

LOS ÁCIDOS GRASOS VOLATILES, FUENTE DE ENERGÍA EN LOS RUMIANTES

M.V.Z. M.S. EGLANTINA ZAVALA DE LUCIO

*Departamento de Nutrición y Bioquímica
Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia
Universidad Nacional Autónoma de México*

I. Introducción	22
	3
II. Medio ambiente ruminal	224
III. Población microbiana	225
IV. Productos que dan origen a los ácidos grasos volátiles	226
V. Producción de ácido acético	228
VI. Producción de ácido propiónico	229
VII. Producción de ácido butírico	229
VIII. Factores que afectan la producción de ácidos grasos volátiles	229
IX. Absorción de los ácidos grasos volátiles	232
X. Utilización de los ácidos grasos volátiles	233
Referencias	236

I. Introducción

En la actualidad, la producción de carne, leche y huevo para el consumo humano se ve limitada debido a que los animales a partir de los cuales se obtienen estos productos, compiten en mayor o menor grado con el hombre por los alimentos, especialmente los cereales.

De acuerdo con un estudio realizado por Reid en 1969 (1), en el que se calculó el consumo de alimento para cada especie considerando para ello la alimentación durante el crecimiento y la etapa de producción, la obtención de una tonelada de cerdo en canal requiere 6.36 toneladas de alimento; la tonelada de carne de pollo, 4.81 toneladas y la de huevos, 4.04. Si esto lo comparamos con 3.5 toneladas de concentrado proteico necesarias para producir una tonelada de carne de res en canal, o 0.4 toneladas para obtener una de leche, encontramos una relación mucho más estrecha entre alimento consumido y producción en los bovinos que en otras especies.

Esto se debe a que los nutrientes que el bovino necesita para su mantenimiento y reproducción pueden ser obtenidos a partir de forrajes o alimentos que el hombre no consume, pero que el bovino puede utilizar, gracias a los procesos digestivos que se efectúan en el rumen por acción de bacterias y protozoarios, en los cuales el producto final son los ácidos grasos volátiles.

Estos ácidos son compuestos de cadena carbonada corta, que se producen durante la degradación fermentativa de los alimentos en el rumen y que pueden ser convertidos en glucosa, ácidos aminados o ácidos grasos por las bacterias ruminales o por las células del animal.

Generalmente se consideran como ácidos grasos volátiles el ácido fórmico, el acético, el propiónico, el butírico, el isobutírico, el 2-metil butírico, el valérico, el isovalérico, el caproico y el caprílico. Los ácidos acético, propiónico y butírico son los que se producen en mayor cantidad durante la fermentación de los alimentos en el rumen; los que aparecen en menor cantidad son el caproico y el caprílico.

Estos compuestos son producidos por acción de enzimas intra y extracelulares de bacterias y protozoarios que habitan el rumen.

II. Medio ambiente ruminal

El rumen ofrece un medio adecuado para el crecimiento bacteriano, ya que el pH varía generalmente entre 5.5 y 7.0 y la temperatura de 39°-40° C., es muy cercana a la óptima para la mayoría de los sistemas enzimáticos. El alimento llega hasta el rumen en una forma más o menos constante y es mezclado por las contracciones de las paredes ruminales, lo que permite que los microorganismos entren en contacto con alimentos recién ingeridos o regurgitados y vueltos a masticar y humedecer. La reinsalivación de los alimentos

durante la rumia, en combinación con el agua que llega al rumen, y las secreciones del mismo, proveen una humedad relativa favorable para muchos microorganismos. Además, los productos finales de las reacciones fermentativas son eliminados del medio, ya sea por absorción a través de la mucosa del retículo-rumen, o bien por el paso hacia los siguientes compartimentos, evitando de esta manera la saturación del medio y la consecuente inhibición del crecimiento bacteriano. Por lo tanto, se favorece el crecimiento de la misma llegando a producir una cantidad de protoplasma equivalente al 10% del líquido total del rumen. (2).

III. Población microbiana

La población microbiana en el rumen es variable, predominando las bacterias y protozoarios ciliados, pero puede aparecer una cantidad considerable de levaduras. En general, y debido a las condiciones que prevalecen en el rumen, la mayor parte de los microorganismos son anaerobios o anaerobios facultativos.

Algunos de los géneros bacterianos más importantes, por su capacidad para degradar a los principales carbohidratos (glúcidos) de los alimentos son: bacterioides, ruminococos, succinomonas, ciertos clostridios, celobacterias y butirivibrio (3, 4).

Los protozoarios más comunes en el rumen pertenecen a los géneros: isotriquia, dasitriquia, diplodinio y entodinio (3). En rumiantes jóvenes también se encuentran protozoarios flagelados (5), monocercomonas, calimastix; quilomastix, tetratricomonas, etcétera (3).

Las bacterias del rumen se han agrupado, según el sustrato que fermentan en forma predominante, de la siguiente manera:

1. *Bacterias celulolíticas*. Son las que producen celulosa, que es una enzima extracelular capaz de hidrolizar los enlaces beta de la celulosa, produciendo celobiosa. Algunas de ellas también aprovechan la celobiosa por la producción de celobiosa que a su vez libera glucosa (6, 7). Este tipo de bacterias se encuentran en concentraciones altas en el rumen de animales alimentados con forrajes que contienen mucha fibra. Muchas de las bacterias de este grupo también degradan el almidón.

