

DIGESTIÓN DE LOS LÍPIDOS EN LOS RUMIANTES: UNA REVISIÓN

ANDRÉS L. MARTÍNEZ MARÍN, MANUEL PÉREZ HERNÁNDEZ,
LUIS PÉREZ ALBA y GUSTAVO GÓMEZ CASTRO

RESUMEN

Las cualidades saludables de la carne y la leche de los rumiantes para el ser humano dependen, entre otros factores, del tipo y las proporciones de los ácidos grasos que contienen, que a su vez están estrechamente relacionadas con la digestión de los lípidos en dichas especies. Debido a las bacterias del rumen, los lípidos incluidos en la dieta que no están protegidos en alguna forma sufren un proceso de lipólisis y biohidrogenación que resulta en la saturación de la mayoría de los ácidos grasos insaturados consumidos. La extensión del proceso depende de las características de los lípidos (tipo y cantidad) y la dieta (efecto en el pH ruminal). Cuando se reduce la eficacia de la biohidrogenación, se acumulan productos intermedios característicos en el rumen, tales como

el ácido vaccénico e isómeros del ácido linoleico conjugado, entre los que destaca el ácido ruménico. A pesar de la ausencia de monoglicéridos en la digesta duodenal, la digestibilidad intestinal de la grasa es elevada por la presencia de abundantes lisolecitinas biliares y microbianas. No obstante, distintos estudios sugieren que la digestibilidad intestinal disminuye, probablemente debido a la limitada producción de bilis, al aumentar la cantidad de grasa consumida. Claramente, la digestión microbiana ruminal de los lípidos tiene la máxima influencia en la cantidad de los distintos tipos de ácidos grasos que pasa al intestino delgado, en tanto que la digestión intestinal determina el valor energético de la grasa extra incluida en la dieta.

Los lípidos son un grupo diverso de compuestos orgánicos presentes en los tejidos vegetales y animales, insolubles en agua pero solubles en los solventes orgánicos comunes como el éter (Tabla I). En los análisis de rutina de los alimentos, todos los lípidos son extraídos conjuntamente en la fracción denominada extracto etéreo o grasa bruta. El extracto etéreo no refleja el verdadero valor nutricional de la fracción lipídica de los alimentos. En algunos alimentos, como los forrajes, una parte importante del extracto etéreo está compuesto por sustancias insaponificables (ceras, terpenos, etc.) de nulo valor

energético para los animales (Palmquist y Jenkins, 2003).

El conjunto de los lípidos presentes en los alimentos consumidos recibe comúnmente el nombre de grasa de la dieta. Los lípidos cuantitativamente más importantes en la alimentación de los rumiantes son aquellos que contienen ácidos grasos unidos a glicerol: triglicéridos, glicolípidos y fosfolípidos. Los triglicéridos son mayoritarios en los lípidos de las materias primas no forrajeras, y los glicolípidos y fosfolípidos, predominan en los lípidos de los forrajes (Morand-Fehr y Tran, 2001). A los triglicéridos se les denomina de forma genérica como grasas, aunque normalmente se dis-

tinguen dos tipos: aceites y grasas (Fuller, 2008). Los aceites que tienen ácidos grasos de menos de diez carbonos o con uno o más enlaces dobles, son líquidos a temperatura ambiente, y son normalmente de origen vegetal, aunque existen excepciones como los aceites marinos. Las grasas tienen ácidos grasos saturados de diez o más carbonos, son sólidas a temperatura ambiente, y son de origen animal como por ejemplo la manteca (procedente del ganado porcino) y el sebo (procedente del ganado vacuno, ovino y equino).

Los ácidos grasos son ácidos carboxílicos de cadena alifática hidrófoba (Tabla II). Pueden dividirse en 4 categorías de acuerdo con el número

PALABRAS CLAVE / Aceites / Ácidos Grasos / Digestión / Grasas /

Recibido: 27/08/2009. Modificado: 01/02/2010. Aceptado: 02/03/2010.

Andrés L. Martínez Marín. Veterinario Zootecnista, Universidad de Córdoba (UCO), España. Profesor, UCO, España. Dirección: Unidad Docente de Nutrición Animal. Departamento de Producción Animal. Campus Universitario de Rabanales, Carretera Madrid-Cádiz, km. 396, 14071 Córdoba, España. e-mail: palmartm@uco.es

Manuel Pérez Hernández. Doctor en Veterinaria, UCO, España. Catedrático, UCO, España.

Luis Pérez Alba. Doctor en Veterinaria, UCO, España. Profesor, UCO, España.

Gustavo Gómez Castro. Doctor en Veterinaria, UCO, España. Catedrático, UCO, España.

de carbonos o longitud de cadena: volátiles, con 2-4 carbonos; cadena corta, con 6-10 carbonos; media, con 12-16 carbonos; y larga, a partir de 16 carbonos. Si no contienen ningún enlace doble en su molécula se denominan saturados. Cuando contienen enlaces dobles son denominados insaturados, distinguiéndose entre mono-, di-, tri- o poliinsaturados, según tengan uno, dos, tres o más de aquellos. Los ácidos grasos insaturados pueden ser clasificados atendiendo a la posición del primer enlace doble contando desde el grupo metilo Terminal. Por ejemplo, son de la serie n-3 (ω -3) cuando el enlace doble se sitúa entre los carbonos tres y cuatro, serie n-6 (ω -6) cuando aquel se sitúa entre los carbonos seis y siete, etc. Para una misma fórmula química, los ácidos grasos insaturados pueden tener múltiples isómeros de naturaleza estructural, según la localización de los enlaces dobles en la cadena, y espacial, según los hidrógenos unidos a los átomos de carbono del enlace doble se encuentren en el mismo lado (cis) o a ambos lados (trans) del enlace doble (Cuvelier *et al.*, 2004; McDonald *et al.*, 2006).

