

Digestión, absorción y metabolismo de los lípidos en monogástricos y rumiantes¹⁻²⁻³

Son sustancias orgánicas insolubles en agua (hidrófobas) y solubles en solventes orgánicos como éter, benceno y cloroformo. En el análisis inmediato de los alimentos se incluyen en la fracción denominada Extracto etéreo.

Clasificación.



1. Lípidos simples saponificables.

A. Grasas.

Se trata de sustancias incoloras, inodoras e insípidas excepto cuando se enrancian que adquieren tonalidades más oscuras y amarillentas y modifican su olor y sabor.

Las **grasas** o **triglicéridos** son **esteres de la glicerina** (o **glicerol**) con **ácidos grasos**. En presencia de un **álcali** sufren el proceso de **saponificación** que consiste en la **hidrólisis** de la **grasa** formándose **glicerol** y liberándose los **ácidos grasos** que se unen al **álcali** formando una **sal alcalina hidrosoluble (jabón)**. En el organismo la saponificación se produce merced a las **lipasas** segregadas por el **páncreas**.

Las grasas son sustancias hidrófobas (no solubles en agua) pero pueden formar emulsiones como, por ejemplo, las que se encuentran en la leche.

La mayor parte de las **grasas alimentarias** se suministran en forma de **triacilglicéridos**, que se deben **hidrolizar** para dar **ácidos grasos (AG)** y **monoacilglicéridos (o glicerol)** antes de ser absorbidos.

La digestión de las grasas se produce de forma eficaz y casi completa en el **intestino delgado** por **secreción pancreática** de **lipasas**. El **estómago** interviene en el proceso de digestión de las grasas debido a su **acción agitadora**, que ayuda a crear **emulsiones**.

1) Universidad de Córdoba, España.

<https://www.uco.es/zootecniaygestion/menu.php?tema=154>

2) <http://www.fao.org/docrep/V4700S/v4700s07.htm>

3) Técnico de la EEA INTA Bordenave (CERBAS) (Bs As). Master Sc, y Doctor en Cs Veterinarias, (Univ. Agraria La Habana, CUBA). Especializado en Nutrición de bovinos. Correo: afmayer56@yahoo.com.ar; fernandez.anibal@inta.gob.ar

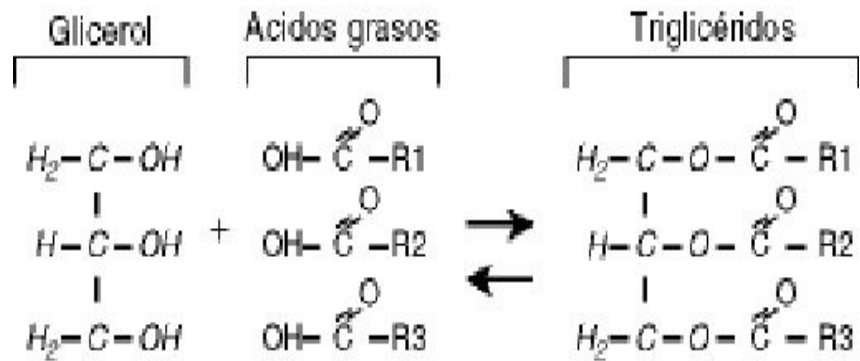


Figura 1: Estructura básica de los triglicéridos. Los radicales (R1, R2, y R3) consisten de una cadena carbonada de longitud y saturación variable.

Las **grasas** que entran en el **intestino** se mezclan con la **bilis** y posteriormente se **emulsionan**.

La **lipasa pancreática** cataliza la **hidrólisis de los ácidos grasos** de las posiciones **1 y 3**, generando **2-monoacilglicéridos**.

La **lipasa de lipoproteínas**, que se encuentra en la **pared interior** de los **capilares sanguíneos**, **hidroliza** los **triglicéridos**, liberando **AG**. Estos **AG** entran en el **tejido adiposo**, donde se **almacenan**, y en los **músculos**, donde se utilizan como **combustible**.

Los **ésteres del colesterol** son **hidrolizados** por la **hidrolasa de ésteres de colesterol pancreática**.

