



Research
Animal Nutrition and Feed Science—Review

高纤维日粮对猪营养和代谢的影响综述

Atta K. Agyekum^a, C. Martin Nyachoti^{b,*}

^a Prairie Swine Center Inc., Saskatoon, SK S7H 5N9, Canada

^b Department of Animal Science, University of Manitoba, Winnipeg, MB R3T 2N2, Canada

ARTICLE INFO

Article history:

Received 1 March 2017

Revised 18 April 2017

Accepted 20 April 2017

Available online 24 May 2017

关键词

肠道生理
高纤维日粮
营养物质利用
猪
母猪福利

摘要

目前,大量的低成本、纤维类的副产物被添加到猪的日粮中以减少猪的养殖成本。然而,由于猪不能有效降解膳食纤维,因此富含纤维的日粮营养价值偏低。此外,高纤维日粮会降低营养物质的利用率和猪的生长性能。最近的研究结果不一致,甚至互相矛盾,而且纤维来源、纤维类型和纤维水平也会影响高纤维日粮的负效应。另外,测定膳食纤维及其纤维组成的分析方法会经常干扰纤维对猪生长和生理反应的影响。虽然已经有一些改善纤维对猪的消极影响、提高日粮的营养价值的方法被逐渐应用,如外源纤维降解酶广泛应用于提高营养物质利用率和猪的生长性能。但是,与研究结果并不一致,还需要阐明外源纤维降解酶在猪的代谢和生理反应中的作用方式。另外,膳食纤维日益成为促进猪的肠道健康和改善妊娠母猪福利的方法。本文对膳食纤维及其对猪的营养、肠道生理和母猪福利的影响进行了讨论。同时,本文建议要对膳食纤维和外源酶如何提高猪对高纤维原料的利用率方面进行深入的研究。

© 2017 THE AUTHORS. Published by Elsevier LTD on behalf of the Chinese Academy of Engineering and Higher Education Press Limited Company. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

1. 研究背景

传统的猪饲料以玉米、小麦等谷物原料和豆粕等蛋白原料为主,以满足猪生长发育所需要的能量和蛋白质。然而,为了降低饲料成本,猪养殖者们已经在寻找可替代传统原料的低成本原料,如来源于生物燃料和研磨加工业的谷物原料副产物[1]。这些副产物一方面能量和营养物质含量很高,另一方面纤维含量也很丰富。当纤维含量丰富的副产物被添加到猪的日粮时,其中的碳水化合物成分会不可避免地发生变化,导致日粮由高淀粉含量转变为由少量淀粉和较多非淀粉多糖构成,而

非淀粉多糖是膳食纤维的主要成分。

一般而言,对于猪等单胃动物来说,富含膳食纤维的日粮营养价值更低。因为这些动物的消化酶都不能有效降解非淀粉多糖[2]。采食高纤维日粮也可能不利于能量和营养物质的利用,最终降低猪的生长性能[3–6]。因此,通常情况下,猪的日粮中纤维水平较低。然而,近年来膳食纤维已经受到了大量的关注,因为一些纤维成分在肠道的发酵有益于猪的健康[7,8],同时也会影响饱腹感和动物行为[9,10]。

本文讨论了膳食纤维、膳食纤维对猪营养的影响和膳食纤维的利用机制。而且,我们也就膳食纤维对猪肠

* Corresponding author.

E-mail address: martin_nyachoti@umanitoba.ca

道健康和母猪福利的影响进行了讨论。最后，本文概述了一些提高纤维利用率的方法，但是仍然需要进一步的研究来提高我们对纤维的认知。

2. 膳食纤维

2.1. 定义和分类

植物碳水化合物可以分为单糖、二糖、低聚糖、多糖（即淀粉和非淀粉多糖）。单糖、寡糖和淀粉存在于植物细胞的内部，而非淀粉多糖与木质素是植物细胞壁的主要组成部分，被称为膳食纤维。“膳食纤维”一词有几个定义；然而，所有这些定义都有局限性，因为植物细胞壁组成不仅在化学和物理成分上是复杂可变的，同时对于代谢的影响也是复杂可变的。Trowell等[11]在人类医学领域提出的膳食纤维的最初定义为“木质素和植物细胞壁中不能被人消化系统内源酶所降解的部分的总和”。事实上，这一对膳食纤维的定义也适用于猪等其他单胃动物[12]。食品法典委员会[13]确定的膳食纤维的定义为膳食纤维是“由10个或更多单体构成，并且不能被人消化道内源酶所分解的碳水化合物单体聚合物”。膳食纤维还包括任何到达后肠的多糖，如构成细胞壁成分的抗性淀粉和包括低聚果糖在内的低聚糖。植物细胞壁多糖的主要成分是纤维素、半纤维素和果胶。

纤维素是葡萄糖通过 β -(1 \rightarrow 4)连接的线性聚合物，而果胶主要由葡萄糖醛酸单位通过 α -(1 \rightarrow 4)糖苷键连接而成。作为地球上最丰富的有机质，纤维素是构成植物细胞壁的主要成分。半纤维素包括许多复杂多糖，比如木糖、阿拉伯糖、半乳糖、甘露糖、葡萄糖醛酸和 β -葡聚糖等。木质素是一种酚醛聚合物，可以连接细胞壁多糖，并且不被猪肠道的酶所消化，也不会被微生物发酵[2,7,8,14]。

根据水溶性或弱碱性，非淀粉多糖可分为不溶性非淀粉多糖和可溶性非淀粉多糖[12]。不溶性非淀粉多糖包括纤维素和半纤维素，可溶性非淀粉多糖包括果胶、树胶和 β -葡聚糖。与不溶性非淀粉多糖相比，可溶性非淀粉多糖可以更迅速地在猪肠道内发酵[7,12]。而不溶性非淀粉多糖根本不会或很少在前肠道发酵；同时，在猪的后肠道发酵水平也很低[15]。

目前，将膳食纤维(或非淀粉多糖)按照物理化学性质分类主要是为了方便获得其代谢和生理活动的更多信息。与猪营养相关的膳食纤维的物化特性包括黏度、水化特性和可发酵性。黏度描述了非淀粉多糖在胃肠道分

离形成高分子量黏性聚合物。可溶性纤维如 β -葡聚糖、树胶或果胶增加食糜黏度。可发酵性描述了非淀粉多糖被肠道微生物区系发酵的能力。通常情况下，可溶性纤维比不溶性纤维更易发酵。水化特性指的是非淀粉多糖的吸水膨胀度、溶解度、持水力和水结合能力[16]。纤维的持水能力影响其发酵性能。因此，配制猪饲料时，原料的这些物理化学参数被纳入猪饲料配方时，可以帮助营养专家更好地控制猪后肠道的发酵过程，也协助营养学家预测日粮或原料的能量贡献及其原本的作用。

2.2. 膳食纤维的分析方法

描述原料和日粮膳食纤维组成的方法有多种，分析方法的选择取决于研究者的目的[12,17,18]。根据如何分离和测定纤维残留，膳食纤维的分析方法主要分为三种：化学-重量法、酶-重量法和酶-化学法。纤维分析方法的不同以及这些方法和结果的差异性使得对不同研究进行信息比较是困难的[19]。然而，将膳食纤维归类为可溶性和不溶性成分的方法似乎能最准确地解释试验结果。下面简要讨论测定膳食纤维最常用的分析方法。

2.2.1. 粗纤维分析方法

粗纤维分析方法是化学-重量法，该方法是Weende饲料概略养分分析的一部分[19]。引入粗纤维概念主要是用来区分碳水化合物是否可以被消化。粗纤维分析的目的是通过饲料样品依次在稀酸和稀碱溶液中消煮来模拟胃和胰腺分泌物的消化过程[19]。粗纤维分析方法非常粗略，可以在各个实验室重复。其对纤维素、半纤维素和木质素的回收并不完全。因此，不可以将粗纤维作为膳食纤维的定义，同时粗纤维也不适合描述猪饲料中的纤维成分。可是许多监管机构仍然会将粗纤维用于质量控制和规定在饲料中被允许包含的纤维的最低含量。

2.2.2. 洗涤法

洗涤法(Van Soest)是由Van Soest在20世纪60年代创建的化学-重量法。该方法使用洗涤剂来逐步提取中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维和酸性洗涤木质素[18,19]。中性洗涤纤维是饲料或原料中不溶于中性洗涤剂的碳水化合物，包括纤维素、半纤维素和木质素等。因此，中性洗涤纤维分析在营养方面的优点是它能够接近于饲料中不溶性膳食纤维的部分，并且其结果是可重复的[19]。酸性洗涤纤维是日粮或原料中不溶于酸性洗涤剂的碳水化合物，包括纤维素和木质素两部分[18]，酸性洗涤木

质素是用硫酸回收的木质素部分。中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维和酸性洗涤木质素被依次使用同一样品分析时，可以准确估计其半纤维素和纤维素含量[18]。

