

CAMBIOS EN EL PERFIL DE ÁCIDOS GRASOS EN PRODUCTOS ANIMALES EN RELACIÓN CON LA ALIMENTACIÓN ANIMAL Y HUMANA. IMPORTANCIA DEL ÁCIDO LINOLEICO CONJUGADO. 1. RUMIANTES

Carlos de Blas Beorlegui
Departamento de Producción Animal.
Universidad Politécnica de Madrid

1.- INTRODUCCIÓN

Las relaciones entre Nutrición y Salud humana han sido estudiadas extensamente en los últimos años, como consecuencia de la creciente preocupación de los consumidores de los países occidentales por la seguridad alimentaria, pero también por las posibilidades de utilización de la dieta como vehículo para la ingestión de nutrientes que han demostrado efectos favorables en la prevención y control de enfermedades.

Desde este punto de vista, los lípidos constituyen una fracción de la dieta particularmente significativa, al haber sido relacionados con la obesidad, la incidencia de problemas cardiovasculares y algunos tipos de tumores. Aunque se ha establecido que varios de sus componentes (vitaminas A y E, lecitina, AG ω -3) tienen una influencia claramente positiva sobre la salud humana, la presencia de lípidos en la dieta es considerada globalmente como negativa, de forma que la mayoría de las normas oficiales de alimentación recomienda limitaciones en su consumo. Estas normas han tenido un claro impacto en la demanda de productos alimenticios y han determinado cambios notables en los sistemas de producción animal, dirigidos hacia la obtención de alimentos con un menor contenido total en grasa.

Una actualización de la literatura reciente sobre este tema (Williams, 2000) muestra las diferencias entre los efectos específicos de los distintos ácidos grasos (AG) sobre la salud humana. Así, los AG saturados de cadena media (C_{12:0} – C_{16:0}) presentes en las grasas animales, pero sobre todo en los aceites de coco, palmiste y palma, altamente

utilizados por la industria de la alimentación humana, incrementan tanto la concentración total de colesterol en plasma como la de LDL, mientras que los de mayor longitud de cadena, como el ácido esteárico, serían más inertes desde este punto de vista. Por otra parte, la ingestión de AG monoinsaturados, abundantes en los aceites de oliva y colza, pero también en la grasa animal, tendría un efecto positivo, reduciendo el nivel de LDL en plasma. El efecto hipocolesterolémico es mayor cuando se ingieren AG poliinsaturados, pero en este caso se recomienda limitar su ingestión, por tratarse de nutrientes potencialmente oxidables y por sus efectos antagónicos con el metabolismo de los AG ω -3. Estos últimos están presentes de forma natural en los aceites de soja y colza y, sobre todo, en los de pescado, algas y linaza, y han demostrado su eficacia en la prevención de problemas cardiovasculares (efecto antiaterogénico y antitrombótico), en la reducción del crecimiento de tumores de distintos tipos, así como por sus efectos antiinflamatorios y en el desarrollo del cerebro y de las funciones mentales. Por ello, las recomendaciones dietéticas proponen un consumo mínimo, así como una relación máxima AG ω -6/AG ω -3, para favorecer la síntesis de productos activos de estos últimos a partir de sus precursores. Dada la dificultad práctica de alcanzar los niveles recomendados con las dietas medias actuales, se han desarrollado productos (huevos y leche) artificialmente enriquecidos en AG ω -3.

2.- ÁCIDO LINOLEICO CONJUGADO

El término ácido linoleico conjugado (CLA) incluye una mezcla de isómeros (principalmente cis-9, trans-11 y trans-10, cis-12) del ácido linoleico (cis-9, cis-12 octadecadienoico). El término 'conjugado' se refiere a que los dobles enlaces se encuentran separados por un solo átomo de carbono, al que están unidos por enlaces simples. La isomerización del ácido linoleico conjugado tiene lugar en reacciones de hidrogenación, como las que ocurren en el rumen, por lo que el CLA se encuentra de forma natural en la leche y tejidos de los rumiantes. Dentro de los animales monogástricos, sólo los conejos parecen capaces de sintetizar en el ciego y reciclar a través de la cecotrofia cantidades significativas de CLA (Gómez et al., 2004). El CLA puede ser también sintetizado químicamente a partir de la isomerización de fuentes concentradas de ácido linoleico, como los aceites de cártamo o girasol.

El grupo de Pariza et al. identificó en la Universidad de Wisconsin al CLA como un componente de la hamburguesa, tanto cruda como cocida, que podía inhibir la mutagénesis (Ha et al., 1987). A partir de su purificación y síntesis se demostró su eficacia en la supresión de distintos tumores (estómago, próstata, colon, mama) en distintos modelos animales, a concentraciones tan bajas como 0,05% o consumos equivalentes de 2 g/d en la dieta humana (Parodi, 1999; Watkins et al., 2000; Williams, 2000; Pariza et al., 2001; Belury, 2002, Azain, 2003).

El CLA también parece tener efectos antilipogénicos y lipolíticos en una amplia variedad de especies animales, tanto rumiantes como monogástricos (Azain, 2003), lo que tiene interés comercial tanto para la alimentación animal como para la especie humana. No obstante, debe tenerse en cuenta que las dosis de CLA requeridas para este efecto parecen ser superiores (alrededor del 0,5% de la dieta o consumos equivalentes de 15-20 g/d en la especie humana) y más difícilmente alcanzables a través de la dieta. Como consecuencia, los resultados de la adición de CLA a la dieta de personas con problemas de sobrepeso son dispares en función de la dosis empleada y la duración del tratamiento (Belury, 2002; Larsen et al., 2004; Terpstra, 2004; Malpuech-Brugere et al., 2004; Riserus et al., 2004; Gaullier et al., 2004) y parecen afectar más reduciendo la ganancia de grasa corporal que el peso vivo total (Pariza, 2004). La suplementación con CLA también parece proteger frente a la acumulación de lípidos en las arterias en conejos y hamsters, pero a dosis de empleo aún más elevadas (Williams, 2000).

Los mecanismos del modo de acción del CLA aún no se conocen, pero se han sugerido relaciones con su elevada actividad antioxidante, o con sus efectos sobre el metabolismo de los eicosanoides, la expresión génica o el incremento de la actividad lipolítica de los adipositos. Algunos efectos podrían ser específicos de los distintos tipos de isómeros, de forma que el cis-9, trans-11 (el más abundante en leche y tejidos de rumiantes) sería el más activo como agente anticarcinogénico, mientras que el trans-10, cis-12 sería el más activo por sus efectos sobre los adipocitos (Pariza et al., 2001).

El consumo diario de CLA en la dieta occidental (100-200 mg/d; Ritzenthaler et al., 2001) es bastante moderado e inferior a los niveles recomendados para resultar efectivo en alimentación humana (Williams, 2000). Además, su consumo se ha reducido como consecuencia de la disminución de la ingestión de leche, mantequilla y carne de rumiantes. Como consecuencia, en los últimos años se han realizado numerosos trabajos con el objetivo de enriquecer diferentes productos animales en CLA.

3.- DIGESTIÓN Y METABOLISMO DE ÁCIDOS GRASOS Y SÍNTESIS DE CLA EN RUMIANTES

La digestión ruminal de la grasa incluye sucesivamente su hidrólisis e hidrogenación. Estos procesos suelen tener lugar rápidamente, afectando a la mayor parte de la grasa ingerida, lo que explica que las grasas de rumiantes sean en general más saturadas que las de animales monogástricos. Sin embargo, en algunas circunstancias ligadas al tipo de dieta y al tipo de animal que la recibe, pueden ocurrir de forma incompleta.

