

ADAPTACIÓN DE LAS PRÁCTICAS DE MANEJO PARA UTILIZAR LA FUNCIONALIDAD DEL TRACTO DIGESTIVO EN AVES

B. Svihus

Norwegian University of Life Sciences, P.O. Box 5003, N-1432 Aas

1.- INTRODUCCIÓN

El tracto digestivo de las aves actuales ha tenido que adaptarse a los tremendos cambios debidos a la cría intensiva por número de huevos en las gallinas ponedoras y ganancia de peso para los pollos. Un pollo broiler macho de 30 días de edad por ejemplo consume alrededor de un 10% de su peso vivo por día, y el tracto digestivo tiene por tanto que procesar algo más de 7 g de alimento por hora. Para ver esto en perspectiva, una persona de 75 kg tendría que comer más de 450 g por hora durante las 16 horas que permanece despierto para tener un consumo relativo de alimento similar.

Es lógico suponer que este alto nivel de producción y, por tanto, de ingestión hace que el tracto digestivo sea vulnerable a limitaciones de su funcionalidad. La funcionalidad puede reducirse debido a un desarrollo insuficiente del tracto digestivo, o a factores externos tales como la microflora o déficits en la alimentación. En casos severos puede ser fácil observar esta disfunción, por ejemplo cuando el *Clostridium perfringens* resulta en necrosis de la pared del aparato digestivo o cuando una ausencia de componentes estructurales en el pienso resulta en un proventrículo dilatado y en una molleja no-funcional. Sin embargo, en muchos casos puede ocurrir una funcionalidad subóptima sin signos evidentes de mal funcionamiento.

Este trabajo está basado en una revisión bibliográfica reciente (Svihus, 2014).

2.- FUNCIONES DEL BUCHE

El alimento no se humedece ni se muele en la boca, sino que es tragado sin ser casi procesado. A continuación, el alimento puede, o bien entrar en el buche, o pasar directamente a la molleja cuando esta parte del aparato digestivo está vacía (Chaplin et al., 1992). La capacidad de almacenamiento de la molleja está generalmente limitada a un máximo de 5 a 10 g de alimento y por tanto el almacenamiento en el buche es necesario si se consumen grandes cantidades de alimento. Aunque la proporción de alimento que entra en el buche varía considerablemente entre individuos, solo un 50% como media del pienso que se consume por la mañana después de un período de ayuno durante la tarde y la noche anteriores entra en el buche (Jackson y Duke, 1995). Observaciones realizadas en pollos comerciales alimentados ad libitum han mostrado que comen de manera discontinua (Nielsen, 2004), y que el buche no se usa a su capacidad máxima en todas las condiciones. De hecho, se piensa que el papel principal del buche es como órgano de almacenamiento para aves en condiciones de alimentación discontinua, y que no está implicado en la regulación del consumo (Jackson y Duke, 1995). La alimentación ad libitum probablemente reduce por tanto el uso del buche. Aunque se observan grandes diferencias entre individuos, los datos de nuestro grupo han confirmado que pollos alimentados ad libitum hacen un uso muy limitado del buche (Svihus et al., 2010). En lugar de almacenar el pienso en el buche, comen cantidades pequeñas aproximadamente cada media hora (Svihus et al., 2013a). Aunque es necesaria más información, esto indica que aves alimentadas ad libitum se adaptan a un hábito by-pass del buche. En cambio, cuando los pollos se acostumbran a una alimentación intermitente tienden a un almacenamiento transitorio de cantidades significativas de alimento en el buche. Boa-Amponsem et al. (1991) también encontraron cantidades pequeñas de residuos alimenticios en el buche en pollos de crecimiento rápido y lento alimentados ad libitum, mientras que la alimentación intermitente resultó en un aumento significativo del contenido del buche. Barash et al. (1992) mostraron que aves adaptadas a dos comidas diarias fueron capaces de consumir aproximadamente un 40% del consumo diario de alimentos en alimentación ad libitum durante cada comida. Se ha demostrado que los pollos pueden usar tanto el buche como el proventrículo/molleja como órganos de almacenamiento de alimento cuando se adaptan a periodos largos de privación de alimento (Buyse et al., 1993). Barash et al. (1993) observaron un aumento significativo en el peso y en la capacidad de almacenamiento de alimento tanto del buche como de la molleja cuando los pollos fueron alimentados una o dos veces al día con respecto a la alimentación ad libitum. Igualmente, Buyse et al. (1993) y Svihus et al. (2002) encontraron, respectivamente restos considerables de alimento en el buche de pollos broilers incluso cinco y cuatro horas después de la última comida. En un trabajo reciente (no publicado), pollos broilers de 33 días de edad adaptados a alimentación intermitente tenían como media alrededor de 40 g de material seco de alimento en el buche una hora después del inicio de la alimentación, y el contenido medio fue todavía de 10 g cinco horas después.

