

微生物学途径提高反刍动物纤维消化率的研究进展

范定坤^{1,2}, 汪水平^{1*}, 周传社²

(1. 西南大学动物科学技术学院, 重庆 402460; 2. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 湖南长沙 410125)

摘要: 纤维占粗饲料营养物质的40%~70%, 除了作为反刍动物重要的能量来源, 还对维持动物的生产力和健康至关重要。提高纤维消化率已成为行业的关注热点, 而粗饲料中木质纤维素复合物是影响反刍动物纤维消化吸收和能量利用的最大障碍之一。本文总结了提高饲料纤维利用率的重要性以及相关的高效处理方式, 解析了各种生物处理方式的效果、关键作用点及优缺点, 为深入挖掘提高反刍动物纤维消化率的创新型生产实践应用技术提供理论基础。

关键词: 纤维; 消化率; 反刍动物; 微生物学

中图分类号: S816

文献标识码: A

DOI 编号: 10.19556/j.0258-7033.20220129-03

纤维在反刍动物的生产、健康方面起着重要作用, 如发酵生成挥发性脂肪酸、刺激咀嚼和反刍活动、促进唾液分泌、缓解瘤胃酸中毒等^[1]。纤维素和半纤维素作为纤维的主要成分本质上是可被消化的, 但它们与植物细胞壁中的木质素及羟基肉桂酸紧密结合对其营养物质利用造成阻碍。纤维的不完全消化会限制反刍动物采食量, 并降低动物生产力。提高反刍动物饲料纤维消化率是解决纤维能量供应不足、缓解饲料资源紧张的重要手段, 粗饲料木质纤维素蕴含巨大的纤维能量供应潜力, 可摆脱精料不足的限制。提高纤维消化率对环境保护同样必要。纤维衍生的己糖经瘤胃发酵可产生更多将二氧化碳还原成甲烷的氢离子, 导致纤维的能量供应较少而甲烷排放较多, 不仅浪费粗饲料纤维能量和反刍动物代谢能量, 而且是温室气体排放的重要因素之一^[2-4]。近年来, 随着纤维在反刍动物营养代谢中的作用不断被挖掘, 通过粗饲料预处理研究纤维利用率与营养代谢的关系逐步成为热点, 并迫切寻求提高反刍动物粗饲料纤维消化率的高效处理方式。本文综述了影响饲料纤维消化率的

因素, 并解析相关处理方法的效用原理与优缺点。

1 影响粗饲料纤维消化率的因素

影响纤维消化率的植物性因素主要受植物细胞壁的结构组成、植物器官及其组织类型和比例 2 个方面的调控。此外, 加工处理因素也对纤维消化起着重要作用。随着机械加工水平的提高, 植物器官组织的结构对纤维消化率的影响稳定在极低的水平, 而细胞壁的结构组成对纤维消化率的影响尤为突出。

1.1 细胞壁结构 纤维素和木聚糖能被瘤胃微生物迅速降解。同样, 由分子间氢键介导的纤维素木聚糖聚合物也能被快速降解, 其降解速率并不受分子间氢键的影响^[5]。然而, 纤维素和木聚糖通过酯键与木质素直接交联形成木质素碳水化合物复合体会降低纤维消化率^[5]。除直接交联外, 与碳水化合物发生酯化或醚化的羟基肉桂酸还能与木质素聚合间接形成交联结构, 进而阻碍纤维降解^[5]。木质素在瘤胃厌氧条件下无法分解, 且可逆或不可逆地吸附酶, 降低酶对纤维素和木聚糖的可及性, 导致结构性多糖水解程度较低, 因此纤维消化的主要障碍是木质素^[6]。此外, 阿魏酸二聚体、三聚体、四聚体也可与细胞壁多糖和木质素交联并降低牧草细胞壁降解速度和降解率^[5]。

1.2 植物器官及其组织类型和比例 植物组织的木质化程度决定反刍动物消化率、咀嚼时间、反刍时间、瘤胃

收稿日期: 2022-01-29; 修回日期: 2022-05-08

资助项目: 四川省科技计划项目 (2019YFN0080)

作者简介: 范定坤 (1997-), 男, 河南郑州人, 硕士, 主要从事反刍动物营养研究, E-mail: fandingkun1@outlook.com

* 通讯作者: 汪水平 (1979-), 男, 湖北浠水人, 博士后, 副教授, 主要从事反刍动物生理与代谢研究, E-mail: wangshuiping1979@sina.com