2. *Bacterias hemicelulolíticas*. Son bacterias capaces de degradar a las hemicelulosas, liberando las pentosas, hexosas y ácidos urónicos, convirtiéndolos en glucosa o fructosa. Muchas de ellas son capaces de degradar además a la celulosa (8).

3. *Bacterias amilolíticas*. Éstas utilizan los almidones como sustrato, pues poseen una amilasa que hidroliza enlaces alfa 1-4 produciendo maltosa, que por acción de la maltasa se convierte en glucosa.

4. *Bacterias que utilizan azúcares solubles*. Éstas dependen de la actividad de las anteriores, que son las que producen glucosa, xilosa y otros azúcares solubles a partir de las celulosas, almidones, hemicelulosas, etcétera, transformándolas en ácidos grasos volátiles.

5. *Bacterias proteolíticas*. Producen enzimas hidrolíticas que rompen enlaces peptídicos, liberando péptidos y finalmente ácidos aminados.

6. *Bacterias lipolíticas*. Poseen esterasas que hidrolizan a los triglicéridos, fosfolípidos y ésteres de ácidos grasos.

7. *Bacterias que utilizan ácidos*. Actúan sobre los productos finales de la actividad de bacterias de los grupos anteriores, utilizando como sustrato diferentes tipos de ácidos, por lo que ayudan a su eliminación del medio.

Además, hay otros tipos de bacterias capaces de producir amoníaco a partir de los ácidos aminados, por mecanismos de desaminación; las metanogénicas que producen metano a partir de hidrógeno y bióxido de carbono y otras que sintetizan vitaminas.

IV. Productos que dan origen a los ácidos grasos volátiles

Los carbohidratos constituyen la mayor parte de la ración alimenticia de los rumiantes y por lo mismo, son la fuente principal de energía, tanto para los microorganismos como para el rumiante que los ingiere.

Los carbohidratos más abundantes en las raciones para rumiantes son polisacáridos, celulosa, hemicelulosa, pectinas, fructanas y almidones. En base a materia seca, la celulosa puede alcanzar de 20 a 30% de los carbohidratos, las hemicelulosas de 14 a 17% y las pectinas hasta 10% (9). Son pocos los productos vegetales que tienen cantidades considerables de sacarosa (la caña de azúcar es uno de ellos) y menos aún los que contienen glucosa.

La proteína de la dieta también puede contribuir a la producción de ácidos grasos volátiles, especialmente en aquellas raciones con un contenido proteico elevado. Su participación es a través de la degradación de los ácidos aminados hasta metabolitos capaces de convertirse en ácidos grasos volátiles (10). Sin embargo, se carece de datos cuantitativos al respecto.

La fermentación de los ácidos aminados: valina, leucina, isoleucina y prolina produce isobutirato, isovalerato, 2-metil butirato y valerato, respectivamente (11, 12). El ácido glutámico y el aspártico se metabolizan con gran rapidez y producen ácidos grasos volátiles y CO₂ (13).

El glicerol de las grasas y los galactoglicéridos en las hojas de los vegetales son fermentados produciendo principalmente ácido propiónico.

La celulosa formada por cadenas lineales de glucosa, es hidrolizada por una glucosidasa beta 1-4 no específica, enzima extracelular producida por las bacterias celulolíticas (14), que cataliza la formación de cadenas lineales de anhidroglucosa, oligosacáridos glucogénicos y por último celobiosa.

La celobiosa es convertida en glucosa o en fosfo-l-glucosa por acción de un mecanismo fosforolítico (15). La fermentación de la glucosa o sus fosfatos hasta llegar a la formación de compuestos con 3 carbonos se realiza exclusivamente a través de la vía degradativa de Embden-Meyerhof o glucolisis (16).

Las hemicelulosas son polímeros de pentosas, hexosas y ácidos urónicos siendo las más comunes la xilosa y la arabinosa; son degradadas por enzimas bacterianas de tipo xilosidasa beta 1-4 no específicas, las que producen xilo-oligosacáridos, xilobiosa y xilosa (14).

La xilosa es convertida en fosfo 6 fructosa y fosfotriosa siguiendo la vía de la transcetolasa y transaldolasa, la fosfotriosa a través de la glucolisis puede dar lugar a la formación de otros compuestos con 3 carbonos.

Las pectinas se digieren en el rumen por acción de la pectinesterasa capaz de hidrolizar los enlaces éster, liberando metanol y ácido péctico, éste es degradado por una poligalacturonidasa que hidroliza los enlaces glucosídicos 1-4 produciendo ácido galacturónico. El ácido galacturónico es convertirlo a pentosa por descarboxilación y en la vía de la transcetolasa y transaldolasa produce fosfo-6-fructosa que puede ser convertida en glucosa o ser degradada en la vía de la glucolisis. Existe la posibilidad de que el metanol liberado al principio de la digestión de las pectinas sea convertido en metano.

El almidón es convertido en maltosa por acción de las amilasas bacterianas de tipo polisacaridasa alfa 1-4. La maltosa da lugar a la formación de glucosa o de fosfo-l-glucosa, como resultado de la actividad de la maltasa o de la fosforilasa; tanto la glucosa como su fosfato son degradados hasta ácidos grasos volátiles en la vía degradativa de Embden-Meyerhof.

Hay ocasiones en que la concentración de azúcares solubles de la ración puede ser muy elevada, alcanzando hasta un 25% de la materia seca cuando se utilizan vegetales poco antes de la floración.

