动物营养学报 2020,32(7):2989-2996
Chinese Journal of Animal Nutrition

doi:10.3969/j.issn.1006-267x.2020.07.007

肉鸡肠道微生物及其调控

李淑珍　常文环*　刘国华　蔡辉益
(中国农业科学院饲料研究所,农业部生物饲料重点实验室,生物饲料开发国家工程研究中心,北京 100081)

摘　要: 近年来,肉鸡肠道微生物已被广泛研究,它对宿主的健康和生产性能等方面发挥了重要的作用,尤其是在免疫防御以及营养生理中产生积极影响。随着促生长类抗生素的禁止使用,通过调控肠道微生物菌群改善肉鸡的生长与免疫成为解决抗生素替代问题的有效途径。本文从肉鸡肠道微生物的组成、分布、功能、影响因素及调控技术方面进行了综述。

关键词: 肉鸡;肠道微生物;营养交换;免疫防御;粪菌移植
中图分类号:S831　　**文献标识码:**A　　**文章编号:**1006-267X(2020)07-2989-08

肠道微生物是定植在宿主肠道内的微生物总称,它们与宿主形成了相对稳定的共生体,肠道菌群通过影响肠绒毛和隐窝形态、饲料消化和营养吸收、免疫系统的发展等稳定宿主的健康生长。在鸡的肠道中,除胚胎晚期可能在盲肠定植少量细菌,其他肠道菌群在孵化后经过生态演替这一过程迅速定植了主要由厌氧菌组成的微生物组,并达到了动态稳定的状态。肠道疾病是养殖业中最易发生的疾病类型,应激以及抵抗力差极易造成死亡,一直以来依赖于抗生素调控肉鸡的肠道微生物,由于饲用抗生素带来的药物残留、抗药性、耐药性等问题,而逐渐被世界各国停止使用。目前,对于肉鸡肠道微生物的研究多集中在利用饲料添加剂促进有益菌的繁殖、抑制有害菌的生长,通过变性梯度凝胶电泳(DGGE)-PCR、高通量测序等技术分析肉鸡肠道菌群的组成,研究微生物与宿主以及微生物之间的相互作用和菌群之间的平衡以及定植规律,利用营养调控技术及粪菌移植(FMT)手段维持微生态平衡、改善肉鸡肠道健康、提高肉鸡生长性能和经济效益。

1　肉鸡肠道微生物的概念、组成及分布

1.1　概念

肠道微生物是指附着或游离在肠道内的微小生物群体,主要由细菌、古菌、真菌、病毒等组成,分为正常菌群和条件致病菌两大类,各自发挥不同的作用,从而对家禽的健康产生有利或有害的影响。

1.2　组成及分布

肉鸡肠道分为小肠和大肠,其中小肠包括十二指肠、空肠和回肠,大肠包括盲肠和直肠,小肠在营养吸收中起主要作用,而盲肠主要参与发酵。肉鸡肠道微生物的组成主要采用培养的方法进行研究,近年来,多采用 16S rRNA 基因靶向分析。最近有研究使用反向基因组学的方法培养出先前无法培养的细菌,通过基因组测序,检测到肉鸡肠道内稳定定植的微生物群落共有 15 个菌门和 288 个菌属,在菌门水平上主要有厚壁菌门、拟杆菌门、变形菌门、放线菌门和酸杆菌门,在菌属水平上主要有乳杆菌属、肠球菌属、拟杆菌属和棒状杆菌属[1]。

肉鸡小肠中由于腺体分泌物较多,其微生物密度波动较大,小肠各部位菌群基本相似,主要由

收稿日期:2019-12-24
基金项目:国家重点研发计划课题(2017YFD0601001);国家肉鸡产业技术体系(CARS-41);中国农业科学院科技创新工程(ASTIP)
作者简介:李淑珍(1995—),女,河南周口人,硕士研究生,动物营养与饲料科学专业。E-mail: 1720961942@qq.com
*__通信作者:__常文环,研究员,博士生导师,E-mail: changwenhuan@caas.cn

乳酸菌、大肠杆菌、肠球菌、梭状芽孢杆菌组成,其中乳杆菌是最主要的属,小肠中微生物数量较低有利于营养物质的消化吸收,减少了与宿主的竞争[2]。十二指肠主要寄生有除乳酸菌外的链球菌、大肠杆菌等兼性厌氧菌群,主要作用为消化营养物质[3]。空肠中除乳酸杆菌外主要定植有弯曲杆菌和幽门螺杆菌,弯曲杆菌是“人畜共患病”的食源性病原菌之一,为空肠中的主要研究对象[4]。回肠是吸收营养物质的主要部位,以兼性和微嗜氧性细菌为主,其中乳酸杆菌科最为丰富,其次是梭菌科的梭状芽孢杆菌,拟杆菌科的产碱杆菌、弯曲杆菌和大肠杆菌以及链球菌科的盲肠肠球菌和粪便肠球菌[5]。