通过率,并最终影响生产性能^[7]。叶肉、厚角组织、韧皮部等不发生木质化的组织易被消化,但厚壁组织、植物表皮、木质部、维管束鞘等木质化程度较高的组织在瘤胃中不易被降解,限制了牧草的营养价值和反刍动物采食量。相邻细胞壁之间的中胶层木质素含量最高,是反刍动物瘤胃微生物降解纤维的最大障碍之一^[8]。此外,C4牧草木质化程度更高,因此比C3牧草更难被消化^[8]。

植物的叶茎比与其营养价值呈正相关,因此通常是被用作评价牧草营养价值的指标之一。茎、叶的可消化性差异是由其组织类型的比例不同所致,叶肉细胞比例较高的叶器官比组织木质化程度高的茎器官更容易消化^[7]。此外,由于茎的木质化程度随着牧草的成熟不断提高,其消化率也发生巨大变化^[9]。未成熟的茎的消化率与叶相似,而成熟的茎的消化率则远低于叶^[9]。

2 生物处理粗饲料对反刍动物纤维消化的影响

2.1 白腐菌 白腐菌通过其产生的木质素降解酶(包括木质素过氧化物酶、锰过氧化物酶、多功能过氧化物酶、漆酶和过氧化氢形成酶)实现对粗饲料木质素的解聚^[10]。其中锰过氧化物酶和漆酶主要作用于酚类木质素组分,木质素过氧化物酶作用于非酚类木质素组分,而多功能性过氧化物酶可同时作用于酚类和非酚类组分^[10]。白腐菌降解木质素是酶催化活性氧(ROS)反应产生羟基自由基,从而破坏木质纤维素结构的过程^[11]。该反应还涉及过氧化氢酶生成过氧化氢,进而激发酶活反应,促进木质素分子中的主要化学键断裂,扩大孔隙度,降低纤维素结晶度,最终引发细胞壁的衰变^[11]。某些白腐菌除可产生木质素降解酶外,还可产生纤维素降解酶(如 β -葡萄糖苷酶、纤维二糖水解酶和 β -木糖苷酶),可同时降解木质素和纤维素^[11]。因此,白腐菌可改善小麦秸秆、狗牙根、玉米秸秆等低质牧草的消化率和营养价值^[12]。

Tuyen等^[13]对11种白腐菌进行研究,甄别出其中9个可以增加小麦秸秆的体外中性洗涤纤维消化率(IVNDFD)和体外酸性洗涤纤维消化率(IVADFD)的菌种。然而,对碳水化合物的非选择性降解导致有机底物的损失是白腐菌提高反刍动物纤维消化率的主要缺点。研究表明,*Ceriporiopsis subvermispora*、*Phellinus pini*、*Phlebia spp.*、*Lentinula edodes*、*Hericium clathroides*和*Pleurotus spp.*等菌种可能由于缺少完整的纤维

素酶复合物,导致其只能选择性降解木质素^[14]。这些菌种可改善纤维消化和动物生产性能,同时不会对反刍动物碳水化合物的利用产生消极影响,但同一菌种的不同品系之间存在相当大的纤维降解差异。Nayan等^[12]以未处理的小麦秸秆为对照,研究白腐菌不同菌株处理小麦秸秆的效果,发现*Ceriporiopsis subvermispora* 1处理组木质素、纤维素、半纤维素的降解率分别比对照组高52.2%、6%、49.7%,*Ceriporiopsis subvermispora* 12处理组木质素、纤维素、半纤维素的降解率分别比对照组高17.5%、2.4%、31.8%。因此,白腐真菌预处理试验中菌株的选择比菌种的选择更为重要。

白腐菌具有多方面的积极效应,但由于预处理时间长、分解反刍动物可消化多糖导致牧草的营养价值损失而未被广泛应用。即使筛选菌株可以减少营养成分的损失,白腐菌处理仍存在漆酶抑制纤维素降解酶活性、真菌去木质素作用作为有氧代谢无法在瘤胃进行等问题需要进一步探究。

