

锰在鸡肠道中吸收的特点、影响因素及分子机制

李晓丽^{1,2} 吕林¹ 解竞静¹ 张丽阳¹ 罗绪刚^{1*}

(1. 中国农业科学院北京畜牧兽医研究所, 北京 100093; 2. 河南科技大学动物科技学院, 洛阳 471003)

摘要: 锰是动物必需的微量元素之一, 但鸡等家禽对锰的吸收率极低, 为 1% ~ 3%。本文综述了锰在鸡肠道中的吸收特点、影响锰吸收的因素及其分子机制, 旨在为寻找有效提高家禽锰吸收利用的途径提供参考依据。

关键词: 家禽; 锰; 吸收; 影响因素; 机制

中图分类号: S811.2

文献标识码: A

文章编号: 1006-267X(2013)03-0486-08

锰(Mn)是动物必需的微量元素之一。自Wilgus等^[1]于1937年首次发现锰能有效防止雏鸡发生滑腱症以来, 锰对家禽的营养作用就一直受到重视。此后, 对关于锰与动物的生长、骨骼发育、正常生殖性能的维持等方面进行了大量的研究^[2-6]。由于家禽对锰的吸收率低(为1% ~ 3%), 排出量大, 故锰对鸡等家禽具有特殊的重要性^[7]。如何提高鸡等家禽对锰的吸收利用、减少锰的排出, 对于发展健康、环保、高效的养禽业意义重大。因此, 本文拟从锰在鸡等家禽肠道的吸收特点、影响锰吸收的因素及其分子机制等方面进行综述, 为寻找有效提高家禽锰吸收利用的途径提供参考依据。

1 锰的吸收、代谢及排泄

家禽对锰的吸收, 主要是在小肠部位。而Ji等^[8-10]用外翻肠囊和原位结扎灌注肠段法在肉仔鸡上的研究均发现, 回肠是锰吸收的主要部位。锰的吸收包括3个步骤, 首先, 肠腔中的锰被肠黏膜上皮细胞摄取, 然后锰在上皮细胞内转移, 最后, 锰经上皮细胞基底膜进入血液。有研究表明, 进入血液中的锰一部分保持游离状态, 一部分迅速与 $\alpha 2$ 巨球蛋白结合, 上述2种形态锰(II)很快被铁氧化酶I氧化成锰(III), 锰(III)与血浆中转

铁蛋白结合以转铁蛋白结合锰的形式被肝外组织摄取^[11]。血浆中锰大多与 γ 球蛋白和白蛋白结合, 少部分与转铁蛋白结合^[12-13]。Keen等^[14]报道, 锰经动物小肠吸收后大部分通过门静脉转运到肝脏, 进入肝脏的锰至少进入5个代谢池, 分别是溶酶体、线粒体、细胞核、新合成的锰蛋白和游离的二价锰离子^[14-15]。

家禽体内锰排泄的主要途径是经胆汁从粪中排出, 当体内锰过量或胆汁排泄途径受阻时, 胰液对锰的排泄量增加。另外, 十二指肠、空肠肠壁也可作为锰排泄的辅助途径^[16]。

2 锰的吸收特点及方式

对微量元素锰吸收动力学的研究发现, 动物肠道对锰的吸收包括非饱和扩散与饱和载体转运2种途径。已有研究表明, 无机锰在肠道中的吸收方式与锰水平密切相关。Bell等^[17]利用大鼠刷状缘膜囊模型的研究发现, 当培养液中加入高水平锰(1 000 ~ 90 000 mmol/L)时, 锰以非饱和扩散方式进行转运, 且不受大鼠年龄的影响。Garia-Aranda等^[18]在大鼠上的研究表明, 当灌注液中锰水平为0.012 5 ~ 0.100 0 mmol/L时, 锰在大鼠空肠和回肠主要通过一种高亲和性、低吸收力的饱和载体方式进行转运。本实验室前期在肉仔鸡原

收稿日期: 2012-09-26

基金项目: 现代农业产业技术体系专项资金(CARS-42)

