



改革开放40年以来猪氨基酸营养研究进展

尹杰¹, 李瑞¹, 马晓康¹, 马杰¹, 陈家顺¹, 刘刚^{1,2*}, 任文凯³, 贺喜¹, 黄兴国¹, 谭碧娥^{1,2}, 李铁军^{2*}, 印遇龙^{1,2*}

1. 湖南农业大学动物科学技术学院&生命科学技术学院, 长沙 410128;

2. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 长沙 410125;

3. 华南农业大学动物科学技术学院, 广州 510642

* 联系人, E-mail: gangle.liu@gmail.com; tjli@isa.ac.cn; yinyulong@isa.ac.cn

收稿日期: 2019-09-02; 接受日期: 2019-11-01; 网络版发表日期: 2019-11-10

国家自然科学基金(批准号: 31272463)、国家重点基础研究发展计划(批准号: 2012CB124704)和国家自然科学基金重大国际合作研究项目(批准号: 31110103909)资助

摘要 生猪产业是畜牧业的重要组成部分,也是我国农业现代化建设的支柱产业.猪的健康生长离不开氨基酸营养,日粮添加氨基酸不仅为猪提供必要的蛋白合成单元,同时还能够参与机体多种生理代谢过程.本文主要回顾我国建国以来尤其是改革开放后,我国猪氨基酸营养研究从无到有的历程.同时,讨论了目前我国在猪氨基酸营养研究方向的进展.最后,通过对我国养猪和饲料行业分析,展望未来猪氨基酸营养研究方向.

关键词 猪, 氨基酸营养, 吸收, 感应, 生理功能

蛋白质是猪机体的重要组成部分,而氨基酸除了作为蛋白质基本原件外,还广泛参与多种生理过程.因此,研究猪氨基酸营养对我国养猪以及饲料业的发展具有重要的意义.但是,我国猪氨基酸营养研究较为迟缓,改革开放后,随着合成氨基酸的生产才有文献正式对猪氨基酸营养进行报道.这些报道主要集中在猪对氨基酸需要量以及氨基酸比例(尤其是赖氨酸等限制性氨基酸)对猪生长性能影响的研究.江西省农业科学院畜牧兽医研究所最早在我国开展了猪赖氨酸添加实验,发现日粮补充合成氨基酸显著提高了饲料利用率、增加了生产性能和蛋白转化率^[1].有研究采用降低日粮蛋白质的方法,进一步确定了猪玉米豆粕

型日粮限制性氨基酸的种类和顺序,其中赖氨酸为第一限制性氨基酸,之后是色氨酸、蛋氨酸、苏氨酸以及异亮氨酸等^[2].之后,我国猪氨基酸营养研究进入必需氨基酸阶段,并伴随着大量“必需氨基酸”添加饲喂实验.随着对日粮氨基酸含量的认识,如何使各饲料组分所提供的必需氨基酸最大限度地满足猪生长需要成为猪营养研究的新课题.因此,除了准确确定饲料中的各种氨基酸含量外,还必须掌握不同饲料中氨基酸的消化利用率以及不同阶段猪对各种氨基酸的需求.20世纪90年代末,大量研究对猪氨基酸需要量以及氨基酸利用率研究方法进行了报道^[3-13],极大提高了氨基酸在猪上的应用和学科的发展.

引用格式: 尹杰, 李瑞, 马晓康, 等. 改革开放40年以来猪氨基酸营养研究进展. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 1430-1440

Yin J, Li R, Ma X K, et al. Advances in pig amino acid nutrition during 40 Years of Reform and Opening-up (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2019, 49: 1430-1440, doi: [10.1360/SSV-2019-0189](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0189)

通过对猪氨基酸需要量和不同原料氨基酸利用率的解析, 日粮氨基酸平衡引起了国内外学者高度重视. 我国著名动物营养学家杨胜教授对“理想蛋白质(指日粮中蛋白质的氨基酸组成和比例与猪氨基酸需要量和比例相吻合)”进行了系统讨论并强调了氨基酸平衡在节省饲料资源、减少环境污染(氮排放)和增加企业经济效益等方面的重要性^[14]. 同时, 20世纪90年代关于“理想氨基酸”“理想蛋白质”和氨基酸平衡的研究进行了大量的报道^[15-22]. 但是, 这些研究主要集中在猪对氨基酸的需要量和日粮氨基酸平衡对生长性能影响的研究, 缺乏对其他营养代谢和生理功能影响的报道. 从2000年开始, 逐渐有研究报道, 氨基酸营养与猪瘦肉沉积和氮代谢等也密切相关^[23-25]. 与此同时, 研究发现, 许多氨基酸除了合成蛋白质外, 还广泛参与机体生命活动, 其中包括支链氨基酸(亮氨酸、异亮氨酸和缬氨酸)、精氨酸、色氨酸、谷氨酸和甘氨酸等. 日粮中这些氨基酸的缺乏或者猪体内代谢紊乱均能够直接影响到猪生长性能, 甚至引发病理特征. 因此, 国内外学者把这一类氨基酸定义为“功能性氨基酸”^[26-28], 猪功能性氨基酸营养研究在近十年取得了非常大的进展, 其中包括在氧化应激、免疫应答、肠道发育、微生物组成和功能以及机体营养代谢过程中的调控作用^[26,27,29,30]. 与此同时, 饲料配方过程中除了赖氨酸、蛋氨酸、苏氨酸和色氨酸4种限制性氨基酸外, 最新版

猪营养需求中多种功能性氨基酸也被考虑在内, 包括精氨酸、组氨酸、异亮氨酸、亮氨酸、苯丙氨酸以及缬氨酸等(表1).

1 猪氨基酸生物有效性评估

日粮氨基酸的生物有效性评估是对不同饲料原料营养评价和猪氨基酸需要量测定的前提. 氨基酸生物有效性是指日粮中的氨基酸由动物肠道消化、吸收后真正用于动物维持生长和生产的那部分氨基酸, 但这部分氨基酸不能直接测定, 只能进行估测. 在猪氨基酸营养研究中, 基于体内法(生长实验、消化代谢实验和同位素示踪等)和体外法(化学法、酶法或仿生消化法和微生物发酵法等), 先后建立了粗蛋白、总氨基酸、氨基酸评分、化学有效赖氨酸、氨基酸消化率和氨基酸代谢有效性等体系来衡量日粮氨基酸的生物有效性^[31]. 然而, 大量的营养研究证实, 氨基酸消化率体系是目前评定氨基酸生物有效性最适宜的方法.

