

임상강좌

식이성 섬유와 결장형태학(11) (Dietary Fiber and Colonic Morphology)

Edgar T. Clemens, PhD*

조영웅**譯

서 론(Introduction)

초식동물용 사료중에 있는 섬유(질)가 많은 역할을 하고 있는 것으로 알려져 있지만 인간과 가축화된 고양이와 개를 포함한 비초식성 동물에서도 식이성 섬유는 결장기능과는 동의어로 취급하고 있다. 식이성 섬유는 에너지 섭취를 줄이고, 용적을 채우고, 장운동을 촉진시키며 결장의 건강을 증진시키는 수단으로써 사료중에 혼합되고 제한영양치(limited nutritional value, LNV)를 갖게 해주는 것으로 생각된다. 장의 건강은 인간집단에서는 주관심이 되고 있지만 아마도 가축화된 애완동물에서도 반드시 둑듯한 관심사가 기울어져야만 될 것이다.

섬유가 제아무리 광범위한 용어라 할지라도 특수하고 동일시 할 수 있는 특성을 가진 단일물질로 한계를 지울 수가 없다. 오히려 섬유들은 다양한 품질을 가진 물질집단(a group of substances)들이다. 따라서 모든 섬유들이 장내에서 같은 작용을 하는 것은 아니다.

식이성 섬유가 두가지 원칙 메카니즘을 통해 결장의 건강에 영향을 끼친다는 사실 한가지는 제시될 수가 있을 것이다.

첫째, 점막표면상에 섬유의 물리적 영향들(실체성, 팽창성 및 근자극성을 포함)과 둘째로는 섬유들의 존재로 미생물의 감성(microbial degradation)에 의해 야

기된 화학적 영향들이 그것이다. 이것은 영양분 구성치(단쇄지방산들)와 결장환경(예 : pH, 삼투력, 수분이 등 등)에 영향을 주는 화학적 변화가 그것들이다.

그것은 물론 복합된 물리적 및 화학적 영향에 대한 기회와 이러한 것들이 다양한 정도로 결합되어지도록 하는데 있다. 식이성 섬유들의 근원과 그것들의 작용은 물리적이나 화학적 작용의 범위를 정하여 주는 장내에서 감성되는 것에 의한다. 그리고 장의 건강에 영향을 주는 것과 연관성에 의해 따를 수도 있다. 이것은 따라서 조사에서 이러한 관련을 주제로 하였다.

**장의 건강평가
(Assessment of Intestinal Health)**

결장의 건강에 관한 섬유의 영향들에 관한 조사연구에서 한가지 질문에 직면하게 되는데 장에서의 섬유의 물리학적 및 화학적 결과를 평가하기 위한 것 뿐만 아니라 더욱 더 중요한 것은 건강한 장이 무엇인가를 평가하는 것이다. 이것은 병리학적 발현 또는 해부학적 특성 그렇지 않으면 생리학적 중대사안들의 부재를 통해 정의를 내릴 수 있는가? 깊고 돌출한 음와들, 박락물의 유리가 나타나는 두꺼운 근육질의 장이나 유기화합물을 빨리 흡수하는 것이 건강한 장인가? 그렇지 않으면 점액으로 덮힌, 선택적으로 운반시키는 얇은 음와가 고려할 만큼 활동적인 잠재능을 가진 것이 건강한 장인가? 연구자들은 실제자료들을 모으고, 한편 영양학자, 임상가 그리고 과학자는 주제를 분석하여야만 하였다. 그리고 이 작업은 쉬운 과업이 아니었다.

* Professor of Animal and Veterinary Science, Departments of Animal and Veterinary Sciences, University of Nebraska-Lincoln, Lincoln, Nebraska, U.S.A.