作者简介: 李晓丽(1980—), 女, 河南漯河人, 博士研究生, 从事家禽矿物元素生化与分子营养研究。E-mail: he.hao07@163.com

* 通讯作者: 罗绪刚, 研究员, 博士生导师, E-mail: wlysz@263.net

位结扎肠段中灌注水平为 0.13 ~ 8.74 mmol/L 锰时,发现无机锰在结扎十二指肠和空肠中是以饱和载体转运方式吸收,在回肠则是非饱和扩散方式吸收^[19-20]。Finley 等^[21]对锰的 Caco-2 细胞吸收研究表明,从顶端到底端的锰吸收率低于底端到顶端的吸收率;顶端到底端吸收和转运呈高度浓度依赖型;但底端到顶端的吸收和转运呈饱和型。Leblondel 等^[22]用 Caco-2 细胞单层模型研究认为,当培养液中添加水平为 0.025 ~ 2.000 mmol/L 的锰时,锰从 Caco-2 细胞顶膜到基底膜是以饱和载体转运 + 非饱和扩散 2 种方式进行转运,且锰的吸收可以被 Ca^{2+} 、 Fe^{2+} 所抑制,表明它们可能共用一个转运系统。

关于有机微量元素的吸收机制,有竞争吸收和完整吸收 2 种假说。竞争吸收假说认为,金属氨基酸络合物中微量元素以离子形式被吸收。其之所以具有高吸收率,是因为适宜络合强度的有机微量元素可以防止金属元素在肠道内变成不溶性化合物或被不溶解胶体所吸附从而直接到达小肠刷状缘,因此其吸收率提高;完整吸收假说则认为,金属氨基酸络合物或螯合物在小肠中不是以金属离子的形式吸收,而是利用氨基酸和(或)小肽的吸收机制被完整吸收,并以完整形式穿过肠黏膜上皮细胞顶膜和基底膜进入血液^[23]。由于尚无检测有机微量元素的有效方法,因此,有机微量元素的确切吸收机制目前仍不清楚。本实验室最近利用肉仔鸡原位结扎灌注肠段法研究不同形态锰的吸收方式,发现不同形态锰在十二指肠中吸收的动力学模型都最适合饱和载体转运,但中等和强络合强度复合氨基酸络合锰米氏常数(K_m)和最大吸收速率(J_{max})都增加^[24]。这些结果提示,以络合状态存在的有机微量元素氨基酸络合物或螯合物在小肠中可能不是以无机金属离子的形式而是以完整络合物的形式被吸收;参与转运的载体可能与转运无机金属离子或游离氨基酸的转运载体相同,但由于络合物的结构使金属或氨基酸与相应转运载体的亲和力及转运效率发生改变,因此导致 K_m 和 J_{max} 发生改变,当然可能也有除目前已知的参与无机金属离子或游离氨基酸转运载体以外的其他转运载体参与有机微量元素络合物的转运。

3 影响锰吸收利用的因素

锰的吸收利用受饲料中植酸、纤维、单宁、钙、镁、磷、铁和钴的水平,锰的形式、来源和水平,有机配位体,抗生素,疾病和动物年龄等多种因素的影响。

3.1 植酸、纤维、单宁对锰吸收的影响

植酸是消化道中存在的一种抗营养因子,其具有很强的螯合能力。植酸通过与锰结合形成难溶单盐或螯合物使可溶性的锰减少,从而使动物对锰的吸收降低。一般来说,肉仔鸡对锰的吸收与饲料植酸水平呈显著的负相关。李杰等^[25]研究发现,饲料中添加 0.8% 的植酸可使全鸡及胫骨中锰含量极显著降低。纤维由于可加快微生物活动,使含锰的胆盐复合物迅速被降解,导致锰最终随胆汁排出体外,因此导致机体对锰的吸收利用下降。Halpin 等^[26]通过对饲料化学成分的分析表明,麦麸和玉米-豆粕混合物中的中性洗涤纤维以及米糠中的中性洗涤纤维、植酸和灰分水平是降低锰生物有效性的原因。

3.2 常量元素钙、磷对锰吸收的影响

常量元素钙、磷可抑制锰的吸收。Bandemer 等^[27]的研究结果表明,磷酸钙可以降低锰的吸收,其原因可能是磷酸钙通过吸附锰而使可溶性锰减少。张日俊等^[28]在饲料中添加过量钙,结果发现心脏锰-超氧化物歧化酶(Mn-SOD)活性下降,表明过量钙对锰的吸收利用有抑制作用。Smith 等^[29]在饲料中以贝壳粉形式提供过量钙,导致雏鸡对锰的利用下降。Halpin 等^[26]研究指出,钙可能通过加剧木质素或植酸的拮抗作用或降低锰在肠道中的溶解度,导致组织锰的摄取量下降。但Wedekind 等^[30]的研究表明,胫骨锰含量不受饲料钙水平的影响,却随磷水平的上升而下降。本实验室用外翻肠囊法研究高钙对肉仔鸡小肠锰吸收的影响,结果表明,氯化钙形式的钙不但不抑制小肠中锰的吸收,反而使其吸收率明显提高^[8-10]。关于饲料中钙对不同形态锰源利用率的影响的相关研究很少。本实验室前期研究^[31-32]表明,在饲料中添加高钙(1.85%)可影响不同络合强度有机锰源的相对生物学利用率,尤其是强络合强度有机锰源,对肉仔鸡显示出比常钙条件下更高的相对生物学利用率。不同试验所用的钙和磷来源、鸡生长速率及基础饲料中锰水平等的不同可能是