1.1 猪氨基酸消化率测定方法

氨基酸消化率是指日粮总氨基酸中被消化和吸收的部分, 在体内或离体的平衡分析法常用于氨基酸消化率测定. 在体内消化代谢实验中, 根据样本收集部位可分为氨基酸全肠道消化率(粪)和回肠消化率(回肠

表1 仔猪和生长育肥猪日粮氨基酸需求量(%^a)

Table 1 Dietary amino acid requirements in piglets, growing, and finishing pigs (%^a)

| 项目 | 仔猪和生长育肥猪(体重(kg)) | | | | | | |
|------|------------------|------|-------|-------|-------|--------|---------|
| | 5~7 | 7~11 | 11~25 | 25~50 | 50~75 | 75~100 | 100~135 |
| 赖氨酸 | 1.50 | 1.35 | 1.23 | 0.98 | 0.85 | 0.73 | 0.61 |
| 蛋氨酸 | 0.43 | 0.39 | 0.36 | 0.28 | 0.24 | 0.21 | 0.18 |
| 苏氨酸 | 0.88 | 0.79 | 0.73 | 0.59 | 0.52 | 0.46 | 0.40 |
| 色氨酸 | 0.25 | 0.22 | 0.20 | 0.17 | 0.15 | 0.13 | 0.11 |
| 精氨酸 | 0.68 | 0.61 | 0.56 | 0.45 | 0.39 | 0.33 | 0.28 |
| 组氨酸 | 0.52 | 0.46 | 0.42 | 0.34 | 0.29 | 0.25 | 0.21 |
| 异亮氨酸 | 0.77 | 0.69 | 0.63 | 0.51 | 0.45 | 0.39 | 0.33 |
| 亮氨酸 | 1.50 | 1.35 | 1.23 | 0.99 | 0.85 | 0.73 | 0.61 |
| 苯丙氨酸 | 0.88 | 0.79 | 0.72 | 0.59 | 0.51 | 0.44 | 0.37 |
| 缬氨酸 | 0.95 | 0.86 | 0.78 | 0.64 | 0.55 | 0.48 | 0.41 |

a) 该表数据主要根据回肠标准可消化氨基酸需要量和玉米-豆粕日粮中氨基酸含量计算得出(猪营养需要2012版本)

食糜); 根据是否去除内源氨基酸损失(AA_{end})又分为表观和标准氨基酸消化率^[32]。 AA_{end} 分为基础 AA_{end} 和特殊损失 AA_{end} , 检测方法包括无氮日粮法、绝食法、差量法、酶解蛋白日粮法、回归法、高精氨酸法和同位素法等^[33]。 全肠道消化率(粪)方法得到氨基酸表观全肠道消化率($ATTD_{AA}$)、标准全肠道消化率($STTD_{AA}$)和真全肠道消化率($TTTD_{AA}$); 回肠食糜法(瘻管、屠宰)获得氨基酸回肠表观消化率(AID_{AA})、标准回肠消化率(SID_{AA})和真回肠消化率(TID_{AA})。 考虑到后肠微生物发酵对氨基酸消化率的影响, 采用回肠氨基酸消化率(ID_{AA})评定蛋白质或氨基酸生物有效性更合适。 体外法测定猪饲料氨基酸消化率可借助仿生消化系统和近红外光谱技术。 近些年, 中国农业科学院北京畜牧兽医研究所成功建立了具有自主知识产权仿生消化系统, 该系统广泛应用于猪饲料及原料氨基酸消化率评定研究。 20世纪80年代至今, 以中国农业科学院北京畜牧兽医研究所、中国农业大学、中国科学院亚热带农业生态研究所和四川农业大学等为代表的高校和科研院所在猪饲料原料氨基酸消化率方面做了大量研究工作, 为中国猪饲料原料氨基酸消化率数据库的建立奠定了基础。

1.2 回肠氨基酸消化率

由于日粮氨基酸的消化主要是在小肠进行, 因此, 一般采用回肠氨基酸消化率来评估猪的氨基酸利用率。 猪回肠氨基酸消化率包含了表观氨基酸消化率、真氨基酸消化率和标准氨基酸消化率^[33]。 其中, 表观氨基酸消化率可以通过日粮氨基酸摄入量减去总回肠氨基酸流失量计算, 但是动物消化道中氨基酸流失量除了未被消化的日粮氨基酸外, 还包括肠道分泌的消化酶、肠道脱落细胞和黏蛋白等, 这部分即为内源性氨基酸。 通过内源性氨基酸来矫正表观氨基酸消化率可以得到真氨基酸消化率^[34]。 内源性氨基酸损失分为基础损失和特定损失, 基础损失不受日粮影响, 而特定损失受到日粮原料等多种因子影响, 因此猪真氨基酸消化率往往很难准确测定。 现在猪氨基酸消化率测定常采用基础氨基酸损失来矫正表观氨基酸消化率, 从而得到标准氨基酸消化率。 回肠标准氨基酸测定相对简单且具有可加性, 已被广泛应用于猪氨基酸营养需求和日粮配制^[35]。

1.3 猪回肠末端食糜的收集方法

为了准确测定回肠氨基酸消化率, 回肠食糜样品收集也至关重要。 目前, 猪回肠末端食糜样品收集常用方法包括屠宰法、瘻管法和回直肠吻合术。 屠宰法收集回肠食糜样品所需动物样本数较多且所取食糜样品代表性较差, 测定结果存在较大变异, 但该方法简单易操作, 近些年不少研究应用该法进行猪饲料及原料氨基酸消化率评定^[36,37]。 瘻管法主要包括T型瘻管和桥型瘻管, 其中T型瘻管技术应用最广泛、认可度最高, 全球猪饲料及原料氨基酸数据库基本上来源于瘻管猪实验。 回直肠吻合术在国外应用较为普遍具有更高的准确度, 但涉及动物福利问题, 该法应用也受到一定限制。 桥式瘻管法和回直吻合术可以收集全部的食糜, 而简单T型瘻管和屠宰法只能收集到部分回肠食糜, 因为在评定猪饲料原料氨基酸消化率时, 需借助内源或外源指示剂。

1.4 内源性氨基酸的测定及影响因素

内源性氨基酸的测定主要包括3大类: (i) 饲喂无氮日粮在非正常生理条件下测定内源性氨基酸的流失量; (ii) 采用同位素标记和胍基化赖氨酸法等正常生理条件下区分回肠末端内源性和外源性氨基酸; (iii) 通过体外消化法模拟日粮氨基酸消化率, 再推算内源性氨基酸流失。 无氮日粮法是测定猪回肠末端内源性氨基酸的经典方法之一, 能够快速简单地测定出内源性氨基酸流失, 但是由于日粮不含有蛋白质和肽类以及非正常生理条件下机体代谢处于紊乱状态, 消化酶响应机制也减弱, 因此所得结果一般低于猪正常内源性氨基酸排泄量。

同位素标记法分为标记动物和标记日粮两种方法。 其操作前提假设是当同位素标记在动物机体达到稳态后, 通过测定消化道总氮和标记物丰度计算出内源性氨基酸。 但同位素标记稳定性存在差异, 同时也无法区分猪机体直接利用饲料来源氨基酸合成排泄到肠腔中的内源氨基酸, 因此该法所测内源性氨基酸损失往往偏高, 从而导致计算猪回肠真氨基酸消化率基本上达到95%, 甚至超过100%^[38,39]。

胍基化赖氨酸法是指将饲料蛋白质中赖氨酸残基转化为高精氨酸, 而被猪肠道吸收的高精氨酸不再被分泌到消化道, 因此通过检测回肠末端氨基酸和高精

氨酸含量可以有效区分内源性氨基酸损失^[40]。胍基化赖氨酸法测定猪回肠内源性氨基酸损失主要过程包括甲基异脲溶液的配制以及饲料胍基化反应, 具体步骤参见本实验室前期综述^[33,40,41]。该方法可以直接检测内源性氨基酸和日粮氨基酸消化率, 但是只能采用内源性氨基酸组成来估测其他氨基酸内源性损失量, 因此计算其他一些氨基酸真消化率存在误差^[40]。