Se piensa que el buche no tiene un papel directo en la digestión, puesto que en él no se secretan enzimas y tampoco hay evidencia de que se produzca absorción de nutrientes. Sin embargo, dentro de él tiene lugar una humidificación considerable, lo que puede

ayudar a la molienda y a la digestión enzimática posterior en el tracto digestivo. Además, las enzimas exógenas y otros componentes que son activados por la humedad pueden ejercer potencialmente su efecto en el buche. Nuestros resultados indican que los contenidos del buche se humedecen gradualmente alcanzando niveles de un 50% de humedad al cabo de aproximadamente 60 minutos (Svihus et al., 2010). Puesto que el buche es el único segmento del tracto digestivo donde el contenido en agua puede constituir un factor limitante para la actividad enzimática, el tiempo necesario para la humidificación puede ser un factor crítico para determinar la eficacia de las enzimas exógenas, para las que el buche es el principal lugar donde ejercen su actividad.

En el buche se han observado grandes variaciones en el pH. En varios experimentos se han determinado valores de pH por encima de 6 mientras que en otros se han medido valores comprendidos entre 4,5 y 5,9. Los piensos para monogástricos tienen habitualmente valores de pH entre 5,5 y 6,5 (e.g. Ao et al., 2008). Es por tanto razonable suponer que una vez que el alimento entra en el buche el pH permanece invariable. Sin embargo, una retención prolongada en el buche se asocia con una actividad fermentativa considerable que da lugar a la formación de ácidos orgánicos lo que resulta en una reducción del pH (Hilmi et al., 2007). Por tanto, diferentes tiempos de retención y como consecuencia diferentes grados de fermentación pueden explicar variaciones del pH entre experimentos. De acuerdo con esto, Bolton (1965) observó una disminución del pH con el tiempo de retención, pero solo en el caso de pollos y no de ponedoras, las cuales tienen un pH inicial más alto y más capacidad buffer, presumiblemente como consecuencia del mayor contenido de carbonato cálcico. Nuestros propios resultados (no publicados) muestran que los contenidos del buche de pollos alimentados con pienso en harina dos horas después de la comida tenían un pH medio de 4,8. Por tanto, está claro que la funcionalidad del buche depende en una elevada proporción de los sistemas o del comportamiento alimenticio.

La manipulación del tiempo de retención en el buche es una estrategia aplicable en la práctica para aumentar la eficacia de las enzimas exógenas. Tal como se mostró anteriormente, un cambio desde la alimentación ad libitum hacia una alimentación intermitente serviría a las aves para adaptarse al uso del buche como órgano intermedio de almacenamiento del pienso y de esta forma aumentar considerablemente el tiempo de retención. Nuestros resultados han mostrado que la alimentación cada cuatro o cada cinco horas conduce a una ganancia de peso similar a la de la alimentación ad libitum, y resulta en un tiempo medio de retención en el buche de 2-3 horas, en comparación con el escaso tiempo de retención que tiene lugar cuando la alimentación es ad libitum (Svihus et al., 2010; Sacranie et al., 2012). Incluso si se supone que se necesita una hora para humedecer suficientemente el alimento para que las enzimas ejerzan su actividad, esta estrategia alimenticia debería asegurar 1-2 horas de retención en el buche en condiciones óptimas de humedad, temperatura y pH para la actuación de las enzimas. Además, puede suponerse que la degradación enzimática va a continuar cuando el alimento humedecido entra en la molleja hasta que la caída del pH detenga la actividad enzimática. En un experimento reciente (Svihus et al., 2010), pollos broilers alimentados con harina se sacrificaron en intervalos de 15 minutos después de haber tenido acceso a una dieta con fitasas, los

contenidos del buche fueron recogidos y analizados por su contenido en ácido fólico. Después de 45 minutos, el contenido en IP6 se redujo marcadamente de forma que después de 100 minutos de retención solo permanecía en el buche el 50% del contenido inicial. Debido a la mayor capacidad buffer de los piensos de ponedoras, la estrategia de incrementar el tiempo de retención en el buche puede ser ineficiente.

