

Las pérdidas endógenas hasta el íleon del cerdo.

1. Origen y factores de variación

Pascal Leterme

Universidad Nacional de Colombia, Sede Palmira

Departamento de Producción Animal

A.A. 237 Palmira -Valle- Colombia

e-mail: johan@uniweb.net.co

COMPENDIO

La digestibilidad ileal de los aminoácidos en cerdos es solamente aparente porque no toma en cuenta la presencia, en el contenido intestinal colectado al íleon, de proteínas endógenas provenientes de las secreciones digestivas. Esta fracción endógena es función de la presencia en la dieta de factores como fibras o factores antinutricionales. La distinción entre proteínas alimenticias y endógenas presentes en el intestino es necesaria, tanto para estimar la digestibilidad real de las proteínas como la pérdida de proteínas endógenas. Las últimas afectan el metabolismo proteico del cerdo y es importante conocer su impacto sobre la utilización global de las proteínas. El presente artículo revisa los principales datos disponibles sobre el origen y las causas de las pérdidas endógenas hasta el íleon del cerdo así como su efecto sobre el metabolismo proteico y el verdadero valor nutricional de las proteínas alimenticias.

Palabras claves: *cerdo, proteína, pérdida endógena*

The ileal endogenous losses in pigs

1. Origin and factors of variation

ABSTRACT

The ileal amino acid digestibility in pigs is only apparent because it does not take into account the presence of endogenous proteins in the digesta collected at the ileum level. The endogenous protein losses depend on the presence in the diet of factors such as fibres or antinutritional factors. The distinction between dietary and endogenous proteins in ileal digesta is necessary in order to estimate the real protein digestibility as well as the level of endogenous protein losses because the latter affect protein metabolism in pigs. This paper presents the origin and the main factors affecting endogenous protein loss as well as the effect of the latter on protein metabolism and on the estimation of the true nutritional value of the dietary proteins.

keywords: *pig, protein, endogenous losses*

Introducción

La formulación de dietas balanceadas para cerdos requiere el conocimiento, entre otros, del perfil en aminoácidos digestibles de las materias primas utilizadas. El contenido en aminoácidos se analiza por cromatografía. Su digestibilidad se determina por diferencia entre la cantidad ingerida y la cantidad excretada al final del intestino delgado o íleon porque el intestino grueso no absorbe aminoácidos. Además, este

intestino alberga una abundante microflora que fermenta las proteínas y cambia su perfil en aminoácidos. La medición de la digestibilidad ileal es posible gracias a la utilización de cánulas que permiten un acceso a la luz intestinal.

Sin embargo, la digestibilidad medida a este nivel es solamente aparente porque el contenido intestinal está

compuesto por una mezcla de proteínas alimenticias y de proteínas endógenas provenientes de secreciones digestivas o de células epiteliales descamadas. La distinción entre las dos fuentes de proteínas permite estimar la digestibilidad real de las proteínas alimenticias.

Hasta hace poco tiempo, las pérdidas endógenas se determinaban con una dieta libre de proteínas, pues en este caso las proteínas que llegan al íleon son de origen endógeno. Sin embargo, datos recientes demuestran que las pérdidas medidas de esta manera representan solamente una fracción reducida de las pérdidas totales porque muchos alimentos contienen varios componentes como fibras o factores antinutricionales que aumentan las pérdidas. Es indispensable conocer mejor este tema pues, se ha demostrado también que estas pérdidas explican una parte significativa de la variación de valor nutricional de las proteínas. Además, afectan la retención proteica del animal.

El objetivo de la publicación es el de revisar el tema de las pérdidas endógenas en el cerdo: su origen, los factores que lo afectan, los métodos de determinación y finalmente, su efecto sobre el metabolismo proteico del cerdo.

Secreciones digestivas

El tubo digestivo tiene una gran actividad secretora para hidrolizar los alimentos y lubricar su contenido. Se estima que, en promedio, y según los alimentos ingeridos, un cerdo de 40 kg segrega \pm 500 ml de saliva, de 4 a 12 litros de secreciones estomacales, de 1 a 5 litros de secreciones pancreáticas, \pm 2 litros de bilis, 4 a 5 litros de secreciones intestinales y de 200 a 300 g de células epiteliales descamadas. En términos de nitrógeno (N) endógeno, las secreciones representan en promedio 0.2 g de N proveniente de la saliva, de 2.0 a 3.3 g del estómago, de 2.5 a 6.7 g de las secreciones pancreáticas, de 1.8 a 3.0 g de la bilis y más de 14 g de las secreciones intestinales, de las cuales de 6 a 8 g son provenientes de las células epiteliales descamadas. En total, se excretan de 19 a 29 g de N endógeno diariamente (Souffrant, 1991; Leterme, 1995).

Las proteínas excretadas no están perdidas para el animal. Se estima que de 70 a 80% son reabsorbidas antes de llegar al final del intestino delgado (Souffrant et al., 1986, 1993). El nivel de reabsorción depende del tipo de secreción y de la presencia en la dieta de factores que aumentan las secreciones o impiden su reabsorción.

En condición normal de alimentación, todas las enzimas digestivas son hidrolizadas, principalmente por enzimas bacterianas y el producto de la hidrólisis es reabsorbido (Asche et al., 1989). Sin embargo, factores antinutricionales como los inhibidores trópticos forman complejos indigestibles con enzimas pancreáticas e impiden su hidrólisis y su reabsorción.

Las células epiteliales tienen una tasa de reemplazo muy rápida: cada 3 ó 4 días, todas las células son reemplazadas. Una vez descamadas son sometidas a la hidrólisis y sus proteínas reabsorbidas, a menos que factores alimenticios como fibras o lectinas impidan su reabsorción o aumenten la descamación.

El mucus es otra fuente de N endógeno que se va perder al fin del íleon. El mucus está compuesto por una glicoproteína (mucina) a la cual se ligan proteínas de origen alimenticio, endógeno y microbiano. El mucus se encuentra en todas las secreciones (saliva, páncreas, etc.). Además, las paredes del estómago y del intestino contienen muchas células caliciformes que secretan mucus continuamente. Como la cadena peptídica de la glicoproteína está protegida de la hidrólisis por sus oligosacáridos, la mayor cantidad de mucus segregado es excretado al final del íleon (Forstner y Forstner, 1986). Se considera que el N perdido en forma de mucus representa en promedio 13 % del N endógeno o sea 1.3 g N endógeno/kg de materia seca ingerida (Lien et al., 1997a).

Finalmente, se encuentra también, en el contenido del íleon, una cantidad importante de bacterias que utilizan tanto las proteínas endógenas como las alimenticias, como sustrato. El nitrógeno microbiano representa de 25 a 30% del nitrógeno total excretado en el íleon (Leterme, 1995).

Pérdidas endógenas

Se considera como pérdida toda proteína endógena que sale del íleon y llega al intestino grueso, pues este último no absorbe aminoácidos.

Según la definición de Mitchell (1924, citado por Low, 1982), el nitrógeno endógeno es el que se encuentra en el íleon o en las heces de cerdos que reciben una dieta libre de proteínas. Por esta razón, esta técnica ha sido utilizada durante muchos años para medir las pérdidas. Pero en este caso se considera que las pérdidas son

constantes, cualquiera que sea el alimento ingerido, lo que no es cierto. Por eso se desarrollaron otras técnicas que permiten distinguir entre proteínas alimenticias y endógenas (ver más adelante). Esa evolución, a su vez, incitó a Sève y Henry (1996) a proponer dos categorías de pérdidas (ver también *Figura 1*):

- Pérdidas basales: corresponden a las pérdidas naturales e inevitables del organismo. Se determinan por la técnica de dieta libre de proteína.
- Pérdidas específicas del alimento: son función de los diferentes factores que pueden aumentar las secreciones y la descamación de las células y/o impedir su reabsorción por el organismo: nutrientes, factores antinutricionales, fibras.