体外消化法模拟日粮氨基酸消化率能够排除猪肠道内源性氨基酸的干扰, 直接计算出真氨基酸消化率, 从而推测出猪内源性氨基酸损失量。但是猪肠道消化系统非常复杂, 受多种因素影响, 因此现实中很难真正模拟日粮氨基酸在体内的消化过程。

除此以外, 测定猪回肠内源性氨基酸的方法还包括蛋白质梯度回归法、半纯合日粮法、肽营养超滤技术、氨基糖测定法和差量法等。

2 猪肠道氨基酸吸收和感应机制

2.1 氨基酸转运载体

猪摄入的蛋白质及其肽类在肠道消化系统的作​​用下分解成能被肠道吸收的氨基酸小分子, 肠道组织表达大量氨基酸转运载体, 负责将肠腔中氨基酸转运到肠道上皮细胞, 一部分为肠道组织提供必需的氨基酸, 另外一部分进入血液循环系统。猪肠道内含有多种氨基酸转运载体, 根据氨基酸所带电荷性质分类, 氨基酸转运载体包括酸性氨基酸转运载体、碱性氨基酸转运载体和中性氨基酸转运载体。同时, 有些氨基酸载体发挥作用需要依靠 Na^+ 或者与 Na^+ 偶联, 因此肠道内氨基酸转运载体也分为 Na^+ 依赖性和 Na^+ 非依赖性氨基酸转运载体。关于氨基酸转运载体分类、转运系统、转运蛋白、基因以及相应的氨基酸底物等详细介绍参见本实验室前期报道^[42]。

2.2 胃肠道氨基酸感受体

胃肠道绝大多数氨基酸转运载体能够直接或间接感应肠道氨基酸含量, 再将氨基酸信号传递到细胞内营养感受网络, 进一步反馈调节肠道氨基酸转运载体表达, 并介导肠道对氨基酸的吸收^[43,44]。例如, 本实验室^[45]前期研究发现, 赖氨酸缺乏后猪肠道上皮细胞内碱性氨基酸转运载体 $SLC7A1$ 基因表达量高达1.87倍、 $SLC7A2$ 基因表达量高达3.98倍。同时, 猪肠道氨

基酸转运载体表达也受其他因素影响, 其中包括日粮组成、应激状态等^[46,47]。

此外, 还有一些G蛋白偶联受体(guanine nucleotide-binding protein-coupled receptors, GPCRs)也广泛参与肠道氨基酸感受, 其中包括钙感受体(calcium-sensing receptor, CaSR)、味觉感受体1家族(taste receptor 1 family, TR1)、GPCRs家族C亚体6A(GPRC6A)受体以及代谢型谷氨酸受体(metabotropic glutamate receptors, mGluRs)等^[48,49]。CaSR主要感受游离的芳香族氨基酸, 包括色氨酸、苯丙氨酸、络氨酸和组氨酸, 而与碱性和支链氨基酸亲和力较低。CaSR被氨基酸激活后广泛参与消化道生理活动。例如, 研究报道, 色氨酸和苯丙氨酸能够变构激活CaSR, 从而调控胃酸和小肠激素分泌^[50,51]。TR1家族广泛表达于胃肠道细胞, 主要感受鲜味氨基酸(天冬氨酸和谷氨酸等)。此外, mGluRs也能够感受谷氨酸。GPRC6A主要参与碱性氨基酸感受, 但也能够被丙氨酸、甘氨酸、蛋氨酸以及丝氨酸激活, GPRC6A激活或抑制能够影响到猪机体所有代谢反应, 在氨基酸感受和代谢过程中起着重要的作用^[52]。

2.3 氨基酸营养感受信号通路

雷帕霉素靶蛋白(mammalian target of rapamycin, mTOR)和一般性调控阻遏蛋白激酶2(GCN2)广泛参与机体组织和细胞对氨基酸的感应, 并介导机体氨基酸代谢。当细胞环境氨基酸充足时, 以mTOR为中心环节的营养感受信号能够准确感知氨基酸浓度, 并将氨基酸信号传递给下游信号。而GCN2主要在氨基酸缺乏或不足时被激活, 从而抑制机体蛋白合成速率, 保证其他功能对氨基酸的需求。

(1) 氨基酸与mTOR。mTOR是进化上保守的丝氨酸/苏氨酸蛋白激酶, 与Raptor, Mlst8和Pras40一起组成了mTORC1复合体, 主要参与氨基酸感应。Raptor主要参与底物识别, Pras40是mTORC1负调控因子, 而Mlst8为其正调控因子。在氨基酸缺乏时, mTORC1随机分散在哺乳动物细胞内。而补充充足的氨基酸能够在Ras同系物(the Ras homolog enriched in brain, Rheb)GTP酶的作用下激活RAPTOR, 从而驱使mTORC1与溶酶体结合, 从而达到自身激活。研究显示, 敲除Ras GTP酶阻断了mTORC1与溶酶体的响应, 从而缺乏对氨基酸的感应^[53,54]。虽然Ras GTP酶能够分布在溶酶体表面, 但是其不能与溶酶体紧密结合。研究显示, 由p18, p14,

HBXIP, C7orf59和MP1等蛋白共同组成一个五聚体复合物, 参与溶酶体定位和Ras GTP酶结合状态. mTORC1被氨基酸激活后, 主要传递氨基酸信号给下游核糖体蛋白S6激酶(S6 kinase, S6K)、真核起始因子4E结合蛋白1(eukaryotic initiation factor-4E binding protein 1, 4EBP1)和ULK1等信号通路, 从而调节RNA转录和翻译^[55]. mTORC1广泛参与机体生命活动, 其中包括细胞生长、自噬反应、营养代谢以及疾病的发生和发展^[53,56-60], 氨基酸代谢在其中的作用和调控手段仍需进一步确认和研究.

(2) 氨基酸与GCN2. GCN2在结构上包含了一个能够与空载tRNA(transfer RNA)结合的组氨酸-tRNA合成酶结构域, 其通过与空载tRNA结合从而导致自身二聚化和磷酸化被激活. 当细胞内氨基酸缺乏或不足时, tRNA与氨基酸结合变少, 从而造成空载tRNA大量积累并激活GCN2信号, 调控下游信号、影响转录启动, 最终介导细胞氨基酸缺乏应答^[61,62]. 研究显示, 摄入必需氨基酸缺乏日粮能够快速激活哺乳动物脑和肝脏GCN2信号通路, 从而介导氨基酸缺乏感应^[63]. 与此同时, GCN2通路还能够上调氨基酸转运载体和氨基酸合成酶的表达, 促进氨基酸的转运和合成, 缓解机体氨基酸的缺乏^[64].

3 猪氨基酸营养功能研究进展

3.1 赖氨酸

赖氨酸作为猪生产上第一限制性氨基酸, 在配方中必须要补充一定的合成赖氨酸来满足猪生长代谢的需要. 生产上赖氨酸缺乏显著影响猪肠道赖氨酸转运系统表达以及肠道吸收功能, 最终导致猪采食量降低^[45,65]. 然而, 赖氨酸过量添加对猪生长健康也具有不利影响. 本实验室^[66]前期研究表明, 在低蛋白日粮模式上, 仔猪更加偏好采食低赖氨酸日粮. 同时, 饲喂低赖氨酸日粮显著增加了仔猪采食量, 但是对增重没有影响. 全程饲喂实验发现, 低赖氨酸日粮促进猪采食的作用只发生在仔猪和生长猪前期阶段, 在生长猪后期和育肥猪实验中没有影响^[67]. 该作用机制可能与仔猪肠道微生物密切相关, 饲喂低赖氨酸日粮显著增加了仔猪肠道微生物多样性, 并影响了微生物组成^[66].

