

VELOCIDAD DE PASO Y PH INTESTINAL EN AVES: IMPLICACIONES PARA LA DIGESTIÓN Y EL USO DE ENZIMAS

Roselina Angel, Seon Woo Kim, Wenting Li, y Encarna Jimenez-Moreno
Department of Animal and Avian Sciences
University of Maryland College Park, MD 20742, USA

1.- VELOCIDAD DE PASO

La velocidad de paso del alimento a través del tracto gastrointestinal (TGI) puede influir en la cantidad de nutrientes extraídos de la dieta por la modificación de la duración de la exposición de la digesta a las enzimas digestivas y a las superficies de absorción, así como implicar potencialmente cambios en las poblaciones microbianas y en la capacidad de ingestión (Mateos y Sell, 1981; Krogdahl, 1986, Hetland y Svihus, 2001; Svihus et al., 2010; Sacranie et al., 2012).

En aves, los movimientos de la digesta a lo largo del tracto digestivo ocurren a través de movimiento peristálticos y anti-peristálticos (Duke, 1994). La anti-peristalsis ocurre en tres áreas clave del tracto intestinal. La primera corresponde al proventrículo. Duke (1994) definió este movimiento inicial de retroceso desde la molleja a partir de la contracción de los músculos de ésta. Una segunda incidencia de movimiento de retroceso ocurre entre el íleon terminal, el yeyuno y el duodeno y dentro del estómago glandular. (Duke, 1994). Duke (1994) la describió como un segundo y significativo reflujo que ocurre tres veces al día en pavos alimentados normalmente. Esta peristalsis reversible, que ocurre desde el intestino delgado hacia la molleja, aumenta en el caso de animales en ayunas (Bacha y Duke, 1999; Sacranie et al., 2007 a, b). Bacha y Duke (1999) reportaron que la peristalsis inversa aumentó después de 12 h de ayunas en pavos. La tercera incidencia de movimiento de retroceso ocurre en el intestino grueso como un proceso continuo anti-peristáltico de ondas de baja amplitud que resulta en el desplazamiento de material desde la

cloaca e intestino grueso hacia el ciego e íleon distal (Duke, 1994). Otros trabajos han demostrado movimiento de retroceso en broilers. Así, Sklan et al. (1978) reportaron que un 40% de un marcador radioactivo inyectado a través del conducto hepático alcanzaba la molleja y que un 70% se encontraba dentro de la molleja y el duodeno dos minutos después de la inyección. Cuando estos investigadores inyectaron el marcador en el yeyuno superior encontraron que un 20% se localizaba en la molleja después de 2 minutos. Al contrario de lo observado por Duke (1994) en pavos, este movimiento de retroceso en broilers fue descrito como un reflujo rápido y continuo (Sklan et al., 1978). Sacranie et al. (2007 a, b) también observaron peristalsis inversa, pero en este caso el marcador fue el marcador fue introducido en la cloaca y fue localizado en todas las regiones del intestino hasta el buche en un plazo de 4 h. Las concentraciones más elevadas fueron encontradas en el ciego. Las implicaciones de esta peristalsis inversa en el TGI son importantes en términos de capacidad digestiva y salud.

Sklan et al. (1978) estudiaron las concentraciones de lipasa y tripsina en el conducto pancreático a la entrada en el duodeno distal. Observaron que estas enzimas estaban presentes en el contenido de la molleja y que no fueron desnaturalizadas en las condiciones de pH ácido que se encuentran en este órgano. Cuando los contenidos de la molleja fueron incubados a un pH of 3.5 (pH de la molleja) hubo actividad proteolítica pero no lipolítica. Cuando se incubaron a un pH de 6.5, ambas enzimas fueron activas. Esto demuestra claramente que las enzimas pancreáticas no son desnaturalizadas cuando se exponen a pH bajos y la acción de la pepsina como ocurre en el caso de movimiento de retroceso y que por tanto continuarían activas si alcanzan de nuevo el intestino delgado. Krogdahl y Sell (1989) observaron que todas las enzimas pancreáticas estaban presentes y activas en la digesta de pavos hasta el íleon distal. También se encontró capacidad proteolítica a lo largo de todo el intestino delgado en pollos (Hurwitz et al., 1972). El hecho de que las enzimas pancreáticas no se desnaturalicen en las condiciones ambientales del proventrículo y molleja es importante para entender el papel del movimiento de retroceso de la digesta sobre la digestibilidad de los componentes de la dieta e indica una conservación de enzimas que minimiza los costes nutricionales y energéticos para el animal.

Claramente, el movimiento de retroceso en aves juega un papel clave en la digestión a través de la reexposición de la digesta, que está continuamente cambiando sus características físicas y químicas a los diferentes procesos y pHs que ocurren en los diferentes segmentos del TGI. El hecho de que digestión y velocidad de paso a través del TGI no sean unidireccionales y que las ayunas modifiquen la velocidad de paso incrementando el movimiento de retroceso pone en cuestión la mayoría de los trabajos sobre digestibilidad parcial y total y sobre velocidad de paso que se ha hecho hasta la actualidad incluyendo las ayunas como parte del protocolo experimental.