造成上述结果差异的原因。如果饲料中锰水平很高,钙对锰利用的抑制作用可能不明显;如果鸡的生长速率低,对锰利用的抑制作用可能也不敏感。

3.3 其他微量元素对锰吸收的影响

锰的吸收利用受饲料中一些微量元素的影响。目前研究较多的是铁^[33-41]、铜^[42]、钴^[43]对锰利用的影响。

3.3.1 铁对锰吸收的影响

铁能抑制动物肠道对锰的吸收。Mena^[33]指出,患有缺铁性贫血的病人对锰的吸收率达7%,相当于正常人的2倍。姜俊芳等^[34]研究表明,饲料中铁水平极显著影响肉鸡空肠锰含量,且随铁水平的增加而下降;饲料添加不同水平铁均极显著影响肉鸡前、后期锰的表观存留率,且随铁水平增加,锰的表观存留率下降,表明铁对锰的吸收有拮抗作用。Rodriguez-Matas等^[35]研究表明,大鼠缺铁时锰的吸收增加,铁和锰的交互作用主要表现在消化吸收水平上而不是代谢过程中。Stephanie等^[36]研究饲料中添加3种不同水平铁对断奶仔猪锰吸收的影响,结果表明,低铁组(未添加铁)十二指肠锰含量比铁充足组(100 mg/kg)和高铁组(500 mg/kg)高,且低铁组提高了十二指肠二价金属转运蛋白1(DMT1)和金属转载体(ZIP14)的表达,而高铁组则降低了DMT1和ZIP14的表达,推测其原因可能是由于饲料不同铁水平对DMT1和ZIP14表达的不同调控进而影响锰的吸收。已有研究^[37-39]表明,当细胞内铁缺乏时,十二指肠细胞膜上的DMT1 mRNA表达量和蛋白合成增加;在铁过量状态下,小肠细胞膜上的DMT1 mRNA表达量和蛋白合成下降。此外,铁离子可影响铁调节蛋白与位于DMT1 mRNA 3'端的铁结合元件的结合来调节DMT1 mRNA的稳定性^[40-41],进而影响锰的吸收转运。

3.3.2 铜、钴及其他微量元素对锰吸收的影响

谭芳^[42]研究表明,肝脏、毛中锰含量随饲料铜水平增加而显著增加,肾脏、肌肉、骨中锰含量随饲料铜水平增加有上升趋势,表明铜与锰的吸收可能具有协同作用。Woerpel等^[43]研究表明,饲料高镁(2 000~4 000 mg/kg)可降低锰在火鸡组织的贮存。Halpin等^[44]试验表明,含钴1 000 mg/kg的饲料(玉米-豆粕型)提高了鸡组织锰的贮存,分析其原因可能为钴通过竞争性结合可螯合锰的饲料因子(如纤维和植酸),从而促

进锰的摄入。

3.4 锰水平及添加形式对锰吸收的影响

微量元素在消化道内的吸收方式受其水平的影 响,水平低时,微量元素的吸收为主动的载体转运过程,水平高时,则以被动的扩散方式吸收。由于机体存在稳恒机制,动物对微量元素的吸收并非一直随其水平的升高线性升高,而是呈渐近线关系。本实验室前期研究低、高2种不同饲料锰水平对组织锰含量的影响,结果表明,组织锰含量均受到饲料锰水平的显著影响,且随饲料锰水平增加,组织锰沉积顺序为:骨灰>肝脏>肾脏>胰脏>心脏>脾脏>肌肉。当饲料中添加高水平锰时,肝脏、胰脏和骨灰锰含量随饲料锰水平呈直线上升;而在低水平锰时,除骨灰锰含量呈直线上升外,其余软组织的锰含量均近似二次曲线或渐近线变化^[45]。Wedekind等^[46]研究发现,饲料缺锰可导致肝脏、肾脏和整个体组织锰贮存速度比骨更快一些。火鸡饲料中添加锰盐(无机锰和有机锰),富积锰最多的部位是肝脏和肾脏,相当少的锰积累在心脏、胃和胸肌,且肝脏、肾脏对有机锰的富积比无机锰更好;随着饲料锰水平增加,机体锰贮存增加,但锰在体内的存留并不随饲料锰水平增加而有比例的增加^[47]。