3.2 含硫氨基酸

含硫氨基酸包括蛋氨酸和半胱氨酸, 二者均能够进入半胱氨酸代谢途径, 生成多种生物活性小分子(谷胱甘肽、牛磺酸和硫化氢等)发挥生物活性作用. 其中, 蛋氨酸的主要代谢场所是肝脏, 在肝脏蛋氨酸腺苷转移酶的催化作用下, 蛋氨酸生成S-腺苷甲硫氨酸, 为机体蛋白质和核酸甲酰化提供甲基^[68]. 研究发现, 日粮添加蛋氨酸显著增加了育肥猪背最长肌面积和pH值, 并降低了滴水损失, 同时氧化应激状态得到明显改善^[69]. 在胎儿发育迟缓仔猪模型中, 蛋氨酸能够有效增强肠道抗氧化能力、提高紧密连接蛋白表达和绒毛高度^[70]. 尽管蛋氨酸作为限制性氨基酸在猪生产上被广泛运用, 但是大量研究表明, 日粮蛋氨酸限饲在衰老和氧化应激相关疾病模型中具有重要的治疗意义^[71,72]. 有研究显示, 蛋氨酸限饲也能够减少猪肝脏线粒体氧化应激反应^[73], 其作用机理可能与日粮蛋氨酸添加水平密切相关. 研究报道, 蛋氨酸虽然能够提供抗氧化物质, 但是过载能够诱发线粒体产生大量自由基, 从而造成氧化应激反应. 而当日粮蛋氨酸限制时, 线粒体产生的氧自由基减少, 也能够达到抗氧化-氧化的平衡状态^[74].

半胱氨酸也被广泛报道具有抗氧化、促进肠道功能和脂肪代谢等调控能力^[75]. 但是在生产性能等研究方面, 由于半胱氨酸具有苦涩味, 因此日粮添加半胱氨酸能够抑制健康动物采食或增重^[76,77]. 而在衰老和蛋氨酸限制模型中, 半胱氨酸能够显著提高动物生产性能^[78,79]. 由此可见, 半胱氨酸作用与动物健康状况和日粮蛋氨酸水平密切相关.

3.3 精氨酸

精氨酸在猪生产上被当作半必需氨基酸或条件下必需氨基酸, 除了合成蛋白质外, 也是一氧化氮、肌酸和多胺等生物活性分子的合成前体, 广泛参与机体营养代谢、免疫调控、肠道发育以及一些疾病的发生和发展^[80]. 在猪生产上, 新生仔猪对精氨酸需求很高, 而母乳中精氨酸含量很难满足仔猪生长需要. 研究显示, 低出生体重仔猪补充精氨酸显著促进了肠道发育, 并增加了生长性能, 其作用机制可能是通过合成一氧化氮信号分子激活机体代谢而实现的^[81]. 同时, 在早期断奶仔猪模型上, 添加0.2%~0.8%能够有效改善生长性能, 并提高血液免疫球蛋白和抗体水平^[82]. 不仅如

此,在应激模型上,日粮精氨酸也被广泛研究.例如,日粮添加0.5%的精氨酸通过抑制NF- κ B信号通路对脂多糖诱导的仔猪肠道形态结构、免疫代谢和抗氧化系统紊乱均起到直接缓解效果^[83].精氨酸能合成一氧化氮信号分子,而一氧化氮能够直接参与机体抗氧化系统调节.Zheng等人^[84]报道,敌草快诱导的仔猪氧化应激严重损伤了一氧化氮合成系统,而添加精氨酸显著上调了肠道一氧化氮合成酶表达,进一步对肠道损伤起到缓解效果.

3.4 支链氨基酸

支链氨基酸包含了亮氨酸、异亮氨酸和缬氨酸,三者化学结构上均含有一个 α -碳上的分支脂肪链.支链氨基酸主要分布在肌肉组织中,占到肌肉蛋白质中必需氨基酸的35%,因此支链氨基酸在猪上的研究主要集中在肉质方面.在断奶仔猪模型上,添加亮氨酸能够提高肌肉蛋白合成速率,同时促进了慢肌向快肌转变^[85].同时,低蛋白日粮补充亮氨酸显著提高了育肥猪眼肌面积、滴水损失和肌间脂肪含量,对改善猪肉品质具有潜在效果^[86].本实验室的前期实验中发现,低蛋白日粮饲喂育肥猪显著影响了肉质指标,同时伴随着异亮氨酸和缬氨酸含量的下降^[46],提示异亮氨酸和缬氨酸也参与肌肉代谢和肉质形成^[87].不仅如此,支链氨基酸在动物体内还能够提供能量、营养支持、调节激素分泌和免疫功能等^[88].在肠道吸收以及代谢过程中,三种支链氨基酸均存在明显的竞争关系,因此合理配比三种支链氨基酸含量对维持猪正常需要也尤为关键.Duan等人^[89]研究发现,亮氨酸:异亮氨酸:缬氨酸比例在体内为1:0.75:0.75和体外1:0.25:0.25能够发挥最大的细胞增殖和蛋白代谢效果.

3.5 谷氨酸和谷氨酰胺

日粮中谷氨酸和谷氨酰胺主要是被肠道吸收供能,只有少量进入到肠系膜静脉,因此谷氨酸和谷氨酰胺维持正常肠道完整性和功能具有重要的意义.谷氨酸进入肠道上皮细胞后通过转氨基反应生产 α -酮戊二酸和天冬氨酸,二者进入三羧酸循环产生ATP,主要参与细胞供能^[90].Rezaei等人^[91,92]研究发现,日粮添加谷氨酸盐显著增加了断奶仔猪肠道绒毛高度和DNA含量,并提高了平均日增重和饲料转化效率.同时,谷氨酸还作为谷胱甘肽的合成前体,在氧化应激反应中也

具有一定的治疗效果.例如,在敌草快诱导的仔猪氧化应激模型中,日粮添加谷氨酸维持了仔猪氧化-抗氧化平衡,并增加了生长性能^[93].但是,高浓度谷氨酸还具有神经毒性^[94],因此在日粮中添加谷氨酸需要考虑猪健康等状态影响.

谷氨酰胺在猪生产上也被大量报道,其中包括免疫功能、抗氧化功能、抗炎功能以及促进肠道功能发育等.Ren等人^[95-97]发现,谷氨酰胺代谢对肠道巨噬细胞极化、肠道分泌性免疫球蛋白A的产生以及微生物区系具有重要的调节作用,在免疫炎症应激中具有潜在治疗意义.同时,谷氨酰胺还能够增强谷胱甘肽合成代谢、维持机体氧自由基平衡^[98],机体氧化应激状态与免疫反应密切相关,谷氨酰胺抗氧化功能可能进一步介导了其免疫调节作用.