上诉洗涤程序尽管改进了粗纤维的分析方法，但是无法回收可溶性膳食纤维（即果胶、树胶和 β -葡聚糖）[19]。因此，这些方法会导致测得的总膳食纤维含量偏低，特别是对于淀粉丰富的饲料或原料，而且也不适用于不溶性纤维浓度高的谷物副产品。

2.2.3. 总膳食纤维分析方法

总膳食纤维的方法克服了上诉洗涤程序的一些缺陷，对于可以大量在单胃动物（包括猪）的肠胃发酵的原料来说，总膳食纤维方法很重要。这个过程使用酶模拟消化道的消化过程[19]，将膳食纤维分解为可溶性膳食纤维和不溶性膳食纤维。碳水化合物包含在总膳食纤维的定义中，总膳食纤维包括纤维素、半纤维素、低聚糖、木质素、果胶和树胶。实际上，总膳食纤维与非淀粉多糖定义不同，因为总膳食纤维中还包含了木质素。尽管一些能在乙醇中溶解的多糖没被回收，但是总膳食纤维的分析方法仍然比中性洗涤纤维的分析方法回收了更多的纤维成分。

这个过程主要有两种方法：酶-重量法和酶-化学法。膳食纤维的可溶和不可溶成分都可用酶-重量法测定。AOAC (985.29)是这些方法的正式版本[20]。这个程序首先用酶去除样品中含有的淀粉和脂肪，接着使用乙醇沉淀可溶性纤维，之后分离并称量残渣，最后校正残渣中的蛋白质和灰含量[19,21]。酶-化学法也使用酶去除淀粉，接着用乙醇沉淀可溶性非淀粉多糖。然后，通过气相-液相色谱法或高效液相色谱法测定中性糖含量，通过比色法测定糖醛酸含量[19]。

Uppsala法和Englyst法是两种最常用的酶-化学方法。Uppsala法可以量化包括抗性淀粉多糖、糖醛酸和木质素在内的非淀粉多糖部分，而Englyst法最终的结果不包括木质素和抗性淀粉[22]。虽然总膳食纤维方法在洗涤剂程序上有所改进，但该方法仍然耗时费力而且费用较高。

3. 膳食纤维与猪营养

淀粉、非淀粉多糖不仅化学结构不同，而且营养价值也不同。淀粉在肠道前段被消化产生葡萄糖，而非淀粉多糖在肠道后端被降解产生挥发性脂肪酸[16,23]。此

外，猪不能分泌可分解非淀粉多糖的消化酶，却可以分泌消化淀粉所需要的酶。而且，淀粉和非淀粉多糖对其他营养物质的消化过程和猪的生产性能的影响都是不同的[16,23]。一些作者已经仔细研究了猪营养中高纤维日粮的各个方面。综合来看，现有资料表明膳食纤维对猪有积极作用，也有消极作用。

已获得的关于膳食纤维与猪营养的信息大多数都是使用纯化的纤维来源如果胶、纤维素和瓜尔胶，以及像麦麸这样含有明确成分的纤维源[12]。而不是使用天然的纤维饲料原料如酒糟和可溶物。天然纤维饲料原料通常多由多种纤维类型组成，包括可溶性纤维和不溶性纤维成分。因此，天然纤维饲料原料与纯化纤维对猪消化生理的作用是不一样的。以下讨论了纯化纤维或天然纤维成分对生长猪的影响。

3.1. 纤维对猪生长性能的影响

一般来说，采食高纤维日粮会降低猪的生长速度。但目前的报道也是有争议的。例如，饲喂含有7%瓜耳胶或7%纤维素的日粮会减少生长猪的生长速度和最终体重[4]。在保育猪日粮中添加0~20%的含可溶物干酒糟（DDGS）[24]，或者在生长猪日粮中添加0~30%的酒糟[5]后，虽然日粮含有相似的净能水平和标准回肠可消化氨基酸水平[25,26]，但是猪的体重都会随着酒糟添加水平的提高而线性降低。一些研究结果表明，高纤维日粮降低猪生长速度主要发生在生长猪阶段而非育肥猪阶段。相反，在一些研究中[27-29]，与对照相比，高纤维日粮对生长猪或育肥猪的生长性能没有不利影响。

上述研究报道了被称为高纤维日粮的各种类型的饲料，其包含不同的组分（即纯化和天然纤维来源）。这可能部分地解释了高纤维日粮对猪生长方面的不同影响，因为高纤维原料添加水平和纤维类型的不同将引起不同的效果。此外，在这些研究中采用的纤维体系和分析方法也不尽相同。因此，当评估采食高纤维对猪生长性能的影响时，粗纤维、中性洗涤纤维、总膳食纤维和非淀粉多糖这些概念不能混淆使用。

据报道，添加纤维饲料会填充猪的肠道，增加猪的饱腹感，从而降低了猪的采食量[4,30,31]。对于妊娠母猪，摄入高纤维日粮会引起早期饱腹感，从而阻碍某些行为习惯，因此采食纤维饲料对母猪福利至关重要[10]，但是对于生长猪来说，采食高纤维日粮会降低采食量，最终会降低猪的生长性能。然而，当生长育肥猪采食高

纤维日粮时，其采食量并不总是减少的。例如，在几个试验中[5,6,32-34]，在生长育肥猪日粮中添加30%的来源于乙醇工业的谷物副产物，其采食量并没有下降。在热舒适环境中饲养猪时，采食量通常受日粮能量浓度的影响，而不是受日粮膨松性的影响[35]。向猪饲料添加纤维原料会稀释日粮的能量浓度，因此，日粮能量浓度的降低通常与饲料采食量的增加相关，这样才能补偿猪的维持和生长所需的能量。然而，生长猪需要一定的适应时间来适应纤维日粮的变化，这样生长猪才能够采食足够的高纤维日粮以补偿日粮能量的不足[35]。

3.2. 纤维对营养物质消化率的影响

据报道，猪的盲肠和全肠道营养物质消化率受到高纤维日粮的消极影响。已经提出多种机制来解释高纤维日粮对营养物质消化消极影响的几种机制。在这方面，已经报道了可溶性纤维增加了食糜黏度，从而阻碍了猪小肠中底物和酶的结合，因此阻碍了营养物质的消化和吸收[3]。事实上，据报道，来自瓜尔胶、甜菜渣、燕麦、小麦和大麦日粮的纯化可溶性纤维增加了食糜黏度，导致了营养物质消化率的降低[4,12,36]。另外，不溶性纤维降低了食糜通过消化道的速度，从而可以减少消化酶和日粮组分的混合时间[3]。例如，在几项研究中，来自麦麸和玉米麸的不溶性纤维和纤维素减少了食糜通过消化道的速度，导致营养物质消化率降低[4,10,37,38]。然而，根据Urriola和Stein的试验结果[39]，来源于酒糟及可溶物（主要是不溶性纤维）的纤维成分对食糜通过消化道的速度没有明显影响。这表明不溶性纤维对食糜通过消化道的速度的影响在不同的研究中可能不同。可能是由于天然饲料纤维中存在的某种干扰因素。据报道，不溶性非淀粉多糖减少后肠中的食糜通过的时间，而对小肠中食糜通过的时间却没有影响或者减少小肠中食糜通过的时间[3,37]。

富含非淀粉多糖的日粮，其营养物质往往与纤维成分结合，从而阻碍了消化酶的水解作用[3]。已经报道了猪采食纤维日粮会增加肠道内源营养物质的损失，从而降低营养物质消化率[3,7,17,40,41]。此外，摄食纤维日粮导致邻近肠黏膜疏水层厚度增加，这可能阻碍营养物质的消化和吸收[42]。

3.2.1. 纤维对淀粉消化的影响

采食纤维日粮会降低内源性碳水化合物降解酶活性[43]，有几项研究报告[36,44,45]，猪的淀粉消化率不受

膳食纤维含量的影响，并且日粮淀粉在小肠末端几乎可以被完全消化。纤维对淀粉消化率没有影响是由于小肠长度相对较长，这确保淀粉在回肠前可以被有效消化[36]。然而，Wenk[3]认为，富含纤维的日粮可以减少食糜通过消化道的速度，导致未消化淀粉通过回肠。确实，Gao等[46]和Agyekum等[47]最近的试验表明，将5%菊粉或30%酒糟加入到生长育肥猪的玉米豆粕基础日粮中，可降低淀粉回肠消化率，这可能是由于淀粉在回肠的流速增加。尽管如此，虽然整体上淀粉消化率可能不受膳食纤维的影响，但由于纤维摄入，淀粉消化率和吸收率都会降低[48,49]。

淀粉消化率的降低归因于完整细胞壁多糖增加了消化道管腔黏度及其营养包封效应[48]。与不溶性纤维相比，可溶性纤维似乎对淀粉的消化和吸收影响更大[49,50]。与通常富含淀粉的低纤维日粮相比，饲喂富含纤维的日粮时，淀粉吸收的减少也可能是由于日粮中的淀粉含量较低。