De acuerdo con Morand-Fehr y Tran (2001) e INRA (2002), los ácidos grasos insaturados son mayoritarios en los lípidos de los forrajes, cereales y sus subproductos, y proteaginosas. En los forrajes verdes predominan los ácidos linoléico y linoleico, que representan 50 y 10-20 % del total de ácidos grasos, respectivamente. Por el contrario, en los mismos forrajes conservados el contenido de los ácidos linoleico y oleico aumenta 5 y 2% en promedio, respectivamente, y el de ácido linoléico desciende 20% en promedio. El ácido linoleico es mayoritario (>50%) en los ácidos grasos de los cereales, sus subproductos y las proteaginosas. Las semillas oleaginosas y sus aceites y harinas de extracción tienen un contenido de ácidos grasos variable

TABLA I
CLASIFICACIÓN DE LOS LÍPIDOS*

Con glicerol	
Sencillos	
Triglicéridos	Esteres triples de glicerol con ácidos grasos.
Compuestos	
Glicolípidos	Un grupo alcohol del glicerol está unido a un azúcar (ej. galactosa = galactolípidos).
Fosfolípidos	Un grupo alcohol del glicerol está unido a ácido fosfórico, esterificado a su vez con colina (lecitinas) o etanolamina (cefalinas).
Sin glicerol	
Esfingolípidos	El glicerol es reemplazado por esfingosina que se une a un ácido graso y ácido fosfórico, esterificado a su vez con colina o etanolamina (esfingomielinas) o un azúcar (cerebrósidos).
Ceras	Alcoholes monohídricos de alto peso molecular esterificados con un ácido graso de cadena larga.
Esteroides	La unidad estructural es el ciclopentanofenantreno. Incluyen esteroides, ácidos biliares, hormonas sexuales y adrenales.
Terpenos	La unidad estructural es el isopreno. Incluyen aromas, carotenoides, hormonas vegetales y vitaminas A, E y K.

* A partir de Cuvelier *et al.* (2004) y McDonald *et al.* (2006).

en función de la especie botánica, pero pueden distinguirse dos grandes grupos: aquellos ricos en ácidos grasos saturados de cadena media, como el de coco (C12:0= 46%) y palma (C16:0= 43%), y aquellos en que predominan los ácidos grasos insaturados de 18 carbonos como los de colza (C18:1= 58%), soja (C18:2= 53%) y lino (C18:3= 53%). Entre las grasas de origen animal, el sebo de vacuno es más saturado (C16:0+C18:0 >40%) que la manteca de cerdo (C18:1+C18:2 >50%). Los aceites de origen marino se caracterizan por su riqueza

en la carne y la leche con la consiguiente mejora de sus cualidades saludables para el ser humano (Collomb *et al.*, 2006; Givens *et al.*, 2006; Schmid *et al.*, 2006). Sin embargo, en ambos casos, los resultados obtenidos están estrechamente ligados al proceso digestivo de los rumiantes, en particular a causa de las modificaciones que los lípidos sufren por la fermentación microbiana ruminal (Bell, 1982).

El objetivo del presente trabajo es revisar la digestión de los lípidos de la dieta en el rumen e intestino delgado de los rumiantes.

TABLA II
NOMBRE Y CLASIFICACIÓN DE ALGUNOS ÁCIDOS GRASOS COMUNES

Ácidos	Nombre abreviado*	Serie
Saturados		
Caproico	C6:0	-
Caprílico	C8:0	-
Cáprico	C10:0	-
Laúrico	C12:0	-
Mirístico	C14:0	-
Palmítico	C16:0	-
Estearico	C18:0	-
Araquídico	C20:0	-
Behénico	C22:0	-
Insaturados		
Palmitoleico	C16:1cis-9	n-7
Oleico	C18:1cis-9	n-9
Linoleico	C18:2cis-9,cis-12	n-6
Linoléico	C18:3cis-9,cis12,cis-15	n-3
Eicosapentaenoico	C20:5cis-5,cis-8,cis-11,cis-14-cis17	n-3
Docosahexaenoico	C22:6cis-4,cis-7,cis-10,cis13-cis16-cis-19	n-3

n° de carbonos

* C18:2cis-9,cis-12 ← isómero y localización de los enlaces dobles

n° de enlaces dobles

Digestión Ruminal

Los lípidos de los alimentos sufren dos importantes transformaciones en el rumen: lipólisis y biohidrogenación (Figura 1). La lipólisis se refiere a la liberación por hidrólisis de los ácidos grasos esterificados en los triglicéridos, glicolípidos y fosfolípidos. La biohidrogenación consiste en la reducción de los enlaces dobles existentes en los ácidos grasos liberados.

Si los lípidos de la dieta son accesibles a la microflora del rumen, son hidrolizados rápida y extensamente. La lipólisis libera los ácidos grasos y el glicerol, o la galactosa en el caso de los glicolípidos, con nula o escasa acumulación de mono o diglicéridos (Hawke y Silcock, 1970). El glicerol y la galactosa libres son

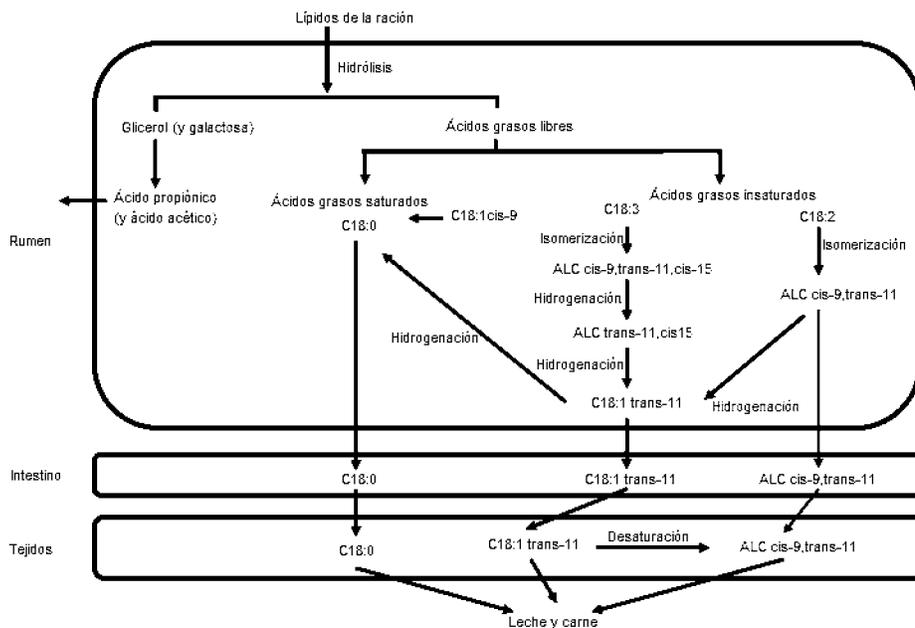


Figura 1. Esquema de la digestión ruminal de los lípidos. C18:0, ácido esteárico; C18:1, ácido oleico; C18:1 trans-11, ácido vaccénico; C18:2, ácido linoleico; C18:2 cis-9,trans-11, ácido ruménico; C18:3, ácido linolénico. Adaptado de Tanaka (2005).

rápida fermentados (Johns, 1953), el primero mayoritariamente a ácido propiónico mientras que el segundo lo es a ácido acético (Hobson y Mann, 1961). La principal actividad lipolítica es debida a lipasas, galactolipasas y fosfolipasas de origen mayoritariamente bacteriano pero también protozoario (Harfoot y Hazlewood, 1988). Las lipasas vegetales son secundarias en relación a las lipasas microbianas (Dawson *et al.*, 1977), y la lipasa de la saliva de los rumiantes tiene baja actividad (Gooden, 1973).

