



Características químicas y valor nutritivo de la fibra para ganado porcino

Knud Erik Bach

Knudsen Aarhus University, Denmark

Ponencia presentada en el XXVI Curso de Especialización Fedna

Introducción

Los carbohidratos son compuestos naturales que contienen carbono, hidrógeno y oxígeno en la relación $C_n:H_{2n}:O_n$. Los carbohidratos son los componentes simples más abundantes en dietas para cerdos suponiendo el 60-70% del total de energía ingerida (Bach Knudsen y Jørgensen, 2001). Los carbohidratos pueden clasificarse químicamente en azúcares, oligosacáridos, almidón y polisacáridos no amiláceos (NSP), que junto con la lignina constituyen la fracción fibrosa (NSP + lignina). Los carbohidratos de la dieta deben ser hidrolizados a moléculas simples para que su energía sea disponible para los animales. Estos procesos incluyen la hidrólisis del almidón y de los azúcares por medio de enzimas endógenas en el intestino delgado (Moran, 1985; Gray, 1992) y los procesos fermentativos que realiza la microflora especialmente en el intestino grueso (Bach Knudsen, 2005). El primero de los procesos da lugar a la liberación de monosacáridos (glucosa, fructosa, galactosa), mientras que la fermentación microbiana resulta en la formación de ácidos orgánicos (ácido láctico, LA; ácidos grasos de cadena corta, SCFA) y gases (CO_2 , CH_4 , H_2). Todos los productos finales de la digestión sacarilítica se absorben hacia la vena porta bien por procesos activos (i.e., glucosa) o pasivos (i.e., LA y SCFA), pero la utilización de los carbohidratos absorbidos depende del punto de digestión, teniendo los monosacáridos un valor más alto que los SCFA. Por tanto, la fibra se

considera negativa para la digestibilidad y utilidad de la energía. Sin embargo, la fibra es también un constituyente importante de la dieta ya que puede influir potencialmente en la salud gastrointestinal de manera positiva.

El objetivo principal de este trabajo es presentar una revisión de los conocimientos actuales correspondientes a la composición química de la fibra y su valor nutritivo en ganado porcino.

Terminología y definiciones

La fibra no es un componente químico bien definido, sino un término que tanto en trabajos de nutrición humana y nutrición animal se define por el método aplicado para su análisis. Entre los métodos aplicados para el análisis de fibra en los alimentos pueden mencionarse: el método de la fibra bruta (CF) (Henneberg y Stohmann, 1895), los métodos detergentes desarrollados por van Soest y colaboradores (van Soest, 1963; van Soest y Wine, 1967; van Soest, 1984) para alimentos ricos en fibra, y más recientemente los procedimientos enzimáticos o gravimétricos no enzimáticos de la AOAC (Association of Official Analytical Chemist; Prosky et al., 1985), el método químico enzimático de Englyst (Englyst et al., 1984) y los métodos de Uppsala (Theander et al., 1994). Después de un continuo debate durante más de un cuarto de siglo, la Comisión

Europea ha acordado recientemente la definición de la fibra de la dieta como: "polímeros de carbohidratos con tres o más unidades de monómeros que no son digeridos ni absorbidos en el intestino delgado humano" (Mann y Cummings, 2009). Esta definición incluye no sólo lo que clásicamente se considera como fibra dietética, es decir, la suma de NSP y lignina, sino también carbohidratos con propiedades fisiológicas y nutricionales similares a las de la fibra, tales como el almidón resistente (RS) y los oligosacáridos no digeribles (NDO). Un esquema de los componentes de la fibra se muestran en la figura 1.

La química de la fibra

La fibra se encuentra principalmente en la pared celular de las plantas (McDougall et al., 1996, figura 2). La pared celular de las plantas consiste en una serie de polisacáridos, a menudo asociados y/o sustituidos con proteínas y compuestos fenólicos, y en algunas células con el polímero fenólico lignina. Los constituyentes de los polisacáridos de la pared celular son las pentosas, arabinosa y xilosa, las hexosas, glucosa, galactosa y manosa, las 6-deoxihexosas, ramnosa y fucosa, y los ácidos urónicos, glucurónico y galacturónico (o su éster metílico 4-O). Aunque los polisacáridos de la pared celular se constituyen a partir de únicamente diez monosacáridos comunes, cada uno de estos monosacáridos puede existir en forma de dos anillos (piranosa y furanosa), y estos residuos pueden estar unidos a través de

Figura 1. Carbohidratos y lignina que constituyen la fibra bruta (CF) y los materiales extractivos libres de nitrógeno (NFE) del análisis Weende

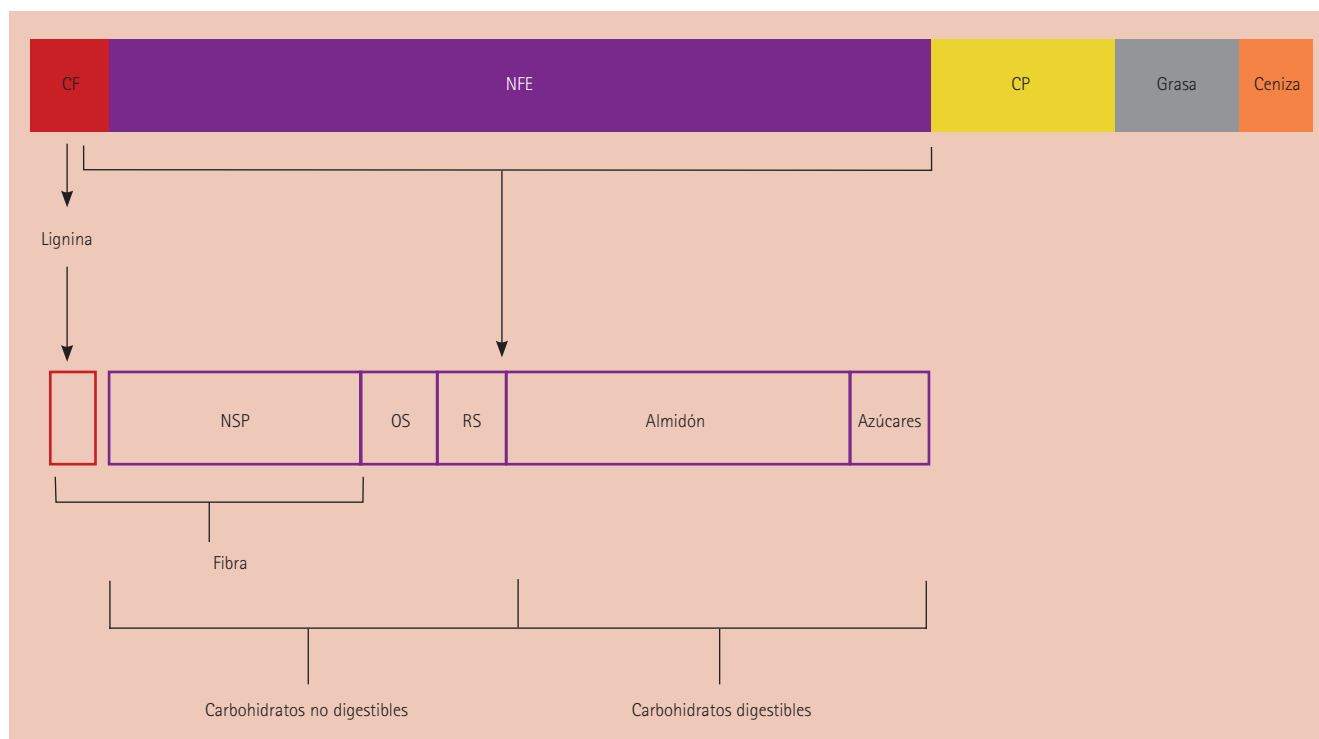
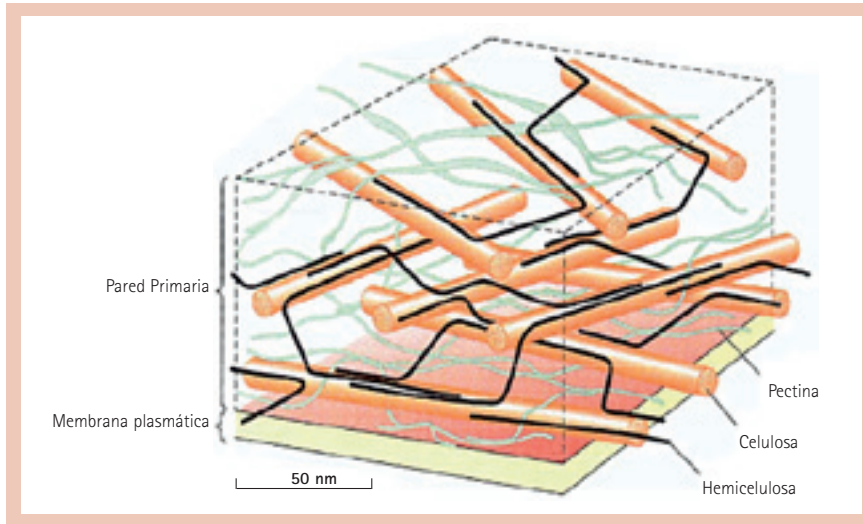