除了锰水平外,锰的吸收利用也受其添加形式的影响。锰在饲料中的添加形式有2种:无机锰,如硫酸锰、氯化锰、氧化锰、碳酸锰等;有机锰,如甘氨酸锰、蛋氨酸锰、复合氨基酸锰及寡肽锰等。早期不同锰源吸收利用差异的研究多集中在无机锰之间。Hennig等^[48]使用同位素示踪法报道,肉仔鸡对氯化锰的生物学有效性高于硫酸锰和二氧化锰。本实验室前期以距骨灰锰含量和中脚趾骨灰锰含量为衡量指标,均发现试剂级硫酸锰生物学有效性依次高于一氧化锰和二氧化锰^[45,49]。近年来,随着有机锰的应用,其吸收率高的特点已引起人们广泛关注。Fly等^[50]、Henry等^[51]和朱玉琴等^[52]发现雏鸡对蛋氨酸锰的利用率显著高于无机锰。Halpin等^[26]发现雏鸡对锰蛋白盐的利用率高于硫酸锰。Garcia-Aranda等^[18]研究低分子质量配体组氨酸和柠檬酸对锰吸收的影响,结果表明,当配体与锰的比例为2:1时,锰的吸收是无配体存在时的3倍。向鸡饲料中添加乙二胺四乙酸(EDTA),提高了锰、锌和铜的利用率,降低了其需要量^[53]。本实验室关于不同形态锰在肉

仔鸡上吸收利用的系列研究^[31-32,54-55]表明,有机锰络合强度与其相对生物学利用率密切相关,表现出中等络合强度 > 强络合强度 > 弱络合强度有机锰,且弱络合强度有机锰对肉仔鸡的相对生物学利用率与无机硫酸锰接近。关于有机锰在肉鸡肠道的吸收研究较少。本实验室系列研究^[8-10,19-20,24]还发现,有机锰的吸收与其络合强度有密切相关性,表现为强络合强度 > 中等络合强度 > 弱络合强度有机锰,且上述 3 种有机锰的吸收均高于无机硫酸锰。

3.5 动物年龄、锰营养状况对锰吸收的影响

动物对锰的吸收也受其年龄的影响,有研究表明,幼鼠能吸收 20% 的锰,而成年大鼠对锰的吸收率仅为 3% ~ 4%^[56]。动物的锰营养状况会影响体内锰的存留。静脉注射的锰经 2 种途径即“慢途径”和“快途径”进行排泄。其中经“慢途径”排出的锰占注射剂量的 70%,其在体内的半衰期为 39 d,经“快途径”排出的锰量较少,在体内的半衰期为 4 d。机体长期缺乏锰,则经“慢途径”排出的锰提高到 84%,且生物半衰期也上升至 90 d^[11]。

4 锰吸收的分子机制

关于锰吸收的分子机制,已有研究发现,DMT1 是位于肠道黏膜细胞顶膜上转运二价锰离子的唯一载体蛋白,在哺乳动物各组织中广泛表达,尤其在十二指肠和肾脏的表达最高^[37,57]。DMT1 在小肠上皮细胞主要定位在肠细胞绒毛膜刷状缘上^[57],从胃部排出的可溶性二价锰,通过 DMT1 才能跨越小肠绒毛顶膜进入细胞内部^[58-60]。Trinder 等^[59]的研究进一步发现,DMT1 不仅在细胞膜上表达,在绒毛顶端胞浆中也有分布,提示 DMT1 可能在这些位点之间循环转运。DMT1 (*G185R*) 突变的大鼠,机体缺乏吸收和转运锰的能力^[61]。Conrad 等^[62]向 DMT1 突变的细胞中注入重新构建的 DMT1 基因,细胞对二价锰离子的吸收增加。细胞水平的研究还发现,DMT1 对锰和铁的吸收具有时间、浓度依赖性,二者最大吸收所需 pH 为 6.0;锰离子和铁离子在吸收时可互相抑制,抑制常数为 1 $\mu\text{mol/L}$ ^[63]。DMT1 mRNA 的表达受铁离子水平的影响,铁离子水平高时,DMT1 mRNA 的表达下降,反之,DMT1 mRNA 的表达升高^[64]。本实验室 Bai 等^[20,24,65]成功对肉

