. *Journal of Dairy Science*, 2017, 100(10): 8102–8118.
- [22] 沈子亮, 王全, 曹辉, 等. 不同乳脂率奶牛瘤胃微生物及其代谢物差异分析 [J]. *动物营养学报*, 2022, 34(5): 3000–3011.
- SHEN Z L, WANG Q, CAO H, et al. Differential analysis of rumen microbes and their metabolites for dairy cows with different milk fat percentages [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2022, 34(5): 3000–3011. (in Chinese)
- [23] PALEVICH N, KELLY W J, GANESH S, et al. *Butyrivibrio hungatei* MB2003 competes effectively for soluble sugars released by *Butyrivibrio proteoclasticus* B316T during growth on xylan or pectin [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(3): e02056–18.
- [24] HASSAN F U, EBEID H M, TANG Z H, et al. A mixed phytogenic modulates the rumen bacteria composition and milk fatty acid profile of water buffaloes [J]. *Frontiers in Veterinary Science*, 2020, 7: 569.
- [25] 王淑玲, 王后福, 盖叶顶, 等. 反刍动物生成 VFA 的研究进展 [J]. *中国草食动物科学*, 2019, 39(5): 46–49.
- WANG S L, WANG H F, GAI Y D, et al. Advances in research on the production of VFA by ruminants [J]. *China Herbivore Science*, 2019, 39(5): 46–49. (in Chinese)
- [26] BIONAZ M, VARGAS-BELLO-PÉREZ E, BUSATO S. Advances in fatty acids nutrition in dairy cows; from gut to cells and effects on performance [J]. *Journal of Animal Science and Biotechnology*, 2020, 11(1): 110.
- [27] 陈美庆, 张养东, 郑楠, 等. 短链脂肪酸调控奶牛乳腺乳脂合成作用机制的研究进展 [J]. *动物营养学报*, 2022, 34(3): 1426–1433.
- CHEN M Q, ZHANG Y D, ZHENG N, et al. Advances in mechanism of short-chain fatty acids regulating milk fat synthesis in bovine mammary gland [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2022, 34(3): 1426–1433. (in Chinese)
- [28] 李洋. 亚急性瘤胃酸中毒对奶山羊瘤胃上皮挥发性脂肪酸吸收的影响及其机制研究 [D]. 硕士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019.
- LI Y. Effects of subacute ruminal acidosis on the absorption of volatile fatty acids in ruminal epithelium of dairy goats and its mechanism [D]. Master's Thesis. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019. (in Chinese)
- [29] HALFEN J, CARPINELLI N, DEL PINO F A B, et al. Effects of yeast culture supplementation on lactation performance and rumen fermentation profile and microbial abundance in mid-lactation Holstein dairy cows [J]. *Journal of Dairy Science*, 2021, 104(11): 11580–11592.
- [30] 李琛, 卢娜, 王芬, 等. 酵母培养物对泌乳初期奶牛泌乳性能、表观消化率和血清生化指标的影响 [J]. *饲料研究*, 2021, 44(13): 1–5.
- LI C, LU N, WANG F, et al. Effect of yeast culture on milking performance, apparent digestibility and serum biochemical index of dairy cows in early lactation [J]. *Feed Research*, 2021, 44(13): 1–5. (in Chinese)
- [31] SUN X G, WANG Y, WANG E D, et al. Effects of *Saccharomyces cerevisiae* culture on ruminal fermentation, blood metabolism, and performance of high-yield dairy cows [J]. *Animals*, 2021, 11(8): 2401.
- [32] 田猷良. 复合微生态制剂对奶牛生产性能、抗氧化功能和免疫功能的影响 [J]. *饲料研究*, 2022, 45(8): 19–22.
- TIAN Y L. Effect of compound probiotics on production performance, antioxidant function and immune function of dairy cows [J]. *Feed Research*, 2022, 45(8): 19–22. (in Chinese)
- [33] 黄良策, 周凌云, 卜登攀, 等. 益生菌对泌乳后期奶牛生产性能的影响 [J]. *华北农学报*, 2012, 27(z1): 406–409.
- HUANG L C, ZHOU L Y, BU D P, et al. Effects of probiotics on performance of late lactation dairy cows [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2012, 27(z1): 406–409. (in Chinese)
- [34] SUN P, WANG J Q, DENG L F. Effects of *Bacillus subtilis* natto on milk production, rumen fermentation and ruminal microbiome of dairy cows [J]. *Animal*, 2013, 7(2): 216–222.
- [35] KONG F L, ZHANG Y J, WANG S, et al. *Acremoni-*