Figura 2. Un modelo tridimensional de la pared celular de las plantas



enlaces glicosídicos en cualquiera de sus 3, 4 o 5 grupos hidroxilos disponibles y en dos orientaciones (α ó β). Como resultado, los polisacáridos de la pared celular pueden adoptar un gran número de formas tridimensionales y, por tanto, ofrecer una amplia entramado de superficies funcionales (McDougall et al., 1996). Los NSP pueden estar también unidos a lignina y suberina, lo que proporciona superficies hidrofóbicas y cohesionan las paredes previniendo así su degradación bioquímica. Además, los grupos con cargas eléctricas situados sobre los polisacáridos (p.e., el grupo ácido de los ácidos urónicos) pueden afectar a sus propiedades iónicas.

Polisacáridos no contenidos en la pared celular

Algunos alimentos vegetales también contienen NSP intracelulares tales como carbohidratos de reserva: fructanos, en alcachofa de Jerusalén y en raíces de achicoria, y mananos, en las tortas de palma y coco. En contraste a la pared de las plantas, la lignina no está asociada a los NSP de reserva.

Aditivos fibrosos alimenticios

Diferentes tipos de polisacáridos purificados solubles, viscosos y no viscosos, tales como pectinas de diferente origen, inulina, alginatos, goma xantano, goma guar o goma arábica (acacia), así como carboximetilcelulosa y polisacáridos insolubles como la celulosa, se utilizan frecuentemente como aditivos alimenticios en estudios realizados en porcino. El uso práctico de estos polisacáridos, sin embargo, es limitado.

Almidón resistente

El almidón nativo es un material semicristalino sintetizado principalmente en forma de gránulos esféricos en muchos tejidos de especies vegetales de las que

los cereales, los guisantes y habas son los alimentos más importantes en nutrición porcina (Bach Knudsen, 1997). El almidón puro consiste predominantemente de α -glicanos en forma de amilosa y amilopectina. La amilosa es una molécula lineal con enlaces $\alpha(1-4)$ -, mientras que la amilopectina es mucho más grande y contiene también enlaces $\alpha(1-6)$ -. Los dos α -glicanos están presentes en proporciones variables en los gránulos de almidón; la amilopectina forma sistemas cristalinos helicoidales ramificados. Aunque todo el almidón puede ser digerido potencialmente por la α -amilasa y las enzimas de la mucosa intestinal (Gray, 1992), una cierta proporción del almidón resiste la digestión enzimática en el intestino delgado, bien por estar encapsulado dentro de la matriz de las células (almidón resistente, RS_1), por estar presente en gránulos de almidón resistentes (RS_2) o por estar en forma retrogradada (RS_3) o químicamente modificada (RS_4) (Englyst et al., 1992).

Oligosacáridos no digestibles

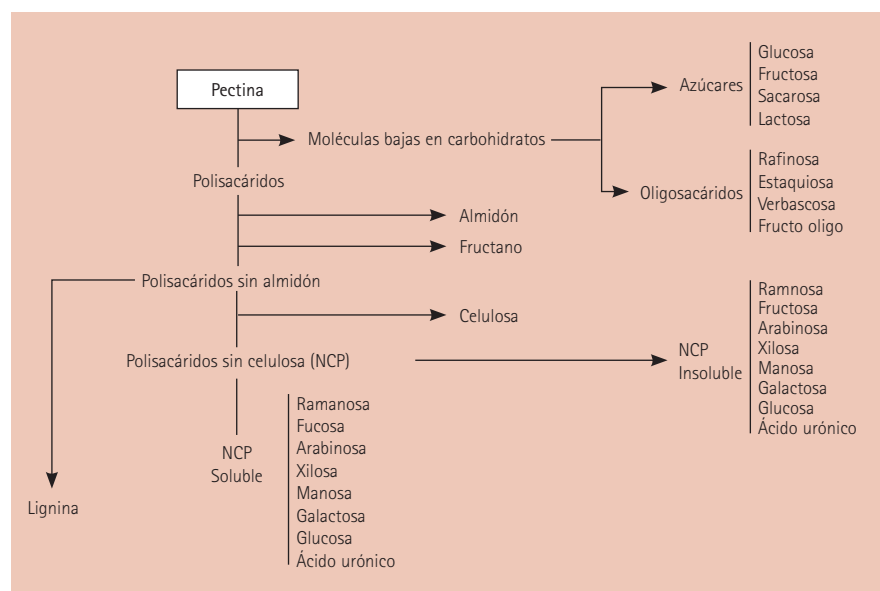
Los oligosacáridos no digestibles están presentes de forma natural en diferentes alimentos ricos en proteína. Entre ellos se encuentran los α -galactósidos (rafinosa, estaquiosa, verbascosa) o los fructooligosacáridos, tales como los fructanos presentes en la alcachofa de Jerusalén y las raíces de achicoria. Los oligosacáridos no digestibles pueden también ser incorporados en piensos de cerdos en forma de aislados de fructo-oligosacáridos, producidos a partir de inulina parcialmente hidrolizada o en forma de productos sintetizados enzimáticamente, tales como los transgalactooligosacáridos o xylo-oligosacáridos (Flickinger et al., 2003).