Eso, a su vez, permite calcular tres valores de digestibilidad:

$$\text{Digestibilidad aparente del N} = \frac{(\text{Ning} - \text{Nexc}) \times 100}{\text{Ning}}$$

$$\text{Digestibilidad verdadera (o estándar) del N} = \frac{(\text{Ning} - (\text{Nexc} - \text{Nend basal})) \times 100}{\text{Ning}}$$

$$\text{Digestibilidad real del N} = \frac{(\text{Ning} - (\text{Nexc} - \text{Nend total})) \times 100}{\text{Ning}}$$

donde Ning es el nitrógeno (o las proteínas) ingerido, Nexc el nitrógeno total excretado en el íleon y Nend el nitrógeno endógeno (basal o total) excretado en el íleon.

Con la digestibilidad aparente, se considera que todo el N que llega al final del íleon es de origen alimenticio. En otros términos, el N perdido puede ser compensado por un aporte similar en la dieta. La digestibilidad verdadera hace una corrección por las pérdidas endógenas basales y considera que las últimas son constantes e independientes de la dieta. Finalmente, la digestibilidad real toma en cuenta solamente el N alimenticio excretado. Los datos presentados en la *Tabla 1* ilustran las diferencias que existen entre los tres valores.

Tabla 1. Digestibilidades aparentes, verdadera y real de varias materias primas en el cerdo

Fuente	Materia prima	Digestibilidad (%)		
		Aparente	Verdadera	Real
1	Arveja	68	76	90
2	Cebada 1	73	82	92
	Cebada 2	68	78	93
	Cebada 3	66	78	95
	Cebada 4	71	81	92
3	Cebada	59	70	94
	Torta de soya	84	91	98
4	Torta de canola	66	74	84
	Trigo	80	89	99
	Cebada	70	81	94

Fuente: ¹Leterme et al., (1998); ²Leterme et al., (2000); ³Lien et al., (1997); ⁴de Lange et al., (1990).

Muchos investigadores y especialistas en alimentación animal lamentan que se establezca una distinción entre digestibilidad verdadera y real porque eso complica el concepto. Es fácil determinar la digestibilidad verdadera pues, en este caso, el valor de pérdida endógena es constante y común a todas las materias primas. De esta manera, es posible convertir todos los datos de digestibilidad aparente en digestibilidad verdadera en las tablas de alimentación. Es lo que hizo el National Research Council estadounidense (NRC, 1998). Sin embargo, no

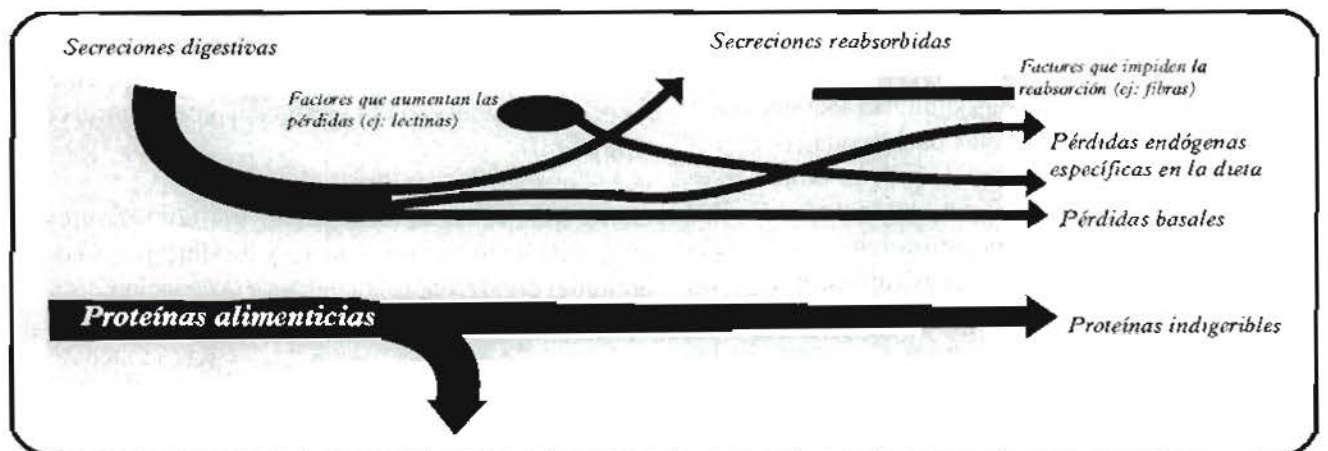


Figura 1. Dinámica de la digestión proteica en el intestino delgado del cerdo.

se toma en cuenta que la digestibilidad verdadera subestima la real. La diferencia viene de las pérdidas específicas del alimento. Esta fracción es variable dentro de una materia prima y afecta el metabolismo protéico (ver más adelante). De otro lado, es imposible publicar tablas de contenido en aminoácidos realmente digestibles pues, las técnicas que permiten su determinación son muy difíciles de realizar y además costosas.

El interés mayor de la utilización de los valores de contenido en aminoácidos verdaderamente y realmente digeribles es que tienen una mejor aditividad que el contenido en aminoácidos aparentemente digestibles (Furuya et al., 1991; Dehareng et al., 2000). Este concepto es muy importante pues toda la formulación de dietas está basada en él: si no es posible sumar el aporte en nutrientes de cada componente de la dieta, es imposible formular con precisión y saber si la dieta cubre los requerimientos del animal.

Sin embargo, si se formulan dietas basadas en la digestibilidad verdadera o real, no se toma en cuenta la cantidad de proteínas endógenas perdidas, específicas de cada materia prima. En efecto, los requerimientos toman en cuenta las pérdidas basales pero no las específicas de las materias primas. Al contrario, la digestibilidad aparente permite compensar esta pérdida por un aporte similar en proteínas alimenticias pues, no se hace distinción entre proteínas alimenticias y endógenas al final del ileon (Huisman et al., 1993).

Efecto de las pérdidas endógenas sobre el metabolismo proteico del animal

Grala y sus colaboradores de Wageningen (Holanda) iniciaron una serie de experimentos con dietas balanceadas en proteínas aparentemente digestibles pero provenientes de diferentes materias primas, con el objetivo de estudiar la eficiencia de la digestibilidad aparente como base de la formulación de dietas balanceadas (Grala et al., 1997, 1998). El aporte en proteínas era limitante, es decir que los animales recibían exactamente la cantidad necesaria para cubrir sus requerimientos. Los investigadores determinaron las pérdidas endógenas totales y la retención proteica en el cerdo. Luego, Sève y Henry (1996) estudiaron los datos y calcularon las pérdidas endógenas para encontrar una relación negativa muy estrecha entre las pérdidas endógenas y la retención proteica (*Tabla 2*).

Tabla 2. Efecto de diferentes fuentes proteicas incorporadas en dietas que contienen la misma cantidad de proteínas aparentemente digestibles, sobre el balance nitrogenado, las pérdidas endógenas y la retención proteica en el cerdo.

