



**DEPARTAMENTO DE PRODUCCIÓN
ANIMAL Y PASTURAS
CURSO DE ANATOMÍA Y FISIOLOGÍA ANIMAL**

DIGESTIÓN EN RETÍCULO-RUMEN

2008

**Dra. Elize van Lier
Dra. Mariel Regueiro**

MONTEVIDEO

URUGUAY

INDICE

Digestión en Rumiente	1
Introducción	1
Fermentación	1
Composición de los alimentos	1
Procesos en el retículo-rumen	2
Animales lactantes	3
Microorganismos ruminales	4
Condiciones del medio retículo-ruminal	5
Carbohidratos	6
Tipos de carbohidratos	6
Degradación de la celulosa	8
Acidos grasos volátiles	8
Metabolismo de los carbohidratos	9
Formación de gas	11
Relación entre AGV	12
pH ruminal	14
Mecanismos fisiológicos para mantener el pH ruminal	17
Absorción de AGV	18
Proteínas	19
Ciclo de la urea	22
Aprovechamiento de las proteínas microbianas por el rumiante	23
Lípidos	23
Lípidos en los vegetales	23
Acidos grasos en la dieta	23
Uso de lípidos en la dieta	24
Metabolismo de los lípidos en el rumen	25
Biohidrogenación	26
Síntesis bacteriana de AG	27
Absorción de lípidos (AG de cadena corta)	27
Vitaminas	27
Síntesis de vitaminas	27
Cuadro de resumen: Fermentación y Destino	28
Bibliografía	28

DIGESTION EN RETICULO-RUMEN

Introducción

Los rumiantes poseen el beneficio de tener una cámara fermentativa pre-gástrica, formada por tres compartimientos: el retículo, el rumen y el omaso. Estos compartimientos, también llamados preestómagos, se caracterizan por tener un epitelio no secretor, a diferencia de lo que es la cavidad gástrica propiamente dicha (el abomaso) cuya mucosa es secretora y cumple prácticamente las mismas funciones que el estómago simple de los monogástricos.

A pesar de que los pre-estómagos carecen de enzimas propias para degradar los alimentos ingeridos por el rumiante, es en esta cámara que se realiza la mayor parte de la digestión del alimento debido a la fermentación microbiana (principalmente por hidrólisis y oxidación anaeróbica).

Fermentación

La fermentación ruminal es la actividad metabólica de los microorganismos (m.o.) presentes en el rumen. Tiene aspectos que difieren de la digestión glandular propia de los animales monogástricos (como el cerdo). La digestión propia de la mayoría de los mamíferos ocurre en el estómago y el intestino delgado por enzimas producidas por el animal mismo. Esto se denomina 'digestión autoenzimática'. En los rumiantes, la degradación de los sustratos moleculares por la acción de bacterias y otros m.o. se realiza por una hidrólisis enzimática igual que en la digestión glandular; la diferencia mayor es que las enzimas digestivas en la fermentación son de origen microbiano, por lo que se le denomina 'digestión aloenzimática'. Esta digestión fermentativa es más lenta y los sustratos son alterados en mayor grado que en la digestión glandular. Además la fermentación ocurre en un medio anaerobio. La digestión aloenzimática puede ocurrir en solo dos sitios del tracto gastrointestinal. Estos sitios son el ciego y/o colon por un lado y por otro lado en el retículo-rumen. En el primer caso hablamos de fermentación cecocólica (o postgástrica) y en el segundo caso de fermentación pregástrica, la cual corresponde a los rumiantes.

Composición de los alimentos

El alimento está compuesto por agua y materia seca en proporciones variables de acuerdo al tipo de alimento (fig. 1). El porcentaje de agua es extremadamente variable. La materia seca se subdivide en materia orgánica y minerales. En la materia orgánica vamos a encontrar los nutrientes necesarios para el mantenimiento de los animales y su producción. La materia orgánica está compuesta por los tres grandes grupos químicos de moléculas: Carbohidratos, Proteínas y Lípidos. Asociado a estos están los compuestos secundarios que no entran en esta clasificación y que por lo general no son digeridos.

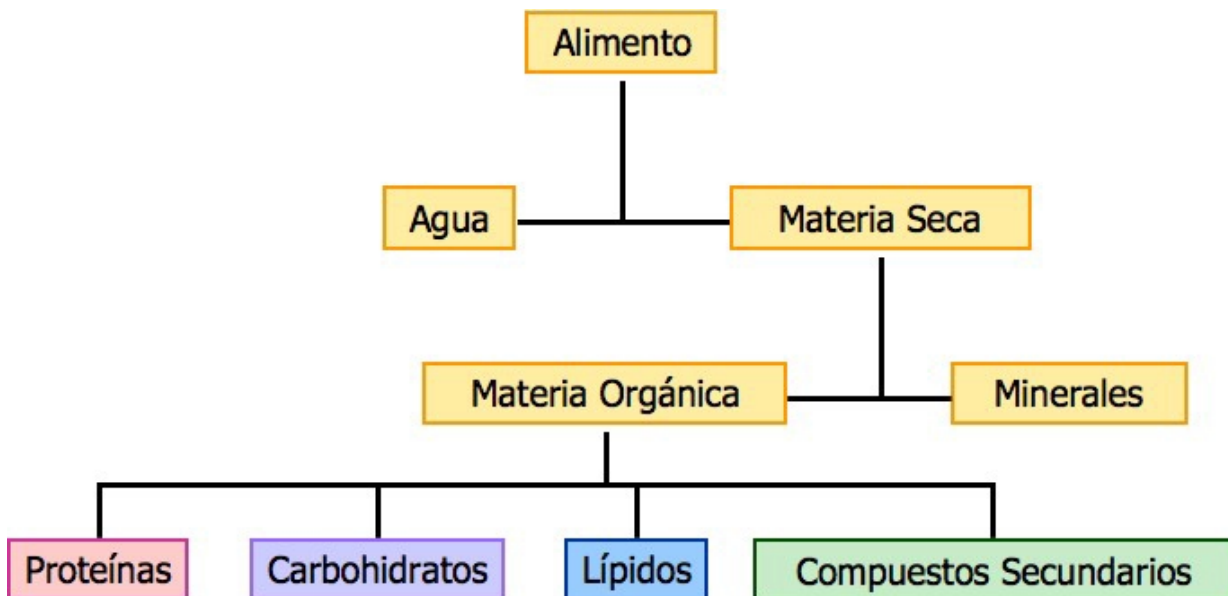


Figura 1: Esquema de la composición de los alimentos.

Procesos en el retículo-rumen

El alimento que ingresa al aparato digestivo no está directamente disponible para ser utilizado por el animal. El alimento consiste de macromoléculas que deben ser degradadas a compuestos más simples para que puedan ser absorbidas a partir del Tracto Gastrointestinal (digestión glandular). Previo a la digestión glandular el alimento sufre acción mecánica en la masticación cuando el animal ingiere los alimentos. Esta acción mecánica sirve para reducir el tamaño de las partículas pero no es suficiente para permitir la absorción de nutrientes. En los rumiantes el alimento sufre una transformación adicional en el retículo-rumen por acción de la rumia y de los m.o. presentes. Los rumiantes presentan la particularidad de remasticar su alimento, lo que se llama rumia. En estos animales se distinguen claramente diferentes etapas durante el día, en donde los animales están cosechando alimento (pastoreo), están rumiando o están descansando. La masticación durante el pastoreo es somera. Cuando la capacidad del retículo-rumen está colmada, el animal comienza la rumia. La remasticación en la fase de rumia es más importante que la masticación inicial, y cada bocado que regresa del retículo-rumen a la boca es minuciosamente masticado por casi un minuto (50 a 70 segundos). El material vegetal consumido por los rumiantes posee poco valor energético por lo que deben comer grandes cantidades para satisfacer sus necesidades energéticas pero con la limitante de que el llenado del retículo-rumen impide que el animal pueda seguir ingiriendo alimento (consumo limitado). Como consecuencia de esto el animal come durante muchas horas en el día (4 a 8 hs), alternando los períodos de ingesta con los períodos de rumia, para permitir el avance del material ingerido hacia el omaso y abomaso.

En el retículo-rumen ingresa alimento, agua y saliva, que se mezcla continuamente por las contracciones de las paredes del órgano (fig. 2). Sobre este contenido retículo-ruminal actúan los m.o., y el conjunto de fenómenos transforma a la ingesta. Como resultado de la fermentación se producirá proteína microbiana, productos finales del metabolismo microbiano, residuos alimenticios y gases. Los productos finales son los nutrientes que en última instancia van a alimentar al rumiante junto con las proteínas microbianas. Gran parte de los productos finales se absorben directamente a la sangre a través de la pared del rumen. Lo que no se absorbe pasa al omaso y abomaso junto con las proteínas microbianas y los residuos alimenticios. Estos residuos van a formar parte de las heces en el intestino grueso. El gas es eliminado principalmente por la eructación.

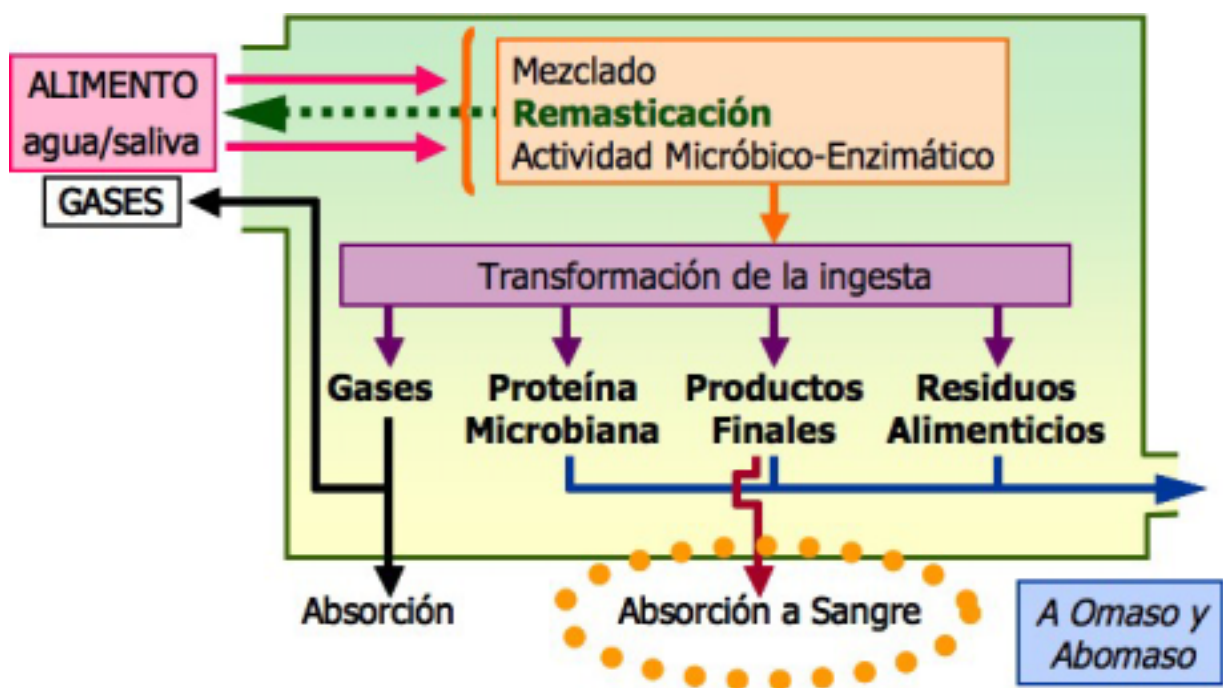


Figura 2: Esquema de los procesos que sufre el alimento en el retículo-rumen.