2.2 褐腐菌 与白腐菌不同,褐腐菌通过去甲基化、羟基化和侧链氧化等作用修饰木质素,并产生可选择性解聚纤维素和半纤维素的酶来降解木质纤维素^[15]。其褐腐过程是通过芬顿反应产生ROS对木质纤维素成分进行非选择性氧化。ROS可使木质纤维素复合物中的电子转移,引起结构改变的同时增加木质纤维素基质的孔隙度^[16]。这一反应过程会使结构多糖便于进行酶解反应,释放出可被真菌代谢的糖类物质^[15]。由于ROS半衰期极短,且需在有氧条件下进行反应,因此ROS进入瘤胃后生物活性迅速消失。残留的ROS可被动物体内的抗氧化活性成分还原,对动物及动物产品的不良影响较小^[16]。

褐腐菌预处理生物质常用于生物燃料的生产,但其对提高反刍动物纤维消化率的研究极少。Gao等^[17]用褐腐菌的不同菌株对玉米秸秆进行预处理后发现,褐腐菌株*G. trabeum* (KU-41)在预处理20 d时,纤维素的葡萄糖转化率最高,*G. trabeum*的2种菌株KU-41和NBRC6430在酶解48 h后木聚糖生成木糖的转化率为32.0%和31.4%,而对照组处理仅有11.2%。尽管褐腐菌预处理的玉米秸秆中木质素占碳水化合物的比例有所增加,但KU-41和NBRC6430的纤维素糖化效率分别增加了47%和42%,因此纤维素、半纤维素的酶解与去木质化作用的相关性较与木质素结构修饰的相关性

更强^[17]。

褐腐菌是需氧生物,预处理时间长,且某些褐腐菌的菌株会降解反刍动物所需多糖,从而降低处理后牧草的剩余营养价值,因此对修饰木质素而不降解可消化多糖的褐腐菌菌株的选择仍有待进一步研究。

2.3 酵母处理 补充酵母可提高乳酸利用率,降低乳酸产量,调控酸中毒期间的瘤胃 pH,在高精料饲料中添加酵母的效果更为明显^[18]。酵母菌作为兼性厌氧菌能够消耗氧气并降低瘤胃氧化还原电位,使瘤胃环境有利于包括纤维降解菌在内的厌氧微生物的生长^[18]。此外,酵母产物还能够提供可溶性生长因子(如维生素 B、氨基酸和有机酸),对主要的纤维素降解菌(如白色瘤胃球菌和琥珀酸丝状杆菌)的生长有促进作用,有利于提高纤维素消化率。

酵母菌、酵母培养物及其发酵产物是应用较为广泛的改善动物生产性能的饲料添加剂。一般认为,酵母产品对提高纤维消化率和动物生产性能有一定积极作用^[19-20]。Desnoyers 等^[21]研究发现,补充活酵母可使奶牛的有机物(OM)消化率提高 0.8%,干物质采食量(DMI)提高 0.44 kg/d,产奶量提高 1.2 kg/d。Marden 等^[18]也得到相似的结论,添加活酿酒酵母可显著提高奶牛总消化道 OM、中性洗涤纤维(NDF)和酸性洗涤纤维(ADF)消化率。在饲喂荷斯坦牛的燕麦秸秆日粮中,每天添加 10 g/头的酿酒酵母培养物可使 NDFD 从 48.6% 增至 60.5%,酵母培养物添加剂也能显著提高奶牛的产奶量、乳脂和乳蛋白^[22]。在 Jiang 等^[19-20]研究中,饲喂活酵母提高了奶牛 DM、NDF、ADF 的消化率,产奶量显著增加,但添加灭活酵母仅有增加 NDF 和 ADF 消化率的趋势,且不影响产奶量。此外,添加酵母可以提高纤维素降解菌的丰度和酶的活性。Alzahal 等^[23]通过转录组学测定瘤胃中酶的活性,饲喂活性干酵母会增加内切 β -1,4-葡聚糖酶的 mRNA 丰度,并有增加 α -葡萄糖醛酸酶 mRNA 丰度的趋势。

酵母对纤维消化和动物生产性能的积极作用不仅限于对纤维素降解菌的影响,还可归因于对包括真菌和原虫在内的瘤胃微生物的作用。添加酵母菌不仅有利于反刍动物瘤胃原虫区系更早的建立,而且增加了原虫、真菌和某些乳酸利用菌的数量^[24]。总之,添加活酵母及酵母培养物对纤维消化有积极作用,因此未来的研究应该以确定酵母产品的主要活性成分及作用方式为目标优