4 展望

我国猪氨基酸营养研究经过了40年的发展,从限制性氨基酸添加到功能性氨基酸保健,现在整体发展水平与世界最先进研究已经保持同步.但是,我国养猪业和氨基酸的营养研究仍然面临着巨大的挑战.(i)2020年,我国饲料行业全面禁止使用抗生素,如何在无抗环境下有效提高猪(尤其是断奶仔猪)生长、减少腹泻是一个重大难题,而多种氨基酸被报道具有调控免疫反应、促进肠道发育等功能,因此未来研究仍需进一步关注氨基酸作为免疫佐剂在猪生产上的运用;(ii)我国饲用蛋白质资源匮乏,严重制约了养殖业的发展.目前,国内学者和饲料企业一致呼吁和推动低蛋白日粮在猪生产上的运用,而低蛋白日粮配置的核心是氨基酸平衡^[99-101].有研究报道,猪饲喂低蛋白日粮主要影响了猪氨基酸代谢,其中血液组氨酸、缬氨酸以及异亮氨酸含量均显著下降,而赖氨酸、丝氨酸等氨基酸显著上升,提示这些氨基酸参与了猪低蛋白日粮响应机制^[102,103].因此,进一步研究在低蛋白日粮上氨基酸平衡,设计合理的低蛋白日粮配方,对缓解我国蛋白质资源紧缺具有重要的现实意义.

我国猪氨基酸营养研究正如改革开放后我国社会发展的一个缩影:从无到有、从落后到国际领先水平.本文在建国70周年之际,整体回顾了我国猪氨基酸营养研究历程,并重点综述了目前猪氨基酸营养研究进展,以期为我国猪氨基酸营养研究提供进一步思路.

致谢 特别感谢国内外相关猪营养研究团队前期关于猪氨基酸营养开展的一系列实验。

参考文献

- 1 A preliminary report on the experiment of feeding lysine to pigs (in Chinese). Jiangxi Agric Sci Technol, 1983, 9: 8-9 [赖氨酸喂猪试验初报. 江西农业科技, 1983, 9: 8-9]
- 2 Russell L E, Xiao C K. Study on adding several amino acids to pig diet (in Chinese). Foreign Anim Husbandry (Pig Poultry), 1984, 5: 16-19 [Russell L E, 萧朝宽. 猪日粮中添加几种氨基酸的研究. 国外畜牧学(猪与禽), 1984, 5: 16-19]
- 3 Yent H T, Wei M. Amino acid requirements in growing pigs (in Chinese). Foreign Anim Husbandry (Feed), 1988, 2: 38-39 [Yent H T, 魏敏. 生长猪的氨基酸需要量. 国外畜牧学(饲料), 1988, 2: 38-39]
- 4 Kiener T, Jin Y Y. Amino acid requirements in pigs (in Chinese). Foreign Anim Husbandry Technol, 1988, 5: 37-38 [Kiener T, 金月英. 猪的氨基酸需要量. 国外畜牧科技, 1988, 5: 37-38]
- 5 Chen L. Amino acid feeding standard for pigs (in Chinese). Feed Rev, 1990, 4: 38-40 [程伶. 猪的氨基酸饲养标准. 饲料博览, 1990, 4: 38-40]
- 6 Huo G C. Amino acid requirements in pigs (in Chinese). Feed Rev, 1989, 2: 6-7 [霍贵成. 猪的氨基酸需要. 饲料博览, 1989, 2: 6-7]
- 7 Wang M X, Miao Y Z, Ni K D, et al. Study on the apparent and true utilization of amino acids in plant protein fed growing pigs (in Chinese). J Chin Cereal Oil Assoc, 1988, 2: 53-63 [王明仙, 苗玉章, 倪可德, 等. 生长猪对植物性蛋白饲料中氨基酸表观和真利用率的研究. 中国粮油学报, 1988, 2: 53-63]
- 8 Wu G L. Changes of amino acid requirements in pigs: Comparison between NRC 1998 and 1978 (in Chinese). Feed Anim Husbandry, 1989, 6: 22-24 [吴桂林. 猪氨基酸需要量的变化——NRC1988年版与1978年版的比较. 饲料与畜牧, 1989, 6: 22-24]
- 9 Yi Z X. Digestibility of amino acids in pig feed (a review) (in Chinese). J Sichuan Agric Univ, 1988, 2: 137-144 [易治雄. 猪对饲料氨基酸的消化率(综述). 四川农业大学学报, 1988, 2: 137-144]
- 10 Yin Y L, McCracken K J. Methodologica aspects of the *in vivo* measurement of ileal amino acid digestibility in pigs—A review. *Asian Australas J Anim Sci*, 1996, 9: 495-502
- 11 Yin Y L, Zhong H Y, Huang R, et al. Digestibility of energy, crude protein and cell wall constituents in different parts of the intestinal tract in growing pigs. *Agribiol Res*, 1991, 44:14-22
- 12 Yin Y L, Zhong H Y, Huang R L. Determination on the arrarent ileal digestibility of protein and amino acids in feedstuffs and mixed diets for growing-finishing pigs with the mobile nylon bag technique. *Asian Australas J Anim Sci*, 1995, 8: 433-441
- 13 Yin Y L, Chen C M, Zhong H Y, et al. Apparent digestibilities of energy, cell wall constituents, crude protein and amino acids of Chinese oil seed meals for growing pigs. *Anim Feed Sci Tech*, 1994, 45: 283-298
- 14 Yang S. Advances in amino acid balanced nutrition feed formula (Continued) (in Chinese). *Feed Anim Husbandry*, 1994, 4: 9-16 [杨胜. 氨基酸平衡营养饲料配方的最新进展(续). 饲料与畜牧, 1994, 4: 9-16]
- 15 Guan X F. Study and application of ideal amino acid model in growing pig diet (in Chinese). *J Hubei Agric Univ*, 1995, 3: 65-75 [关新富. 生长猪饲料理想氨基酸模式的研究应用. 湖北农学院学报, 1995, 3: 65-75]
- 16 Yang L L. Relationship between lysine tryptophan threonine balance and feed intake of growing pigs (2) (in Chinese). *Foreign Anim Husbandry Technol*, 1995, 1: 4-6 [杨禄良. 赖氨酸色氨酸苏氨酸平衡与生长猪采食量的关系(下). 国外畜牧科技, 1995, 1: 4-6]
- 17 Feng D Y. The theory of “ideal protein” in pigs and its application in ration matchin (in Chinese). *Foreign Anim Husbandry (Pig Poultry)*, 1998, 6: 7-10 [冯定远. 猪“理想蛋白质”的理论及其在日粮配合中的应用. 国外畜牧学(猪与禽), 1998, 6: 7-10]
- 18 Huo S S, Huang W. Research progress of ideal protein and amino acid model in growing pigs (in Chinese). *China Feed*, 1999, 1: 16-18 [候水生, 黄苇. 生长猪理想蛋白质与氨基酸模式研究进展. 中国饲料, 1999, 1: 16-18]
- 19 Li T Z, Li D F. Amino acid requirement and “ideal protein” in growing pig (in Chinese). *Chin J Anim Sci*, 1997, 2: 51-52 [李同洲, 李德发. 生长猪氨基酸需要量与“理想蛋白质”. 中国畜牧杂志, 1997, 2: 51-52]
- 20 Li Y Y. Amino acid pattern of the optimum diet for growing pigs (in Chinese). *Foreign Anim Husbandry (Feed)*, 1998, 4: 5-7 [李有业. 生长猪最适日粮的氨基酸模式. 国外畜牧学(饲料), 1998, 4: 5-7]
- 21 Wang W J, Zhang W J. Balance amino acid nutrition of pigs: An effective way to reduce nitrogen emission (in Chinese). *Feed Ind*, 1998, 8: 4-6