La fermentación de estos carbohidratos solubles puede ser muy rápida, pero es necesario que la ración proporcione también nitrógeno, indispensable para la síntesis proteica bacteriana.

Cuando los microorganismos del rumen fermentan carbohidratos solubles, utilizan una parte de la glucosa para la síntesis de compuestos de almacenamiento de energía, los cuales pueden ser aprovechados cuando las bacterias encuentran como sustratos principales la celulosa y hemicelulosas.

Los productos que se obtienen al final del proceso fermentativo dependen, en parte, del tipo de microorganismos presentes en un momento dado en el rumen, ya que los compuestos que algunas bacterias tienen como productos finales pueden ser utilizados por otros para su metabolismo. Sin embargo, los que resultan más importantes son el ácido acético, el propiónico y el butírico, entre los ácidos grasos volátiles, además del láctico, el succínico, el etanol, el metano, CO₂, hidrógeno y ácido sulfhídrico. Todos ellos se obtienen a partir de la glucosa o fructosa que se liberan de los distintos carbohidratos y que fermentan las bacterias siguiendo la vía catabólica de la glucólisis. Uno de los compuestos clave en este proceso degradativo es el ácido pirúvico que aparece en concentración baja en el líquido ruminal a partir de la cual se obtienen los distintos ácidos grasos volátiles. El ácido láctico puede producirse en cantidad considerable bajo ciertas condiciones especiales. Durante la fermentación en el rumen, los ácidos grasos que se producen sufren procesos de interconversión, lo cual puede explicarse tomando en cuenta que un ácido determinado, que es producto final de la actividad de algunos microorganismos, es utilizado a su vez como sustrato para la actividad de otros (17). Así podemos observar que 40 a 80% del ácido butírico deriva del acético y de 6 a 20% del acético proviene del butírico.

V. Producción de ácido acético

Las reacciones que predominan en la producción de este ácido y lo mismo del butírico, son reacciones fosfoclasticas, en las que el ácido pirúvico es convertido en fosfato de acetilo y ácido fórmico o hidrógeno y CO₂. Los hidrógenos que se desprenden en el proceso oxidativo son utilizados de distinta manera según las bacterias que realicen la fermentación, los clostridios transfieren los electrones li-

berados a protones que se separan como hidrógeno molecular, otras los transfieren al CO_2 produciendo ácido fórmico y otras más los utilizan para hidrogenar ácidos grasos.

Además hay bacterias, como las propionibacterias que al oxidar el ácido pirúvico hasta acético no liberan hidrógeno, sino que éste es utilizado para formar ácido propiónico simultáneamente (18).

A su vez el ácido fórmico sufre oxidación rápida en el rumen, en la que interviene una deshidrogenasa fórmica asociada a ferredoxina. Esta oxidación produce hidrógeno y CO_2 (16, 19).

VI. Producción de ácido propiónico

El ácido propiónico es producido en el rumen a partir del ácido pirúvico o del láctico siguiendo dos vías diferentes, aun cuando las dos son funcionales, una de ellas es la predominante y se lleva a cabo con la formación de oxaloacetato y succinato. La segunda vía requiere de la formación de acrilato (20, 21) y se presenta en el rumen de animales en los que la ración alimenticia es deficiente en azufre, quizá debido a un cambio en la población bacteriana (22), o bien cuando es a base de granos (23).

VII. Producción de ácido butírico

En el rumen se puede sintetizar este ácido a partir del acético o de sustancias capaces de formar Acetil-CoA, como el ácido pirúvico (24).

VIII. Factores que afectan la producción de ácidos grasos volátiles

En el rumen, la producción de los ácidos grasos volátiles depende de la composición de la ración, la actividad microbiana, el pH del medio y la frecuencia de ingestión de alimentos.

En general, las raciones a base de forraje producen menos cantidad de ácidos grasos volátiles, en contraposición con aquellas a base de concentrados de alto contenido de proteínas o de carbohidratos fácilmente fermentables. La mayor concentración de ácidos grasos volátiles en el rumen se observa después de que han transcurrido de 3 a 6 horas de la ingestión del alimento, si éste es ofrecido una sola vez al día.

La producción de ácidos grasos volátiles disminuye conforme aumenta el pH del rumen.

La cantidad de ácidos grasos volátiles presentes en el líquido ruminal en un momento dado depende, además de los factores anteriores, de la absorción de los ácidos a través de la pared del rumen, o de su paso a los otros compartimentos.

La proporción de cada uno de los ácidos grasos volátiles en la mezcla varía con la calidad, cantidad y aun la textura de los componentes de la ración alimenticia; el sustrato predominante en la ración tiene una influencia marcada.

La proporción molar de ácido acético es elevada, entre 60-75%, cuando se suministran raciones a base de forraje o pastos sin picar o en trozos grandes, la variación dependerá del tipo de forraje o pasto, el estado de madurez del mismo, la fertilización de la tierra en que creció, etcétera (25, 26). El ácido propiónico varía entre 15 y 19% y el butírico sufre variaciones más amplias, 8 a 16%. Además con estas raciones hay una pérdida considerable de la energía consumida, energía que se pierde bajo la forma de metano (27).

Si el forraje se da al animal finamente picado, la proporción de ácido acético se ve disminuida en relación a los otros ácidos (28).