化酵母产品,提高动物生产性能。

2.4 外源性纤维溶解酶 溶解酶外源性纤维溶解酶(EFE)可以改善纤维消化率和畜禽生长性能,对牧草营养价值的作用剂量、活性、成分、pH、温度、金属离子辅因子(Ca^{2+} 、 Co^{2+} 、 Fe^{2+} 、 Mg^{2+} 、和 Mn^{2+})、蛋白组学特征、动物性能水平等多种因素影响^[25-26]。

EFE 对反刍动物的影响可分为摄入前、瘤胃中和瘤胃后。摄入前,EFE 以液态形式作用于纤维底物,有助于糖类和羧基肉桂酸的释放以及 NDF、ADF 的溶解^[27]。EFE 水解纤维基质引起的结构变化能够刺激反刍动物瘤胃微生物种群的生长,增加微生物附着表面积,提高瘤胃的纤维降解能力。Giraldo 等^[28]和 Gado 等^[29]研究表明,将 EFE 应用于绵羊和奶牛日粮,可促进瘤胃微生物生长并增加微生物蛋白产量。在瘤胃中,EFE 可保持稳定酶活,并可与瘤胃微生物起协同作用提高玉米青贮饲料中纤维素、木聚糖的消化率。此外,可通过补充某些瘤胃中无法合成的酶(如糖苷水解酶 GH7 家族)来提高瘤胃水解能力^[30]。而目前的研究表明,EFE 处理在瘤胃后阶段仅有降低十二指肠食糜黏度和增加营养吸收的作用^[31]。十二指肠食糜黏度的降低与木聚糖酶活性的增加有关,且在体外皱胃条件下补充 EFE 使得木聚糖酶活性比内切葡聚糖酶和淀粉酶更高,因此添加 EFE 会间接降低十二指肠食糜黏度^[31]。EFE 的应用通常随着牧草纤维水解程度和 NDFD 的提高,进而改善反刍动物的生产性能。然而,目前对于 EFE 在瘤胃中提高纤维消化率的具体作用形式以及在瘤胃后阶段的作用机理仍不清晰,需要进一步探究。

2.4.1 纤维素酶 纤维素酶是由内切葡聚糖酶、外切葡聚糖酶和 β -葡萄糖苷酶组成的能够将纤维素降解为葡萄糖的复合酶。内切葡聚糖酶随机攻击纤维素链的无定形区域,水解糖苷键,形成纤维素链进行下一步水解^[32]。外切葡聚糖酶作用于长链低聚糖,从纤维素链的一端单向连续的沿着纤维素链运动,将长链低聚糖水解为短链低聚糖^[32]。产生的短链低聚糖可以被 β -葡萄糖苷酶水解为葡萄糖^[32]。

纤维素酶作为提高饲料纤维消化率的饲料添加剂已逐渐普及。宋善丹^[33]研究表明,在日粮中添加纤维素酶显著提高了川中黑山羊的 OM、ADF 和 NDF 的消化率。吴爽等^[34]发现,纤维素酶能够破坏荞麦秸秆细胞壁的结构,降低荞麦秸秆的 NDF 和 ADF 含量,显著提

高滩羊的纤维消化率。添加纤维素酶还可改善青贮的发酵品质及适口性。Zhang等^[35]以大麦草为原料,添加纤维素酶显著提高了青贮饲料的乳酸和丁酸含量。

2.4.2 阿魏酸酯酶 阿魏酸,又称为4-羟基-3-甲氧基肉桂酸,其通过酯键和醚键连接阿拉伯木聚糖和木质素使纤维消化程度显著降低。阿魏酸酯酶(FAE)的主要催化结构为Ser-His-Asp的三联体催化活性中心^[36]。在FAE催化过程中,三联体催化活性中心对阿魏酸残基进行捕捉,水解酯键,释放阿魏酸^[36]。

研究发现,FAE能水解酯键并从细胞壁释放酯键连接的阿魏酸,但是它们很少由细菌产生,也不存在于瘤胃环境中^[37]。Xu等^[38]发现,FAE与纤维素酶联用时不仅促进木质纤维素的降解,而且能够保留更多的可供瘤胃发酵的碳水化合物。FAE不仅能够提高反刍动物饲料原料的纤维消化率,而且分离的阿魏酸对动物生理健康具有积极作用^[39]。此外,FAE能够提高反刍动物日粮中EFE的有效性^[40]。