3.2.2. 纤维对蛋白质消化的影响

这些文献包含了关于纤维对猪蛋白质消化影响的大量信息。一般来说，摄入纤维日粮会降低回肠和全肠道蛋白质消化率。摄食纤维引起的回肠蛋白和氨基酸消化率的降低与内源和外源氮以及氨基酸的损失增加有关，而粪便中增加的微生物群落（细菌蛋白质）排泄是造成猪全肠道蛋白质消化率下降的主要原因[3,17,51]。

内源性回肠氮和氨基酸损失是指存在于内源合成蛋白质中的氮或氨基酸，在到达回肠末端之前尚未被消化和再吸收[17,51]。这些损失可分为基础损失和特异性损失，基础损失是饲喂所有日粮不可避免地损失的氮和氨基酸的最小量，特异性损失是受日粮原料组成影响的特定损失[51]。

关于日粮特异性回肠内源性氮和氨基酸的损失，有研究报道，为适应消化道中的膳食纤维水平，采食纤维日粮会增加消化酶和消化液的分泌。例如，Langlois等[52]报道日粮中添加40%的麦麸增加了生长猪胰液和酶的分泌。生长猪采食纤维日粮导致胆汁、黏蛋白和脱落的上皮细胞增加[17,41,53]。消化、黏蛋白和脱落的上皮细胞富含氮和氨基酸。因此，纤维的摄食会导致其在回肠末端前产量的增加和再吸收的减少，结果是回肠氮和氨基酸的消化率降低。膳食纤维还可以吸附氨基酸和肽，从而阻止它们在小肠中消化[17]，导致回肠氮和氨基酸消化率降低。

3.2.3. 纤维对脂质消化的影响

关于纤维对猪脂质消化率的影响已经进行了广泛的研究。Shi和Noblet[54]报道采食高纤维日粮降低了猪的脂质消化率。类似的,饲喂含有20%或40%的麦麸,生长猪的脂质消化率降低。膳食纤维通过如下几种机制降低脂质消化率[37]。例如,膳食纤维可以增加食糜通过消化道的速率,从而减少消化酶分解日粮中脂质所需的时间[55,56]。或者,膳食纤维可以与十二指肠中的胆汁盐结合,并且使胆汁盐不能用于日粮中脂质的乳化。这又需要从血液胆固醇合成额外的胆汁盐,从而降低血液胆固醇[55,56]。

据报道脂质消化率的降低取决于纤维的类型。可溶性纤维增加食糜黏度,从而防止底物-酶相互作用并降低脂质消化,而不溶性纤维降低食糜通过消化的时间,从而增加粪便中的脂质排泄[57]。然而,并不是所有的研究都报道了富含纤维的日粮对脂质消化的负面影响。例如,相对于对照组日粮来说,即使添加麦麸、玉米麸、大豆皮和甜菜渣以增加猪的日粮的纤维含量,但并不影响脂质的消化率[38]。Kil等[58]还观察到含有纯化的NDF(来自Solka-Floc)的日粮与对照组相比,脂质消化率并没有受到影响。相反的,Högberg和Lindberg[45]报道说,饲喂生长猪含有燕麦、小麦和黑麦的日粮会增加脂质消化率。同样,Gao等[46]报道说,添加5%菊粉或5%羧甲基纤维素钠(CMC)可增加生长猪的脂质消化率。Agyekum等[47]报道,日粮中添加30%的酒糟及其可溶物,对生长猪回肠脂质消化率没有影响,而全肠道脂质消化率趋于增加。通常,脂肪或油添加到纤维日粮中以补偿纤维的能量稀释效应。然而,现有研究表明,当日粮脂质含量增加时,脂质消化率随之增加[58]。因此,上述研究表明脂质消化率随着纤维含量的增加而增加,这可能是由于为了补偿纤维日粮的低水平的能量含量而导致脂质消化率的提高。然而,据报道,增加的日粮脂质含量会降低纤维消化率[57]。所以需要更多的研究以确定纤维(即形式和类型)在脂质消化率中的作用。

据报道,脂肪消化率的降低在全肠道水平上比在回肠末端更显著[57]。因此,后肠脂肪发酵的值(以全肠道消化率-回肠消化率计算)通常为负值,表明膳食纤维摄入可能会增加猪后肠中微生物群落的内源性脂质合成。然而,并不是所有上述研究都报道纤维摄取而导致猪后肠中的脂质合成。Kil等[58]和Gao等[46]的研究中猪摄食纤维没有导致净脂质的合成,而在Shi

和Noblet[54]、Högberg和Lindberg[45]以及Agyekum等[47]的研究中,增加的纤维摄入量确实导致了净脂质的合成。Kil等[58]和Gao等[46]使用纯化的膳食纤维来源(即羧甲基纤维素钠、菊粉和Solka-Floc),而Shi和Noblet[54]、Högberg和Lindberg[45]以及Agyekum等[47]在他们的研究中使用天然来源的纤维(即谷物副产物产品)。因此,造成这种差异的原因可能是各种研究中使用的纤维源不同。

3.3. 纤维对内脏器官的影响

如前所述,摄入高纤维日粮会增加消化液和酶的分泌。这意味着分泌器官的工作量增加,从而导致这些分泌器官的肥大。此外,为了补偿高纤维日粮的低能值,日粮摄入量会增加,进而导致胃肠道适应性地变化[59]。例如,Jin等[59]观察到与对照组相比,饲喂10%小麦秸秆日粮的猪,其空肠和结肠中细胞增殖率增加了33%。这些变化导致包括胃肠道在内的部分或全部器官的增大[60]。例如,饲喂含有40%苜蓿的玉米豆粕型日粮的猪比饲喂玉米豆粕基础日粮的猪具有更重的胃、小肠、大肠和肝脏[61,62]。

与饲喂酪蛋白-玉米淀粉日粮的猪相比,饲喂含有大麦、菜籽粕和苜蓿粉日粮的猪,其每千克体重的肝、盲肠和结肠(基于干物质)的重量都有增加[63]。另外,与饲喂对照组的猪相比,饲喂含有30%酒糟及其可溶物日粮的猪,其内脏器官质量更大[33]。然而,Jin等[59]发现饲喂生长猪含有10%小麦秸秆的日粮对猪的内脏器官质量没有影响。在Jin等[59]的研究中,猪采食纤维日粮14 d,然而,Jin等[59]的研究中膳食纤维水平低于上述研究[33,61,62]中的纤维水平,这表明猪内脏质量的增加是由于摄食纤维引起的。因此,Jin等[59]在研究中发现采食纤维对内脏质量的影响不大,这可能是由于纤维水平和试验采用的适应期不同。

研究表明,猪采食高纤维日粮会改变肠上皮细胞形态。例如,与对照组相比,采食含10%小麦秸秆的日粮的生长猪,其空肠和回肠的绒毛长度和隐窝深度都有所增加[59]。与对照组相比,采食高纤维日粮会使母猪结肠中的隐窝细胞增殖和隐窝深度增加[59,64,65]。此外,与对照组相比,饲喂高纤维日粮的猪[33,59]的小肠中绒毛高度/隐窝深度减少,表明隐窝细胞增殖增加并且DNA断裂的细胞数量增加。纤维对肠形态和发育改变的影响取决于纤维溶解度和持水力。因此,可溶性纤维发酵以产生发酵产物——特别是丁酸盐,其作用是作为结

肠细胞增殖的能量底物[65]。另外，不溶性纤维对肠壁具有磨损作用，因为它们会刮蹭黏膜[66]。这种磨损可能加快黏蛋白产生和提高肠黏膜细胞更新率。

3.4. 纤维对能量代谢的影响

纤维对能量代谢的影响已被广泛研究。这些研究结果显示纤维摄入对猪的能量代谢造成负面影响。研究已经提出了几种机制来解释这种负面影响。首先，如前所述，膳食纤维可能降低淀粉、脂质和蛋白质的消化率，从而导致能量消化率降低，因此，纤维可能减少猪肉生产所沉积的能量。

第二种机制是高纤维日粮会引起猪内脏器官的质量增加。由于门静脉和肝脏（统称为内脏组织）的内脏器官是代谢活性组织，因此，尽管它们占总体重的15%，但它们需要相当大比例的全身能量（和营养）供应来维持活动[67]。的确，Yen等[68]研究表明，门静脉单独占猪全身能量需求（以氧气消耗量计）的约25%。此外，内脏组织占猪全身能量需求的约45%[67]。