** (주)동도메드 기술·마케팅 고문

이에 관련해서 저자는 조사연구 프로토콜의 패러다임(정형)에 얹매이지 않고 철학자처럼, 과학자처럼 그 자료들을 발표한다. 생각한 것을 말하는 것에 대해서 통계적 추론의 수준의 정(正)·오(誤) 그렇지 않으면 실험설계의 부재로 인한 부적절한 판정에 대해서 제한이 없었다. 오히려 자료보다는 당신의 사고내에 있는 구체성에 관한 정보가 당신을 위하여 그것의 정당성과 가치에 대한 결정을 하는데 있다. 게다가 개에서 식이성 섬유와 결장의 기능에 관한 정보가 단지 조사 연구들의 한 그룹으로부터 유래한 통찰력이었다는 사실이다.

그 지식은 아직 불완전한 상태이다. 개들에 관한 자료는 적절한 편집상의 정사(精査)에 따라 중재역할을 맡은 연구저널들에 게재되어 왔다.^{1,2} 아직까지 본인은 조사연구프로토콜이나 또는 종전의 발간³에 의한 제한을 받지 않은 통찰력을 발표하는 권한을 유보하고 있다.

식이성 섬유들의 비교 (Comparison of Dietary Fibers)

주목해야 할 것은 섬유가 직·간접으로 결장건강에 영향을 주고, 그 영향(들)은 물리적 및(또는) 화학적 작용들에 의해 야기되어질 수도 있으며 또한 결장건강이 해부학적 특성(들), 생리학적 사건들과 병리학적 발생, 조사연구들이 세가지 기본 식이성 섬유, 예를 들면 셀룰로스, 사탕무우펄프 그리고 펙틴/아라비아고무 혼합물을 비교하도록 설계된 것을 통해 평가되어졌다(표 1).

이러한 식이성 섬유의 선택의 중요성은 개의 대장내에서 감성(感性)되어질 수 있는 식이성 섬유들의 능력에 대해 기준이 정해진다. 셀룰로스는 육식성 고양이와 개의 장내에서는 비감성(non-degradable) 또는 비발효(non-fermentable)되는 존재로써 전형적으로 생각되어 왔다. 일리노이대학에서의 연구결과에 따르면 이것은 사실인 것으로 명백하게 제시되었다.³ 더욱이 셀룰로스는 물리적 효과(용량, 충만감, 촉감적인 자극)을 가지며 단지 화학적 효과는 거의 없거나 아주 없다. 이러한 같은 조사연구자들은 펙틴/아라비아고무 혼합물이 개의 결장미생물에 의해 신속히 발효되

표 1. 각각 다른 식이성 섬유를 함유시킨 성분들의 전물추출개 사료(dry extruded canine diets formulated)의 영양분 분석(%)

	셀룰로스	섬유공급원 사탕무우펄프	펙틴/아라비아고무혼합물
조단백 (Crude Protein)	29.0	29.0	28.3
유리질소추출물 (Nitrogen free extract)	30.3	28.6	30.2
조지방(Crude fat)	21.4	21.8	21.3
총식이성섬유* (Total dietary fiber)	9.5	8.4	8.2
회분(Ash)	5.5	6.2	5.4
수분(Moisture)	9.0	9.2	10.5

* 사료들은 다양한 섬유공급원으로부터 6% 보충섬유를 함유하도록 조제되었다. 사료중에 발견되는 잔유섬유는 첫번째로는 셀룰로스였고, 사료조제에 사용되는 성분들중에 본래에 들어있는 것이었다.

어 진다는 것을 역시 보여주고 있다. 그러한 것과 마찬가지로 우리는 펙틴/아라비아고무 혼합물이 화학적 효과를 신속하게 상실하게 되고 그럼에도 불구하고 결장내에서 높은 화학적 효과를 얻으리라는 것을 가정해볼 수가 있다. 사탕무우펄프는 하나의 중간섬유 공급원으로는 아주 알맞은 것으로 나타났는데 화학반응을 제공하는 결장 미생물들에 의해 보다 서서히 감성되어지고 게다가 전부는 감성되어지지 않으며, 더 나아가 약간의 물리적 특성을 보유하고 있다. 시험을 한 섬유들의 선택에서; 셀룰로스 - 물리적 효과 ; 펙틴/아라비아고무 - 광범위한 화학적 효과 ; 그리고 사탕무우펄프-중간정도(일부는 물리적이고 또 다른 부분은 화학적 특성을 가지고 있음).