- um terricola* culture's dose-response effects on lactational performance, antioxidant capacity, and ruminal characteristics in Holstein dairy cows [J]. *Antioxidants*, 2022, 11(1): 175.
- [36] 汲中元, 吴涛, 朱洪龙, 等. 地顶孢霉培养物对奶牛泌乳性能、血清生化和抗氧化指标及乳脂肪酸组成的影响 [J]. *动物营养学报*, 2022, 34(6): 3657-3665.
JI Z Y, WU T, ZHU H L, et al. Effects of *Acremonium terricola* culture on lactation performance, serum biochemical and antioxidant indexes and milk fatty acids composition of dairy cows [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2022, 34(6): 3657-3665. (in Chinese)
- [37] WANG Y Z, LI Y, XU Q B, et al. Effects of *Acremonium terricola* culture on production performance, antioxidant status, and blood biochemistry in transition dairy cows [J]. *Animal Feed Science and Technology*, 2019, 256: 114261.
- [38] CUI K, GUO X D, TU Y, et al. Effect of dietary supplementation of rutin on lactation performance, ruminal fermentation and metabolism in dairy cows [J]. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*, 2015, 99(6): 1065-1073.
- [39] 侯昆, 李欣, 沈义媛, 等. 青蒿素对奶牛乳腺上皮细胞乳脂合成相关基因表达的影响 [J]. *动物营养学报*, 2021, 33(11): 6407-6419.
HOU K, LI X, SHEN Y Y, et al. Effects of artemisinin on expression of milk fat synthesis related genes in mammary epithelial cells of dairy cows [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2021, 33(11): 6407-6419. (in Chinese)
- [40] HOU K, TONG J J, ZHANG H, et al. Microbiome and metabolic changes in milk in response to artemisinin supplementation in dairy cows [J]. *AMB Express*, 2020, 10(1): 154.
- [41] 刘莉莉, 王博, 李慧玲, 等. 漏芦乙醇提取物对奶牛乳腺上皮细胞泌乳信号通路的影响 [J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2020(4): 99-104.
LIU L L, WANG B, LI H L, et al. Effect of ethanol extract from *Rhaponticum uniflorum* (L.) DC. on the lactation signaling pathway in mammary epithelial cells of dairy cow [J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2020(4): 99-104. (in Chinese)
- [42] 占今舜, 刘明美, 詹康, 等. 苜蓿黄酮对奶牛乳腺上皮细胞乳蛋白、乳脂和乳糖合成的影响 [J]. *中国畜牧杂志*, 2017, 53(1): 91-95.
ZHAN J S, LIU M M, ZHAN K, et al. Effects of alfalfa flavonoids on lactoprotein, milk fat and lactose synthesis in bovine mammary epithelial cells [J]. *Chinese Journal of Animal Science*, 2017, 53(1): 91-95. (in Chinese)
- [43] 斯琴毕力格, 王丽芳, 丁赫, 等. 饲料中添加黄花蒿乙醇提取物对奶牛产奶性能及乳脂中共轭亚油酸含量的影响 [J]. *动物营养学报*, 2017, 29(11): 4137-4142.
SIQINBILIGE, WANG L F, DING H, et al. Effects of dietary *Artemisia annua* extracts on milk performance and conjugated linoleic acid content in milk fat of lactating cows [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2017, 29(11): 4137-4142. (in Chinese)
- [44] 王丽芳, 斯琴毕力格, 敖长金. 黄花蒿提取物对奶牛瘤胃发酵指标的影响 [J]. *中国农业科学*, 2018, 51(23): 4548-4555.
WANG L F, SIQINBILIGE, AO C J. The effects of *Artemisia annua* extracts on the rumen fermentation in dairy cows [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(23): 4548-4555. (in Chinese)
- [45] ZHAO Y C, YU S Q, ZHAO H Y, et al. Lipidomic profiling using GC and LC-MS/MS revealed the improved milk quality and lipid composition in dairy cows supplemented with citrus peel extract [J]. *Food Research International*, 2022, 161: 111767.
- [46] 何孟莲, 赵满达, 孙得发, 等. 壳寡糖对泌乳中期奶牛生产性能、免疫及抗氧化功能的影响 [J]. *中国饲料*, 2021(24): 33-36.
HE M L, ZHAO M D, SUN D F, et al. Effects of chito-oligosaccharides on performance, immune and anti-oxidation functions of dairy cows during mid-lactation stage [J]. *China Feed*, 2021(24): 33-36. (in Chinese)
- [47] SEANKAMSORN A, CHERDTHONG A, SO S, et al. Influence of chitosan sources on intake, digestibility, rumen fermentation, and milk production in tropical lactating dairy cows [J]. *Tropical Animal Health and Production*, 2021, 53(2): 241.
- [48] 张婕, 童津津, 张华, 等. 不同分子量及不同浓度的壳聚糖对奶牛瘤胃体外发酵参数及甲烷排放的影响 [J]. *动物营养学报*, 2018, 30(11): 4729-4737.
ZHANG J, TONG J J, ZHANG H, et al. Effects of different molecular weights and different concentrations of chitosan on rumen *in vitro* fermentation parameters and methane emission in dairy cows [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2018, 30(11): 4729-4737. (in Chinese)