El análisis de los carbohidratos y la lignina

El análisis de los diferentes grupos de sustancias que componen la fracción hidrocarbonada y la lignina de la dieta requiere aplicar varias técnicas diferentes para una caracterización completa. Los métodos usados más frecuentemente se muestran esquemáticamente en la figura 3 e incluyen métodos enzimáticos o cromatográficos para determinar azúcares u oligosacáridos, métodos enzimáticos para determinar almidón y RS, y métodos gravimétricos o químico-enzimáticos para determinar fibra dietética total o separada en sus fracciones soluble e insoluble, y lignina (Bach Knudsen y Hansen, 1991; Englyst et al., 1994; Theander et al., 1994).

Ya que los diferentes métodos analíticos utilizados para la determinación de la fibra varían, también varían en consecuencia los valores analíticos que se reportan en la literatura. Así, los valo-

Figura 3. Clasificación de los carbohidratos y la lignina en los alimentos



• SOLUCIÓN ORAL •

paracetamol s.p.



PRIMER

**paracetamol líquido
del mercado**

**Sin fiebre
Sin úlceras
Sin dolor**

Paracetamol 30 %

ESPECIE DE DESTINO E INDICACIONES:

PORCINO: TRATAMIENTO SINTOMÁTICO DE LA FIEBRE.

POSOLÓGIA Y MODO DE ADMINISTRACIÓN:

VÍA ORAL EN EL AGUA BEBIDA A LA DOSIS DE 1 ML/L.

TIEMPO DE ESPERA: 1 DÍA.

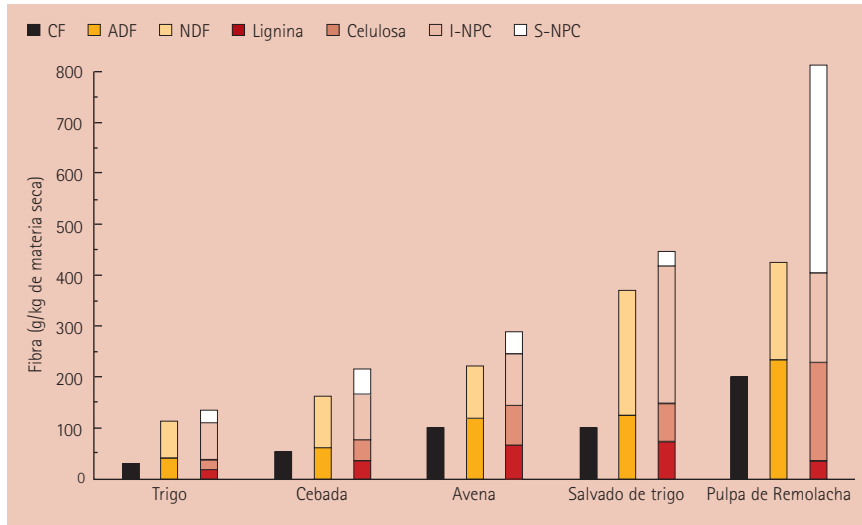


s.p. veterinaria

Ctra. Reus-Vinyols Km. 4,1 - Ap. Correos, 60 - Teléfono 977 850 170* - Fax 977 850 405
43330 RIUDOMS (Tarragona)

www.spveterinaria.com

Figura 4. Valores analíticos para estimar el contenido en fibra en diferentes alimentos utilizando el método de la fibra bruta (CF), los métodos de la fibra ácido detergente (ADF) y fibra neutrodegergente (NDF), lignina (Kalson), celulosa, polisacáridos no celulósicos insolubles (I-NCP) y solubles (S-NCP) obtenidos cuando se usa el método gramimétrico-químico-enzimático de Uppsala



res obtenidos con el método químico-enzimático (Bach Knudsen, 1997) son más altos que los determinados por los métodos detergentes (Van Soest, 1963; Van Soest y Wine, 1967) y mucho más altos que los que se obtienen con el método de la fibra bruta (ver figura 4).

► Propiedades físico-químicas de la fibra

Las propiedades fisicoquímicas –capacidad de hidratación y viscosidad– de la fibra están relacionadas con el tipo de polímeros que constituyen la pared celular y con sus asociaciones intermolecula-

res (McDougall et al., 1996). La propiedades de hidratación incluyen la capacidad para hincharse, solubilidad, capacidad de retención de agua y capacidad para unirse con las moléculas de agua. Las dos últimas se han utilizado de forma intercambiable en la literatura, ya que ambas reflejan la habilidad de una fuente de fibra para inmovilizar agua dentro de su matriz. La primera parte del proceso de solubilización de los polímeros es su hinchamiento, en el cual el agua que entra se distribuye hasta que las fibras están completamente dispersas y extendidas. La solubilización no es posible en el caso de polisacáridos que adoptan estructuras regulares y ordenadas (i.e. celulosa o ara-

nabinoxilanos lineales), puesto que éstas incrementan la fuerza de los enlaces no covalentes, lo que estabiliza la conformación ordenada. En estas condiciones sólo puede ocurrir el hinchamiento de la fibra (Thibault et al., 1992).

La mayor parte de los polisacáridos dan lugar a soluciones viscosas cuando se disuelven en agua (Morris, 1992). La viscosidad depende de la estructura primaria, del peso molecular del polímero y de su concentración. Moléculas grandes incrementan la viscosidad de las soluciones diluidas y su habilidad para hacerlo depende principalmente del volumen que ocupan. Aunque varios polisacáridos son solubles por sus características analíticas, su solubilidad in vivo puede estar reducida dentro de la matriz de los alimentos, lo que limita su capacidad de elevar la viscosidad.

► Carbohidratos alimenticios

La industria moderna de ganado porcino se basa en la utilización de un número limitado de alimentos, principalmente cereales (arroz, maíz, sorgo/mijo, trigo, centeno, triticale, cebada y avena), subproductos de cereales (diferentes fracciones de molienda, residuos de alcoholeras, bioetanol, etc.), sustitutivos de cereales (mandioca, tapioca), concentrados proteicos, incluyendo harinas y tortas de soja, colza, girasol, algodón, y granos de altramuz, guisantes y habas. Sin embargo, los subproductos ricos

Cuadro 1. Contenido en fibra, lignina y carbohidratos no digeribles de algunos alimentos comunes (g/kg MS)