그래서 이러한 섬유들을 어떤 방법으로 비교할 것이며 그리고 이것들이 개 또는 고양이의 결장건강에 어떤 역할을 하는가? 몇몇 보고서들은 장의 무게를 늘리는데 섬유가 기여한다고 분명하게 제시하고 있다.⁴⁻⁶ 우리들의 자료들에서는 이러한 관찰을 지지하게 되어질 것이고 게다가 발효성 섬유들(사탕무우펄프와 더욱 뛰어난 것으로 펙틴/아라비아고무)은 비발효성 섬유(셀룰로스)보다는 개의 결장에 무게를 더 나가게 해주는 것을 고려하도록 추가시킬 것이다(표 2).

체중은 세포증식, 조직의 종장(체액), 근육괴의 증가 또는 얇은/까운 음와와 관련되어 점막표면의 변화와 연관된 것이다. 우리는 반드시 기억해야될 것이 식이성 단백질도 결장의 무게와 구조에 영향을 끼친

표 2. 각종 섬유공급원을 급여시킨 개의 체중과 결장무게

	셀룰로스	섬유공급원 사탕무우펄프	페틴/ 아라비아고무	SE/LSM
체중(Body weight)(kg)	12.5	11.2	13.2	1.23
결장무게(Colonic weight)(g)	75.6	72.4	88.0	7.44
체중kg당 결장무 게(Colonic weight /kg Body weight)	6.09 ^a	6.52 ^b	6.62 ^b	0.11

평균치(Mean Value, n=5)가 다른 어깨문자는 통계적 유의차를 나타낸다($p < 0.05$).

SE/LSM = 최소평방평균의 표준오차 (Standard error of the least square mean)

다는 것이다.^{7,8}

식이성 섬유와 결장의 형태학 조사연구들에서 발효 섬유(예; 사탕무우펄프와 페틴/아라비아고무)와 비발효 섬유인 셀룰로스를 급여시킨 동물들을 비교해본 결과 발효섬유를 급여시킨 동물들의 점막표면 對 결장괴(용량)가 훨씬 큰 비율을 나타냈다(표 3).

표면적의 증대는 보다 큰 흡수능(greater absorption potential)을 연상시킨다. 여하튼 비율구성요소들은 직접적인 그렇지 않으면 비교적인, 표면적 자체의 측정 없이 거의 특별한 가치가 없는 것들 즉, 셀룰로스를 급여시킨 동물들에 대한 관찰에서 처럼 보다 경미한 비율이므로 다른 섬유들을 비교할 때 적은 표면적이나 그렇지 않으면 보다 많은 덩어리 둘중 어느 하나, 그 결과로 되어질 수도 있었다.⁹ 한편 그 결과들은 완전히 분명하지는 않았지만 사탕무우펄프 첨가사료는

최소한 셀룰로스와 페틴/아라비아고무급여 동물들과 비교했을 때 보다 깊고 넓은 음와로부터 생긴 보다 큰 표면적이 분명하게 입증되었다.

이것은 반드시 주의를 기울여야만 하는데 여하튼 개의 결장은 형태학적으로 근위단에서 원위단까지 불일치하였다. 결장음와의 깊이는 그리고 아마도 넓이와 마찬가지로 좀더 원위부위에서 보다 근위결장에서 주목할 만큼 더 커졌다.^{1,10} 표면 對 용량비율들은 원위부쪽으로 증가하는 경향이 있었다.^{1,10,11} 결장의 각종 부위와 관련된 기능적인 차이와의 형태측정상 분명한 유의성은 의심할 나위없이 연관되어 있고 이것은 생리학적(기능적) 차이가 대장의 길이에 따라 존재한다는 것은 주의할 만한 것으로 중요한 것이다.¹² 개의 형태측정조사연구에서 근위결장 즉, 전반부위가 표면대 용량비율이 현저한 차이가 없는데도 불구하고 원위결장부위보다 더욱 깊고, 넓고 그리고 더욱 구분이 명확한 음와들을 가지고 있음을 분명하게 지적하였다(표 3). 결장의 전반부에서 결장의 역연동운동을 통해 소화물을 다시 수거하였고, 이것은 보다 큰 세균성 발효가 발생하고 있는 장의 부위이기도 하였다.¹³

점막조직들의 세포하에서 생긴 일들은 결장의 기능과 건강을 정의내릴 때 유사하게 중요한 것들이다. 이런 관점에서 결장점막의 주어진 단위에서의 DNA 용량(세포수와 농도의 간접측정방법)은 식이성 섬유의 공급원과 연관이 있는 것으로 나타났다(표 4).

