

Las vitaminas hidrosolubles se absorben por simple difusión y mediante transportadores dependientes de sodio. La vitamina B<sub>6</sub> se absorbe por difusión pasiva, principalmente en el intestino delgado, estando la cantidad absorbida en relación con la cantidad presente en los productos de la digestión. En un capítulo anterior (pág. 87) se subrayó la importancia de una glucoproteína transportadora (factor intrínseco), para la absorción de la vitamina B<sub>12</sub>.

### Detoxicación en el tracto digestivo

Muchos de los componentes de los alimentos son potencialmente tóxicos para los animales que los consumen. Un ejemplo evidente son los contaminantes microbianos; las enzimas digestivas matan a la mayoría de las bacterias, pero ciertos microorganismos pueden provocar daños en el intestino, lo que permite a aquellas o a sus toxinas invadir los tejidos animales. Las proteínas extrañas, especialmente las que poseen actividad endocrina, podrían perjudicar al animal si se absorbieran, pero el intestino constituye una barrera eficaz que impide la absorción antes de ser hidrolizadas. Lo mismo ocurre con los ácidos nucleicos (cuya degradación es un asunto preocupante en la actualidad, ya que algunos alimentos destinados a los animales pueden obtenerse a partir de plantas modificadas genéticamente). Algunos de los componentes tóxicos de la hierba de los pastos son degradados en el rumen del ganado vacuno, ovino y caprino (ver pág. 432). Según se ha indicado, el organismo animal evita la captación excesiva de los elementos minerales hierro y calcio por absorción selectiva.

Algunas moléculas de mayor tamaño pueden sobrepasar la barrera presentada por el intestino, lo cual puede ser ventajoso en ciertos casos (ejemplos: la absorción de anticuerpos proteicos en los animales recién nacidos, y la absorción de los antibióticos administrados por vía oral), pero indeseable en otros (la absorción aparente de las proteínas llamadas priones, responsables de la encefalopatía espongiforme bovina: ver pág. 510).

## 8.2 Digestión microbiana en los rumiantes y otros herbívoros

Los alimentos consumidos por los rumiantes, forrajes y alimentos groseros fibrosos, están formados principalmente por polisacáridos con enlaces  $\beta$ -glucosídicos, como la celulosa, que no pueden ser destruidos por las enzimas digestivas de los mamíferos. Por consiguiente, los rumiantes han desarrollado un sistema digestivo especial que supone la fermentación microbiana de los alimentos antes de quedar expuestos a sus propias enzimas digestivas. En esta parte del Capítulo 8 se estudiarán las adaptaciones anatómicas y fisiológicas de los rumiantes, que facilitan la digestión microbiana, exponiéndose los aspectos bioquímicos de esta forma de digestión y sus consecuencias nutritivas. Los herbívoros no rumiantes, como el caballo, han adoptado sistemas de digestión microbiana diferentes a los de los rumiantes, y serán descritos brevemente.

### Anatomía y fisiología de la digestión en los rumiantes

El estómago de los rumiantes está formado por cuatro compartimientos (ver Fig. 8.1). En los animales lactantes, los dos primeros compartimientos, el rumen y el retículo, están poco desarrollados, de modo que la leche que llega al estómago, es canalizada mediante un pliegue tubular del retículo, llamado gotera esofágica o gotera reticular, hasta el tercero y cuarto compartimientos, omaso y abomaso. Una vez que los terneros o corderos empiezan a consumir alimentos sólidos, los dos primeros compartimientos (que suelen considerarse conjuntamente como retículo-rumen), aumentan considerablemente de tamaño, de manera que en los animales adultos, suponen el 85 por ciento de la capacidad total del estómago. En los animales adultos alimentados en condiciones normales, no funciona la gotera esofágica, y los alimentos y el agua llegan al retículo rumen. Sin embargo, el reflejo

del cierre de la gotera esofágica para formar un conducto, puede estimularse en los adultos, especialmente si se les permite beber mediante tetinas.

Los alimentos se mezclan con abundantes cantidades de saliva, en primer lugar, durante la ingestión, y posteriormente, durante la rumia. La cantidad normal de saliva producida al día, es del orden de 150 litros en el ganado vacuno y 10 litros en el ganado ovino. Por término medio, el contenido del rumen incluye 850-930 g de agua/kg, aunque suele encontrarse en dos fases: una inferior, líquida, en la que se encuentran en suspensión las partículas de menor tamaño de los alimentos, y otra superior, menos acuosa, en que se sitúan los productos sólidos más groseros. La degradación de los alimentos se realiza, en parte, por medios físicos y en parte, por medios químicos. El contenido del rumen, se mezcla continuamente gracias a las contracciones rítmicas de sus paredes; durante la rumia, los alimentos que se encuentran en el extremo anterior penetran en el esófago y son devueltos a la boca merced a una contracción antiperistáltica. La porción líquida es deglutida rápidamente, en tanto que la parte más grosera es masticada intensamente, antes de regresar al rumen. Probablemente, el principal factor que induce la rumia, es el estímulo táctil en el epitelio de la parte anterior del rumen; al consumir ciertas raciones, especialmente las que incluyen poca cantidad de alimentos groseros, o no los incluyen, el estímulo puede resultar insuficiente para provocar la rumia. El tiempo empleado en la rumia por los animales, depende del contenido en fibra de la ración. En el ganado vacuno en pastoreo, suele ser de unas 8 horas al día, aproximadamente el mismo tiempo que el invertido pastando. Cada bolo de alimento regurgitado es masticado 40-50 veces, de modo que la masticación es mucho más intensa que durante la ingestión.