肉鸡大肠的功能与小肠截然不同,其菌群种类有较大的差别。盲肠有 2 个盲袋,是多种微生物的理想栖息地,因而微生物丰富度最高,盲袋开阔了大肠,在每个盲肠的入口处,丰富的绒毛将粗颗粒物筛出,饲料颗粒穿过上肠的时间只有 2.5 h,而在盲肠中停留 12~20 h,延长了消化和吸收营养的时间[6]。在 7~14 日龄,盲肠菌群是回肠菌群的一个子集,随着肠道菌群趋于稳定状态,盲肠菌群主要由厌氧菌组成,而兼性细菌的数量较少,数量最为丰富的菌群为梭菌科,其次是放线菌科和乳杆菌科[7],包括肠球菌、乳球菌、链球菌和阴道球菌,而且盲肠微生物种类直接影响粪便中的菌群。结肠是家禽消化道末端,没有哺乳动物结肠发达,其中乳杆菌属数量最多,肠球菌属数量次之。

2　肉鸡肠道微生物的作用

2.1　营养交换

消化系统的共生细菌对家禽营养物质的消化吸收有直接和间接作用。肠道微生物产物包括短链脂肪酸(SCFA)、胺、氨基酸、维生素和酶等[8]。大多数肠道微生物产生的酶能将多糖分解为单糖,并发酵产生 SCFA 如乙酸盐、丙酸盐、丁酸盐,从而被肠道上皮细胞尤其是盲肠上皮吸收。肠道细菌主要以蛋白质、氨基酸和氨 3 种氮源形式代谢,盲肠细菌可以将尿酸分解为氨,氨可以被宿主吸收并用于合成一些氨基酸,例如谷氨酰胺,可以说细菌本身是家禽氨基酸的来源[9]。深入研究家禽肠道微生物并将微生物学与营养学结合起来,以便优化家禽肠道微生物组成,以提高 SCFA 的产量,减少氮损失或优化脂肪酸分布,甚至减少疾病的发生,从而提高经济效益[10]。

2.2　免疫防御

肠道不仅是消化器官,也是体内最大的免疫器官,鸡的免疫系统包括先天免疫反应和后天免疫反应,微生物区系对这 2 种免疫反应的调控和激活起着重要的调节作用。鸡肠道免疫系统由肠黏膜、上皮细胞、共生微生物及免疫细胞组成,而微生物是启动免疫的重要因子,肠道微生物与宿主的互作建立机体的适应性免疫系统,并且体液免疫和细胞免疫都受肠道微生物的影响[11]。肠道菌群可以产生大量 SCFA,可降低肠道 pH,从而杀死部分肠道菌。肠道微生物群参与调节肠道黏膜层的建立以及调节肠上皮细胞抗菌肽的产生,这些抗菌肽能调节细胞因子和黏蛋白的表达,增强宿主的免疫应答反应,并可恢复由大肠杆菌扰乱的微生物平衡,从而改善肉鸡的生长性能[12]。除了指导细胞因子和趋化因子的产生并影响肠道 T 细胞库外,肠道菌群还可以调节 B 细胞反应以及免疫球蛋白 A(IgA)和免疫球蛋白 G(IgG)浓度,即肠道微生物参与宿主免疫系统的形成以及有效维持免疫防御作用。

2.3　致病性

胃肠道微生物会对宿主产生负面影响,例如过度刺激免疫系统、酶消化肠道黏液、分解胆汁或产生有害的氨基酸分解代谢产物。肉鸡的肠道有害菌包括空肠弯曲杆菌、肠炎沙门氏菌、大肠杆菌和产气荚膜梭状芽孢杆菌等[13],产气荚膜梭菌被认为是引起坏死性肠炎的禽类病原体,从患病肉鸡肠道分离出的产气荚膜梭菌对庆大霉素、链霉素等具有强耐药性[14]。大肠杆菌也被认为是对人有潜在致病性的人畜共患细菌,在健康鸡的整个生命周期中发现的数量都很少,但是只有某些菌株具有特定的毒力因子,可能导致鸡疾病,这些菌株被称为禽致病性大肠杆菌。

3　肉鸡肠道微生物的影响因素

3.1　宿主遗传

宿主相关的因素对肉鸡肠道微生物区系的建立有重要的影响作用。不同品系肉鸡的肠道微生物区系也有所差异,宿主的基因型会影响微生物的组成[15],通过比较瘦肉型和脂肪型肉鸡的肠道优势菌群,发现厚壁菌门和拟杆菌门之间的数量差异明显,可能是与脂质类饲料的消化吸收有

关[16];通过长期对体重的选择探究宿主基因对肠道微生物组成和数量的影响,发现宿主遗传背景与肉鸡肠道微生物的组成和丰富度有显著的遗传相关性,具有中等遗传力[17]。