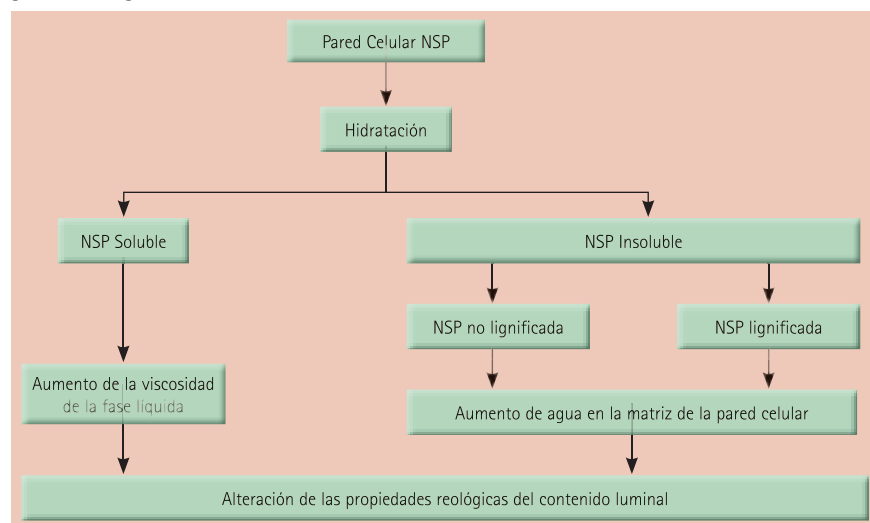
Alimentos	CHO no digeribles						KL ³	Fibra
	OS	Fructanos ¹	RS	S-NCP ²	I-NCP ³	Celulosa ³		
Arroz	2	<1	3	9	1	3	8	22
Maíz	3	6	10	9	66	22	11	108
Trigo	6	15	4	25	74	20	19	138
Cebada	6	4	2	56	88	43	35	221
Avena	5	3	2	40	110	82	66	298
Salvado de trigo	16	20	2	29	273	72	75	449
Cascarilla de cebada	12	1	2	20	267	792	115	594
DDGS-maíz	ND	ND	ND	25	183	68	47	323
DDGS-trigo	ND	ND	ND	55	135	61	86	337
Guisantes	49	ND	22	52	76	53	12	192
Habas	54	ND	32	50	59	81	20	210
Harina de soja	60	ND	ND	63	92	62	16	233
Torta de colza	16	ND	ND	43	103	59	90	295
Torta de algodón	54	ND	ND	61	103	92	83	340
Torta de girasol	17	ND	ND	57	136	123	133	448
Cascarilla de guisante	ND	5	ND	121	148	452	9	677
Pulpa de patata	ND	ND	127	280	95	202	35	612
Pulpa de remolacha	ND	0	ND	290	27	203	37	737
Raíces de achicoria	ND	470	ND	76	24	48	11	158

CHO, carbohidratos; OS, oligosacáridos; RS, almidón resistente; S-NCP, polisacáridos solubles no celulósicos; I-NCP, polisacáridos insolubles no celulósicos; KL, Klason; ND, no determinada.

¹ Fructanos son mezcla de oligosacáridos (DP 3-9) y polisacáridos (DP>10). ² S-NCP es sinónimo de fibra soluble. ³ La suma de I-NCP, celulosa y KL es fibra insoluble.

Datos de Bach Knudsen (1977) y Serena y Bach Knudsen (2007).

Figura 5. Impacto de los polisacáridos no-amiláceos solubles e insolubles en las propiedades reológicas de la digesta



en fibra (pulpas deshidratadas procedentes de las industrias del azúcar y del almidón) sólo se usan con el propósito de proporcionar propiedades gastrointestinales específicas, como en el caso de algunos aditivos alimenticios. En contraste, los forrajes, raíces frescas y tubérculos sólo se usan ocasionalmente y, principalmente, para alimentar cerdas reproductoras o en sistemas orgánicos de producción. Los valores de concentraciones en carbohidratos y lignina de algunos alimentos comunes se muestran en el cuadro 1.

➤ Procesado de alimentos y piensos compuestos

Los almidones alimenticios se encuentran siempre presentes en granos de cereales y leguminosas en asociación con proteínas, muchas de las cuales son relativamente hidrofóbicas, y la red proteínalmidón está además rodeada por células de la pared celular. Durante los procesos digestivos, el almidón tiende entonces a mantenerse dentro de las partículas alimenticias, de forma que se encuentra protegido del agua. Los almidones contenidos en tubérculos y leguminosas están particularmente bien protegidos de los fluidos del lumen intestinal, pero incluso en los cereales, el almidón puede no ser accesible a la alfa-amilasa a menos que haya sido alterado físicamente. El principal proceso que facilita la disponibilidad del almidón para la penetración del agua, y consecuente digestión por la alfa-amilasa, es el procesado físico (molienda, partido, aplastado) del grano, y térmico (granulación, expansión, cocción, extrusión)

La molienda es un procesado físico que reduce el tamaño de las partículas

e incrementa la superficie en la que los jugos digestivos pueden contactar más fácilmente con el sustrato. Por ejemplo, un cubo que mida 1 cm por cada lado tiene un área superficial de 6 cm². Si este cubo se divide en cubos más pequeños cuyos lados midan 0,1 cm, el área superficial se incrementaría 10 veces hasta los 60 cm². Otra forma de tratamiento físico es el hidrotérmico, que altera la forma física del almidón desde una estructura cristalina hasta otra en forma de gel. Esto incrementa también la superficie y facilita la eficiente entrada en una solución polar para la interacción con las alfa-amilasas (Biliaderis, 1991). Un enfriamiento después de un proceso de cocido re-altera el estatus físico del polisacárido (retrogradación), lo que puede disminuir su digestibilidad. Los almidones con una alta proporción de amilosa son usualmente más susceptibles a una reducción de su digestibilidad después del procesado térmico que los de tipo más céreo (Brown et al., 2001), ya que la retrogradación de la amilosa es un proceso irreversible que conduce a una estructura compacta (similar a la de la celulosa).

Los subproductos de la industria de alimentos vegetales y de la agroindustria representan una forma adicional de procesado alimenticio previo a su uso como alimento para los animales. Por ejemplo, los subproductos de la obtención industrial de aceite, biocarburantes, azúcar, almidón, cerveza y pectinas tienen sus propiedades físicas y químicas modificadas de una u otra forma (Serena y Bach-Knudsen, 2007). Estos tipos de alimentos representan un grupo muy heterogéneo de residuos vegetales, procedentes de diversas familias botánicas (cereales, tubérculos, raíces, frutos, cascarillas). Durante los sucesivos pasos

del procesado están expuestos a diferentes tratamientos físicos y químicos que facilitan la extracción de su componente principal. El residuo tendrá consecuentemente una matriz diferente con un alto contenido proteico (i.e. harina de soja, colza, etc.) y en componentes de la pared celular (NSP y lignina).