Los **ácidos grasos libres** y los **monoglicéridos** (o **glicerol**) son **absorbidos** por los **enterocitos**, las células de la **pared intestinal**.

Los **AG inferiores a 14** átomos de carbono **entran** directamente en el **sistema de la vena porta** y son **transportados** hacia el **hígado**.

Los **AG con 14 o más carbonos** se vuelven a **esterificar** dentro del **enterocito** y entran en circulación a través de la **ruta linfática** en forma de **quilomicrones**. Sin embargo, la **ruta de la vena porta** también es una ruta de **absorción de los AG**.

Los **quilomicrones** son partículas lipoproteicas que proceden de las grasas alimentarias y son empaquetadas por las células de la mucosa. Entran en el torrente sanguíneo a través de los vasos linfáticos.

La mayoría de los **ácidos poliinsaturados** se comportan como **ácidos grasos esenciales**.

Las **grasas vegetales**, de los **peces** y las **aviaries** tienen **mayor grado** de **insaturación** que las de los **mamíferos**. También dentro de un mismo animal la composición de la grasa varía, por ejemplo, la **grasa corporal** de una **vaca** está **más saturada** (más consistente), que la de la **leche**.

La **grasa de la leche** está integrada por **AG** con **menor número de carbono** (grasa más blanda).

El **punto de fusión** determina si el lípido es **líquido o sólido** a temperaturas ambiente. El **punto de fusión** depende principalmente del **grado de saturación** y en **menor grado** por la longitud de la **cadena carbonada**. En general los que tienen **menos de diez carbonos** son **líquidos**.

Los **AG** de **cadena larga** tienen entre **4 y 24 átomos de carbono** y un **solo grupo carboxilo**, predominando los de cadena entre **14 y 18 carbonos** (Tabla 1).

Tabla 1: Ácidos grasos comunes encontrados en la dieta de vacas lecheras.			
Nombre común	Estructura química	Fórmula química	Punto de fusión (° C)
Ácidos saturados			
Mirístico	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{12}-\text{COOH}$	(C14:0)	54
Palmítico	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{14}-\text{COOH}$	(C16:0)	63
Esteárico	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_{16}-\text{COOH}$	(C18:0)	70
Ácidos insaturados			
Palmitoleico	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_5-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$	(C16:1)	61
Oleico	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_7-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$	(C18:1)	13
Linoleico	$\text{CH}_3-(\text{CH}_2)_4-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$	(C18:2)	-5
Linolénico	$\text{CH}_3-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}=\text{CH}-(\text{CH}_2)_7-\text{COOH}$	(C18:3)	-11

Las **grasas vegetales** tienen entre el **70 a 80% de AG insaturados** y tienden a quedarse en **estado líquido** (denominado comúnmente **aceites**). Por otro lado, las **grasas de origen animal** contienen **40-50% de AG saturados** y tienden a quedarse en **estado sólido** (denominado comúnmente **grasas**). El **grado de saturación** tiene un efecto marcado en la **digestión** y, en el caso de los rumiantes, puede interferir con la fermentación de la fibra en el rumen.

B. Ácidos grasos esenciales.

Diffícilmente se dan carencias o enfermedades carenciales por ausencia de AG en la ración, pero en circunstancias muy especiales o experimentalmente se pueden citar problemas de crecimiento y dermatológicos en ratas con dietas carentes de grasa. Los **AG esenciales** son el **linoleico, linolénico y araquidónico**.

C. Ceras

Son lípidos sencillos compuestos por un ácido graso de cadena larga esterificado con un alcohol de alto peso molecular. Carecen de valor nutritivo puesto que no son digeridas por animales. Suelen constituir las cubiertas protectoras de tejidos animales (lana, plumas) y vegetales.

2. Lípidos compuestos saponificables.

Son ésteres de los ácidos grasos con grupos polares hidrófilos (bases nitrogenadas, azúcares) además de los restos de ácidos graso hidrófobos.

A. Fosfolípidos

Esteres del glicerol en el que **dos grupos hidroxilo** se esterifican con **2 AG de cadena larga** y 1 grupo con **ácido fosfórico**. Presentan propiedades emulsionantes y realizan importantes funciones en el **transporte de lípidos en la sangre**.