3.2 宿主日龄

肉鸡肠道微生物的组成随着宿主的日龄变化而有所差异。不同日龄的肉鸡肠道微生物种类有所差异,回肠段差异最显著,随着日龄的增加,肠道微生物区系趋于稳定[18]。利用 16S rRNA 技术检测 4、14、25 日龄肉鸡的小肠和盲肠微生物区系,在 4 日龄时,乳酸菌属是主要的菌群,随着日龄的增加,盲肠中乳酸菌数量逐渐增多,并且小肠中大肠杆菌和沙门氏菌数量也增多[19];肉鸡肠道微生物在 15~22 日龄逐渐趋于成熟,唾液乳杆菌属和梭菌属数量分别增加了 19%和 7%,这些菌群的变化都与宿主的生长或疾病的发生有关[20]。研究发现,肉鸡肠道的变形菌门数量由 3 日龄的 54.7%降至 14 日龄的 4.2%,3 日龄之后放线菌数量逐渐增多,14 日龄时梭状芽孢杆菌和乳杆菌科数量最高,弯曲杆菌数量在 29 日龄达最高,拟杆菌门数量在后期最高,而肠杆菌科数量逐渐减少至 10%[21]。

3.3 环境因素

外界环境因素的变化对肉鸡肠道菌群影响也较大。散养鸡肠道菌群多样性比笼养鸡丰富[22],说明自然环境可影响肠道菌群的组成;家禽对环境温度的变化敏感,高温时乳杆菌属的数量增多,嗜啶杆菌和拟杆菌门等菌的数量在低温下增加,并与脂肪酸沉积呈负相关[23]。应用 β 多样性分析和分类分析,发现热应激增加厌氧菌、乳酸杆菌属、厚壁菌门和蛋白菌的数量,而减少拟杆菌属、蓝细菌、肠杆菌属等的数量[24]。鸡有啄食垫料的习性,雏鸡肠道定植抗性低,因此垫料中微生物群落结构也会影响肠道微生物的构成,新旧垫料上的菌群在属水平上有所差异,重复使用垫料可促进雏鸡肠道肠球菌的定植,增加耐盐或嗜碱细菌和产丁酸盐的肠道细菌的数量[25]。

3.4 抗生素

抗生素通过杀菌预防疾病和调整肠道微生物结构促进畜禽的生长,但会降低微生物群落多样性。抗生素阿维霉素的使用降低了肉鸡肠道微生物多样性,阻碍了魏斯氏菌、屎肠球菌、嗜酸片球菌的附着[26];环丙沙星和链霉菌素灌胃后,两者对肠道微生物的干扰相似,由于拟杆菌门菌群数量减少而导致 α 多样性减少,停用后多样性又恢复,但是停用环丙沙星后菌群恢复不佳,可能部分菌群被完全灭绝,并且菌群的恢复受饲粮和环境等的影响[27]。研究发现,大肠杆菌产生的抗生素耐药性使得头孢类抗生素对肉鸡肠道大肠杆菌的抑制作用不显著,但却显著降低了直肠乳杆菌的数量[28];研究发现,肉鸡盲肠大肠杆菌的抗生素抗性基因传递给了噬菌体,在产品和粪便中均检测到该基因[29],并且肉鸡噬菌体抗生素耐药基因的发生率高于蛋鸡[30],因此噬菌体在传播耐药性方面的问题也不容忽视。对比饲粮添加益生菌和抗生素的作用效果,在益生菌组的肉鸡肠道中,嗜酸乳杆菌、干酪乳杆菌等 9 种乳杆菌的丰富度明显增加,且宿主的血清 IgG 和 IgA 浓度升高,而抗生素组乳杆菌属的丰富减少,宿主免疫水平降低,并且发现抗生素组的肠道微生物成熟时间为第 40 天,而益生菌组在第 15 天就达到稳定状态,得出抗生素延迟了菌群的成熟[31]。

4 肉鸡肠道微生物的调控技术

4.1 益生菌

益生菌是一类活的微生物,可通过增强有益菌的定植,改善肠道微生物平衡而有益地影响宿主健康,包括乳酸杆菌、链球菌、芽孢杆菌、双歧杆菌、肠球菌等,对肉鸡的生长性能发挥有益作用[32]。通过促进黏蛋白聚合物的分泌来阻碍大肠杆菌等病原菌的入侵,从而增强肠上皮屏障功能,例如双歧杆菌和乳杆菌等可降低大肠杆菌及沙门氏菌的强黏附能力[33];益生菌通过产乙酸和乳酸等降低肠道 pH,不利于致病菌的生存;饲喂添加枯草芽孢杆菌的肉鸡,盲肠内厚壁菌门的丰富度增加而拟杆菌门的丰富度减少,抑制有害菌如副拟杆菌的增殖,并且改善了肠道菌群的相互作用和宿主的生长性能[34];饲粮中补充解淀粉芽孢杆菌替代抗生素生长促进剂可以降低回肠产气荚膜菌的数量,增加饲料转化率和肉鸡胸肉产量,有益于肉鸡的生长性能的提高[35];饲粮中添加乳酸菌和菊糖增加了肠道乳酸杆菌和双歧杆菌的数量,并降低了回肠和盲肠大肠杆菌的定植,同时提高了血清 IgG 和 IgA 浓度[36]。