Numerosos estudios sobre velocidad de paso han utilizado diferentes términos para definir la misma determinación y otros han usado el mismo término para describir diferentes metodologías. Cuando se analizan los resultados sobre velocidad de paso es esencial revisar cuidadosamente la metodología ya que la comparación entre trabajos es compleja. Incluso cuando se usa la misma referencia para la metodología, el marcador utilizado puede ser diferente. Además, la forma en la que se usa el marcador y el tiempo en

ayunas previo al comienzo de la alimentación puede diferir. Los tiempos medios de retención (MRT) en el TGI reportados por Van der Klis (1990) para pollos de 43 d de edad fueron 4 h y 26 min ó 6 h y 35 min dependiendo del método utilizado, pero ninguno de los métodos empleados fue el mismo que el descrito por Ferrando et al., 1987. Estos autores definieron MRT como T_m o tiempo requerido para una excreción de un 50% de una cantidad previamente pesada de salvado de trigo marcado con cromo suministrado en una cápsula de gelatina 30 min después de la comida de la mañana. Ellos definieron este marcador como marcador de la fase sólida. Sin embargo, el programa de luz o el método de suministro de la harina no estaba definido. El cálculo que Ferrando et al. (1987) utilizaron estaba basado en una curva de excreción acumulada sigmoidea donde el punto de un 50% de excreción se encuentra en la parte lineal de la curva. El T_m que ellos reportaron para pollos de 8 a 10 semanas de edad, dependió del tamaño de la partícula marcada, y fue 7,2, 6,4 and 5,4 h para niveles de 2, 1 a 1,5 e igual o menos de 0,5 mm, respectivamente. Vergara et al. (1989) usaron T_m tal como fue descrito por Ferrando et al. (1987) pero lo denominaron velocidad media de paso y suministraron el marcador separadamente. Esto es, en lugar de suministrar salvado de trigo marcado con cromo de una sola vez en una cápsula de gelatina, fue suministrado mezclado con pienso 30 min después de la dieta normal. Esto fue hecho después de un periodo de 12 h de oscuridad en un ciclo 12:12 h de luz/oscuridad, lo que puede reducir el consumo a casi cero dependiendo de si la oscuridad fue o no completa. Estos autores reportaron un valor de T_m de 9,09, 7,21 and 4,95 h pollos de 1, 2 y 3 semanas de edad, respectivamente. Estos resultados difieren los determinados con un marcador líquido (cromo-EDTA): 6,29, 7,29 y 9,55 h en pollos de 1, 2 y 3 semanas de edad, respectivamente. El marcador líquido se suministró en una sola dosis utilizando una cánula.

La discusión anterior es indicativa de las implicaciones que puede tener el uso de diferentes metodologías en los valores determinados. Además, el tipo de marcador tiene un impacto sobre la determinación de la velocidad de paso (Vergara et al., 1989). La mayoría de los trabajos publicados describen el uso de cromo o de titanio, y estos dos marcadores podrían funcionar mejor como marcadores solubles (debido en parte a su muy pequeño tamaño de partícula). La diferencia en la velocidad de paso de un marcador sólido o líquido en el trabajo de Vergara et al. (1989) se explicó por los autores por la diferencia asociada con la entrada de marcador en el ciego. Sólo partículas muy pequeñas pueden entrar en el ciego y por tanto esto supondría un incremento del MRT cuando se usan marcadores solubles. Desgraciadamente, no está claro en este trabajo cuál fue la concentración en el ciego de cada uno de estos marcadores. Otras explicaciones están relacionadas con el paso a través de la molleja, que también depende del tamaño de partícula (Svihus, 2011).

En resumen, con un experimento en el que se use la misma metodología es apropiado comparar los resultados entre tratamientos, pero es muy difícil comparar diferentes medidas de MRT entre experimentos. Debe tenerse cuidado con la interpretación de los datos en base al tipo de marcador utilizado, el tamaño de partícula de los componentes de la dieta, si la dieta se suministra granulada o en harina, cómo se administró el marcador, el periodo de ayunas, el manejo del animal y la estrategia alimenticia durante el ensayo.

En el laboratorio de la Universidad de Maryland (Angel et al., no publicado) hemos estudiado, entre otros factores, el efecto de la edad y del programa de iluminación sobre el MRT definido igual que según Ferrando et al. (1987) como el tiempo necesario para la excreción de un 50% del marcador. El marcador (dióxido de titanio) fue pesado previamente en una cápsula de gelatina e introducido en el esófago del ave al tiempo '0'. Este tiempo se escogió en base a los resultados de ensayo preliminar hecho para determinar el comportamiento del consumo después de encender la luz. El tiempo '0' se fijó en 2 h después de encender la luz porque en este momento el comportamiento del consumo fue más uniforme y se evitaba el sobreconsumo que se produce justo después de iluminar la nave. Los programas de luz utilizados fueron (luz/oscuridad): 24:0 desde el nacimiento hasta los 3 días de edad, 14:8 desde los 4 hasta los 12 días de edad; 16:8 desde los 13 a los 18 d y 18:6 desde los 19 a los 42 d. Las excretas se recogieron cuantitativamente cada 15 minutos durante 8 h y partir de entonces cada hora hasta las 24 h seguidas por una última recogida a las 48 h. Todas las muestras recogidas fueron congeladas inmediatamente, manteniéndose separadas por jaula y tiempo. Posteriormente, las muestras se liofilizaron y se molieron a través de una malla de 0,5 mm, siendo analizadas por su contenido en Ti (Short et al., 1996). La formula matemática de Ferrando et al. (1987) se usó para determinar el MRT, lo que es equivalente a un valor Tm or T₅₀ (Vergara et al., 1989).

La unidad experimental en este ensayo fue la jaula con 6 ó 3 aves dependiendo de la edad. Todas las aves dentro de una jaula fueron dosificadas en un intervalo de 30 segundos. Las edades comparadas fueron 10, 22, 30 y 42 d. Hubo 8 réplicas por tratamiento y edad, excepto a 42 d donde solo hubo 6 réplicas. Las dietas estaban basadas en maíz-soja con un tamaño medio de partícula de 831 µm (ASAE, 1997).