Garton *et al.* (1961) y Wood *et al.* (1963) comprobaron que el aceite de lino suministrado a ovejas era hidrolizado en cantidad superior a 80%; y según Bauchart *et al.* (1990a) la inclusión de varios aceites y grasas libres y semilla de colza molida o extrusionada resultó en la hidrólisis de los triglicéridos superior a 85 %. El modelo desarrollado por Moate *et al.* (2004) a partir de 36 tratamientos experimentales de 8 trabajos de investigación permitió estimar que la media de la lipólisis de 25 alimentos (incluyendo forrajes, alimentos no forrajeros y fuentes de grasa) es $82 \pm 17\%$, con valores $>70\%$ en 20 de los alimentos estudiados. Los valores más bajos correspondieron al heno de pasto ovillo (38%) y al jabón cálcico de destilado de ácidos grasos de palma (47%).

La lipólisis puede verse reducida por la presencia de antibióticos (Van Nevel y Demeyer, 1995) o un bajo pH ruminal (Van Nevel y Demeyer, 1996), así como por el incremento de la grasa incluida en la dieta o un elevado

punto de fusión de aquella (Beam *et al.*, 2000). La menor lipólisis observada en dietas ricas en almidón (Gerson y King, 1985) es debida probablemente al bajo pH ruminal que ocasiona el consumo de tales dietas (Sauvant *et al.*, 1999). Dohme *et al.* (2003) y Chow *et al.* (2004) observaron *in vitro* que la lipólisis de los aceites marinos disminuye al aumentar la cantidad de AEP y ADH en el medio.

Los ácidos grasos saturados liberados no sufren modificaciones en el rumen pero los insaturados son rápidamente hidrogenados por las bacterias. Los principales sustratos para la biohidrogenación presentes en los alimentos de los rumiantes son los ácidos linoleico y linolénico (Doreau y Ferlay, 1994). El proceso de biohidrogenación de los ácidos grasos insaturados de 18 carbonos conduce a la formación de ácido esteárico (Figura 1).

Es conocido que la biohidrogenación del ácido linoleico se realiza en tres pasos. En primer lugar ocurre una rápida isomerización del enlace cis-12 a trans-11, resultando proporciones variables de isómeros (cis-9,trans-11; trans-9,cis-11; trans-10,cis-12; etc.) de ALC, entre los que destaca el ácido ruménico (C18:2cis-9,trans-11) con un porcentaje en torno al 30% en vacas (Piperova *et al.*, 2002). En una segunda fase, el enlace cis-9 es hidrogenado para formar ácido vaccénico (C18:1trans-11). La biohidrogenación del ácido linolénico comienza igualmente con la isomerización del enlace cis-12 a trans-11, posteriormente se hidrogenan los enlaces cis-9 y cis-15 dan-

do lugar a ácido vaccénico. Este proceso no incluye la formación de ácido ruménico como intermediario pero sí de otros isómeros de ALC. En ambos casos, según Bauman *et al.* (1999), la velocidad a que el ácido vaccénico es reducido a ácido esteárico es más lenta que los pasos previos; en consecuencia, la acumulación de ácido vaccénico facilita que una parte del mismo escape del rumen y sea disponible para la absorción intestinal. En el caso del ácido oleico, no ocurre solamente la biohidrogenación a ácido esteárico sino que, además, se forman numerosos isómeros trans (Mosley *et al.*, 2002) y parte del mismo es transformado en los ácidos 10-hidroxiesteárico y 10-cetoesteárico, como demostraron Jenkins *et al.* (2006).

Moate *et al.* (2004) estimaron tasas medias de biohidrogenación *in vivo* de los ácidos oleico, linoleico y linolénico de 27, 88 y 244% por hora, respectivamente. Estos valores son sustancialmente mayores que los obtenidos *in vitro* por Beam *et al.* (2000) para el ácido linoleico (9-12%/h) y Enjalbert *et al.* (2003) para los ácidos linoleico y linolénico (19-38%/h y 20-46%/h, respectivamente). Según Moate *et al.* (2004), las diferencias serían debidas a que las condiciones *in vitro* (ausencia de partículas de alimento y adición de tampones y CO₂ al medio) tienen un efecto negativo sobre la biohidrogenación. Sauvant y Bas (2001) calcularon que la eficacia media de la biohidrogenación, en proporción al número de enlaces dobles en los ácidos grasos consumidos, es cercano a 2/3, con promedio de $69,1 \pm 14\%$ (20,3-92,0%). Los factores que determinan la eficacia de la biohidrogenación son diversos. En primer lugar, la isomerización previa a la biohidrogenación requiere que el grupo carboxilo de la molécula esté libre, lo cual determina que la lipólisis pueda considerarse como la etapa limitante del proceso global y que todos los factores que repercuten sobre la lipólisis afecten también a la biohidrogenación (Bauman *et al.*, 2003). La eficacia de la biohidrogenación se relaciona negativamente con la proporción de concentrados en la dieta (Sauvant y Bas, 2001). De hecho, la biohidrogenación es más intensa en dietas con abundantes forrajes (Kucuk *et al.*, 2001; Lee *et al.*, 2006). Cuando disminuye la proporción de forraje, el flujo de isómeros C18:1trans totales hacia el duodeno puede duplicarse (Loor *et al.*, 2004). Ello es debido, principalmente, a un incremento lineal del flujo del isómero C18:1trans-10, cuya proporción en dichas circunstancias puede pasar del 4 al 25% del total de isómeros del grupo (Piperova *et al.*, 2002; Loor *et al.*, 2004). En general, todas aquellas características de la dieta, como el pequeño tamaño de partícula, abundancia

de concentrados, exceso de almidón degradable en rumen, ausencia de tampones, que reducen el valor medio diario de pH ruminal a menos de 6,25 (Sauvant *et al.*, 1999) afectan negativamente a la eficacia de la biohidrogenación (Figura 2). Troegeler-Meynadier *et al.* (2006) comprobaron *in vitro* que un pH <6 inhibe la isomerización y la segunda reducción, lo cual puede relacionarse con el hecho que las bacterias celulolíticas, principales responsables de la biohidrogenación, son muy sensibles a valores de pH <6 (Slyter, 1986; Owens *et al.*, 1998). Otros factores que afectan negativamente a la eficacia de la biohidrogenación son la elevada concentración de los ácidos linoleico (Atkinson *et al.*, 2006; Harvatine y Allen, 2006) y linolénico (Troegeler-Meynadier *et al.*, 2006). También, la presencia en el medio ruminal de AEP y ADH inhibe la reducción del ácido vaccénico (Chow *et al.*, 2004; Lee *et al.*, 2005), la de los ácidos oleico y linoleico (AbuGhazaleh y Jenkins, 2004) y la suya propia (Dohme *et al.*, 2003; Chow *et al.*, 2004).