4.2 益生元

益生元为在消化系统中刺激有益微生物活性

的增加以改善宿主健康的成分,多为碳水化合物(如寡糖)。与益生菌相比,益生元生产更便宜,宿主中不良副作用的风险更低,生产过程和给药更易于管理,在调节肠道微生物菌群结构方面有显著作用。肉鸡饲粮中使用益生菌和益生元等可以减少鸡群肠道中的沙门氏菌等有害微生物,改善鸡群的免疫状况,从而减少抗生素的使用[37]。饲粮中补充不可消化的低聚半乳糖,促进了双歧杆菌在胃肠道中的定植,从而促进了肉鸡的肠道健康;饲粮中添加益生元也可降低弯曲杆菌在盲肠的定植[38];有研究显示,饲喂添加了0.2%~0.4%甘露寡糖饲粮的肉鸡,减少了产气荚膜梭菌和大肠杆菌的数量,乳酸菌的数量和细菌总数增加,肉鸡体重增加,饲料转化率得到了改善[39],甘露寡糖可以抑制有害微生物在肠道的定植,降低由艾美球虫等引起的肠道疾病的发生[40]。

4.3 酶制剂

酶制剂主要包括木聚糖酶、葡聚糖酶、甘露聚糖酶等,通过促进营养物质的消化吸收,减少细菌生长的底物来调控肠道菌群。饲粮中添加复合酶制剂,肠道中乳酸杆菌、双歧杆菌和厌氧菌数量均增加,大肠杆菌和需氧菌数量有所减少,总体改善了肠道微生物环境[41]。肉鸡饲粮中添加酶制剂可增加肠道总乳酸菌的数量,降低产气荚膜杆菌的增殖,减少肉鸡垫料和盲肠中的沙门氏菌的数量,从而减少人类对食源性沙门氏菌的感染,降低疾病的发生率[38-39],;饲粮中添加β-甘露聚糖酶增加了乳杆菌属、瘤胃球菌和艾克曼菌等有益菌的数量,减少了拟杆菌属的数量,从而促进了肉鸡肠道健康[42]。

4.4 植物提取物

与合成抗生素或无机化学品相比,植物来源的产品是天然的,毒性比抗生素低,并且通常无残留,作为抗生素的替代品有极大的研究潜力。植物提取物中具有药理活性的化合物含量高,通过保护肠黏膜免受病原菌定植,提高肠道免疫功能来增强肠道活力。植物提取物可分为4类:中草药、植物香料、精油(EOs)、油脂树脂[43]。在植物提取物中,精油因其具有较强的抗菌特性而受到广泛关注,饲粮中添加肉桂精油降低了盲肠大肠杆菌和梭状芽孢杆菌的数量,增加了小肠绒毛高度和血清抗氧化能力[44];百里酚和香芹酚混合饲喂,可降低由坏死性肠炎引起的肉鸡死亡率,通过增加卷曲乳杆菌和敏捷乳杆菌的数量,降低唾液乳杆菌和约氏乳杆菌的数量来恢复回肠微生物丰富度,从而发现精油可以解决坏死性肠炎问题[45]。酚含量较高的中草药添加剂,不仅能提高鸡肉的抗氧化活性,也能够使肠道环境向有利于乳酸菌生长的环境转变,从而促进有益菌的定植,并抑制了病原菌如沙门氏菌的繁殖,同时改善肠道形态,促进了营养物质的吸收[46]。