Cuadro 1. Tiempo medio total de retención en el aparato digestivo (MRT)¹ en función de la edad. Los datos representan medias (SEM) o valores mínimos y máximos, cuando así está indicado (Angel et al., no publicado)

Edad, d	10	22	30	42	P ²
n (aves/réplicas)	8 (6)	8 (4)	8 (4)	6 (3)	
Peso vivo, g	270 (8.1)	988 (11.4)	1720 (16.8)	3010 (22.7)	<0.0001
MRT, h:m	3:15 (:09)	4:25 (:14)	4:44 (:19)	5:10 (:25)	<0.05
MRT min/max	2:32/3:51	3:10/4:42	3:30/5:32	4:09/6:05	

¹ Definido como tiempo para la excreción de un 50% del marcador (Ferrando et al.,1987). Los valores son medias de 8 replicas a todas las edades excepto a 42 d (n= 6).

² Significación efecto edad.

³ h:m horas:minutos parciales.

El MRT aumentó con la edad pero fue variable entre las réplicas (Cuadro 1). Los valores de MRT determinados fueron similares o más bajos a los observados por Shires et al. (1986): 5 h y 10 min para dietas de maíz con colza y 6 h y 28 min para dietas de maíz con soja. Los valores fueron obtenidos para aves de distintas edades pero todos ellos se corrigieron para un peso de 792.8 g. Ferrando et al. (1987) reportaron un valor de MRT de 5 h 24 min pero la edad de las aves no fue especificada. Vergara et al. (1989) observaron una Tm (equivalente a la MRT de Ferrando et al., 1987) de 4 h 57 min a los 21 d de edad

cuando fue utilizado un marcador de fase sólida (cromo + salvado de trigo) con un similar tamaño de partícula. Cuando Cr-EDTA fue usado como marcador de fase líquida, el MRT fue 9 h y 33 min. Estos autores encontraron una disminución del MRT con la edad, entre 1 y 3 semanas, cuando fue utilizado un marcador de fase sólida asociado a partículas grandes. En contraste, cuando se usó un marcador de fase líquida, el MRT aumentó con la edad. Los resultados obtenidos en el estudio de la Universidad de Maryland difieren en que la MRT aumentaba con la edad cuando se usó un marcador de titanio. Este marcador se usa frecuentemente en trabajos de digestibilidad y velocidad de tránsito de aves; es un polvo con un tamaño de partícula muy pequeño, parcialmente soluble y altamente miscible con la fase líquida. Van der Klis et al. (1990) observaron un MRT de 4 h y 26 min y de 6 h y 35 min en pollos de 37-44 d de edad usando dos métodos; ambos diferían del de la University of Maryland o del de Ferrando et al. (1987). Hetland y Svihus (2001) reportaron un MRT de 5 h y 8 min en aves de 16 d.

A pesar de las diferencias entre trabajos y metodologías, se concluye que la velocidad de paso a través del TGI en aves es rápida, que el paso a través de los diferentes segmentos se hace a distinta velocidad y que está afectado por los ingredientes de la dieta y por sus propiedades físicas y químicas. Una revisión publicada recientemente por Svihus (2011) fue focalizada sobre los factores que determinan la funcionalidad de la molleja, su efecto sobre el paso en el tramo anterior del TGI y sobre la digestibilidad. Los órganos que influyen en mayor grado a la velocidad de tránsito del alimento son el buche y la molleja, especialmente esta última (Svihus et al., 2004). Otros trabajos han encontrado que el llenado del intestino también afecta a la velocidad de paso al alterar el comportamiento de consumo y del llenado del buche (Jackson y Duke, 1995). El tamaño de partícula y sus efectos sobre la digestión y los rendimientos en aves fueron revisados por Amerah et al (2007). Claramente, materiales con mayor tamaño de partícula se retienen durante más tiempo en la molleja en relación con partículas finas o materiales solubles (Svihus, 2011). Estos mayores tiempos de permanencia están generalmente asociados con una mejora de la eficacia de conversión alimenticia, así como con una mayor digestibilidad, incluso aunque no exista una coincidencia total sobre este tema de acuerdo con la revisión de Amerah et al. (2007).

Entender el impacto de las características de la dieta (Amerah et al., 2007; Svihus, 2011), así como de los programas de iluminación (Classen et al., 2010) sobre la velocidad de tránsito del alimento a través del TGI y sobre la digestibilidad es de gran importancia para optimizar la utilización de los nutrientes. Zyla et al. (2004) reportaron que la defosforilación completa de los fitatos en aves estuvo limitada por el pH y la velocidad de paso del alimento a través del TGI. Si podemos alterar la velocidad de paso para permitir un tiempo suficiente de retención de la digesta en un ambiente con pH óptimo para que las fitasas actúen, la liberación de P aumentará. Svihus et al. (2013) usaron programas de iluminación intermitentes para aumentar el llenado del buche y el tiempo de permanencia en un experimento para investigar la eficacia de liberación del P en presencia o ausencia de fitasas. Estos investigadores no observaron interacción entre el método de iluminación (intermitente o continuo) y la fitasa. Previamente, Svihus et al. (2010) habían encontrado un incremento de la liberación de P fítico al aumentar el tiempo de retención en el buche. Quansah et al. (2010) no observaron cambios en la eficiencia de la fitasa en un experimento

en el que se estudió la iluminación intermitente y la suplementación con ácido fumárico. El ácido fumárico se incluyó en la dieta para reducir el pH en el buche. No hubo interacción entre ambos factores. Adicionalmente, dos fitasas con dos pH óptimos fueron testadas en ese trabajo y su actividad fue afectada de forma diferente por el ácido fumárico y la iluminación intermitente.