3.1. Lipolisis

La hidrólisis de los lípidos de la dieta en el rumen tiene lugar por la acción de lipasas, galactosidasas y fosfolipasas producidas por bacterias (principalmente *Anaerovibrio lipolytica*) y protozoos (Harfoot y Hazlewood, 1988). La actividad tanto de las lipasas vegetales como de la salivar parece ser poco importante en rumiantes. El producto final del proceso son ácidos grasos libres y glicerina.

En la mayor parte de los casos, la lipolisis ocurre de forma rápida y casi total (90% en menos de una hora; Immig et al., 1993). Sin embargo, tal como se muestra en la figura 1, un incremento de la concentración de almidón en la dieta reduce, de forma muy significativa, la tasa de lipolisis en el rumen (Gerson et al., 1985). Este resultado podría ser debido a un cambio selectivo en la composición de la flora microbiana relacionado con el aumento paralelo de la acidez del contenido ruminal. En este sentido, Van Nevel y Demeyer (1996) observaron que un descenso del pH desde 6,3 hasta 5,25 reducía linealmente la liberación de ácido linoleico a partir de aceite de soja hasta menos de un tercio (ver figura 2). También se ha observado que la adición de antibióticos, especialmente ionóforos, reduce el grado de lipolisis *in vitro* (Van Nevel y Demeyer, 1995). Estas circunstancias (acidosis y uso de ionóforos) se dan actualmente en la práctica en los sistemas intensivos de cebo de rumiantes, en los que habría que esperar, por tanto, un mayor grado de estabilidad de la grasa en el rumen.

Figura 1.- Efecto del nivel de almidón en la dieta sobre el grado de lipólisis en el rumen (Gerson et al., 1985)

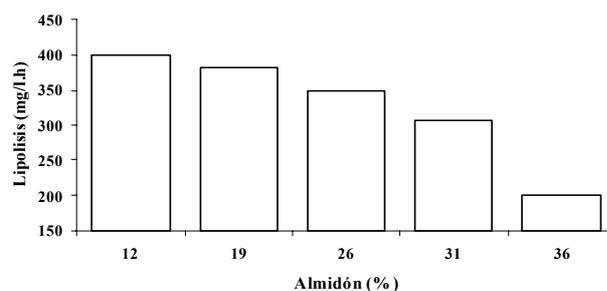
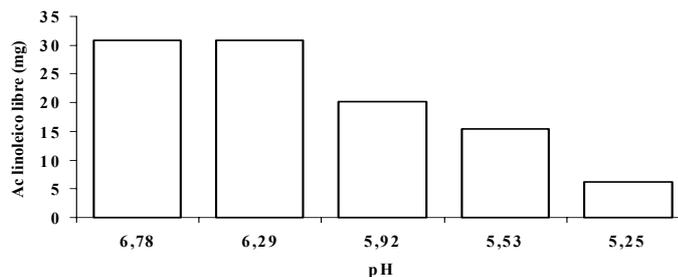
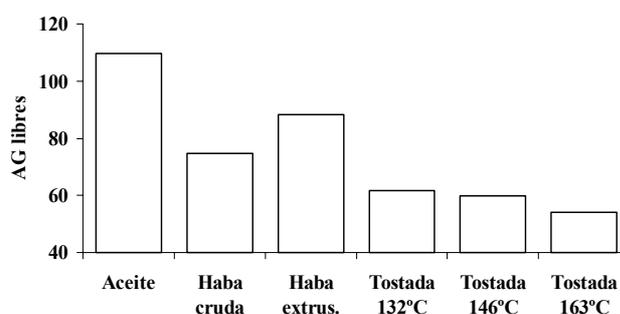


Figura 2.- Influencia del pH sobre la liberación *in vitro* de ácido linoleico de 80 mg de aceite de soja durante 6 h (Van Nevel y Demeyer, 1996b)



Otro factor que influye en la velocidad y grado de lipólisis es la fuente de grasa, ya que tiende a ser más alta cuando las grasas se suministran puras que cuando se encuentran protegidas (formando jabones cálcicos, por ejemplo) o integradas en una estructura celular, como las semillas oleaginosas enteras (Doreau y Ferlay, 1994). En este sentido, los resultados de Reddy et al. (1994) indican que el grado de hidrólisis del aceite de soja es superior cuando se suministra puro que cuando se añade a la dieta en forma de haba de soja integral. En el mismo trabajo se ha observado (ver figura 3) que el procesado por extrusión del haba de soja acelera la liberación de ácidos grasos, como consecuencia de la ruptura de las membranas celulares y de la mayor disponibilidad del aceite (que está localizado intracelularmente) para los microorganismos. En cambio, el tratamiento por tostado del haba redujo la lipólisis en un grado tanto mayor cuanto mayor fue la temperatura de procesado.

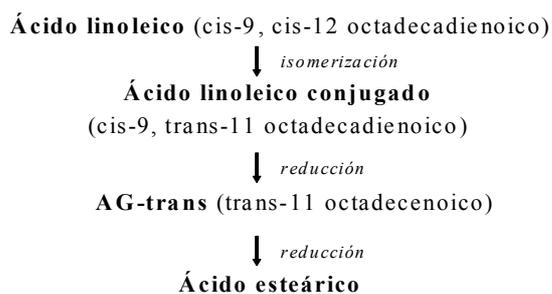
Figura 3.- Influencia del tipo de procesado del haba de soja sobre la liberación de AG libres (mg/g MS sustrato) después de 4 h de incubación (Reddy et al., 1994)



3.2.- Biohidrogenación

El resultado de la biohidrogenación del ácido linoleico se muestra en la figura 4. En un primer paso se produce una isomerización que da lugar a la síntesis de cis-9, trans-11 CLA (ácido ruménico) y posteriormente, en dos reducciones sucesivas, a la de ácido oleico 11-trans (ácido trans-vaccénico) y ácido esteárico.

Figura 4.- Vías de hidrogenación del ácido linoleico en el rumen (Harfoot y Hazelwood, 1988)



Este proceso es realizado por distintos tipos de bacterias ruminales, especialmente *Butirivibrio fibrisolvens*. Requiere la hidrólisis previa de las grasas, ya que sólo ocurre cuando los ácidos grasos tienen el grupo carboxilo libre (Demeyer y Hendericks, 1967). Por consiguiente, los mismos factores que reducen la lipólisis reducen también la biohidrogenación (Gerson et al., 1985; Van Nevel y Demeyer, 1996).

Así, de los resultados de una revisión de Doreau y Ferlay (1994) sobre 57 trabajos que se muestra en el cuadro 1, se deduce que el grado de hidrogenación de los ácidos linoleico y linolénico es casi total en dietas con menos de un 70% de concentrado, que es el caso habitual en rumiantes extensivos y lecheros. En cambio, la alimentación intensiva de rumiantes en cebo con dietas altamente concentradas y/o la utilización de ionóforos da lugar a un menor grado de hidrogenación, de forma que en estos casos aumenta el grado de insaturación de los lípidos que alcanzan el duodeno.

Cuadro 1.- Efecto del nivel de concentrado en la dieta sobre la hidrogenación (%) de los ácidos linoleico y linolénico (según revisión de Doreau y Ferlay, 1994)

	Proporción de concentrado en la dieta	
	< 70%	>70%
Ácido linoleico	60-95	35-60
Ácido linolénico	80-100	50-80

3.3.- Productos finales de la biohidrogenación

Tal como se muestra en la figura 4, el resultado final de la hidrogenación del ácido linoleico es el ácido esteárico. En el proceso se forman como productos intermedios ácidos grasos conjugados (principalmente ácido cis-9, trans-11 octadecadienoico, Fellner et al., 1997) y ácidos grasos monoinsaturados, con el doble enlace en configuración trans (principalmente ácido trans-vaccénico: trans-11 octadecenoico; Fellner et al., 1995).