4.5 饲粮调控

当饲粮的组成及营养水平发生变化时,肉鸡的肠道菌群也会发生改变。饲粮纤维可作为微生物发酵底物,直接影响微生物结构,饲粮添加木质素通过发酵改变了主要SCFA的比例,从而影响了菌群的组成结构,通过降低盲肠变形菌门的数量,增加放线菌门的数量,进而改变肠道微生物的多样性,并且抑制了炎症因子的表达,具有抗炎作用[47];饲粮中添加膳食纤维后,盲肠中拟杆菌属和瘤胃球菌属的数量多于其他肠段,同时刺激了梭状芽孢杆菌的繁殖,并且肠道菌群丰富度增加[48];在饲粮中添加1 kg的木质纤维素,肉鸡盲肠中葡萄球菌科、大肠杆菌和肠杆菌科的数量减少,增加了乳杆菌属的数量,并显著增加了小肠绒毛高度及血清IgG和IgA浓度[49]。饲粮中脂肪酸也有抗菌效果,可以抑制产气荚膜杆菌的活性,增加乳酸菌等有益菌的含量[50]。饲粮中的蛋白质主要以氨态氮排放,且利用率不高,为提高蛋白质利用率及调节肠道微生物稳定,采用低蛋白质饲粮并补充苏氨酸,可明显降低大肠杆菌和志贺氏菌等病原菌的丰富度,低蛋白质饲粮降低了微生物多样性,补充苏氨酸可以恢复并且改善肠道免疫功能[51]。近几年,发酵饲料在肉鸡上的应用逐渐增加:通过提高发酵料中的小肽含量、降低饲料的pH以及改善肠道健康来提高肉鸡的生长性能、免疫功能和肉品质[52];发酵饲料对肠道微生物的调控不仅可以增加有益菌的数量、降低有害菌的数量,而且还体现在改善肠道微生态环境、提高肠道微生物菌群的丰富度[53];通过发酵豆粕与甘露寡糖的协同作用可以明显改善肉鸡的生长性能、肠道健康和免疫功能[54]。

4.6 FMT

FMT指将来自健康个体的粪便悬浮液移植到寄主的胃肠道中,通过调节胃肠道菌群的平衡,以实现胃肠道疾病的治疗,临床上用于治疗坏死性

小肠结肠炎(NEC)、艰难梭菌感染(CDI)、肠易激综合征(IBS)[55]。FMT 目前较多的应用于临床上治疗人类肠道疾病,在畜禽肠道调控领域正在逐步发展。研究发现,可通过外源菌的植入调节动物肠道微生物组成,丰富微生物的多样性并降低有害菌的数量[56];1 日龄雏鸡接种无特定病原体(SPF)鸡的盲肠内容物制成的悬液,供体的菌群抗药性水平传递给受体雏鸡,可从源头降低肠道菌群的抗药性[57],受体可提高药物治疗肠道疾病的效果;将 SPF 鸡和商品蛋鸡的肠道内容物接种给 1 日龄 SPF 鸡,结果显示,接种商品蛋鸡肠道内容物的受体肠道微生物群落更加丰富,拟杆菌门的数量增加,供体的抗药性水平传递给受体,接种 SPF 鸡的受体携带了低抗药性肠道菌,为动物源细菌抗药性提供了参考[58];口服野鸭粪菌,蛋鸡的肠道微生物变化不明显,说明在种间进行 FMT 的效果可能一般[59]。但该技术在畜牧业上的研发应用仍处于起步阶段,评价体系尚未建立,安全问题亟待解决。

4.7 基因调控

应用分子生物学方法干扰基因的表达,可调控肠道微生物群落的组成。通过将体外合成的基因注射到动物体内,上调或下调目的基因表达量进而调控肠道菌群的数量,维持微生物与宿主的平衡关系[60];利用染色体整合技术通过敲除肉鸡乳杆菌 ATCC33199 上的突变体再插入 *LacL* 基因,建立益生菌的作用机制模型,从而可以更有效地利用益生菌调控肉鸡肠道微生物[61]。

5 小 结

由于技术的进步和人们对肠道微生物认识的加深,人类和其他脊椎动物的肠道微生物学已成为一门学科,尽管对禽类微生物群的研究落后于哺乳动物,但这种差距正在迅速缩小。目前对于肉鸡肠道的研究尚不完全,已知微生物的种类有限,但对肠道微生物的主要组成及其功能有了广泛的认识。深入揭示肉鸡肠道微生物的种类、组成与分布,利用现代营养学、微生物学、免疫学、分子生物学等技术手段,对肠道菌群的代谢利用途径、免疫调控机制、基因表达机制等开展深入系统的研究,通过调控肠道微生物菌群改善动物机体健康和生长性能,消除饲用抗生素停用后对养殖业造成的不利影响,将是未来畜牧科技领域发展的重要方向。

参考文献:

[1] XIAO Y P, XIANG Y, ZHOU W D, et al. Microbial community mapping in intestinal tract of broiler chicken[J]. Poultry Science, 2017, 96(5): 1387-1393.

[2] PEDROSO A A, LEE M D. Chapter 2: the composition and role of the microbiota in chickens [M]// NIEWOLD T. Intestinal health: key to maximise growth performance in livestock. wageningen. The Netherlands: Wageningen Academic Publishers, 2015.: 21-50.

[3] GABRIEL I, LESSIRE M, MALLET S, et al. Microflora of the digestive tract: critical factors and consequences for poultry[J]. World's Poultry Science Journal, 2006, 62(3): 499-511.

[4] 朱春红,陶志云,刘宏祥,等.家禽肠道菌群多样性及其与宿主的相互关系[J].安徽农业科学,2018,46(26):11-14.