Animales lactantes

Es importante señalar que los procesos digestivos de fermentación microbiana no ocurren en el rumiante desde su nacimiento. En terneros recién nacidos las dimensiones de los pre-estómagos en su conjunto (aprox. 40%) no llegan a superar a las del abomaso, la población de microorganismos fermentativos es casi nula y el desarrollo de las papilas retículo-ruminales y las láminas omasales es muy rudimentario. Esto es debido a una falta de desarrollo de los pre-estómagos en el recién nacido, quien es considerado un no-rumiante mientras sea lactante. La leche pasa directamente desde el esófago hacia el canal omasal gracias a una estructura funcional ubicada en la pared del retículo: la gotera esofágica o surco reticular. Esta estructura, formada por dos labios que se cierran formando un canal, permite que en el momento en que

el ternero se alimenta la leche fluya directamente hacia el omaso y abomaso, sin caer en el retículo rumen. Los componentes de la leche (lactosa, caseína, etc.) son degradados por enzimas presentes en la saliva, abomaso e intestino, y no deben entrar en retículo-rumen ya que allí se descomponen con la consecuente alteración digestiva para el animal (empache). Los terneros a partir de las 3 semanas de edad ya comienzan a incorporar alimento sólido a su dieta y alrededor de los 2 meses el retículo-rumen tiene las características y proporciones básicas de su forma adulta, pudiendo entonces ser considerados como rumiantes.

Microorganismos ruminales

La mayoría de los microorganismos que se encuentran en el retículo rumen son anaerobios estrictos aunque existen algunos facultativos. Estos microorganismos son principalmente bacterias, protozoarios, y hongos del tipo de las levaduras. Aparecen ubicados en tres sitios diferentes en el rumen:

- Adheridos a la pared (flora epimural)
- Asociados a partículas alimenticias (SAB: solid adherent bacteria)
- Libres, flotando en el líquido ruminal (LAB: liquid associated bacteria)

Las bacterias adheridas a la pared hidrolizan la urea y consumen el poco oxígeno que pueda llegar con el alimento ingerido o que difunde a través de la pared del rumen; al resto de los microorganismos el oxígeno les resulta tóxico. Las bacterias asociadas a partículas atacan sustratos no solubles, hidrófobos (bacterias celulolíticas y hemicelulolíticas) mientras que las que flotan en el líquido ruminal atacan sustratos solubles, hidrófilos. La biomasa que representa la cantidad de bacterias ruminales (10^{10} - 10^{11} células/mL de contenido ruminal) es similar a la de protozoarios (50-50%) pero dado que el tamaño de los protozoarios es mucho mayor al de las bacterias, su número es menor que el de éstas (10^5 - 10^6 células/mL de contenido ruminal). Las bacterias se clasifican generalmente según el sustrato que utilizan o según los productos finales de la fermentación que realizan; de este modo tenemos bacterias celulolíticas, las cuales predominan en dietas con alto contenido en forraje, bacterias hemicelulolíticas y pectinolíticas. Las bacterias amilolíticas predominan en el rumen con el consumo de dietas con alto contenido de almidón. Las bacterias que utilizan ácidos intermedios realizan la fermentación secundaria de los productos finales de otras bacterias. Entre estos ácidos podemos encontrar el *lactato*, *succinato* y *metanoato*. El lactato puede ser fermentado hasta acetato, propionato o ácidos grasos de cadena más larga, el succinato es convertido en propionato y CO_2 y el metanoato es utilizado como precursor para la producción de metano. Las bacterias proteolíticas poseen proteinasas y muchas de ellas tienen también exopeptidasas para una posterior degradación de oligopéptidos hasta aminoácidos y péptidos más pequeños. Las bacterias productoras de amoníaco lo obtienen mediante la desaminación de aminoácidos. El amoníaco se puede obtener también de la hidrólisis de la urea y en este proceso actúan bacterias ureolíticas. Las bacterias lipolíticas hidrolizan triglicéridos y fosfolípidos dando glicerina y ácidos grasos. Las bacterias productoras de metano están muy asociadas a la fermentación de forraje y sobreviven en condiciones ruminales similares a las en que sobreviven las bacterias celulolíticas. Estos dos tipos de bacterias se inhiben con pH bajo (6.5 o menos).

La tasa de reproducción de las bacterias es mucho más alta que la de los protozoarios; además éstas sufren un constante arrastre hacia la zona de tracto bajo (abomaso-intestinos) por lo que la población tiene un rápido y continuo recambio. Por el contrario, los protozoarios no tienen esta alta tasa reproductiva por lo que deben protegerse para evitar ser 'lavados' hacia el tracto bajo. Esto lo logran bajo el fenómeno que se conoce como 'autosecuestro', donde los protozoarios se ubican en lugares estratégicos (sacos ciegos caudo-dorsal y caudo-ventral), o se adhieren a las partículas alimenticias de mayor tamaño para evitar el arrastre. La mayoría de las especies de protozoarios ruminales son ciliadas, aunque existen también algunas flageladas. Los protozoarios no son fundamentales para la digestión en el rumen; se ha visto que los rumiantes pueden sobrevivir sin la presencia de protozoarios ruminales. Su función no está del todo dilucidada, pero se sabe que enlentecen la digestión de sustratos altamente digestibles (almidón), englobándolos en su interior y protegiéndolos así de la rápida acción bacteriana. Los hongos presentes en el retículo-rumen tampoco son esenciales para la vida en los rumiantes, pero tienen una función importante en la digestión de las paredes celulares de los vegetales, sobre todo en aquellos de baja calidad.

Condiciones del medio retículo-ruminal

Para que se produzca una correcta fermentación bacteriana hay parámetros ruminales que deben considerarse, ya que fuera de sus rangos normales provocan alteraciones de la digestión. Las condiciones del medio ruminal deben estar en un rango compatible con el crecimiento de micro-organismos que sean adecuados para la fermentación.

Ecosistema abierto y continuo: Para que una población de m.o. pueda desarrollarse y mantenerse en un medio, este debe permitir una entrada continua de sustratos y también una salida permanente de desechos y de m.o. muertos.

Aporte constante de sustratos: Los m.o. necesitan nutrientes para poder desarrollarse, multiplicarse y mantenerse como población. Por lo tanto la ingesta que realiza el rumiante provee a los m.o. los sustratos para su sustento.

Tiempo de retención: Los procesos fermentativos son más lentos que la digestión tal como ocurre en el estómago e intestino delgado. Para que esa fermentación sea eficiente, el contenido ruminal debe ser retenido en el retículo-rumen tiempo suficiente para permitir la acción microbiana. La conformación del rumen, el diámetro pequeño del orificio-retículo-ruminal, la función de selección del retículo y el ciclo motor del retículo-rumen garantizan un tiempo adecuado de retención.

Medio acuoso: las reacciones bioquímicas se realizan en un medio acuoso. Gran parte de las enzimas bacterianas son extracelulares y actúan en el líquido ruminal.

Anaerobiosis: el ambiente ruminal es anaerobio. En presencia de oxígeno en lugar de obtener productos que se utilizan como fuente de energía disponible para el animal, como los ácidos grasos volátiles, obtendríamos CO_2 y H_2O .

Osmolaridad: la fermentación normal se lleva a cabo con una osmolaridad entre 260 y 340 mOsm. Este parámetro se ve alterado tras la ingestión de concentrados (pudiendo llegar a 400 mOsm). Con alta osmolaridad se inhibe la digestión del almidón y fibra (por inhibición de las bacterias ruminales) y se altera la rumia.

pH: Puede variar entre 5.8 y 7.0. Luego de la ingesta de concentrados el pH baja considerablemente (por la rápida fermentación producida lo cual genera un medio ácido). Las bacterias celulolíticas se inhiben a pH menor de 6.0. A pH menor de 5.5 suelen ser anormales tanto la función ruminal como la del animal como consecuencia de la acidosis.

Temperatura: debido a la enorme cantidad de procesos metabólicos que se producen en el rumen la temperatura suele ser 1 o 2 grados por encima de la temperatura corporal del animal (38 a 42 °C). Se pueden lograr descensos de la temperatura ruminal con ingesta de agua o forraje frío.

CARBOHIDRATOS

Tipos de carbohidratos

Los carbohidratos presentes en los alimentos se encuentran en formas físicas y químicas muy distintas lo que afecta a la fermentación de los mismos. Podemos clasificar los carbohidratos en tres grandes grupos de acuerdo a su ubicación/función en la planta:

- De contenido celular
- De almacenamiento
- Estructurales

En el contenido celular encontramos azúcares solubles y la pectina que está asociada a la membrana celular. Estos carbohidratos son de fácil digestión porque son de fácil acceso para los m.o. y su estructura es relativamente sencilla. El carbohidrato de almacenamiento, o azúcar de reserva de las plantas, es el almidón. Este también es considerado de fácil digestión una vez abierto el grano. La celulosa y la hemicelulosa son los carbohidratos estructurales de la planta. Constituyen las paredes celulares y corresponden a la fracción fibrosa del alimento. A estos compuestos se asocia la lignina (que no es un carbohidrato) y que dificulta la digestión de la fibra. Por este motivo y por la forma que toman las moléculas de celulosa y hemicelulosa, estos carbohidratos son considerados de difícil digestión.

Los carbohidratos estructurales y los de almacenamiento son polímeros de glucosa. Una diferencia importante entre los mismos es el tipo de enlace entre las moléculas de glucosa. En el almidón las moléculas de glucosa se unen por enlaces α 1-4, mientras en la celulosa y la hemicelulosa las glucosas se unen por enlaces β 1-4. La importancia de esto está en que los

vertebrados sólo tienen enzimas para romper los enlaces α 1-4, por lo que se desprende que los animales (y el hombre) no poseen enzimas propias del organismo que puedan digerir celulosa ni hemicelulosa. Estos carbohidratos sólo pueden ser digeridos con la ayuda de enzimas de origen microbiano (fig. 3), y éste es el fundamento de la simbiosis entre el rumiante y los m.o. en su rumen.

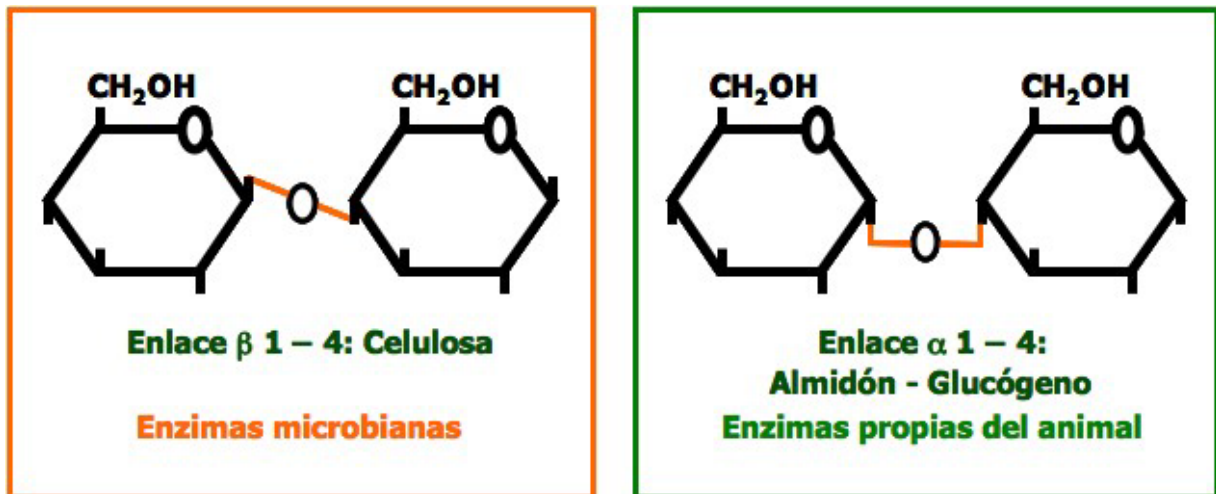


Figura 3: Esquema de enlaces β 1-4 de la celulosa y α 1-4 del almidón y el glucógeno. Los enlaces β 1-4 solo pueden ser digeridos por enzimas microbianas, mientras que los enlaces α 1-4 pueden ser digeridos tanto por enzimas microbianas como propias del animal.