En aquellos casos en que la ración alimenticia es modificada por la introducción de una gran cantidad de concentrado, sin un periodo previo de adaptación, se puede provocar una acumulación de ácido láctico en el rumen. Esto es el resultado de la incapacidad de las bacterias existentes para metabolizarlo a la velocidad en que es producido y por la falta de una concentración adecuada de bacterias capaces de hacerla (29). La producción excesiva de ácido láctico puede llegar a provocar una acidosis en el animal, y aun su muerte (30, 31).

Por lo general, la adición de concentrados a las raciones a base de forraje causa una disminución en la concentración de ácido acético, que es compensada con un aumento en la de propiónico o de butírico. Este efecto no es constante, ya que se presentan variaciones entre individuos y de un concentrado a otro. El aumento en ácido propiónico se observa cuando la cantidad de concentrado adicionada es elevada y su composición es a base de granos con gran cantidad de almidón, especialmente si han sido tratados previamente con calor (26). La adición de concentrados disminuye la producción de metano (32).

Los concentrados a base de granos en cuya preparación se incluye el tratamiento con calor y presión son fermentados con mayor rapidez y favorecen la producción de ácido propiónico. Este aumento en la digestibilidad puede deberse a que durante el tratamiento

previo llega a haber un cierto grado de fragmentación de los gránulos de almidón e hidrólisis parcial de las moléculas del mismo (33).

Es posible aumentar la producción de ácido butírico hasta un 25-35% de los ácidos grasos volátiles totales (en base a molaridad) utilizando raciones con un alto contenido en miel y urea, logrando también en el proceso un aumento en la concentración de ácido valérico y caproico. Este incremento se realiza, por lo general, a expensas del ácido acético (34).

Además algunos investigadores han observado cambios en las proporciones molares de ácidos grasos volátiles cuando se varía la frecuencia del suministro de alimento. (35, 48).

La actividad microbiana en el rumen, que es la responsable de la digestión a este nivel y finalmente de la producción de los distintos ácidos grasos, depende de la adaptación de los microorganismos a la ración alimenticia del animal (36, 37). Esta adaptación ayuda a determinar la digestibilidad de las diferentes raciones.

Siendo la celulosa uno de los sustratos más importantes en las raciones para los rumiantes, ha sido una preocupación constante del especialista en nutrición el aumentar su digestibilidad adicionando a las raciones aquellos elementos que ayuden a una mejor actividad de las bacterias celulolíticas. Uno de los factores que tiene mayor influencia es la cantidad de nitrógeno presente, ya que la digestibilidad de cualquier forraje se reduce con la disminución de nitrógeno en la ración. Si el forraje es de mala calidad es necesario agregar, ciertos minerales para aumentar la digestibilidad de la celulosa. También se ha observado que la adición de ácidos aminados o ácidos grasos ramificados resulta benéfica pues este tipo de cadenas carbonadas son esenciales para las bacterias celulolíticas(3). En cambio la inclusión de carbohidratos solubles disminuye la digestibilidad de la celulosa, debido a que se establece una competición entre las bacterias celulolíticas y las no celulolíticas por el aprovechamiento del nitrógeno disponible en el medio. En general se acepta que existe una relación estrecha entre la cantidad de células bacterianas presentes en el rumen, los carbohidratos fermentados y la producción de ácidos grasos volátiles.

Otro de los factores que se ha estudiado con amplitud es la textura de los alimentos, desde el troceado, picado y empastillado hasta el pulverizado. La fragmentación de los forrajes facilita la digestión porque hay mayor superficie para la acción enzimática bacteriana, sin embargo, el moler finamente el forraje disminuye su acción, ya que el tránsito a través del rumen se hace más rápido (38).

Se ha sugerido el uso de cálculos estequiométricos para determinar en un momento dado la concentración de ácidos grasos o estimar el grado de síntesis de componentes bacterianos (3, 16). De hecho, el peso seco de los microorganismos producidos en condiciones anaeróbicas es proporcional al sustrato disponible, aun cuando cambien las especies existentes, siempre y cuando las condiciones sean similares.

IX. Absorción de los ácidos grasos volátiles

Los ácidos grasos que se liberan en el rumen son aprovechados en parte por las bacterias, que los utilizan para sintetizar algunos de sus componentes estructurales. La síntesis de proteína se realiza principalmente a partir del ácido acético (39), algunas bacterias sintetizan los ácidos grasos de cadena larga a partir del isobutírico, n-valérico y n-caproico, principalmente (40, 41).

El resto es absorbido en su mayoría a través de la pared del rumen (42) realizándose por medio de difusión simple, es decir, siempre que el gradiente de concentración sea favorable para ello (29, 43); aquellos que no son absorbidos a este nivel pasan al omaso y abomaso en donde también hay absorción. Weston y Hogan (17) comprobaron que cerca de 76% de los ácidos presentes en el rumen se absorbían a este nivel, 19% en omaso y abomaso y tan sólo un 4-5% llegaba a pasar al intestino.

El orden en que se absorben los ácidos en corderos y terneros corresponde a la secuencia: butírico > propiónico > acético (44). En el abomaso la absorción se realiza prácticamente a la misma velocidad que en el retículo rumen (45). En cambio el ácido láctico, que normalmente no se produce en gran cantidad en rumen, parece ser absorbido más bien lentamente (29, 46).