La hidrogenación del ácido linoleico no llega generalmente a completarse, de forma que cantidades significativas de ácidos grasos conjugados y, especialmente, trans-monoinsaturados alcanzan el duodeno, son absorbidos y se retienen en la leche o en el tejido adiposo. La conversión del CLA en ácido trans-vaccénico es más rápida que la hidrogenación de éste a ácido esteárico, por lo que el ácido trans-vaccénico tiende a acumularse en los productos finales. De una revisión de Demeyer y Doreau (1999), cuyos resultados se muestran en el cuadro 2, se deduce que la proporción de ácido trans-vaccénico en el contenido duodenal es particularmente elevada en dietas suplementadas con aceite de soja o de girasol, y que contienen, por tanto, una alta proporción de ácido linoleico fácilmente accesible a la actuación de la flora microbiana ruminal.

Cuadro 2.- Efecto del tipo de dieta sobre la concentración (mg/100 mg AG) de ácido *trans*-vaccénico en el duodeno

Dieta	Hidrogenación, %	C _{18:t}	Referencia
Control	67,3	4,2	Wu et al., 1991
Control + 3% jabones Ca palma	58,3	3,3	
Control + 6% jabones Ca palma	53,0	2,5	
Dieta + 5,7% ac. soja	89,5	37,0	Enjalbert et al., 1994
Control	71,1	6,7	Kalscheur et al., 1994
Control + 3,7% ac. girasol	80,1	20,1	

3.4.- Metabolismo de ácidos grasos en la glándula mamaria

Una parte (alrededor de un 40%) de los AG de la leche de rumiantes (la más característica) es sintetizada *de novo* en la propia glándula mamaria utilizando como precursores acetato y β -hidroxibutirato procedentes de la fermentación de los hidratos de carbono en el rumen. Esta síntesis es catalizada por dos enzimas: acetil CoA carboxilasa (ACC) y AG sintetasa (AGS). Esta vía es el origen de los AG saturados de cadena corta y media (entre 4 y 14 átomos de carbono) y de aproximadamente la mitad del ácido palmítico. El resto del palmítico y los AG de cadena larga (principalmente C_{18:0} y C_{18:1}) procede de lípidos circulantes en sangre que tienen su origen en la grasa de la dieta, la grasa microbiana y la grasa movilizada de las reservas corporales.

Además, dentro de la glándula mamaria existe actividad $\Delta 9$ desaturasa, a través de la cual una parte del ácido esteárico y del ácido C_{18:1} *trans*-11 procedentes de la biohidrogenación ruminal se convierten en ácido oleico (*cis*-9) y CLA (*cis*-9, *trans*-11), respectivamente. Esta última es la vía cuantitativamente más importante (93% del CLA total en leche; Piperova et al., 2002) para la retención de CLA tanto en leche como en carne de rumiantes y, por ello, este isómero es el más abundante en este tipo de alimentos (más del 90%).

4.- MANIPULACIÓN DEL NIVEL Y TIPO DE GRASA LÁCTEA EN RUMIANTES

4.1. Ácidos grasos saturados de cadena corta y media

La grasa sintetizada en la glándula mamaria tiene una composición en ácidos grasos característica y estable. Sin embargo, el suministro de raciones con un bajo contenido en fibra efectiva, así como la suplementación de la dieta con aceites

poliinsaturados (aceites vegetales y de pescado) conducen a una disminución de la síntesis *de novo* y de la concentración total de grasa en la leche. Varias teorías se han formulado para explicar este efecto a través de los cambios inducidos por estas dietas en la proporción de ácidos grasos volátiles producidos en el rumen y/o en la secreción de insulina. La más reciente (Bauman y Griinari, 2001) relaciona la disminución de grasa en la leche con la entrada en la glándula mamaria de AG (trans-C_{18:1} y trans-10, cis-12 CLA) producidos como resultado de la biohidrogenación ruminal de la grasa insaturada (granos de cereales o suplementos concentrados). Estos AG actuarían como inhibidores de la actividad de las enzimas ACC y AGS (ver figuras 5 y 6), especialmente si la ingestión de forraje o la efectividad de su fibra no es suficiente para mantener el funcionamiento normal del rumen (e.g. dietas en base a silo de maíz con respecto a las de heno de alfalfa), ya que en estos casos se incrementaría la formación de enlaces trans en posición 10 (Loor et al., 2004), que serían inhibidores más activos (ver figura 6). En general todos los AG de cadena larga (> 18 C) inhiben la síntesis de grasa *de novo*, pero el efecto es tanto mayor cuanto mayor es la longitud de la cadena, su grado de insaturación y su proporción de dobles enlaces en configuración trans (Chilliard et al., 2001a).

Figura 5.- Efecto de la concentración de C_{18:1t} en leche sobre la secreción diaria total (g) de grasa láctea (Chilliard et al., 2001)

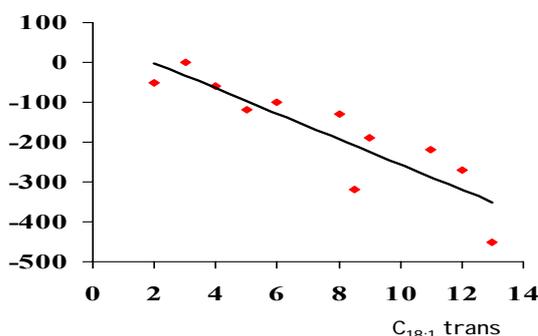
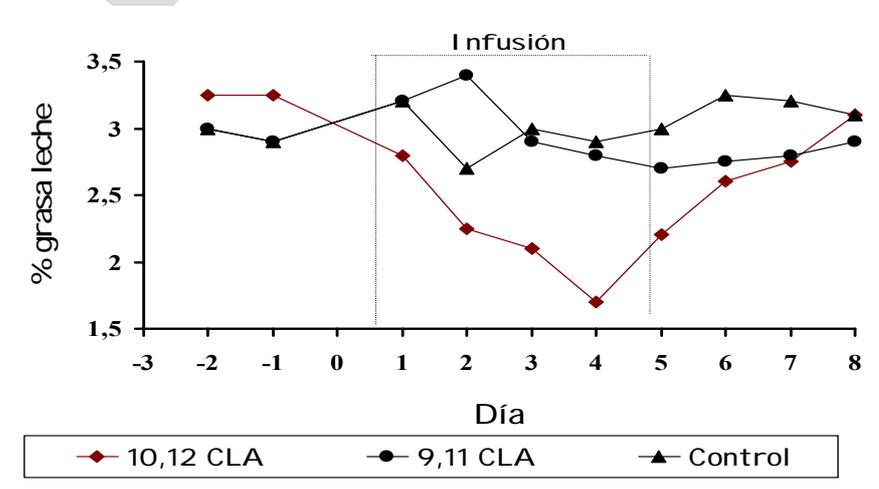


Figura 6.- Efecto de la infusión de distintos isómeros de CLA sobre el nivel de grasa en la leche (Bauman y Griinari, 2001)



La reducción de la grasa láctea puede tener interés práctico en el caso de explotaciones con problemas de cuota, o en el diseño de programas alimenticios para incrementar la producción de proteína láctea a expensas de la síntesis de grasa. Además, tal como se señaló anteriormente, estos AG saturados de cadena corta y media son los más aterogénicos entre los presentes en la grasa láctea. La reducción del nivel de grasa a partir del uso de raciones de bajo contenido en fibra resulta problemática por sus efectos negativos paralelos sobre la incidencia de acidosis ruminal, cetosis, laminitis, desplazamiento de abomaso, etc. Sin embargo, una disminución del nivel de grasa a través del suministro de suplementos concentrados en grasa insaturada podría tener efectos positivos sin afectar a la salud de los animales.