[5] WEI S, MORRISON M, YU Z. Bacterial census of poultry intestinal microbiome [J]. Poultry Science, 2013, 92(3): 671-683.

[6] SERGEANT M J, CONSTANTINIDOU C, COGAN T A, et al. Extensive microbial and functional diversity within the chicken cecal microbiome[J]. PLoS ONE, 2014, 9(3): e91941.

[7] LU J G, IDRIS U, HARMON B, et al. Diversity and succession of the intestinal bacterial community of the maturing broiler chicken [J]. Applied and Environmental Microbiology, 2003, 69(11): 6816-6824.

[8] CLAVIJO V, FLÓREZ M J V. The gastrointestinal microbiome and its association with the control of pathogens in broiler chicken production: a review[J]. Poultry Science, 2018, 97(3): 1006-1021.

[9] PAN D, YU Z T. Intestinal microbiome of poultry and its interaction with host and diet[J]. Gut Microbes, 2014, 5(1): 108-119.

[10] KERNAGHAN S, BUJOLD A R, MACINNES J J. The microbiome of the soft palate of swine [J]. Animal Health Research Reviews, 2012, 13(1): 110-120.

[11] BRISBIN J T, GONG J, SHARIF S. Interactions between commensal bacteria and the gut-associated immune system of the chicken[J]. Animal Health Research Reviews, 2008, 9: 101-110.

[12] DANESHMAND A, KERMANSHAHI H, SEKHAVATI M H, et al. Antimicrobial peptide, cLF36, affects performance and intestinal morpholo-

gy, microflora, junctional proteins, and immune cells in broilers challenged with *E. coli*[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 14176.

[13] OAKLEY B B, LILLEHOJ H S, KOGUT M H, et al. The chicken gastrointestinal microbiome[J]. FEMS Microbiology Letters, 2014, 360(2): 100-112.

[14] MWANGI S, TIMMONS J, FITZ-COY S, et al. Characterization of *Clostridium perfringens* recovered from broiler chicken affected by necrotic enteritis[J]. Poultry Science, 2019, 98(1): 128-135.

[15] ZHAO L L, WANG G, SIEGEL P, et al. Quantitative genetic background of the host influences gut microbiomes in chickens[J]. Scientific Reports, 2013, 3: 1163.

[16] HOU Q C, KWOK L Y, ZHENG Y, et al. Differential fecal microbiota are retained in broiler chicken lines divergently selected for fatness traits[J]. Scientific Reports, 2016, 6: 37376.

[17] MENG H, ZHANG Y, ZHAO L L, et al. Body weight selection affects quantitative genetic correlated responses in gut microbiota[J]. PLoS ONE, 2014, 9(3): e89862.

[18] 周小娟, 张日俊, 郭宝林, 等. 不同品种、日龄和饲养方式对肉鸡肠道菌群的影响[J]. 中国微生态学杂志, 2012, 24(7): 577-581, 587.

[19] AMIT-ROMACH E, SKLAN D, UNI Z. Microflora ecology of the chicken intestine using 16S ribosomal DNA primers[J]. Poultry Science, 2004, 83(7): 1093-1098.

[20] RANJITKAR S, LAWLEY B, TANNOCK G, et al. Bacterial succession in the broiler gastrointestinal tract[J]. Applied and Environmental Microbiology, 2016, 82(8): 2399-2410.

[21] OCEJO M, OPORTO B, HURTADO A. 16S rRNA amplicon sequencing characterization of caecal MICROBIOME composition of broilers and free-range slow-growing chickens throughout their productive lifespan[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 2506.

[22] CUI Y Z, WANG Q J, LIU S J, et.al. Age-related variations in intestinal microflora of free-range AND caged hens[J]. Frontiers in Microbiology. 2017, 8: 1310.

[23] LI X, CAO Z H, YANG Y T, et al. Correlation between jejunal microbial diversity and muscle fatty acids deposition in broilers reared at different ambient temperatures[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 11022.

[24] SHI D Y, BAI L, QU Q. Impact of gut microbiota structure in heat-stressed broilers[J]. Poultry Science, 2019, 98(6): 2405-2413.

[25] WANG L L, LILBURN M, YU Z T. Intestinal microbiota of broiler chickens as affected by litter management regimens[J]. Frontiers in Microbiology, 2016, 7: 593.

[26] LA-ONGKHUM O, PUNGSUNGVORN N, AMORNTHEWAPHAT N, et al. Effect of the antibiotic avilamycin on the structure of the microbial community in the jejunal intestinal tract of broiler chickens[J]. Poultry Science, 2011, 90(7): 1532-1538.

[27] NG K M, ARANDA-DÍAZ A, TROPINI C, et al. Recovery of the gut microbiota after antibiotics depends on host diet, community context, and environmental reservoirs[J]. Cell Host & Microbe, 2019, 26(5): 650-665.e4.