현저하게 큰 점막 DNA치는 큰 세포밀도 또는 작은

표 3. 각종 섬유공급원을 급여시킨 개들의 결장점막표면 對 용량비율 및 음와의 깊이와 넓이

	섬유의 공급원			
	셀룰로스	사탕무우펄프	페틴/아라비아고무	SE/LSM
표면 : 용량(Surface : Volume)(cm ⁻¹)	0.146 ^a	0.156 ^b	0.154 ^b	0.054
음와깊이(Crypt Depth)(μm)	702	718	669	28.20
음와넓이(Crypt Width)(μm)	69	75	70	3.19
결장의 부위				
근위부	0.150	0.151	0.155	0.052
음와깊이(Crypt Depth)(μm)	758 ^a	697 ^b	647 ^b	29.10
음와넓이(Crypt width)(μm)	73	72	68	3.20

횡선내에 있는 평균치(n=15)의 다른 어깨를자는 통계적으로 차이가 있는 것임($p < 0.0$).

SE/LSM = 최소평방평균의 표준오차 (Standard error of the least square mean)

표 4. 각종 섬유공급원을 급여시킨 개들에서 결장점막조직활성제와 DNA 용량

	섬유의 공급원			
	셀룰로스	사탕무우펄프	펙틴/아라비아고무	SE/LSM
점막활성제*(Mucosal Energetics)	0.233	0.206	0.239	0.002
점막DNA** (Mucosal DNA)	47.4 ^a	40.4 ^b	38.4 ^b	3.09
점막에너지 : DNA 비율(Mucosal Energy : DNA Ratio)	0.0047 ^a	0.0052 ^a	0.0062 ^b	0.0004
결장의 부위				
근위부	중간부	원위부	SE/LSM	
점막활성제*(Mucosal Energetics)	0.224	0.225	0.219	0.021
점막DNA** (Mucosal DNA)	40.9	40.3	44.6	3.10
점막에너지 : DNA 비율(Mucosal Energy : DNA Ratio)	0.0055	0.0056	0.0047	0.0004

* 평균 활성치(Mean energetic values)는 $\mu\text{mol O}_2\text{g}^{-1}\text{min}^{-1}$.** 평균점막 DNA치(Mean mucosal DNA values)는 조직의 $\mu\text{g}/\text{ng}$ 으로 표시됨.^{a,b} 횡선내에 있는 평균치(n=15)의 다른 어깨글자는 통계적으로 차이가 있는 것임($p < 0.05$).

SE/LSM = 최소평방평균의 표준오차(standard error of the least square mean)

세포크기를 제시하여 주는 발효섬유(사탕무우펄프 또는 펙틴/아라비아고무)를 급여시킨 개들의 조직내에서 보다 비발효성 섬유 즉, 셀룰로스 첨가사료를 급여시킨 개들에서 기록되어졌다. 발효섬유들을 급여시킨 개들의 점막세포들은 일정한 DNA 기초위에서 보다 높은 에너지치를 지향하는 경향이 있었다. 이러한 반응은 발효섬유들의 존재아래에서 결장세포대사가 증가된다는 것을 가르킨다. 어떤 개들에서도 육안적 병변들은 분명하게 나타나지 않았다(표 5).