El MRT observado en diferentes segmentos del TGI fue de 12 min en el buche, 37 min en el proventrículo y molleja (conjuntamente), 87 min en el duodeno+yeyuno y 80 min en el íleon de broilers de 22 d de edad (Angel et al., no publicado). Estos valores se determinaron usando dióxido de titanio como marcador (introducido en el esófago en cantidad conocida en una cápsula de gelatina). Los pollos (6 por periodo de tiempo) fueron sacrificados cada 15 min después de la introducción de la cápsula hasta 4 h después y partir de ahí cada 30 min hasta las 8 h, después de lo cual el muestreo se hizo cada 2 h hasta la 24 h después de introducir la cápsula. Sklan et al. (1975) reportaron un MRT de 3 min en el duodeno y Van der Klis et al. (1990) un MRT a través de diferentes segmentos del TGI usando los dos métodos de cálculo mencionados anteriormente. Los MRT en el buche fueron de 41 ó 58 min, en el proventrículo y molleja de 33 y 75 min, en el duodeno de 5 ó 14 min, en el yeyuno de 71 min y en el íleon de 98, según los métodos 1 y 2 respectivamente. Desafortunadamente, no existe ningún método que permita medir el movimiento de retroceso en ningún segmento del TGI. El uso de marcadores de partículas finas, solubles o miscibles en agua puede proporcionar valores incorrectos en proventrículo y molleja, donde el movimiento de la fracción líquida y de las partículas finas de la dieta es más rápido que el de las partículas sólidas. Por otra parte, estos marcadores pueden reflejar mejor el MRT en los tramos finales del TGI, donde el tamaño de partícula y la solubilidad tienen importancia en la cantidad de digesta que entra en el ciego.

2.- pH EN DIFERENTES SEGMENTOS DEL TRACTO GASTROINTESTINAL

Junto con la velocidad de paso, que define el tiempo de acceso de las enzimas a los sustratos de la digesta, el pH dentro de cada segmento del TGI es importante para determinar el ambiente químico en la digesta y por tanto la efectividad de las enzimas tanto endógenas como exógenas. Todas las enzimas tienen un pH óptimo y un rango en el que mantienen un cierto nivel de eficacia.

Numerosos estudios se han realizado para determinar el pH en el TGI de los pollos. Componentes de la dieta tales como la fibra (Jimenez-Moreno et al., 2010), y la presencia de partículas de gran tamaño (Gabriel et al., 2003) tienen un impacto sobre el pH en los segmentos intestinales. El pH de la dieta y del agua también influyen en el pH del buche, proventrículo y molleja (Angel et al., no publicado; Cuadro 2) a los 8 y 38 d de edad, así como sobre el pH del ciego, pero en este caso sólo a los 38 d de edad. El efecto más pronunciado en los primeros tramos del digestivo se observó a los 8 d de edad, probablemente porque la producción de HCl en el proventrículo no es suficiente a esa edad para contrarrestar los efectos del pH del agua de bebida. El efecto en el ciego (sólo a los 38 d) puede estar relacionado con el hecho de que la población microbiana cecal está relacionada con el pH del agua.

Rynsburger y Classen (2007) reportaron cambios en el pH con la edad a lo largo de todo el TGI. Los efectos más importantes se encontraron en el proventrículo y la molleja. En este trabajo se extrajeron los diferentes segmentos del TGI hasta el íleon, se pesó el contenido digestivo y se determinó el pH a los 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 y 15 d de edad. Los pH medios en el buche, proventrículo, molleja, duodeno e íleon fueron 5,01, 5,08 y 6,02; 5,2, 4,16, y 3,37; 3,49, 3,30 y 3,27; 6,57, 6,23 y 6,4; y 7,74, 6,9 y 8,15 a los 2, 8 y 15 d de edad respectivamente. El pH del buche aumentó con la edad, posiblemente por un mayor llenado, mientras que los del proventrículo y molleja disminuyeron marcadamente. Estos datos sugieren que hasta los 8 d de edad, la producción de HCl en el proventrículo no es tan alta como posteriormente y que esta menor secreción de HCl resulta en unos mayores pH en el proventrículo y en la molleja. Estos pH más elevados tienen implicaciones en la desnaturalización de las proteínas y la actividad de la pepsina en aves jóvenes (Rynsburger y Classen, 2007) y apoyan los resultados observados en el estudio sobre el pH del agua referido anteriormente (Angel et al., no publicado). Angel et al. (2010) también observaron cambios en el pH digestivo con la edad, especialmente en aves jóvenes (cuadros 3, 4 y 5).

Tabla 2. Impacto del pH del agua de bebida sobre el pH en segmentos del TGI y la digestibilidad ileal aparente de la materia seca y del fósforo (Angel et al., no publicado)

pH agua	pH ²				Digestibilidad ileal aparente MS		Retención ileal aparente P	
	5.8		8.1		5.8	8.1	5.8	8.1
Edad, d	8	38	8	38				
pH segmentos intestinales ³								
Buche	6.0 ^{ax4}	6.1 ^{ax}	7.6 ^{by}	7.5 ^{by}				
Proventriculo	1.9 ^{by}	1.4 ^{ay}	4.1 ^{ax}	2.9 ^{bx}				
Molleja	2.9 ^{ay}	2.2 ^{by}	5.6 ^{ax}	4.6 ^{bx}				
Duodeno	5.8	5.6	6.0	5.7				
Yeyuno	6.4	6.4	6.6	6.5				
Ileon	6.6 ^y	6.8	7.1 ^x	7.0				
Ciego	6.7 ^{ay}	5.9 ^{by}	7.3 ^{ax}	6.5 ^{bx}				
Digestibilidad, 8 d edad, %					85.1 ^{a5,6}	73.9 ^b	67.6 ^{a5,7}	41.4 ^b
Digestibilidad, 38 d edad, %					82.3	78.7	62.5 ^a	54.6 ^b

¹ Digestibilidad ileal aparente determinada en 6 réplicas de 10 machos Ross 708 por réplica a 8 d de edad y 6 réplicas de 3 machos Ross 708 a 38 d de edad mantenidas en jaulas en batería. El contenido de la última mitad del íleon fue extraído para las determinaciones de la digestibilidad usando dióxido de titanio como marcador. Todas las aves fueron alimentadas con dietas de maíz-soja que contenían fitasa. Un pienso comercial de arranque fue suministrado hasta los 18 d de edad, un pienso de crecimiento entre los días 19 a 32 y otro de acabado entre los 33 y los 38 d. ² pH del agua de bebida. ³ pH determinado in situ en el centro de cada segmento intestinal (tres medidas por segmento y ave). Los datos se presentan como medias por jaula.