➤ Efecto de la fibra sobre los procesos de digestión y absorción en el intestino delgado

La única carbohidrasa secretada por los cerdos es la alfa-amilasa salivar y pancreática, que digiere los enlaces glicosídicos α -(1-4), como los que se encuentran en los almidones (Moran, 1985; Gray, 1992). La mayoría del almidón se degrada por la amilasa pancreática en el lumen intestinal dando lugar como productos finales a maltosa, maltotriosa y dextrinas. Estos oligosacáridos son posteriormente degradados a glucosa por sacaridasas localizadas en la superficie de la mucosa, donde también se encuentran presentes sacaridasas y lactasas. Puesto que la fibra representa la entidad alimenticia no degradada por las enzimas endógenas en el estómago e intestino delgado, la fracción fibrosa puede interaccionar potencialmente con los procesos digestivos en el intestino delgado (Bach Knudsen y Jorgensen, 2001; figura 5). Sin embargo, sobre la base de una revisión de 78 dietas estudiadas con cerdos canulados en íleon (Bach Knudsen et al., datos no publicados) parece deducirse claramente que ni la fibra soluble ni la insoluble tienen una influencia importante sobre la digestibilidad del almidón, con la excepción de algunas situaciones especiales. Estudios realizados con cerdos cateterizados en la vena porta muestran de forma similar que la velocidad de absorción de glucosa apenas se ve afectada por la fibra soluble del alimento (Bach Knudsen et al., 2006), mientras que ensayos con aislados de fibra de alta viscosidad (goma guar) han mostrado la importancia de la viscosidad de la digesta para regular la absorción de glucosa (Ellis et al., 1995; Hooda et al., 2010). En cambio, el principal factor que determina la digestibilidad del almidón en el tracto gastrointestinal y la velocidad de absorción de glucosa es la estructura física del almidón. Así por ejemplo, la digestibilidad del almidón y la velocidad de absorción de glucosa del almidón de la patata cruda (tipo B) y de la legumbres

crudas (tipo C) son generalmente más bajas que las de los almidones de cereales (tipo A), que tienen una estructura abierta que permite un acceso fácil a las amilasas salivar y pancreática (Bach Knudsen et al., 2006).

La razón del limitado efecto de la fibra sobre la digestión y absorción del almidón en el lumen del intestino delgado se encuentra probablemente en la elevada secreción endógena de los jugos salivar, pancreático y biliar en el intestino delgado (Low, 1989; Low, 1990) y en la despolimerización que ocurre en algunos polisacáridos (Johansen et al., 1997). Como promedio, un 21% de los NSP ingeridos se pierde durante el paso a través del intestino delgado, pero con grandes variaciones entre unos polisacáridos y otros. Así por ejemplo, la digestibilidad ileal de las moléculas lineales y relativamente solubles de beta- glucanos es siempre superior a la de las moléculas insolubles de celulosa y a las moléculas insolubles y complejas de arabinosilanos (Bach Knudsen y Laerke, 2010).

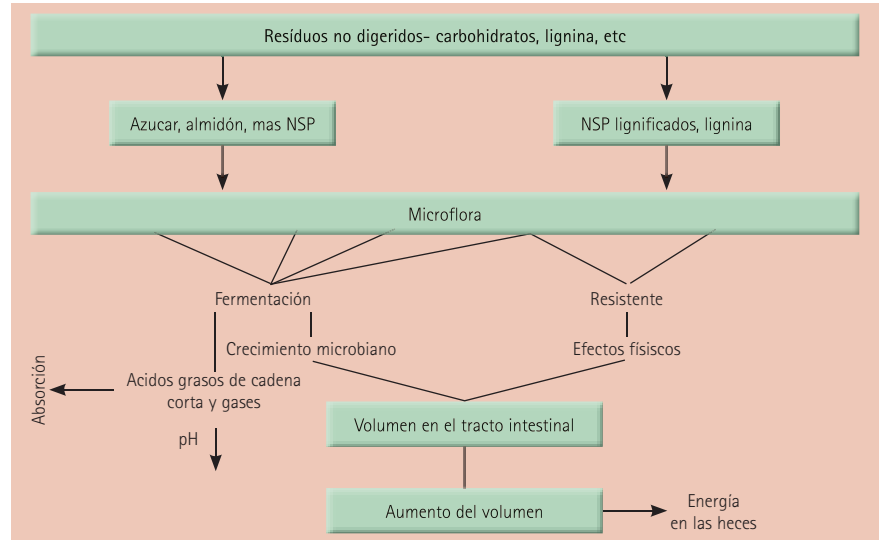
La digestibilidad de las pectinas también muestra una elevada variabilidad, pues algunos estudios han observado una alta desaparición (Canibe y Bach Knudsen, 1997b), mientras que en otros la digestibilidad fue casi nula (Jorgensen et al., 1996). La alta despolimerización de los polisacáridos fibrosos por bacterias residentes en el intestino delgado es también responsable en la mayoría de los casos de la baja viscosidad de la digesta cuando se consumen granos de cereales (como avena o cebada) con una elevada concentración de beta-glucanos (Johansen et al., 1997), mientras que el suministro de centeno, rico en arabinosilanos solubles, dio lugar a un incremento de la viscosidad ileal (Bach Knudsen et al., 2005; Le Gall et al., 2009; Le Gall et al., 2010).

De todos los componentes alimenticios, la fibra es uno de los que tienen un mayor efecto negativo sobre la digestibilidad ileal de la materia orgánica y de la proteína. La relación entre ambas variables se ha calculado a partir de información obtenida en 78 dietas por las siguientes ecuaciones:

$$\begin{aligned} \text{Digestibilidad ileal de la materia} \\ \text{orgánica} &= 95,1 - 0,135 \times \text{fibra}; \\ R_2 &= 0,77 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Digestibilidad ileal de la} \\ \text{proteína} &= 88,0 - 0,095 \times \text{fibra}; \\ R_2 &= 0,28 \end{aligned}$$

Figura 6. Ilustración esquemática de la degradación de carbohidratos en el intestino grueso y de su influencia sobre el peso del colon y las heces y la excreción energética



La razón de la correlación negativa entre fibra y digestibilidad de la proteína debe encontrarse en la encapsulación de nutrientes dentro de células intactas que dificulta la degradación enzimática en el intestino delgado, tal y como ha sido demostrado en estudios realizados con salvado de avena (Bach Knudsen et al., 1993; Johansen et al., 1887). Una alta concentración de fibra soluble en forma de arabinosilanos no sólo incrementa la viscosidad ileal, sino que también da lugar a un elevado flujo ileal de digesta (Bach Knudsen et al., 2005).