鸡小肠 DMT1 进行了克隆,并研究了不同形态锰在肉鸡小肠中的吸收机制,结果表明,DMT1 mRNA 主要在肉仔鸡十二指肠和空肠尤其是十二指肠中表达,在回肠中的表达量很低,这与其研究发现的锰在肉仔鸡十二指肠和空肠中主要是以饱和载体转运方式吸收、在回肠中主要是以非饱和扩散方式吸收的结果相一致;而锰在肉仔鸡回肠中通过非饱和和扩散方式的吸收高于十二指肠和空肠中以饱和载体转运方式的吸收。

此外,最新研究发现,膜铁转运蛋白(FPN1)可能是哺乳动物肠上皮细胞基底膜上将锰由细胞内转出进入血液循环系统的跨膜转运蛋白。FPN1 主要分布于需要平衡铁、锰代谢的组织,包括成熟的内质网系统、十二指肠、肝脏、胎盘及中枢神经系统^[66-67]。FPN1 为单向转运蛋白,最适转运 pH 为 7.4^[68]。细胞内锰水平提高可上调 FPN1 的表达^[69],进而促进胞内锰进入血液。FPN1 过度表达可减少细胞内锰积累,从而降低可能由锰引起的细胞毒性^[70]。在十二指肠中,FPN1 主要分布在肠上皮细胞的基底膜,与 DMT1 协同完成铁和锰的跨膜转运^[71]。但目前国内外文献中尚未见到 FPN1 是否也在肉鸡等家禽小肠上皮细胞表达并参与肠道锰转运,以及不同形态锰间是否存在差异的研究报道。

5 小结

锰作为一种必需的微量元素具有重要的生物学功能。有效促进鸡等家禽对锰的吸收利用,减少锰的排出,对于发展健康、环保、高效的养禽业意义重大。影响锰吸收利用的因素很多,但锰与其他影响因素的相互关系及其作用机理尚待进一步研究。适宜络合强度的有机锰在作用效果上优于无机锰,但造成二者之间吸收利用差异的机理尚不清楚。因此,关于不同形态锰在家禽等动物体内吸收和转运的机理尚需进一步研究。同时,应进一步在细胞和分子水平上深入揭示锰在家禽等动物体内的营养代谢机理,更准确、更科学地评价家禽等动物的锰营养状况并满足其锰营养需要,促进家禽等动物的健康和生产。

参考文献:

- [1] WILGUS H S, NORRIS L A C, HEUSER G F. The effect of various calcium and phosphorus salts on the