⁴ Superíndices a-b denotan diferencias (P<0,05) entre medias dentro de la misma edad como consecuencia del pH del agua. Los superíndices x-y denotan diferencias (P<0,05) entre las medias a las distintas edades.

⁵ Medias con diferentes superíndices dentro de una determinación de digestibilidad (MS o P) difieren (P<0,05). La edad, pH del agua y su interacción tuvieron un efecto significativo (P<0,05)

⁶ SEM para digestibilidad ileal de la MS determinados a 8 y 38 d de edad fueron 1,8 y 2,4, respectivamente.

⁶ SEM para digestibilidad ileal del P fueron 2,4 y 2,9, respectivamente.,

Este temprano efecto de la edad en la vida de los pollos no es un resultado consistente. Bowen y Waldroup (1969) no observaron efecto de la edad entre los 5 y los 14 d de edad sobre el pH de la digesta en diferentes segmentos del TGI. Así por ejemplo, reportaron un pH de 3,75, 3,54, 4,00, y 3,42 a los 5, 7, 10 y 14 d de edad en el proventrículo. De forma similar, Jimenez-Moreno et al. (2010) no observaron cambios en el pH del proventrículo ni de la molleja en relación con la edad (4,30, 4,24 y 4,20; y 3,64, 3,49 y 3,81 en el proventrículo y molleja a los 4, 9 y 21 d de edad, respectivamente). Angel et al. (2010) tampoco observaron cambios en el pH en diferentes segmentos del TGI entre los 5 y 36 d de edad (cuadro 3).

Otros autores han reportado un efecto del tamaño de partícula sobre el pH en la molleja y en el íleon (Gabriel et al., 2003). En estos trabajos se observó que el pH en la molleja disminuía desde 3,99 hasta 3,31 en pollos de 29 d de edad cuando el trigo de la dieta se suministraba como trigo entero en vez de como trigo molido. Gonzalez-Alvarado et al. (2007), en aves de 22 d de edad, encontraron diferencias en el pH ileal, pero no en el de la molleja o el yeyuno, en relación con el tipo de cereal (maíz vs arroz). Los pH observados para maíz o arroz fueron 3,18, 5,93 y 7,35; y 3,34, 5,72 y 6,52 en la molleja, yeyuno e íleon, respectivamente.

Una serie de estudios fueron realizados en la Universidad de Maryland (Angel et al., 2010) para determinar el efecto de la edad, tipo de suelo y método de determinación del pH sobre el pH en segmentos del TGI. Se condujeron una serie de 15 ensayos en los que el pH se determinó a diferentes edades. Los valores obtenidos y la metodología utilizada se describen en los cuadros 3, 4 y 5. El efecto del método de determinación del pH se muestra en el cuadro 3. El método 1 es una determinación in situ del pH donde una sonda se introduce en 3 áreas del buche, proventrículo y molleja de cada animal. En el resto de tramos del TGI la sonda se insertó en el punto medio de cada segmento, realizándose tres lecturas independientes. En el método 2, se extrajo el contenido digestivo de cada segmento intestinal, siendo posteriormente pesado, mezclado con agua destilada y agitado antes de medir el pH del sobrenadante. El método utilizado tuvo efecto sobre el pH, siendo superior en el caso del método 2 en alrededor de 0,5 unidades.

Como parte de esta serie de estudios, se determinó el efecto del tipo de suelo sobre el pH a diferentes edades (cuadro 4, Angel et al., 2010). El tipo de suelo (enrejillado en jaulas en batería o cama de serrín) no tuvo efecto sobre el pH en distintos tramos intestinales. Por otra parte, sólo en el ciego y el colon se observó una disminución significativa del pH con la edad.

La última serie de datos obtenida en los ensayos de Angel et al. (2010) se enfocó hacia la variabilidad y el rango (valores mínimos y máximos) de las determinaciones (cuadro 5). La variabilidad fue muy elevada, algo que no se pone claramente de manifiesto cuando se analiza a partir de los valores del SEM y la desviación estándar.

Cuadro 3. Efecto del método de determinación del pH intestinal de pollos en crecimiento a los 5, 12, 22 y 36 d de edad (Angel et al., 2010)

Método Edad	Buche		Molleja		Duodeno		Yeyuno		Ileon		Ciego	
	1 ¹	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
5	5.3 ^b	5.7 ^a	3.1 ^b	3.5 ^a	5.8 ^b	6.2 ^a	6.5 ^b	6.9 ^a	6.8 ^b	7.4 ^a	6.4 ^b	6.7 ^a
12	5.5 ^b	5.9 ^a	2.8 ^b	3.3 ^a	5.7 ^b	6.1 ^a	6.3 ^b	6.8 ^a	6.7 ^b	7.2 ^a	6.4 ^b	6.8 ^a
22	5.4 ^b	5.9 ^a	2.0 ^b	2.7 ^a	5.8 ^b	6.4 ^a	6.3 ^b	6.5 ^a	6.5 ^b	6.9 ^a	6.3 ^b	6.7 ^a
36	5.6 ^b	6.1 ^a	2.3 ^b	3.0 ^a	5.9 ^b	6.5 ^a	6.3 ^b	6.9 ^a	6.9 ^b	7.4 ^a	6.1 ^b	6.5 ^a
SEM	0.09	0.13	0.14	0.17	0.07	0.10	0.07	0.09	0.07	0.11	0.010	0.13
Niveles de significación efectos principales												
Edad	0.57	0.69	0.02	0.04	0.71	0.77	0.77	0.82	0.43	0.08	0.43	0.08
Método	<0.01		<0.01		<0.01		<0.01		<0.01		<0.01	