- [王文君, 张维军. 平衡猪氨基酸营养——减少氮排出的有效途径. 饲料工业, 1998, 8: 4–6]
- 22 Xiao C T, Li D F, Wang J F. Research progress in amino acid nutrition of pigs (in Chinese). *Feed Res*, 1998, 4: 22–26 [肖长艇, 李德发, 王九峰. 猪的氨基酸营养研究进展. 饲料研究, 1998, 4: 22–26]
- 23 Wang L D. Amino acid nutrition and lean meat deposition in pigs (in Chinese). *Feed China*, 2000, 16: 23–25 [王连娣. 猪的氨基酸营养与瘦肉沉积. 饲料广角, 2000, 16: 23–25]
- 24 Wang X Q. The effect of the ratio of lysine to protein in diet on nitrogen utilization in growing finishing pigs (in Chinese). *China Feed*, 2001, 3: 30–31 [王西全. 日粮中赖氨酸与蛋白质比例对生长肥育猪氮利用的影响. 中国饲料, 2001, 3: 30–31]
- 25 Zhang K Y, Chen D W, Luo X M. Effects of different amino acid balance patterns on nitrogen metabolism in growing pigs (in Chinese). *Chin J Anim Vet Sci*, 2000, 6: 576–578 [张克英, 陈代文, 罗献梅. 不同氨基酸平衡模式对生长猪氮代谢的影响. 畜牧兽医学报, 2000, 6: 576–578]
- 26 Kong X F, Yin Y L, Wu G Y. Research progress of functional amino acid nutrition in pigs (in Chinese). *Chin J Anim Nutr*, 2009, 21: 1–7 [孔祥峰, 印遇龙, 伍国耀. 猪功能性氨基酸营养研究进展. 动物营养学报, 2009, 21: 1–7]
- 27 Tang Z R, Song D J, Dong G Z, et al. Research progress of functional amino acids improving growth and health of pregnant and lactating sows and newborn piglets (in Chinese). *Chin J Anim Nutr*, 2011, 23: 1898–1905 [唐志如, 宋代军, 董国忠, 等. 功能性氨基酸改善妊娠和哺乳母猪及新生仔猪的生长与健康状况的研究进展. 动物营养学报, 2011, 23: 1898–1905]
- 28 Wu G. Amino acids: Metabolism, functions, and nutrition. *Amino Acids*, 2009, 37: 1–17
- 29 Wang S J, Chen H N, Fang S M, et al. Metabolic utilization and physiological function of functional amino acids in animals (in Chinese). *J Domest Anim Ecol*, 2014, 35: 6–12 [王蜀金, 陈惠娜, 方思敏, 等. 功能性氨基酸在动物机体内的代谢利用与生理功能. 家畜生态学报, 2014, 35: 6–12]
- 30 Yin J, Han H, Liu Z M, et al. Regulation of functional amino acids on oxidative stress in pigs (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2019, 49: 193–201 [尹杰, 韩慧, 刘泽民, 等. 功能性氨基酸调控猪氧化应激的研究进展. 中国科学: 生命科学, 2019, 49: 193–201]
- 31 Li R, Guo Y M, Hou D X, et al. Evaluation system and influencing factors of effective energy and amino acid digestibility of poultry feed materials (in Chinese). *Chin J Anim Nutr*, 2019, 31: 1970–1980 [李瑞, 吕于明, 侯德兴, 等. 家禽饲料原料有效能和氨基酸消化率评定体系及影响因素. 动物营养学报, 2019, 31: 1970–1980]
- 32 Stein H H, Seve B, Fuller M F, et al. Invited review: Amino acid bioavailability and digestibility in pig feed ingredients: Terminology and application. *J Anim Sci*, 2007, 85: 172–180
- 33 Li R, Song Z H, He X. Research progress on the determination methods and influencing factors of endogenous amino acid loss in monogastric animals (in Chinese). *Chin J Anim Sci*, 2018, 54: 3–7 [李瑞, 宋泽科, 贺喜. 单胃动物内源氨基酸损失的测定方法及影响因素研究进展. 中国畜牧杂志, 2018, 54: 3–7]
- 34 Kong C, Adeola O. Additivity of amino acid digestibility in corn and soybean meal for broiler chickens and White Pekin ducks. *Poult Sci*, 2013, 92: 2381–2388
- 35 Liu B Y, Shi S R, Stein H H. The definition of apparent, true and standard amino acid digestion in pig ileum (in Chinese). *Foreign Anim Husbandry (Pig Poult)*, 2007, 6: 13–15 [刘蓓一, 施寿荣, Stein H H. 猪回肠表现、真、标准氨基酸消化的定义. 国外畜牧学(猪与禽), 2007, 6: 13–15]
- 36 Dadalt J C, Gallardo C, Polycarpo G V, et al. Ileal amino acid digestibility of broken rice fed to postweaned piglets with or without multicarbohydrase and phytase supplementation. *Asian Australas J Anim Sci*, 2016, 29: 1483–1489
- 37 Li R, Hou G, Song Z, et al. Effects of different protein sources completely replacing fish meal in low-protein diet on growth performance, intestinal digestive physiology, and nitrogen digestion and metabolism in nursery pigs. *Anim Sci J*, 2019, 90: 977–989
- 38 Yi X W, Zhang S R. Research progress in the determination of amino acid digestibility of pig feed (in Chinese). *Feed Res*, 2005, 4: 15–18 [易学武, 张石蕊. 猪饲料氨基酸消化率测定方法的研究进展. 饲料研究, 2005, 4: 15–18]
- 39 Fan G Y, Lv X H. Study on the evaluation method of amino acid digestibility in pigs (in Chinese). *Henan Anim Husbandry Vet*, 2003, 12: 10–11 [范国英, 吕晓辉. 猪氨基酸消化率评定方法的研究. 河南畜牧兽医, 2003, 12: 10–11]
- 40 Yin J, Ren W, Hou Y, et al. Use of homoarginine for measuring true ileal digestibility of amino acids in food protein. *Amino Acids*, 2015, 47: 1795–1803
- 41 Li T J, Yin Y L, Huang R L, et al. Determination of endogenous amino acid excretion in pig ileum by homoarginine method (in Chinese). *Chin J Anim Nutr*, 2004, 4: 7–12 [李铁军, 印遇龙, 黄瑞林, 等. 高精氨酸法测定猪回肠内源性氨基酸排泄量的研究. 动物营养学报, 2004, 4: 7–12]
- 42 Zeng L M, Tan B E, Xiao H, et al. Amino acid sensing signaling induced by amino acid transporters (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2012, 42: 699–