据报道钠-钾腺苷三磷酸酶（ Na^+/K^+ -ATPase）活性和蛋白质周转影响内脏组织的高能量需求[69,70]。Kelly等[71]的一项研究表明这两个过程发生在这些器官获取能量的过程中。在该研究中，钠-钾腺苷三磷酸酶和蛋白质合成活动估计分别占内脏器官耗氧量的15%~41.5%和27%~31%。因此，由于高纤维摄入引起的门静脉质量的变化使机体需要额外的维持需要能量。例如，Yen等[72]报道，与饲喂酪蛋白和玉米淀粉的低纤维日粮的猪相比，饲喂基于大麦-油菜的高纤维日粮的生长猪，其门静脉质量会增加，从而维持能量（以门静脉和动物机体消耗的空腹氧气消化量测得）需求也会增加。然而，Agyekum等[33]的研究发现，与对照组相比，尽管生长猪采食添加了30%酒糟的玉米豆粕型日粮，其门静脉质量增加，但是机体绝食氧气消耗量并没有增加。但是，Agyekum等[33]的研究中样本量较小（每个处理4头猪），这可能部分解释了高纤维日粮对猪的维持需求缺乏影响。尽管如此，高纤维日粮的摄入使门静脉能量和营养物质需要量增加，导致重要的经济性组织（如肌肉等）生长所能获得的能量和营养物质降低。实际上，多项研究表明，摄入富含纤维的日粮虽然没有改变猪的屠宰体重，但可以减少猪胴体重[33,73,74]。

第三种机制是由于纤维摄入引起消化液和酶的分泌增加，从而产生更多的内源性氮和氨基酸。这个结果是因为内源性氮和氨基酸的增加与肠道蛋白质周转加快有

关，也就是消化产物和血液流过消化组织的转运速率加快[75]。然而，这些过程需要大量的能量，这导致能量维持的需求增加[3]，从而减少猪肉生产所能获得的能量。此外，增加的内源性的氮和氨基酸，加上减少的再吸收和盲肠前氨基酸消化率（如前所述），导致氨基酸维持的需求增加[41,51]，从而减少了猪生长和生产所需的氨基酸。

另一方面，纤维在后肠发酵时有助于猪的能量供应。在这种情况下，纤维成分能够贡献的能量取决于饲料原料、纤维类型及其与其他营养因子的相互作用[10]。发酵后，所产生的挥发性脂肪酸通过一系列产能反应被代谢，产生三磷酸腺苷（ATP），用于产生能量[10]。事实上，研究表明，吸收的挥发性脂肪酸可以提供高达28%的能量维持的需求。其中的乙酸盐、丙酸盐和丁酸盐产生最大的能量。由乙酸盐、丙酸盐和丁酸盐产生的ATP的物质的量分别为10 mol、18 mol和28 mol，并且1 mol ATP水解为二磷酸腺苷（ADP）释放了7.3 kcal（1 kcal = 4.184 kJ）的能量[10]。

3.5. 纤维对发酵和肠道健康的影响

因为猪不分泌水解膳食纤维所需的酶，所以在猪的消化道中膳食纤维的消化归因于微生物的发酵作用。尽管在回肠之前也可以发生相当多的发酵，但是发酵主要还是发生在后肠，即盲肠和结肠，这是由于肠道这一区域具有密集微生物群落[3,15,76]。此外，不同纤维类型对微生物发酵具有不同的敏感性；因此，可溶性纤维通常具有比不溶性纤维更快的发酵速率。事实上，已经表明可溶性纤维的发酵发生在近端结肠中，而不溶性纤维的发酵是逐渐的，可以持续到结肠结束[77]。据报道，不溶性纤维成分在后肠中的发酵很低，其在小肠中的发酵更是微不足道。因此，含有大量不溶性纤维的日粮可能阻碍纤维在猪肠道的发酵。例如，Urriola和Stein[39]及Gutierrez等[34]报道，与玉米-豆粕基础日粮组相比，将30%的酒糟及其可溶物和40%的可溶性玉米麸分别加入到玉米-豆粕基础日粮中，导致总膳食纤维和中性洗涤纤维在全肠道和后肠消化率降低。尽管如此，母猪的纤维发酵量要大于生长猪，因为食糜在母猪后肠道停留时间更长，并且母猪的肠道发育更好[37,54]。

膳食纤维通过肠道微生物群的发酵会产生挥发性脂肪酸，主要是乙酸、丙酸和丁酸以及二氧化碳、氢气和甲烷等气体[3]，其吸收时有助于能量的供应[78]。也有人认为挥发性脂肪酸有利于猪的肠道发育和肠道健康

[10,76]。例如，丁酸盐可作为结肠细胞增殖的能量来源。此外，丙酸盐和一定量的丁酸盐用于糖异生，近三分之二的乙酸盐在肌肉细胞中代谢[79]。

如前所述，当纤维发酵时，微生物发酵产物可以通过增加肠道长度、质量和绒毛高度来促进黏膜上皮的增殖，这反过来又增加肠表面积，增加吸收能力。此外，纤维发酵产物可用于促进细菌生长[3,78,79]。因此，膳食纤维摄入不仅影响营养利用，而且还影响猪肠道中的其他生理功能。据报道，膳食纤维的一些成分通过促进肠道中有益菌的增殖和预防机会性病原体定殖，从而有益于猪的肠道健康。不同的纤维来源影响不同的细菌增殖。例如，抗性淀粉的发酵影响双歧杆菌的增殖[80]，而果胶发酵刺激乳杆菌增殖[81]。具有高含量不溶性非淀粉多糖的谷物发酵会刺激瘤胃球菌和木聚糖梭状芽孢杆菌的生长[82,83]。

然而，膳食纤维对猪肠道健康影响的研究结果是相互矛盾的。例如，一些研究将可溶性纤维与断奶后大肠杆菌病和猪痢疾的风险增加相关联[84–87]。主要问题是可溶性纤维增加消化道黏度和未消化的营养物质，延缓食糜通过消化道速率，从而提供了有助于病原体扩散和定殖的营养和环境，阻碍了动物健康。相反，其他研究[88]报道了可溶性纤维防止猪肠道疾病的有益作用。另外，不溶性纤维与肠道菌群减少和肠道感染的严重程度降低有关[89–92]，因为不溶性纤维会降低食糜通

过消化道的速度，从而减少病原体增殖的时间。然而，也并不是所有的研究都支持不溶性纤维促进肠道健康（表1）这一结论[84,85,88,89,91,93–97]。不过，人们认识到可溶性纤维对肠道健康的不利影响是由于其黏度而不是发酵能力，并且将可溶性和不溶性纤维结合在日粮中一同作为反应肠道健康的指标[4,93,98,99]。可是，很难建立有益于猪的健康的膳食纤维的推荐水平，这是因为肠道健康最终取决于用于日粮配方的各种原料，并且高纤维水平可能会妨碍其他营养物质的利用率和降低猪的生产性能。

3.6. 纤维对妊娠母猪行为的影响

限饲是预防妊娠母猪过肥和维持其运动与生殖功能的常见做法。虽然这种喂养方式确保提供足够的营养以满足母猪的保养和繁殖需求，但它不能提供足够的饲料来达到母猪的饱腹感。据报道由于限制性喂养而缺乏饱腹感，导致母猪具有侵略性和刻板症[100]，在单独或大群饲养的妊娠母猪中，这是值得在福利和生产上紧密关注的方面。因此，通常将纤维原料掺入妊娠母猪日粮中以减少饥饿感并缓解与限饲相关的侵略和行为问题[9]。高纤维日粮的有益作用归因于其延缓胃排空[101]及增加胃内容物和发酵产物的能力[49,102]。

立即饲喂后，纤维类型或水平不影响母猪的行为，因为饲喂期和母猪活动密切相关[9]。然而，高纤维日

表1 非淀粉多糖类型对猪的性能和肠道健康影响的研究结果

Animal type	Challenge model	Basal diet	Type of NSP ^a	Response		Reference
				Performance	Intestinal health	
Weanling pigs	<i>E. coli</i>	Rice	Soluble	↓ Daily gain	↑ Infection, PWD incidence, proliferation, pH	[85]
Weanling pigs	<i>E. coli</i>	Rice	Soluble	No effect	↑ Infection, PWD incidence, proliferation; ↓ pH	[84]
Growing pigs	<i>Lawsonia intracellularis</i>	Corn-SBM	Insoluble	No effect	↓ Lesion length, diarrhea prevalence, proliferation	[94,95]
Growing pigs	Swine dysentery	Triticale, barley	Soluble	No effect	↓ Infection, PWD incidence; ↓ gut pH, SCFA	[88]
Weanling pigs	Non	Rice, animal protein	Insoluble	No effect	↓ PWD incidence; firmer stool	[91]
Weanling pigs	<i>E. coli</i>	Porridge oats, wheat, animal protein	Soluble	No effect	↓ Infection, PWD incidence, pH; ↑ <i>Lactobacillus</i> : coliform	[93]
Weanling pigs	Non	Corn, barley, soy protein concentrate	Insoluble	No effect	↑ PWD incidence, lactobacilli; ↑ SCFA; ↓ <i>E. coli</i> , coliforms	[89]
Weanling pigs	<i>E. coli</i>	Corn, wheat, barley, SBM	Insoluble	No effect	↓ SCFA; ↓ PWD incidence, <i>E. coli</i> ; ↑ microbial diversity	[96]
Growing pigs	Non	Wheat, SBM	Soluble	No effect	↑ Immune response, bifidobacteria, lactobacilli, VFA; ↓ Enterobacteriaceae	[97]

E. coli: *Escherichia coli*; PWD: post-weaning diarrhea; SBM: soybean meal; SCFA: short-chain fatty acids; VFA: volatile fatty acids. The symbol ↑ indicates an increase in response criteria, ↓ indicates a decrease in response criteria, and ↓ indicates no effect on response criteria.