[28] 谢全喜, 张建梅, 李晓颖, 等. 复合微生态制剂与饲用抗生素对肉雏鸡免疫性能和肠道微生物菌群的影响[J]. 家畜生态学报, 2011, 32(5): 77-80, 90.

[29] GÓMEZ-GÓMEZ C, BLANCO-PICAZO P, BROWN-JAQUE M, et al. Infectious phage particles packaging antibiotic resistance genes found in meat products and chicken feces[J]. Scientific Reports, 2019, 9(1): 13281.

[30] YANG Y X, XIE X J, TANG M J, et al. Exploring the profile of antimicrobial resistance genes harboring by bacteriophage in chicken feces[J]. Science of the Total Environment, 2020, 700: 134446.

[31] GAO P F, MA C, SUN Z, et al. Feed-additive probiotics accelerate yet antibiotics delay intestinal microbiota maturation in broiler chicken[J]. Microbiome, 2017, 5(1): 91.

[32] CISEK A A, BINEK M. Chicken intestinal microbiota function with a special emphasis on the role of probiotic bacteria[J]. Polish Journal of Veterinary Sciences, 2014, 17(2): 385-394.

[33] STANLEY D, HUGHES R J, MOORE R J. Microbiota of the chicken gastrointestinal tract: influence on health, productivity and disease[J]. Applied Microbiology and Biotechnology, 2014, 98(10): 4301-4310.

[34] MA Y B, WANG W W, ZHANG H J, et al. Supplemental *Bacillus subtilis* DSM 32315 manipulates intestinal structure and microbial composition in broiler chickens[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 15358.

[35] DE OLIVEIRA M J K, SAKOMURA N K, DE PAULA DORIGAM J C, et al. *Bacillus amyloliquefa-*

ciens CECT 5940 alone or in combination with antibiotic growth promoters improves performance in broilers under enteric pathogen challenge[J].Poultry Science,2019,98(10):4391-4400.

[36] WU X Z,WEN Z G,HUA J L.Effects of dietary inclusion of *Lactobacillus* and inulin on growth performance,gut microbiota,nutrient utilization,and immune parameters in broilers[J].Poultry Science,2019,98(10):4656-4663.

[37] AL-KHALAIFA H,AL-NASSER A,AL-SURAYEE T,et al.Effect of dietary probiotics and prebiotics on the performance of broiler chickens[J].Poultry Science,2019,98(10):4465-4479.

[38] FROEBEL L K,JALUKAR S,LAVERGNE T A,et al.Administration of dietary prebiotics improves growth performance and reduces pathogen colonization in broiler chickens[J].Poultry Science,2019,98(12):6668-6676.

[39] KIM G B,SEO Y M,KIM C H,et al.Effect of dietary prebiotic supplementation on the performance,intestinal microflora,and immune response of broilers[J].Poultry Science,2011,90(1):75-82.

[40] ELMUSHARAF M A,BAUTISTA V,NOLLET L,et al.Effect of a mannanoligosaccharide preparation on *Eimeria tenella* infection in broiler chickens[J].International Journal of Poultry Science,2006,5(6):583-588.

[41] 谭子超,刘浩民,薛梅,等.小麦-豆粕型饲粮添加复合酶制剂对肉鸡肠道微生物菌群和酸度的影响[J].中国饲料,2018(9):19-24.

[42] ARSENAULT R J,LEE J T,LATHAM R,et al.Changes in immune and metabolic gut response in broilers fed β-mannanase in β-mannan-containing diets[J].Poultry Science,2017,96(12):4307-4316.

[43] WALKER G K,JALUKAR S,BRAKE J.The effect of refined functional carbohydrates from enzymatically hydrolyzed yeast on the transmission of environmental *Salmonella* Senftenberg among broilers and proliferation in broiler housing[J].Poultry Science,2018,97(4):1412-1419.

[44] BORTOLUZZI C,SCAPINI L B,RIBEIRO M V,et al.Effects of β-mannanase supplementation on the intestinal microbiota composition of broiler chickens challenged with a coccidiosis vaccine[J].Livestock Science,2019,228:187-194.

[45] GRASHORN M A.Use of phytobiotics in broiler nutrition-an alternative to infeed antibiotics?[J].Journal of Animal and Feed Sciences,2010,19(3):338-347.

[46] CHOWDHURY S,MANDAL G P,PATRA A K,et al.Different essential oils in diets of broiler chickens:2.Gut microbes and morphology,immune response,and some blood profile and antioxidant enzymes[J].Animal Feed Science and Technology,2018,236:39-47.

[47] YIN D F,DU E C,YUAN J M,et al.Supplemental thymol and carvacrol increases ileum *Lactobacillus* population and reduces effect of necrotic enteritis caused by *Clostridium perfringes* in chickens[J].Scientific Reports,2017,7(1):7334.