Fuente de proteína	Gluten de maíz	Arveja	Torta de canola
Proteína total ingerida (g/kg MSI)	156	174	205
Proteína aparentemente digerible (g/kg MSI) 144	142	139	
Balance nitrogenado (g/kg MSI)			
N fecal	2.73	3.29	4.64
N urinario	0.96	2.95	5.53
Pérdidas endógenas (g/kg MSI)			
Basales	1.04	1.02	1.01
Específicas de la dieta	0	0.70	1.59
Retención proteica (g/kg MSI)	11.9	11.2	10.3

Fuente. Sève y Henry (1996), basado en el trabajo de Grala et al. (1997); MSI, materia seca ingerida

Este trabajo demostró dos cosas. Primero, que la utilización del contenido en proteínas aparentemente digerible no permite formular dietas que cubren perfectamente bien los requerimientos cuando las pérdidas endógenas son altas. En segundo lugar, que el costo metabólico para sintetizar proteínas de las secreciones digestivas es alto. En otros términos, el rendimiento de utilización de las proteínas digeridas para sintetizar las secreciones es bajo. En efecto, si el rendimiento estaba alto, no se observaría una disminución tan rápida de la retención proteica.

Para demostrar su teoría, Sève y sus colaboradores de Rennes (Francia) iniciaron otra serie de experimentos para determinar el rendimiento de la síntesis de proteínas endógenas del tubo digestivo a partir de proteínas alimenticias digeridas (Hess et al., 2000). Estos investigadores trabajaron con diferentes variedades de arveja y de haba que causan diferentes niveles de pérdidas. Eso les permitió determinar una relación entre las pérdidas endógenas y la retención proteica en el cerdo (*Figura 2*).

Con estos datos determinaron los coeficientes de eficiencia de retención proteica y de síntesis neta de las proteínas endógenas, deducidos de la ecuación:

$$N \text{ ingerido realmente digerible} = \frac{N_r}{K_r} + \frac{N_{\text{endo}}}{K_e}$$

con N_r el N retenido, N_{endo} el N endógeno perdido, K_r el coeficiente de eficiencia de la retención proteica y K_e el coeficiente de eficiencia de síntesis de las proteínas endógenas.

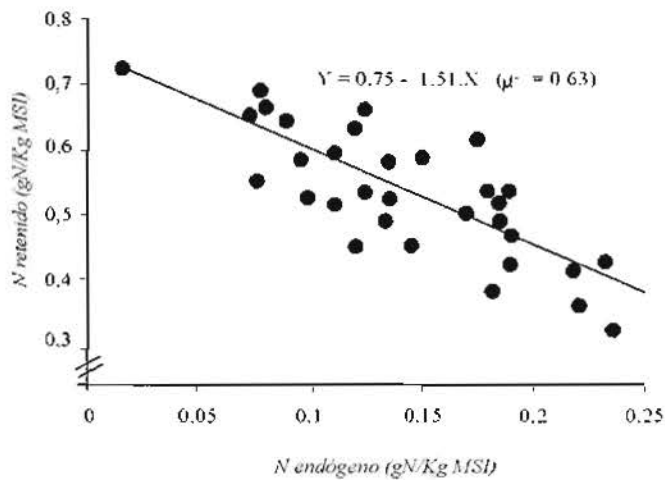


Figura 2. Relación entre las pérdidas endógenas y la retención proteica en el cerdo (Fuente: adaptado de Hess et al., 2000)

Los cálculos confirmaron la hipótesis según la cual el rendimiento de utilización de las proteínas realmente digeridas para sintetizar secreciones digestivas es bajo, lo que explica que la retención proteica baja cuando aumentan las pérdidas como se puede apreciar en la figura anterior. Los coeficientes K_r y K_e son respectivamente de 0.79 y 0.45 (Figura 3). En otros términos se necesitan 1.3 g (1/0.79) de proteína alimenticia digerible para almacenar 1 g de proteína corporal mientras que se necesitan 2.2 g (1/0.45) para sintetizar 1 g de proteína endógena de las secreciones digestivas. Este bajo rendimiento puede explicarse por una formulación inapropiada de la dieta para cubrir los requerimientos específicos para la síntesis de proteínas endógenas del tubo digestivo y por el alto recambio de las proteínas segregadas, debido a que de 70 a 80% de las proteínas son reabsorbidas antes de llegar al íleon (Hess, 1999; Hess et al., 2000).

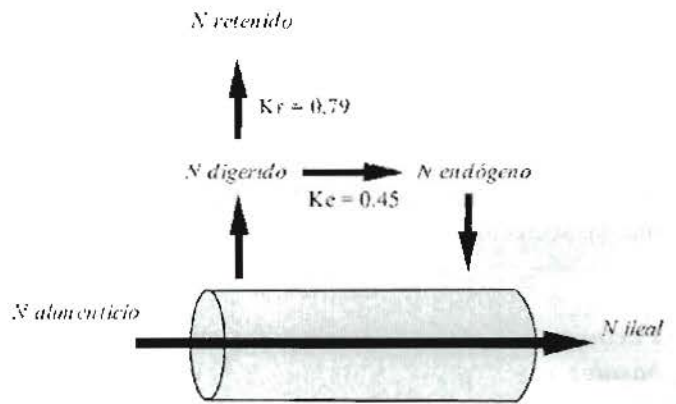


Figura 3. Eficiencia de utilización del nitrógeno digerido para sintetizar proteínas de las secreciones digestivas (K_e) o las proteínas corporales totales (K_r) (Fuente: adaptado de Hess et al., 2000)

Finalmente, los resultados permitieron determinar los coeficientes de disponibilidad verdadera del nitrógeno y de los aminoácidos de las diferentes variedades de arveja y de haba (Tabla 3). La disponibilidad de un aminoácido es la cantidad del aminoácido que el organismo puede realmente utilizar para almacenar proteínas corporales. En el caso de una proteína altamente digestible en una dieta libre de factores antinutricionales, la digestibilidad es similar a la disponibilidad. Si la proteína ha sido cocida, parte de algunos aminoácidos (ej: lisina) será digerida pero en forma no disponible para el animal. Podemos ver que la pérdida de proteínas endógenas afecta también la disponibilidad de los aminoácidos, especialmente la de la treonina en el presente caso.

Tabla 3. Digestibilidad del nitrógeno, de la lisina (Lis) y la treonina (Tre) de diferentes variedades de arveja y haba, pérdidas endógenas ileales de nitrógeno, lisina y treonina endógenas y su disponibilidad real para el depósito de proteínas en el cerdo.

	Digestibilidad real (%)			Pérdidas endógenas totales (g/kg MSI)			Disponibilidad real %		
	N	Lis	Tre	N	Lis	Tre	N	Lis	Tre
Arveja 1	81	83	80	2.8	0.4	0.9	70	82	68
Arveja 2	90	95	90	1.8	0.6	0.8	92	89	83
Arveja 3	77	80	78	4.6	0.8	1.4	57	72	51
Arveja 4	83	87	84	3.7	1.1	1.3	66	74	58
Haba 1	85	89	86	3.3	0.7	0.9	69	80	71
Haba 2	86	88	85	3.6	0.8	1.0	69	79	66
Haba 3	85	88	84	3.6	0.5	0.8	64	83	72

Principales factores que afectan las pérdidas endógenas

La ingestión de una dieta estimula las secreciones. En condiciones normales, una gran parte de las proteínas segregadas es reabsorbida antes de llegar al íleon. Sin embargo, diferentes componentes pueden estimular aún más las secreciones y/o impedir su reabsorción intestinal.