Los más abundantes en animales y vegetales son las **lecitinas** en las que el **ácido fosfórico** se encuentra también **esterificado** con la **base nitrogenada colina**.

Los fosfolípidos son componentes menores en los alimentos, encontrados principalmente en las bacterias del rumen. Abundan en los forrajes.

B. Glicolípidos

Los **glicolípidos** son una segunda clase de lípidos que se encuentran principalmente en los **forrajes** (gramíneas y leguminosas).

Tienen una estructura parecida a los triglicéridos con la excepción que **uno** de los **tres AG** ha sido **sustituido** por un **azúcar** (usualmente **galactosa**). Dos **grupos hidroxilo del glicerol** se esterifican con AG especialmente **linoleico**. Al **otro grupo hidroxilo** se incorporan una o dos moléculas de **galactosa**.

C. Esfingolípidos

Contienen el **amino-alcohol esfingosina** en vez del glicerol, al que se le añaden un ácido graso, fosfato y colina. Abundan en las membranas del tejido nervioso.

D. Lipoproteínas

Son **lípidos** asociados a **proteínas específicas**. Importantes en el transporte de lípidos por vía sanguínea.

Lípidos no saponificables.

No contienen **ácidos grasos** y **no** pueden formar **jabones**.

A. Esteroides

Grupo de compuestos fisiológicamente importantes en animales y vegetales derivados del ciclopentanoperhidrofenantreno.

B. Terpenos.

Tienen olores y sabores característicos. Al degradarse producen isopreno. No proporcionan energía a los animales.

Dentro de este grupo también se incluyen los carotenoides, pigmentos vegetales y vitaminas liposolubles, como lípidos no saponificables y misiones específicas en el interior del organismo.

Digestión y absorción de grasas.

El **objetivo** primario de la **digestión** de los **lípidos** es hacerlos **hidromiscibles** y puedan **absorberse** a través de las **microvellosidades intestinales** que están recubiertas por una **capa acuosa**. No obstante, existen diferencias entre rumiantes y monogástricos.

1. Digestión y absorción de grasas en monogástricos.

La **separación mecánica** de los **lípidos** de los demás nutrientes comienza en el **estómago** por efecto de los movimientos peristálticos. Dicha acción continúa en el **duodeno** a donde llega una grosera emulsión de grasa que se irá hidrolizando gracias a la acción combinada de las **lipasas pancreáticas** y de las **sales biliares**.

El tamaño de las partículas de grasa se reduce hasta los 500-1000 Å. La acción detergente de las sales biliares es previa a la acción de la lipasa pues deja las partículas grasas con mayor superficie por unidad de volumen con lo que facilita la acción de las enzimas pancreáticas.

La hidrólisis de los triglicéridos aun así no es total, sino que se forman unas micelas de monoglicéridos, ácidos grasos y ácidos biliares que poseen grupos polares que se orientan hacia el exterior en contacto con la fase acuosa, mientras que los grupos no polares forman el corazón lipídico de la micela. Las micelas producidas en la luz del duodeno tienen un diámetro de 50-100 Å y transportan los lípidos hasta las células de la mucosa intestinal donde son posteriormente absorbidas.