^a NSP: non-starch polysaccharides; NSP-containing diets are compared with non-antibiotic control diets for the entire experimental period; significance is defined as $P < 0.05$.

粮对饱腹感和繁殖的长期影响取决于膳食纤维的物理化学性质。可溶性纤维可以延长和维持更长时间的营养吸收，因此能够在进食后几个小时内减少猪的活动[9,49,102]。可溶性纤维还可以增加挥发性脂肪酸的产生，当葡萄糖供应减少时，它可以作为能量来源。此外，挥发性脂肪酸可影响某些肠泌激素的产生，如与能量和脂质代谢相关的生长素释放肽、胰高血糖素样肽-1和肽YY，同时这些激素也可以延长饱腹感[103]。因此，与不溶性纤维相比，可溶性纤维对妊娠母猪的饱腹感影响更大，因为它可以很大程度上改变与饱腹感、脂质代谢和能量代谢相关的肠激素的分泌能力。

4. 提高高纤维饲料的饲喂价值

饲料加工工艺如机械和热处理可用于改变饲料的物理性质，以提高富含不溶性纤维的饲料原料的溶解度[104,105]。这些技术可以与富含不溶性纤维的日粮一起使用，以验证其对妊娠母猪福利和行为的影响。

已经采用了几种方法来提高高纤维日粮的营养价值，根据净能或有效营养基础配制日粮、减少粒度、制粒和使用外源酶等。这些方法已被广泛讨论。外源酶是使用最广泛的以改善高纤维日粮对猪营养不利影响的方法。该方法使用的是猪不分泌的而降解纤维成分所必需的酶；因此，将适当的酶添加到富含纤维的日粮中可以帮助不溶性纤维的降解。目前几种猪饲料纤维降解酶制剂已经被商业化生产。在外源性纤维降解酶中，木聚

糖酶和 β -葡聚糖酶是使用最为广泛的，因为阿拉伯木聚糖、纤维素和 β -葡聚糖是高纤维日粮中最主要的非淀粉多糖[2,106]。木聚糖酶和 β -葡聚糖酶通常一起使用或与其他市售的糖酶（如 β -甘露聚糖酶、 α -半乳糖苷酶和果胶酶）以及外源性蛋白酶和植酸酶组合使用，以有效地水解高纤维日粮，从而增加营养物质利用[106]。

在猪营养方面，外源酶的使用已被广泛地研究。然而，关于外源酶对饲喂高纤维日粮的猪的营养利用和生长性能的影响，其结果并不一致（表2）[107–113]。日粮组成变化、实验条件变化和酶特性（即来源、剂量和基质）等因素可以解释酶在猪试验中的作用不一致的原因[2,114]。

喂食高纤维日粮对猪的代谢机制和消化生理的影响仍不清楚。例如，生长性能通常用于评估添加酶的高纤维日粮对猪的效果。可是，生长依赖于生物和生物化学过程的相互作用。所以，为了使动物生长，必须抑制或增强动物的特定过程。有必要阐明高纤维日粮添加的外源酶如何影响这些过程，进而怎样对猪的生长发挥作用。此外，关于酶对高纤维日粮的影响的研究主要集中在酶在肠腔内的作用（如营养物质消化率、消化物pH和黏度），而没有考虑酶对营养物质吸收模式和生长相关的内分泌系统的影响；更具体地说，这些研究没有考虑酶对与猪生长性能相关的重要肠激素的影响。然而，使用手术处理的猪模型（如门静脉导管插入术）加上屠宰技术使得我们可以在消化系统的不同部分中研究消化及其相关的代谢和生理效应。从这些研究中得到的数据，可

表2 添加富含纤维的日粮与碳水化合物复合物对猪的营养物质消化率和性能的影响

Diet composition	NSP enzyme	Pig	Nutrient digestibility	Performance	Reference
Wheat, SBM, wheat screening, millrun	Cellulase, galactanase, mannanase, and pectinase	Nursery	Improved DM, starch, energy, NSP, CP, and phytate digestibility	Improved growth rate and feed efficiency	[107]
Corn, SBM, DDGS (corn or sorghum)	Xylanase, α -amylase, β -glucanase, and protease	Nursery	DM digestibility improved, but not CP and energy	Improved feed efficiency, but not growth rate	[108]
Corn, SBM, DDGS (corn or sorghum)	Xylanase, α -amylase, β -glucanase, and protease	Grower-finisher	CP digestibility improved, but not DM and energy	No significant improvement	[108]
Corn, barley, SBM, wheat DDGS	Xylanase, β -glucanase, and cellulase	Grower-finisher	Improved DM, CP, ether extract, and energy digestibility	Improved growth rate and feed efficiency	[109]
Corn, SBM, corn DDGS	Xylanase, β -glucanase, and mannanase	Nursery	Not determined	No significant improvement	[110]
Corn, SBM, corn DDGS	Xylanase, β -glucanase, protease, and mannanase	Grower-finisher	Not determined	No significant improvement in all four studies	[111]
Wheat, barley, corn, SBM, CM, corn DDSG, wheat middlings, rye	Xylanase and β -glucanase	Grower-finisher	Improved DM, CP, and energy digestibility	Improved gilt growth performance, but not barrows	[112]
Corn-SBM, wheat middling, fish meal	Xylanase, α -amylase, and protease	Nursery	Improved DM, CP, and energy digestibility	Improved growth rate and feed efficiency	[113]

CM: canola meal; DDGS: distillers dried grains with solubles; CP: crude protein; DM: dry matter.

以用来解释，将酶添加到高纤维日粮中，即使营养物质消化率提高，猪生长性能也可能不会出现明显改变，从而有助于设计提高猪营养物质利用的方法。

5. 结论和展望

纤维副产物提供了降低养猪成本、提高盈利能力的机会。然而，将这种副产物掺入猪饲料中将不可避免地增加膳食纤维含量。猪摄入富含纤维的日粮会限制营养物质的利用，导致其生长性能下降。另外，膳食纤维由于能够影响猪的肠道生理、肠道健康以及母猪福利而受到广泛的关注。然而，关于纤维对猪生长的作用和对肠道健康的影响的文献报道是互相矛盾的。这些矛盾是由于纤维来源、类型和添加水平的差异，以及文献中用于测定膳食纤维的分析方法不同。需要进一步的研究来阐明纤维来源、类型和添加水平对猪的生长性能和肠道健康的影响。

可以采用几种方法来提高高纤维日粮的营养价值。纤维分解酶是研究最多并且广泛使用的方法，以抵消与摄入富含纤维的日粮相关的负面影响，这使得纤维原料在猪饲料中得到广泛使用。然而，纤维分解酶在纤维丰富的猪饲料中的作用的研究结果并不一致；因此，为了阐明造成这种差异的原因，还需要进行更多的进一步研究。解决这些差异的一种方法是调查纤维分解酶对与肠完整性和营养转运相关的基因表达的影响，因为这些基因与肠上皮细胞的正常功能和肠腔吸收营养物质的能力有关。最后，饲料加工工艺可用于提高含有高水平不溶性纤维的饲料原料的溶解度。这种技术可以用于增加不溶性纤维在妊娠母猪日粮中的使用，以改善母猪的福利和行为。

Compliance with ethics guidelines

Atta K. Agyekum and C. Martin Nyachoti declare that they have no conflict of interest or financial conflicts to disclose.