- [49] ZANFERARI F, VENDRAMINI T H A, RENTAS M F, et al. Effects of chitosan and whole raw soybeans on ruminal fermentation and bacterial populations, and milk fatty acid profile in dairy cows [J]. *Journal of Dairy Science*, 2018, 101(12):10939–10952.
- [50] CUI Y Z, SHAN Z R, HOU L T, et al. Effect of natural Chinese herbal supplements (TCMF4) on lactation performance and serum biomarkers in periparturient dairy cows [J]. *Frontiers in Veterinary Science*, 2021, 8: 801418.
- [51] SHAN C H, GUO J J, SUN X S, et al. Effects of fermented Chinese herbal medicines on milk performance and immune function in late-lactation cows under heat stress conditions [J]. *Journal of Animal Science*, 2018, 96(10):4444–4457.
- [52] LI Y, LV M, WANG J Q, et al. Dandelion (*Taraxacum mongolicum* hand.-Mazz.) supplementation-enhanced rumen fermentation through the interaction between ruminal microbiome and metabolome [J]. *Microorganisms*, 2021, 9(1):83.
- [53] XUE F G, SUN F Y, JIANG L S, et al. Effects of partial replacement of dietary forage using kelp powder (*Thallus laminariae*) on ruminal fermentation and lactation performances of dairy cows [J]. *Animals*, 2019, 9(10):852.
- [54] SILVA G G, TAKIYA C S, DEL VALLE T A, et al. Nutrient digestibility, ruminal fermentation, and milk yield in dairy cows fed a blend of essential oils and amylase [J]. *Journal of Dairy Science*, 2018, 101(11):9815–9826.
- [55] 高伟星, 马慧, 杨敏娜, 等. 饲喂过瘤胃褪黑素对荷斯坦奶牛乳中褪黑素与其合成前体和代谢产物含量、褪黑素合成酶活性及生产性能的影响 [J]. *动物营养学报*, 2022, 34(7):4438–4451.
- GAO W X, MA H, YANG M N, et al. Effects of feeding rumen protected melatonin on contents of melatonin, its synthetic precursors and metabolites, melatonin synthase activity in milk and performance of Holstein dairy cows [J]. *Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2022, 34(7):4438–4451. (in Chinese)

Research Progress on Mechanism of Feed Nutrient Active Substances to Regulate Rumen Fermentation and Milk Fat Synthesis in Dairy Cows

GAO Jiarui TONG Jinjin* CAO Suying JIANG Linshu

(Beijing Key Laboratory of Dairy Cow Nutrition, College of Animal Science and Technology, Beijing University of Agricultural, Beijing 102206, China)

Abstract: With the implementation of a total ban on antibiotics in feeds in China, nutrient-active substances in feeds have become a hot spot for research nowadays. The regulation of milk fat synthesis in the mammary gland is influenced by various factors, and the study of the regulation of milk fat synthesis by the addition of nutrient-active substances in feed has received much attention. In this paper, the effect of feed nutrient-active substances on the regulation of milk fat synthesis was investigated from two aspects: rumen microbial hydrogenation and rumen fermentation in dairy cows, with the aim of providing a reference for improving the production performance of dairy cows through feed nutrient-active substances. [*Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2023, 35(7):4172-4181]

Key words: nutrient active substances; ruminal microbial hydrogenation; milk fat; signaling pathways

* Corresponding author, associate professor, E-mail: tongjinjin0451@163.com

(责任编辑 陈鑫)