El almidón es un polisacárido compuesto por cadenas lineales de unidades de glucosa, con enlaces glucosídicos α 1-4, sin cadenas laterales (amilosa) o con cadenas laterales (amilopectina). En este último caso las cadenas ramificadas se forman con enlaces α 1-6. Tanto los enlaces α 1-4 como los α 1-6 son hidrolizados por amilasas, enzimas que se encuentran en las secreciones digestivas (salivales o pancreáticas) de la mayoría de los animales, aunque los rumiantes no tienen amilasa salival.

La celulosa se encuentra en la pared celular donde sus fibras forman una especie de trama que es embebida por otro carbohidrato estructural: la hemicelulosa. La celulosa es un polisacárido de glucosa unidas por enlaces β 1-4, mientras que la hemicelulosa es un polisacárido de xilosa, una pentosa, también con enlaces β 1-4.

Si comparamos una célula vegetal joven con una vieja, se puede ver que la pared celular aumenta su espesor cuando la célula envejece. A medida que la planta envejece la hemicelulosa es sustituida por lignina, que si bien no es un carbohidrato sino una sustancia fenólica, siempre forma parte de la pared celular de las células vegetales, aumentando su porcentaje en aquellas fibras viejas o forraje seco como heno y paja. La lignina es muy resistente a los ácidos y a la acción de los microorganismos, por lo que su degradación es prácticamente nula, incluso en

rumiantes. Además reduce la digestibilidad del resto de los componentes de la pared celular ya que tiene tendencia a recubrirlos. Otro punto a considerar es que en las células viejas la celulosa cambia su configuración volviéndose más cristalina, por lo que presenta mayor dificultad para ser atacada por los microorganismos; este hecho se soluciona, en parte, con un aumento de la remasticación del alimento (rumia).

Degradación de la celulosa

El objetivo de los m.o. es degradar la celulosa hasta glucosa para luego utilizar la misma como nutriente para su propio metabolismo. Pero la degradación de los carbohidratos en el retículo-rumen no se detiene en la glucosa como en la degradación glandular, sino que son alterados en mayor grado hasta dar ácidos grasos volátiles (AGV). Los productos finales de ese metabolismo de la glucosa por parte de los m.o. son los AGV, y los gases dióxido de carbono (CO_2) y metano (CH_4). De estos productos los AGV y el metano aún contienen energía pero sólo los AGV pueden ser utilizados por el rumiante como nutriente, ya sea como precursores de grasa o de glucosa (vea más adelante). La glucosa es un nutriente fundamental para los animales, y en los monogástricos es lo que se absorbe en el intestino delgado luego de la digestión glandular de los carbohidratos. En el caso de los rumiantes la cantidad de glucosa que se absorbe en el intestino delgado es mínima debido a la fermentación microbiana en el retículo-rumen. Casi nada de glucosa se escapa a la fermentación. Si el medio ruminal fuera aerobio, entonces la degradación de la glucosa llegaría a CO_2 y agua por la presencia de oxígeno. En estas condiciones no le quedaría nada al rumiante para aprovechar. Por eso el medio anaeróbico del rumen es fundamental porque en estas condiciones la degradación de la glucosa no puede ser total y los productos finales del metabolismo de los m.o. aún son moléculas valiosas para el rumiante. La anaerobiosis del medio ruminal es otro aspecto fundamental de la simbiosis entre el rumiante y los microorganismos.

Para llegar a glucosa, los m.o. utilizan dos complejos enzimáticos. El primer complejo es la celulasas extracelular: como la celulosa es demasiado grande para ingresar a los m.o., éstos se adhieren a las fibras de celulosa y las enzimas necesarias para pasar la celulosa a celobiosa forman parte de la envoltura de las bacterias. La propia adherencia de lo m.o. a la fibra permite la acción de estas enzimas que se encuentran en la pared de los mismos. Sobre la celobiosa actúan las enzimas celobiasas para dar las moléculas de glucosa. La glucosa obtenida por esta fermentación, así como otros monosacáridos provenientes de otros carbohidratos, se encuentran en el líquido ruminal y son absorbidos por los microorganismos donde sirve de sustrato energético para su metabolismo.

Acidos grasos volátiles

La fermentación microbiana da lugar a la aparición de muchos AGV distintos. Muchos son intermediarios del metabolismo de los microorganismos. Esta fermentación microbiana es el resultado del metabolismo de muchas especies de bacterias, protozoarios y hongos. Resulta imposible separar las distintas vías metabólicas utilizadas por las distintas especies ya que el producto final de una especie puede ser el sustrato para otra. Esto crea una interdependencia entre distintos m.o. que forman consorcios para poder sobrevivir en el rumen.

Hay tres AGV que se producen en cantidades tales que no son completamente utilizados en los procesos metabólicos de los m.o. y éstos están disponibles para el rumiante. Estos AGV son el ácido acético, el ácido propiónico y el ácido butírico.

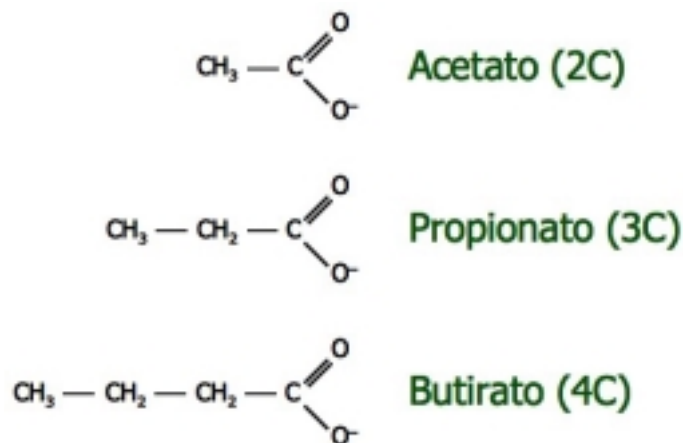


Figura 4: Representación esquemática de los tres ácidos grasos volátiles producidos en el retículo-rumen que son aprovechados por el rumiante.

Como se aprecia en la figura 4, estos tres AGV son de cadena muy corta. El ácido acético consta de 2 carbonos, el propiónico de 3 y el butírico de 4. También se forman pequeñas cantidades de ácido fórmico, isobutírico y valérico, importantes desde el punto de vista metabólico ya que son esenciales para la síntesis de lípidos de membrana de cadena larga. Estos AGV son ácidos débiles, por lo que pueden encontrarse en forma disociada (o ionizada) y en ese estado reciben los nombres de acetato, propionato y butirato. Por cada molécula de glucosa (que tiene 6 carbonos) se puede generar 2 acetatos, o 2 propionatos o un butirato. Esto implica que en la formación de acetato y butirato se pierden dos carbonos, mientras en la formación de propionato no se pierde ninguno. Estos carbonos que se pierden van a formar los gases dióxido de carbono y metano como se verá más adelante. Luego de la absorción de los AGV por las paredes del rumen, el acetato y el butirato son utilizados para la síntesis de grasa corporal y de la leche. El propionato es transformado en glucosa en el hígado, y por lo tanto es el precursor de la lactosa de la leche, entre otras cosas.

Metabolismo de los carbohidratos

Todos los carbohidratos, independientemente de su clasificación, son fermentados en el retículo-rumen hasta glucosa y toda la glucosa pasa a piruvato (fig. 5). Por distintas vías metabólicas, el piruvato es transformado en acetato, propionato o butirato. El rendimiento de una glucosa es 2 piruvatos ya que el piruvato tiene 3 carbonos. Para la formación de acetato y butirato, el piruvato se transforma en acetil-coenzima A (Acetil-CoA) y en el proceso pierde un carbono. Un Acetil-CoA pasa a acetato, y para formar butirato se utilizan 2 Acetil-CoA.



Figura 5: Todos los carbohidratos de la dieta son transformados en piruvato.

En la formación de propionato no hay pérdida de carbonos. Hay diferentes vías para llegar a propionato. La primera vía es la reductiva directa, donde el piruvato pasa a lactato, el lactato a acrilil-coenzima A, y esta a propionato, sin que se ganen ni se pierdan carbonos. La vía aleatoria es vía el oxaloacetato. En este caso se incorpora un carbono al piruvato para formar oxaloacetato, que pasa a succinato (4 carbonos) y de ahí a propionato perdiendo el carbono que se había incorporado (fig. 6). En la vía aleatoria se produce oxígeno molecular.

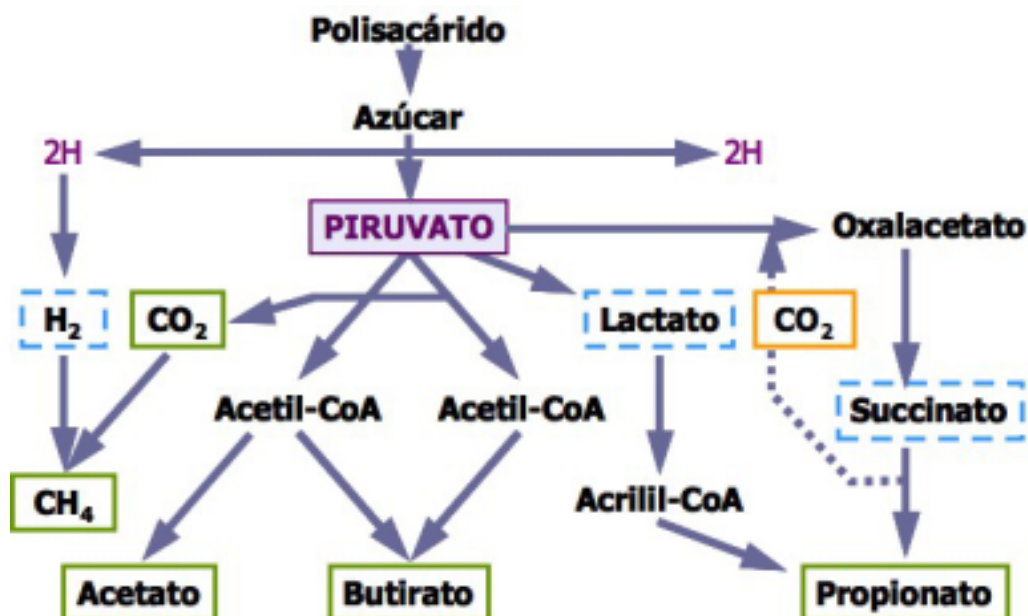


Figura 6: Vías metabólicas ruminales de acetato, butirato y propionato (Adaptado de Cunningham 2002).