➤ Efecto de la fibra sobre la digestión y absorción en el intestino grueso

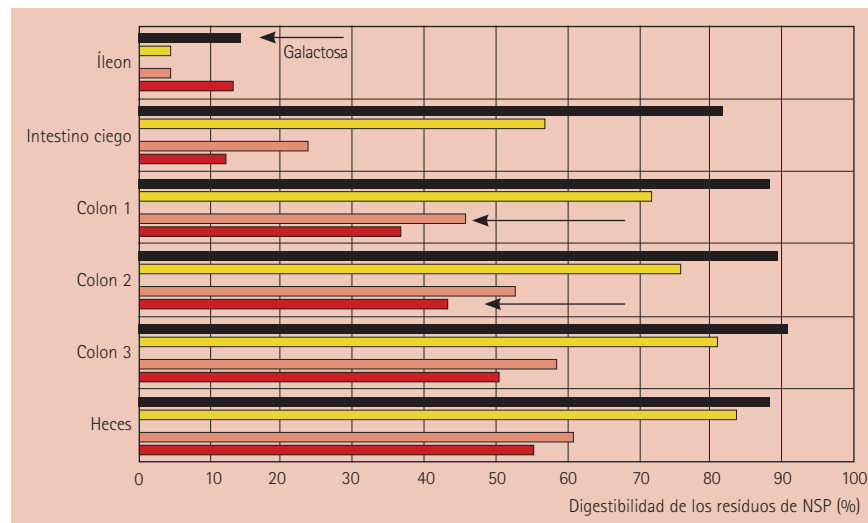
Al igual que en otras especies de monogástricos, el intestino grueso de los cerdos está caracterizado como un medio oscuro, caliente, húmedo, anaeróbico y por la presencia de abundantes residuos alimenticios que fluyen a una velocidad relativamente lenta. Estas condiciones favorecen el crecimiento de microorganismos, que pueden alcanzar concentraciones de 10^{11} - 10^{12} por gramo de digesta (Jensen, 2001). El ecosistema microbiano contiene por tanto centenares de especies de bacterias anaeróbicas, cada una de las cuales ocupa un nicho particular y que presentan numerosas interacciones entre ellas (Louis et al., 2007; Flint et al., 2008). El resultado de esta fermentación es la producción de SCFA, que se absorben hacia la vena porta por difusión pasiva (Bergman, 1990) y gases que se excretan a través del ano y la espiración (Jensen y Jorgensen, 1994). Aunque la producción de SCFA en el lumen intestinal puede variar de forma importante, su concentración en la digesta es bastante constante, indi-

cando que la velocidad de absorción está equilibrada con su velocidad de producción (Bergman, 1990).

Las bacterias que colonizan el intestino grueso tienen sólo acceso al residuo de la dieta que escapa de la digestión en el intestino delgado. El rango de carbohidratos que llega al intestino grueso es enorme y depende de la composición del pienso (figura 6).

En la mayor parte de los casos, los NSP representan la fracción principal de carbohidratos que entra en el intestino grueso. Estos polímeros llegan en varios estados y con una solubilidad, longitud de cadena y asociación con otras moléculas altamente variables. Los polisacáridos de la pared celular, tales como beta-glucanos, arabinosilanos y pectinas, pueden ser solubilizados después de ser liberados de la estructura de la pared celular. En el caso de los beta-glucanos, el polisacárido puede llegar a estar altamente despolimerizado (Johansen et al., 1997). La velocidad y el grado total de degradación de estos polímeros en el intestino grueso están influenciados por la naturaleza química de la fibra vegetal, su solubilidad y su grado de lignificación. Así, los beta-glucanos, los arabinosilanos solubles y las pectinas son degradadas rápidamente en el ciego y en el colon proximal (Bach Knudsen et al., 1993; Canibe y Bach Knudsen, 1997a; Glitso et al., 1998; Bach Knudsen y Jaerke, 2010), mientras que la mayor parte de la fibra insoluble, es decir celulosa y arabinosilanos insolubles, se degradan más lentamente en áreas más lejanas del colon (Bach Knudsen et al., 1993; Glitso et al., 1998; Bach Knudsen y Laerke, 2010). Esto se ilustra por los resultados de la figura 7, que muestran el progreso en la diges-

Figura 7. Digestibilidad de los residuos de polisacáridos no amiláceos desde el íleon hasta las heces de lechones alimentados con una dieta cereal-soja (Gdala et al., 1997)



tibilidad de los residuos de NSP desde el íleon hasta las heces de lechones que fueron alimentados con una dieta consistente de cereales y harina de soja como únicos componentes (Gdala et al., 1997). En base a la composición de los alimentos vegetales, la galactosa y los ácidos urónicos pueden considerarse como marcadores para las pectinas procedentes principalmente de la harina de soja, la xilosa como marcador de los arabinoxilanos de los cereales y la glucosa como marcador de beta-glucanos y celulosa.

Como antes indicábamos a nivel ileal, la fibra es el componente de la dieta que tiene un efecto negativo mayor sobre la digestibilidad total en el tracto digestivo de la materia orgánica y la proteína. Sobre la base del estudio realizado con 78 dietas, estas relaciones pueden expresarse como:

$$\text{Digestibilidad fecal de la materia orgánica} = 101,0 - 0,09 \times \text{fibra}; \\ R_2 = 0,70$$

$$\text{Digestibilidad fecal de la proteína} = 97,0 - 0,094 \times \text{fibra}; \\ R_2 = 0,61$$

Un análisis de la relación entre las principales fracciones de la fibra y la digestibilidad total de la materia orgánica y la energía demostró que la lignina, la celulosa y, en un menor grado, los SCP insolubles fueron las subfracciones cuyos efectos negativos tuvieron un impacto mayor.

Otros factores que influyen en la degradación de la fibra son el volumen del tracto gastrointestinal, el tiempo de retención y la composición de la flora microbiana que son los responsables de que la digestión de los componentes de la fibra sea superior en cerdas que en cerdos en crecimiento, tal como

se ha demostrado en algunos estudios (Fernández et al., 1986; Noblet y Shi, 1993; Noblet y Bach Knudsen, 1997; Serena y Bach Knudsen, 2007).

» Digestión cuantitativa, absorción y utilización de los productos derivados de la asimilación de carbohidratos

La importancia de la concentración en fibra de la dieta sobre la digestión cuantitativa de los nutrientes en el íleon y en el conjunto del tracto digestivo se ilustra por los datos presentados en el cuadro 2. Está claro que la mayor parte de los azúcares, almidón, proteína y grasa desaparecen durante el paso por el intestino delgado, pero también que la concentración en fibra tiene un gran impacto sobre la cantidad de materia orgánica que pasa desde el intestino delgado hacia el intestino grueso. Los carbohidratos, como los NSP y el almidón, representan aproximadamente el 50% de los residuos no digeridos. Aproximadamente la mitad de la materia orgánica que llega al intestino grueso es fermentada a medida que lo atraviesa pero con diferencias sustanciales entre nutrientes: la grasa no desaparece en absoluto, mientras que un 37% de la proteína, un 59% de los NSP, un 71% de residuos no identificados y un 90% de almidón desaparecen.

El cuadro también muestra que la cantidad de residuos orgánicos que es degradada en el intestino grueso aumenta en proporción a la concentración de fibra; así la degradación es de 170 g MO/d con un nivel de fibra de 150 g/kg de materia seca y 286 g MO/d con una concentración de fibra de 200 g/kg de materia seca.

La cantidad de carbohidratos que pasan del intestino delgado al grueso tiene una marcada influencia sobre la naturaleza de los productos de absorción, tales como un aumento del flujo portal de SCFA ($r = 0,90$) y una disminución de glucosa ($r = -0,70$) como consecuencia de la mayor cantidad de carbohidratos que fermentan en el intestino grueso (cuadro 3). Esto también influye en la proporción de energía absorbida en forma de glucosa o de SCFA; en dietas con bajo contenido en carbohidratos no digeribles (almidón y maíz) solo alrededor de un 4% de la energía absorbida procede de SCFA, mientras que en la dieta de alto contenido en carbohidratos no digeribles (patata) fue de un 44%. Una contribución aún más alta (52%) de SCFA fue absorbida en cerdas alimentadas con una dieta con un alto contenido en fibra (429 g/kg MS) respecto a sólo un 12% en dietas con un bajo contenido en fibra (177 g/kg MS) (Serena et al., 2007).