Así, el uso (20-50 g/d) de suplementos de trans-10, cis-12 CLA protegidos en forma de jabones cálcicos a vacas en el principio de lactación tiende a reducir la producción de grasa láctea (entre un 7 y un 25%) y a aumentar la de leche (0-10%) y proteína (1-16%), la eficacia reproductiva y, en general, a atenuar el stress relacionado con el elevado incremento de las necesidades energéticas después del parto (Griinari y Bauman, 2003). Análogamente, la concentración de grasa en la leche también se reduce con la suplementación de la ración con aceite de pescado y aceites vegetales poliinsaturados suministrados en forma libre o de semillas enteras en 0,8; 0,3 y 0,1 unidades porcentuales como media, respectivamente (Doreau et al., 1999). El efecto es mayor cuando las semillas se suministran extrusionadas (figura 7) o cuando el forraje base de la ración es silo de maíz en lugar de heno de alfalfa (ver figura 8). Esta reducción se debe fundamentalmente a una disminución de la síntesis de AG de cadena corta y media (ver figuras 9 y 10). En cambio, si los suplementos lipídicos son ricos en AG de cadena media (e.g. jabones cálcicos de aceite de palma), el nivel de grasa en la leche y su concentración en C_{16:0} aumenta significativamente (Chilliard et al., 2001).

Figura 7.- Efecto del tipo de procesado de la semilla de algodón sobre el contenido en grasa en la leche (Bernard y Calhoun, 1997)

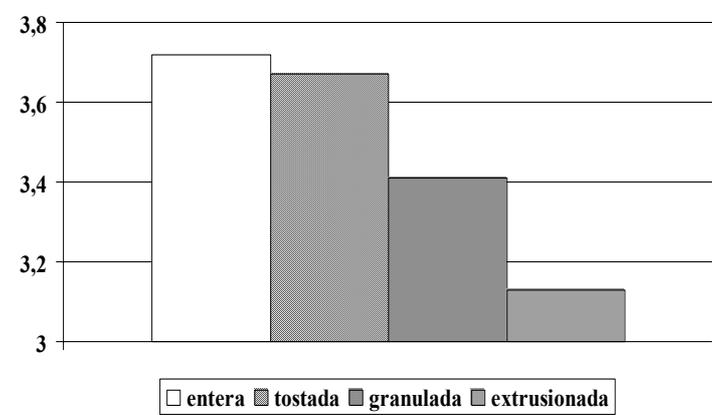


Figura 8.- Interacción entre la respuesta a la inclusión de un 10-15% de semilla de algodón y el tipo de forraje en la ración basal (n=10; Harris, 1991)

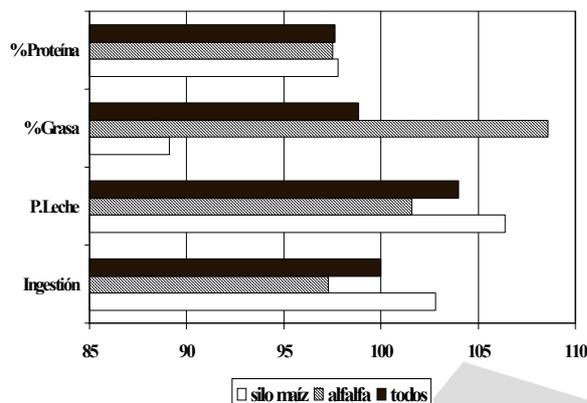


Figura 9.- Efecto de la sustitución de harina de soja (SBM) por haba de soja extrusionada (ESB) sobre la composición (%) en AG de la leche (media de 5 trabajos)

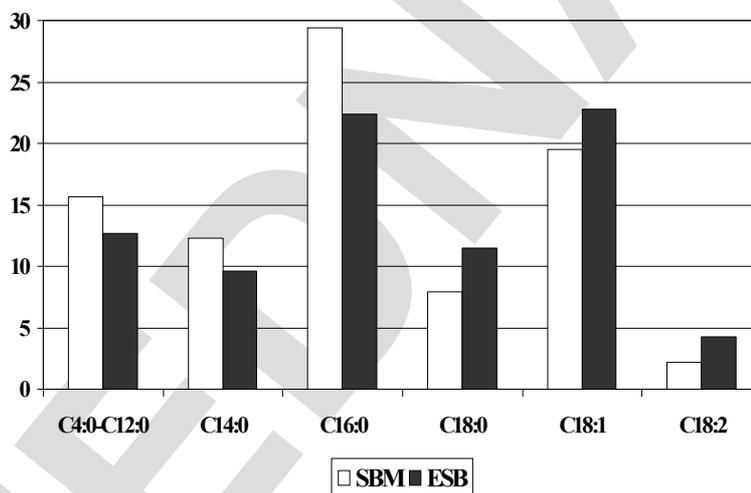
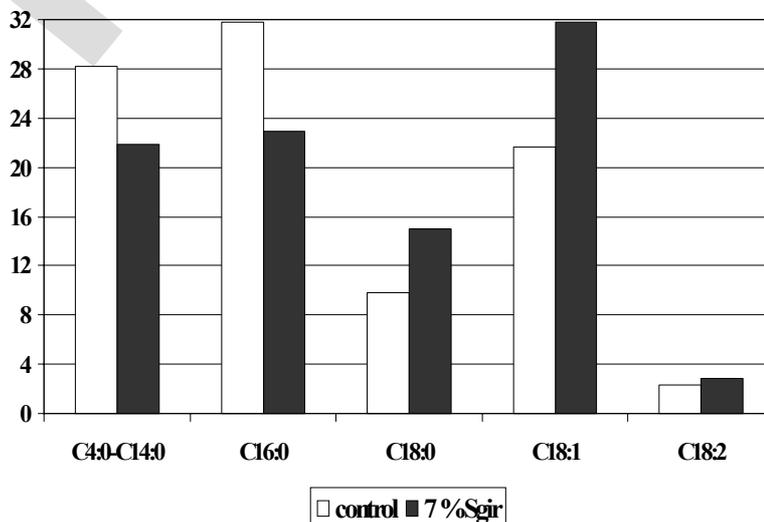


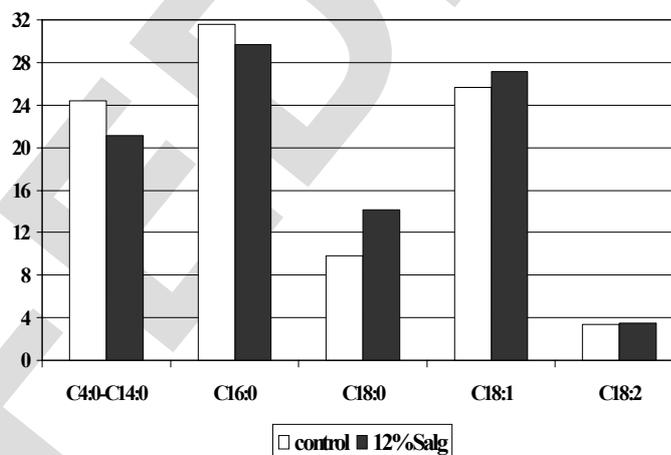
Figura 10.- Efecto de la adición de un 7% de semilla entera de girasol sobre la composición (%) en AG de la leche (Markus et al., 1996)