Los AGV son sustratos energéticos importantes para el rumiante. Se puede apreciar la elegancia de la relación simbiótica de la digestión fermentativa al considerar el metabolismo de los AGV. Los AGV son los productos de desecho del metabolismo anaeróbico de los microorganismos, de la misma manera que el dióxido de carbono es el producto final del metabolismo aeróbico. Si se permitiera que se acumulasen los AGV, estos suprimirían o alterarían el proceso fermentativo al disminuir el pH del retículo-rumen. Sin embargo, el rumiante mantiene las condiciones para la fermentación al tamponear los cambios de pH y al eliminar los AGV del retículo-rumen por absorción de los mismos. El beneficio para el rumiante está en la energía química que contienen los AGV. Estos productos bacterianos de desecho representan compuestos gastados en cuanto a la energía que se pueda obtener en el marco del sistema de fermentación anaeróbica, pero aún contienen cantidades considerables de energía que pueden ser aprovechadas con el metabolismo aeróbico. En rumiantes los AGV son los combustibles energéticos de mayor importancia, y en gran medida cumplen el mismo rol que la glucosa en animales monogástricos omnívoros. Los herbívoros grandes como el caballo, utilizan también AGV como fuente energética, pero estos son derivados de la fermentación microbiana en el intestino grueso (colon y ciego). Esta fermentación 'post-gástrica' es muy parecida a la fermentación 'pre-gástrica' en el retículo-rumen en cuanto a los carbohidratos se refiere.

Formación de gas

El gas formado en el retículo-rumen consiste principalmente en dióxido de carbono y metano y la composición es muy distinta a la de la atmósfera (tabla 1). Una vaca lechera de alta producción, que tiene un alto consumo de alimento, puede producir unos 600 litros de gas por día. Claro está que ese gas tiene que ser eructado para que no provoque problemas respiratorios. Cualquier proceso que evite la eructación implica una acumulación del gas en el rumen (meteorismo) que lleva a distensión de ese órgano que comprime los pulmones. Si no se toman medidas, una vaca con meteorismo muere por asfixia.

Tabla 1: Composición del gas del rumen y de la atmósfera (%)

Gas	Fórmula química	Rumen (%)	Atmósfera (%)
Dióxido de carbono	CO ₂	65	0.04
Metano	CH ₄	27	-
Nitrógeno	N ₂	7	78.6
Oxígeno	O ₂	0.6	20.8
Hidrógeno	H ₂	0.2	-
Sulfhídrico	H ₂ S	0.01	-

La formación de gas está íntimamente relacionada con la condición de anaerobiosis del retículo-rumen. En los procesos metabólicos participan enzimas para catalizar a las reacciones, ayuda-

das por los co-factores nicotinamida adenina dinucleótido (NAD) y flavina adenina dinucleótido (FAD). Los co-factores se reducen captando hidrogeniones resultantes de las reacciones químicas. Los co-factores deben ser reciclados por que existen en cantidades limitadas en el medio. Deben ser oxidados para poder ser utilizados de nuevo. En condiciones de aerobiosis los co-factores se oxidan en el sistema de la citocromo-oxidasa con una producción adicional de ATP. El oxígeno no es abundante en el rumen, y por lo tanto, se necesita otro mecanismo para oxidar a los co-factores. Si no existiesen esos otros mecanismos la fermentación se detendría.

En el rumen existen bacterias metanogénicas que facilitan la reducción de CO_2 y H_2 en metano y agua, consumiendo los hidrogeniones provenientes de los co-factores. Sin las bacterias metanogénicas no se puede formar metano. Estas bacterias son muy sensibles a cambios en el medio ruminal, especialmente a cambios en el pH. Su rango óptimo es de 6.5 a 7.0 aproximadamente y es similar al de las bacterias celulolíticas. Estos dos tipos de bacterias están íntimamente relacionadas y están asociados a la producción de acetato. En la formación de acetato se libera CO_2 necesario para la formación de metano, por lo que existe una relación directa entre la formación de acetato y metano.



El otro mecanismo para oxidar a los co-factores es la formación de agua a partir de hidrogeniones y oxígeno. Si bien el oxígeno no abunda en el rumen, cuando se produce propionato por la vía aleatoria (vía oxaloacetato) se libera oxígeno molecular y éste puede ser utilizado para formar agua.



Esto implica que si se produce menos metano, se tiene que producir más propionato, ya que los hidrogeniones deben ser captados en algún proceso para que se regeneren los cofactores.

Relación entre AGV

El AGV que siempre se produce en mayor cantidad es el acetato (tabla 2). Es el producto típico de rumiantes consumiendo forraje y depende del tipo de m.o. presente. La celulosa y la hemicelulosa son los principales carbohidratos de los forrajes y su presencia en el rumen induce el crecimiento de las poblaciones de bacterias celulolíticas, hemicelulolíticas y metanogénicas. Cuando se agregan concentrados a la dieta, estamos agregando almidón que es un carbohidrato de fácil digestión; esto induce el crecimiento de una flora amilolítica que está asociado a un cambio de pH en el rumen. En estas condiciones se aumenta la proporción de propionato en el rumen.

Tabla 2: Proporción de AGV producidos de acuerdo a la proporción forraje/concentrado en la dieta (Adaptado de Church, 1988).

Relación Forraje - Concentrado (%)	Proporción molar (%)		
	Acetato	Propionato	Butirato
100 - 0	71.4	16.0	7.9
75 - 25	68.2	18.1	8.0
50 - 50	65.3	18.4	10.4
40 - 60	59.8	25.9	10.2
20 - 80	53.6	30.6	10.7

Sin embargo, aunque la producción de propionato se aumenta cada vez más al dar mayor proporción de concentrados, nunca es mayor que la producción de acetato. La alimentación con concentrados, además de cambiar las proporciones de los distintos AGV, aumenta considerablemente la producción total de AGV (fig. 7).

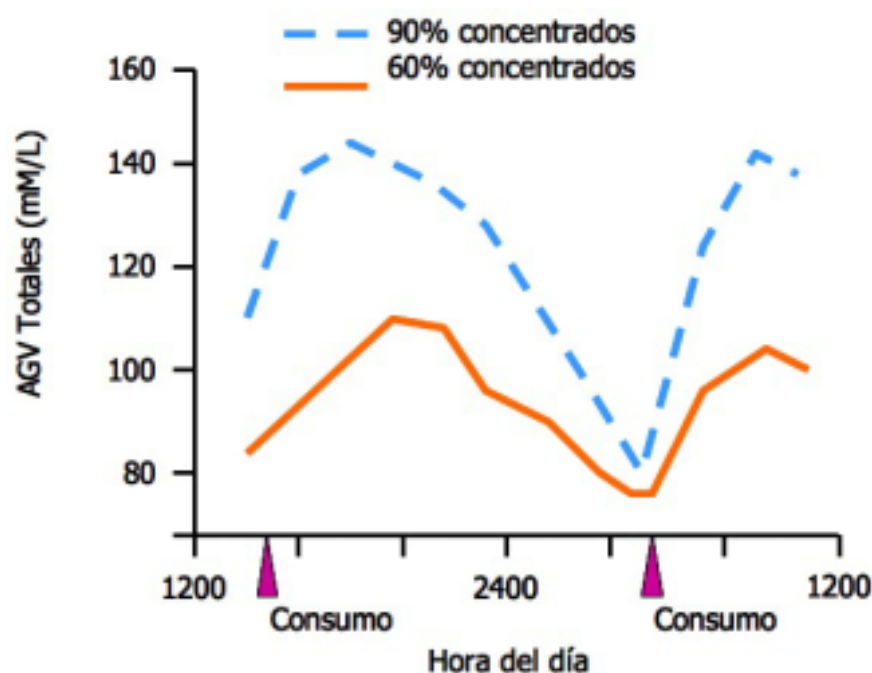


Figura 7: Producción total de AGV en rumen con dos niveles de concentrados en la dieta (Adaptado de Church, 1988).

Con la dieta influenciamos el tipo de bacteria presente en el rumen. Esto es debido a que el tipo de alimento ingerido afecta directamente el pH del rumen. La flora celulolítica tiene condiciones

óptimas con dietas ricas en fibra (celulosa) donde el pH ruminal se encuentra entre 7 y 6.5. La flora amilolítica es más abundante con pH ruminal alrededor de 6 (fig. 8)

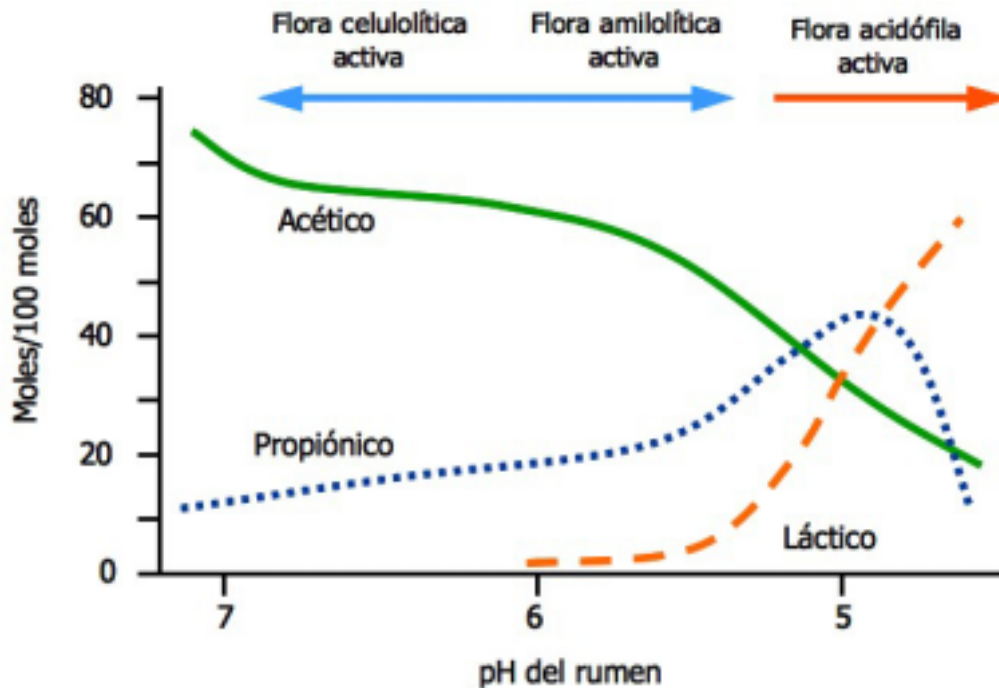


Figura 8: Relación del pH ruminal con las proporciones de ácido acético, propiónico y láctico producidas (Adaptado de Church, 1988).

Hemos visto que el tipo de AGV producido depende del tipo de m.o. presente en el rumen, y que el tipo de m.o. presente en el rumen depende del pH del rumen. ¿Pero de qué depende el pH del rumen?

pH ruminal

El pH del rumen varía entre 5.8 y 7.0 y surge de la propia fermentación. Por un lado tenemos producción de una base como el amoníaco (NH_3) relacionada a la fermentación proteica, como se verá más adelante, mientras que por otro lado tenemos la producción de ácidos como los AGV, resultantes de la fermentación de carbohidratos. El balance entre las cantidades de ácidos y bases producidas, la velocidad con que ocurre esa producción, y la eficiencia de absorción de los mismos, forman la base del pH del rumen. Sobre esto operan los mecanismos fisiológicos que regulan el pH tendiendo a que no se excedan los límites fisiológicos. La dieta afecta el pH ruminal por diferentes vías. Los alimentos no inducen todos por igual a la rumia. La forma física de los alimentos es importante para inducir una adecuada rumia. El forraje tosco (fibroso) estimula mucho a la rumia mientras que los concentrados prácticamente no lo hacen. Durante la rumia se secreta gran cantidad de saliva que llega al rumen con la

deglución del bolo alimenticio o de la rumia. La saliva contiene bicarbonato (HCO_3^-) y fosfato (HPO_4^-) que le dan un pH alcalino a la saliva (8.2 a 8.4) y que en el rumen actúan como tampón frente a la producción de ácidos. Cuando el rumiante consume concentrados la rumia disminuye y por lo tanto disminuye también la producción de saliva. Esto hace descender el pH ruminal (fig. 9).