References

- [1] Woyengo TA, Beltranena E, Zijlstra RT. Nonruminant Nutrition Symposium: Controlling feed cost by including alternative ingredients into pig diets: A review. *J Anim Sci* 2014;92(4):1293–305.
- [2] Bedford MR, Schulze H. Exogenous enzymes for pigs and poultry. *Nutr Res Rev* 1998;11(1):91–114.
- [3] Wenk C. The role of dietary fibre in the digestive physiology of the pig. *Anim Feed Sci Tech* 2001;90(1–2):21–33.
- [4] Owusu-Asiedu A, Patience JF, Laarveld B, Van Kessel AG, Simmins PH, Zijlstra RT. Effects of guar gum and cellulose on digesta passage rate, ileal microbial populations, energy and protein digestibility, and performance of grower pigs. *J Anim Sci* 2006;84(4):843–52.
- [5] Agyekum AK, Woyengo TA, Slominski BA, Yin YL, Nyachoti CM. Effects of formulating growing pig diet with increasing levels of wheat-corn distillers dried grains with solubles on digestible nutrient basis on growth performance and nutrient digestibility. *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl)* 2014;98(4):651–8.
- [6] Agyekum AK, Sands JS, Regassa A, Kiarie E, Weihrach D, Kim WK, et al. Effect of supplementing a fibrous diet with a xylanase and β -glucanase blend on growth performance, intestinal glucose uptake, and transport-associated gene expression in growing pigs. *J Anim Sci* 2015;93(7):3483–93.
- [7] Montagne L, Pluske JR, Hampson DJ. A review of interactions between dietary fibre and the intestinal mucosa, and their consequences on digestive health in young non-ruminant animals. *Anim Feed Sci Tech* 2003;108(1–4):95–117.
- [8] Bach Knudsen KE, Hedemann MS, Lærke HN. The role of carbohydrates in intestinal health of pigs. *Anim Feed Sci Tech* 2012;173(1–2):41–53.
- [9] De Leeuw JA, Bolhuis JE, Bosch G, Gerrits WJ. Effects of dietary fibre on behaviour and satiety in pigs. *Proc Nutr Soc* 2008;67(4):334–42.
- [10] Bindelle J, Leterme P, Buldgen A. Nutritional and environmental consequences of dietary fibre in pig nutrition: A review. *Biotechnol Agron Soc Environ* 2008;12(1):69–80.
- [11] Trowell H, Southgate DA, Wolever TM, Leeds AR, Gassull MA, Jenkins DJ. Letter: Dietary fibre redefined. *Lancet* 1976;307(7966):967.
- [12] Bach Knudsen KE. The nutritional significance of “dietary fibre” analysis. *Anim Feed Sci Tech* 2001;90(1–2):3–20.
- [13] Codex Alimentarius Commission. Report on the 30th session of the Codex Committee on Nutrition and Foods for Special Dietary Uses (ALINORM 09/32/26). Appendix II. Guidelines for the use of nutrition claims: Table of conditions for nutrient contents (Part B) dietary fibre. Rome: Codex Alimentarius Commission; 2008 Nov.
- [14] Metzler B, Mosenthin R. A review of interactions between dietary fiber and the gastrointestinal microbiota and their consequences on intestinal phosphorus metabolism in growing pigs. *Asian-Aust J Anim Sci* 2008;21(4):603–15.
- [15] Noblet J, Le Goff G. Effect of dietary fibre on the energy value of feeds for pigs. *Anim Feed Sci Tech* 2001;90(1–2):35–52.
- [16] Bach Knudsen KE. Triennial Growth Symposium: Effects of polymeric carbohydrates on growth and development in pigs. *J Anim Sci* 2011;89(7):1965–80.
- [17] Souffrant WB. Effect of dietary fibre on ileal digestibility and endogenous nitrogen losses in the pig. *Anim Feed Sci Tech* 2001;90(1–2):93–102.
- [18] Van Soest PJ, Robertson JB, Lewis BA. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *J Dairy Sci* 1991;74(10):3583–97.
- [19] Mertens DR. Challenges in measuring insoluble dietary fiber. *J Anim Sci* 2003;81(12):3233–49.
- [20] Latimer GW Jr, Horwitz W, editors. Official methods of analysis of AOAC INTERNATIONAL. 18th ed. Arlington: AOAC INTERNATIONAL; 2007.
- [21] Asp NG, Tovar J, Bairoliya S. Determination of resistant starch *in vitro* with three different methods, and *in vivo* with a rat model. *Eur J Clin Nutr* 1992;46 Suppl 2:S117–9.
- [22] Englyst HN, Kingman SM, Hudson GJ, Cummings JH. Measurement of resistant starch *in vitro* and *in vivo*. *Br J Nutr* 1996;75(5):749–55.
- [23] Zijlstra RT, Jha R, Woodward AD, Fohse J, van Kempen TA. Starch and fiber properties affect their kinetics of digestion and thereby digestive physiology in pigs. *J Anim Sci* 2012;90 Suppl 4:49–58.
- [24] Avelar E, Jha R, Beltranena E, Cervantes M, Morales A, Zijlstra RT. The effect of feeding wheat distillers dried grain with solubles on growth performance and nutrient digestibility in weaned pigs. *Anim Feed Sci Tech* 2010;160(1–2):73–7.
- [25] Anguita M, Gasa J, Nofrarias M, Martín-Orúe SM, Pérez JF. Effect of coarse ground corn, sugar beet pulp and wheat bran on the voluntary intake and physicochemical characteristics of digesta of growing pigs. *Livest Sci* 2007;107(2–3):182–91.
- [26] Laitat M, Antoine N, Cabaraux JF, Cassart D, Mainil J, Moula N, et al. Influence of sugar beet pulp on feeding behavior, growth performance, carcass quality and gut health of fattening pigs. *Biotechnol Agron Soc Environ* 2015;19(1):20–31.