El retículo-rumen proporciona un sistema de cultivo continuo para bacterias anaerobias, protozoos y hongos. Los alimentos y el agua llegan al rumen, donde aquellos son parcialmente fermentados, dando lugar, principalmente, a ácidos grasos volátiles, células microbianas, y los gases metano y dióxido de carbono. Los gases se eliminan por eructación, y los ácidos grasos volátiles se absorben, en su mayor parte, a través de la pared ruminal. Las células microbianas, pasan al abomaso e intestino delgado, acompañando a los componentes de los alimentos no degradados; allí, son digeridas por las enzimas segregadas por el animal hospedador, absorbiéndose los productos de la digestión. En el intestino grueso existe una segunda fase de digestión microbiana. Los ácidos grasos volátiles producidos en el intestino grueso también se absorben, pero las células microbianas se excretan (con los componentes no digeridos de los alimentos) en las heces.

Al igual que los demás sistemas de fermentación continua, el rumen precisa una serie de mecanismos homeostáticos. Los ácidos producidos durante la fermentación podrían, teóricamente, hacer descender el pH del líquido ruminal hasta 2,5-3,0; sin embargo, en condiciones normales, el pH se mantiene entre 5,5 y 6,5. Los fosfatos y bicarbonatos de la saliva actúan como tampones; además, la rápida absorción de los ácidos (así como el amoníaco, ver más adelante), facilitan el mantenimiento del pH. La presión osmótica del contenido ruminal se mantiene próxima a la de la sangre, merced al flujo de iones existente entre ambos. El oxígeno que ingresa con los alimentos se utiliza rápidamente, manteniéndose la anaerobiosis. Ante la falta de oxígeno, el carbono es el aceptor final de los iones hidrógeno y, por tanto, de la formación de metano. La temperatura del líquido ruminal se mantiene próxima a la del animal (38-42°C). Por último, los componentes no digeridos de los alimentos, acompañados de los nutrientes solubles y bacterias, abandonan el rumen a través del orificio retículo-omasal.

### Microorganismos del rumen

La población bacteriana en el contenido ruminal, es del orden de  $10^9$ - $10^{10}$  por ml. Se han identificado más de 200 especies, para cuya descripción, se remite al lector a la Bibliografía que figura al final de este capítulo. La mayoría, son anaerobias que no forman esporos. En la Tabla 8.3 figura una relación de las especies más importantes, indicando el sustrato que utilizan y los productos de la fermentación. La información se basa en el estudio de especies aisladas *in vitro*, por lo que no es totalmente aplicable a las condiciones *in vivo*. Por ejemplo, en la Tabla 8.3 se indica que el ácido succínico es un producto final importante, pero, en la práctica, se convierte en ácido propiónico por

otras bacterias como la *Selenomonas ruminantium* (Fig. 8.3, ver pág. 153); las interacciones entre microorganismos constituyen una característica importante de la fermentación en el rumen. Otro aspecto se refiere a que las acciones de una determinada especie de bacterias, puede variar de acuerdo con la cepa. La población total de bacterias, así como la población relativa de cada especie en particular, varía con la ración consumida por el animal; por ejemplo, las raciones ricas en alimentos concentrados dan lugar a recuentos totales elevados, estimulando la proliferación de lactobacilos.

Los protozoos se encuentran en menor cantidad ( $10^6$  por ml) que las bacterias; sin embargo, puesto que son de mayor tamaño, la masa total puede ser igual a la de aquellas. En el rumen se han identificado más de 100 especies. En los animales adultos, la mayoría de los protozoos son ciliados que pertenecen a dos familias. Los Isotrichidae, normalmente llamados holotricos, son ovoides, cubiertos de cilios; incluyen los géneros *Isotricha* y *Dasytricha*. Los Ophryoscolecidae u oligotricos, incluyen numerosas especies, cuyo tamaño, forma y aspecto son muy variables; incluyen los géneros *Entodinium*, *Diplodinium*, *Epidinium* y *Ophryoscolex*. Los oligotricos pueden ingerir partículas de los alimentos, pero no pueden utilizar la celulosa. La flora (bacterias) y fauna (protozoos) normales del rumen se establecen poco después del nacimiento, hacia las seis semanas de edad en los terneros.

Los hongos del rumen se han estudiado desde hace menos de 30 años, por lo que sus funciones en el ecosistema del rumen no se han determinado exactamente. Son anaerobios estrictos y su ciclo vital incluye una fase móvil (como zoosporos) y una fase vegetativa (esporangios). Durante la última fase, se fijan a partículas de alimentos por medio de los rizoides, que pueden atravesar las paredes celulares. Se han identificado diversas especies o estirpes, normalmente las que pertenecen al género *Neocallimastix*. Los hongos del rumen pueden utilizar la mayoría de los polisacáridos y muchos azúcares solubles; algunos de los carbohidratos no utilizados por dichos hongos son las pectinas, ácido poligalacturónico, arabinosa, fucosa, manosa y galactosa. La participación de los hongos del rumen en la fermentación de los alimentos todavía no ha sido cuantificada, aunque se sabe que son más numerosos (representando el 10 por ciento de la biomasa microbiana) cuando las raciones son ricas en fibra (es decir, las raciones que no estén formadas por cereales o hierba tierna de pastos).

Puede considerarse que los microorganismos del rumen actúan conjuntamente, a modo de un consorcio, para atacar y degradar los alimentos. Algunos, como los hongos, pueden invadir y colonizar los tejidos vegetales; otros prosiguen la tarea fermentando los fragmentos producidos por la invasión. En estudios detallados, incluyendo algunos en que se ha empleado la microscopía electrónica, se ha comprobado que el 75 por ciento de las bacterias del rumen están unidas a partículas de alimentos.