Se ha observado que la absorción a través de la pared del rumen es más efectiva en aquellas superficies que poseen un gran número de papilas y ha habido investigadores que han establecido que existe una correlación entre la longitud relativa de las papilas en el saco ventral del rumen y la ganancia de peso por el animal.

La absorción de los ácidos grasos es afectada por el pH en el medio. Si se alcaliniza el contenido ruminal, la absorción se reduce (47), en cambio cuando el medio es acidificado la absorción se aumenta. Este aumento puede deberse a que se facilita el paso de moléculas no ionizadas de las capas lipoides de la membrana celular (49) o al hecho de que cuando se eleva la concentración de CO₂ y ácido butírico se induce un aumento en el aporte sanguíneo hacia

el rumen, facilitando la salida rápida de los productos de la digestión (50).

Otro de los factores que tiene una gran influencia sobre la velocidad de absorción de los ácidos, es el metabolismo de los mismos a nivel de la célula epitelial del rumen (43). El hecho de que estos ácidos son metabolizados en el epitelio que recubre el rumen ha sido estudiado por diferentes investigadores (51, 52, 53) y aun cuando no se conoce bien el grado de modificación de cada uno de los ácidos, es posible afirmar que el acético es absorbido y pasa al torrente sanguíneo prácticamente sin ningún cambio, el propiónico se absorbe y en el epitelio una parte se convierte en láctico; en cambio el butírico es transformado casi totalmente a cuerpos cetónicos. (54).

En los rumiantes, la absorción directa de glucosa es prácticamente nula. En experimentos en los que se utilizaron borregos alimentados con raciones ricas en almidón soluble, no se logró una absorción mayor de 25 g/día (55). Posteriormente ha aparecido información en el sentido de una mayor absorción cuando se usan raciones a base de maíz molido (56).

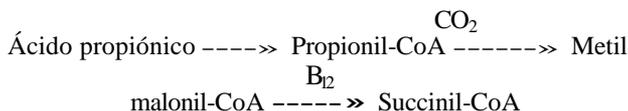
X. Utilización de los ácidos grasos volátiles

En la sangre que proviene de las paredes del rumen aparecen los ácidos acético, propiónico, láctico y pequeña cantidad de butírico, así como cuerpos cetónicos; todos estos productos son llevados en la sangre portal hasta el hígado (57, 58), sin que haya entrada de dichos productos al sistema linfático (59).

En el hígado el ácido propiónico es el único que interviene en gluconeogénesis, por ello, bajo ciertas condiciones alimenticias se puede producir un déficit de glucosa. Esto, según Krebs (60), parece ser el principal factor en la etiología de la toxemia de la preñez y de la cetosis. La proporción de glucosa que se puede obtener a partir del ácido propiónico varía entre 19 y 62% (61), esto ha sido estudiado en borregas, tanto vacías como cargadas; demostrando que la velocidad de conversión del ácido propiónico en glucosa depende directamente de la velocidad de producción del ácido en el rumen. Por lo tanto, las necesidades de glucosa tienen que ser cubiertas por medio de la gluconeogénesis a partir de ácidos aminados de tipo glucogenético. Ahora bien, la utilización de glucosa por unidad de tejido resulta menor en los rumiantes que en otros animales,

ya que se encuentra presente una gran cantidad de ácido acético y cuerpos cetónicos (62).

Además, una gran proporción del ácido propiónico es oxidado hasta CO_2 y energía, haciéndolo entrar a ciclo de Krebs (63, 64) bajo la forma de Succinil-CoA.

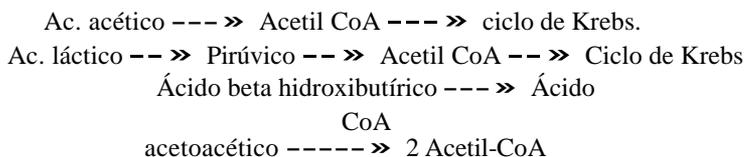


El ácido propiónico interviene, además en la síntesis de grasas, pero esto es esencialmente bajo la forma de glucosa. Su contribución en este proceso consiste en la producción de $\text{NADPH} + \text{H}^+$, a través de la vía degradativa de las fosfopentosas, el cual es indispensable para las reacciones de reducción en la síntesis de ácidos grasos

La pequeña cantidad de ácido butírico que logra escapar el metabolismo en el epitelio ruminal es utilizado en el hígado, junto con los ácidos grasos de cadena más larga que se originaron en rumen durante la digestión fermentativa, para la síntesis de grasas más complejas, o bien es oxidado produciendo radicales acetil que se utilizan en el ciclo de Krebs para la producción de CO_2 y energía.

Por su parte el ácido acético, el láctico y los cuerpos cetónicos, especialmente el ácido B hidroxibutírico, salen del hígado prácticamente sin haber sufrido ningún cambio y constituyen los sustratos utilizables por los tejidos extrahepáticos (58, 59). Los cuerpos cetónicos son utilizados con facilidad por la mayoría de los tejidos de los rumiantes, excepto el hígado, cerebro y epitelio ruminal (65).

Estos compuestos, en los diferentes tejidos dan lugar a la formación de radicales acetil que bajo la forma de acetil CoA son oxidados en el ciclo de Krebs.



En el tejido adiposo los radicales acetil se utilizan en la síntesis de ácidos grasos.