표 5. 각종 섬유공급원을 급여시킨 개들에서 음와점액 팽창, 점막상피박막(리) 및 음와염의 빈도

	조직병리학적 관찰		
	팽창	박리	음와염
셀룰로스(Cellulose)	10/14 (71.4%)	1/14 (7.1%)	10/14 (71.4%)
사탕무우펄프(Beet Pulp)	7/15 (46.7%)	1/15 (6.7%)	3/15 (20.0%)
펙틴/아라비아고무 (Pectin/Gum Arabic)	8/15 (53.3%)	7/15 (46.7%)	3/15 (20.0%)

수치들은 검사된 부위들의 숫자를 병변으로 나눈 부위들의 수효와 관찰된 병변의 백분율을 나타낸다.

여하튼 공시동물들의 조직병리학적 검사에서 생리학적 관심사가 어느 정도 입증되었다. 결장음와의 점액팽창(만)은 대부분의 공시동물들에서 분명히 나타났고, 게다가 사탕무우펄프 사료를 급여시킨 공시동물에서 최소분포(47%)를 그리고 셀룰로스 급여군에서

가장 높은 분포(71%)를 나타냈다. 그러한 관찰들은 여하튼 주관적이며 “팽창”의 정도는 다양하였고 그것과 같이 통계적으로 비교하기에는 합당하지 않았다. 더군다나 결장은 분명한 목적을 가진 점액을 생성하는 배상세포(goblet cell)들로 충만되었다.¹⁴ 따라서 점액생산은 건강한 반응인 것처럼 생각되어질 수도 있을 것이다.

앞으로 예상되는 한가지 사실은 셀룰로스 첨가사료에서 나타난 것과 마찬가지로 강력한 물리적 특성을 가진 비발효성 섬유가 보다 많은 점액생산을 잘 촉진 시킬 수도 있다는 것이다. 고로 본인은 점액팽만에서 관찰된 차이들에 대한 중요도가 낮은 것을 식별해야 하였고, 셀룰로스와 사탕무우펄프 첨가사료 같은 물리적 섬유들에 대한 적절한 생리학적 반응을 제시하여야 했다. 보다 큰 관심은 펙틴/아라비아고무 같은 비물리적 섬유중 점액용량에 관한 것이었다.

장세포 박리 즉, 내강면(luminal area)으로 있는 표면세포들의 손실은 셀룰로스와 사탕무우펄프 첨가사료에서는 거의 존재하지 않았다. 장세포 박리는 사료(물리적 효과)의 연마 본질이나 빠른 세포증식(화학적 효과)의 결과로 생기는 것일 수도 있다. 펙틴/아라비아고무 첨가사료를 급여시킨 공시동물에서의 박리 생성은 50%에 달하였고 신속세포전환(DNA : 펙틴/아라비아고무첨가 결장세포들에 대한 활성비율을 참조)에 기인되어진 것으로 볼 수도 있다. 점액생산은 연마

효과를 감소시켜 준다.

음와염은 이 조사연구에서 정의내릴 때 탈피된 장세포들의 축적된 것으로 하거나 종종 음와내강속에 호중구가 있을 때로 하였으며 셀룰로스 첨가사료를 급여시킨 개들의 조직편들의 71%에서 관찰되었고, 반면 사탕무우펄프 또는 페틴/아라비아고무 첨가사료를 급여시킨 공식동물에서는 얻은 조직중 20%만이 관찰되었다. 이 조사연구에 관찰된 것과 같은 음와염은 육안병변이 아니다. 여하튼 거기에는 해석할 여지가 남아 있다.

결장의 형태학, 조직병리학과 가장 확실한 것으로 점막세포 밀도 및 활성능력은 대장의 생리학적 조성 물들에 영향을 받는게 분명하였다. 그리고 비록 결장 기능들이 아주 많다고 하더라도 우리는 분변경도를 조절(극단적으로 설사변과 속변)하는 결장의 능력에 대한 생리학적 중요성과 내강구성성분들, 나트륨(소디움)과 단쇄지방산(short chain fatty acids, SCFA) : 초산염, 프로피온산염 그리고 낙산염들로 부터의 기본 전해질들의 수송에 관한 것을 규명해주는 것을 시도하여야 했다.

생체내(*In vivo*) 수송(운반)조사연구들은 셀룰로스 첨가사료(표 6)를 급여시킨 개들에서의 보다 많은 단쇄지방산 흡수를 지적하였고 초산염, 프로피온산염과 낙산염의 운반은 유사하였다(그림 1).