¹ Método 1 = in situ; Método 2 = digesta extraída y mezclada con agua a una relación 2.5:1. El peso medio de los pollos fue 128, 425, 887, 2007 g a los 5, 12, 22 y 36 d de edad, respectivamente.

² Medias de 10 aves por edad, excepto a 36 d (n=8).

^{a-c} Medias en la misma fila y dentro del mismo segmento con diferentes superíndices difieren significativamente.

Cuadro 4. Efecto de la edad y del tipo de suelo (serrín o batería) sobre el pH intestinal de pollos en crecimiento (Angel et al., 2010)

Edad	Buche	Proven-trículo	Molleja	Duo-deno	Yeyuno	Ileum	Ciego	Colon
5	5.76 ^{lx}	2.63 ^{az}	3.27 ^{ay}	5.80 ^{bx}	6.30 ^{aw}	6.65 ^{vw}	6.93 ^{av}	7.27 ^{av}
12	5.32 ^x	1.61 ^{bz}	2.71 ^{by}	5.46 ^{bx}	5.68 ^{bx}	6.41 ^w	6.49 ^{bw}	6.82 ^{bw}
22	5.36 ^y	1.77 ^{bz}	1.98 ^{cz}	6.19 ^x	6.23 ^x	6.45 ^{xw}	6.03 ^{cx}	6.70 ^{bw}
Tipo de suelo (TS)								
Serrín	5.50 ^x	1.98 ^z	2.40 ^{by}	5.89 ^x	6.17 ^w	6.43 ^{xw}	6.41 ^{xw}	6.86 ^{xw}
Batería	5.46 ^x	2.02 ^z	2.91 ^{ay}	5.74 ^x	6.01 ^w	6.57 ^v	6.56 ^v	7.00 ^u
SEM	0.12	0.10	0.16	0.15	0.08	0.13	0.13	0.13
Nivel de significación efectos principales								
Edad	0.10	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01	0.19	<0.01	0.01
TS	0.84	0.81	<0.01	0.24	0.17	0.24	0.27	0.37
Edad x TS	0.82	0.13	0.12	0.15	0.11	0.13	0.07	0.62

¹ Medias de 4 machos Ross 708 por edad y tipo de suelo. Los pesos medios a los 5, 12, y 22 d de edad fueron 269, 422, y 887 g, respectivamente. pH determinado in situ. El pH agua bebida fue 7,2 y el del pienso 5,59, no hubo diferencias entre edades.

^{a-c} Medias en la misma columna con diferente superíndice difieren significativamente

^{x-z} Medias en la misma fila con diferente superíndice difieren significativamente

3.- IMPLICACIONES DEL PH INTESTINAL Y DE LA VELOCIDAD DE TRÁNSITO SOBRE LA DIGESTIBILIDAD DE LOS NUTRIENTES

Las implicaciones de la velocidad de tránsito a través del TGI sobre la digestibilidad han revisadas en varios trabajos (Amerah et al., 2007; Svihus, 2011). El tamaño de partícula de las dietas o ingredientes, la presencia de fibra, tanto soluble como insoluble, así como los programas de iluminación y de ayunas, entre otros factores, tienen influencia sobre la velocidad de tránsito. Los efectos no están todavía claramente explicados. Por ejemplo, el suministro de trigo entero no aumentó el tiempo de permanencia en la molleja pero sí la velocidad de paso en el resto del TGI (Svihus et al., 2002). El uso de un marcador de partículas finas, como el dióxido de titanio, que se desplaza junto con las partículas más finas del pienso, debe ser considerado cuando se analiza la velocidad de paso al suministrar granos de trigo enteros. En este caso, el grano permanece en la molleja más tiempo pero no está marcado. En general, cuando el tiempo de permanencia aumenta, la digestibilidad de los nutrientes aumenta paralelamente (Svihus, 2011).

La importancia del pH puede verse en el cuadro 2 (Angel et al., no publicado). En este trabajo, el pH del agua de bebida en una granja comercial donde los pollos presentaban problemas de bajo crecimiento fue de 8,1. Para descartar otras posibilidades, se realizó un estudio en el que todos los pollos recibían la misma dieta en una granja experimental, pero comparando dos pH del agua de bebida: 5,8 ó 8,1. Los piensos se formularon con los mismos ingredientes y las mismas fórmulas que en la granja experimental y contenían fitasas para liberar un 0,13% de P y un 0,15% de Ca. En este experimento, el pH por segmento intestinal y la digestibilidad de los nutrientes se determinaron a los 8 y 38 d de edad. Hubo un efecto del pH del agua sobre los tramos superiores del TGI que fue mayor en las aves más jóvenes. Lo mismo ocurrió para la digestibilidad ileal aparente de la MS, que fue más baja cuando el pH del agua fue más alto. Además, el efecto sobre la digestibilidad fue paralelo al de la digestibilidad de la MS. Este resultado puede explicarse en parte por el cambio en la eficiencia de las fitasas a diferentes pH. Cuando el pH aumenta por encima de 4 la eficiencia tiende a disminuir, en parte por su pH óptimo de actuación, y en parte por la precipitación de los quelatos fitato-calcio a pH superiores a 4 (Tamim y Angel, 2003, Tamim et al., 2004). El pH en el buche, proventrículo y molleja asociados al pH más alto del agua de bebida resultaron en una eficiencia más baja de la fitasa. Es dentro de estos órganos donde la fitasa tiene su mayor efecto.