Factores que afectan las pérdidas endógenas basales

Por definición, las pérdidas basales son constantes porque corresponden a las pérdidas naturales del animal y no son afectadas por factores exógenos. Sin embargo, y aunque el protocolo del método de determinación por dieta libre de proteínas es sencillo, Leterme (1995) encontró en la literatura valores variando de 5 a 19 g AA/kg MSI. Al parecer, la diferencia viene de los diferentes parámetros involucrados en la técnica que influyen sobre el resultado final: peso del animal, tipo de cánula, nivel de ingestión, tipo de fibras, nivel de fibras, duración de la recolección, duración del experimento.

Parte del problema viene del modo de expresión de las pérdidas. En la mayoría de los casos, se expresa en función de la cantidad de materia ingerida porque existe una relación positiva entre ingestión y pérdida (Butts et al., 1993a). Sin embargo, eso vale cuando el nivel de ingestión es alto. Cuando es inferior a 70 g MSI/kg P^{0.75} día, las pérdidas son más bien proporcionales al peso del animal (Hess y Sève, 1999).

Por otra parte, el efecto del peso de los cerdos sobre las pérdidas endógenas ha sido poco estudiado y los resultados disponibles en la literatura son contradictorios. Furuya y Kaji (1992) y Stein et al., (1999) concluyen que el peso corporal no tiene de efecto significativo mientras que Hess y Sève (1999) sostienen lo contrario. Por su parte, recopilando 105 datos de la literatura, Bastianelli (1996) obtuvo una baja relación entre peso corporal y pérdidas expresadas por día ($r = 0.36$) o por kg de MSI ($r = -0.16$).

Recientemente, Leterme y Thewis (2002) trataron de aclarar el tema, a través de un ensayo dedicado a estudiar el efecto de tres pesos corporales de cerdos sobre las pérdidas endógenas basales y concluyeron que el efecto sí es significativo, sean las pérdidas expresadas por kg de MSI o por día. Al parecer, el efecto del peso sobre la

pérdida expresada por kg de MSI disminuye cuando aumenta el peso del cerdo mientras que, cuando se expresa por día, aumenta de manera lineal (Figura 4).

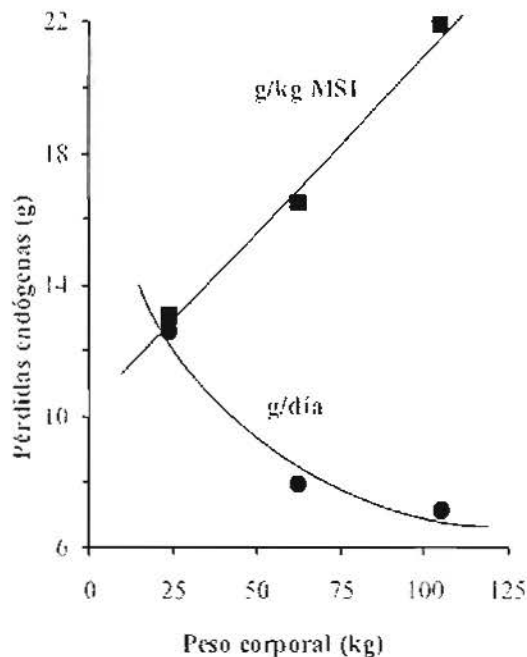


Figura 4. Efecto del peso corporal del cerdo sobre las pérdidas endógenas basales, expresadas por kg de MSI o por día (Fuente: basado en Leterme y Thewis, 2002).

Bastianelli (1996) recopiló los resultados de 55 experimentos obtenidos con dietas libres de nitrógeno y obtuvo un promedio de flujo ileal de aminoácidos endógenos de 11 g/kg MSI, es decir 2.34 g N/kg MSI (Tabla 4). El nitrógeno justificó el 78 % de las proteínas totales. Los ácidos aspártico y glutámico, la glicina y, sobre todo, la prolina representaron 48 % del total.

La prolina está hiperexcretada en ausencia de proteína en la dieta. En la literatura, su concentración en las proteínas endógenas varía de 6 a 46 %, dependiendo de las condiciones experimentales y, especialmente, de la duración del tratamiento sin proteínas. En efecto, la excreción de prolina aumenta con el tiempo de tratamiento. La hipersecreción se debe a un cambio de metabolismo de la mucosa. En este caso, el glutamato está sintetizado activamente en la mucosa a partir de glucosa y del N de los aminoácidos. Este glutamato se metaboliza inmediatamente en semialdehído glutámico, posiblemente para producir una síntesis neta de arginina. Como la síntesis de prolina interactúa con la de la arginina, parte del glutamato va para la producción de prolina, que es excretada en la luz intestinal. Cuando se establece el balance en aminoácidos por perfusión sanguínea de

Tabla 4. Composición en aminoácidos de las pérdidas endógenas basales en el cerdo.

Aminoácido	Flujo ileal (mg/kg MSI)	Desviación estándar	% Proteína bruta
Arginina	514	211	3.7
Histidina	218	86	1.6
Isoleucina	365	151	2.8
Leucina	586	191	4.4
Lisina	467	191	3.4
Metionina	127	55	0.9
Fenilalanina	402	178	2.8
Treonina	623	201	4.6
Triptófano	154	39	1.2
Valina	514	197	3.8
Alanina	598	227	4.2
Acido aspártico	903	323	6.4
Acido glutámico	1036	78	1.7
Cisteína	188	433	7.6
Glicina	1291	686	8.7
Prolina	2069	1714	13.2
Serina	588	228	4.3
Tirosina	316	125	2.7
SAA	10959	-	78.0
N x 6.25	14610	5986	-

Fuente: Bastianelli, (1996)

aminoácidos, la síntesis de glutamato disminuye, una menor cantidad es metabolizada a semialdehído glutámico y, luego, a prolina (Sève y Leterme, 1997).

Factores que afectan las pérdidas endógenas específicas de la dieta

Factores antinutricionales

Lectinas. Las lectinas son glicoproteínas encontradas en muchos granos, especialmente los de leguminosas como el frijol o la soya. Tienen una afinidad muy específica con azúcares, incluidos los de las células epiteliales. Se aglutinan a las últimas que emigran sobre las vellosidades intestinales. Eso causa la desintegración de la arquitectura

de la pared y de la capa de mucus, aumenta la proliferación y la descamación de las células, espesa y alarga las vellosidades y trae como consecuencia una disminución drástica de la absorción de los nutrientes, una proliferación de las bacterias cuyas toxinas pueden pasar a la sangre y, sobre todo, un aumento de las pérdidas endógenas a nivel del íleon (Pusztai, 1989; Pusztai et al., 1991; Kik, 1991). Sin embargo, el efecto de las lectinas de frijol o de la soya es limitado porque la cocción disminuye mucho la actividad de las mismas.

Schulze (1994) incorporó 0, 112 ó 671 mg de lectinas/kg alimento destinado a lechones de 8 kg y midió pérdidas endógenas en el íleon, de 1.1, 1.4 y 1.6 g de N endógeno/día respectivamente.

Taninos. Los taninos son polifenoles de 500 a 3000 Da, en gran parte solubles en agua y capaces de ligarse con proteínas en solución acuosa y de precipitarlas. Están presentes en los tegumentos de muchos granos coloreados como son el sorgo, el haba, el frijol, etc. El efecto antinutricional de los taninos se debe a su afinidad con las proteínas alimenticias y endógenas y, por eso, afectan la digestibilidad verdadera de las proteínas y las pérdidas endógenas (Jansman, 1993; Jansman et al., 1994). Sin embargo, el efecto es más limitado que el de las lectinas y no afecta la salud del animal.