En la glándula mamaria el ácido B hidroxibutírico se utiliza como fuente de energía, y en combinación con el acetato actúa como precursor de ácidos grasos de cadena corta, saturados, que se sintetizan en este tejido. Una de las características de la grasa de la leche de los rumiantes es la existencia de ácidos grasos que poseen de 4 a 10 carbonos, lo que se debe en parte a la incorporación de este ácido B hidroxibutírico.

Ahora bien, la eficiencia en el aprovechamiento de la energía proveniente de los ácidos grasos volátiles aplicada a la producción es mucho menor que la de glucosa. Es decir, cuando se han realizado experimentos en los que a los animales en estado de ayuno se les suministra por infusión directa al rumen los distintos ácidos, se ha observado que el ácido acético solo, se utiliza hasta un 60% y el propiónico o el butírico tienen una utilización hasta del 80% (66).

Si en lugar de darse solos los ácidos, se mezclan, la eficiencia en su utilización se mejora (67). En comparación, la glucosa administrada por vía intraabdominal o intravenosa, es decir, de manera que no sufra fermentación, se utiliza con una eficiencia del 100%.

En la engorda de animales el aprovechamiento de la energía tiene una eficiencia menor cuanto mayor sea la proporción de ácido acético producida. Las mezclas con 68% de ácido acético (en base a molaridad) tienen una eficiencia aproximada de 33%, si se reduce el ácido acético a 45%, la eficiencia de utilización se eleva hasta 60%; en cambio la glucosa suministrada por vía intravenosa o infusión en abomaso tiene una eficiencia de 70%. El aumento en la proporción molar de ácido propiónico generalmente se traduce en ganancia de peso y aumento de producción láctea (64, 68). Sin embargo, bajo ciertas condiciones, una proporción elevada de ácido acético en el rumen actúa como estimulante en la retención de nitrógeno en el animal en crecimiento (69).

La producción de leche puede aumentarse como resultado de un aumento en la absorción de ácido acético a través del rumen, pero no así con el aumento de propiónico o butírico (72). Este aumento es en la cantidad de leche, el contenido de sus principales componentes y en forma especial de la grasa, ya que aproximadamente el 50% de los ácidos grasos, sobre todo aquellos con menos de 16 carbonos, se originan a partir del ácido acético (70, 71). El

ácido propiónico no provoca aumento en la cantidad de leche, pero sí en la de proteína de la leche, disminuyendo el contenido de grasa. El butírico no afecta la cantidad de leche, pero aumenta el contenido de grasa.

REFERENCIAS

1. Reid, J. T. *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant*. Oriel Press, la Edición pp. 8-9, 1970.
2. Warner, A. G. I. Some factors influencing the rumen microbial population. *J. Gen. Microbiol.* 28: 129-146, 1962.
3. Hungate, R. E. *The rumen and its microbes*. la Edición. Academic Press, New York, 1966.
4. Bryant, M. P. Symposium on microbial digestion in ruminants: Identification of groups of anaerobic bacteria active in the rumen *J. Anim. Sci.* 22:801-813, 1963.
5. Eadie, J. M. The development of rumen microbial populations in lambs and calves under various conditions of management. *J. Gen. Microbiol.* 29: 563-578, 1962.
6. Bryant, M. P. and L. A. Burkey. Numbers and some predominant groups of bacteria in the rumen of cows fed different rations. *J. Dairy Sci.* 36:218-224, 1953.
7. Hungate, R. E. The anaerobic mesophilic, cellulolytic bacteria. *Bact. Rev.* 14: 1-149, 1950.
8. Dehority, T.A. and H. W. Scott. Extent of cellulose and hemicellulose digestion in various forages by pure cultures of rumen bacteria *J. Dairy Sci.* 50: 1136-1141, 1967.
9. Corbett, J. L. *"Nutrition of animals of agricultural importance."* 1ª Edición, Pergamon Press, Ltd., pp. 593-644, 1969.
10. Forrest, W. W. y D. J. Walker. *Advances in microbial physiology* 1ª Edición, Academic Press, ~e\York. 5: 213-274, 1971.
11. El Shazly, K. Degradation of protein in the rumen of sheep. *Biochem J.* 51: 647-653, 1952.
12. Menahan, L. A. and L. H. Schultz. Metabolism of leucine and valine within the rumen. *J. Dairy Sci* 47: 1080-1085, 1964.
13. Portugal, A. V. and T. M. Sutherland. Metabolism of glutamic and aspartic acids in whole rumen contents. *Nature* 209: 510-511, 1966.
14. Dehority, B. A. Mechanism of isolated hemicellulose and xylan degradation by cellulolytic rumen bacteria. *Appl. Microbiol.* 16:781-786, 1968.
15. Ayers, W. A. Phosphorolysis and synthesis of cellobiose by cell extracts from *Ruminococcus flauofaciens*. *J. Biol. Chem.* 234: 2819-2811, 1959.
16. Baldwin, R. L. *Physiology of digestion in the ruminant*. 1a' Edición, Butterworth, Inc. London. 379-389, 1965.
17. Weston, R. H. and J. P. Hogan. The digestion of pasture plants by sheep. I. Ruminal production of volatile fatty acids by sheep offered