Análogamente, las respuestas a los prebióticos pueden estar significativamente afectadas por el tiempo en el que el pienso se retiene en el buche. Así por ejemplo, un acidificante influirá potencialmente en la eficacia de los enzimas exógenos y en la proliferación microbiana. De forma similar, la eficacia de los probióticos puede resultar muy determinada por la funcionalidad del tracto digestivo anteriormente. Un aumento del tiempo de retención en el buche puede causar una proliferación de la microflora añadida y puede influir en el pH. Igualmente, pero con efectos opuestos, una molleja muy funcional puede reducir la viabilidad de los probióticos como consecuencia de un mayor tiempo de retención y una mayor acidez.

Otros efectos positivos que pueden también observarse incluyen mejoras en la digestibilidad debidos a una mayor humificación de la dieta.

3.- FUNCIONES DEL PROVENTRÍCULO/MOLLEJA

El proventrículo y la molleja son los verdaderos estómagos de las aves, siendo allí secretados el ácido clorhídrico y el pepsinógeno por el proventrículo y mezclados con el contenido digestivo gracias a los movimientos musculares en la molleja. Sin embargo, la molleja tiene una función adicional importante en la molienda de los ingredientes alimenticios, ya que ésta no se hace en la boca. La molleja contiene músculos fuertemente mielinados y tiene una capa de coquina que debido a su superficie rugosa ayuda en el proceso de molienda. La actividad de molienda y su regulación en la molleja han sido descritos en detalle por Duke (1992), y solo serán presentados aquí brevemente. Además, se ha publicado recientemente una revisión sobre la función de la molleja (Svihus, 2011a). El ciclo de molienda comienza con la contracción de la musculatura delgada, seguida por la apertura del píloro y por una potente contracción peristáltica en el duodeno. Un par de músculos gruesos se contraen inmediatamente después del comienzo de la contracción duodenal lo que resulta en que parte del material gástrico es empujado en dirección al duodeno y parte en dirección al proventrículo. A medida que los músculos gruesos empiezan a relajarse, el proventrículo se contrae y parte de su contenido vuelve a la molleja. Este ciclo de contracción tiene lugar hasta cuatro veces por minuto e implica que la molienda de material debido a su roce con la capa rugosa de coquina en el interior de la molleja también roce con otras partículas durante la contracción de los músculos grandes, mientras que los músculos pequeños mueven el material hacia las zonas de molienda en el intervalo entre contracciones de los músculos grandes. Este ciclo de molienda resulta en que el proventrículo y la molleja deben considerarse como un único compartimento a efectos de la función digestiva en el que el material fluye bastante rápidamente a través del proventrículo pero potencialmente puede refluir repetidamente durante las contracciones

de la molleja. Jackson y Duke (1995) mostraron que el material alimenticio puede sobrepasar la molleja cuando este segmento está vacío. En un experimento en el que pavos en crecimiento fueron alimentados con un pienso finamente molido después de 10 horas de ayunas, el intestino delgado se encontraba lleno de alimento a los 25 minutos de iniciarse el consumo de alimento. Svihus et al. (2002) también observaron que una considerable cantidad de alimento había sobrepasado la molleja a los 30 minutos de iniciarse su consumo.