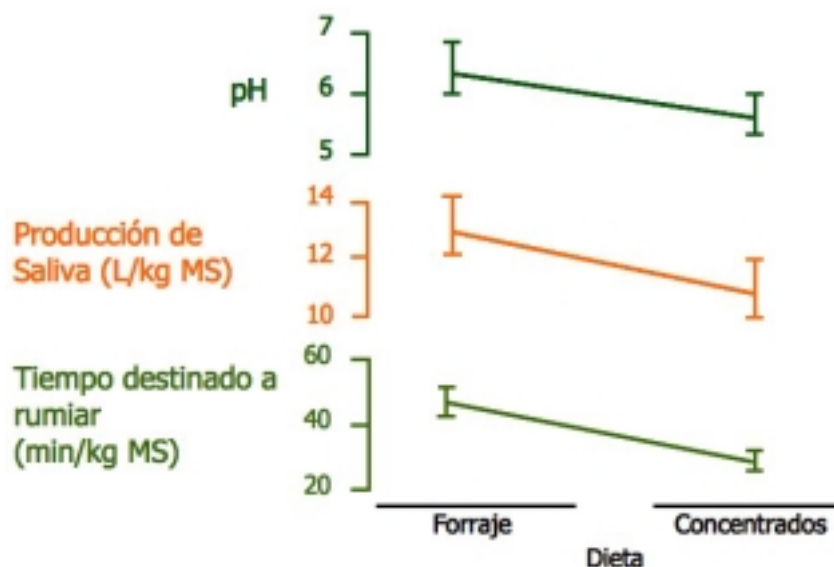


Figura 9: Relación entre pH ruminal, producción de saliva y tiempo destinado a la rumia con la composición de la dieta (Adaptado de Church, 1988).

La forma química de los alimentos también afecta al pH ruminal. Los carbohidratos de fácil digestión (azúcares solubles y almidón) son fermentados mucho más rápido que los carbohidratos estructurales (celulosa y hemicelulosa). Esto lleva a una producción más rápida de AGV acompañada por una baja producción de saliva, lo cual hace descender el pH ruminal.

Como se aprecia en la figura 10, primero se fermentan los carbohidratos solubles, seguidos por la pectina. Como consecuencia baja el pH del rumen lo que retarda la fermentación de la celulosa debido a la inhibición de la flora celulolítica. Recién cuando se fermentó la mayor parte de los carbohidratos de fácil digestión y el pH sube, se reanuda la degradación de la celulosa. Debido a la estructura física y química de los alimentos, el pH varía durante el día. Otro factor que afecta al pH es el régimen de alimentación, o sea la distribución de las distintas comidas en el día. La figura 11 muestra un ejemplo de una vaca de alta producción alimentada dos veces por día con ración total mezclada. Esta es una práctica en sistemas de estabulación donde se ofrece el alimento fibroso picado y mezclado con el concentrado, este manejo empieza a ser usado en algunos tambos del Uruguay. Se nota claramente como el pH ruminal desciende luego de cada comida y que lleva varias horas para volver a su estado inicial. Esta variación diaria del pH ruminal impacta sobre las poblaciones microbianas ya sea inhibiéndolas o estimulándolas. Sin embargo, estas variaciones, cuando están dentro del rango normal de pH, no matan a la totalidad de las poblaciones microbianas.

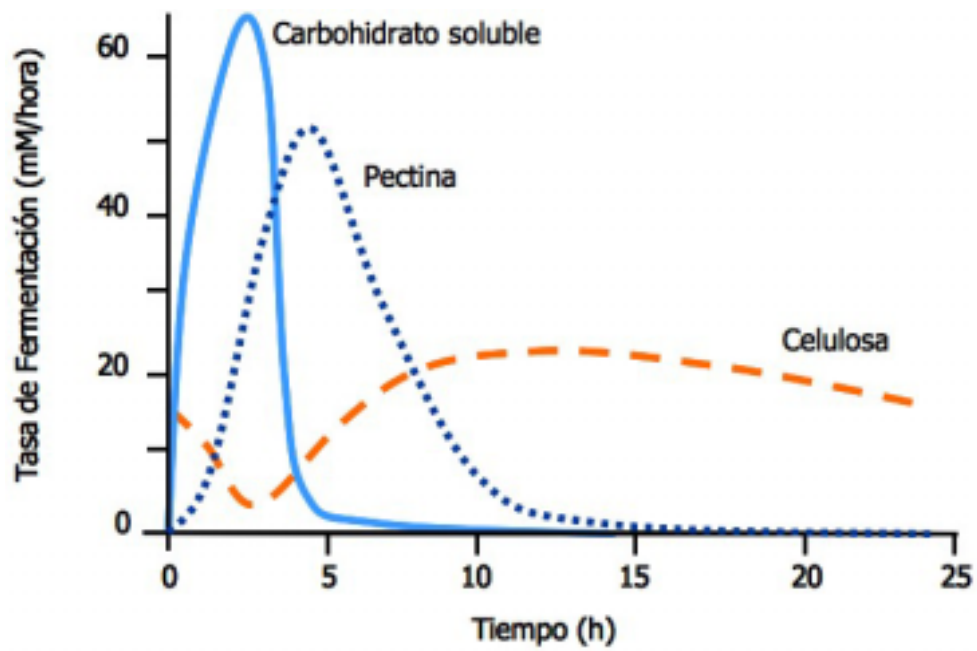


Figura 10: Tasa de fermentación de los componentes de la alfalfa en el rumen (Adaptado de Church, 1988).

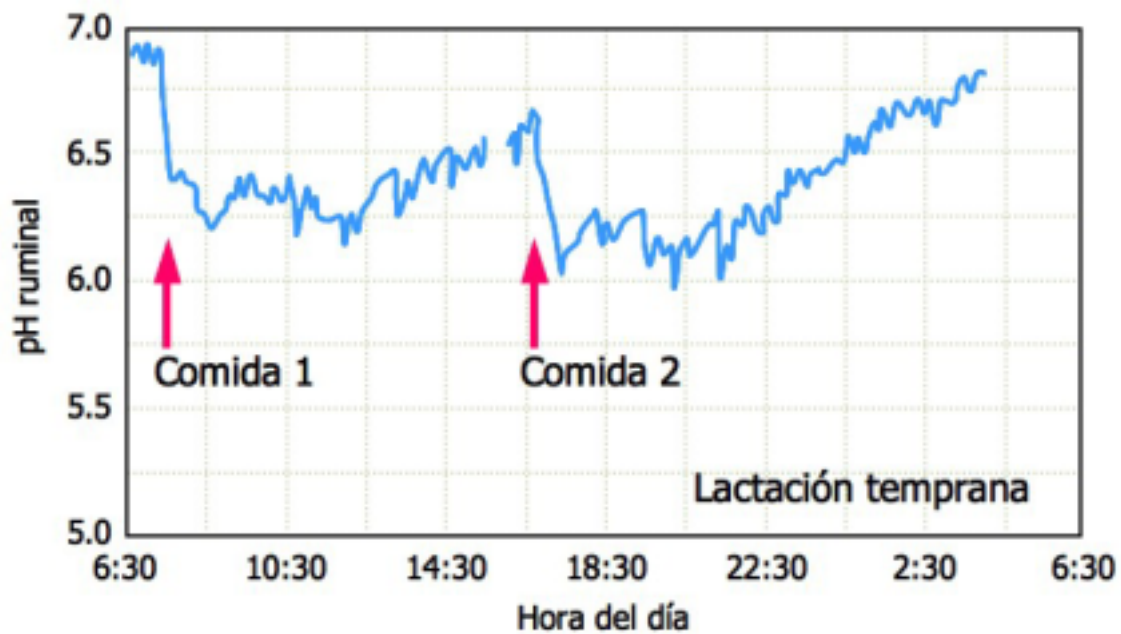


Figura 11: Variación del pH ruminal en una vaca en lactación temprana alimentada con ración total mezclada 2 veces por día (Adaptado de Oetzel, 2003).

Mecanismos fisiológicos para mantener el pH ruminal

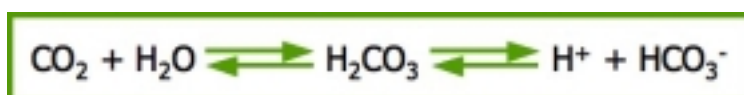
El rumiante tiene varios mecanismos para mantener el pH ruminal dentro de rangos fisiológicos. Estos mecanismos se complementan y cuando se alimenta al rumiante adecuadamente son suficientes para mantener el pH ruminal.

La **saliva** de los rumiantes difiere mucho de la saliva de los otros animales. Es francamente alcalina (pH 8.2 a 8.4) y en bovinos de alto consumo la secreción puede superar los 100 litros diarios. Esto implica que por día llega aproximadamente 1 a 2 kg de bicarbonato y 250 g de fosfato al rumen.

La **rumia** es un importante factor en el mantenimiento del pH, ya que con la misma aumenta la producción de saliva y por ende la llegada de tampones al rumen. En animales alimentados en base de forraje el pH ruminal tenderá a aproximarse a 7. Esto está dado por la combinación de la forma física y química del alimento. Tiene una estructura física por la fibra que induce una buena rumia y llegada de saliva al rumen. Químicamente está principalmente compuesto por la celulosa que se fermenta lentamente y por lo tanto libera a los AGV también lentamente. La alimentación en base a granos o concentrados tendrá el efecto opuesto al forraje. Su forma física no induce una buena rumia y su forma química permite una rápida fermentación y una acumulación de AGV que baja fuertemente el pH. Cabe aclarar que los concentrados no se encuentran en la naturaleza de la manera en que lo utiliza el hombre para alimentar a sus vacas. El bovino es una especie que está totalmente adaptada para alimentarse de pastos ya que apareció hace 20.000.000 de años, después de la aparición y extensión masiva de las gramíneas. Se puede alimentar a las vacas con concentrados, pero se debe hacer con un estricto control, ya que un exceso de granos en la dieta puede llevar a un descenso del pH ruminal que no es compatible con la salud e inclusive con la vida del animal (acidosis ruminal).

Otro mecanismo para regular el pH ruminal es la **absorción** de los **AGV** por las paredes del rumen. Al absorberse los AGV, se está eliminando ácido del medio ruminal, y el proceso de absorción ruminal además está acompañado por la secreción de bicarbonato hacia el rumen. La absorción de AGV tiene entonces un efecto doble: elimina ácidos y agrega bases. Para aumentar la superficie de absorción el epitelio del rumen presenta papilas. El crecimiento de las papilas es inducido por los AGV. Las papilas son más grandes en el saco ventral del rumen y son más grandes en animales alimentados con concentrados. Es importante notar que la adaptación de las papilas a una dieta con concentrados lleva entre 4 a 6 semanas. El mecanismo de absorción de AGV se discute más adelante.

La **eructación** elimina el CO_2 . Una vaca de alta producción puede producir unos 600 litros de gas por día, de lo que más de la mitad es dióxido de carbono. El CO_2 está en equilibrio en la siguiente reacción:



Al eliminar CO_2 , se desplaza la reacción hacia la izquierda, lo que significa que se capta H^+ para formar CO_2 y H_2O , reduciendo la acidez del medio.

La propia **flora ruminal** es importante para el mantenimiento del pH ruminal. Como se verá más adelante, en la fermentación de compuestos nitrogenados se libera amoníaco que es una base importante en el rumen. Por otro lado, los m.o. utilizan gran parte de los AGV producidos para transformarlos en otros compuestos (proteínas y ácidos grasos).