- diets of rye grass and forage oats. *Aust. J. Agr. Res.* 19: 419-432, 1968.
18. Allen, S. H. G., R. W. Kellermeier, R. L. Sto Jernholm and F. G. Wood. Purification and properties of enzymes involved in the propionic acid fermentation *J. Bact.* 87:171-178, 1964.
 19. Sokatch, J. R. *Bacterial physiology and metabolismo* 1a Edición, Academic Press, Inc., New York. 1969.
 20. Baldwin, R. L., W. A. Wood and R. S. Emery. Conversion of lactate C₄ to propionate by the rumen microflora. *J. Bact.* 83: 907-913, 1962.
 21. Baldwin, R. L., W. A. Wood and R. S. Emery. Conversion of glucose C₄ to propionate by the rumen microbiota. *J. Bact.* 85: 1346-1349, 1963.
 22. Whanger, P. D. and G. Matrone. Metabolism of lactic, succinic and acrylic acids by rumen microorganisms from sheep fed sulfur-adequate and sulfur deficient diets. *Biochem. Biophys Acta.* 136: 27-35, 1967.
 23. Wallnofer, P. and R. L. Baldwin. Pathway (enzymatic) of propionate formation in *Bacteroides ruminicola*. *J. Bact.* 93: 503-504, 1967.
 24. Barker, H. A. *The bacteria* 2: 151 1a Edición, Academic Press, New York, 1961.
 25. Balch, C. C. and S. J. Rowlan. Volatile fatty acids and lactic acid in the rumen of cows receiving a variety of diets. *Brit. J. Nutr.* 11: 288-293 1957.
 26. Bath, I. H. and J. A. F. Rook. The evaluation of the cattle foods and diets in terms of the ruminal concentration of volatile fatty acids. II. Roughages and succulents. *J. Agr.* 64: 67-75, 1965.
 27. Armstrong, D. G. Colorimetric determination of the net energy value of dried S-23 ryegrass at four stages of growth. *Proc 8th Intl. Grassland Congr.* p. 485, 1960.
 28. Meyer, J. H., R. Kromann and W. N. Garrett. *Physiology of digestion in the ruminant*. Butterworth, London, 1a Edición, p. 262, 1965.
 29. Annison, E. F. *Physiology of digestion in the ruminant*. Butterworth, London, 1a Edición, p. 185. 1965.
 30. Ryan, R. K. Concentrations of glucose and low molecular weight acids in the rumen of sheep changed gradually from a hay to a hayplus-grain diet. *Am. J. Vet. Res.* 25: 653-659, 1964.
 31. Ryan, R. K. Concentrations of glucose and low molecular weight acids in the rumen of sheep following the addition of large amounts of wheat to the rumen. *Am. J. Veto Res.* 25: 646-652, 1964.
 32. Blaxter, K. L. and F. W. Wainman. Utilization of food by sheep and cattle. *J. Agr. Sci.* 57: 419-422, 1964.
 33. Trei, J. E., W. J. Hale and B. Theurer. Influence of grain processing factors on in vitro fermentation rate. *J. Anim. Sci.* 25: 910 (Resumen) 1966.
 34. Marty, R. J. y T. R. Preston. Proporciones molares de los ácidos grasos volátiles de cadena corta (AGV) producidas en el rumen de ganado vacuno alimentados con dietas altas en miel. *Rev. Cubana Cienc. Agric.* 4: 189-192, 1970.
 35. Knox, K. L. and G. M. Ward. Rumen concentrations of rumen volatile fatty acids as affected by feeding frequency. *J. Dairy Sci.* 44: 1550. 1553, 1961.

36. Satter, L. D., J. W. Suttie and B. R. Baumgardt. Dietary induced changes in volatile fatty acid formation from cellulose-- C₁₄ and hemicellulose--C₁₄. *J. Dairy Sci.* 47: 1365-1370, 1964.
37. Church, D. C. and R. G. Petersen. Effect of several variables on in vitro rumen fermentation. *J. Dairy Sci.* 43: 81-92, 1960.
38. Moore, L. A. Nutritive value of forage as affected by physical form. General principles involved with ruminants and effects of feeding pelleted or wafered forage to dairy cattle. *J. Anim. Sci.* 23: 230-238, 1964.
39. Hoover, W. H., E. M. Kesler and R. J. Flipse. Carbon sources for in vitro protein synthesis by rumen bacteria. *J. Dairy Sci.* 46: 733-739, 1963.
40. Wegner, G. H. and E. M. Foster. Incorporation of isobutyrate and valerate into cellular plasmalogen by *Bacteroides succinogenes*. *J. Bact.* 85: 53-61, 1963.
41. Tweedie, J. W., M. G. Rurnsby and J. C. Hawke. Studies in rumen metabolism. V. Formation of branched long-chain fatty acids in cultures of rumen bacteria. *J. Sci. Food Agric.* 17: 241-244, 1966.
42. Barcroft, J., R. A. McAnally and A. T. Phillipson. Absorption of volatile acids from the alimentary tract of the sheep and other animals *J. Exptl. Biol.* 20: 120-126, 1944.
43. Stevens, C. E. *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant*. Oriol Press., la Edición, p. 101, 1970.
44. Sutton, J. D., A. D. McGilliard and N. L. Jacobson. Functional development of rumen mucosa. I. Absorptive ability. *J. Dairy Sci.* 46: 426-435, 1963.
45. Williams, V. J., T. R. Hutchings and K. A. Archer. Absorption of volatile fatty acids from the reticulo-rumen and abomasum of sheep. *Austral. J. Biol. Sci.* 21: 89-96, 1968.
46. Heuter, F. G., J. C. Shaw and R. N. Doetsch. Absorption and dissimilation of lactates added to the bovine rumen and the resulting effects on blood glucose. *J. Dairy Sci.* 39: 1430-1437, 1956.
47. Bloomfield, R. A., E. O. Kearley, D. O. Creack and M. E. Muhrer. Ruminant pH and absorption of ammonia and V. F. A. *J. Anim. Sci.* 22: 833 (Resumen), 1963.
48. Bath, I. H. and J. A. F. Rook. The evaluation of cattle foods and diets in terms of the ruminal concentration of volatile fatty acids. I. The effects of level of intake, frequency of feeding, the ratio of hay to concentrates in the diet, and of supplementary feeds. *J. Agr. Sci.* 61: 3-11-348, 1963.
49. Aafjes, J. H. The disappearance of volatile fatty acids through the rumen wall. *Z. Tierphysioltierernah Futtermitteltk* 22: 69-75, 1967.
50. Sellers, A. I. *Physiology of digestion in the ruminant*. Butterworth, Lonterworth, London. la edición. p. 390, 1955.
51. Pennington, R. J. and W. H. Pfander. The metabolism of short-chain fatty acids in the sheep. Some interrelationships in the metabolism of fatty acids and glucose by sheep-rumen epithelial tissue. *Biochem. J.* 65: 109-111, 1967.