Jansman (1993) comparó el efecto de la ingestión de cáscara de dos variedades de haba, con o sin taninos (rojas o blancas) en lechones y observó un aumento de las pérdidas endógenas y una disminución de la digestibilidad real de las proteínas alimenticias (Tabla 5).

Inhibidores proteolíticos. Son péptidos que se ligan de manera estable e irreversible a las proteasas del páncreas (tripsina y quimotripsina). La disminución de la concentración del contenido intestinal en estas enzimas causa un aumento de las secreciones pancreáticas que tiene como consecuencias un incremento de las pérdidas endógenas (Huisman, 1990). Dos tipos se encuentran en

Tabla 5. Efecto de los taninos sobre las pérdidas endógenas y la digestibilidad real de las proteínas en el lechón.

	Dieta de base	Dieta de base + 200 g cáscara sin taninos	Dieta de base + 200 g cáscara con taninos
Taninos en la dieta *	< 0.1	< 0.1	0.69
Pérdidas endógenas (g N/kg MSI)	16.4 ^a	22.3 ^b	31.9 ^c
Digestibilidad aparente del nitrógeno (%)	88 ^a	83 ^b	74 ^c
Digestibilidad real del nitrógeno (%)	97 ^a	94 ^b	91 ^c

*: equivalente catecol, a,b,c: diferencia significativa (P < 0.05); Fuente: Jansman (1993).

la mayoría de los granos de leguminosas que los contienen: el de Bowman-Birk, resistente al calor y que se liga a las dos proteasas y el de Kunitz, específico de la soya y de la tripsina, y sensible al calor.

Schulze (1994) incorporó diferentes cantidades de inhibidores tripticos aislados de la soya en la dieta de lechones y observó un aumento de las pérdidas endógenas y una disminución de la actividad de las enzimas pancreáticas en la luz intestinal, aunque la diferencia no era significativa en el segundo caso (Tabla 6). Por su parte, Barth et al., (1993) observaron también un efecto de los inhibidores sobre las pérdidas (Tabla 7) pero demostraron que la dieta previa puede influir también y que el efecto tiene un origen inmunológico, pues las proteínas indigeribles en el intestino constituyen antígenos para el cuerpo (Lallès y Salmon, 1994).

Tabla 6. Efecto de los inhibidores tripticos de la soya sobre las pérdidas endógenas y la actividad de las enzimas pancreáticas en el lechón

Inhibidor de soya en la dieta (g/kg dieta)	0	2.4	7.2
Actividad antitripsica*	0.2	2.5	5.8
Pérdidas endógenas (g N/kg MSI)	1.5 ^a	2.6 ^b	3.7 ^c
N exógeno excretado (g N/kg MSI)	0.2 ^a	0.8 ^b	2.2 ^c
Actividad de la tripsina (U.I./g)	3002	3029	1927
Actividad de la quimotripsina (U.I./kg)	866	818	471

* mg tripsina inhibida/g materia seca; U I : unidad internacional; Fuente: Schulze (1994)

Fibras

Se conoce que la mayoría de los polisacáridos que no son almidón influyen significativamente en las pérdidas endógenas. El tipo de fibras es lo más importante. Por ejemplo, la celulosa de madera incorporada en dietas libres de proteínas no afecta las pérdidas (Leterme et al., 1992).

Tabla 7. Efecto de los inhibidores tripticos y del alimento previo al experimento sobre las pérdidas endógenas en el cerdo

Ensayo	Fuente de proteína probada	Fuente de proteína probada anteriormente	Flujo ileal de N Endógeno (7 días)	(%N ingerido) Alimento (gN/kg MSI)
1	Caseína	Caseína	24.1 ^a	2.1 ^a
	Caseína + ITS	Caseína	38.7 ^b	3.9 ^b
2	Harina de soya cocida	Caseína	43.4	4.0 ^c
	Harina de soya no cocida	Caseína	52.6 ^d	9.6 ^d
3	Harina de soya cocida	Harina de soya cocida	45.0 ^e	4.0 ^c
	Harina de soya no cocida	Harina de soya no cocida	6.0 ^f	8.0 ^f

ITS: inhibidor triptico de la soya; H. soya no cocida: alto nivel de ITS; H. soya

Fuente: Barth et al., (1993)

Al contrario, la incorporación de cantidades crecientes de fibras de afrecho de trigo en una dieta aumenta las pérdidas de manera lineal (Schulze et al., 1995). Igualmente, las fibras internas del grano de cebada o de arveja afectan más las pérdidas que las fibras de su cáscara (Leterme et al., 1998; 2000).

El efecto parece ser debido sobre todo a sus propiedades fisicoquímicas. Fibras solubles, por ejemplo, como las pectinas, forman geles y aumentan la viscosidad del contenido intestinal, lo que causa un aumento de las pérdidas endógenas (Larsen et al., 1993). Leterme et al., (1996, 1998) demostraron también un efecto significativo de la capacidad de retención en agua de las fibras.

En general, se desconoce su modo de acción. Las fibras viscosas parecen ejercer un efecto 'barrera' que impide la reabsorción de las secreciones porque la viscosidad no afecta la actividad de las enzimas digestivas (Larsen et al., 1994). Además, una alta viscosidad estimula la proliferación epitelial (Gee et al., 1996). Del otro lado, las fibras insolubles aumentan la secreción pancreática de manera significativa (Schneeman et al., 1982; Langlois et al., 1987).

El efecto de las fibras es más que todo importante sobre la pared intestinal. Ellas modifican la morfología del intestino, la profundidad y el espesor de las vellosidades (Cassidy et al., 1981; Jacobs, 1983). Hara et al., (1996) sospechan un efecto físico sobre la pared. Alguna pérdida de células epiteliales puede ocurrir después de la ingestión de una gran cantidad de fibras (Moore et al., 1988). Las fibras insolubles aumentan también el 'turnover' de las células epiteliales (Jin et al., 1994). Sin embargo, no sabemos si la descamación estimula la proliferación (Sakata y Miyakozawa, 1997).

Los ácidos grasos volátiles, producidos en el intestino grueso después de la fermentación de las fibras, estimulan también la proliferación de células epiteliales del intestino delgado, por mecanismos todavía desconocidos (Sakata, 1987). Schmidt-Willig et al., (1996) proponen un efecto físico sobre la pared para explicar el aumento de secreción de mucus, consecutivo a un aumento del número de células caliciformes de la pared.

En un experimento para estudiar el efecto de la capacidad de retención de agua de una fibra sobre las pérdidas, Leterme et al., (1998) demostraron que las pérdidas aumentan con el aumento de células perdidas, de la secreción de mucus y de la proliferación bacteriana

(Figura 5). La última es lógica pues los sustratos principales de las bacterias son las células epiteliales y el mucus.