El lugar de absorción de los productos derivados de la digestión de los carbohidratos también influye en la utilización de los nutrientes. La eficacia de los SCFA absorbidos en el intestino grueso se estima en un 69% de la energía absorbida en forma de glucosa. La diferencia se debe a unas mayores pérdidas de energía en forma de hidrógeno y metano, un aumento del calor de fermentación y una utilización más baja de los SCFA en el metabolismo intermedio. Sin embargo, experimentos con cerdas adultas muestran una eficacia algo superior (90%), a pesar de las mayores pérdidas de metano. Mediante la infusión de SCFA en el intestino grueso, Jørgensen et al. (1997) encontraron una eficacia más alta (82%) que la calculada a partir de la fermentación de una dieta rica en fibra (73%; Jørgensen et al., 1996). Otros experimentos han mostrado eficacias más bajas cuando la SCFA se suministran oralmente o se infunden en el ciego de cerdas o cerdos en crecimiento (Serena et al., 2007).

» Referencias

- BACH KNUDSEN, K. E. A FULL ACCOUNT OF THE 21 PUBLICATIONS THAT ARE COMPILED FOR THE TABLES CAN BE OBTAINED BY CONTACTING: KNUDERIK.BACHKNUDSEN@AGRSCL.DK.
- BACH KNUDSEN, K.E. (1997) ANIM. FEED SCI. TECHNOL. 67: 319-338.
- BACH KNUDSEN, K.E. (2005) FOODS Y FOOD INGRED J OF JAPAN 211: 1008-1017.
- BACH KNUDSEN, K.E. Y HANSEN, I. (1991) BR J NUTR 65: 217-232.
- BACH KNUDSEN, K.E., JENSEN, B.B. Y HANSEN, I. (1993) BR. J. NUTR. 70: 537-556.
- BACH KNUDSEN, K.E., JØRGENSEN, H. Y CANIBE, N. (2000) BR. J. NUTR. 84: 449-458.
- BACH KNUDSEN, K.E. Y JØRGENSEN, H. (2001) EN:

Cuadro 2. Ingestión y recuperación de nutrientes (g/d) y efectos del nivel de fibra sobre la recuperación de nutrientes en ileón y heces

	Ingestión	Recuperación ileón	Efecto de la fibra			Recuperación heces	Efecto de la fibra		
			Intercept.	Pendiente	R ²		Intercept.	Pendiente	R ²
Materia seca	2000	536	113	3,1	0,75	273	-25	2,2	0,79
Materia orgánica	1903	475	88	2,8	0,78	231	-38	2,0	0,80
Proteína (N x 6,25)	351	88	39	0,4	0,29	56	10	0,34	0,65
Grasa	130	36	25	0,1	0,06	35	21	0,1	0,15
Carbohidratos:									
Azúcar	99	NS ¹				NS ¹			
Almidón	984	31	13	0,11	0,08	3	-1	<0,1	0,15
NSP	244	191	5	1,3	0,76	79	-49	0,9	0,69
Lignina ²	36	36 ²	-2	0,3	0,54	36 ²	-2	0,27	0,34
Residuos	59	100	6	0,7	0,31	29	-16	0,3	0,21

Los datos de este cuadro proceden de una revisión de 21 trabajos publicados y de uno no publicado que representa un conjunto de 78 dietas. la recuperación en ileón y heces se calculó en base a los coeficientes de digestibilidad reportados en cada uno de los trabajos (Bach Knudsen et al., no publicado).

¹ NS no medido. Los residuos de azúcar en ileón y heces forman parte de la "fracción residuo".

² Se supone que la lignina no se hidroliza durante su paso por el aparato digestivo.

Cuadro 3. Efecto del consumo de pienso y de la ingestión de almidón digestible y carbohidratos no digestibles sobre la concentración portal y el flujo de glucosa y ácidos grasos de cadena corta, y la proporción de energía absorbida en forma de glucosa y ácidos grasos de cadena corta

Dieta	Ingestión, g			Glucosa		SCFA		Energía absorbida, %		
	Pienso	Almidón digestible	NDC		mmol/L	mmol/h	mmol/L	mmol/h	glucosa	SCFA
			RS	NSP						
LF harina de trigo	1300	746	4	77	8,10	175	775	30	93	7
HF salvado de trigo	1300	663	3	140	7,69	127	854	30,8	90,5	9,5
HF salvado de avena	1300	605	3	140	7,66	132	908	37,1	89,1	10,9
HF harina de arroz	1250	676	13	254	6,60	157	1140	76,9	82,4	17,6
HF harina de centeno	1250	610	7	275	6,43	117	1001	66,5	80,2	19,8
Almidón de maíz	860	536	9	39	8,85	146	459	13,9	96	4
Almidón de guisante	860	535	15	36	6,90	105	454	17,8	93,1	6,9
Almidón de maíz	1250	762	20	66	8,14	185	480	19,1	95,7	4,3
Almidón de maíz:patata	1250	609	189	66	6,94	109	1240	60,3	90,6	19,4
Patata	1250	361	458	66	5,97	49	1620	88,9	55,9	44,1

NDC, carbohidratos no digestibles; RS, almidón resistente; NSP, polisacáridos no amiláceos; SCFA, ácidos grasos de cadena corta; LF, baja fibra; HF, alta fibra. Datos de van der Meulen et al. (1997a), van der Meulen et al. (1997b), Bach Knudsen et al. (2000) y Bach Knudsen et al. (2005).