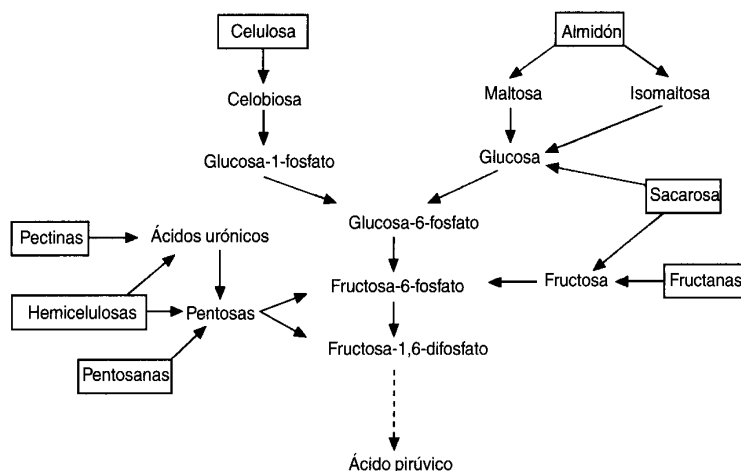
Puesto que la masa microbiana sintetizada en el rumen aporta, aproximadamente, el 20 por ciento de los nutrientes absorbidos por el animal hospedador, es importante conocer la composición de los microorganismos. La materia seca de las bacterias contiene, aproximadamente, 100 g de N/kg, de los cuales, el 80 por ciento se encuentra en forma de aminoácidos, y el 20 por ciento restante, en forma de ácidos nucleicos. Además, parte de los aminoácidos se encuentran en los peptidoglicanos de la membrana de la pared celular, y no son digeridos.

## Digestión de los carbohidratos

Las raciones de los rumiantes contienen cantidades abundantes de celulosa, hemicelulosas, almidones y carbohidratos hidrosolubles, en su mayor parte, en forma de fructanos. Por consiguiente, cada kg de hierba tierna de pastos, que suele ser el único alimento de los rumiantes, puede contener unos 400 g de celulosa y hemicelulosas, y 200 g de carbohidratos hidrosolubles. En la hierba madura, así como en los heno y pajas, la proporción de celulosa y hemicelulosas es mucho mayor, y la de carbohidratos hidrosolubles es mucho menor. Los carbohidratos con enlaces  $\beta$ - están asociados a la lignina, que puede representar 20-120 g/kg MS. Todos los carbohidratos, pero no la lignina, son atacados por los microorganismos del rumen; las principales especies bacterianas implicadas (ver Tabla 8.3) son *Fibrobacter succinogenes* y *Ruminococci*, considerándose que también los hongos realizan una función importante.

**Tabla 8.3** Bacterias típicas del rumen, sus fuentes de energía y productos de fermentación *in vitro*.

| Especies                         | Descripción                                             | Fuentes de energía más comunes | Productos de fermentación <sup>a</sup> |            |          |         |           | Fuentes de energía alternativas                                                                                  |
|----------------------------------|---------------------------------------------------------|--------------------------------|----------------------------------------|------------|----------|---------|-----------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                                  |                                                         |                                | Acético                                | Propiónico | Butírico | Láctico | Succínico | Fórmico                                                                                                          |
| <i>Fibrobacter succinogenes</i>  | Bastones Gram-negativos                                 | Celulosa                       | +                                      |            |          |         | +         | +                                                                                                                |
| <i>Ruminococcus flavefaciens</i> | Estreptococos catalasa negativos con colonias amarillas | Celulosa                       | +                                      |            |          |         | +         | +                                                                                                                |
| <i>Ruminococcus albus</i>        | Cocos simples o emparejados                             | Celobiosa                      | +                                      |            |          |         |           | +                                                                                                                |
| <i>Streptococcus bovis</i>       | Cocos en cadenas cortas, Gram-positivo; encapsulados    | Almidón                        |                                        |            |          | +       |           |                                                                                                                  |
| <i>Prevotella ruminicola</i>     | Gram-negativo, oval o en forma de bastón                | Glucosa                        | +                                      |            |          |         | +         | +                                                                                                                |
| <i>Megasphaera elsdenii</i>      | Cocos grandes, emparejados o en cadenas                 | Lactato                        | +                                      | +          | +        |         |           |                                                                                                                  |
| <i>Lachnospira multipara</i>     | Bastones curvos Gram-positivos                          | Pectinas                       | +                                      |            |          | +       |           |                                                                                                                  |
|                                  |                                                         |                                |                                        |            |          |         |           | Glucosa, (almidón)<br>Xilanos<br>Xilanos<br>Glucosa<br>Xilanos, almidón<br>Glucosa, glicerol<br>Glucosa fructosa |