Proteínas

La inclusión de proteínas o de fragmentos proteicos en una dieta libre de proteínas aumenta las pérdidas de manera significativa. Al contrario, la suplementación de esta dieta por aminoácidos libres no modifica las pérdidas. Eso significa que el efecto estimulante de las proteínas sobre las secreciones se debe a la presencia de péptidos en la luz intestinal, y al proceso de hidrólisis de la proteína (Butts et al., 1993b; Santoro et al., 1999). Por el contrario,

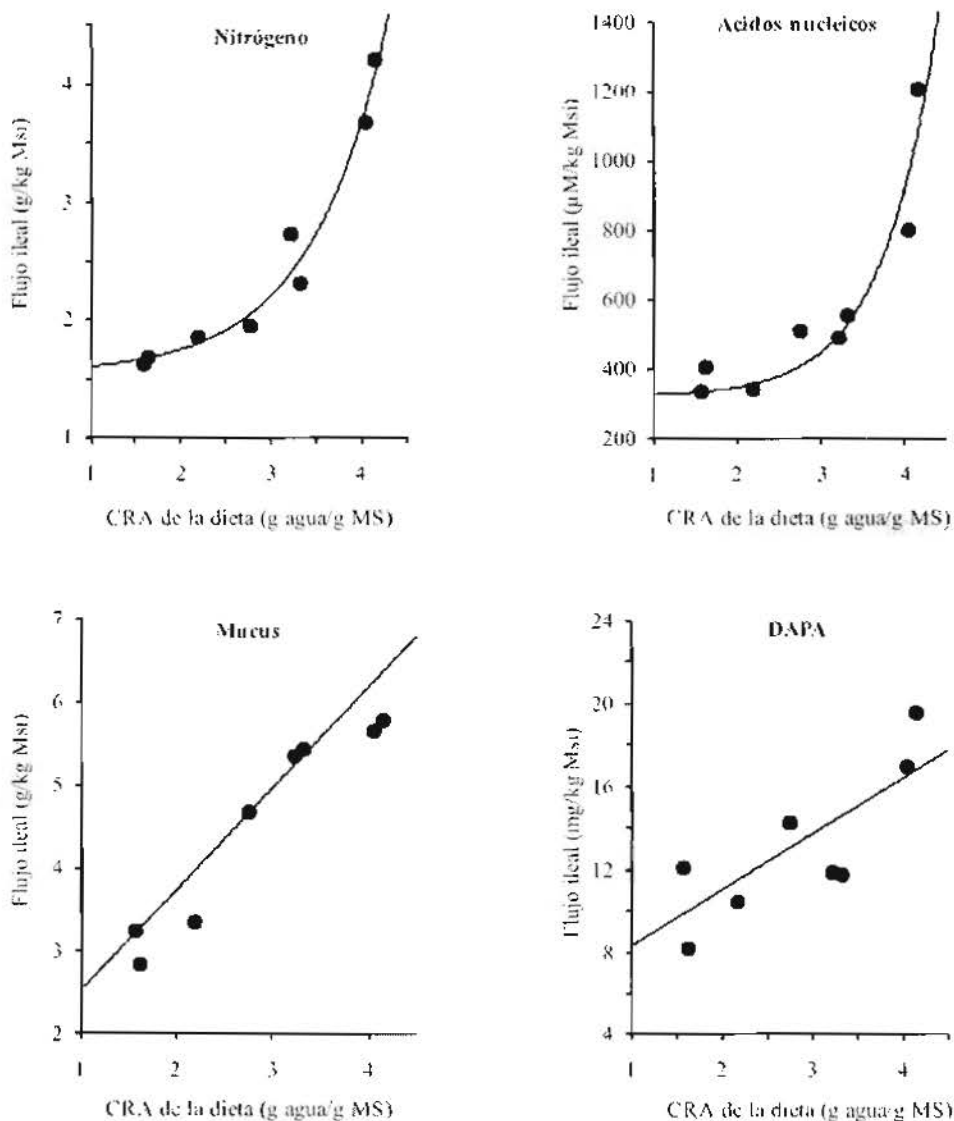


Figura 5. Efecto de la capacidad de retención de agua (CRA) de fibras asiladas de arveja sobre la pérdida ileal de N endógeno total, de ácidos nucleicos, de mucus y de ácido diaminopimélico (DAPA) en cerdos (Fuente: adaptado de Leterme et al., 1998).

la cantidad de proteínas digeribles no afecta significativamente el nivel de pérdidas: una dieta semi-sintética suplementada con 10 ó 18% de proteínas hidrolizadas causa el mismo nivel de pérdidas (Boisen y Moughan, 1996).

Cuando se trata de fragmentos indigestibles, las consecuencias pueden ser muy importantes. Santoro et al., (1999) inyectaron, en el tubo digestivo de ratas, la proteína de reserva del frijol (faseolina) o fragmentos de esta proteína y observaron una pérdida de proteínas endógenas muy importante, aún más importante que la cantidad de proteínas ingeridas (**Figura 6**). La medida de pérdida fue obtenida por técnicas inmunológicas. Eso demuestra un efecto importante de estos fragmentos indigestibles sobre el sistema inmune y las consecuencias de una reacción inmune sobre las pérdidas endógenas.

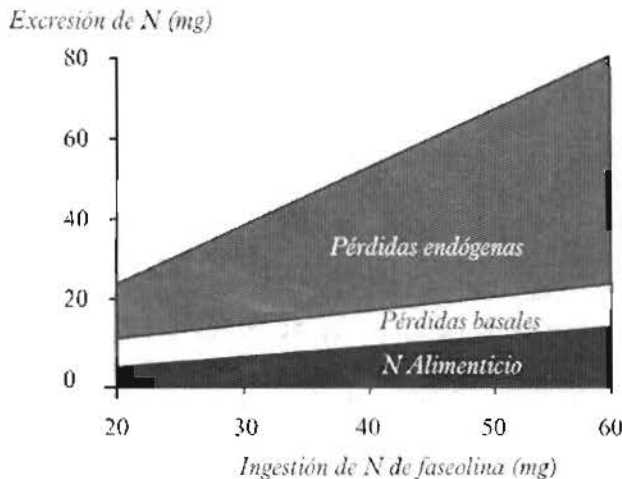


Figura 6. Relación entre el nivel de ingestión de N de faseolina y la excreción fecal de N alimentario y N endógeno en ratas (adaptado de los datos de Santoro et al., 1999, obtenidos por técnicas inmunológicas)

Conclusión

La cantidad de proteínas endógenas perdidas al final del íleon es mucho más importante que lo que sugieren los datos obtenidos por medio del método de la dieta libre de nitrógeno. Eso se debe a la presencia, en los alimentos, de factores antinutricionales o de fibras que estimulan las secreciones o impiden su reabsorción por el organismo.

Los datos de requerimientos actualmente disponibles han sido obtenidos con dietas que no generan pérdidas

específicas (Wang y Fuller, 1989) o con dietas estándares a base de torta de soya y maíz (NRC, 1998). Es decir que no toman en cuenta la necesidad de compensar las pérdidas específicas por una cantidad adicional de proteínas en la dieta y, a fortiori, la necesidad de compensarlas por una cantidad más que proporcional a la cantidad perdida, para tomar en cuenta el bajo rendimiento de transformación de las proteínas alimenticias en secreciones digestivas.

Hess et al., (2000) sugieren la creación de un nuevo sistema de evaluación de las proteínas para tomar en cuenta esos nuevos parámetros. Sin embargo, el desarrollo de tal sistema sería muy costoso en materia de investigación. Además, valdría la pena si las fuentes de proteínas son escasas, costosas o si se debe limitar su incorporación en las dietas para disminuir la excreción de nitrógeno en el medio ambiente, como es el caso en Europa. Sin embargo, si la proteína no es limitante en materia de abastecimiento o de costo y si la excreción excesiva de nitrógeno no daña el medio ambiente, es mejor incorporar proteínas en exceso en las dietas para evitar que sean limitantes.