4.2.- Ácidos Esteárico y cis-9 Oleico

El contenido de AG de cadena larga ($> C_{18}$) en la leche está relacionado directamente con su concentración en plasma y, por tanto, con su inclusión en la ración o con la movilización de reservas corporales de lípidos. En el caso del ácido esteárico debe tenerse en cuenta que la hidrogenación de sus precursores insaturados en el rumen no siempre es completa y que, además, una parte (alrededor del 40%) del que llega a la glándula mamaria es desaturado a cis-9 $C_{18:1}$ por la elevada actividad $\Delta 9$ en las células secretoras (Chilliard et al., 2001). Una excepción la constituyen las raciones suplementadas con semilla de algodón, ya que esta semilla contiene AG ciclopropenoides (estercúlico y malvático) que inhiben la actividad de esta enzima. Como consecuencia, la inclusión en la ración de semilla de algodón en sustitución de otras semillas oleaginosas tiende a incrementar la proporción de esteárico/oleico (Harrison et al., 1995; Gulati et al., 1997; ver figura 11). Se tiende a considerar preferible, en cambio, una relación esteárico/oleico baja, por el mayor valor nutritivo del ácido oleico para la especie humana y por reducir el punto de fusión de la mantequilla.

Figura 11.- Efecto de la inclusión de semilla de algodón sobre la composición (%) en AG de la leche (Harrison et al., 1995)



Los contenidos medios en ácido esteárico y cis-9 oleico son del orden de un 10 y un 20%, respectivamente, del total de AG de la leche de vaca. La concentración de ambos tiende a aumentar en alrededor de 5 y 10 unidades porcentuales, respectivamente, con la adición a la ración de suplementos ricos en AG de 18 C, cualquiera que sea su grado de saturación (aceites vegetales, ver figuras 9 y 10, o grasas animales). Los máximos incrementos (+ 6 y + 14 unidades porcentuales, respectivamente) se consiguen mediante la utilización de sebos protegidos (Chilliard et al., 2001) y, en el caso del oleico, a través de la suplementación con aceites de colza o girasol rico en oleico protegidos de la fermentación ruminal. Las concentraciones de ácido oleico también aumentan en alrededor de 6 unidades porcentuales, mientras que las de AG de cadena corta y media se reducen en

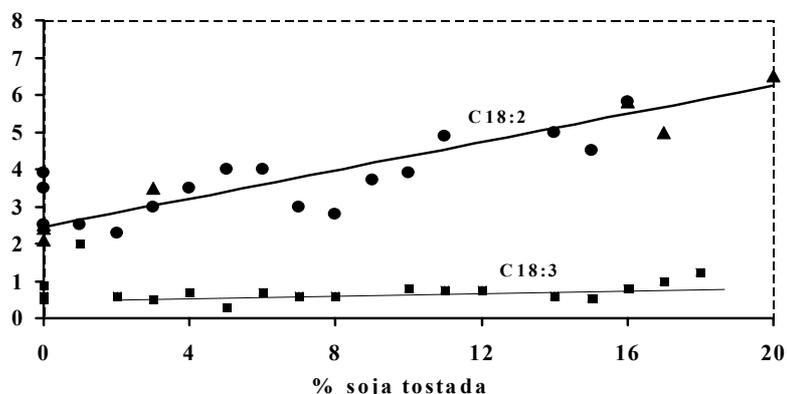
la misma cantidad, en las primeras semanas de lactación con respecto al resto, reflejando su diferente concentración en las reservas corporales (Harrison et al., 1995).

A igual composición de la dieta, una mayor frecuencia de distribución parece favorecer un mayor grado de saturación de la leche al facilitar la hidrogenación completa de los C₁₈ insaturados hasta ácido esteárico (Banks et al., 1980).

4.3. Ácidos cis-9 cis-12 Linoleico y α -Linolénico

En la mayoría de las raciones basadas en forrajes y sin suplementación lipídica la concentración de los ácidos linoleico y linolénico se encuentra normalmente en niveles de un 2-3 y 0,5-1% del total de AG, respectivamente (Chilliard et al., 2000). El aporte de aceites poliinsaturados y semillas oleaginosas enteras ricas en linoleico a niveles prácticos de incorporación permite incrementar la concentración de ácido linoleico sólo en 1-2 unidades porcentuales (ver figura 12), ya que su hidrogenación en el rumen limita fuertemente su incorporación a la leche.

Figura 12.- Efecto de la inclusión de semilla de soja tostada sobre la concentración (%) en linoleico y linolénico de la leche (Timmons et al., 2001)



Análogamente, la inclusión de semilla de lino (51% de C_{18:3} sobre AG totales) no permite aumentar la concentración de ácido linolénico en leche más que en una pequeña proporción (ver figura 13). La hierba verde es la principal fuente de ácido linolénico en la ración de vacas de leche, por lo que los niveles de este AG en la grasa láctea aumentan significativamente después de la salida al pasto, en primavera (ver figura 14) y son superiores en animales que consumen hierba que en los que reciben heno o ensilado de maíz. No obstante, las diferencias son cuantitativamente pequeñas, lo que se explica si se tiene en cuenta que en este tipo de dietas la hidrogenación de la grasa en el rumen supera el 95% (Chilliard et al., 2001). Sólo mediante la inclusión en la ración de aceites o semillas encapsulados se consiguen niveles de linoleico o linolénico del orden del 20% de la grasa total.

Un incremento de la concentración en la leche de AG poliinsaturados ($C_{18:2}$ y $C_{18:3}$) reduce su aterogenicidad y su punto de fusión, pero también eleva su enranciabilidad y la presencia de sabores desagradables, tanto en la leche fresca como en sus derivados (Focant et al., 1998; Timmons et al., 2001; González et al., 2003). Este problema puede corregirse a través del enriquecimiento simultáneo de la leche en vitamina E a través de su suplementación en la dieta (ver figura 15), aunque en otros experimentos la respuesta no ha sido tan clara (Deaville et al., 2004).

Figura 13.- Efecto de la inclusión de semilla de lino sobre la concentración (%) en AG de la grasa de la leche (Kennelly, 1996)

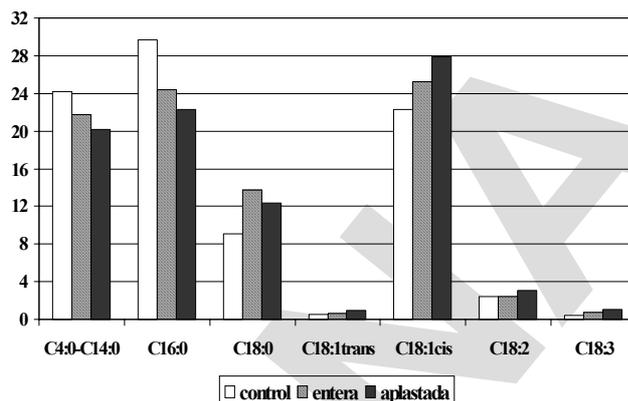


Figura 14.- Efecto de la salida al pasto sobre el contenido de la leche en dienos (principalmente $C_{18:2}$), dienos conjugados (principalmente CLA) y trienos (principalmente $C_{18:3}$) (según Kudzal, 1961; cit. por Chilliard et al., 2001)