- [27] Millet S, Meyns T, Aluwé M, De Brabander D, Ducatelle R. Effect of grinding intensity and crude fibre content of the feed on growth performance and gastric mucosa integrity of growing-finishing pigs. *Livest Sci* 2010;134(1-3):152-4.
- [28] Kerr BJ, Gabler NK, Shurson GC. Formulating diets containing corn distillers dried grains with solubles on a net energy basis: Effects on pig performance and on energy and nutrient digestibility. *Prof Anim Sci* 2015;31(6):497-503.
- [29] Wu F, Johnston LJ, Urriola PE, Hilbrands AM, Shurson GC. Evaluation of NE predictions and the impact of feeding maize distillers dried grains with solubles (DDGS) with variable NE content on growth performance and carcass characteristics of growing-finishing pigs. *Anim Feed Sci Tech* 2016;215:105-16.
- [30] Kyriazakis I, Emmans GC. The voluntary feed intake of pigs given feeds based on wheat bran, dried citrus pulp and grass meal, in relation to measurements of feed bulk. *Br J Nutr* 1995;73(2):191-207.
- [31] Ndou SP, Gous RM, Chimonyo M. Prediction of scaled feed intake in weaner pigs using physico-chemical properties of fibrous feeds. *Br J Nutr* 2013;110(4):774-80.
- [32] Stein HH, Shurson GC. Board-invited review: The use and application of distillers dried grains with solubles in swine diets. *J Anim Sci* 2009;87(4):1292-303.
- [33] Agyekum AK, Slominski BA, Nyachoti CM. Organ weight, intestinal morphology, and fasting whole-body oxygen consumption in growing pigs fed diets containing distillers dried grains with solubles alone or in combination with a multienzyme supplement. *J Anim Sci* 2012;90(9):3032-40.
- [34] Gutierrez NA, Kerr BJ, Patience JF. Effect of insoluble-low fermentable fiber from corn-ethanol distillation origin on energy, fiber, and amino acid digestibility, hindgut degradability of fiber, and growth performance of pigs. *J Anim Sci* 2013;91(11):5314-25.
- [35] Henry Y. Dietary factors involved in feed intake regulation in growing pigs: A review. *Livest Prod Sci* 1985;12(4):339-54.
- [36] Bach Knudsen KE, Hansen I. Gastrointestinal implications in pigs of wheat and oat fractions. 1. Digestibility and bulking properties of polysaccharides and other major constituents. *Br J Nutr* 1991;65(2):217-32.
- [37] Wilfart A, Montagne L, Simmins H, Noblet J, van Milgen J. Digesta transit in different segments of the gastrointestinal tract of pigs as affected by insoluble fibre supplied by wheat bran. *Br J Nutr* 2007;98(1):54-62.
- [38] Le Gall M, Warpechowski M, Jaguelin-Peyraud Y, Noblet J. Influence of dietary fibre level and pelleting on the digestibility of energy and nutrients in growing pigs and adult sows. *Animal* 2009;3(3):352-9.
- [39] Urriola PE, Stein HH. Effects of distillers dried grains with solubles on amino acid, energy, and fiber digestibility and on hindgut fermentation of dietary fiber in a corn-soybean meal diet fed to growing pigs. *J Anim Sci* 2010;88(4):1454-62.
- [40] Schulze H, van Leeuwen P, Verstegen MW, Huisman J, Souffrant WB, Ahrens F. Effect of level of dietary neutral detergent fiber on ileal apparent digestibility and ileal nitrogen losses in pigs. *J Anim Sci* 1994;72(9):2362-8.
- [41] Montagne L, Piel C, Lallès JP. Effect of diet on mucin kinetics and composition: Nutrition and health implications. *Nutr Rev* 2004;62(3):105-14.
- [42] Eastwood MA, Morris ER. Physical properties of dietary fiber that influence physiological function: A model for polymers along the gastrointestinal tract. *Am J Clin Nutr* 1992;55(2):436-42.
- [43] Khokhar S. Dietary fibers: Their effects on intestinal digestive enzyme activities. *J Nutr Biochem* 1994;5(4):176-80.
- [44] Knudsen KE, Jensen BB, Hansen I. Digestion of polysaccharides and other major components in the small and large intestine of pigs fed on diets consisting of oat fractions rich in β -D-glucan. *Br J Nutr* 1993;70(2):537-56.
- [45] Högberg A, Lindberg JE. Influence of cereal non-starch polysaccharides on digestion site and gut environment in growing pigs. *Livest Prod Sci* 2004;87(2-3):121-30.
- [46] Gao L, Chen L, Huang Q, Meng L, Zhong R, Liu C, et al. Effect of dietary fiber type on intestinal nutrient digestibility and hindgut fermentation of diets fed to finishing pigs. *Livest Sci* 2015;174:53-8.
- [47] Agyekum AK, Regassa A, Kiarie E, Nyachoti CM. Nutrient digestibility, digesta volatile fatty acids, and intestinal bacterial profile in growing pigs fed a distillers dried grains with solubles containing diet supplemented with a multi-enzyme cocktail. *Anim Feed Sci Tech* 2016;212:70-80.
- [48] Jenkins DJA, Jenkins AL, Wolever TMS, Collier GR, Rao AV, Thompson LU. Starchy foods and fiber: Reduced rate of digestion and improved carbohydrate metabolism. *Scand J Gastroenterol Suppl* 1987;22(Suppl 129):132-41.
- [49] Serena A, Jørgensen H, Bach Knudsen KE. Absorption of carbohydrate-derived nutrients in sows as influenced by types and contents of dietary fiber. *J Anim Sci* 2009;87(1):136-47.
- [50] Nunes CS, Malmlöf K. Effects of guar gum and cellulose on glucose absorption, hormonal release and hepatic metabolism in the pig. *Br J Nutr* 1992;68(3):693-700.
- [51] Nyachoti CM, de Lange CFM, McBride BW, Schulze H. Significance of endogenous gut nitrogen losses in the nutrition of growing pigs: A review. *Can J Anim Sci* 1997;77(1):149-63.
- [52] Langlois A, Corring T, Février C. Effects of wheat bran on exocrine pancreas secretion in the pig. *Reprod Nutr Dev* 1987;27(5):929-39.
- [53] Low AG. Secretory response of the pig gut to non-starch polysaccharides. *Anim Feed Sci Tech* 1989;23(1-3):55-65.
- [54] Shi XS, Noblet J. Contribution of the hindgut to digestion of diets in growing pigs and adult sows: Effect of diet composition. *Livest Prod Sci* 1993;34(3-4):237-52.
- [55] Schneeman BO, Gallaher D. Effects of dietary fiber on digestive enzyme activity and bile acids in the small intestine. *Proc Soc Exp Biol Med* 1985;180(3):409-14.
- [56] Story JA. Dietary fiber and lipid metabolism. *Proc Soc Exp Biol Med* 1985;180(3):447-52.
- [57] Dégen L, Halas V, Babinszky L. Effect of dietary fibre on protein and fat digestibility and its consequences on diet formulation for growing and fattening pigs: A review. *Acta Agr Scand A—An* 2007;57(1):1-9.
- [58] Kil DY, Sauber TE, Jones DB, Stein HH. Effect of the form of dietary fat and the concentration of dietary neutral detergent fiber on ileal and total tract endogenous losses and apparent and true digestibility of fat by growing pigs. *J Anim Sci* 2010;88(9):2959-67.
- [59] Jin L, Reynolds LP, Redmer DA, Caton JS, Crenshaw JD. Effects of dietary fiber on intestinal growth, cell proliferation, and morphology in growing pigs. *J Anim Sci* 1994;72(9):2270-8.
- [60] Stanogias G, Pearce GR. The digestion of fibre by pigs. 3. Effects of the amount and type of fibre on physical characteristics of segments of the gastrointestinal tract. *Br J Nutr* 1985;53(3):537-48.
- [61] Anugwa FO, Varel VH, Dickson JS, Pond WG, Krook LP. Effects of dietary fiber and protein concentration on growth, feed efficiency, visceral organ weights and large intestine microbial populations of swine. *J Nutr* 1989;119(6):879-86.
- [62] Pond WG, Varel VH, Dickson JS, Haschek WM. Comparative response of swine and rats to high-fiber or high-protein diets. *J Anim Sci* 1989;67(3):716-23.
- [63] Nyachoti CM, de Lange CFM, McBride BW, Leeson S, Schulze H. Dietary influence on organ size and *in vitro* oxygen consumption by visceral organs of growing pigs. *Livest Prod Sci* 2000;65(3):229-37.
- [64] Brunsgaard G. Effects of cereal type and feed particle size on morphological characteristics, epithelial cell proliferation, and lectin binding patterns in the large intestine of pigs. *J Anim Sci* 1998;76(11):2787-98.
- [65] Serena A, Hedemann MS, Bach Knudsen KE. Influence of dietary fiber on luminal environment and morphology in the small and large intestine of sows. *J Anim Sci* 2008;86(9):2217-27.
- [66] Mateos GG, Jiménez-Moreno E, Serrano MP, Lázaro RP. Poultry response to high levels of dietary fiber sources varying in physical and chemical characteristics. *J Appl Poultry Res* 2012;21(1):156-74.
- [67] Yen JT. Oxygen consumption and energy flux of porcine splanchnic tissues. In: Laplace JP, Février C, Barbeau A, editors *Digestive physiology in pigs: Proceedings of the VIIth International Symposium on Digestive Physiology in Pigs*. Paris: INRA; 1997. p. 260-9.
- [68] Yen JT, Nienaber JA, Hill DA, Pond WG. Oxygen consumption by portal vein-drained organs and by whole animal in conscious growing swine. *Proc Soc Exp Biol Med* 1989;190(4):393-8.
- [69] Kelly JM, McBride BW. The sodium pump and other mechanisms of thermogenesis in selected tissues. *Proc Nutr Soc* 1990;49(2):185-202.
- [70] McBride BW, Kelly JM. Energy cost of absorption and metabolism in the ruminant gastrointestinal tract and liver: A review. *J Anim Sci* 1990;68(9):2997-3010.
- [71] Kelly JM, Southern BG, Kelly CE, Milligan LP, McBride BW. Quantification of *in vitro* and *in vivo* energy metabolism of the gastrointestinal tract of fed or fasted sheep. *Can J Anim Sci* 1993;73(4):855-