52. Hird, F. J. R. and Symons, R. H. The mode of formation of ketone bodies from the rumen and omasum of the sheep. *Biochem. Biophys. Acta.* 46: 457-467, 1961.
53. Annison, E. F. and D. G. Armstrong. *Physiology of digestion and metabolism in the ruminant.* Oriol Press England, 1a Ed. 1970.
54. Leng, R. A. and C. E. West. Contribution of acetate, butyrate, stearate and oleate to ketone body synthesis in sheep. *Res. Vet. Sci.* 10: 57-63, 1969.
55. McRae, J. C. and D. C. Armstrong. *Proc. Nutr. Soc.* 25, 33, 1966.
56. Tucker, R. E., G. E. Mitchell and C. O. Little. Ruminal and post ruminal starch digestion in sheep. *J. Anim. Sci.* 27: 824-826, 1968.
57. Pfander, W. H. and A. T. Phillipson. The rates of absorption of acetic, propionic and n-butyric acids. *J. Physiol.* 122: 102-109, 1953.
58. Cook, R. M. and L. D. Miller. Utilization of volatile fatty acids in ruminants. 1. Removal of them from portal blood by the liver. *J. Dairy Sci.* 48: 1339-1345, 1965.
59. Annison, E. F., K. J. Hill and D. Lewis. Studies on the portal blood of sheep. 2 Absorption of volatile fatty acids from the rumen of the sheep. *Biochem. J.* 66: 592-599, 1957.
60. Krebs, H. A. Bovine Ketosis. *Vet. Rec.* 78: 187-191, 1966.
61. Steel, J. W. and R. A. Leng. Effects of plane of nutrition and pregnancy on gluconeogenesis in sheep. 2. Synthesis of glucose from ruminal propionic. *Brit. J. Nutr.* 30: 475-489, 1973.
62. Rook, J. A. F. and P. C. Thomas. The significance of rumen activity. *Proc. of the III Nutrition Conference of Feed Manufacturers.* 1a edición. J. & A. Churchill, Ltd. 1969.
63. Leng, R. A., J. N. Steele and J. R. Luick. Contribution of propionate to glucose synthesis in sheep. *Biochem. J.* 103: 785-790, 1967.
64. Judson, G. J., E. Anderson, J. R. Luick and R. A. Leng. The contribution of propionate to glucose synthesis in sheep given diets of different grain content. *Brit. J. Nutr.* 22: 69-75, 1968.
65. Leng, R. A. and E. F. Annison. The metabolism of D (-) Dhydroxybutyrate in sheep. *Biochem. J.* 90: 464-469, 1964.
66. Armstrong, D. G. and K. L. Blaxter. The heat increments of mixtures of steam volatile fatty acids in fasting sheep. *Brit. J. Nutr.* 11: 247-272, 1957.
67. Armstrong, D. G., K. L. Blaxter and N. M. Graham. The heat increments of mixtures of steam volatile fatty acids in fasting sheep. *Brit. J. Nutr.* 11: 392, 1957.
68. Clanton, D. C. and W. Woods. Performance of steers and rumen fermentation as influenced by physical form of ingredients and alfalfa: corn ratio. *J. Anim. Sci.* 25: 102-106, 1966.
69. Orskov, E. R. and D. M. Allen. Utilization of salts of volatile fatty acids by growing sheep. 3. Effect of frequency of feeding on the utilization of acetate and propionate by young growing lambs. *Brit. J. Nutr.* 20: 519-527, 1966.
70. Hardwick, D. C., J. L. Linzell and S. M. Price. The effect of glucose and acetate on milk secretion by the perfused goat udder. *Biochem. J.* 80: 37-45, 1961.

71. Annison, E. F. and J. L. Linzell. The oxidation and utilization of glucose and acetate by the mamary gland of the goat in relation to their over-all metabolism and to milk formation *J. Physiol. (London)* 175: 372-335, 1964.
72. Rook, J. A. F. and C. C. Balch. The effects of intra ruminal infusions of acetic, propionic and butyric acids on the acid and composition of the milk of the cow. *Brit. J. Nutr.* 15: 361-369, 1961.