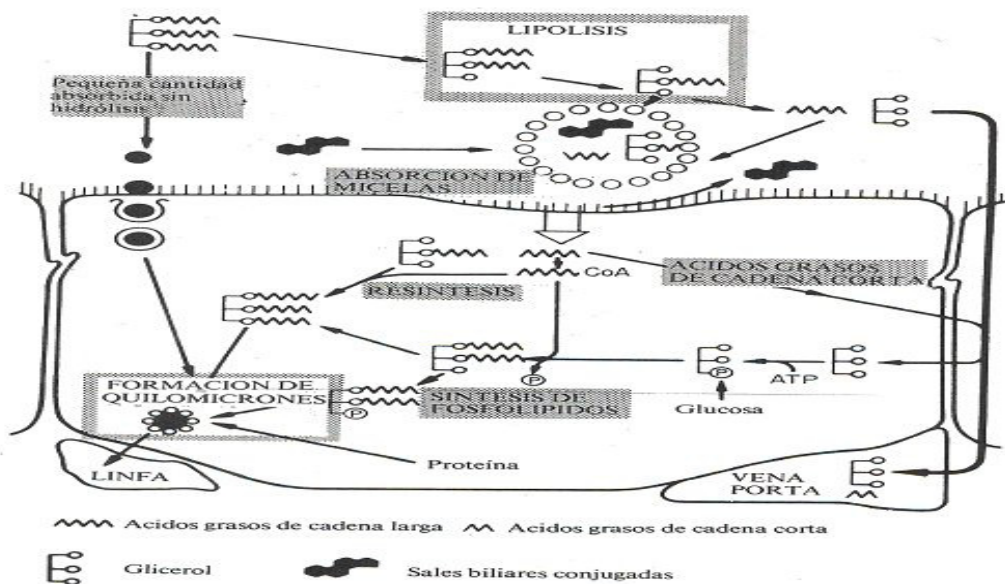


2. Hidrólisis y saturación de lípidos en el rumen

En el **rumen**, la mayoría de los lípidos son **hidrolizados**. Se rompe el enlace entre el **glicerol** y los **tres ácidos grasos**. El **glicerol** se fermenta rápidamente para formar **AGV**. Algunos **ácidos grasos** son utilizados por las **bacterias** para sintetizar los **fosfolípidos** necesarios para construir sus membranas de células.

Otra acción importante de los **microorganismos (MO) del rumen** es de **hidrogenar** los **AG insaturados**. En este proceso, un ácido graso resulta saturado porque un enlace doble se reemplaza por dos átomos de hidrogeno. Por ejemplo, la hidrogenación convierte el **ácido oleico** en **ácido esteárico**.

Los **AG libres (AGL)** en el rumen tienden a **ligarse** a partículas de **alimentos** y **MO** y propiciar más fermentaciones, especialmente de los **carbohidratos fibrosos**. La mayoría de los **lípidos** que **salen del rumen** son **AG saturados** (85-90%) principalmente en la forma de **ácidos palmítico y esteárico** ligados a partículas de alimentos y MO y los fosfolípidos microbianos (10-15%).



Absorción intestinal de los lípidos

Los **fosfolípidos microbianos** y los **ácidos grasos** procesados son **digeridos** y **absorbidos** a través de la pared del **intestino**. La **bilis secretada** por el **hígado** y las **secreciones pancreáticas** (ricas en enzimas y en especial las lipasas pancreáticas y bicarbonato) se mezclan con el contenido del intestino delgado. Las secreciones biliares en especial los ácidos glicocólico, taurocólico y cólico son esenciales para preparar los lípidos para absorción, formando partículas mezclables con agua que pueden entrar en las células intestinales. En las **células intestinales** la mayor parte de los **ácidos grasos** se ligan con **glicerol** (proveniente de la glucosa de la sangre) para formar **triglicéridos**.

Los triglicéridos, algunos **AGL**, **colesterol** y otras sustancias relacionadas con **lípidos** se **recubren** con **proteínas** para formar **lipoproteínas ricas en triglicéridos**, también llamados **lipoproteínas de baja densidad (LDL)**. Las lipoproteínas ricas en triglicéridos entran en los vasos linfáticos y de allí pasan al canal torácico (donde el sistema linfático se conecta con la sangre) y así llegan a la sangre. En contraste con la mayoría de nutrientes absorbidos en el tracto gastrointestinal los lípidos absorbidos no van al hígado, sino que entran directamente a la circulación general. Así los lípidos absorbidos pueden ser utilizados por todos los tejidos del cuerpo sin ser procesados por el hígado.