El tiempo medio de retención en el proventrículo y la molleja ha sido estimado entre media hora y una hora (Shires et al., 1987; van der Klis et al., 1990; Dänicke et al., 1999). Esto parece estar de acuerdo con los resultados de Svihus et al. (2002), donde el 50% del marcador en el pienso ingerido durante 10 minutos habría superado la molleja al cabo de dos horas. Se ha demostrado que el volumen de la molleja puede aumentar sustancialmente cuando se añaden componentes estructurales al pienso, habiéndose observado incrementos de más del doble del volumen original (Amerah et al., 2008; 2009). Aunque se ha observado que las partículas más grandes se retienen selectivamente en la molleja (Hetland et al., 2003), y que la velocidad de paso de un marcador no estructural tal como el óxido de titanio es independiente de la estructura de la dieta (Svihus et al., 2002), es obvio que el tiempo medio de retención de las partículas del alimento aumenta sustancialmente con el grado de estructura de la dieta. Si el tiempo de retención es próximo a una hora cuando se suministra un pienso comercial estándar con pocos componentes estructurales, puede alcanzar las dos horas si el desarrollo de la molleja se estimula añadiendo componentes estructurales. Un interesante trabajo de Rougiere y Carré (2010) encontró que el tiempo de retención de cascarrilla de girasol marcada con cromo mordante en la molleja puede ser cuatro veces superior que para el óxido de titanio. Además, el tiempo de retención fue muy superior para pollos broilers seleccionados genéticamente para una digestibilidad elevada. Esto último demuestra la gran capacidad de la molleja para retener selectivamente partículas largas y duras mientras que deja pasar a las partículas pequeñas y solubles muy rápidamente.

El jugo gástrico secretado en el proventrículo tiene un pH de alrededor de dos (Duke, 1986). Sin embargo, la cantidad, tiempo de retención y características químicas del alimento en el área de la molleja/proventrículo resulta en valores de pH más variables y frecuentemente más altos. En un experimento reciente en nuestro laboratorio, por ejemplo, el pH del contenido de la molleja en pollos broilers variaba entre 1,9 y 4,5, con un valor medio de 3,5. Tal como resumió Svihus (2011a), la mayoría de los valores medios registrados recientemente para pollos broiler para piensos granulados normales se encuentran entre tres y cuatro. Sin embargo, datos más antiguos (Farner, 1960; McLelland, 1979; Riley y Austic, 1984; Mahagna et al., 1995; Mahagna y Nir, 1996), reportan valores de pH inferiores, entre dos y tres, aunque valores bajos de pH han sido también registrados recientemente (Hetland et al., 2002; Sacranie et al., 2012; Svihus et al., 2013a). Debido al elevado contenido en carbonato cálcico en el pienso, los valores de pH para los contenidos de la molleja en gallinas ponedoras se encuentra generalmente entre cuatro y cinco, aunque un pH de alrededor de 3,5 ha sido observado también en gallinas ponedoras (Gordon y Roland, 1997).

Se ha observado repetidamente que cuando componentes estructurales tales como los cereales enteros o groseramente molidos o alimentos fibrosos tales como las cascarillas son añadidos, el pH del contenido de la molleja disminuye en 0,2-1,2 unidades (Gabriel et al., 2003; Engberg et al., 2004; Bjerrum et al., 2005; Huang et al., 2006; Gonzales-Alvarado et al., 2008; Jimenez-Moreno et al., 2009; Senkoylu et al., 2009; Sacranie et al., 2012; Svihus et al., 2013a). La explicación más lógica de este resultado es un aumento del volumen de la molleja y como consecuencia un tiempo de retención más largo que permite un aumento de la secreción de ácido clorhídrico. Puesto que el alimento normalmente tiene un pH próximo a la neutralidad, un consumo alto de alimento puede esperarse que dé lugar a un aumento del pH de la molleja, a menos que la secreción de jugo gástrico sea capaz de aumentar en paralelo al consumo. Esta es probablemente la principal razón por la cual el pH de la molleja ha resultado ser más alto con piensos granulados que en harina (Engberg et al., 2002; Huang et al., 2006; Frikha et al., 2009), al ser piensos menos estructurados (Engberg et al., 2002; Svihus et al., 2004). Tal como ha sido revisado por Svihus (2011a), el aumento en el tamaño de la molleja cuando el pienso contiene componentes estructurales en forma de fibras o cereales groseros mejora la función digestiva como consecuencia de un aumento del tiempo de retención, un pH más bajo y una molienda más fina. Esto, combinado probablemente con una mejor sincronización del flujo de alimento, ha resultado en mejoras de la utilización de nutrientes.