La reducción de la biohidrogenación resulta en la acumulación de ácido vaccénico principalmente, pero también de ALC en el líquido ruminal (Jalc *et al.*, 2007) y, en función de la cantidad aportada y el pH, de los propios AGPI que sirven de sustrato (Martin y Jenkins, 2002; Griswold *et al.*, 2003; Bessa *et al.*, 2005). Esta situación aumenta la cantidad de dichos ácidos grasos que pasa al intestino delgado.

En condiciones normales, el promedio de AGPI que llega intacto al duodeno es 10-15% de los presentes en la dieta (Givens *et al.*, 2006). La inclusión de semillas de oleaginosas o fuentes de grasa protegidas en la dieta de los rumiantes es una práctica común para preservar a los ácidos grasos insaturados de la digestión ruminal y evitar los conocidos efectos negativos de las grasas y los aceites libres sobre la población microbiana del rumen (Jenkins, 1993). En el caso de las semillas de oleaginosas, el grado de protección varía en función de la naturaleza física y química de la envoltura externa, el tamaño de la semilla y el procesado (Kenelly, 1996). Según Jenkins y Bridges (2007) la semilla de soja entera re-

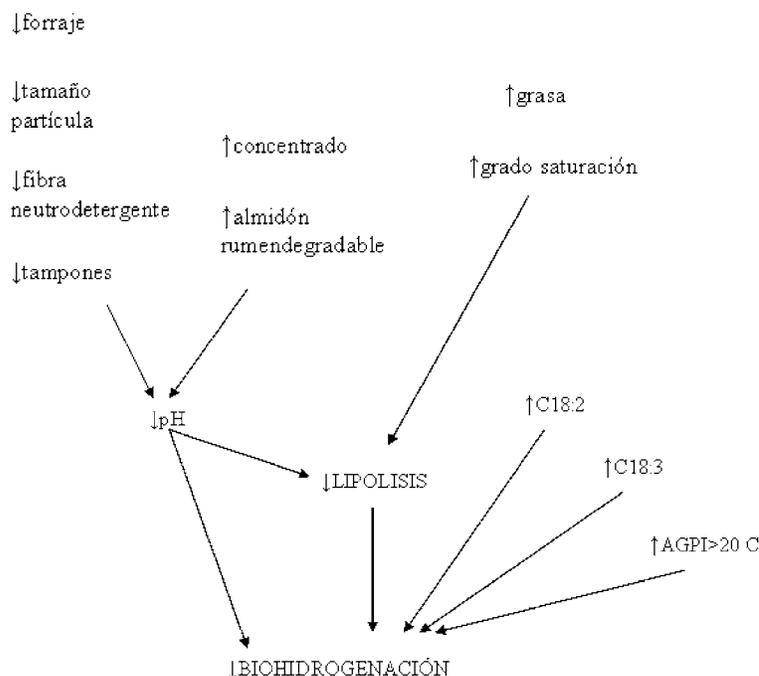


Figura 2. Factores que afectan a la eficacia de la biohidrogenación.

sulta en mayor protección de los AGPI que las de algodón y colza. No obstante, la protección que ofrecen las semillas de oleaginosas es siempre limitada debido a su rotura durante la masticación y la rumia (Doreau y Ferlay, 1994). Los tratamientos físicos o químicos de las fuentes de grasa proporcionan el mayor grado de protección, sobre todo la encapsulación (Gulati *et al.*, 1997). La protección otorgada a las fuentes de grasa por los distintos tratamientos aumenta con el grado de saturación y la longitud de cadena de los ácidos

grasos que contienen (Sukhija y Palmquist, 1990; Ferlay *et al.*, 1992; Lundy y Jenkins, 2003). Jenkins y Bridges (2007) realizaron un metanálisis de 93 observaciones obtenidas en 25 estudios y concluyeron que las semillas de oleaginosas y las fuentes de grasa protegidas proporcionan en muy pocas ocasiones verdadera protección de los AGPI frente a la digestión ruminal, pero permiten aumentar el aporte de ácidos grasos insaturados en la dieta y, por tanto, la cantidad de los mismos que llega al intestino delgado, a la par que se minimizan los efectos negativos sobre los microorganismos ruminales.

Diversos trabajos han puesto de manifiesto la importancia de la síntesis microbiana de lípidos y la ocurrencia de una pérdida ruminal de ácidos grasos, particularmente cuando la dieta contiene grasa añadida (Jenkins, 1993; Doreau y Ferlay, 1994; Sauvant y Bas, 2001). De las relaciones halladas por los autores mencionados (Tabla III) puede calcularse que el flujo de lípidos microbianos al duodeno alcanza un valor próximo a 10g·kg⁻¹ de materia seca consumida (MSI) y que la pérdida ruminal de ácidos grasos oscila entre 8 y 20g/100g de ácidos grasos consumidos. Sauvant y Bas (2001) destacaron que los lípidos microbianos permiten al animal rumiante disponer de ácidos grasos de cadena larga aunque la dieta sea pobre en lípidos; de hecho, estos autores calcularon un balance ruminal medio de lípidos en dietas sin grasa añadida de +0,48g·kg⁻¹ MSI frente a -0,15g·kg⁻¹ MSI en las dietas con lípidos añadidos. La síntesis *de novo* de lípidos microbianos no es constante (Moate *et al.*, 2004) sino que se reduce progresivamente al aumentar el contenido graso de la dieta. Ello es debido a que los microorganismos ruminales utilizan preferentemente ácidos grasos preformados para la síntesis de fosfolípidos (Demeyer *et al.*, 1978) y la constitución de reservas citoplasmáticas (Bauchart *et al.*, 1990b).

El balance negativo observado en las dietas con grasa

TABLA III
FLUJO DUODENAL Y DIGESTIBILIDAD INTESTINAL DE LOS ÁCIDOS GRASOS TOTALES SEGÚN DIFERENTES AUTORES*

Consumo de ácidos grasos		Flujo de ácidos grasos al intestino g por día			Digestibilidad intestinal de los ácidos grasos (%)		
% MS	g/d	(1)	(2)	(3a)	(4)	(3b)	(5)
3	700	619	759	759	80,7	84,1	77,5
4	925	826	943	966	77,6	75,9	74,3
5	1150	1033	1127	1150	73,7	70,8	71,1
6	1375	1240	1311	1334	69,5	67,4	67,9

* Para una vaca de 600kg de peso vivo que consuma 23kg de materia seca por día.

(1) Jenkins (1993) según la ecuación: Flujo de lípidos de la dieta (g/d) = 0,92 x Consumo de lípidos (g/d) - 25,5.