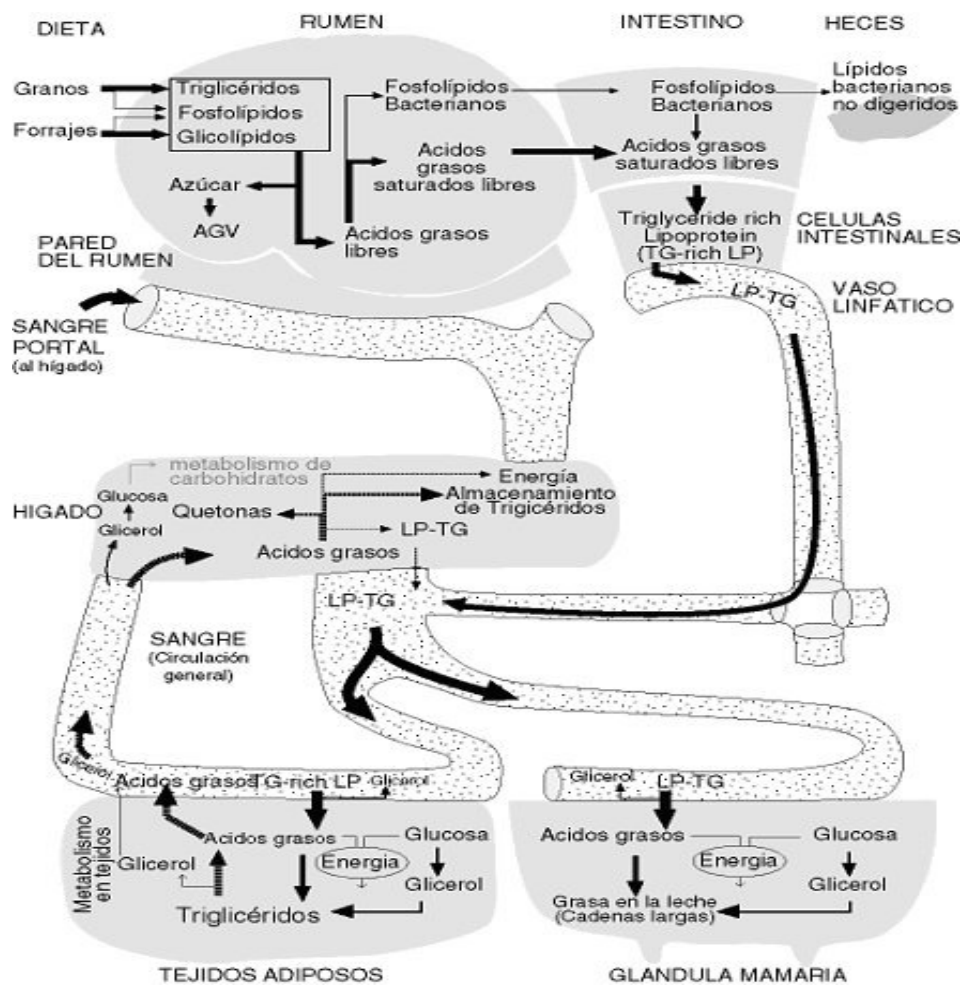


Figura 2: Metabolismo de lípidos en la vaca.

Utilización de los lípidos de la ración

Casi la **mitad de la grasa** presente en la **leche** deriva del **metabolismo de lípidos** en la **glándula mamaria**. Estos ácidos grasos provienen principalmente de las **lipoproteínas** ricas en triglicéridos. Un **aumento de AG** con **más de 16 átomos de carbono** en la dieta **aumenta su secreción en la leche**, pero también **inhibe** la **síntesis de ácidos grasos de cadena corta y mediana**.

Así la **depresión** marcada en la secreción de **grasa en la leche** cuando se alimenta las vacas con **dietas bajas en fibra** no puede ser compensando dando más grasa en la dieta.

Catabolismo de los lípidos

El principal mecanismo de obtención de energía de los lípidos lo constituye la **oxidación de los ácidos grasos**, que se obtienen de los triglicéridos mediante hidrólisis por lipasas específicas. Éstos siempre podrán entrar en el ciclo de Krebs, por lo que cuanto más largo sea el ácido graso mayor cantidad de energía se obtendrá en su oxidación. La glicerina también podrá degradarse si se transforma en dihidroxiacetona, entrando en la glucólisis.