Debido al efecto beneficioso tan claro de los componentes estructurales, muchos piensos de aves se diseñan actualmente para contenerlos, como por ejemplo en forma de cereales enteros o groseramente molidos y/o partículas fibrosas duras y largas. Es importante enfatizar que no todos los tipos de fibra estimulan el desarrollo de la molleja. Fibras groseras y durables con un tamaño suficiente (mayor de 1-2 mm) tales como la cascarilla de avena no molida son necesarias para estimular la actividad de la molleja. Otra fuente potencial de componentes estimulantes son las piedras de grit.

4.- FUNCIÓN DEL CIEGO

Los dos ciegos que se encuentran en las especies de aves domésticas (excepto las palomas) es otra particularidad de su aparato digestivo, aunque ciegos de varios tamaños y formas pueden observarse en la mayoría de las especies de aves. Una revisión sobre la función del ciego (Svihus et al., 2013b), ha sido publicada recientemente y ha servido como base de esta presentación.

Los dos ciegos se encuentran en la unión del ileum con el colon en forma de sacos ciegos dirigidos a lo largo del íleon (McLelland, 1989). Los ciegos en galliformes son generalmente largos y particularmente bien desarrollados, con un área proximal más estrecha cuya anchura es de 1-2 mm en pollos de semanas de edad Clarke (1978) y una unión distal al anillo muscular que separa el ileum del colon. Duke (1989) y Duke et al. (1984) observaron que el ciego se vacía como media dos veces al día en pavos: al amanecer y a media tarde. Debido a su vaciado infrecuente el tiempo de retención en el ciego es generalmente largo, como muestra el hecho de que el contenido cecal no se reduce

significativamente después de 24 horas de ayunas (Hinton et al., 2000; Warriss et al., 2004). Aparte del flujo de excreción de material fecal se han observado continuos movimientos antiperistálticos del colon que transportan material desde el ano hasta el ciego en un corto plazo de tiempo. Parece que el tipo de material que entra en el ciego son partículas finamente molidas y/o moléculas solubles, de bajo peso molecular no viscosas de origen ileal y renal. Otra función importante del ciego es la absorción de agua y electrolitos, para lo cual el ciego se ha descrito como el segmento cuantitativamente más importante del intestino. Thomas (1982), en su revisión de la absorción de agua y electrolitos en las gallinas estableció que la absorción neta de agua en el intestino no ocurre hasta después del íleon, y que es principalmente debida a la reabsorción de electrolitos y agua de origen intestinal y renal en el ciego. Se ha estimado que un 36% del agua y un 75% del sodio de origen renal fueron absorbidos en los últimos tramos del aparato digestivo, siendo el ciego el órgano más importante. Aunque su importancia cuantitativa es insegura, es también posible que el ciego pueda jugar un papel en el reciclado del nitrógeno renal.

La funcionalidad de los ciegos está también muy influida por la dieta, ya que el ciego aumenta de volumen como consecuencia de un mayor consumo de material fermentable. Un ejemplo extremo es la perdiz nival, donde el ciego es un 30% más largo en invierno por el consumo de la dieta más rica en fibra (Pulliainen y Tunkkari, 1983), pero incluso en pavos se han observado ciegos un 25% más largos conteniendo dos veces más de materia seca, en adaptación de una dieta rica en fibra (Duke et al., 1984).

Debido a la elevada importancia de una adecuada reabsorción de agua para evitar camas húmedas y por tanto de pododermatitis, es posible que deban ser investigados en el futuro métodos para mejorar la funcionalidad del ciego. Una hipótesis que debe comprobarse es la interacción entre la funcionalidad de la molleja y la del ciego. Es posible que una molleja bien desarrollada favorezca la funcionalidad del ciego como consecuencia de su efecto sobre la regulación del flujo de alimento. Esto último facilitará además potencialmente el reflujo de orina en el ciego para la reabsorción de agua.