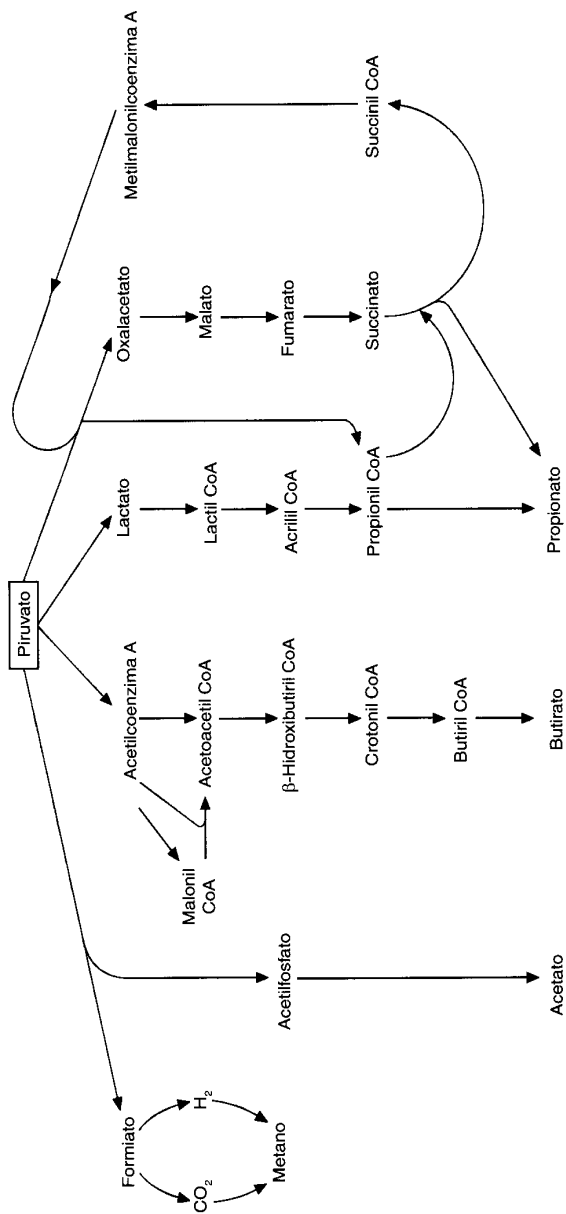


**Figura 8.2** Conversión de los carbohidratos en piruvato en el rumen.

La degradación de los carbohidratos en el rumen, puede dividirse en dos etapas, la primera de las cuales consiste en la digestión de los carbohidratos complejos hasta azúcares sencillos. Esta fase se lleva a cabo por enzimas microbianas extracelulares y, por tanto, es análoga a la digestión de los carbohidratos por los animales no rumiantes. La celulosa se degrada por una o varias  $\beta$ -1,3-glucosidasas hasta celobiosa que, seguidamente, es convertida en glucosa o, por la acción de una fosforilasa, en glucosa-1-fosfato. El almidón y las dextrinas son convertidas, en primer lugar, por la amilasa, en maltosa e isomaltosa y, seguidamente, por la maltasa, maltosa fosforilasa o 1,6-glucosidasa, en glucosa o glucosa-1-fosfato. Los fructanos son hidrolizados por enzimas que atacan los enlaces 2,1 y 2,6 para dar fructosa, que también puede producirse –además de glucosa– en la digestión de la sacarosa (ver Fig. 8.2).

Las pentosas constituyen el principal producto de la degradación de las hemicelulosas, que se realiza por enzimas que hidrolizan los enlaces  $\beta$ -1,4 para producir xilosa y ácidos urónicos. A continuación, estos últimos, son convertidos en xilosa. También se producen ácidos urónicos a partir de las pectinas que, en primer lugar, son hidrolizados hasta ácido péctico y metanol por la pectinesterasa. Seguidamente, el ácido péctico es atacado por poligalacturonidasas para producir ácidos galacturónicos que, a su vez, producen xilosa. Así mismo, la xilosa puede obtenerse por hidrólisis de los xilanos, que pueden constituir buena parte de la materia seca de la hierba.

Los azúcares sencillos producidos en la primera fase de la digestión de los hidratos de carbono en el rumen, raramente se detectan en el líquido ruminal, ya que son recogidos inmediatamente y metabolizados por los microorganismos. En esta segunda fase, las rutas seguidas son muy semejantes a las empleadas en el metabolismo de los carbohidratos en el propio animal, que se estudian en el Capítulo 10. No obstante, en la Figura 8.3, se representan las principales rutas metabólicas. El intermediario clave (es decir, el que enlaza las rutas expuestas en la Fig. 8.2 con las de la Fig. 8.3), es el piruvato, indicándose en la Figura 8.3 las rutas que unen al piruvato con los principales productos finales de la digestión de los carbohidratos en el rumen, que son los ácidos acético, propiónico y butírico, dióxido de carbono y metano. Además, pueden formarse ácidos grasos, generalmente en pequeñas cantidades, por desaminación de aminoácidos en el rumen; se trata de isobutírico, a partir de valina, valérico, a partir de prolina, 2-metilbutírico, a partir de isoleucina y 3-metilbutírico, a partir de leucina. En la Figura 8.3, puede observarse que el propionato se puede producir a partir del piruvato por varias rutas alternativas. La ruta a través del lactato y acrilato predomina cuando las raciones de los rumiantes incluyen una alta proporción de concentrados, en tanto que las rutas del succinato se siguen cuando las raciones están formadas principalmente por alimentos groseros fibrosos. Al utilizar raciones ricas en concentrados, el lactato producido en la primera ruta puede acumularse en el rumen y amenazar con la presentación de acidosis.

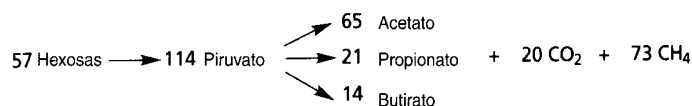


**Figura 8.3** Conversión del piruvato en ácidos grasos volátiles en el rumen.

**Tabla 8.4** Ácidos grasos volátiles (AGV) en el líquido del rumen del ganado vacuno y ovino alimentado con distintas raciones.

| Animal | Ración                                         | Total de AGV<br>(moles/litro) | AGV individuales<br>(proporciones molares) |            |          |       |
|--------|------------------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------------------|------------|----------|-------|
|        |                                                |                               | Acético                                    | Propiónico | Butírico | Otros |
| Ovino  | Pasto de ballico tierno                        | 107                           | 0,60                                       | 0,24       | 0,12     | 0,04  |
| Vacuno | Pasto de ballico maduro                        | 137                           | 0,64                                       | 0,22       | 0,11     | 0,03  |
| Vacuno | Ensilado de hierba                             | 108                           | 0,74                                       | 0,17       | 0,07     | 0,03  |
| Ovino  | Heno de alfalfa troceado                       | 113                           | 0,63                                       | 0,23       | 0,10     | 0,04  |
|        | Heno de alfalfa molido                         | 105                           | 0,65                                       | 0,19       | 0,11     | 0,05  |
| Vacuno | Heno en forma larga, (0,4) concentrados, (0,6) | 96                            | 0,61                                       | 0,18       | 0,13     | 0,08  |
|        | Heno granulado, (0,4) concentrados, (0,6)      | 140                           | 0,50                                       | 0,30       | 0,11     | 0,09  |
| Ovino  | Heno: concentrado 1:0                          | 97                            | 0,66                                       | 0,22       | 0,09     | 0,03  |
|        | 0,8:0,2                                        | 80                            | 0,61                                       | 0,25       | 0,11     | 0,03  |
|        | 0,6:0,4                                        | 87                            | 0,61                                       | 0,23       | 0,13     | 0,02  |
|        | 0,4:0,6                                        | 76                            | 0,52                                       | 0,34       | 0,12     | 0,03  |
|        | 0,2:0,8                                        | 70                            | 0,40                                       | 0,40       | 0,15     | 0,05  |
| Vacuno | Cebada (sin protozoos ciliados en el rumen)    | 146                           | 0,48                                       | 0,28       | 0,14     | 0,10  |
| Vacuno | Cebada (con protozoos ciliados en el rumen)    | 105                           | 0,62                                       | 0,14       | 0,18     | 0,06  |

La ecuación general para la fermentación ruminal de las hexosas es:



Por tanto, las proporciones molares de los tres ácidos grasos volátiles (AGV) obtenidos de las hexosas son acetato 0,65, propionato 0,21 y butirato 0,14.