- severity of perosis [J]. Poultry Science, 1937, 16: 232 - 237.
- [2] LEACH R M, ANNA-MARIE M. Studies on the role of manganese in bone formation; 1. Effect upon the mucopolysaccharide content of chick bone [J]. The Journal of Nutrition, 1962, 78: 51 - 56.
- [3] STOCK R H, LATSHAW J D. The effect of manganese, biotin, and choline on hexosamine and hydroxyproline content as related to leg weakness [J]. Poultry Science, 1981, 60: 1011 - 1016.
- [4] LONGSTAFF M, HILL R. The influence of manganese in association with other dietary components on certain shell characteristics [J]. British Poultry Science, 1971, 12: 169 - 178.
- [5] 罗绪刚, 苏琪, 黄俊纯, 等. 实用饲料锰缺乏对肉用仔鸡骨骼发育的影响 [J]. 动物营养学报, 1992, 4 (1): 7 - 11.
- [6] 罗绪刚, 苏琪, 黄俊纯, 等. 饲料中锰 (Mn) 的缺乏与过量对肉仔鸡性能的长期影响 [J]. 中国畜牧杂志, 1992, 28(1): 11 - 13.
- [7] 罗绪刚, 苏琪, 黄俊纯, 等. 肉仔鸡实用饲料中锰适宜水平的研究 [J]. 畜牧兽医学报, 1991, 22 (4): 313 - 317.
- [8] 计峰. 用体外法和体内法研究有机锰在肉仔鸡小肠中的吸收特点 [D]. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2003: 37, 58.
- [9] JI F, LUO X G, LU L, et al. Effects of manganese source and calcium on manganese uptake by *in vitro* everted gut sacs of broiler's intestinal segments [J]. Poultry Science, 2006, 85: 1217 - 1225.
- [10] JI F, LUO X G, LU L, et al. Effects of manganese source on manganese absorption by the intestine of broilers [J]. Poultry Science, 2006, 85: 1947 - 1952.
- [11] 王夔. 生命科学中的微量元素 [M]. 2 版. 北京: 中国计量出版社, 1996: 515 - 566.
- [12] AISEN P, AASA R, REDFIELD A G. The chromium, manganese, and cobalt complexes of transferrin [J]. The Journal of Biological Chemistry, 1969, 244: 4628 - 4633.
- [13] ASCHNER J L, ASCHNER M. Nutritional aspects of manganese homeostasis [J]. Molecular Aspects of Medicine, 2005, 26: 353 - 362.
- [14] KEEN C L, LONNERDAL B, HURLEY L S. Manganese [M]//FRIEDEN E. Biochemistry of the essential ultratrace elements. New York: Plenum Publishing Co., 1984: 89 - 132.
- [15] SCHRAMM V L, BRANDT M. The manganese economy of rat hepatocytes [J]. Federation Proceedings, 1986, 45(12): 2817 - 2820.
- [16] MALECKI E A, RADZANOWSKI G M, RADZANOWSKI T J, et al. Biliary manganese excretion in conscious rats is affected by acute and chronic manganese intake but not by dietary fat [J]. The Journal of Nutrition, 1996, 126: 489 - 498.
- [17] BELL J G, KEEN C L, LONNERDAL B. Higher retention of manganese in suckling than in adult rats is not due to maturational differences in manganese uptake by rat small intestine [J]. Journal of Toxicology and Environmental Health, 1989, 26: 387 - 398.
- [18] GARCIA-ARANDA J A, WAPNIP R A, LIFSHITZ F. *In vivo* intestinal absorption of manganese in the rat [J]. The Journal of Nutrition, 1983, 113: 2601 - 2607.
- [19] 白世平. 不同形态锰在肉仔鸡小肠中的吸收机理研究 [D]. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2008: 49 - 52.
- [20] BAI S P, LU L, LUO X G, et al. Kinetics of manganese absorption in ligated small intestinal segments of broilers [J]. Poultry Science, 2008, 87 (12): 2596 - 2604.
- [21] FINLEY J W, MONROE P. Mn absorption; the use of Caco-2 cells as a model of the intestinal epithelia [J]. Nutritional Biochemistry, 1997, 8: 92 - 101.
- [22] LEBLONDEL G, ALLAIN P. Manganese transport by Caco-2 cells [J]. Biological Trace Element Research, 1999, 67: 13 - 28.
- [23] ASHMEAD D. The roles of amino acid chelates in animal nutrition [M]. New York: American Academic Press, 1993.
- [24] BAI S P, LU L, WANG R L, et al. Manganese source affects manganese transport and gene expression of divalent metal transporter 1 in the small intestine of broilers [J]. British Journal of Nutrition, 2012, 108: 267 - 276.
- [25] 李杰, 王安, 单安山. 麦麸水平对蛋鸡生长及组织器官锌、铁、锰及铜沉积率的影响 [J]. 中国畜牧杂志, 1992, 28(2): 3 - 6.
- [26] HALPIN K M, BAKER D H. Mechanism of the tissue manganese-lowering effect of corn, soybean meal, fish meal, wheat bran and rice bran [J]. Poultry Science, 1987, 66: 332 - 340.
- [27] BANDEMERS S L, DAVIDSON J A, SCHAIHIE P J, et al. Availability of manganese in natural and precipitated manganese carbonate [J]. Poultry Science, 1940,