De estos resultados puede concluirse que es esencial que podamos reconocer las limitaciones de los métodos que se utilizan habitualmente para interpretar y evaluar la velocidad de paso y para el diseño de nuevos experimentos. El supuesto en aves es que los marcadores más utilizados, el sílice, el dióxido de titanio y el óxido de cromo, se desplazan en paralelo a la dieta. Sin embargo, este claramente no es el caso cuando observamos la velocidad de paso en cada compartimento digestivo. Además, el movimiento de retroceso de la digesta se ha documentado extensamente en aves, pero sus implicaciones sobre la velocidad de paso y sobre la digestibilidad por tramos no pueden estudiarse con las metodologías actualmente disponibles. La búsqueda de marcadores solubles e insolubles, tal como se hace en rumiantes (Coombe y Kay, 1965) puede dar alguna idea sobre qué

metodologías resultarían más adecuadas. Además, los efectos de las ayunas sobre el movimiento de retroceso hace que su uso en ensayos de velocidad de paso y digestibilidad sea cuestionable. Por otra parte, aún a pesar de las obvias debilidades en nuestras metodologías podemos concluir que la comprensión de los factores que afectan al pH y a la velocidad de paso permitirá optimizar la digestibilidad de los nutrientes en dietas de broilers, el uso de las enzimas exógenas disponibles y el desarrollo de nuevas enzimas más eficientes.

Cuadro 5. Efecto de la edad y del segmento intestinal sobre el pH de la digesta en broilers (Angel et al, 2010)

Días de edad	5	12	22	36
Buche	5.50 ^{1x}	5.42 ^x	5.25 ^x	5.60 ^x
Min/Max	4.98/6.62	5.02/5.89	4.28/5.89	4.47/6.15
SEM	0.121	0.101	0.116	0.152
Proventriculus	2.57 ^{az}	1.72 ^{cz}	1.61 ^{cz}	2.11 ^{bz}
Min/max	1.96/3.14	1.15/2.46	1.05/2.38	1.02/3.57
SEM	0.101	0.122	0.134	0.184
Molleja	3.08 ^{ay}	2.16 ^{by}	2.49 ^{by}	2.48 ^{by}
Min/max	2.33/3.65	1.21/3.10	1.55/3.24	1.95/3.03
SEM	0.123	0.119	0.113	0.167
Duodeno	5.80 ^{abw}	5.59 ^{bx}	5.98 ^{bw}	5.93 ^{aw}
Min/max	5.41/6.43	4.77/6.01	5.48/6.40	5.86/6.06
SEM	0.058	0.069	0.064	0.101
Yeyuno	6.61 ^{av}	5.82 ^{cw}	6.12 ^{abv}	5.93 ^{bcw}
Min/max	5.87/6.87	5.50/6.37	5.82/6.55	5.77/6.15
SEM	0.056	0.053	0.049	0.079
Ileon	6.79 ^{abu}	6.61 ^{bcv}	6.50 ^{cu}	6.92 ^{av}
Min/max	6.23/7.12	6.02/7.05	6.15/7.01	6.58/7.13
SEM	0.0649	0.0667	0.0632	0.097
Ciego	6.61 ^{au}	6.25 ^{abv}	6.40 ^{abuv}	6.97 ^{bv}
Min/max	6.01/7.34	5.69/7.00	5.87/6.94	5.31/6.97
SEM	0.0125	0.0131	0.101	0.154
Colon	6.61 ^{au}	6.25 ^{abv}	6.40 ^{abuv}	6.97 ^{bv}
Min/max	6.32/7.84	6.28/7.33	5.99/7.32	6.57/7.19
SEM	0.080	0.0782	0.0757	0.117
pH agua	6.97 ^a	6.90 ^a	6.79 ^a	6.12 ^b
pH pienso	5.63 ^b	5.59 ^b	5.59 ^b	6.01 ^a
Niveles de significación				
Efecto edad	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01
Efecto segmento	<0.01	<0.01	<0.01	<0.01

¹ Medias de 35, 35, 25, y 16 aves de 5, 12, 22, y 36 d de edad, respectivamente. Incluye valores para broilers Ross 708 y Cobb 500. Los pesos medios a los 5, 12, 22 y 36 d de edad fueron 191, 424, 893 y 1989 g. pH determinado in situ. ^{a-c} Medias en la misma fila con diferente superíndice difieren significativamente. ^{u-z} Medias en la misma columna con diferente superíndice difieren significativamente.