Absorción de AGV

Los AGV producidos en el retículo-rumen tienen la particularidad de poder ser absorbidos por las paredes del mismo. La mayor parte de los AGV se absorben en rumen, retículo y omaso, y sólo una pequeña parte atraviesa el abomaso y es absorbida en el intestino delgado (5%). Los AGV difunden pasivamente hacia el interior del epitelio ruminal, tanto en estado ionizado como no ionizado. Sin embargo, para pasar del epitelio ruminal a la sangre los AGV deben estar en su forma **no ionizada**. La mayor parte de los AGV en el rumen se encuentran en forma ionizada, o sea, disociada, debido al pH del medio ruminal. En un ácido débil, como los AGV, los hidrogeniones pueden disociarse dependiendo del pH del medio en el que se encuentra el ácido. La cantidad de ácido débil que se encuentra disociado a un pH determinado depende el punto isoeléctrico (o pK) de ese ácido. Cuando el pH del medio es igual al pK del ácido débil, la mitad del ácido se encuentra disociado. El pK de los AGV (± 4.8) es muy inferior al pH normal del rumen y, por lo tanto, la mayor proporción de AGV se encuentra en forma disociada. Esto tiene un efecto directo sobre la velocidad de absorción de los AGV: el estado disociado enlentece la absorción ya que en el epitelio ruminal estos AGV disociados tienen que asociarse con un hidrogenión primero para poder pasar a la sangre (fig. 12).

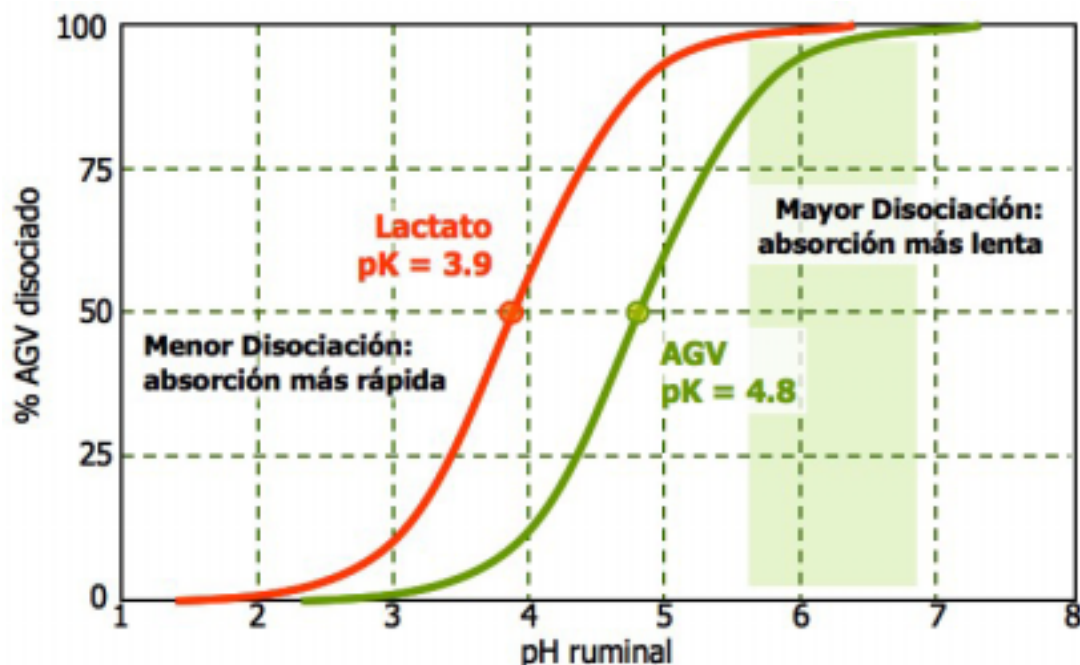


Figura 12: Curvas de titulación de los AGV y lactato (Adaptado de Oetzel, 2003).

El hidrogenión necesario para que el AGV se asocie en el epitelio ruminal proviene de la disociación del ácido carbónico. El ácido carbónico en el epitelio ruminal se forma a partir del dióxido de carbono y agua. El dióxido de carbono puede provenir tanto del rumen como de la sangre, ya que atraviesa pasivamente las membranas celulares. De la disociación del ácido carbónico se obtiene un hidrogenión para la asociación de los AGV, y lo que queda es una molécula de bicarbonato. Este bicarbonato es secretado hacia el rumen donde actúa como tampón (fig. 13). De aquí que tenemos el doble efecto de la absorción de los AGV sobre el pH ruminal. Gran parte del butirato que es absorbido por la pared del rumen se utiliza directamente como fuente de energía para el órgano. Lo que no es utilizado es metabolizado a β -hidroxi-butirato.

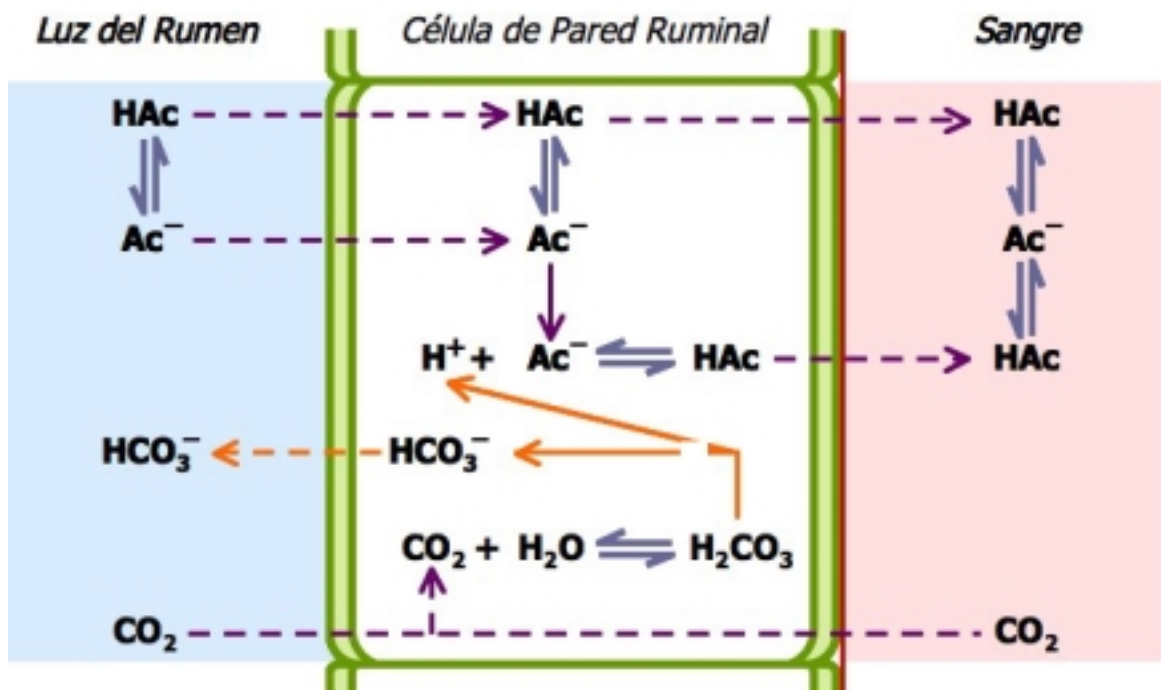


Figura 13: Mecanismo de absorción de los AGV por la pared del rumen (Adaptado de Church 1988).
 HAc = ácido asociado, Ac^- = ácido disociado.

PROTEINAS

Las bacterias del rumen pueden sintetizar sus propias proteínas (de alto valor biológico) a partir de proteínas de baja calidad que ingresen en la dieta, pudiéndose aprovechar esta proteína bacteriana más tarde en su paso por el abomaso y el intestino. Esta es una clara ventaja con respecto a los no rumiantes, y quizás la más importante desde el punto de vista de aprovechamiento de los nutrientes. Los fermentadores post-gástricos poseen también una cámara fermentativa (ciego y colon) con población microbiana capaz de fermentar los pro-

La fermentación de las proteínas de la dieta empieza por proteasas de origen microbiano. Estas proteasas son exoenzimas, ya que las proteínas vegetales no pueden entrar a los m.o., de la misma manera que la celulosa no lo puede hacer. Los péptidos resultantes de la acción de las proteasas entran a los m.o. donde son atacados por peptidasas. El m.o. utiliza los AA resultantes para su propio metabolismo. Los puede utilizar directamente para sintetizar sus proteínas o puede desaminar a los AA. Los AGV resultantes pueden ser utilizados como fuente energética o como esqueletos carbonados para la síntesis de otros AA (fig. 15).

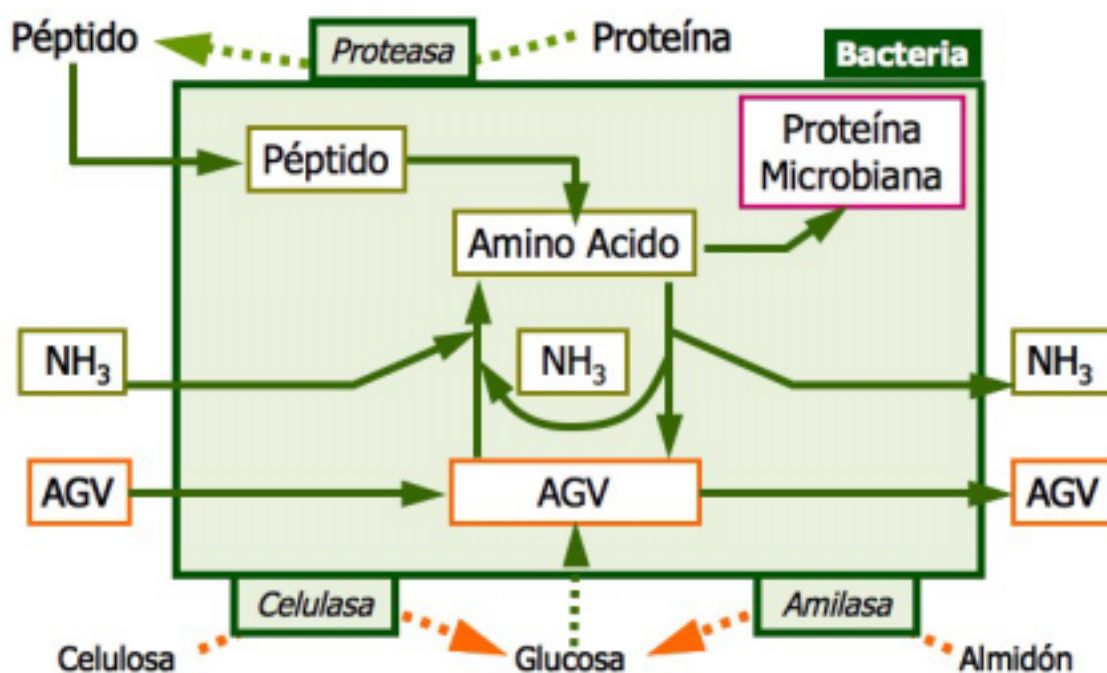


Figura 15: Esquema del metabolismo proteico de los m.o. y las distintas vías y destinos de los productos intermediarios (AGV y NH₃).

Asimismo, el m.o. también puede usar nitrógeno no proteico (NNP) de otra fuente para sintetizar AA. Una de las grandes ventajas del rumiante es que se le puede suministrar NNP, como la urea, con la dieta, siempre que los productos de degradación de la misma no excedan el límite de lo que puedan utilizar los microorganismos. La urea que ingresa al rumen es transformada en amoníaco por las bacterias y éste puede ser utilizado en la síntesis de AA. El uso eficiente del amoníaco generado va a estar determinado por la disponibilidad de esqueletos carbonados. Por eso se puede asociar la administración de urea con fuentes de carbohidratos de fácil digestión como es la melaza.