- 68.
- [72] Yen JT, Nyachoti CM, de Lange CFM, Nienaber JA, Brown-Brandl TM. Effect of diet composition on organ size and energy expenditure in growing pigs. In: Lindberg JE, Ogle B, editors *Digestive physiology of pigs: Proceedings of the 8th Symposium*. Oxon: CABI Publishing; 2001. p. 98–100.
- [73] Xu G, Baidoo SK, Johnston LJ, Bibus D, Cannon JE, Shurson GC. Effects of feeding diets containing increasing content of corn distillers dried grains with solubles to grower-finisher pigs on growth performance, carcass composition, and pork fat quality. *J Anim Sci* 2010;88(4):1398–410.
- [74] Jha R, Htoo JK, Young MG, Beltranena E, Zijlstra RT. Effects of increasing co-product inclusion and reducing dietary protein on growth performance, carcass characteristics, and jowl fatty acid profile of growing-finishing pigs. *J Anim Sci* 2013;91(5):2178–91.
- [75] Lobley GE, Milne V, Lovie JM, Reeds PJ, Pennie K. Whole body and tissue protein synthesis in cattle. *Br J Nutr* 1980;43(3):491–502.
- [76] Jha R, Berrocoso JD. Review: Dietary fiber utilization and its effects on physiological functions and gut health of swine. *Animal* 2015;9(9):1441–52.
- [77] Choct M. Feed non-starch polysaccharides: Chemical structures and nutritional significance. *Feed Mill Intern* 1997 Jun:13–26.
- [78] Yen JT, Varel VH, Nienaber JA. Metabolic and microbial responses in western crossbred and Meishan growing pigs fed a high-fiber diet. *J Anim Sci* 2004;82(6):1740–55.
- [79] Slavin J. Fiber and prebiotics: Mechanisms and health benefits. *Nutrients* 2013;5(4):1417–35.
- [80] Fohse JM, Gänzle MG, Regmi PR, van Kempen TA, Zijlstra RT. High amylose starch with low *in vitro* digestibility stimulates hindgut fermentation and has a bifidogenic effect in weaned pigs. *J Nutr* 2015;145(11):2464–70.
- [81] Bikker P, Dirkzwager A, Fledderus J, Trevisi P, le Huërou-Luron I, Lallès JP, et al. The effect of dietary protein and fermentable carbohydrates levels on growth performance and intestinal characteristics in newly weaned piglets. *J Anim Sci* 2006;84(12):3337–45.
- [82] Bindelle J, Pieper R, Leterme P, Rossnagel B, Van Kessel AG. Changes in intestinal microbial ecophysiology as related to the carbohydrate composition of barleys and oats cultivars in an *in vitro* model of the pig gastrointestinal tract. *Livest Sci* 2010;133(1–3):151–3.
- [83] Ivarsson E, Roos S, Liu HY, Lindberg JE. Fermentable non-starch polysaccharides increases the abundance of *Bacteroides-Prevotella-Porphoryomonas* in ileal microbial community of growing pigs. *Animal* 2014;8(11):1777–87.
- [84] Montagne L, Cavaney FS, Hampson DJ, Lallès JP, Pluske JR. Effect of diet composition on postweaning colibacillosis in piglets. *J Anim Sci* 2004;82(8):2364–74.
- [85] Hopwood DE, Pethick DW, Pluske JR, Hampson DJ. Addition of pearl barley to a rice-based diet for newly weaned piglets increases the viscosity of the intestinal contents, reduces starch digestibility and exacerbates post-weaning colibacillosis. *Br J Nutr* 2004;92(3):419–27.
- [86] McDonald DE, Pethick DW, Mullan BP, Hampson DJ. Increasing viscosity of the intestinal contents alters small intestinal structure and intestinal growth, and stimulates proliferation of enterotoxigenic *Escherichia coli* in newly-weaned pigs. *Br J Nutr* 2001;86(4):487–98.
- [87] Pluske JR, Durmic Z, Pethick DW, Mullan BP, Hampson DJ. Confirmation of the role of rapidly fermentable carbohydrates in the expression of swine dysentery in pigs after experimental infection. *J Nutr* 1998;128(10):1737–44.
- [88] Thomsen LE, Knudsen KEB, Jensen TK, Christensen AS, Møller K, Roepstorff A. The effect of fermentable carbohydrates on experimental swine dysentery and whip worm infections in pigs. *Vet Microbiol* 2007;119(2–4):152–63.
- [89] Molist F, Hermes RG, de Segura AG, Martín-Orúe SM, Gasa J, Manzanilla EG, et al. Effect and interaction between wheat bran and zinc oxide on productive performance and intestinal health in post-weaning piglets. *Br J Nutr* 2011;105(11):1592–600.
- [90] Mateos GG, Jiménez-Moreno E, Serrano MP, Lázaro RP. Poultry response to high levels of dietary fiber sources varying in physical and chemical characteristics. *J Appl Poult Res* 2012;21(1):156–74.
- [91] Kim JC, Mullan BP, Hampson DJ, Pluske JR. Addition of oat hulls to an extruded rice-based diet for weaner pigs ameliorates the incidence of diarrhoea and reduces indices of protein fermentation in the gastrointestinal tract. *Br J Nutr* 2008;99(6):1217–25.
- [92] Kalmendal R, Elwinger K, Holm L, Tauson R. High-fibre sunflower cake affects small intestinal digestion and health in broiler chickens. *Br Poult Sci* 2011;52(1):86–96.
- [93] Wellock IJ, Fortomaris PD, Houdijk JG, Wiseman J, Kyriazakis I. The consequences of non-starch polysaccharide solubility and inclusion level on the health and performance of weaned pigs challenged with enterotoxigenic *Escherichia coli*. *Br J Nutr* 2008;99(3):520–30.
- [94] Whitney MH, Shurson GC, Guedes RC. Effect of dietary inclusion of distillers dried grains with solubles on the ability of growing pigs to resist a *Lawsonia intracellularis* challenge. *J Anim Sci* 2006;84(7):1860–9.
- [95] Whitney MH, Shurson GC, Guedes RC. Effect of including distillers dried grains with solubles in the diet, with or without antimicrobial regimen, on the ability of growing pigs to resist a *Lawsonia intracellularis* challenge. *J Anim Sci* 2006;84(7):1870–9.
- [96] Molist F, Gómez de Segura A, Pérez JF, Bhandari SK, Krause DO, Nyachoti CM. Effect of wheat bran on the health and performance of weaned pigs challenged with *Escherichia coli* K88⁺. *Livest Sci* 2010;133(1–3):214–7.
- [97] Smith AG, O’ Doherty JV, Reilly P, Ryan MT, Bahar B, Sweeney T. The effects of laminarin derived from *Laminaria digitata* on measurements of gut health: Selected bacterial populations, intestinal fermentation, mucin gene expression and cytokine gene expression in the pig. *Br J Nutr* 2011;105(5):669–77.
- [98] Molist F, Gómez de Segura A, Gasa J, Hermes RG, Manzanilla EG, Anguita M, et al. Effects of the insoluble and soluble dietary fibre on the physicochemical properties of digesta and the microbial activity in early weaned piglets. *Anim Feed Sci Tech* 2009;149(3–4):346–53.
- [99] Pieper R, Jha R, Rossnagel B, Van Kessel AG, Souffrant WB, Leterme P. Effect of barley and oat cultivars with different carbohydrate compositions on the intestinal bacterial communities in weaned piglets. *FEMS Microbiol Ecol* 2008;66(3):556–66.
- [100] Lawrence AB, Terlouw EM. A review of behavioral factors involved in the development and continued performance of stereotypic behaviors in pigs. *J Anim Sci* 1993;71(10):2815–25.
- [101] Jørgensen H, Theil PK, Bach Knudsen KE. Satiating properties of diets rich in dietary fibre fed to sows as evaluated by physico-chemical properties, gastric emptying rate and physical activity. *Livest Sci* 2010;134(1–3):37–40.
- [102] De Leeuw JA, Jongbloed AW, Verstegen MW. Dietary fiber stabilizes blood glucose and insulin levels and reduces physical activity in sows (*Sus scrofa*). *J Nutr* 2004;134(6):1481–6.
- [103] Sánchez D, Miguel M, Alexandre A. Dietary fiber, gut peptides, and adipocytokines. *J Med Food* 2012;15(3):223–30.
- [104] De Vries S, Pustjens AM, Schols HA, Hendriks WH, Gerrits WJJ. Improving digestive utilization of fiber-rich feedstuffs in pigs and poultry by processing and enzyme technologies: A review. *Anim Feed Sci Tech* 2012;178(3–4):123–38.
- [105] Rosenfelder P, Eklund M, Mosenthin R. Nutritive value of wheat and wheat by-products in pig nutrition: A review. *Anim Feed Sci Tech* 2012; 185(3–4):107–25.
- [106] Adeola O, Cowieson AJ. BOARD-INVITED REVIEW: Opportunities and challenges in using exogenous enzymes to improve nonruminant animal production. *J Anim Sci* 2011;89(10):3189–218.
- [107] Omogbenigun FO, Nyachoti CM, Slominski BA. Dietary supplementation with multienzyme preparations improves nutrient utilization and growth performance in weaned pigs. *J Anim Sci* 2004;82(4):1053–61.
- [108] Feoli C. Use of corn- and sorghum-based distillers dried grains with solubles in diets for nursery and finishing pigs [dissertation]. Manhattan: Kansas State University; 2008.
- [109] Emiola IA, Opapeju FO, Slominski BA, Nyachoti CM. Growth performance and nutrient digestibility in pigs fed wheat distillers dried grains with solubles-based diets supplemented with a multienzyme enzyme. *J Anim Sci* 2009;87(7):2315–22.
- [110] Jones CK, Bergstrom JR, Tokach MD, DeRouchey JM, Goodband RD, Nelssen JL, et al. Efficacy of commercial enzymes in diets containing various concentrations and sources of dried distillers grains with solubles for nursery pigs. *J Anim Sci* 2010;88(6):2084–91.
- [111] Jacela JY, Dritz SS, DeRouchey JM, Tokach MD, Goodband RD, Nelssen JL. Effects of supplemental enzymes in diets containing distillers dried grains with solubles on finishing pig growth performance. *Prof Anim Sci* 2010;26(4):412–24.
- [112] Kiarie E, Owusu-Asiedu A, Péron A, Simmins PH, Nyachoti CM. Efficacy of xylanase and β -glucanase blend in mixed grains and grain co-products-based diets for fattening pigs. *Livest Sci* 2012;148(1–

- 2):129–33.
- [113] Zhang GG, Yang ZB, Wang Y, Yang WR, Zhou HJ. Effects of dietary supplementation of multi-enzyme on growth performance, nutrient digestibility, small intestinal digestive enzyme activities, and large intestinal selected microbiota in weanling pigs. *J Anim Sci* 2014;92(5):2063–9.
- [114] Svihus B. Effect of digestive tract conditions, feed processing and ingredients on response to NSP enzymes. In: Bedford MR, Partridge GG, editors *Enzymes in farm animal nutrition*. Oxon: CABI Publishing; 2011. p. 129–59.