4.- REFERENCIAS

- AMERAH, A.M., RAVINDRAN, V., LENTLE R.G. y THOMAS, D.G. (2007) *World's Poult. Sci. J.* 63: 439-455.
- ANGEL, R., HUMPHREY, B. y SAYLOR, W. (2010) *Poultry Science* 89 (E-suppl. 1): 650.
- AMERICAN SOCIETY OF AGRICULTURAL ENGINEERS (1997) *Method of Determining and Expressing Fineness of Feed Materials by Sieving*. ANSI/ASAE S319.3 FEB03.
- BASHA, M.E. y DUKE, G.E. (1999) *J. Exp. Zool.* 283: 469-477.
- BOWEN, T.E. y WALDROUP, P.W. (1969) *Poult. Sci.* 48: 608-613.
- CHEE, S.H., IJI, P.A., CHOCT, M., MIKKELSEN, L.L. y KOCHER, A. (2010) *Br. Poult. Sci.* 51: 677-685.
- CLASSEN, H.L., SCHEAN-LARDER, K.V. y FANCHER, B.I. (2010) *Mid-Atlantic Nutr. Conf.* 8: 116-123.
- COOMBE, E.T. y KAY, R.N.B. (1965) *Br. J. Nutr.* 105: 1341-1350.
- DUKE, G.E. (1994) *Physiology of digestion and metabolism. Proceedings of the Western Poultry Disease Conference.* pp 29-31.
- DZUIK, H.E. y DUKE, G.E. (1972) *Am. J. Physiol.* 222: 159-166.
- HINTON, JR. A., BUHR, R.J. y INGRAM, K.D. (2000) *Poult. Sci.* 79: 212-218.
- FERRANDO, C., VERGARA, P., JIMENEZ, M. y GONALONS, E. (1987) *Q. J. Exp. Physiol.* 72: 251-259.
- GABRIEL, I.S., MALLET, S. y LECONTE, M. (2003) *Br. Poult. Sci.* 44: 283-290.
- GARCÍA, J., LÁZARO, R., LATORRE, M.A., GRACIA, M.I. y MATEOS, G.G. (2008) *Poult. Sci.* 87: 940-948.
- GONZÁLEZ-ALVARADO, J.M., JIMÉNEZ-MORENO, E., VALENCIA, D.G., LÁZARO, R. y MATEOS, G.G. (2008) *Poult. Sci.* 87: 1779-1795.
- HETLAND, H. y SVIHUS, B. (2001) *Br. Poult. Sci.* 42: 354-361.
- HURWITZ, S., SHAMIR, N. y BAR, A. (1972) *Amer. J. of Clinical Nut.* 25: 311-316.
- JACHSON, S. y DUKE, G.E. (1995) *Physiol. Behavior.* 58: 1027-1034.
- JIMENEZ-MORENO, E., GONZALEZ-ALVARADO, J.M., DE COCA-SINOVA, A., LAZARO, R. y MATEOS, G.G. (2009) *Anim. Feed Sci. Tech.* 154: 93-101.
- JIMENEZ-MORENO, E., GONZALEZ-ALVARADO, J.M., GONZALEZ-SACHEZ, D., LAZARO, R. y MATEOS, G.G. (2010) *Poult. Sci.* 89: 2197-2212.
- KROGDAHL, A. y SELL, J. (1989) *Poult. Sci.* 68: 1561-1568.
- KROGDAHL, A. (1986) En: *Proceedings of the 7th European Poultry Conference*. Paris. Vol. 1. p 239-248.
- MATEOS, G.G. y SELL, J.L. (1981) *Poult. Sci.* 60: 2114-2119.
- QUANSAH, E., ANGEL, F., SIEWERDT, R. y SAYLOR, W. (2010) *Poult. Sci. Forum, Abstracts*, Page 6.
- RYNSBURGER, J.M. y CLASSEN, H.L. (2007) *Int. Poult. Sci. Forum*, p. 724.
- SACRANIE, A., IJI, P.A., MIKKELSEN, L.L. y CHOCT, M. (2007a) *Aust. Poult. Sci. Symp.* Pp.162-164.
- SACRANIE, A., IJI, P.A. y CHOCT, M. (2007b) *Aust. Poult. Sci. Symp.* pp. 172-174.
- SACRANIE, A., SVIHUS, B., DENSTALII, V., MOEN, B., IJII, P.A. y CHOCT, M. (2012) *Poult. Sci.* 91: 693-700.

- SHIRES, A., THOMPSON, J.R., TURNER, B.V., KENNEDY, P.M. y GOH, Y.K. (1987) *Poult. Sci.* 66: 289-298.
- SHORT, F.J., GORTON, P., WISEMAN, J. y BOORMAN, K.N. (1996) *Anim. Feed Sci. Tech.* 59: 215-221.
- SKLAN, D., SCHACHAF, B., BARON, J. y HURWITZ, S. (1978) *J. Nutr.* 108: 1485-1490.
- SVIHUS, B., HETLAND, H., CHOCT, M. y SUNDBY, F. (2002) *Br. Poult. Sci.* 43: 662-668.
- SVIHUS, B., KLOVSTAD, K.H., PEREZ, V., ZIMONJA, O., SAHLSTROM, S. y SCHULLER, R.B. (2004) *Feed Sci. Technol.* 117: 281-293.
- SVIHUS, B., SACRAINIE, A., DENSTADLI, V. y CHOCT, M. (2010) *Poult. Sci.* 89: 2617-2625.
- SVIHUS, B. (2011) *Poult. Sci.* 68: 185-189.
- SVIHUS, B., LUND, V.B., BORGEN, B., BEDFORD, M.R. y BAKLEN, M. (2013) *Br. Poult. Sci.* 54: 222-230.
- TAMIM, N.M., y ANGEL, R. (2003) *J. Agric. Food Chem.* 51: 4687-4693.
- TAMIM, N., ANGEL, R. y CHRISTMAN, M. (2004) *Poult. Sci.* 83: 1358-1367.
- VAN DER KLIS, J.D., VERSTEGEN, M.W.A. y DE WIT, W. (1990) *Poult. Sci.* 69: 2185-2195.
- VAN DER KLIS, J.D. y VAN VOORST, A. (1993) *Poult. Sci.* 72: 503-512.
- VERGARA, P., JIMENEZ, M., FERRANDO, C., FERNANDEZ, E. y GONALONS, E. (1989) *Poult. Sci.* 68: 185-189.
- ZYLA, K., MIKA, M., STODULAK, B., WIKIERA, A., KORELESKI, J. y SWIATKIEWIC, S. (2004) *Poult. Sci.* 83: 1175-1186.

FEDONA