(2) Doreau y Ferlay (1994) según la ecuación: Flujo de ácidos grasos totales (g/kg MSI) = 0,80 x Consumo de ácidos grasos (g/kg MSI) + 9,29.

(3) Sauvant y Bas (2001) según las ecuaciones: a) Flujo de ácidos grasos totales (% MSI) = 0,829 x Consumo de ácidos grasos (% MSI) + 0,843; y b) Ácidos grasos digestibles (%MSI) = 1,09 + 0,49 x Ácidos grasos (% MSI).

(4) Palmquist (1991) según la ecuación: Ácidos grasos absorbidos (g/d) = -55,9 + 1,044 x Ácidos grasos consumidos (g/d) - 0,000224 x (Ácidos grasos consumidos)² (g/d).

(5) Digestibilidad de los ácidos grasos (%) = 87,56 - 8,591 x Ácidos grasos consumidos (g/kg PV).

añadida es difícil de explicar, ya que la degradación microbiana de los lípidos de la dieta a compuestos inferiores es <1% *in vitro* (Wu *et al.*, 1991) e *in vivo* (Wood *et al.*, 1963). Igualmente, la absorción de los ácidos grasos de cadena larga a través del epitelio ruminal es prácticamente nula (Wood *et al.*, 1963; Bickerstaffe *et al.*, 1972). Doreau y Chilliard (1997) señalaron tres posibles causas que justificarían las pérdidas: 1) aumento de la absorción ruminal en respuesta al aumento de concentración de ácidos grasos; 2) catabolismo de los ácidos grasos a cuerpos cetónicos en las células epiteliales del rumen; y 3) degradación oxidativa por parte de las bacterias adheridas al epitelio de donde tomarían el oxígeno necesario. El balance negativo es más común en dietas con más del 5% de grasa pero no se ha encontrado relación con el tipo de fuente de grasa (Doreau y Ferlay, 1994).

Digestión Intestinal

El proceso de digestión intestinal se resume en la Figura 3. Los ácidos grasos que llegan al duodeno se encuentran mayoritariamente adsorbidos en las partículas alimenticias, las bacterias y las células endoteliales descamadas (Demeyer y Doreau, 1999). Los ácidos grasos son liberados de las partículas por detergencia polar. Las sales biliares favorecen la interacción de los ácidos grasos con los fosfolípidos de la bilis y el agua, lo cual conduce a la formación de una fase líquida cristalina. El avance de la digesta se acompaña de un aumento del pH desde un valor de 3-4 en las proximidades del orificio común de los conductos biliar y pancreático hasta 8 en el íleon (Noble, 1978). El aumento del pH facilita que la fase líquida cristalina se disperse en presencia de las sales biliares para formar una solución micelar. Simultáneamente, la liberación de lisolecitinas desde los fosfolípidos biliares y bacterianos por la acción de las fosfolipasas pancreáticas estimula aún más la solubilización y mejora el paso de los ácidos grasos a través de capa acuosa que recubre las microvellosidades intestinales (Bauchart, 1993). Los pocos triglicéridos que escapan del rumen son hidrolizados en los tramos iniciales del intestino delgado por la lipasa pancreática, cuya actividad se mantiene a pesar del bajo pH (óptimo de 7,5-7,8) gracias a la protección que presta la presencia de las sales biliares (Noble, 1978).

Bauchart (1993) señaló que la elevada capacidad de solubilización de las sales biliares y las lisolecitinas del sistema micelar, y la dificultad de formación de sales cálcicas insolubles en duodeno y yeyuno por el bajo pH de la digesta, justificarían la elevada digesti-

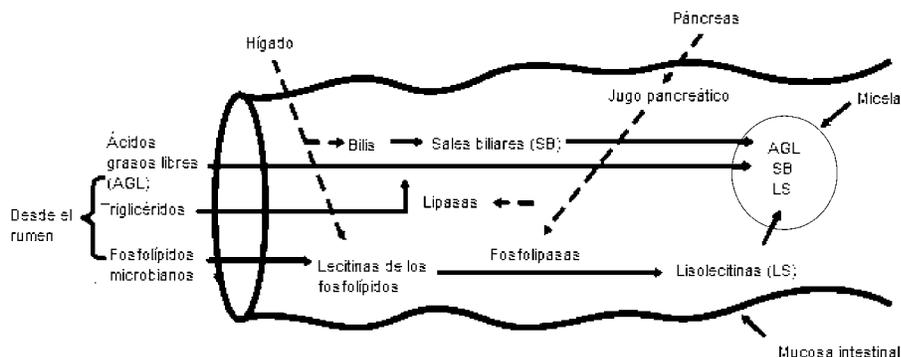


Figura 3. Esquema de la digestión intestinal de los ácidos grasos en los rumiantes. Adaptado de Bauman y Lock (2006).

bilidad de los ácidos grasos observada en las dietas convencionales (2-3% de grasa), con un valor medio de 80 y 92% para los ácidos grasos saturados e insaturados, respectivamente. En dietas con y sin grasa añadida, Doreau y Chilliard (1997) a partir de la bibliografía, y Moate *et al.* (2004) con su modelo, calcularon digestibilidades medias de 79 y 73%, 77 y 73%, 85 y 89%, 83 y 83%, y 76 y 78% para los ácidos palmítico, esteárico, oleico, linoleico y linolénico, respectivamente.

Plascencia *et al.* (2005) revisaron varios factores que podrían incidir en la digestibilidad de la grasa de la dieta. Tales como contenido de ácidos grasos libres, proporción de ácidos grasos saturados e insaturados, longitud de cadena, y forma de adición a la dieta, llegando a la conclusión de que la cantidad consumida es el principal factor determinante. En este sentido, Palmquist (1991), Sauviant y Bas (2001) y Plascencia *et al.* (2003) establecieron, a partir de la bibliografía, diversas relaciones significativas negativas entre el consumo o el contenido de ácidos grasos de la dieta y la digestibilidad de los mismos (Tabla III). Según la ecuación de Plascencia *et al.* (2003), la digestibilidad solamente es >80% cuando el consumo de ácidos grasos totales es <1g·kg⁻¹ de peso vivo. Estos autores señalaron que la digestión intestinal de los ácidos grasos es el principal determinante de la variación del valor de energía neta de las fuentes de grasa incluidas en la dieta. De acuerdo con Noble (1978) y Plascencia *et al.* (2005) el descenso observado de la digestibilidad de la grasa al aumentar su consumo podría deberse a la limitada capacidad de producción de bilis de los rumiantes, ya que la solubilización micelar depende exclusivamente de las sales biliares y las lisolecitinas debido a la reducida presencia de monoglicéridos en la digesta de estas especies. De hecho, Plascencia *et al.* (2004) encontraron una relación lineal significativa entre el por-

centaje de digestibilidad posruminal de los ácidos grasos y la cantidad de bilis producida por gramo de lípidos en duodeno. Estos autores hallaron que la producción de bilis aumentó linealmente en respuesta al incremento de grasa en la dieta (de 0 a 8%) pero, sin embargo, la cantidad de bilis en relación a los ácidos grasos presentes en duodeno se redujo linealmente de 23,4 a 16,7ml·g⁻¹ de lípidos.