2.5 扩展蛋白 扩展蛋白和类扩展蛋白是一类具有诱导细胞壁松弛能力的非水解蛋白^[41]。这类蛋白约26~28 ku,可作用于纤维素内氢键,通过破坏纤维素结构,提高纤维素酶、半纤维素酶的可及性来促进纤维水解^[42]。植物扩展蛋白主要分为2个家族,即 α -扩展蛋白家族和 β -扩展蛋白家族,仅 α -扩展蛋白具有细胞壁松弛活性,而 β -扩展蛋白已被确定为花粉过敏源家族^[43]。在微生物中也存在相似的具有细胞壁松弛活性的蛋白质,如真菌来源的loosenin和swollenin是不同于植物扩展蛋白的细胞壁破坏性蛋白质,枯草芽孢杆菌中的类扩展蛋白(BsEXLX1)已被用作研究扩展蛋白和类扩展蛋白对纤维素水解中氢键破坏作用的剂量标准^[42]。

研究发现,相比于EFE单独处理,BsEXLX1和EFE的协同作用使纤维素和半纤维素的水解程度提高了5倍以上^[44]。BsEXLX1对高浓度木质素的底物亲和力更高,进一步证实它与EFE协同降解木质纤维素复合物的效果显著^[45]。因此,扩展蛋白与类扩展蛋白的显著特征之一是它们与EFE的协同作用能够增加纤维素和半纤维素的水解。Pech-Cervantes等^[46]研究发现,在体外瘤胃条件下BsEXLX1和EFE的协同作用提高了纤维素底物的降解率,而对半纤维素底物的降解无影响。为了进一步证明此结论,Pech-Cervantes等^[47]研究低剂量的BsEXLX1(165 $\mu\text{g/g DM}$)和低纤维素酶

活性的EFE(2.3 mg/g DM)对狗牙根青贮饲料体外消化率的影响,发现BsEXLX1和EFE混合添加相比于单独使用EFE处理狗牙根青贮饲料的体外干物质消化率(IVDMD)和IVNDFD约增加4%和16%,与之前研究中添加2倍剂量EFE的效果相似^[48]。但高剂量的BsEXLX1($\geq 400 \mu\text{g/g DM}$)会降低EFE水解NDF的效果,并减少狗牙根青贮饲料体外发酵过程中挥发性脂肪酸(VFA)的产生^[47]。因此,低剂量的EFE能更有效激发与BsEXLX1的协同作用^[48]。

3 小结与展望

纤维是粗饲料中高比例的反刍动物营养代谢成分,也是反刍动物获取营养的主要来源之一。白腐菌、褐腐菌处理可能会成为最有效的降解木质纤维素的方法,然而在如何提高纤维利用率的同时不降低牧草的营养价值仍是研究的热点和难点,特殊菌株选择性培养的试验研究已经取得一定的成果,但仍需进一步探究。酵母产品与反刍动物瘤胃微生物的互作效应能够促进纤维消化,其发生机制尚不清楚。外源性纤维溶解酶的应用能够促进纤维的水解,但对其在反刍动物胃肠道中的作用形式仍需深入研究。目前对扩展蛋白、类扩展蛋白提高纤维消化率的报道尚停留在与外源性纤维溶解酶的协同作用,其是否能够单独作用于纤维以及作用机制仍不明确。

粗饲料可通过各种预处理提高反刍动物纤维消化率并维持胃肠道环境稳态。目前的研究更多地关注于提高粗饲料纤维消化率的生物技术,聚焦于利用各种有益菌进行饲料发酵,能为低质牧草的营养利用优化提供发展基础,同时也为后续牧草的高效化利用研究和反刍动物生产实践开拓新的视野。

参考文献:

- [1] 刘玉峰,丛玉艳. 饲粮碳水化合物对羔羊瘤胃发育影响的研究进展[J]. 动物营养学报, 2020, 32(2): 566-570.
- [2] Mottet A, De Haan C, Falcucci A, et al. Livestock: On our plates or eating at our table? A new analysis of the feed/food debate[J]. Glob Food Secur-Agr, 2017, 14: 1-8.
- [3] Verain M C D, Dagevos H, Antonides G. Sustainable food consumption. Product choice or curtailment?[J]. Appetite, 2015, 91: 375-384.
- [4] Poore J, Nemecek T. Reducing food's environmental impacts through producers and consumers[J]. Science, 2018, 360(6392): 987-992.
- [5] Hatfield R D, Rancour D M, Marita J M. Grass cell walls: a story of cross-linking[J]. Front Plant Sci, 2017, 7: 2056.