5.- FORMA DEL ALIMENTO Y FUNCIONALIDAD DEL TRACTO DIGESTIVO

Un factor importante a tener en cuenta es la forma de presentación del alimento, ya que en gran medida determina el consumo de alimento. La granulación del pienso típicamente aumenta el nivel de ingestión de pollos broiler en un 10-20 % (Engberg et al., 2002; Svihus et al., 2004), y por tanto las demandas de un sistema digestivo ya de por sí muy exigido. Un aumento de la digestibilidad cuando el pienso se ofrece en harina en vez de granulado ha sido observado por Svihus y Hetland (2001), lo que sugiere que la granulación puede causar una sobrecarga del sistema digestivo. Engberg et al. (2002) observaron niveles significativamente más altos de enzimas digestivas cuando las dietas se suministraban en harina con respecto a pellets, y también mostraron que los piensos granulados resultan en un menor desarrollo de la molleja que la dietas en harina. Por tanto, la molleja tiene muy probablemente un papel importante en la regulación del flujo de

alimento en el digestivo (Svihus, 2011a), y es posible que el efecto conjunto de un alto nivel de consume y una baja estimulación del desarrollo de la molleja incremente el riesgo de un paso excesivamente rápido de material alimenticio a través del tracto digestivo. Esto concuerda con las conclusiones de Rougiere y Carré (2010), que basándose en estudios de flujo concluyeron que el tiempo de retención en el proventrículo/molleja fue un importante factor limitante para la digestión en pollos broiler. Un elevado consumo ligado a la granulación puede entonces tener efectos particularmente perjudiciales cuando no hay componentes estructurales en el pienso y, por tanto, la molleja tiene un tamaño pequeño. Las condiciones de ambiente pueden ser importantes en este contexto, ya que las aves tratarán de compensar en parte la carencia en componentes estructurales con el consumo de materiales de la cama (como viruta) si estuvieran disponibles (Hetland et al., 2005; Hetland y Svihus, 2007). Dado que los piensos granulados se usan habitualmente para pollos broiler, esto significa que el empleo de piensos en harina en condiciones experimentales puede no reflejar la realidad comercial en términos de digestibilidad y funcionalidad digestiva.

La funcionalidad del tracto digestivo posterior puede también estar afectada por la funcionalidad de la molleja. Una molleja poco funcional puede permitir que un exceso de nutrientes poco digeridos la atraviese, aumentando por tanto el nivel de nutrientes poco degradados que alcanza el íleon y el ciego. El resultado pueden ser cambios morfológicos y microbiológicos, aunque aún no está claro en qué extensión estos cambios pueden afectar negativamente a su funcionalidad.

Esta revisión ha demostrado que la funcionalidad del aparato digestivo de las aves es importante para conseguir rendimientos óptimos, y que la composición del pienso, la forma de presentación y el sistema de alimentación pueden tener una elevada influencia en la funcionalidad digestiva. La relevancia de un adecuado desarrollo de la molleja para la función digestiva y la digestibilidad de los nutrientes es ahora ampliamente aceptada, pero las implicaciones prácticas para la formulación práctica de piensos de información obtenida en condiciones experimentales todavía no son generalmente apreciadas. Igualmente, está claro que la alimentación intermitente es necesaria para asegurar que todas las aves hacen uso del buche como órgano intermedio de almacenamiento. Aunque la humidificación que tienen lugar durante la retención del material alimenticio en el buche conduce a una mayor digestibilidad, tanto por ser un prerrequisito para la digestión como porque las enzimas exógenas pueden ejercer así mejor su efecto, todavía queda por demostrar un efecto significativo de la retención sobre los rendimientos y la eficacia digestiva. Además, falta información sobre la importancia funcional del ciego y de su optimización

6.- RESUMEN

Las grandes cantidades de alimento que manejan los productores comerciales de aves requieren de un funcionamiento óptimo del aparato digestivo. La funcionalidad de los diferentes segmentos digestivos está influida por el tipo de dieta y los sistemas de

alimentación. El tiempo de retención, el contenido en agua y el pH del contenido del buche depende en gran medida de la alimentación, ya que un suministro intermitente de pienso es necesario para estimular el uso del buche. De forma similar, el pH y el tiempo de retención en la molleja están determinados por la presencia de componentes estructurales en la dieta, tales como los cereales enteros o las fuentes de fibras groseras. Estos materiales estimulan el desarrollo de la molleja, aumenta el tiempo de permanencia y reducen el pH. Las características que optimizan el funcionamiento del intestino delgado se conocen menos, pero la estimulación del desarrollo de la molleja podría mejorar la del intestino delgado a través de una mejor regulación del flujo del contenido digestivo. Aunque se desconoce la importancia de muchos aspectos de la digestión cecal, resulta significativo su papel en la reabsorción del agua. En esta revisión se han enumerado las funciones del buche, la molleja y el ciego y se discute cómo la adaptación a cambios nutricionales puede mejorar su funcionalidad.