En la Tabla 8.4, se exponen algunos ejemplos de las concentraciones y proporciones reales de AGV en el rumen. Son diferentes de las proporciones indicadas anteriormente, debido a que en el rumen fermentan otros carbohidratos además de las hexosas (así como aminoácidos). Generalmente, se admite que las concentraciones relativas de los AGV representan a los ritmos relativos de producción (que son más difíciles de medir: ver el Recuadro 8.2), aunque puede resultar erróneo si los ácidos grasos en particular se absorben a distinto ritmo. Su concentración total varía ampliamente de acuerdo con las raciones de los animales y el tiempo transcurrido desde la última comida, pero normalmente se sitúa en el intervalo de 70-150 mmol/l (equivalente, aproximadamente, a 5-10 g/l). También

### Recuadro 8.2

#### Determinación de la producción de ácidos grasos volátiles (AGV)

El ritmo de producción de AGV en el rumen puede determinarse mediante la introducción en el rumen a través de una cánula, de ácidos marcados con isótopos, y registrando su dilución por los AGV formados de nuevo en el rumen. Si se introduce sólo un AGV, la producción de los otros puede estimarse a partir de sus proporciones relativas en el líquido ruminal. No obstante, la introducción de los tres ácidos principales proporciona estimaciones más reales ya que se tienen en cuenta las diferencias entre ellos en los ritmos de producción y absorción.

varían las proporciones relativas de los distintos ácidos. Los forrajes fibrosos maduros originan mezclas de AGV que contienen una elevada proporción (cerca del 70 por ciento) de ácido acético. Los forrajes menos maduros tienden a producir cantidades algo menores de ácido acético y mayores de ácido propiónico. La suplementación de los forrajes con concentrados, también hace aumentar la proporción de ácido propiónico a expensas del ácido acético, siendo especialmente apreciable este efecto con las raciones que incluyen gran cantidad (0,6) de concentrados. Con las raciones exclusivamente de concentrados, la proporción de propiónico puede incluso superar a la del acético. No obstante, incluso con este tipo de raciones, el acético predomina si sobreviven en el rumen los protozoos ciliados. La molienda y el granulado de los forrajes tienen poco efecto sobre las proporciones de AGV si las raciones están compuestas solo por forrajes, pero se produce un cambio del acético al propiónico si la ración incluye también concentrados. Así mismo, en la Tabla 8.4 se observa que la proporción de ácido butírico se ve menos afectada por la ración que las de los ácidos de cadena más corta.

La cantidad total de ácidos producidos, puede ser del orden de los 4 kg al día, en la vaca. Gran parte de los ácidos producidos se absorbe directamente en el rumen, retículo y omaso, aunque cierta cantidad puede pasar por el abomaso y absorberse en el intestino delgado. Además, algunos productos de la digestión de los carbohidratos en el rumen, son utilizados por los microorganismos para formar sus propios polisacáridos celulares, por lo que las cantidades que llegan al intestino delgado pueden ser escasas y tener poca importancia.

El ritmo de producción de gases en el rumen es muy rápido inmediatamente después de las comidas, pudiendo superar los 30 litros/hora en la vaca. La composición normal de los gases ruminales es la siguiente: dióxido de carbono, 40 por ciento; metano, 30-40 por ciento; hidrógeno, 5 por ciento, además de pequeñas y variables cantidades de oxígeno y nitrógeno (procedentes del aire ingerido). El dióxido de carbono se origina, en parte, como subproducto de la fermentación y, en parte, como resultado de la reacción de los ácidos orgánicos con el bicarbonato existente en la saliva. La reacción básica por la que se forma el metano es la reducción del dióxido de carbono por hidrógeno, parte del cual, procede del ácido fórmico. Sin embargo, la metanogénesis es un proceso complicado en que intervienen el ácido fólico y la vitamina B<sub>12</sub>. Por cada 100 g de carbohidratos digeridos, se forman, aproximadamente, 4,5 g de metano; los rumiantes pierden cerca del 7 por ciento de la energía de los alimentos, en forma de metano (ver el Capítulo 11).

La mayor parte de los gases producidos, se pierden por el eructo; la acumulación de gases determina el trastorno llamado timpanismo, en el que la distensión del rumen puede ser tan grande, como para dar lugar al colapso y la muerte del animal. El timpanismo suele presentarse en las vacas lecheras mantenidas en pastos tiernos, con abundancia de trébol, debiéndose más que a la excesiva producción de gases, a la imposibilidad de los animales para eructar. Es frecuente que los gases queden atrapados en la espuma formada en el rumen por la existencia de ciertas sustancias en el trébol. Así mismo, es posible que el reflejo que controla el eructo, quede inhibido por alguna sustancia fisiológicamente activa, existente en los alimentos o formada durante la fermentación. El timpanismo es un problema grave en los pastos ricos en trébol de Nueva Zelanda, donde se previene administrando a las vacas agentes antiespumantes como los aceites vegetales, o aplicándolos en forma de aerosoles en los pastos. Otra forma del timpanismo, es el denominado «timpanismo de los cebaderos», que se presenta en el ganado vacuno en cebo intensivo, al consumir raciones con abundancia de concentrados y escasez de alimentos groseros. En el Capítulo 25 se estudian los agentes preventivos del timpanismo.