De acuerdo con el trabajo de Plascencia *et al.* (2003) la reducción observada en la digestibilidad se debe, sobre todo, a la menor absorción intestinal de los ácidos palmítico y esteárico, ya que la de los ácidos grasos insaturados no se ve afectada. En este sentido, mediante un metanálisis de la digestión intestinal de los ácidos grasos de 18 carbonos (77 experimentos y 294 tratamientos), Glasser *et al.* (2008) hallaron que la absorción del ácido esteárico se satura cuando su flujo duodenal es muy elevado y calcularon que su digestibilidad se reduce de 81,8 a 40,0% cuando aquel aumenta de 5 a 100g·kg⁻¹ MSI. Plascencia *et al.* (2005) señalaron que la reducción de la digestibilidad de los ácidos grasos saturados puede explicar 85-100% de la variación del valor nutricional observado para las grasas adicionadas a las dietas de los rumiantes.

Conclusiones

De acuerdo con la bibliografía revisada, la extensión de la digestión ruminal de los lípidos de la dieta determina la proporción de los distintos ácidos grasos que llega al intestino delgado. La digestibilidad de los ácidos grasos en el intestino delgado depende, a su vez, de la cantidad de lípidos consumida. Ambos hechos deberán considerarse cuando se incluya fuentes de grasa en la dieta de los rumiantes, bien cuando el fin sea influir en los ácidos grasos disponibles para el metabolismo, bien si se pretende aumentar la concentración energética de aquella.