- 708 [曾黎明, 谭碧娥, 肖昊, 等. 氨基酸转运载体介导的氨基酸感应信号研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2012, 42: 699–708]
- 43 Taylor P M. Role of amino acid transporters in amino acid sensing. *Am J Clin Nutr*, 2014, 99: 223S–230S
- 44 Broer S, Fairweather S J. Amino acid transport across the mammalian intestine. *Compr Physiol*, 2018, 9: 343–373
- 45 Yin J, Li Y, Han H, et al. Effects of Lysine deficiency and Lys-Lys dipeptide on cellular apoptosis and amino acids metabolism. *Mol Nutr Food Res*, 2017, 61: 1600754
- 46 Yin J, Li Y, Zhu X, et al. Effects of long-term protein restriction on meat quality, muscle amino acids, and amino acid transporters in pigs. *J Agric Food Chem*, 2017, 65: 9297–9304
- 47 Yin J, Ren W, Duan J, et al. Dietary arginine supplementation enhances intestinal expression of SLC7A7 and SLC7A1 and ameliorates growth depression in mycotoxin-challenged pigs. *Amino Acids*, 2014, 46: 883–892
- 48 Ronnestad I, Jordal A E O, Comes A S. Nutrient sensing in atlantic salmon-exploring the sensory systems for amino acids in the gastrointestinal tract. *FASEB J*, 2016, 30: 1020–1022
- 49 San Gabriel A, Uneyama H. Amino acid sensing in the gastrointestinal tract. *Amino Acids*, 2013, 45: 451–461
- 50 Busque S M, Kerstetter J E, Geibel J P, et al. L-type amino acids stimulate gastric acid secretion by activation of the calcium-sensing receptor in parietal cells. *Am J Physiol Gastrointest Liver Physiol*, 2005, 289: G664–G669
- 51 Brennan S C, Davies T S, Schepelmann M, et al. Emerging roles of the extracellular calcium-sensing receptor in nutrient sensing: Control of taste modulation and intestinal hormone secretion. *Br J Nutr*, 2014, 111: S16–S22
- 52 Pi M, Nishimoto S K, Quarles L D. GPRC6A: Jack of all metabolism (or master of none). *Mol Metab*, 2017, 6: 185–193
- 53 Kim J, Kim E. Rag GTPase in amino acid signaling. *Amino Acids*, 2016, 48: 915–928
- 54 Sancak Y, Peterson T R, Shaul Y D, et al. The Rag GTPases bind raptor and mediate amino acid signaling to mTORC1. *Science*, 2008, 320: 1496–1501
- 55 Wolfson R L, Sabatini D M. The dawn of the age of amino acid sensors for the mTORC1 pathway. *Cell Metab*, 2017, 26: 301–309
- 56 Rion N, Castets P, Lin S, et al. mTOR controls embryonic and adult myogenesis via mTORC1. *Development*, 2019, 146: dev172460
- 57 Kucheryavenko O, Nelson G, von Zglinicki T, et al. The mTORC1-autophagy pathway is a target for senescent cell elimination. *Biogerontology*, 2019, 20: 331–335
- 58 Kaur H, Moreau R. Role of mTORC1 in intestinal epithelial repair and tumorigenesis. *Cell Mol Life Sci*, 2019, 76: 2525–2546
- 59 Greenhill C. Circadian protein affects mTORC1 activity. *Nat Rev Endocrinol*, 2019, 15: 65
- 60 Benjamin D, Hall M N. Lactate jump-starts mTORC1 in cancer cells. *EMBO Rep*, 2019, 20: e48302
- 61 Ravindran R, Loebbermann J, Nakaya H I, et al. The amino acid sensor GCN2 controls gut inflammation by inhibiting inflammasome activation. *Nature*, 2016, 531: 523–527
- 62 Yuan W, Guo S, Gao J, et al. General control nonderepressible 2 (GCN2) kinase inhibits target of rapamycin complex 1 in response to amino acid starvation in *Saccharomyces cerevisiae*. *J Biol Chem*, 2017, 292: 2660–2669
- 63 Gallinetti J, Harputlugil E, Mitchell J R. Amino acid sensing in dietary-restriction-mediated longevity: Roles of signal-transducing kinases GCN2 and TOR. *Biochem J*, 2013, 449: 1–10
- 64 Leib D E, Knight Z A. Re-examination of dietary amino acid sensing reveals a GCN2-independent mechanism. *Cell Rep*, 2015, 13: 1081–1089
- 65 He L, Yang H, Hou Y, et al. Effects of dietary L-lysine intake on the intestinal mucosa and expression of CAT genes in weaned piglets. *Amino Acids*, 2013, 45: 383–391
- 66 Yin J, Han H, Li Y, et al. Lysine restriction affects feed intake and amino acid metabolism via gut microbiome in piglets. *Cell Physiol Biochem*, 2017, 44: 1749–1761
- 67 Yin J, Li Y, Han H, et al. Long-term effects of lysine concentration on growth performance, intestinal microbiome, and metabolic profiles in a pig model. *Food Funct*, 2018, 9: 4153–4163
- 68 Mentch S J, Locasale J W. One-carbon metabolism and epigenetics: Understanding the specificity. *Ann NY Acad Sci*, 2016, 1363: 91–98
- 69 Li Y, Zhang H, Chen Y P, et al. Effects of dietary L-methionine supplementation on the growth performance, carcass characteristics, meat quality, and muscular antioxidant capacity and myogenic gene expression in low birth weight pigs. *J Anim Sci*, 2017, 95: 3972–3983
- 70 Su W, Zhang H, Ying Z, et al. Effects of dietary L-methionine supplementation on intestinal integrity and oxidative status in intrauterine growth-retarded weanling piglets. *Eur J Nutr*, 2018, 57: 2735–2745
- 71 Lee B C, Kaya A, Gladyshev V N. Methionine restriction and life-span control. *Ann NY Acad Sci*, 2016, 1363: 116–124