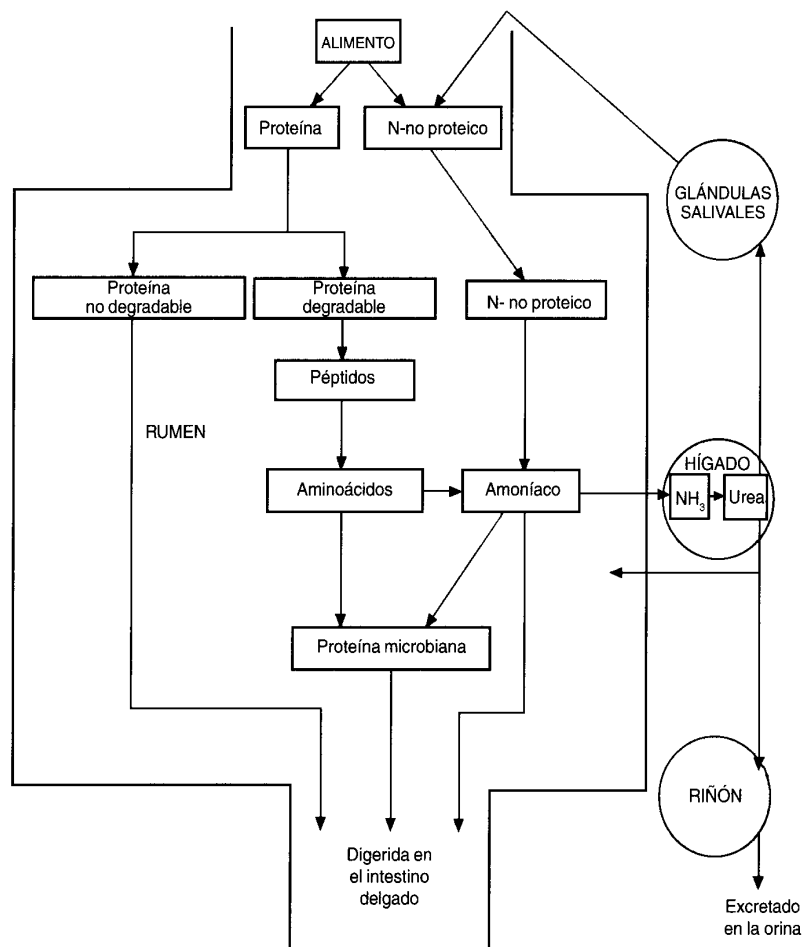
La magnitud de la digestión de la celulosa en el rumen, depende, fundamentalmente, del grado de lignificación de los productos vegetales. La lignina, así como la sustancia relacionada cutina, son resistentes al ataque por las bacterias anaerobias debido, probablemente, a su bajo contenido en oxígeno y su estructura condensada (lo que impide la hidrólisis). La lignina parece impedir la degradación de la celulosa, a la que se encuentra asociada. De esta forma, en la hierba tierna que contiene sólo 50 g de lignina/kg MS, puede digerirse el 80 por ciento de la celulosa, en tanto que en los productos herbáceos más maduros, con 100 g de lignina/kg, la cantidad de celulosa digerida puede ser inferior al 60 por ciento. Las raciones de los rumiantes formuladas a base de cereales, pueden contener hasta

500 g/kg de almidones (y azúcares), de los cuales, pueden fermentar en el rumen más del 90 por ciento, y los restantes en el intestino delgado. Dicha fermentación es rápida, de manera que el descenso que determina en el pH del líquido ruminal inhibe a los microorganismos que fermentan la celulosa, con lo que se reduce la degradación de la celulosa.

Indudablemente, el proceso más importante que tiene lugar en el rumen es la degradación de la celulosa y demás polisacáridos resistentes. Además del aporte energético para los rumiantes, el proceso permite que los nutrientes que escaparían a la digestión, queden expuestos a la actividad enzimática. Aunque el factor principal de la degradación es la existencia de los microorganismos del rumen, existen otros factores importantes. El gran tamaño del rumen (cuyo contenido puede suponer el 10-20 por ciento del peso vivo de los rumiantes) permite la acumulación de los alimentos, proporcionando el tiempo necesario para la degradación de la celulosa, que es un proceso lento. Por otra parte, los movimientos del retículo-rumen y la rumia, participan en la trituration de los alimentos, exponiéndolos al ataque de los microorganismos.

### Digestión de las proteínas

En la Figura 8.4, se representa esquemáticamente la digestión de las proteínas en el rumen. Las proteínas de los alimentos son hidrolizadas por los microorganismos del rumen hasta péptidos y



**Figura 8.4** Digestión y metabolismo de los compuestos nitrogenados en el rumen.

aminoácidos, algunos de los cuales pueden degradarse hasta ácidos orgánicos, amoníaco y dióxido de carbono. Un ejemplo de la desaminación de aminoácidos lo constituye la valina que, según se indicó, se convierte en ácido isobutírico. Por tanto, los ácidos grasos de cadena ramificada que se encuentran en el líquido ruminal, proceden de aminoácidos. Los principales microorganismos poroteolíticos son las especies *Prevotella ruminicola*, *Peptostreptococci* especies y los protozoos. El amoníaco producido, así como algunos péptidos sencillos y aminoácidos libres, son utilizados por los microorganismos del rumen para sintetizar proteína microbiana. Parte de la proteína microbiana es degradada en el rumen y su nitrógeno reciclado (es decir, captado por los microorganismos). Cuando los microorganismos atraviesan el abomaso y el intestino delgado, sus proteínas celulares son digeridas y absorbidas. Un aspecto importante de la síntesis de proteína microbiana se refiere al hecho de que las bacterias pueden sintetizar todos los aminoácidos, esenciales y no esenciales, de modo que el animal hospedador obtiene estos últimos, independientemente de su presencia en la ración.