Sin embargo, sería un error grave el creer que el tema de las pérdidas endógenas es sólo para países industrializados. Al contrario, muchos alimentos no convencionales o subproductos que se utilizan en los trópicos para alimentar los cerdos son ricos en fibras y/o factores antinutricionales, lo que debe generar pérdidas endógenas importantes. Como además se desconocen los requerimientos de los animales locales, y se utilizan en muchos casos los requerimientos publicados por el NRC (1998), se puede deducir que las dietas formuladas en los países en desarrollo no cubren bien los requerimientos en proteínas o aminoácidos digeribles de los cerdos. Una concientización de los nutricionistas a este tema podría, sin duda, ayudar a que se mejore la nutrición de los cerdos en condiciones tropicales.

Agradecimientos

El trabajo fue financiado por la Gobernación del Valle del Cauca (Fondo Estampillas n° 057-99), la Cooperación Universitaria para el Desarrollo de la Comunidad Interuniversitaria de Habla Francesa de Bélgica (Proyecto Cerceri) y el Organismo Internacional de Energía Atómica (OIEA, proyecto COL/5/020).

Bibliografía

- Asche G., Lewis A., Peo E. Jr. (1989) Protein digestion in weanling pigs: effect of feeding regimen and endogenous protein secretion. *J. Nutr.* 119 : 1083-1092.
- Barth C., Lunding B., Schmitz M., Hagemeister H. (1993). Soybean trypsin inhibitor(s) reduce absorption of exogenous and increase loss of endogenous protein in miniature pigs. *Journal of Nutrition* 123 : 2195-2200.
- Bastianelli D. (1996). Modélisation de la digestion chez le porc en croissance. Ph. D thesis, INA-PG, Paris, France; 208 p.
- Boisen S., Moughan P. (1996). Dietary influences on endogenous ileal protein and amino acid loss in the pig: a review. *Acta Agric. Scand., sect. A: Anim. Sci* 46 : 154-164.
- Butts C., Moughan P., Smith W., Reynolds G., Garrick D. (1993a). The effect of food dry matter intake on endogenous ileal amino acid excretion determined under peptide alimentation in the 50 kg liveweight pig. *J. Sci. Food Agric.* 62 : 235-243.
- Butts C., Moughan P., Smith W., Carr D. (1993b). Endogenous lysine and other amino acid flows at the terminal ileum of the growing pig (20 kg bodyweight): the effect of protein-free, synthetic amino acid, peptide and protein alimentation. *J. Sci. Food Agric.* 61 : 31-40.
- Cassidy M., Lightfoot F., Grau L., Story J., Kritchevsky D., Vahouny G. (1981). Effect of chronic intake of dietary fibres on the ultrastructural topography of rat jejunum and colon: a scanning electron microscopy study. *Am. J. Clin. Nutr.* 34 : 218-228.
- Dehareng D., Leterme P., Peyronnet C., Cherrière K., Hess V., Thibault J., Krawinkel B., Souffrant W., Théwis A., Sève B. (2000). Additivity of ileal endogenous losses and real digestibilities of amino acids determined by means of the ¹⁵N-labelled diet technique in growing pigs fed various feedstuffs. 8th Int. Symposium on Digestive Physiology in Pigs. Uppsala, Sweden, 20-23 June.
- De Lange C., Souffrant W., Sauer W. (1990). Real ileal protein and amino acid digestibilities in feedstuffs for growing pigs as determined with the ¹⁵N-isotope dilution technique. *J. Anim. Sci.* 68 : 409-418.
- Forstner G., Forstner J. (1986). Structure and function of gastrointestinal mucus. In: P. Desnuelle, H. Sjöström, O. Noren (Eds) *Molecular and cellular basis of digestion*. Elsevier Science Publ., Amsterdam; pp 125-143.
- Furuya S., Kaji Y. (1991). Additivity of the apparent and true ileal digestible amino acid supply in barley, maize, wheat or soybean meal based diets for growing pigs. *Anim. Feed Sci. Technol.* 32 : 321-331.
- Furuya S., Kaji Y. (1992). The effects of feed intake and purified cellulose on the endogenous ileal amino acid flow in growing pigs. *Br. J. Nutr.* 64 : 569-587.
- Gee J., Lee-Finglas W., Wortley G., Johnson I. (1996). Fermentable carbohydrates elevate plasma enteroglucagon but high viscosity is also necessary to stimulate small bowel mucosal cell proliferation in rats. *J. Nutr.* 126 : 373-379.
- Grala W., Verstegen M., Jansman A., Huisman J., van Leeuwen P. (1997). Nitrogen balance of pigs as affected by feedstuffs causing different endogenous nitrogen flow at the terminal ileum. *Livest. Prod. Sci.* 48 : 143-155.
- Grala W., Verstegen M., Jansman A., Huisman J., Wasilewko J. (1998). Nitrogen utilization in pigs fed diets with soybean and rapeseed products leading to different ileal endogenous nitrogen losses. *J. Anim. Sci.* 76: 569-577.
- Hara H., Suzuki K., Kobayashi S., Kasai T. (1996). Fermentable property of dietary fibre may not determine cecal and colonic mucosal growth in fibre-fed rats. *J. Nutr. Biochem.* 7: 549-555.
- Hess V. (1999). Disponibilité vraie des acides aminés et impact des pertes azotées endogènes spécifiques selon la source de protéines alimentaires chez le porc. Ph. D thesis, Université de Rennes I, Francia, 169 p.
- Hess V., Sève B. (1999). Effects of body weight and feed intake level on basal ileal endogenous losses in growing pigs. *J. Anim. Sci.* 77: 3281-3288.
- Hess V., Sève B., Langer S., Duc G. (2000). Impact des pertes endogènes iléales sur la rétention azotée corporelle. Vers un nouveau système d'évaluation des protéines. *Journées Rech. Porcine en France* 32 : 207-215.
- Huisman J. (1990). Antinutritional effects of legume seeds in piglets, rats and chickens. Ph. D thesis, University of Wageningen, 149 p.
- Huisman J., Verstegen M., van Leeuwen P., Tamminga S. (1993). Reduction of N pollution by decrease of the excretion of endogenous N in pigs. In: M. Verstegen, L. den Hartog, G. van Kempen, J., Metz (Eds) *Nitrogen Flow in Pig Production and Environmental Consequences*, EAAP Publ. 69, Pudoc Scientific Publ., Wageningen, pp 55-61.
- Jacobs L. (1983). Effects of dietary fiber on mucosal growth and cell proliferation in the small intestine of the rat: a comparison of oat bran, pectin and guar with total fiber deprivation. *Am. J. Clin. Nutr.* 37 : 954-960.