7.- REFERENCIAS

- AMERAH, A.M., RAVINDRAN, V. y LENTLE, R.G. (2009) *Br. Poult. Sci.* 50: 366-375.
- AMERAH, A.M., RAVINDRAN, V. LENTLE, R. G. and THOMAS, D.G. (2008) *Poult. Sci.* 87: 2320-2328.
- AO, T., CANTOR, A.H. PESCATORE, A.J. y PIERCE, J.L. (2008) *Anim. Feed Sci. Technol.* 140: 462-468.
- BARASH, I., NITSAN, Z. y NIR, I. (1992) *Br. Poult. Sci.* 33: 271-278.
- BARASH, I., NITSAN, Z. y NIR, I. (1993) *Br. Poult. Sci.* 34, 35-42.
- BJERRUM, L., PEDERSEN, K. y ENGBERG, R.M. (2005) *Avian Dis.* 49: 9-15.
- BOA-AMONSEM, K., DUNNINGTON, E.A. y SIEGEL, P.B (1991) *Poult. Sci.* 70: 689-696.
- BOLTON, W. (1965) *Br. Poult. Sci.* 6: 97-102.
- BUYSE, J., ADELSON, D.S., DECUYPERE, E. y SCANES, C.G. (1993) *Br. Poult. Sci.* 34: 699-709.
- CHAPLIN, S.B., RAVEN, J. y DUKE, G.E. (1992) *Physiol. Behav.* 52: 261-266.
- CLARKE, P.L. (1978) *Br. Poult. Sci.* 19: 595-600.
- CLENCH, M.H. y MATHIAS, J.R. (1995) *Wilson Bull.* 107: 93-121.
- DÄNICKE, S., VAHJEN, W., SIMON, O. y JEROCH, H. (1999) *Poult. Sci.* 78: 1292-1299.
- DUKE, G.E. (1986) En: *Avian Physiology*. P. D. Sturkie, ed. Springer-Verlag, New York. Pages 269-288.
- DUKE, G.E. (1992) *Poult. Sci.* 71: 1-8.
- DUKE, G.E. (1989) *J. Exp. Zool. Suppl.* 3: 38-47.
- DUKE, G.E., ECCLESTON, E., KIRKWOOD, S., LOUIS, C.F. y BEDBURY, H.P. (1984) *J. Nutr.* 114: 95-102.
- ENGBERG, R.M, HEDEMANN, M.S. y JENSEN, B.B. (2002) *Br. Poult. Sci.* 44: 569-579.
- ENGBERG, R.M., HEDEMANN, M.S., STEENFELDT, S. y JENSEN, B.B. (2004) *Poult. Sci.* 83: 925-938.