La magnitud de la degradación de la proteína de la ración hasta amoníaco en el rumen, y al contrario, el grado en que escapa a la degradación en el rumen, para ser digerida posteriormente en el intestino delgado, se estudiará en capítulos posteriores (10 y 13). En este lugar, es suficiente con señalar que, al emplear los distintos tipos de raciones, la mayor parte (en ocasiones, la totalidad) de la proteína que llega al intestino delgado, es proteína microbiana, cuya composición es relativamente constante. La parte restante, corresponde a la proteína no degradada de los alimentos, cuya composición en aminoácidos varía de acuerdo con la naturaleza de la ración.

El amoníaco del líquido ruminal, es el intermediario clave en la degradación microbiana y la síntesis de proteína. Si la ración es deficiente en proteína, o si la proteína es resistente a la degradación, la concentración de amoníaco en el rumen es baja (aproximadamente, 50 mg/l), y el crecimiento de los microorganismos del rumen, lento; como consecuencia, la degradación de los carbohidratos se retrasa. Por el contrario, si la degradación de la proteína es más rápida que la síntesis, se acumula amoníaco en el líquido ruminal, superándose la concentración óptima. Al darse esta situación, el amoníaco pasa a sangre, llega al hígado y se convierte en urea (ver Fig. 8.4). Parte de esta urea puede regresar al rumen con la saliva o, directamente, a través de la pared ruminal, pero la mayor parte se excreta en la orina y, por tanto, se pierde.

Las estimaciones de la concentración óptima de amoníaco en el líquido ruminal son muy variables, oscilando entre 85 y 300 mg/litro. Es posible que, en lugar de expresar el óptimo en forma de contenido en el líquido ruminal, fuera más práctico relacionar el amoníaco con la materia orgánica fermentable ya que, está bien comprobado que, por cada kg de materia orgánica fermentada, las bacterias del rumen retienen una cantidad casi constante de N como proteína y ácidos nucleicos (ver más adelante).

Si los alimentos aportan poca cantidad de proteína, y la cantidad de amoníaco en el rumen es baja, la cantidad de nitrógeno que regresa al rumen como urea de la sangre (ver Fig. 8.4) puede ser mayor que la absorbida en forma de amoníaco en el rumen. Esta ganancia neta en el nitrógeno «reciclado» se convierte en proteína microbiana, lo que determina que la cantidad de proteína que llega al intestino puede ser mayor que la ingerida con los alimentos. De este modo, reciclándolo al rumen, los rumiantes pueden retener un nitrógeno que, de no ser así, se excretaría en la orina.

Aunque, básicamente, la digestión consiste en la degradación de moléculas complejas hasta sustancias más sencillas, un aspecto clave del proceso digestivo en los rumiantes es la producción de células microbianas y, por tanto, la síntesis de proteína microbiana. Si por cualquier causa, la síntesis resulta poco eficiente, la proteína de los alimentos se perderá y el animal hospedador se enfrentará, como consecuencia, a una mezcla de nutrientes desequilibrados respecto a la proteína. En la práctica, los microorganismos del rumen sintetizan proteína en relación con las cantidades de nutrientes que fermentan. Respecto a la mayoría de los alimentos, por cada kilogramo de materia orgánica digerida en el rumen se producen, aproximadamente, 200 g de proteína microbiana. Algunos alimentos cuya fermentación es rápida, como los forrajes tiernos ricos en carbohidratos solubles, dan lugar a la producción de más cantidad de proteína microbiana (hasta 260 g/kg de materia orgánica digerida). Por el contrario, los alimentos que contienen cantidades relativamente altas de nutrientes digestibles que no

fermentan en el rumen, determinan una menor producción de proteína microbiana (aproximadamente, 130 g/kg de materia orgánica digerida). Dentro de este grupo se encuentran los alimentos ricos en grasa, aunque no suelen administrarse a los rumiantes. No obstante, los ensilados contienen nutrientes que ya han sido fermentados o parcialmente fermentados; uno de los principales productos de la fermentación de los ensilados es el ácido láctico (ver el Capítulo 20); aunque dicho ácido puede metabolizarse en el rumen, la producción de proteína microbiana por unidad de materia orgánica digerida es menor con los ensilados que con otros alimentos.

Por consiguiente, los microorganismos del rumen tienen un efecto «nivelador» sobre el aporte de proteína al animal; suplementan, cualitativa y cuantitativamente, las proteínas de los alimentos groseros de mala calidad, aunque el efecto es negativo con los concentrados proteicos. En la actualidad, para aprovechar la capacidad de síntesis de las bacterias del rumen, la práctica habitual consiste en suplementar con urea las raciones de los rumiantes (ver más adelante). Un avance reciente (que se estudia en la pág. 163) consiste en la protección de las proteínas de buena calidad para evitar la degradación en el rumen.

### **Utilización de los compuestos nitrogenados no proteicos por los rumiantes**

El pool de amoníaco del rumen no se debe, exclusivamente, a la degradación de la proteína de la ración. Aproximadamente, el 30 por ciento del nitrógeno de los alimentos consumidos por los rumiantes, se encuentra en forma de compuestos orgánicos sencillos como aminoácidos, amidas y aminas (ver el Capítulo 4), o compuestos inorgánicos, como los nitratos. La mayoría de ellos, se degradan rápidamente en el rumen, entrando el nitrógeno en el pool de amoníaco. En la práctica, es posible aprovechar la capacidad de los microorganismos del rumen para convertir los compuestos nitrogenados no proteicos en proteína, incluyendo dichos productos en la ración. El producto más utilizado es la urea, aunque pueden emplearse diversos derivados de la misma o, incluso, sales amoniacales.