Si no hay aporte suficiente de esqueletos carbonados, el amoníaco se acumula en el rumen y es absorbido por las paredes del mismo. Este proceso de absorción es muy similar al de los AGV ya que el amoníaco debe estar en forma no ionizada (NH₃) para pasar de la pared del

rumen hacia la sangre. Sin embargo, la forma más abundante en el rumen es la forma ionizada NH_4^+ (ion amonio), porque el pK del amoníaco es 9.3, o sea, mucho mayor que el pH ruminal.

Ciclo de la urea

En condiciones normales siempre existe un escape de amoníaco desde el rumen hacia la sangre. El amoníaco llega al hígado por la Vena Porta y como es tóxico para el animal, en el hígado es transformado en urea. Este proceso es eficiente siempre y cuando la cantidad de amoníaco absorbida no sobrepase la capacidad del hígado de conjugarlo y transformarlo en urea. La urea sintetizada por el hígado pasa a la circulación general de la sangre por la Vena Hepática y por esta vía puede tener varios destinos. Puede ir a las paredes del rumen y ser excretado hacia el mismo donde puede ser aprovechado como NNP. Otra forma de llegar al rumen es por medio de las glándulas salivales. La urea es excretada con la saliva y pasa al rumen con el bolo alimenticio o de la rumia. Esta es otra gran diferencia que presenta la saliva de los rumiantes con la saliva de los otros animales. Esto constituye un verdadero reciclaje de nitrógeno, que hace que el rumiante tenga un metabolismo proteico eficiente en casos de bajos niveles de proteína en la dieta. Por otro lado, un rumiante alimentado con exceso de proteínas perderá gran parte del nitrógeno en forma de urea por la orina. El reciclaje del amoníaco a urea en el hígado se conoce como el 'Ciclo de la Urea' (fig. 16).

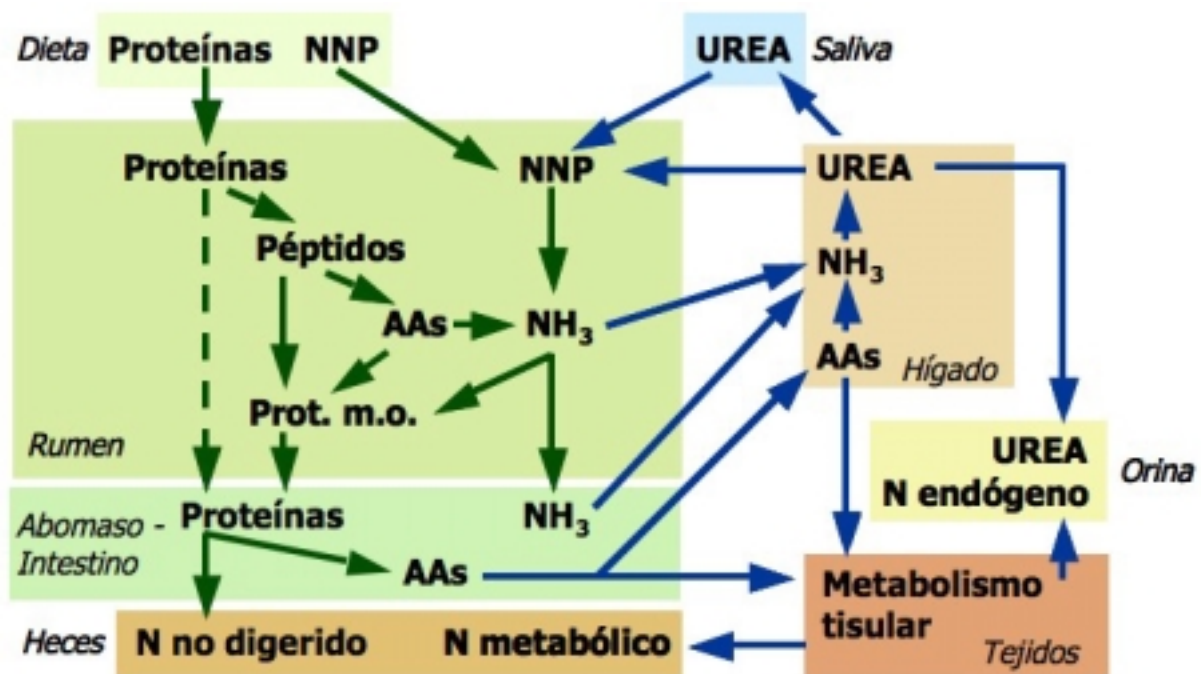


Figura 16: Esquema de la fermentación de las proteínas y los destinos de los amino ácidos y el amoníaco y del ciclo de la urea.

El nitrógeno reciclado solamente resulta útil para el rumiante cuando es incorporado en la proteína microbiana. La cantidad total de nitrógeno reciclado mediante la saliva puede llegar a 15 g/día en ovejas y a 60 g/día en vacunos. El nitrógeno reciclado hacia el rumen equivale al 10-15% del nitrógeno ingerido en dietas típicas.

Durante la fermentación de las proteínas se producen importantes factores de crecimiento para los microorganismos. Estos son los AGV ramificados derivados de los AA valina (Isobutirato, C4), leucina (Isovalerato, C5) e isoleucina (2-Metilbutirato, C5).

Aprovechamiento de las proteínas microbianas por el rumiante

A diferencia de lo que ocurre con la degradación de carbohidratos donde los productos finales (AGV) son absorbidos por las paredes del rumen, las proteínas que se forman quedan incorporadas en las bacterias ruminales, por lo que el rumiante obtiene sus AA de la degradación de la proteína microbiana. El proceso de digestión de las proteínas microbianas ocurre en el abomaso y el intestino delgado de manera similar a las proteínas de la dieta en los monogástricos. Los m.o. pasan al abomaso cuando mueren, o cuando son arrastrados por el agua (si no se encuentran adheridos a sus sustratos). En el abomaso son lisados por la lizoenzima C (resistente a la acción de la pepsina) y las proteínas son liberadas y son sujetas a la digestión enzimática propia del rumiante.

LIPIDOS

Lípidos en los vegetales

La grasa en la dieta aparece de muchas formas distintas y la forma suele ser muy importante tanto para la utilización de la grasa como por su impacto sobre los otros componentes de la ración. Podemos clasificar a los ácidos grasos (AG) por la longitud de su cadena que puede oscilar entre 1 y 30 carbonos (C1 – C30). Los AG de C1 a C6 son los AGV. Otra forma de clasificar los AG es de acuerdo a su grado de hidrogenación: pueden ser saturados, mono-insaturados o poli-insaturados. La insaturación se refiere a los dobles enlaces presentes entre carbonos. Estos dobles enlaces pueden presentarse en configuración *cis* o *trans* (isómero óptico). En los lípidos vegetales el isómero óptico prevalente es el *cis*. Los AG pueden aparecer como AG libres o esterificados formando glicéridos.

Acidos grasos en la dieta

Las hojas de las plantas forrajeras contienen del 3 al 15 % de su materia seca en forma de lípidos, algunos presentes como lípidos superficiales y otros como componentes de las células de las hojas, y especialmente de las membranas de los cloroplastos. La mayor parte de los lípidos de las hojas aparecen como componentes de las membranas celulares. Los lípidos predominantes en los tejidos vegetales son los fosfolípidos. Los glucolípidos y las clorofilas constituyen hasta un 40-50 y 20 % de los lípidos de la membrana, respectivamente. La tabla 3 muestra los AG presentes en la dieta de acuerdo al largo de la cadena y el grado de saturación.

Tabla 3: Ácidos grasos en la dieta

AG Saturados	20 a 35 %
Acido Palmítico	C16:0
Acido Esteárico	C18:0
AG Insaturados (son esenciales)	65 a 80 %
Acido Palmitoleico	C16:1
Acido Oleico	C18:1
Acido Linoleico	C18:2
Acido Linolénico	C18:3

La forma de la energía de almacenamiento influye sobre el tipo de lípidos que aparecen en las semillas. En las plantas que almacenan energía en las semillas principalmente en forma de carbohidratos (ejemplo maíz), los lípidos presentes serán predominantemente de naturaleza estructural (fosfolípidos y glucolípidos). Sin embargo, en las plantas que almacenan reservas de energía en forma de lípidos (semilla de soja), éstos se encuentran principalmente en forma de triglicéridos. Generalmente, las semillas oleaginosas contienen niveles elevados de AG insaturados con predominio del ácido linoleico. La tabla 4 muestra la composición en AG de algunos alimentos.

Tabla 4: Composición en ácidos grasos (%) de alimentos usados comúnmente (Adaptado de Church, 1988).

Acido graso	Heno de alfalfa	Pasto de gramíneas	Semilla de soja	Maíz en grano
Mirístico (14:1)	0.9	1.1	—	—
Palmítico (16:0)	33.9	15.9	12.4	14.3
Palmitoleico (16:1)	1.2	2.5	—	0.1
Esteárico (18:0)	3.8	2.0	3.7	1.9
Oleico (18:1)	3.0	3.4	25.4	39.0
Linoleico (18:2)	24.0	13.2	50.6	43.5
Linolénico (18:3)	31.0	61.3	7.9	1.1
Contenido total AG, % del Extracto Etéreo	40	57	90	65

Uso de lípidos en la dieta

Los excesos de lípidos en la dieta (más de un 8%) pueden tener un efecto negativo en la producción de leche y en el porcentaje de grasa en la misma, ya que los ácidos grasos libres en el rumen tienden a ligarse a partículas de alimentos y a microorganismos para evitar más fermentación, especialmente de carbohidratos fibrosos que son los precursores de la grasa en la leche. Por otro

lado, con pH ruminales poco ácidos (6.5) los ácidos grasos saturados tienden a formar jabones con el Ca y el Mg. Estos jabones no son absorbidos en el rumen por los que pasan como tales al abomaso. Este hecho se utiliza también comercialmente para proteger grasas. Se pueden realizar tratamientos industriales para aumentar la resistencia de los lípidos a la hidrólisis ruminal.

Metabolismo de los lípidos en el rumen

En el rumen los m.o. modifican rápida y ampliamente a los lípidos de la dieta y en condiciones normales muy poca grasa escapa sin alteración del rumen. Los m.o. producen la hidrólisis de los triglicéridos procedentes de la dieta en glicerol y ácidos grasos. El glicerol, por fermentación microbiana, da lugar principalmente a la formación de ácido propiónico (fig. 17). Los ácidos grasos de tipo insaturado, debido al ambiente fuertemente reductor del retículo-rumen, se hidrogenan y dan lugar a ácidos grasos saturados, que serán absorbidos. Por ello, aunque las grasas de la dieta contengan sustancias de tipo insaturadas, tanto la grasa corporal como la grasa de la leche en los rumiantes serán ricas en ácidos grasos saturados.