- FARNER, D.S. (1960) En: *Biology and comparative physiology of birds*. A.J. Marshall, ed. Academic Press, New York. pp: 411-467
- FRIKHA, M., SAFAA, H.M., SERRANO, M.P., ARBE, X. y MATEOS, G.G. (2009) *Poult. Sci.* 88: 994-1002.
- GABRIEL, I., MALLETT, S. y LECONTE, M. (2003) *Br. Poult. Sci.* 44: 283-290.
- GONZALES-ALVARADO, J.M., JIMENEZ-MORENO, E., VALENCIA, D.G., LAZARO, R. y MATEOS, G.G. (2008) *Poult. Sci.* 87: 1779-1795.
- GORDON, R.W. y ROLAND, D.A. (1997) *Poult. Sci.* 76: 683-688.
- HETLAND, H. y SVIHUS, B. (2007) *J. Appl. Poult. Res.* 16: 22-26.
- HETLAND, H., SVIHUS, B. y CHOCT, M. (2005) *J. Appl. Poult. Res.* 14: 38-46.
- HETLAND, H., SVIHUS, B. y KROGDAHL, Å. (2003) *Br. Poult. Sci.* 44: 275-282.
- HETLAND, H., SVIHUS, B. y OLAISEN, V. (2002) *Br. Poult. Sci.* 43: 416-423.
- HILMI, H.T.A., SURAKKA, A., APAJALAHTI, J. y SARIS, P.E.J. (2007) *Appl. Env. Microbiol.* 73: 7867-7873.
- HINTON JR.A., BUHR, R.J. y INGRAM, K.D. (2000) *Poult. Sci.* 79: 483-488.
- HUANG, D.S., LI, D.F., XING, J.J., MA, Y.X., LI, Z.J. y LV, S.Q. (2006) *Poult. Sci.* 85: 831-836.
- JACKSON, S. y DUKE, G.E. (1995) *Physiol. Behav.* 58: 1027-1034.
- JIMENEZ-MORENO, E., GONZALEZ-ALVARADO, J.M., LAZARO, R. y MATEOS, G.G. (2009) *Poult. Sci.* 88: 1925-1933.
- MAHAGNA, M. y NIR, I. (1996) *Br. Poult. Sci.* 37: 359-371.
- MAHAGNA, M., NIR, I., LARBIER, M. y NITSAN, Z. (1995) *Reprod. Nutr. Dev.* 35: 201-212.
- MCLELLAND, J. (1989) *J. Exp. Zool. Suppl.* 3: 2-9.
- NIELSEN, B.L. (2004) *Appl. Anim. Behav. Sci.* 86: 251-260.
- PULLIAINEN, E. y TUNKKARI, P. (1983) *Ann. Zool. Fenn.* 20: 53-56.
- RILEY JR.W.W. y AUSTIC, R.E. (1984) *Poult. Sci.* 63: 2247-2251.
- ROUGIERE, N. y CARRÉ, B. (2010) *Animal* 4: 1861-1872.
- SACRANIE, A., SVIHUS, B., DENSTADLI, V., MOEN, B., IJI, P.A. y CHOCT, M. (2012) *Poult. Sci.* 91: 693-700.
- SENKOYLU, N., SAMLI, H.E., AKYUREK, H., OKUR, A.A. y KANTER, M. (2009) *J. Anim. Sci.* 8: 155-163.
- SHIRES, A., THOMPSON, J.R., TURNER, B.V., KENNEDY, P.M. y GOH, Y.K. (1987) *Poult. Sci.* 66: 289-298.
- STEENFELDT, S., KJAER, J.B. y ENGBERG, R.M. (2007) *Br. Poult. Sci.* 48: 454-468.
- SVIHUS, B. (2014) *J. Appl. Poult. Res.* 23: 1-9.
- SVIHUS, B. (2011a) *Worlds Poult Sci. J.* 67: 207-223.
- SVIHUS, B. (2011b) En: *Enzymes in farm animal nutrition, second edition*. M. R. Bedford and G. Partridge, eds. CABI International, Wallingford, UK. pp: 129-159
- SVIHUS, B., CHOCT, M. y CLASSEN, H.L. (2013b) *World's Poult Sci J.* In press.
- SVIHUS, B., HETLAND, H., CHOCT, M. y SUNDBY, F. (2002) *Br. Poult. Sci.* 43: 662-668.
- SVIHUS, B., KLØVSTAD, K.H., PEREZ, V., ZIMONJA, O., SAHLSTRÖM, S., SCHÜLLER, R.B., JEKSRUD, W.K. y PRESTLØKKEN, E. (2004) *Anim. Feed Sci. Technol.* 117: 281-293.

- SVIHUS, B., LUND, V.B., BORJGEN, B., BEDFORD, M.R. y BAKKEN, M. (2013a) *Br. Poult. Sci.* 54: 222-230.
- SVIHUS, B., SACRANIE, A., DENSTADLI, V. y CHOCT, M. (2010) *Poult. Sci.* 89: 2617-2625.
- THOMAS, D.H. (1982) *Comp. Biochem. Physiol.* 71A: 527-535.
- VAN DER KLIS, J.D., VERSTEGEN, M.W.A. y WIT, W.DE (1990) *Poult. Sci.* 69: 2185-2194.
- WARRISS, P.D., WILKINS, L.J., BROWN, S.N., PHILLIPS, A.J. y ALLEN, V. (2004) *Br. Poult. Sci.* 45: 61-66.

FEDNA