Al llegar al rumen, la urea se hidroliza rápidamente con formación de amoníaco por la ureasa bacteriana, de modo que el nivel de amoníaco en el rumen puede aumentar considerablemente. Para que este amoníaco se incorpore eficientemente a la proteína microbiana, deben cumplirse dos condiciones. En primer lugar, la concentración inicial de amoníaco, debe ser inferior a la óptima (de lo contrario, el exceso de amoníaco se absorbería y perdería, según se explicó anteriormente) y, en segundo lugar, los microorganismos deben disponer para la síntesis proteica, de alguna fuente energética fácilmente utilizable. Para cumplir estas condiciones, la práctica habitual consiste en mezclar la urea con otros alimentos (para prolongar el período de tiempo de ingestión y desaminación). Dichos alimentos, deben aportar poca cantidad de proteína degradable en el rumen, y gran cantidad de carbohidratos fácilmente fermentables.

Es muy importante evitar el consumo accidental de grandes cantidades de urea, ya que la subsiguiente rápida absorción de amoníaco en el rumen, puede superar la capacidad del hígado para reconvertirlo en urea, lo que determina un aumento en el contenido de amoníaco en la sangre periférica, hasta llegar a niveles tóxicos.

Para retrasar la liberación de amoníaco, se han empleado derivados de la urea. El biuret se hidroliza más lentamente que la urea, pero requiere un período de adaptación de los microorganismos del rumen, de varias semanas. Sin embargo, ni el biuret, ni la diurea isobutilideno (IBDU), ni los compuestos almidón-urea, han demostrado de forma constante, ser superiores a la propia urea.

Otro compuesto nitrogenado no proteico que pueden utilizar las bacterias ruminales y, por tanto, los rumiantes, es el ácido úrico. Se encuentra en gran cantidad en las excretas de las gallinas, que suelen desecarse para ser incluidas en las raciones de los rumiantes, aunque en algunos países el empleo de excretas como alimento está limitado o prohibido.

La importancia práctica de estos compuestos nitrogenados no proteicos, como fuente potencial de proteína, se estudia en el Capítulo 24.

## Digestión de los lípidos

Los triacilglicérolos existentes en los alimentos consumidos por los rumiantes, contienen gran cantidad de restos de los ácidos grasos poliinsaturados de 18 átomos de carbono, linoleico y linolénico. Estos triacilglicérolos, se hidrolizan en alto grado en el rumen por las lipasas bacterianas, al igual que los fosfolípidos. Una vez liberados de la combinación éster, los ácidos grasos insaturados son hidrogenados por las bacterias, dando lugar, primeramente, a un ácido monoenoico y, finalmente, a ácido esteárico. Tanto el ácido linoleico como el linolénico presentan dobles enlaces todo *cis*, pero antes de ser hidrogenados, un doble enlace de cada uno, se convierte en la configuración *trans*; por tanto, en el líquido ruminal pueden encontrarse ácidos de configuración *trans*. Además, los microorganismos del rumen sintetizan grandes cantidades de lípidos que contienen ciertos ácidos grasos raros (como los que contienen cadenas laterales ramificadas), que pueden aparecer en la leche y la grasa corporal de los rumiantes.

La capacidad de los microorganismos del rumen para digerir los lípidos es muy limitada. El contenido en lípidos de las raciones de los rumiantes suele ser bajo (es decir, inferior a 50 g/kg); si la cantidad supera los 100 g/kg, la actividad de los microorganismos del rumen se reduce: la fermentación de la fibra es más lenta, y la ingestión de alimentos es menor. Los ácidos grasos saturados afectan menos a la fermentación ruminal que los insaturados. Las sales cálcicas de los ácidos grasos afectan poco a la fermentación ruminal, por lo que se utilizan como suplementos de grasa en las raciones de los rumiantes.

Al contrario que los ácidos grasos de cadena corta, los ácidos de cadena larga, no se absorben directamente en el rumen. Al llegar al intestino delgado, suelen encontrarse libres y saturados, pero algunos –correspondientes a los lípidos bacterianos– están esterificados. Los monoacilglicérols, que realizan funciones importantes en la formación de micelas mixtas en los animales no rumiantes, están sustituidos por lisofosfatidilcolina en los rumiantes.

Según se indicó anteriormente (pág. 30), es posible modificar la composición en ácidos grasos de la grasa corporal de los animales no rumiantes, cambiando la composición de las grasas de la ración. En los rumiantes no suele ser este el caso, ya que el ácido graso predominante en los depósitos de grasa es el ácido esteárico, resultante de la hidrogenación en el rumen. No obstante, es posible tratar los lípidos de la ración de tal modo que estén protegidos del ataque en el rumen, pero sigan siendo susceptibles a la hidrólisis enzimática y la absorción en el intestino delgado. Si dichos lípidos contienen ácidos insaturados, modifican la composición de la grasa corporal (y de la leche).

## Síntesis de vitaminas

Ya se ha indicado (ver el Capítulo 5), que los microorganismos del rumen sintetizan todas las vitaminas del complejo B y la vitamina K. En los rumiantes que reciben raciones con un buen contenido en vitaminas del complejo B, la síntesis es relativamente pequeña, aumentando al disminuir la cantidad aportada en la ración. Por tanto, los rumiantes adultos son independientes del aporte de estas vitaminas en la ración, si bien, debe recordarse que la síntesis adecuada de la vitamina B<sub>12</sub>, sólo se lleva a cabo si la ración aporta suficiente cantidad de cobalto.

## Dinámica de la digestión en los rumiantes

Los alimentos llegan al rumen en forma de partículas de distintas formas y tamaños que, inicialmente, quedan en suspensión en la fase líquida. Los componentes solubles de dichas partículas (como los azúcares), se disuelven rápidamente y pueden ser degradadas fácilmente por los microorganismos del rumen. Los componentes insolubles son colonizados por los microbios y degradados lentamente. Además de esas dos fracciones, existe un tercer componente representado por las paredes celulares, tan incrustadas de lignina o sílice como para no poder ser degradadas en el rumen. La dinámica del rumen debe ser tal que el material potencialmente degradable se retenga el tiempo suficiente para ser