- 19:116-117.
- [28] 张日俊, 朱玉琴, 周毓平, 等. 肉雏鸡日粮中不同钙、磷、锌水平的组合效应的研究[J]. 中国畜牧杂志, 1997, 33(6): 3-6.
- [29] SMITH O B, KABAHA E. Effect of high dietary calcium and wide calcium-phosphorus ratio in broiler chicks[J]. Poultry Science, 1985, 64: 1713-1720.
- [30] WEDEKIND K J, HORTIN A E, BAKER D H. Bioavailability of Zn in a zinc methionine chelate[J]. Journal of Animal Science, 1990, 68: 394. (Abstr.)
- [31] 李素芬. 有机锰源的化学特性及其对肉仔鸡的相对生物学利用率研究[D]. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 2002: 69-78.
- [32] LI S F, LUO X G, LU L, et al. Bioavailability of organic manganese sources in broilers fed high dietary calcium[J]. Animal Feed Science and Technology, 2005, 123/124: 703-715.
- [33] MENA I. Manganese [M]//BRONNER F, COBURN J W. Disorders on mineral metabolism. New York: NY Academic Press, 1981: 233-270.
- [34] 姜俊芳, 张春善, 贾春燕. 铁与维生素 A 及互作效应对肉仔鸡的生产性能、铁、铜、锰、锌表现存留率的影响[J]. 动物营养学报, 2003, 15(1): 31-37.
- [35] RODRIGUES-MATAS M, LISPONA F, GOMEZ-AYALA A, et al. Influence of nutritional iron deficiency development on some aspects of iron, copper and zinc metabolism[J]. Laboratory Animals, 1998, 32: 298-306.
- [36] STEPHANIE L H, NARES T, LIU H C, et al. Iron transporters are differentially regulated by dietary iron, and modifications are associated with changes in manganese metabolism in young pigs[J]. The Journal of Nutrition, 2009, 139: 1474-1479.
- [37] GUNSHIN H, MACKENZIE B, BERGER U V, et al. Cloning and characterization of a mammalian proton-coupled metal-ion transporter[J]. Nature, 1997, 388: 482-488.
- [38] HAN O, FLEET J C, WOOD R J. Reciprocal regulation of *HFE* and *NRAMP2* gene expression by iron in human intestinal cells[J]. The Journal of Nutrition, 1999, 129: 98-104.
- [39] HANSEN S L, ASHWELL M S, MOESER A J, et al. High dietary iron reduces transporters involved in iron and manganese metabolism and increases intestinal permeability in calves[J]. Journal of Dairy Science, 2010, 93: 656-665.
- [40] GUNSHIN H, ALLERSON C R, POLYCARPOU-SCHWARZ M A, et al. Iron-dependent regulation of the divalent metal ion transporter[J]. FEBS Letters, 2001, 509: 309-316.
- [41] GARRICK M D, SINGLETON S T, VARGAS F, et al. DMT1: which metals does it transport[J]. Biological Research, 2006, 39: 79-85.
- [42] 谭芳. 日粮铜水平对肉仔鸡组织中矿物元素含量的影响[J]. 兽医大学学报, 1990, 10(1): 67-71.
- [43] WOERPEL H R, BALLON S L. Effect of iron and magnesium on manganese metabolism[J]. Poultry Science, 1964, 43: 1134-1142.
- [44] HALPIN K M, BAKER D H. Manganese utilization in the chick: effect of corn, soybean meal, fish meal, wheat bran and rice bran on tissue uptake of manganese[J]. Poultry Science, 1986, 65: 995-1003.
- [45] 罗绪刚. 肉用仔鸡实用饲料中锰(Mn)的适宜水平及其生物学有效率的研究[D]. 博士学位论文. 北京: 中国农业科学院, 1989: 34, 63.
- [46] WEDEKIND K J, BAKER D H. Zinc bioavailability in feed-grade sources of zinc[J]. Journal of Animal Science, 1991, 68: 684-690.
- [47] 王夔. 生命科学中的微量元素[M]. 北京: 中国计量出版社, 1992: 382-411.
- [48] HENNIG A, ANKE M, JEROCH H, et al. Utilization of manganese from different compounds and its distribution in the body of the chicken[J]. Archives of Animal Nutrition, 1967, 48: 75618. (Abstr.)
- [49] 罗绪刚. 肉仔鸡对不同形式无机锰源生物学有效率的研究[C]//首届全国青年畜牧科技工作者学术研讨会优秀论文集. 北京: 中国农业科技出版社, 1994: 92-97.
- [50] FLY A D, IZQUIERDO O A, LOWRY K L, et al. Manganese bioavailability in a manganese-methionine chelate[J]. Nutrition Research, 1989, 9: 901-910.
- [51] HENRY P R, AMMERMAN C B, MILES R D. Relative bioavailability of manganese in a manganese-methionine complex for broiler chicks[J]. Poultry Science, 1989, 68: 107-112.
- [52] 朱玉琴, 索爱萍. 0~4 周龄肉仔鸡对不同锰源的需要量[J]. 畜牧兽医学报, 1998, 29(2): 121-127.
- [53] DAVIS P N, NORRIS L C, KRATZER F H. Interference of soybean proteins with the utilization of trace minerals[J]. The Journal of Nutrition, 1962, 77: 217.
- [54] LI S, LUO X, LIU B, et al. Chemical characteristics and relative bioavailability of supplemental organic manganese sources for broilers[J]. Journal of Animal Science, 2004, 82: 2352-2363.