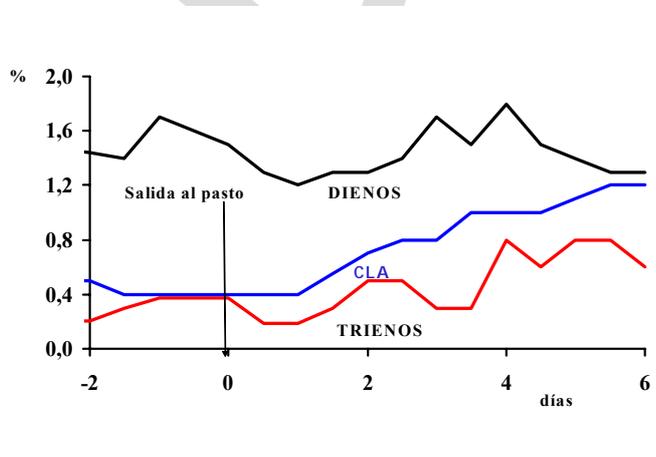
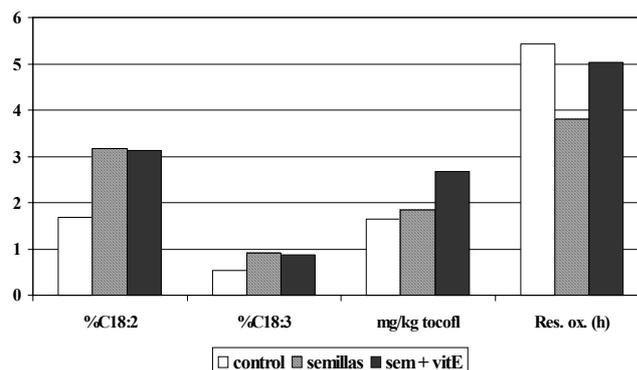


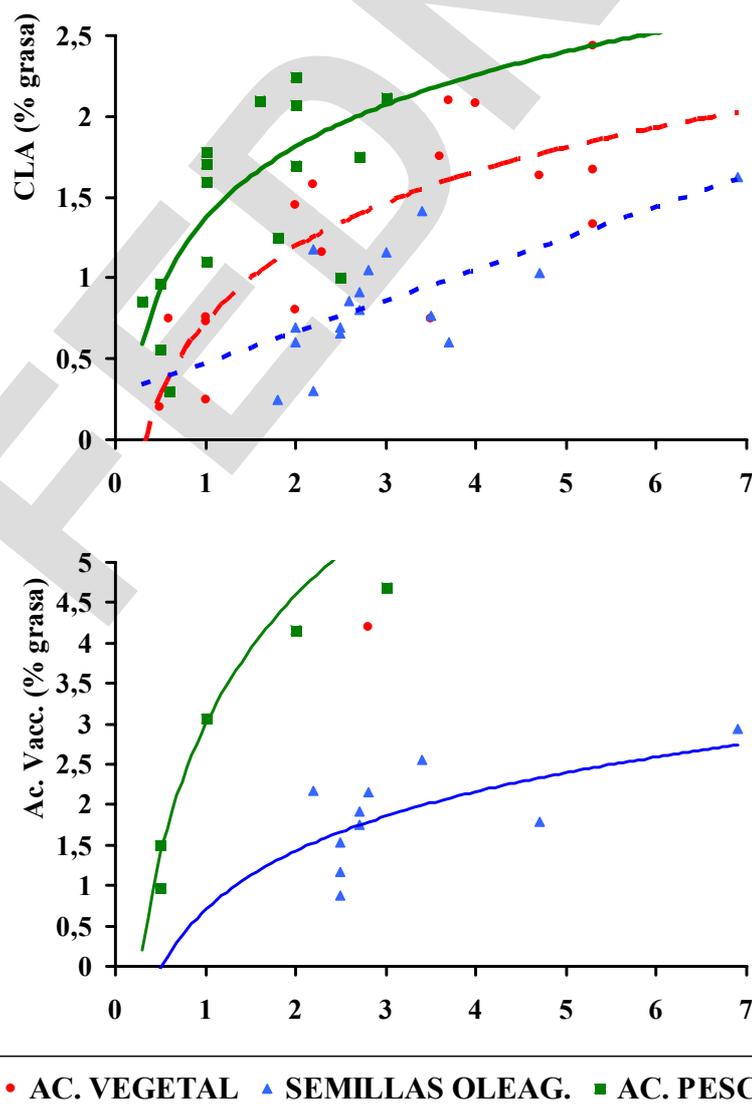
Figura 15.- Efecto de la suplementación con 10.000 UI de vitamina E sobre la prevención de la oxidación de la grasa de la leche (Focant et al., 1998)



4.4. Ácidos Linoleico Conjugado y Oleico trans-11 (ác. vaccénico)

De acuerdo con lo expuesto en apartados anteriores, las concentraciones de CLA y ácido vaccénico en leche se pueden incrementar (desde, respectivamente, unos 3-6 y 9-12 g/kg grasa en dietas control hasta 25 y 45 g/kg grasa, ver figura 16), a través de la manipulación de una serie de factores relacionados con la hidrogenación ruminal de los AG insaturados del alimento, tales como su grado de insaturación (ac. pescado/algas > ac. vegetal >> grasa animal) o su grado de protección frente a la degradación microbiana (aceites > semillas de oleaginosas). En la Fig. 16 se observa además que la eficacia de síntesis parece reducirse a niveles altos de suplementación.

Figura 16.- Efecto de la suplementación con distintos niveles y tipos de grasa sobre la concentración de CLA y ac. vaccénico en la grasa de la leche (Abu-Ghazalem et al., 2002; Chilliard et al., 2000; Chouinard et al., 2001; Deaville et al., 2004; Dhiman et al., 1999a,b, 2000; Donovan et al., 2000; Jones et al., 2000; Kay et al., 2004; Kelly et al., 1998a; Offer et al., 2001; Peterson et al., 2002; Solomon et al., 2000; Ward et al., 2002; Whitlock et al., 2002)



La alimentación de las vacas con raciones en base a forrajes verdes (e.g. en los sistemas de leche orgánica) también aumenta significativamente la ingestión de C_{18:3} (55-65% de la grasa total de la hierba) y la concentración de CLA en la leche hasta niveles de 10-20 g/kg grasa (Kelly et al., 1998b; Dhiman et al., 1999b; Kay et al., 2004; Fig. 14). El incremento es menos importante cuando la hierba es madura o cuando se usan forrajes conservados, ya que en estos casos el aporte de ácido linolénico es menor (Chilliard et al., 2001b).

La secreción de ác. vaccénico en leche es paralela a la de CLA y superior en una proporción entre 1,5:1 y 3:1. La presencia de ác. vaccénico en alimentos podría considerarse desfavorable, al tratarse de un AG insaturado en configuración trans. Sin embargo, la desaturasa Δ -9 se encuentra también en tejidos humanos, habiéndose demostrado su capacidad de convertir ác. vaccénico en CLA (Salminen et al., 1998). Por esta razón, un incremento en el consumo de ác. vaccénico podría tener los mismos efectos beneficiosos para la salud asociados a la ingestión de CLA.

El enriquecimiento de la leche en CLA y ác. vaccénico va asociado a una mayor hidrogenación ruminal y a efectos desfavorables sobre la ingestión, la productividad y el nivel de grasa y proteína en leche. En el caso de la suplementación con AG poli-insaturados el mayor efecto negativo se produce sobre la concentración de grasa en leche y es proporcional a su nivel de inclusión en la dieta y al grado de hidrogenación de la grasa añadida (e.g. ac. pescado > semillas de oleaginosas; cuadro 3), mientras que cuando se usan raciones con alta proporción de hierba el mayor efecto es sobre la productividad y el contenido proteico de la leche (cuadro 4).