- [6] Ju X H, Engelhard M, Zhang X. An advanced understanding of the specific effects of xylan and surface lignin contents on enzymatic hydrolysis of lignocellulosic biomass[J]. *Bioresource Technol*, 2013, 132: 137-145.
- [7] Batistoti C, Lempp B, Jankl, *et al.* Correlations among anatomical, morphological, chemical and agronomic characteristics of leaf blades in *Panicum maximum* genotypes[J]. *Anim Feed Sci Tech*, 2012, 171(2-4): 173-180.
- [8] Adesogan A T, Arriola K G, Jiang Y, *et al.* Symposium review: Technologies for improving fiber utilization[J]. *J Dairy Sci*, 2019, 102(6): 5726-5755.
- [9] 许能祥, 董臣飞, 张文浩, 等. C4 牧草饲用成分在植株中的分布规律及其适宜刈割高度[J]. *中国草地学报*, 2021, 43(1): 34-42.
- [10] 吴桐, 贾锐鱼, 路强强, 等. 白腐菌在木质纤维素酶解中的研究进展[J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(5):38-45.
- [11] Rouches E, Herpoel-Gimbert I, Steyer J P, *et al.* Improvement of anaerobic degradation by white-rot fungi pretreatment of lignocellulosic biomass: A review[J]. *Renew Sust Energy Rev*, 2016, 59: 179-798.
- [12] Nayan N, Sonnenberg A S M, Hendriks W H, *et al.* Screening of white-rot fungi for bioprocessing of wheat straw into ruminant feed[J]. *J Appl Microbiol*, 2018, 125(2): 468-479.
- [13] Tuyen V D, Cone J W, Baars J J P, *et al.* Fungal strain and incubation period affect chemical composition and nutrient availability of wheat straw for rumen fermentation[J]. *Bioresource Technol*, 2012, 111: 336-342.
- [14] Van Kuijk S J A, Sonnenberg A S M, Baars J J P, *et al.* Fungal treated lignocellulosic biomass as ruminant feed ingredient: A review[J]. *Biotechnol Adv*, 2015, 33(1): 191-202.
- [15] Arantes V, Jellison J, Goodell B. Peculiarities of brown-rot fungi and biochemical Fenton reaction with regard to their potential as a model for bioprocessing biomass[J]. *Appl Microbiol Biot*, 2012, 94(2): 323-338.
- [16] Kaffenberger J T, Schilling J S. Comparing lignocellulose physiochemistry after decomposition by brown rot fungi with distinct evolutionary origins[J]. *Environ Microbiol*, 2015, 17(12): 4885-4897.
- [17] Gao Z Q, Mori T, Kondo R. The pretreatment of corn stover with *Gloeophyllum trabeum* KU-41 for enzymatic hydrolysis[J]. *BioMed Central*, 2012, 5(1): 28.
- [18] Marden J P, Julien C, Monteils V, *et al.* How does live yeast differ from sodium bicarbonate to stabilize ruminal pH in high-yielding dairy cows?[J]. *J Dairy Sci*, 2008, 91(9): 3528-3535.
- [19] Jiang Y, Ogunade I M, Arriola K G, *et al.* Effects of the dose and viability of *Saccharomyces cerevisiae*. 2. Ruminal fermentation, performance of lactating dairy cows, and correlations between ruminal bacteria abundance and performance measures[J]. *J Dairy Sci*, 2017, 100(10): 8102-8118.
- [20] Jiang Y, Ogunade I M, Qi S, *et al.* Effects of the dose and viability of *Saccharomyces cerevisiae*. 1. Diversity of ruminal microbes as analyzed by Illumina MiSeq sequencing and quantitative PCR[J]. *J Dairy Sci*, 2017, 100(1): 325-342.