반면 순나트륨흡수(Net sodium absorption)는 셀룰로스 첨가 사료를 급여시킨 개들에서 고려할 만큼 낮았다. 그 다음에 생긴 의문은 조건화의 결과(적응) 또는

표 6. 각종 섬유공급원을 급여시킨 개들에서 생체내(*In vivo*) 개 결장전해질 이동(mmol/hr)

	섬유의 공급원			
	셀룰로스	사탕무우펄프	페틴/아라비아고무	SE/LSM
소디움(Sodium)	1.59	2.32	2.18	1.78
염화물(Chloride)	-0.43	-1.66	-1.03	0.81
총단쇄지방산*(Total SCFA)	2.40	1.85	2.08	0.36
수분(ml/hr)	44.90	51.10	46.10	2.70

* 단쇄지방산 살수용액(Perfusion solution SCFA)은 mmol/l로 표시되며, 함유량은 초산염, 31.3 ; 프로피온산염, 29.5 그리고 낙산염, 27.6이다. 정수치(Positive values)는 순증(영백한 흡수)과 부수치(Negative values)는 순출현(Net appearance)(영백한 분비)을 나타낸다.

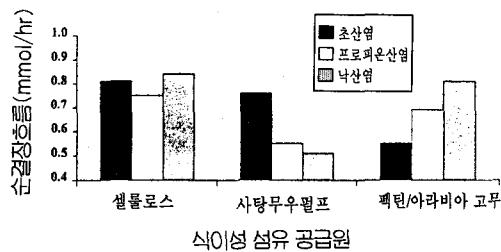


그림 1. 각종 섬유공급원을 급여시킨 개들에서 초산염, 프로피온산염 및 낙산염의 생체내(*In vivo*) 결장의 흡수.

궁핍(박탈)의 결과로 생기는 지방산들과 또는 나트륨 흡수가 어떻게 되느냐? 기억해두어야 될 것은 결장의 유기산들은 농도경사(Concentration gradient)를 낮춰 수동적으로 흡수되어질 수도 있으며 에너지를 요구하지 않거나 또는 아마도 나트륨 그렇지 않으면 능동적으로 에너지를 요구하거나 또한 가장 빈번히 나트륨을 요구하게 되는 수가 있으며 한가지 즉, 신속하고 셀룰로스 첨가 사료에 대해 주의를 요하는 지방산의 비선택수송이 궁핍(단쇄지방산 박탈)의 결과로 생긴다는 것이다. 이것은 비발효성 셀룰로스 첨가사료를 급여시키는 개들에서 최소한의 단쇄지방산을 공급시켜준다는 것을 이해시키는데 잘 맞는 말이다. 조직박탈은 살수용액(Perfusion solution)내에 공급되어질 때 보다 많이 운반되어지는 것이다. 이와같이 동일선상의 추론을 이용하는 것은 페틴/아라비아고무 혼합물이 큰 수요에 따라 선택적으로 흡수되어 진다는 것을 결론으로 내릴 수도 있다. 낙산염에 대한 이동에서 선택성은 결장세포의 선호도에 기인되어지는 것일 수도 있다.¹⁶

그리면 어떤 섬유가 더 좋고 건강에 유익한 섬유공급원인가. (1) 페틴/아라비아고무는 결장무게를 증가시키고, 얇고 좁은 음와, 박리, 낮은 세포밀도, 고도의 조직활성도 및 낙산의 능동/수동적 수송(이동)이 있고, (2) 셀룰로스는 낮은 결장의 무게, 감소된 표면적 비율, 얇은 음와, 증가된 음와염, 높은 세포밀도, 낮은 조직활성도 및 수동적/비선택적 및 신속한 지방산 수송(이동)이 있으며, (3) 사탕무우펄프는 결장무게를 증가시켜주고 또한 표면적 비율의 증가, 깊고/넓은 결장의 음와, 중정도의 세포밀도, 낮은 조직활성도 그리고 능동/선택적 및 중간정도의 지방산 흡수를 보여준다(표 7).