[48] GIANNENAS I,BONOS E,SKOUFOS I,et al.Effect of herbal feed additives on performance parameters,intestinal microbiota,intestinal morphology and meat lipid oxidation of broiler chickens[J].British Poultry Science,2018,59(5):545-553.

[49] ZEITZ J O,NEUFELD K,POTTHAST C,et al.Effects of dietary supplementation of the lignocelluloses FibreCell and OptiCell on performance,expression of inflammation-related genes and the gut microbiome of broilers[J].Poultry Science,2019,98(1):287-297.

[50] ZHOU H Z,GUO W,ZHANG T,et al.Response of goose intestinal microflora to the source and level of dietary fiber[J].Poultry Science,2018,97(6):2086-2094.

[51] SOZCU A.Growth performance,pH value of gizzard,hepatic enzyme activity,immunologic indicators,intestinal histomorphology,and cecal microflora of broilers fed diets supplemented with processed lignocellulose[J].Poultry Science,2019,98(12):6880-6887.

[52] VIENOLA K,JURGENS G,VUORENMAA J,et al.Tall oil fatty acid inclusion in the diet improves performance and increases ileal density of lactobacilli in broiler chickens[J].British Poultry Science,2018,59(3):349-355.

[53] DONG X Y,AZZAM M M M,ZOU X T.Effects of dietary threonine supplementation on intestinal barrier function and gut microbiota of laying hens[J].Poultry Science,2017,96(10):3654-3663.

[54] SUGIHARTO S,RANJITKAR S.Recent advances in fermented feeds towards improved broiler chicken performance,gastrointestinal tract microecology and immune responses:a review[J].Animal Nutrition,2019,5(1):1-10.

[55] 张孟阳,毕付提,李洁,等.发酵饲料对仔鸡肠道微生

物群落多样性影响[J].中国家禽,2019(13):30-36.
[56] SOUMEH E A, MOHEBODINI H, TOGHYANI M, et al. Synergistic effects of fermented soybean meal and mannan-oligosaccharide on growth performance, digestive functions, and hepatic gene expression in broiler chickens[J]. Poultry Science, 2019, 98(12): 6797-6807.
[57] HU L S, GENG S J, LI Y, et al. Exogenous fecal microbiota transplantation from local adult pigs to crossbred newborn piglets[J]. Frontiers in Microbiology, 2018, 8: 2663.
[58] 岳晓敬.粪菌移植对仔猪生产性能、肠道菌群和肠粘膜发育的影响[D].硕士学位论文.杭州:浙江大学,2017.
[59] 朱见深,王进文,张庆,等.SPF 鸡粪菌移植对雏鸡肠道菌群和大肠杆菌抗药性的影响[J].山东农业科学,2018,50(7):6-12.
[60] 朱见深.粪菌移植调控鸡肠道菌群及细菌抗药性的研究[D].硕士学位论文.济南:山东大学,2019.
[61] SCHREUDER J, VELKERS F C, BOUWSTRA R J. Limited changes in the fecal microbiome composition of laying hens after oral inoculation with wild duck feces[J]. Poultry Science, 2019, 98(12): 6542-6551.
[62] 王爱琳.*PGRP-LB* 和 *PGRP-SB* 基因在橘小实蝇免疫及肠道微生物调控中的作用研究[D].硕士学位论文.武汉:华中农业大学,2015.
[63] ASKELSON T E, MCMULLIN A B, DUONG T. Targeted gene inactivation in *Lactobacillus gallinarum* ATCC 33199 using chromosomal integration[J]. Poultry Science, 2019, 98(1): 398-403.

Intestinal Microbiota of Broiler Chickens and Its Regulation

LI Shuzhen CHANG Wenhuan* LIU Guohua CAI Huiyi
(*National Engineering Research Center of Biological Feed*, *Key Laboratory of Feed Biotechnology of Agricultural Ministry*, *Feed Research Institute*, *Chinese Academy of Agriculture Sciences*, *Beijing* 100081, *China*)

Abstract: The intestinal microorganisms of broiler chickens have been widely studied at present, which play an important role in the health and production performance of the host, especially in immune defense and nutritional physiology. With the prohibition of growth-promoting antibiotics, it becomes to be a effective way to improve the growth of broiler chickens by regulating intestinal microbes, and to solve the problem of alternatives to antibiotics. In this paper, the composition, distribution, function, influencing factor and regulation techniques of intestinal microorganisms in broilers were reviewed. [***Chinese Journal of Animal Nutrition***, **2020**, **32**(**7**): **2989-2996**]

Key words: broiler chickens; intestinal microbiota; nutrient exchange; immune defense; fecal microbiota transplantation

* Corresponding author, professor, E-mail: changwenhuan@caas.cn

(责任编辑 武海龙)