- [21] Desnoyers M, Giger-Reverdin S, Bertin G, *et al.* Meta-analysis of the influence of *Saccharomyces cerevisiae* supplementation on ruminal parameters and milk production of ruminants[J]. *J Dairy Sci*, 2009, 92(4): 1620-1632.
- [22] Poppy G D, Rabiee A R, Lean I J, *et al.* A meta-analysis of the effects of feeding yeast culture produced by anaerobic fermentation of *Saccharomyces cerevisiae* on milk production of lactating dairy cows[J]. *J Dairy Sci*, 2012, 95(10): 6027-6041.
- [23] Alzahal O, Li F Y, Guan L L, *et al.* Factors influencing ruminal bacterial community diversity and composition and microbial fibrolytic enzyme abundance in lactating dairy cows with a focus on the role of active dry yeast[J]. *J Dairy Sci*, 2017, 100(6): 4377-4393.
- [24] Ding G Z, Chang Y, Zhao L P, *et al.* Effect of *saccharomyces cerevisiae* on alfalfa nutrient degradation characteristics and rumen microbial populations of steers fed diets with different concentrate-to-forage ratios[J]. *J Anim Sci Biotechnol*, 2014, 5(4): 430-438.
- [25] Romero J J, Zarate M A, Adesogan A T. Effect of the dose of exogenous fibrolytic enzyme preparations on preingestive fiber hydrolysis, ruminal fermentation, and in vitro digestibility of bermudagrass haylage[J]. *J Dairy Sci*, 2015, 98(1): 406-417.
- [26] Romero J J, Zarate M A, Arriola K G, *et al.* Screening exogenous fibrolytic enzyme preparations for improved in vitro digestibility of bermudagrass haylage[J]. *J Dairy Sci*, 2015, 98(4): 2555-2567.
- [27] Romero J J, Ma Z X, Gonzalez C F, *et al.* Effect of adding cofactors to exogenous fibrolytic enzymes on preingestive hydrolysis, in vitro digestibility, and fermentation of bermudagrass haylage[J]. *J Dairy Sci*, 2015, 98(7): 4659-4672.
- [28] Giraldo L A, Tejido M L, Ranilla M J, *et al.* Influence of direct-fed fibrolytic enzymes on diet digestibility and ruminal activity in sheep fed a grass hay-based diet[J]. *J Anim Sci*, 2008, 86(7): 1617-1623.
- [29] Gado H M, Salem A Z M, Robinson P H, *et al.* Influence of exogenous enzymes on nutrient digestibility, extent of ruminal fermentation as well as milk production and composition in dairy cows[J]. *Anim Feed Sci Tech*, 2009, 154(1-2): 36-46.
- [30] Dai X, Tian Y, Li J T, *et al.* Meta transcriptomic analyses of plant cell wall polysaccharide degradation by microorganisms in the cow rumen[J]. *Appl Environ Microbiol*, 2015, 81(4): 1375-1386.
- [31] Hristov A N, Mcallister T A, Cheng K J. Intraruminal supplementation with increasing levels of exogenous polysaccharide-degrading enzymes: Effects on nutrient digestion in cattle fed a barley grain diet[J]. *J Anim Sci*, 2000, 78(2): 477-487.
- [32] Liu L R, Huang W C, Liu Y, *et al.* Diversity of cellulolytic microorganisms and microbial cellulases[J]. *Int Biodeterior Biodegradation*, 2021, 163: 105277.
- [33] 宋善丹. 日粮不同的 NFC/NDF 比例和外源纤维素酶对山羊生长性能、养分表观消化率及瘤胃发酵参数的影响[D]. 成都: 西南民族大学, 2016.
- [34] 吴爽, 周五香, 贾柔, 等. 纤维素酶处理荞麦秸秆对舍饲滩