- Jansman A. (1993). Tannins in faba beans (*Vicia faba* L.): antinutritional properties in monogastric animals. Ph. D thesis, University of Wageningen, 209 p.
- Jansman A., Verstegen M., Huisman J., Vandenberg J. (1994). Effects of hulls of faba beans with a low and high content of condensed tannins on the digestibility of protein in piglets. In: W.B. Souffrant, H. Hagemester (Eds) Proc. VII Int. Symp. on Digestive Physiology in Pigs, vol. I., Bad Doberan (D), EAAP Publ. 80 : 366-369.
- Jin, L., Reynolds L., Redmer, D., Caton, J., Crenshaw, J. (1994). Effects of dietary fiber on intestinal growth, cell proliferation, and morphology in growing pigs. *Journal of Animal Science* 72 : 2270-2278.
- Kik M. (1991). Effects of lectins in legume seeds on the structure and function of the small intestinal mucosa. Ph D. thesis. Rijksuniversiteit, Utrecht, 132 p.
- Lallès J., Salmon H. (1994). Effects of dietary antigens on health, performance and immune system of pigs at weaning. In: W. Souffrant & H. Hagemester (Eds) VIII Int. Symp. on Digestive Physiology in Pigs, Bad Doberan (D), 295-307.
- Langlois A., Corring T., Février C. (1987). Effect of wheat bran on exocrine pancreas secretion in the pig. *Reprod. Nutr. Devel.* 27 : 929-939.
- Larsen F., Moughan P., Wilson M. (1993). Dietary fiber viscosity and endogenous protein excretion at the terminal ileum of growing rats. *J. Nutr.* 123 : 1898-1904.
- Larsen F., Wilson M., Moughan P. (1994). Dietary fiber viscosity and amino acid digestibility, proteolytic digestive enzyme activity and digestive organ weights in growing rats. *J. Nutr.* 124 : 833-841.
- Leterme P., Pirard L., Théwis A. (1992). Effect of wood cellulose level in protein-free diets on the recovery and amino acid composition of endogenous protein collected from the ileum in pigs. *Anim. Prod.* 54: 163-165.
- Leterme P. (1995). Estimation de la digestibilité iléale réelle des acides aminés chez le porc: étude méthodologique et proposition d'une technique utilisant des protéines végétales enrichies en ¹⁵N. Ph. D thesis, Faculté des Sciences agronomiques, Gembloux, (Belgique), 244 p.
- Leterme P., Théwis A., van Leeuwen P., Monmart T., Huisman J. (1996). Chemical composition of pea inner fibre isolates and their effect on the endogenous digestive secretions in pigs. *J. Sci. Food Agric.* 72 : 127-134.
- Leterme P., Froidmont E., Rossi F., Théwis, A. (1998). The high water-holding capacity of pea inner fibres affects the ileal flow of endogenous amino acids in pigs. *J. Agric. Food Chem.* 46 : 1927-1934.
- Leterme P., Souffrant W.-B., Théwis A. (2000). Effect of barley fibres and barley intake on the ileal endogenous N losses in piglets. *J. Cereal Sci.* 31 : 229-239.
- Leterme P., Théwis A. (2002). Effect of pig bodyweight on the ileal endogenous amino acid losses. *Reprod., Nutr., Devel.* (sometido).
- Lien K., Sauer W., Fenton M. (1997a). Mucin output in ileal digesta of pigs fed a protein-free diet. *Z. Ernährungswiss.* 36 : 182-190.
- Lien K., Sauer W., Mosenthin R., Souffrant W., Dugan M. (1997b). Evaluation of the ¹⁵N-isotope dilution technique for determining the recovery of endogenous protein in ileal digestion of pigs: effect of dilution in the precursor pool for endogenous nitrogen secretion. *J. Anim. Sci.* 75 : 148-158.
- Low A. (1982). Endogenous nitrogen evaluation from absorption studies. In: *Physiologie digestive chez le porc*. INRA Publ. n° 12, pp 189-198.
- Moore R., Kornegay E., Grayson R., Linderman M. (1988). Growth, nutrient utilization and intestinal morphology of pigs fed high-fiber diets. *J. Anim. Sci.* 66 : 1570-1579.
- NRC. National Research Council (1998). *Nutrient requirements of swine*, 10th Ed., National Academy Press, Washington DC, USA, 189 p.
- Pusztai A., Begbie R., Grant G., Ewen S., Bardocz S. (1991). Indirect effects of food antinutrients on protein digestibility and nutritional value of diets. In: M. Fuller (Ed) *In vitro digestion for pigs and poultry*. CAB Publ., Wallingford UK, pp 45-61.
- Pusztai A. (1989). Biological effects of dietary lectins. In: J. Huisman, T. van der Poel, I. Liener (Eds). *Recent advances of research in antinutritional factors in legume seeds*. Pudoc, Wageningen, pp 17-29.
- Sakata T. (1987). Stimulatory effect of short-chain fatty acids on epithelial cell proliferation in the rat intestine: possible explanation for the trophic effects of fermentable fibre, gut microbes and luminal trophic factors. *Br. J. Nutr.* : 58 95-103.
- Sakata T., Miyakozawa M. (1997). Effects of mucosal abrasion on epithelial cell loss and epithelial cell proliferation of pig distal colon in vitro. In: *Digestive Physiology in Pigs*; Laplace J.-P., Février C., Barbeau C. (Eds) EAAP Publ. 88. Rome, Italy; Pudoc Publ., Wageningen, the Netherlands, pp 558-561.
- Santoro L., Grant G., Pusztai A. (1999). In vivo degradation and stimulating effect of phaseolin on nitrogen secretion in rats. *Plant Foods Human Nutr.* 53 : 223-236.

- Schmidt-Willig U., Enss M., Coenen M., Gärtner K., Hedrich H. (1996). Response of rat colonic mucosa to a high fiber diet. *Ann. Nutr. Metab.* 40 : 343-350
- Schneeman B., Richter D., Jacobs L. (1982). Response to dietary wheat bran in the exocrine pancreas and intestine of rats. *J. Nutr.* 112 : 283-290.
- Schulze H. (1994). Endogenous ileal nitrogen losses in pigs. Ph. D thesis, University of Agriculture, Wageningen, the Netherlands, 147 p.
- Schulze H., Van Leeuwen P., Verstegen M., van den Berg J. (1995). Dietary level and source of neutral detergent fiber and ileal endogenous nitrogen flow in pigs. *J. Anim. Sci.* 73 : 441-448.
- Sève B., Henry Y. (1996). Protein utilization in non-ruminants. In: Proc. VIIth Symposium on Protein Metabolism and Nutrition: Nunes A., Portugal A., Costa J., Ribeiro J., Eds.; EAAP Publ. 81, Santarém, Portugal, pp 59-82.
- Sève B., Leterme P. (1997). Amino acid fluxes in the pig. In: Laplace J.P., Février C., Barbeau C. (Eds) Proc. 7th Int. Symposium on the Digestive Physiology in the Pig. St Malo (Fr), pp 304-315.
- Souffrant W., Darcy-Vrillon B., Corring T., Laplace J., Köhler R., Gebhardt G., Rérat A. (1986). Recycling of endogenous nitrogen in the pig (preliminary results of a collaborative study). *Arch. Anim. Nutr.*, Berlin 36 : 269-274.
- Souffrant W. (1991) Endogenous nitrogen losses during digestion in pigs. In: M. Verstegen, J. Huisman, L. den Hartog (Eds) *Digestive Physiology in Pigs*. Eaap Publication 54, Pudoc, Wageningen, pp 147-166.
- Souffrant W., Rérat A., Laplace J., Darcy-Vrillon B., Köhler R., Corring T., Gebhardt G. (1993). Exogenous and endogenous contributions to nitrogen fluxes in the digestive tract of pigs fed a casein diet. III. Recycling of endogenous nitrogen. *Reprod., Nutr., Develop.* 33 : 373-382.
- Stein H., Trottier N., Bellaver C., Easter R. (1999). The effect of feeding level and physiological status on total flow and amino acid composition of endogenous protein at the distal ileum in swine. *J. Anim. Sci.* 77: 1180-1187.
- Wang T., Fuller M. (1989). The optimum dietary amino acid pattern for growing pigs. *Br. J. Nutr.* 62, 77-89.