- DIGESTIVE PHYSIOLOGY IN PIGS. PROCEEDINGS OF THE 8TH SYMPOSIUM PP. 109-120 [JE LINDBERG AND B OGLE, EDITORS]. WALLINGFORD: CABI PUBLISHING.
- BACH KNUDSEN, K.E. Y LÆRKE, H.N. (2010) CEREAL CHEM 87: 353-362.
 - BACH KNUDSEN, K.E., LÆRKE, H.N., STEENFELDT, S., HEDEMANN, M.S. Y JØRGENSEN, H. (2006) ANIM. FEED SCI. TECHNOL. 130: 114-135.
 - BACH KNUDSEN, K.E., SERENA, A., KJAER, A.K., JØRGENSEN, H. Y ENGBERG, R. (2005) J NUTR 135: 1696-1704.
 - BERGMAN, E.N. (1990) PHYS REV 70: 567-590.
 - BILIADERIS, C.G. (1991) CAN. J. PHYSIOL. 69: 60-78.
 - BROWN, I.L., MCNAUGHT, K.J., ANDREWS, D. Y MORITA, T. (2001) EN: ADVANCED DIETARY FIBRE TECHNOLOGY, PP. 401-412 [BV MCCLEARY AND L PROSKY, EDITORS]. OXFORD: BLACKWELL SCIENCE LTD.
 - CANIBE, N. Y BACH KNUDSEN, K.E. (1997A) ACTA AGRICULTURÆ SCANDINAVIA 47: 106-116.
 - CANIBE, N. Y BACH KNUDSEN, K.E. (1997B) ANIM. FEED SCI. TECHNOL. 64: 293-310.
 - ELLIS, P.R., ROBERTS, F.G., LOW, A.G. Y MORGAN, L.M. (1995) BR. J. NUTR. 74: 539-556.
 - ENGLYST, H.N., KINGMAN, S.M. Y CUMMINGS, J.H. (1992) EUR. J. CLIN. NUTR. 46: 533-50.
 - ENGLYST, H.N., QUIGLEY, M.E. Y HUDSON, G.J. (1994) ANALYST 119: 1497-1509.
 - FERNANDEZ, J.A., JØRGENSEN, H. Y JUST, A. (1986) ANIM. PROD. 43: 127-132.
 - FLICKINGER, E.A., VAN LOO, J. Y FAHEY, G.C., JR. (2003) CRIT REV FOOD SCI NUTR 43: 19-60.
 - FLINT, H.J., BAYER, E.A., RINCON, M.T., LAMED, R. Y WHITE, B.A. (2008) NAT REV MICROBIOL 6: 121-131.
 - GDALA, J., JOHANSEN, H.N., BACH KNUDSEN, K.E., KNP, I.H., WAGNER, P. Y JØRGENSEN, O.B. (1997) ANIM FEED SCI TECHNOL 65: 15-33.
 - GLITSØ, L.V., BRUNSGAARD, G., HØJSGAARD, S., SANDSTRÖM, B. Y BACH KNUDSEN, K.E. (1998) BR J NUTR 80: 457-468.
 - GRAY, G.M. (1992) J. NUTR. 122, 172-177.
 - HENNEBERG, W. Y STOHMANN, F. (1859) JOURNAL LANDWIRTSCHAFT 3: 485-551.
 - HOODA, S., MATTE, J.J., VASANTHAN, T. Y ZIJLSTRA, R.T. (2010) J NUTR 140: 1564-1569.
 - JENSEN, B.B. (2001) EN: GUT ENVIRONMENT OF PIGS, PP. 181-200 [A PIVA, KE BACH KNUDSEN AND JE LINDBERG, EDITORS]. NOTTINGHAM: NOTTINGHAM UNIVERSITY PRESS.
 - JENSEN, B.B. Y JØRGENSEN, H. (1994) APPL ENVIRON MICROBIOL 60: 1897-1904.
 - JOHANSEN, H.N., BACH KNUDSEN, K.E., WOOD, P.J. Y FULCHER, R.G. (1997) J. SCI. FOOD AGRIC. 73: 81-92.
 - JØRGENSEN, H., LARSEN, T., ZHAO, X.Q. Y EGGUM, B.O. (1997) BR J NUTR 77: 745-756.
 - JØRGENSEN, H., ZHAO, X.Q. Y EGGUM, B.O. (1996) BR. J. NUTR. 75: 365-378.
 - LE GALL, M., EYBYE, K.L. Y BACH KNUDSEN, K.E. (2010) LIVESTOCK SCI (DOI:10.1016/J.LIVSCI.2010.1006.1101).
 - LE GALL, M., SERENA, A., JØRGENSEN, H., THEIL, P.K. Y BACH KNUDSEN, K.E. (2009) BR J NUTR 102: 1590-1600.
 - LOUIS, P., SCOTT, K.P., DUNCAN, S.H. Y FLINT, H.J. (2007) J APPL MICROBIOL 102: 1197-1208.
 - LOW, A.G. (1989) ANIM. FEED. SCI. TECHNOL. 23: 55-65.
 - LOW, A.G. (1990) NUTRITION RESEARCH REVIEWS 3: 229-252.
 - MANN, J.J. Y CUMMINGS, J.H. (2009) NUTR METAB CARDIOVASC DIS 19: 226-229.
 - MCCANN, M.C. Y ROBERTS, K. (1991) EN: THE CYTOSKELETAL BASIS OF PLANT GROWTH AND FORM, PP. 109-129 [CW LLOYD, EDITOR]. LONDON: ACADEMIC PRESS.
 - MCDUGALL, G.J., MORRISON, I.M., STEWART, D. Y HILLMAN, J.R. (1996) J. SCI. FOOD AGRIC. 70: 133-150.
 - MORAN, E.T., JR. (1985) J. NUTR. 115: 665-674.
 - MORRIS, E.R. (1992) EN: DIETARY FIBRE: A COMPONENT OF FOOD: NUTRITIONAL FUNCTION IN HEALTH AND DISEASE, PP. 41-55 [TF SCHWEIZER AND CA EDWARDS, EDITORS]. LONDON: SPRINGER-V ERLAG.
 - NOBLET, J. Y BACH KNUDSEN, K.E. (1997) EN: DIGESTIVE PHYSIOLOGY IN PIGS, PP. 571-574 [JP LAPLACE, C FEVRIER AND A BARBEAU, EDITORS]. SAINT MALO: INRA, FRANCE.
 - NOBLET, J. Y SHI, X.S. (1993) LIVEST. PROD. SCI. 34: 137-152.
 - PROSKY, L., ASP, N.G., FURDA, I., DEVRIES, J.W., SCHWEIZER, T.F. Y HARLAND, B.F. (1985) J. AOAC 68: 677-679.
 - SERENA, A. Y BACH KNUDSEN, K.E. (2007) ANIMAL FEED SCIENCE AND TECHNOLOGY IN PRESS, CORRECTED PROOF.
 - SERENA, A., JØRGENSEN, H. Y BACH KNUDSEN, K.E. (2007) EN: PARADIGMS IN PIG SCIENCE, PP. 473-491 [J WISEMAN, M VARLEY, S MCORIST AND B KEMP, EDITORS]. NOTTINGHAM, UK: NOTTINGHAM UNIVERSITY PRESS.
 - THEANDER, O., WESTERLUND, E., ÅMAN, P. Y GRAHAM, H. (1989) ANIM. FEED SCI. TECHNOL. 23: 205-225.
 - THEANDER, O., ÅMAN, P., WESTERLUND, E. Y GRAHAM, H. (1994) JOURNAL OF AOAC INTERNATIONAL 77: 703-709.
 - THIBAUT, J.F., LAHAYE, M. Y GUILLON, F. (1992) EN: DIETARY FIBRE: A COMPONENT OF FOOD: NUTRITIONAL FUNCTION IN HEALTH AND DISEASE, PP. 21-39 [TF SCHWEIZER AND CA EDWARDS, EDITORS]. LONDON: SPRINGER-V ERLAG.
 - VAN DER MEULEN, J., BAKKER, G.C.M., BAKKER, J.G.M., DE VISSER, H., JONGBLOED, A.W. Y EVERTS, H. (1997A) J ANIM SCI 75: 2697-2704.
 - VAN DER MEULEN, J., BAKKER, J.G.M., SMITS, B. Y VISSER, H.D. (1997B) BR J NUTR 78: 533-544.
 - VAN SOEST, P.J. (1963) J. AOAC 46: 829-835.
 - VAN SOEST, P.J. (1984) PROC. NUTR. SOC. 43: 25-33.
 - VAN SOEST, P.J. Y WINE, R.H. (1967) J. AOAC 50: 50-55.