- 羊生产性能及经济效益的影响[J]. 草业科学, 2020, 37(12): 2541-2549.
- [35] Zhang J G, Kawamoto H, Cai Y M. Relationships between the addition rates of cellulase or glucose and silage fermentation at different temperatures[J]. J Anim Sci, 2010, 81(3): 325-330.
- [36] Gong Y H, Ma S M, Wang Y L *et al.* Characterization of a novel deep-sea microbial esterase EstC10 and its use in the generation of (R)-methyl 2-chloropropionate[J]. J Oceanol Limnol, 2018, 36(2): 473-482.
- [37] Mathieu Y, Gelhaye E, Dumarçay S, *et al.* Selection and validation of enzymatic activities as functional markers in wood biotechnology and fungal ecology[J]. J Microbiol Methods, 2013, 92:157-163.
- [38] Xu D M, Ding Z T, Bai J, *et al.* Evaluation of the effect of feruloyl esterase-producing *Lactobacillus plantarum* and cellulase pretreatments on lignocellulosic degradation and cellulose conversion of co-ensiled corn stalk and potato pulp[J]. Biores Technol, 2020, 310: 123476.
- [39] Cao B B, Jin X, Yang H J, *et al.* Microbial release of ferulic and p-coumaric acids from forages and their digestibility in lactating cows fed total mixed rations with different forage combinations[J]. J Sci Food Agric, 2016, 96(2): 650-655.
- [40] Krueger N A, Adesogan A T, Staples C R, *et al.* The potential to increase digestibility of tropical grasses with a fungal, ferulic acid esterase enzyme preparation[J]. Anim Feed Sci Technol, 2008, 145: 95-108.
- [41] Hepler N K, Cosgrove D J. Directed in vitro evolution of bacterial expansin BsEXLX1 for higher cellulose binding and its consequences for plant cell wall-loosening activities[J]. FEBS Lett, 2019, 593(18): 2545-2555.
- [42] Silveira R L, Skaf M S. Molecular dynamics of the bacillus subtilis expansin EXLX1: interaction with substrates and structural basis of the lack of activity of mutants[J]. Phys Chem Chem Phys, 2016, 18(5): 3510-3521.
- [43] Cosgrove D J. Plant expansins: diversity and interactions with plant cell walls[J]. Curr Opin Plant Biol, 2015, 25: 162-172.
- [44] Bunterngsook B, Eurwilaichitr L, Thamchaipenet A, *et al.* Binding characteristics and synergistic effects of bacterial expansins on cellulosic and hemicellulosic substrates[J]. Bioresource Technol, 2015, 176: 129-135.
- [45] Pech-Cervantes A A, Muhammad I, Ogunade I M, *et al.* Exogenous fibrolytic enzymes and recombinant bacterial expansins synergistically improve hydrolysis and in vitro digestibility of bermudagrass haylage[J]. J Dairy Sci, 2019, 102(9): 8059-8073.
- [46] Pech-Cervantes A A, Gonzalez C F, Ogunade I M, *et al.* Bacterial expansins: A novel approach to improve efficacy of exogenous fibrolytic enzymes[J]. J Dairy Sci, 2017, 100 (Suppl.2): 164-165.
- [47] Pech-Cervantes A A, Ogunade I M, Kim D H, *et al.* Effect of a recombinant bacterial expansin (BsEXLX1) and fibrolytic enzymes on in vitro digestibility and preingestive hydrolysis of bermudagrass silage[J]. J Dairy Sci, 2017, 101(Suppl.2): 354.
- [48] Arriola K G, Oliveira A S, Ma Z X, *et al.* A meta-analysis on the effect of dietary application of exogenous fibrolytic enzymes on the performance of dairy cows[J]. J Dairy Sci, 2017, 100(6): 4513-4527.

Advance in Improving Fiber Digestibility to Ruminants by Microbial Methods

FAN Dingkun^{1,2}, WANG Shuiping^{1*}, ZHOU Chuanshe²

(1. College of Animal Science and Technology, Southwest University, Chongqing 402460, China;

2. Key Laboratory of Agro-Ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Hunan Changsha 410125, China)

Abstract: Fiber accounts for 40% to 70% of the nutrients in roughage. In addition to being an important energy source for ruminants, it is also essential to maintain the productivity and health for animals. Improving fiber digestibility has become the focus of the industry, and lignocellulose complex in roughage is one of the biggest obstacles affecting fiber digestion and energy utilization. This review summarized the importance of improving the utilization rate of feed fiber and the related efficient treatment methods, and analyzed the effects, key points, advantages, and disadvantages of various treatment methods, to provide a theoretical basis for the in-depth exploration of innovative production practice and application technology to improve the digestibility of ruminant fiber.

Keywords: Fiber; Digestibility; Ruminants; Microbial methods

(责任编辑: 郑本艳)