표 7. 각종 섬유공급원에 대한 결장의 반응

매개변수(Parameter 또는 모수)	결장의 반응		
	셀룰로스	사탕무우밀프	펙틴/아라비아고무
결장 무게증가(Increased colonic weight)		✓	✓
깊고 넓은 결장음외(Deep, wide colonic crypt)		✓	
음와염의 부재(Absence of cryptitis)		✓	
낮은 박리(Low exfoliation)	✓	✓	
중등도 세포 밀도(Moderate cell density)		✓	
첨막조직 활성도(Mucosal tissue energetic)	Low	Moderate	High
지방산 흡수(Fatty Acid Absorption)			
능동적/선택적(Active/Selective)		✓	✓
속도(Rate)	Rapid	Moderate	Moderate
증가된 표면적 비율 (Increased surface area ratio)		✓	✓

참 고 문 헌

1. Hallman JE, Moxley RA, Reinhart GA, Wallace EA, Clemens ET. Cellulose, beet pulp and pectin/gum arabic effects on canine colonic microstructure and histopathology. *Vet Clin Nutr*, 1995; 2 : 137~142.
2. Hallman JE, Reinhart GA, Wallace EA, Milliken A, Clemens ET. Colonic mucosal tissue energetics and electrolyte transport in dogs fed cellulose, beet pulp or pectin/gum arabic as their primary fiber source. *Nutr Res*, 1996; 16 : (February Issue).
3. Sunvold GD, Fahey GC, Merchen NR. Dietary fiber for dogs: IV. *In vitro* fermentation of selected fiber sources by dog fecal inoculum and *in vivo* digestion and metabolism of diets containing selected fiber sources and their blends. *J Anim Sci*, 1995; 73 : 1099~1109.
4. Addis T. Hypertrophy of the gastro-intestinal tract and high residue diets. *AM J Physiol*, 1932; 99 : 417~423.
5. Rompala RE, Hoagland TA, Meister JA. Effect of dietary bulk on organ mass, fasting heat production and metabolism of the small and large intestines in sheep. *J Nutr*, 1988; 118 : 1553~1557.
6. Burrin DG, Ferrell CL, Britton RA, Bauer M. Level of nutrition and visceral organ size and metabolic activity in sheep. *Br J Nutr*, 1990; 64 : 439~448.
7. Dobesh GD, Clemens ET. Effect of dietary protein on porcine colonic microstructure and function. *Am J Vet Res*, 1987; 48 : 862~865.
8. Dobesh GD, Clemens ET. Nutritional impact on the canine colonic microstructure and function. *Nutr Res*, 1988; 8 : 625~633.
9. Hart IR, Kidder DE. The quantitative assessment of normal canine small intestinal mucosa. *Res Vet Sci*, 1978; 25 : 157~162.
10. Hallman JE, Wallace EA, Clemens ET. Protein source and their effects upon canine colonic morphology and mucosal energetics. *Nutr Res*, 1993; 13 : 1273~1281.
11. Zalesky AA, Rainforth LA, Clemens ET. The effects of dietary protein on the canine colonic microstructure and mucosal energetics. *Nutr Res*, 1992; 12 : 259~264.
12. Stevens CE, Argenzio RA, Clemens ET. Microbial digestion; rumen versus large intestine. In: Ruchebusch Y, ed. *Digestive Physiology and Metabolism in Ruminants. Fifth International Symposium on Ruminant Physiology*. 1979.
13. Banta CA, Clemens ET, Krinsky MM, Sheffy BE. Sites of organic acid production and patterns of digesta movement in the gastrointestinal tract of dogs. *J Nutr*, 1979; 109 : 1592~1600.
14. Junqueira LC, Carneiro J Basic Histology. Lange Medical Publications 1971.
15. Argenzio RA. Physiology of diarrhea-large intestine. *JAVMA*, 1978; 173 : 667~672.
16. Kripke SA, Fox AD, Berman JM, Settle RG, Rombeau JL. Stimulation of intestinal mucosal growth with intracolonic infusion of short-chain fatty acids. *J Parent Enter Nutr*, 1989; 13 : 109~116.