REFERENCIAS

- AbuGhazaleh AA, Jenkins TC (2004) Disappearance of docosahexaenoic and eicosapentaenoic acids from cultures of mixed ruminal microorganisms. *J. Dairy Sci.* 87: 645-651.
- Atkinson RL, Scholljegerdes EJ, Lake SL, Nayigihugu V, Hess BW, Rule DC (2006) Site and extent of digestion, duodenal flow, and intestinal disappearance of total and esterified fatty acids in sheep fed a high-concentrate diet supplemented with high-linoleate safflower oil. *J. Anim. Sci.* 84: 387-396.
- Bauchart D (1993) Lipid absorption and transport in ruminants. *J. Dairy Sci.* 76: 3864-3881.
- Bauchart D, Legay-Carmier F, Doreau M (1990a) Ruminal hydrolysis of dietary triglycerides in dairy cows fed lipid-supplemented diets. *Repr. Nutr. Dev.* 30 (Suppl. 2): 187S.
- Bauchart D, Legay-Carmier F, Doreau M, Gaillard B (1990b) Lipid metabolism of liquid-associated and solid-adherent bacteria in rumen contents of dairy cows offered lipid-supplemented diets. *Br. J. Nutr.* 63: 563-578.
- Bauman DE, Lock AL (2006) Concepts in lipid digestion and metabolism in dairy cows. *Tri-State Dairy Nutrition Conference*. <http://tristatedairy.osu.edu/Bauman.pdf> (Cons. 3/12/09).
- Bauman DE, Perfield II JW, de Veth MJ, Lock AL (2003) New perspectives on lipid digestion and metabolism in ruminants. *Proc. Cornell Nutr. Conf.* pp. 175-189.
- Bauman DE, Baumgard LH, Corl BA, Griinari JM (1999) Biosynthesis of conjugated linoleic acid in ruminants. *Proc. American Society of Animal Science* www.asas.org/JAS/symposia/proceedings/0940.pdf (Cons. 13/02/09).
- Beam TM, Jenkins TC, Moate PJ, Kohn RA, Palmquist DL (2000) Effects of amount and source of fat on the rates of lipolysis and biohydrogenation of fatty acids in ruminal contents. *J. Dairy Sci.* 83: 2564-2573.
- Bell AW (1982) Control of lipid metabolism in ruminants. *Proc. Nutr. Soc. Aus.* 7: 97-104.
- Bessa RJB, Portugal V, Mendes IA, Santos-Silva J (2005) Effect of lipid supplementation on growth performance carcass and meat quality and fatty acid composition of intramuscular lipids of lambs fed dehydrated lucerne or concentrate. *Livest. Prod. Sci.* 96: 185-194.
- Bickerstaffe R, Noakes DE, Anison EF (1972) Quantitative aspects of fatty acid biohydrogenation, absorption and transfer into milk fat in the lactating goat with special reference to the cis- and trans-isomers of octadecenoate and linoleate. *Biochem. J.* 130: 607-617.
- Chilliard Y, Ollier A (1994) Alimentation lipidique et métabolisme du tissu adipeux chez les ruminants. Comparaison avec le porc et les rongeurs. *INRA Prod. Anim.* 7: 293-308.
- Chow TT, Fievez V, Moloney AP, Raes K, Demeyer D, De Smet S (2004) Effect of fish oil on *in vitro* rumen lipolysis, apparent biohydrogenation of linoleic and linolenic acid and accumulation of biohydrogenation intermediates. *Anim. Feed Sci. Technol.* 117: 1-12.
- Collomb M, Schmid A, Sieber R, Wechsler D, Ryhanen EL (2006) Conjugated linoleic acids in milk fat: Variation and physiological effects. *Int. Dairy J.* 16: 1347-1361.
- Cuvellier C, Cabaraux JF, Dufrasne I, Hornick JL, Istasse L (2004) Acides gras: nomenclature et sources alimentaires. *Ann. Med. Vet.* 148: 133-140.
- Dawson MR, Hemington N, Hazlewood GP (1977) On the role of higher plant and microbial lipases in the ruminal hydrolysis of grass lipids. *Brit. J. Nutr.* 38: 225-232.
- Demeyer D, Doreau M (1999) Targets and procedures for altering ruminant meat and milk lipids. *Proc. Nutr. Soc.* 58: 593-607.
- Demeyer D, Henderson C, Prins RA (1978) Relative significance of exogenous and de novo synthesized fatty acids in the formation of rumen microbial lipids *in vitro*. *Appl. Env. Microbiol.* 35: 24-31.
- Dohme F, Fievez V, Raes K, Demeyer D (2003) Increasing levels of two different fish oils lower ruminal biohydrogenation of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid *in vitro*. *Anim. Res.* 52: 309-320.
- Doreau M, Chilliard Y (1997) Digestion and metabolism of dietary fat in farm animals. *Br. J. Nutr.* 78 (Supp. 1): S15-S35.
- Doreau M, Ferlay A (1994) Digestion and utilisation of fatty acids by ruminants. *Anim. Feed. Sci. Technol.* 45: 379-396.
- Enjalbert F, Eynard P, Nicot MC, Troegeler-Meynardier A, Bayourthe C, Moncoulon R (2003) *In vitro* versus *in situ* ruminal biohydrogenation of unsaturated fatty acids from a raw or extruded mixture of ground canola seed/canola meal. *J. Dairy Sci.* 86: 351-359.
- Ferlay A, Chilliard Y, Doreau M (1992) Effects of calcium salts differing in fatty acid composition on duodenal and milk fatty acid profiles in dairy cows. *J. Sci. Food Agr.* 60: 31-37.
- Fuller MJ (2008) *Enciclopedia de Nutrición y Producción Animal*. Acribia. Zaragoza, España. 620 pp.
- Garton GA, Lough AK, Vioque E (1961) Glyceride hydrolysis and glycerol fermentation by sheep rumen contents. *J. Gen. Microbiol.* 25: 215-225.
- Gerson T, King ASD (1985) The effects of dietary starch and fibre on the *in vitro* rates of lipolysis and hydrogenation by sheep rumen digesta. *J. Agr. Sci.* 105: 27-30.
- Givens DI, Kliem KE, Gibbs RA (2006) The role of meat as a source of n-3 polyunsaturated fatty acids in the human diet. *Meat Sci.* 74: 209-218.
- Glasser F, Schmidely P, Sauvant D, Doreau M (2008) Digestion of fatty acids in ruminants: a meta-analysis of flows and variation factors: 2. C18 fatty acids. *Animal* 2: 691-704.
- Gooden JM (1973) The importance of lipolytic enzymes in milk fed and ruminating calves. *Aust. J. Biol. Sci.* 26: 1189-1199.
- Griswold KE, Apgar GA, Robinson RA, Jacobson BN, Johnson D, Woody HD (2003) Effectiveness of short-term feeding strategies for altering conjugated linoleic acid content of beef. *J. Anim. Sci.* 81: 1862-1871.
- Gulati SK, Scott TW, Ashes JR (1997) *In-vitro* assessment of fat supplements for ruminants. *Anim. Feed Sci. Technol.* 64: 127-132.
- Harfoot CG, Hazlewood GP (1988) Lipid metabolism in the rumen. En Hobson N (Ed.) *The Rumen Microbial Ecosystem*. Elsevier. London, UK. pp. 285-322.
- Harvatine KJ, Allen MS (2006) Fat supplements affect fractional rates of ruminal fatty acid biohydrogenation and passage in dairy cows. *J. Nutr.* 136: 677-685.
- Hawke JC, Silcock WR (1970) The *in vitro* rate of lipolysis and biohydrogenation in rumen contents. *Biochim. Biophys. Acta* 218: 201-212.
- Hobson N, Mann SO (1961) The isolation of glycerol-fermenting and lipolytic bacteria from the rumen of the sheep. *J. Gen. Microbiol.* 25: 227-240.
- INRA (2002) In Sauvant D, Perez JM, Tran G (Eds). *Tables de Composition et de Valeur Nutritive des Matières Premières Destinées aux Animaux d'Élevage*. INRA. Paris, Francia. 301 pp.
- Jalc D, Certik M, Kundrikova K, Namestrova P (2007) Effect of unsaturated C18 fatty acids (oleic, linoleic, and α -linolenic acid) on ruminal fermentation and production of fatty acid isomers in an artificial rumen. *Vet. Med.* 52: 87-94.
- Jenkins TC (1993) Lipid metabolism in the rumen. *J. Dairy Sci.* 76: 3851-3863.
- Jenkins TC, Bridges WC Jr (2007) Protection of fatty acids against ruminal biohydrogenation in cattle. *Eur. J. Lipid Sci. Technol.* 109: 778-789.
- Jenkins TC, AbuGhazaleh AA, Freeman S, Thies EE (2006) The production of 10-hydroxystearic and 10-ketostearic acids is an alternative route of oleic acid transformation by the ruminal microbiota in cattle. *J. Nutr.* 136: 926-931.
- Johns AT (1953) Fermentation of glycerol in the rumen of the sheep. *NZ J. Sci. Tech.* 35: 262-269.
- Kennelly JJ (1996) The fatty acid composition of milk fat as influenced by feeding oilseeds. *Anim. Feed Sci. Technol.* 60: 137-152.
- Kucuk O, Hess BW, Ludden A, Rule DC (2001) Effect of forage: concentrate ratio on ruminal digestion and duodenal flow of fatty acids in ewes. *J. Anim. Sci.* 79: 2233-2240.
- Lee MRF, Tweed JKS, Moloney AP, Scollan ND (2005) The effects of fish oil supplementation on rumen metabolism and the biohydrogenation of unsaturated fatty acids in beef steers given diets containing sunflower oil. *Anim. Sci.* 80: 361-367.
- Lee MRF, Tweed JKS, Dewhurst RJ, Scollan ND (2006) Effect of forage: concentrate ratio on ruminal metabolism and duodenal flow of fatty acids in beef steers. *Anim. Sci.* 82: 31-40.
- Loor JJ, Ueda K, Ferlay A, Doreau M, Chilliard Y (2004) Biohydrogenation, duodenal flow, and intestinal digestibility of trans fatty acids and conjugated linoleic acids in response to dietary forage: concentrate ratio and linseed oil in dairy cows. *J. Dairy. Sci.* 87: 2472-2485.
- Lundy III FP, Jenkins TC (2003) The ability of amide versus calcium salts of soybean oil to increase unsaturated fatty acid concentration in omasal or continuous culture samples. *J. Dairy. Sci.* 86 (Supp. 1): 34.
- Martin SA, Jenkins TC (2002) Factors affecting conjugated linoleic acid and trans-C18:1 fatty acid production by mixed ruminal bacteria. *J. Anim. Sci.* 80: 3347-3352.
- McDonald P, Edwards RA, Greenhalgh JFD, Morgan CA (2006) *Nutrición Animal*. Acribia. Zaragoza, España. 616 pp.
- Moate PJ, Chalupa W, Jenkins TC, Boston RC (2004) A model to describe ruminal metabolism and intestinal absorption of long chain fatty acids. *Anim. Feed Sci. Technol.* 112: 79-105.
- Morand-Fehr M, Tran G (2001) La fraction lipidique des aliments et les corps gras utilisés en alimentation animale. *INRA Prod. Anim.* 14: 285-302.