Cuadro 3.- Efecto de la adición de grasa insaturada a la dieta sobre el enriquecimiento de la leche en CLA y ác. vaccénico (AV) y sobre el consumo y la productividad de vacas de leche (según Whitlock et al., 2002)

	Control	2% ac. pescado	10,6% ESB ¹	1% ac. pescado + 5,3% ESB ¹	
Ingestión MS, kg	24,3	21,6	24,5	22,5	**
Prod. Leche, kg/d	32,1	29,1	34,6	31,1	**
Grasa láctea, %	3,51	2,79	3,27	3,14	**
Proteína láctea, %	3,38	3,38	3,30	3,28	NS
CLA leche, g/kg grasa	6,0	20,7	11,8	18,6	**
AV leche, g/kg grasa	10,0	41,6	21,7	35,1	**

¹ESB = Haba de Soja Extrusionada, un 10,6% equivale a un aporte de un 2% de aceite de soja

Cuadro 4.- Efecto de la ingestión de hierba sobre la concentración de CLA en leche y la productividad de vacas de leche (según Kelly et al., 1998b)

	Dieta mixta	Pastoreo	
Prod. Leche, kg/d	44,1	29,6	**
Grasa láctea, %	3,48	3,72	NS
Proteína láctea, %	2,80	2,61	**
CLA leche, g/kg grasa	4,6	10,9	**

4.5. Aspectos diferenciales en ovejas y cabras en lactación

Los resultados experimentales expuestos anteriormente en este apartado han sido obtenidos en ensayos realizados con vacas de leche. En el caso del ganado ovino y caprino la información es mucho más limitada, pero las tendencias de variación del perfil en AG de la grasa láctea (incluidos el CLA y el ácido vaccénico) en respuesta a cambios en la alimentación son similares (Schmidely y Sauvant, 2001; Chilliard et al., 2003). Sin embargo, la concentración total de grasa en leche tiende a responder más positivamente a la suplementación con grasa de la ración en ganado ovino y caprino que en ganado vacuno, lo que podría estar relacionado con diferencias en el nivel y tipo de forraje en lactación y/o en la velocidad de tránsito ruminal (Bocquier y Caja, 2001; Chilliard et al., 2003).

5.- MANIPULACIÓN DEL NIVEL Y TIPO DE LA GRASA RETENIDA EN RUMIANTES EN CEBO

Las condiciones más habituales de alimentación intensiva de los rumiantes en crecimiento dan lugar a situaciones de acidosis ruminal que, según se expuso anteriormente, implican una menor lipólisis e hidrogenación de la grasa alimenticia en el rumen. Como consecuencia, una proporción elevada de ésta escapa al intestino delgado y los tejidos sin ser modificada (saturada) por los microorganismos. Por ello, tal como se muestra en el cuadro 5, la suplementación de las raciones con aceite vegetal o semillas de oleaginosas implica una respuesta en cuanto a insaturación de la grasa retenida muy superior a la que se observa en ganado lechero alimentado con dietas mixtas (Bas y Sauvant, 2001). Una excesiva retención de AG insaturados, especialmente linoleico, afecta negativamente al flavor y a la estabilidad oxidativa de la carne (Geay et al., 2002).

La acumulación de CLA y ác. vaccénico en la canal de rumiantes por unidad de grasa retenida es inferior a la observada en leche. Este efecto está de nuevo relacionado con la menor tasa de hidrogenación de la grasa en situaciones de acidosis, de forma que un incremento de la proporción de forraje, especialmente leguminosas, en la ración de

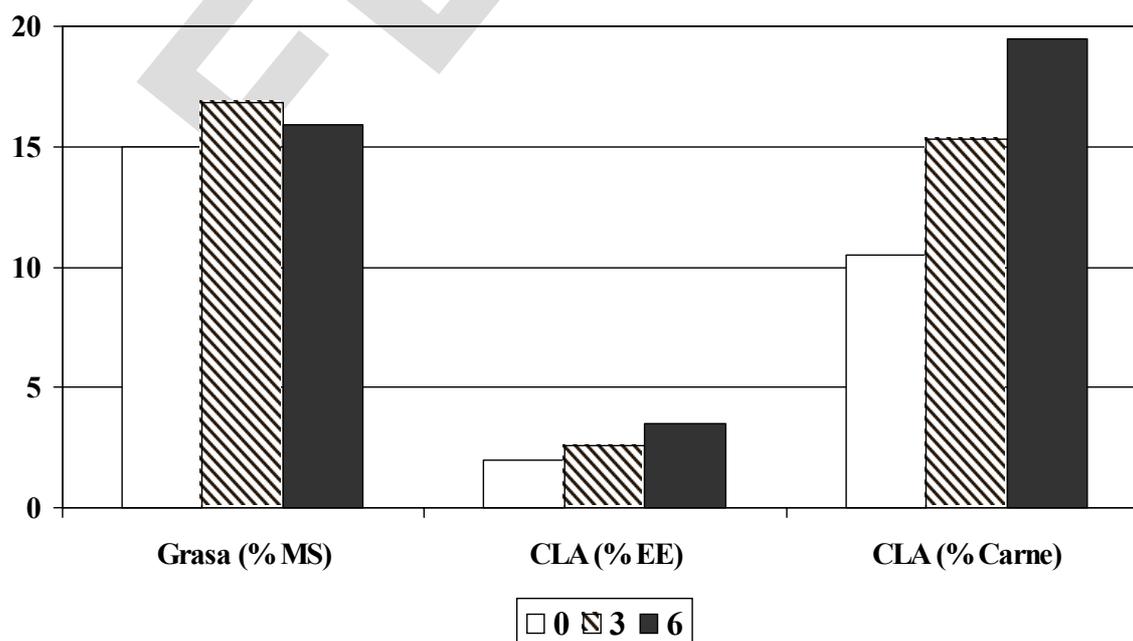
terneros aumenta significativamente las concentración de ambos en carne (Griswold et al., 2003; Mir et al., 2004).

Cuadro 5.- Efecto del tipo de grasa añadida a la ración sobre la composición en AG de los lípidos del ganado bovino

Tipo de grasa	SAT	C _{18:1}	C _{18:2}
<i>Garrett et al., 1976</i>			
Testigo	62,0	32,7	4,6
+12% semillas (girasol + soja)	-22,0%	-10,1%	+196%
<i>Clinquart et al., 1991</i>			
Testigo	60,7	30,8	6,6
+ 3% semilla lino	-23,5%	+16,7%	+108%

Al igual que la grasa de la leche, la grasa de la carne también puede enriquecerse en CLA a través de un mayor aporte de sustrato y un aumento de la proporción de forraje en la ración (Moloney et al., 2001; Mir et al., 2003; figura 17), aunque los valores más altos encontrados en la bibliografía no superan los 14 g/kg de grasa. Por otra parte debe tenerse en cuenta que, tal como se deduce del cuadro 6, la retención de CLA difiere de unos tejidos a otros.