- [55] LI S F, LU L, HAO S F, et al. Dietary manganese modulates expression of the manganese-containing superoxide dismutase gene in chickens [J]. *The Journal of Nutrition*, 2011, 141: 189–194.
- [56] MERTZ W. 人和动物的微量元素营养 [M]. 朱莲珍, 译. 青岛: 青岛出版社, 1994: 161–165.
- [57] GARRICK M D, DOLAN K G, HORBINSKI C, et al. DMT1: a mammalian transporter for multiple metals [J]. *Biometals*, 2003, 16: 41–54.
- [58] CANONNE-HERGAUX F, GRUENHEID S, PONKA P, et al. Cellular and subcellular localization of the Nramp2 iron transporter in the intestinal brush border and regulation by dietary iron [J]. *Blood*, 1999, 93: 4406–4417.
- [59] TRINDER D, OATES P S, THOMAS C, et al. Localization of divalent metal transporter 1 (DMT1) to the microvillus membrane of rat duodenal enterocytes in iron deficiency, but to hepatocytes in iron overload [J]. *Gut*, 2000, 46: 270–276.
- [60] KNOPFEL M, SMITH C, SOLIZ M. ATP-driven copper transport across the intestinal brush border membrane [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2005, 330: 645–652.
- [61] CHUA A C, MORGAN E H. Manganese metabolism is impaired in the Belgrade laboratory rat [J]. *Journal of Comparative Physiology*, 1997, 167: 361–369.
- [62] CONRAD M E, UMBREIT J N, MOORE E G, et al. Separate pathways for cellular uptake of ferric and ferrous iron [J]. *American Journal of Physiology: Gastrointestinal and Liver Physiology*, 2000, 279: 767–774.
- [63] GARRICK M D, DOLAN K G. An expression system for a transporter of iron and other metals [J]. *Methods in Molecular Biology*, 2002, 196: 147–154.
- [64] MARTINI L A, TCHACK L, WOOD R J. Iron treatment downregulates *DMT1* and *IREG1* mRNA expression in Caco-2 cells [J]. *The Journal of Nutrition*, 2002, 132: 693–696.
- [65] BAI S P, LU L, LUO X G, et al. Cloning, sequencing, characterization, and expressions of divalent metal transporter one in the small intestine of broilers [J]. *Poultry Science*, 2008, 87(4): 768–776.
- [66] ABOUD S, HAILE D J. A novel mammalian iron-regulated protein involved in intracellular iron metabolism [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2000, 275: 19906–19912.
- [67] ZHANG A S, XIONG S, TSUKAMOTO H, et al. Localization of iron metabolism related mRNAs in the rat liver indicate that HFE is expressed predominantly in hepatocytes [J]. *Blood*, 2004, 103: 1509–1514.
- [68] MCKIE A T, MARCIANI P, ROLFS A, et al. A novel duodenal iron-regulated transporter, *IREG1*, implicated in the basolateral transfer of iron to the circulation [J]. *Molecular Cell*, 2000, 5: 299–309.
- [69] TROADEC M B, WARD D M, LO E, et al. Induction of *FPN1* transcription by MTF-1 reveals a role for ferroportin in transition metal efflux [J]. *Blood*, 2010, 116: 4657–4664.
- [70] YIN Z, JIANG H, LEE E Y, et al. Ferroportin is a manganese-responsive protein that decreases manganese cytotoxicity and accumulation [J]. *Neurochemistry*, 2010, 112: 1190–1198.
- [71] MADEJCZYK M S, BALLATORI N. The iron transporter ferroportin can also function as a manganese exporter [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2012, 1818(3): 651–657.

Characteristics, Affecting Factors and Molecular Mechanisms of Manganese Absorption in Chicken Intestine

LI Xiaoli^{1,2} LV Lin¹ XIE Jingjing¹ ZHANG Liyang¹ LUO Xugang^{1*}

(1. Institute of Animal Science, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100093, China; 2. College of Animal Science and Technology, Henan University of Science & Technology, Luoyang 471003, China)

Abstract: Manganese (Mn) is one of the essential trace elements required by animals and birds, but the absorption and utilization of manganese in chickens and other poultry are very low (1% to 3%). This review summarized the absorption characteristics and types of manganese in the chicken intestine and possible molecular mechanisms. Furthermore, factors that affect the absorption of manganese were also discussed, which would provide theoretical basis for further researches on the promotion of manganese absorption in chicken and other animals. [*Chinese Journal of Animal Nutrition*, 2013, 25(3):486-493]

Key words: poultry; manganese; absorption; affecting factors; mechanism