- 72 Lees E K, Król E, Grant L, et al. Methionine restriction restores a younger metabolic phenotype in adult mice with alterations in fibroblast growth factor 21. *Aging Cell*, 2014, 13: 817–827
- 73 Ying Y, Yun J, Guoyao W, et al. Dietary L-methionine restriction decreases oxidative stress in porcine liver mitochondria. *Exp Gerontol*, 2015, 65: 35–41
- 74 Yin J, Ren W, Chen S, et al. Metabolic regulation of methionine restriction in diabetes. *Mol Nutr Food Res*, 2018, 62: 1700951
- 75 Yin J, Ren W, Yang G, et al. L-cysteine metabolism and its nutritional implications. *Mol Nutr Food Res*, 2016, 60: 134–146
- 76 Lee S, Han K H, Nakamura Y, et al. Dietary L-cysteine improves the antioxidative potential and lipid metabolism in rats fed a normal diet. *Biosci Biotech Biochem*, 2013, 77: 1430–1434
- 77 McGavigan A K, O'Hara H C, Amin A, et al. L-cysteine suppresses ghrelin and reduces appetite in rodents and humans. *Int J Obes*, 2015, 39: 447–455
- 78 Vidal K, Breuillé D, Serrant P, et al. Long-term cysteine fortification impacts cysteine/glutathione homeostasis and food intake in ageing rats. *Eur J Nutr*, 2014, 53: 963–971
- 79 Elshorbagy A K, Valdivia-Garcia M, Mattocks D A L, et al. Cysteine supplementation reverses methionine restriction effects on rat adiposity: Significance of stearoyl-coenzyme A desaturase. *J Lipid Res*, 2011, 52: 104–112
- 80 Wu G, Bazer F W, Johnson G A, et al. BOARD-INVITED REVIEW: Arginine nutrition and metabolism in growing, gestating, and lactating swine. *J Anim Sci*, 2018, 96: 5035–5051
- 81 Zheng P, Song Y, Tian Y, et al. Dietary arginine supplementation affects intestinal function by enhancing antioxidant capacity of a nitric oxide-independent pathway in low-birth-weight piglets. *J Nutr*, 2018, 148: 1751–1759
- 82 Tan B, Li X G, Kong X, et al. Dietary L-arginine supplementation enhances the immune status in early-weaned piglets. *Amino Acids*, 2009, 37: 323–331
- 83 Li Q, Liu Y, Che Z, et al. Dietary L-arginine supplementation alleviates liver injury caused by *Escherichia coli* LPS in weaned pigs. *Innate Immun*, 2012, 18: 804–814
- 84 Zheng P, Yu B, He J, et al. Arginine metabolism and its protective effects on intestinal health and functions in weaned piglets under oxidative stress induced by diquat. *Br J Nutr*, 2017, 117: 1495–1502
- 85 Fan Q, Long B, Yan G, et al. Dietary leucine supplementation alters energy metabolism and induces slow-to-fast transitions in *longissimus dorsi* muscle of weanling piglets. *Br J Nutr*, 2017, 117: 1222–1234
- 86 Zhang S, Chu L, Qiao S, et al. Effects of dietary leucine supplementation in low crude protein diets on performance, nitrogen balance, whole-body protein turnover, carcass characteristics and meat quality of finishing pigs. *Anim Sci J*, 2016, 87: 911–920
- 87 Luo Y H, Zhang X, Qin C F, et al. Effects of dietary isoleucine level on growth performance, carcass traits and meat quality of finishing pigs (in Chinese). *Chin J Anim Nutr*, 2017, 29: 1884–1894 [罗燕红, 张鑫, 覃春富, 等. 饲料异亮氨酸水平对肥育猪生长性能、胴体性状和肉品质的影响. *动物营养学报*, 2017, 29: 1884–1894]
- 88 Dong X Y, Li J X, Ren X Q, et al. Research progress on the effect of branched chain amino acids on immune function of pigs (in Chinese). *China Feed*, 2016, 16: 10–13 [董小英, 李均祥, 任晓强, 等. 支链氨基酸影响猪免疫功能的研究进展. *中国饲料*, 2016, 16: 10–13]
- 89 Duan Y, Tan B, Li J, et al. Optimal branched-chain amino acid ratio improves cell proliferation and protein metabolism of porcine enterocytes *in vivo* and *in vitro*. *Nutrition*, 2018, 54: 173–181
- 90 Huang B, Hu J Y, Wu M M, et al. Glutamic acid metabolism in pig's stomach and intestines and its effect on body health (in Chinese). *Chin J Anim Nutri*, 2015, 27: 3326–3331 [黄博, 胡佳宇, 吴苗苗, 等. 猪胃肠道谷氨酸代谢及其对机体健康的影响. *动物营养学报*, 2015, 27: 3326–3331]
- 91 Rezaei R, Knabe D A, Tekwe C D, et al. Dietary supplementation with monosodium glutamate is safe and improves growth performance in postweaning pigs. *Amino Acids*, 2013, 44: 911–923
- 92 Rezaei R, Knabe D, Tekwe C, et al. Dietary supplementation with monosodium glutamate (MSG) is safe and improves growth performance in postweaning pigs. *FASEB J*, 2012, 26: 1013–1023
- 93 Yin J, Liu M, Ren W, et al. Effects of dietary supplementation with glutamate and aspartate on diquat-induced oxidative stress in piglets. *PLoS ONE*, 2015, 10: e0122893
- 94 Walker R, Lupien J R. The safety evaluation of monosodium glutamate. *J Nutr*, 2000, 130: 1049S–1052S
- 95 Ren W, Wang K, Yin J, et al. Glutamine-induced secretion of intestinal secretory immunoglobulin A: A mechanistic perspective. *Front*

- Immunol*, 2016, 7
- 96 Wu M, Xiao H, Liu G, et al. Glutamine promotes intestinal SIgA secretion through intestinal microbiota and IL-13. *Mol Nutr Food Res*, 2016, 60: 1637–1648
- 97 Ren W, Xia Y, Chen S, et al. Glutamine metabolism in macrophages: A novel target for obesity/type 2 diabetes. *Adv Nutr*, 2019, 10: 321–330
- 98 Liu N, Ma X, Luo X, et al. L-glutamine attenuates apoptosis in porcine enterocytes by regulating glutathione-related redox homeostasis. *J Nutr*, 2018, 148: 526–534
- 99 Li F N, Yin J, Duan Y H, et al. Effect and technologic practicing progress of low-protein diet in pig (in Chinese). *Res Agric Modern*, 2018, 39: 961–969 [李凤娜, 尹杰, 段叶辉, 等. 猪低蛋白日粮的作用效应与技术实践进展. *农业现代化研究*. 2018, 39: 961–969]
- 100 Qiao S Y, Yue L Y. Summary of low protein diets for piglets in recent 20 years (in Chinese). *Feed Husbandry*, 2007, 12: 5–10 [譙仕彦, 岳隆耀. 近20年仔猪低蛋白日粮研究小结. *饲料与畜牧*, 2007, 12: 5–10]
- 101 Yin J, Liu H N, Li T J, et al. Current situation and developmental suggestions on the shortage of feeding protein resource in Chinese pig industry (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2019, 34: 89–93 [尹杰, 刘红南, 李铁军, 等. 我国蛋白质饲料资源短缺现状与解决方案. *中国科学院院刊*, 2019, 34: 89–93]
- 102 Liu Z, Yuan Y, Yin J, et al. Long-term effects of lysine restriction on liver global proteins, meat quality, and blood biochemical parameters in pigs. *Protein Peptide Lett*, 2018, 25: 405–416
- 103 Li Y, Yin J, Han H, et al. Metabolic and proteomic responses to long-term protein restriction in a pig model. *J Agric Food Chem*, 2018, 66: 12571–12579

Advances in pig amino acid nutrition during 40 Years of Reform and Opening-up

YIN Jie¹, LI Rui¹, MA XiaoKang¹, MA Jie¹, CHEN JiaShun¹, LIU Gang^{1,2}, REN WenKai³, HE Xi¹, HUANG XingGuo¹, TAN BiE^{1,2}, LI TieJun² & YIN YuLong^{1,2}

1 Department of Animal Science, College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China;

2 Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China;

3 Department of Animal Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Pig industry is an important part of animal husbandry and a pillar element of agricultural modernization in China. The healthy growth of pigs depends on amino acid nutrition. Dietary amino acids can not only serve as the substrates for protein synthesis, but also participate in many physiological metabolic processes. This article mainly reviews the history of pig amino acid nutrition in China since the founding of the People's Republic of China, especially after the reform and opening-up. Meanwhile, we review the research progress of amino acid nutrition in pigs. Finally, we predict future research directions in this field through analysis of the pig and feed industry in China.

pig, amino acid nutrition, absorption, sensing, physiological function

doi: [10.1360/SSV-2019-0189](https://doi.org/10.1360/SSV-2019-0189)