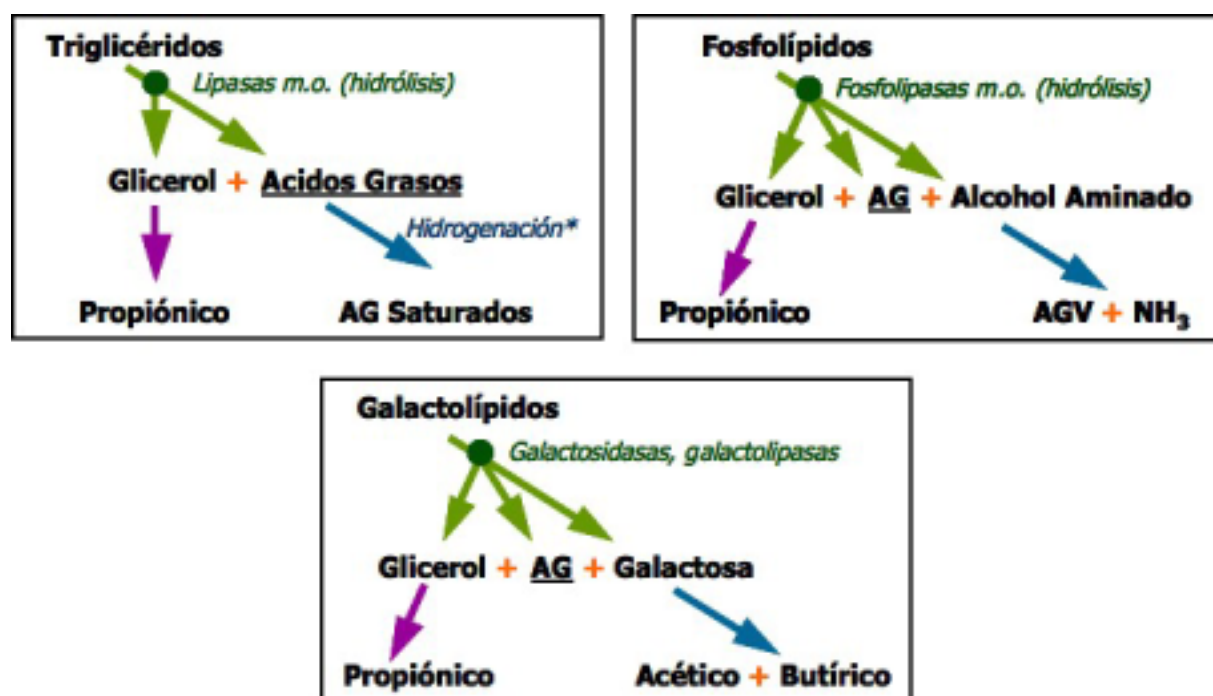


Figura 17: Metabolismo de los lípidos en el rumen: los distintos sustratos y sus productos finales.

En el rumen la mayoría de los lípidos (más del 95%) son hidrolizados por los microorganismos (hidrolasas bacterianas). El 70% de los triacilglicéridos se hidrolizan en la hora siguiente a su ingestión, separándose los enlaces entre el glicerol y los ácidos grasos y obteniéndose así glicerol y 3 ácidos grasos libres. De la hidrólisis de los galactolípidos se obtiene glicerol, 2 ácidos

grasos libres y galactosa y de la hidrólisis de los fosfolípidos se obtiene glicerol, 2 ácidos grasos libres y un alcohol aminado. El glicerol se fermenta rápidamente dando ácidos grasos volátiles (propiónico); la galactosa es transformada en ácido acético y butírico y los alcoholes aminados son metabolizados hasta amoníaco y AGV. A excepción de los ácidos grasos de cadena media y larga, los demás productos terminales son absorbidos por la propia pared ruminal. Los ácidos grasos pueden ser utilizados por las propias bacterias del rumen para formar fosfolípidos, necesarios para construir sus membranas celulares.

No todas las bacterias son capaces de realizar lipólisis, y los protozoarios pueden no presentar actividad lipolítica. La fracción de m.o. lipolíticos y que realizan la biohidrogenación es menor con dietas ricas en cereales, permitiendo un mayor escape de lípidos intactos del rumen.

Biohidrogenación

Las grasas corporales de los rumiantes son altamente saturadas a pesar de la importante presencia de grasas insaturadas en los vegetales. De esto se desprende que la modificación de las grasas es importante. Esto ocurre en el rumen a través de la biohidrogenación, y los m.o. son los responsables de este fenómeno. Este proceso es el resultado de la adición de hidrogeniones a los AG con doble enlaces (reemplazo de los dobles enlaces por átomos de hidrógeno). Para los m.o. es otra forma de eliminar los hidrogeniones que surgen del metabolismo (reciclado de co-factores). Es por este hecho, que aunque las grasas de la dieta sean insaturadas, tanto la grasa corporal como la de la leche en los rumiantes son ricas en ácidos grasos saturados.

La mayoría de los AG insaturados se modifican en el rumen, pero el proceso de saturación no suele ser completo y pueden aparecer diversos AG con algún doble enlace (fig. 18). En los vegetales los dobles enlaces generalmente se encuentran en configuración *cis*, mientras la acción de los m.o. los pasa a configuración *trans*, y además pueden cambiar la longitud de la cadena de carbonos y la posición de los dobles enlaces.

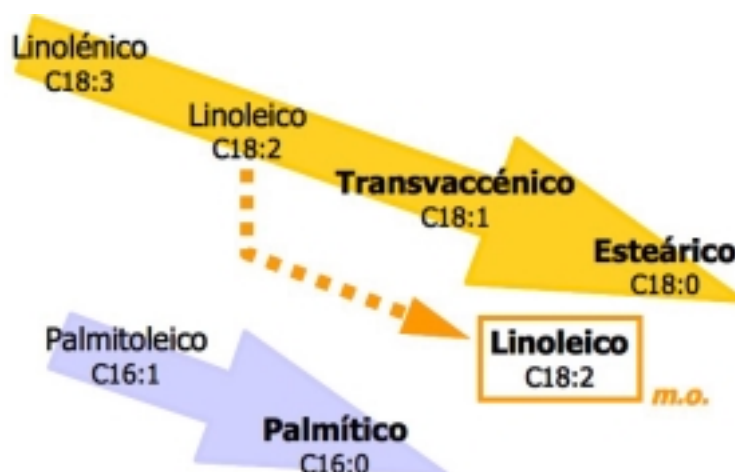


Figura 18: La biohidrogenación de los ácidos grasos insaturados presentes en los vegetales de la dieta. En negrita los AG que salen del rumen. El linoleico dentro de los m.o.

Síntesis bacteriana de AG

Además de modificar los AG de la dieta, los m.o. sintetizan una amplia gama de AG de cadena impar y de cadena ramificada (tabla 4). Los precursores para la síntesis de AG incluyen sustratos de cadena impar, de cadena par y de cadena ramificada. Los m.o. del rumen modifican también la longitud de la cadena de los ácidos tanto mediante α -oxidación como β -oxidación. El agregado de grasa en la dieta, especialmente de aceites, inhibe la síntesis *de novo* de AG por los microorganismos.

Tabla 4: Precursores para la síntesis microbiana de AG y los productos resultantes.

Precursores:	Productos:
Acético (C2)	Cadenas pares (C14, C16, y C18)
Acético (C2) + Propiónico (C3) o Valérico (C5)	Cadenas impares (C15 y C17)
nC2 + iso-C4 (AGV ramificado)	Cadenas ramificadas pares
nC2 + iso-C5 (AGV ramificado)	Cadenas ramificadas impares

Absorción de lípidos (AG de cadena corta)

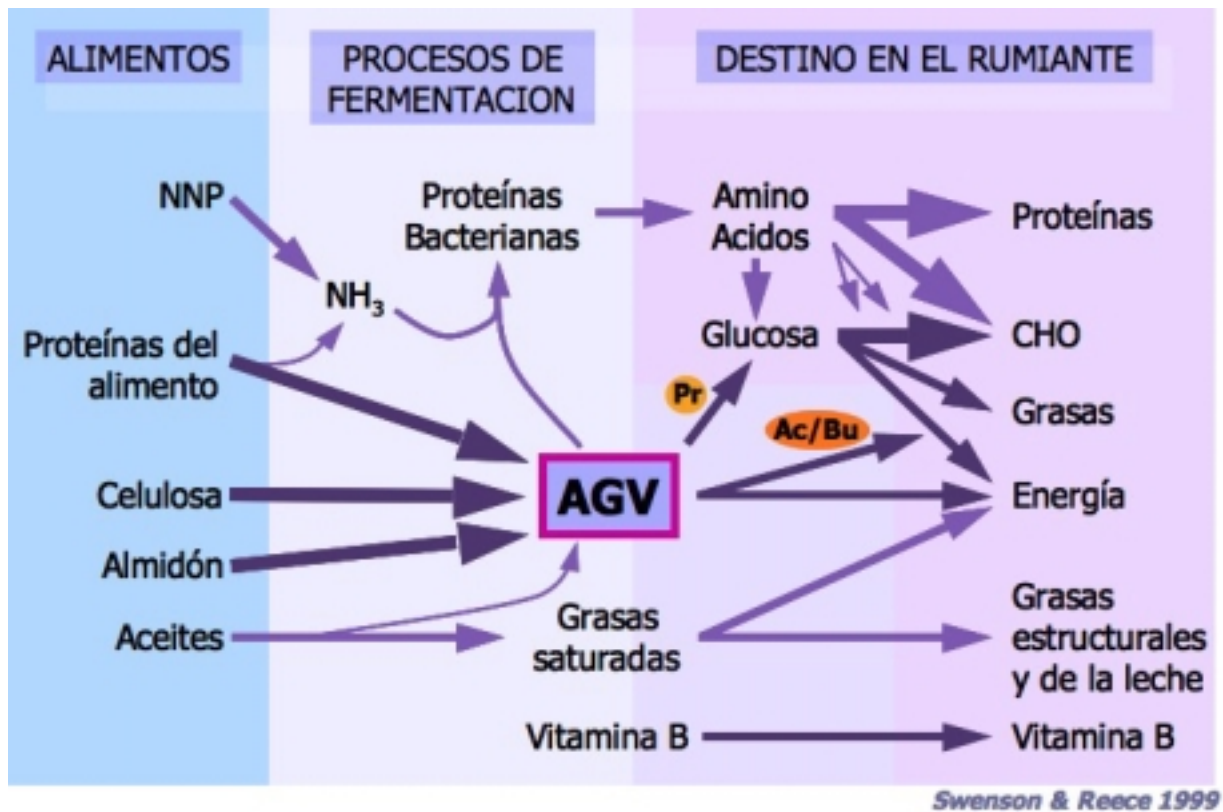
La mayoría de los productos finales de la degradación de lípidos en el rumen (AGV, amoníaco) se absorben por la propia pared ruminal. Otros ácidos grasos que no se absorben son utilizados por las bacterias para formar fosfolípidos de membrana. Los lípidos que no son degradados a compuestos tales que puedan ser absorbidos en el rumen, son en su mayoría ácidos grasos saturados (85 a 90%) principalmente palmítico y esteárico, ligados a partículas de alimento y a microorganismos. El resto de los lípidos que sale del rumen (10-15%) lo hace formando parte de las paredes celulares de los microorganismos (fosfolípidos microbianos). Estos lípidos son digeridos y absorbidos más tarde en el intestino.

VITAMINAS

Síntesis de vitaminas

Los rumiantes tienen la capacidad de sintetizar en el rumen vitaminas de grupo B y también vitamina K. Para la síntesis de vitamina B₁₂ se requiere cobalto en la dieta. Es más eficiente entonces darle cobalto a un rumiante que darle la propia vitamina.

Cuadro de resumen: Fermentación y Destinos



Bibliografía

- Church CD, 1988: El Rumiante, Fisiología digestiva y nutrición. Edición en lengua española 1993. Editorial Acribia, S.A..
- Cirio A, Tebot I, 1998: Fisiología Metabólica de los Rumiantes. Departamento de Fisiología, Facultad de Veterinaria, Montevideo. Bolsa del Libro.
- Cunningham JG, 2002: Textbook of Veterinary Physiology. Third Edition. WB Saunders Company.
- García Sacristán A, 1996: Fisiología Veterinaria. Primera Edición. Ed. McGraw-Hill – Interamericana.
- Swenson MJ y Reece WO, 1999: Fisiología de los Animales Domésticos de Dukes. Quinta Edición. Uteha Noriega Editores.
- Oetzel GR, 2003: Preconvention Seminar 7: Dairy Herd Problem Investigation Strategies. AMERICAN ASSOCIATION OF BOVINE PRACTITIONERS. 36th Annual Conference, September 15-17, 2003 - Columbus, OH.