- Mosley EE, Powell GL, Riley MB, Jenkins TC (2002) Microbial biohydrogenation of oleic acid to trans isomers *in vitro*. *J. Lipid Res.* 43: 290-296.
- Noble RC (1978) Digestion, absorption and transport of lipids. *Prog. Lipid Res.* 17: 55-91.
- Owens FN, Secrist DS, Hill WJ, Gill DR (1998) Acidosis in cattle: A review. *J. Anim. Sci.* 76: 275-286.
- Palmquist DL (1991) Influence of source and amount of dietary fat on digestibility in lactating cows. *J. Dairy Sci.* 74: 1354-1360.
- Palmquist DL, Jenkins TC (2003) Challenges with fats and fatty acids methods. *J. Anim. Sci.* 81: 3250-3254.
- Piperova LS, Sampugna J, Teter BB, Kalscheur KF, Yurawecz MP, Ku Y, Morehouse KM, Erdman RA (2002) Duodenal and milk trans octadecenoic acid and conjugated linoleic acid (CLA) isomers indicate that postabsorptive synthesis is the predominant source of cis-9-containing CLA in lactating dairy cows. *J. Nutr.* 132: 1235-1241.
- Plascencia A, Mendoza GD, Vásquez C, Zinn RA (2005) Factores que influyen en el valor nutricional de las grasas utilizadas en las dietas para bovinos de engorda en confinamiento: una revisión. *Interciencia* 30: 134-142.
- Plascencia A, Mendoza GD, Vásquez C, Zinn RA (2003) Relationship between body weight and level of fat supplementation on fatty acid digestion in feedlot cattle. *J. Anim. Sci.* 81: 2653-2659.
- Plascencia A, Mendoza GD, Vásquez C, Zinn RA (2004) Influences of levels of fat supplementation on bile flow and fatty acid digestion in cattle. *J. Anim. Vet. Adv.* 11: 763-768.
- Sauvant D, Bas P (2001) La digestion des lipides chez le ruminant. *INRA Prod. Anim.* 14: 303-310.
- Sauvant D, Meschy F, Mertens D (1999) Les composantes de l'acidose ruminale et les effets acidogènes des rations. *INRA Prod. Anim.* 11: 49-60.
- Schmid A, Collomb M, Sieber R, Bee G (2006) Conjugated linoleic acid in meat and meat products: A review. *Meat Sci.* 73: 29-41.
- Slyter LL (1986) Ability of pH-selected mixed ruminal microbial populations to digest fiber in various pHs. *Appl. Env. Microbiol.* 52: 390-391.
- Sukhija S, Palmquist DL (1990) Dissociation of calcium soaps of long-chain fatty acids in rumen fluid. *J. Dairy Sci.* 73: 1784-1787.
- Tanaka K (2005) Occurrence of conjugated linoleic acid in ruminant products and its physiological functions. *Anim. Sci. J.* 76: 291-303.
- Troegeler-Meynadier A, Bret-Bennis L, Enjalbert F (2006) Rates and efficiencies of reactions of ruminal biohydrogenation of linoleic acid according to pH and polyunsaturated fatty acids concentrations. *Repr. Nutr. Dev.* 46: 713-724.
- Van Nevel CJ, Demeyer DI (1995) Lipolysis and biohydrogenation of soybean oil in the rumen *in vitro*: inhibition by antimicrobials. *J. Dairy Sci.* 78: 2797-2806.
- Van Nevel CJ, Demeyer DI (1996) Influence of pH on lipolysis and biohydrogenation of soybean oil by rumen contents *in vitro*. *Repr. Nutr. Dev.* 36: 53-63.
- Wood RD, Bell MC, Grainger RB, Teekell RA (1963) Lipid components of sheep rumen bacteria and protozoa. *J. Nutr.* 79: 62-68.
- Wu Z, Ohajuruka A, Palmquist DL (1991) Ruminant synthesis, biohydrogenation, and digestibility of fatty acids by dairy cows. *J. Dairy Sci.* 74: 3025-3034.

LIPID DIGESTION IN THE RUMINANT: A REVIEW

Andrés L. Martínez Marín, Manuel Pérez Hernández, Luis Pérez Alba and Gustavo Gómez Castro

SUMMARY

Healthy qualities of ruminant meat and milk for human consumption depend heavily on their fatty acid profile, which in turn is closely related to the lipid digestion in those animal species. Because of the rumen bacteria (microbiota) dietary lipids which are not "protected" in some way undergo a process of lipolysis and biohydrogenation resulting in saturation of most unsaturated fatty acids ingested. The extension of this process depends upon the amount and characteristics of the ingested lipids, and of the whole diet through its effect on rumen pH. Because biohydrogenation is not always complete, some characteristic intermediate fatty acids are produced in the rumen, mainly vaccenic acid and

isomers of conjugated linoleic acid, as the rumenic acid. Despite the lack of monoglycerides in duodenal digesta, fat intestinal digestibility is high because of the abundance of microbial and bile lysolecithins. However, some studies suggest that fat intestinal digestibility decreases when lipid intake increases, probably due to the limited bile production. Clearly, digestion of lipids in the rumen has the greatest influence on the amount of the different types of fatty acids that enter the small intestine, whereas their digestion in the small intestine determines the energy value of the extra fat included in the diet.

DIGESTÃO DOS LÍPIDIOS NOS RUMINANTES: UMA REVISÃO

Andrés L. Martínez Marín, Manuel Pérez Hernández, Luis Pérez Alba e Gustavo Gómez Castro

RESUMO

As qualidades saudáveis da carne e do leite dos ruminantes para o ser humano dependem, entre outros fatores, do tipo e as proporções dos ácidos graxos que contêm, que por sua vez estão estreitamente relacionadas com a digestão dos lipídios em ditas espécies. Devido às bactérias do rúmem, os lipídios incluídos na dieta que não estão protegidos em alguma forma sofrem um processo de lipólise e biohidrogenação que resulta na saturação da maioria dos ácidos graxos insaturados consumidos. A extensão do processo depende das características dos lipídios (tipo e quantidade) e a dieta (efeito no pH ruminal). Quando se reduz a eficiência da biohidrogenação, se acumulam produtos intermediários característicos no rúmem, tais como o ácido vacênico e isô-

meros do ácido linoleico conjugado, entre os que destaca o ácido rumênico. Apesar da ausência de monoglicéridios na digesta duodenal, a digestibilidade intestinal da gordura é elevada pela presença de abundantes lisolecitinas biliares e microbianas. No entanto, distintos estudos sugerem que a digestibilidade intestinal diminui, provavelmente devido à limitada produção de bilis, ao aumentar a quantidade de gordura consumida. Claramente, a digestão microbiana ruminal dos lipídios têm a máxima influência na quantidade dos distintos tipos de ácidos graxos que passa ao intestino delgado, em tanto que a digestão intestinal determina o valor energético da gordura extra incluída na dieta.