Oxidación de los ácidos grasos

Los **excesos de glúcidos** ingeridos en la dieta se **almacenan**, para ser movilizados cuando el organismo lo necesite durante los periodos de ayuno o de demanda energética excesiva. Los **triglicéridos** son especialmente **aptos** para esta función. El principal mecanismo de obtención de energía de los lípidos lo constituye la llamada **beta-oxidación de los ácidos grasos**.

Los **ácidos grasos** que **no** se utilizan para sintetizar **eicosanoides** ni se incorporan a los **tejidos** se **oxidan** para producir **energía**.

Los AG proporcionan **energía** a través de la **beta oxidación** que tiene lugar en las **mitocondrias** de todas las células, excepto las del cerebro y las del riñón. Entran en la mitocondria en forma de los correspondientes derivados de **acil carnitina**. Los AG saturados de cadena corta, media y larga se someten al primer paso de la beta oxidación con distintas deshidrogenasas.

El proceso va generando sucesivamente moléculas de **acetil-CoA** que entran en el ciclo de los **ácidos tricarbóxicos** o en otras rutas metabólicas.

El **acetil-coenzima A** se incorpora al ciclo de Krebs para continuar su degradación. Como ejemplo el balance energético de **1 mol de ácido palmítico** (16 átomos de carbono) da lugar a **129 ATP**.

El **producto final** de los AG con un número **par de átomos de carbono** es el **acetato**.

Los **AG insaturados** requieren **dos pasos enzimáticos más** que los **AG saturados** para cambiar los **dobles enlaces en cis a trans** y para desplazarlos de la posición **alfa a la beta**.

Aun así, la **oxidación de los AG insaturados**, incluidos el **ácido linoleico**, es tan rápida o más que la del ácido palmítico. La reacción de la oxidación inicial es realizada por una enzima distinta de la que se encuentra en las mitocondrias; el acil-CoA graso entra directamente en esta organela. El proceso no conduce a la producción completa de acetato, sino que a la mitocondria se transfiere un ácido graso acortado para completar la oxidación.

Los **AG de cadena larga** (>20C) son **oxidados** preferentemente por los **peroxisomas**; también los ácidos grasos con menos de 14C se oxidan mediante este sistema.

La **oxidación peroxisomal** es normalmente **menos eficaz** que la **mitocondrial** y produce **más calor**. Este tipo de oxidación puede inducirse con alimentos de alto contenido en grasas.

El papel de hígado en la movilización de lípidos

En periodos de **sub-alimentación** o en la **primera parte de lactancia**, las vacas suplen su demanda energética movilizando los tejidos adiposos ya que la energía proveniente de la dieta no es suficiente. Los **ácidos grasos** de los triglicéridos **almacenados** en los **tejidos adiposos** (ubicados principalmente en el abdomen y encima de los riñones) son **liberados** hacia la **sangre**. Los **AG liberados** son **absorbidos** por el **hígado** donde pueden ser utilizados como fuente de **energía** o pueden ser **liberados** hacia la **sangre** y utilizados como una fuente de **energía** en **muchos tejidos**. El **hígado no** tiene una **alta capacidad** para formar y exportar **lipoproteínas ricas en triglicéridos** y los **AG excedentes** son **almacenados** como triglicéridos en el **hígado**.

La **grasa depositada** en el hígado hace difícil al hígado formar **más glucosa**. Esta condición ocurre principalmente en los **primeros días de lactancia** y puede llevar a desordenes metabólicos como **cetosis e hígado graso**.

Hígado graso

El **hígado graso** es un síntoma de un trastorno del metabolismo de las grasas relacionado con la **sobreproducción de grasa** en el **hígado** y un mayor transporte de grasa en el hígado o bien por la subutilización de grasa en el hígado o una defectuosa liberación de las mismas.

Colesterol

El **colesterol** se encuentra en todos los tejidos animales, es componente esencial de las membranas además de ser precursor de sustancias muy útiles al organismo como hormonas esteroideas, ácidos biliares o vitamina D. Sin embargo, factores exógenos como raciones ricas en grasas o con elevada proporción de ácidos graso saturados, hacen que el contenido en colesterol del organismo y del plasma se eleve con el consiguiente riesgo de aparición de trastornos vasculares y cardíacos.