Figura 17.- Efecto de la suplementación con distintos niveles (0, 3 y 6%) de aceite de girasol sobre la concentración de CLA en la grasa y carne de terneros (según Mir et al., 2003)



Cuadro 6.- Efecto de la suplementación con aceite de cártamo sobre el contenido en CLA (g/kg grasa) en varios tejidos de corderos (Mir et al., 2000)

Tejido	Control	Ac. cártamo	SEM
Muscular-Diafragma	0,64	2,60*	0,173
Muscular-Pata	1,78	4,41*	0,432
Adiposo	2,77	7,33*	0,232
Hígado	1,72	3,53*	0,349

* P < 0,05

6.- REFERENCIAS

- ABU-GHAZALEH, A.A., SCHINGOETHE, D.J., HIPPEN, A.R. y WHITLOCK, L.A. (2002) *Journal of Dairy Science* **85**: 624-631.
- ABU-GHAZALEH, A.A., SCHINGOETHE, D.J., HIPPEN, A.R. y KALSCHUR, K.F. (2004) *Journal of Dairy Science* **87**: 1758-1766.
- AZAIN, M.J. (2003) *Proceedings Nutrition Society* **62**: 319-328.
- BANKS, W., CLAPPERTON, J.L., KELLY, M.E., WILSON, A.G. y CRAWFORD R.J.M. (1980) *Journal Science Food Agriculture* **31**: 368-374.
- BAS, P. y SAUVANT, D. (2001) *Productions Animales* **14**: 311-322.
- BAUMAN, D.E. y GRINARI, J.M. (2001) *Livestock Production Science* **70**: 15-29.
- BELURY, M.A. (2002) *Annual Review Nutrition* **22**: 505-531.
- BERNARD, J.K. y CALHOUN, M.C. (1997) *Journal of Dairy Science* **80**: 2062-2068.
- BOCQUIER, F. y CAJA, G. (2001) *Productions Animales* **14**: 129-140.
- CHILLIARD, Y., FERLAY, A., MANSBRIDGE, R.M. y DOREAU, M. (2000) *Annales Zootechnie* **49**: 181-205.
- CHILLIARD, Y., FERLAY, A. y DOREAU, M. (2001a) *Productions Animales* **14**: 323-325.
- CHILLIARD, Y., FERLAY, A. y DOREAU, M. (2001b) *Livestock Production Science* **70**: 31-48.
- CHILLIARD, Y., FERLAY, A., ROUEL, J. y LAMBERET, G. (2003) *Journal of Dairy Science* **86**: 1571-1770.
- CHOUINARD, P.Y., CORNEAU, L., BUTLER, W.R., CHILLIARD, Y., DRACKLEY, J.K. y BAUMAN, D.E. (2001) *Journal Dairy Science* **84**: 680-690.
- CLINQUART, A., VAN EENAEME, C., NEIRINK, K., MIDY, G. y ISTASSE, L. (1991) *Animal Production* **52**: 590-591
- DEAVILLE, E.R., GIVENS, D.I. y BLAKE, J.S. (2004) *Animal Research* **53**: 3-12.
- DEMEYER, D.I. y HENDERICKS, H.K. (1967) *Biochimica et Biophysica Acta* **137**: 484-497.

- DEMEYER, D.I. y DOREAU, M. (1999) *Proceedings of the Nutrition Society* 58: 593-607.
- DHIMAN, T.R., HELMINK, E.D., MCMAHON, D.J., FIFE, R.L. y PARIZA, M.W. (1999a) *Journal Dairy Science* 82: 412-419.
- DHIMAN, T.R., ANAND, G.R., SATTER, L.D. y PARIZA, M.W. (1999b) *Journal Dairy Science* 82: 2146-2156.
- DHIMAN, T.R., SATTER, L.D., PARIZA, M.W., GALLI, M.P., ALBRIGHT, K. y TOLOSA, M.X. (2000) *Journal Dairy Science* 83: 1016-1027.
- DONOVAN, D.C., SCJINGOETHE, D.J., BAER, R.J., RYALI, J., HIPPEN, A.R. y FRANKLIN, S.T. (2000) *Journal Dairy Science* 83: 2620-2628.
- DOREAU, M. y FERLAY, A. (1994) *Animal Feed Science and Technology* 45: 379-396.
- DOREAU, M., CHILLIARD, Y., RULQUIN, H. y DEMEYER, D.I. (1999) En: *Recent Advances in Animal Nutrition*. Garnsworthy, P.C. y Wiseman, J. (ed). Nottingham University Press, pp. 81-109.
- ENJALBERT, F., NICOT, M.C., VERNAY, M., MONCOULON, R. y GRIES, D. (1994) *Canadian Journal of Animal Science* 74: 595-600.
- FELLNER, V., SAUER, F.D. y KRAMER, J.K.G. (1995) *Journal of Dairy Science* 78: 1815-1823.
- FELLNER, V., SAUER, F.D. y KRAMER, J.K.G. (1997) *Journal of Dairy Science* 80: 921-928.
- FOCANT, M., MIGNOLET, E., MARIQUE, M., CLABOTS, F., BREYNE, T., DALEMANS, D. y LARONDELLE, Y. (1998) *Journal of Dairy Science* 81: 1095-1101.
- GARRETT, W.N., YANG, Y.T., DUNCKLEY, W.L., y SMITH, L.M. (1976) *Journal Animal Science* 42: 1522-1533.
- GAULLIER, J.M., HALSE, J., HØYE, K., KIRSTIANSEN, K., FAGERTUN, H., VIK, H. y GUDMUNDSEN, O. (2004) *American Journal of Clinical Nutrition* 79: 1118S-1125S.
- GEAY, Y., BAUCHARTE, D., HOCQUETTE, J.F. y CULIOLI, J. (2002) *Productions Animales* 15: 37-52.
- GERSON, T., JOHN, A. y KING, A.S.D. (1985) *Journal of Agricultural Science (Cambridge)* 105: 27-30.
- GÓMEZ-CONDE, M.S., CHAMORRO, S., MENOYO, D., GARCÍA-REBOLLAR, P. y - DE BLAS, C. (2004) En: *Proceedings of the 8th World Rabbit Congress*. México.
- GONZALEZ, S., DUNCAN, E., O'KEEFE, S.F., SUMNER, S.S. y HERBEIN, J.H. (2003) *Journal of Dairy Science* 86: 70-77.
- GRIINARI, J.M. y BAUMAN, D.E. (2003) En: *Recent Advances in Animal Nutrition*. Garnsworthy, P.C. y Wiseman, J. (ed). Nottingham University Press, pp. 115-156.
- GRISWOLD, K.E., APGAR, G.A., ROBINSON, R.A., JACOBSON, B.N., JOHNSON, D. y WOODY, H.D. (2003) *Journal Animal Science* 81: 1862-1871.

- GULATI, S.K., BYERS, E.B., BYERS, Y.G., ASHES, J.R. y SCOTT, T.W. (1997) *Animal Feed Science Technology* **66**: 159-164.
- HA, Y.L., GRIMN, N.K. y PARIZA, M.W. (1987) *Carcinogenesis* **8**: 1881-1887.
- HARRIS (1991) En: *Alternative Feeds for Dairy & Beef Cattle*. Jordan, E.R. (ed). University of Missouri, pp. 138-145.
- HARRISON, J.H., KINCAID, R.L., MCNAMARA, J.P., WALTNER, S., LONEY, K.A., RILEY, R.E. y CRONRATH, J.D. (1995) *Journal of Dairy Science* **78**: 181-193.
- HARFOOT, C.G. y HAZLEWOOD, G.P. (1988) En: *The Rumen Microbial Ecosystem*. Hobson, P.N. (ed). Elsevier Applied Science, London, New York, pp. 285-322.
- IMMIG, I., VAN NEVEL, C. y DEMEYER, D.I. (1993) *Proceedings of the Society of Nutrition Physiology*, p. 59.
- JENKINS, T.C., BATEMAN, H.G. y BLOCK, S.M. (1996) *Journal of Dairy Science* **79**: 585-590.
- JONES, D.F., WEISS, W.P. y PALMQUIST, D.L. (2000) *Journal Dairy Science* **83**: 2024-2026.
- KALSCHUR, K.F., TETER, B.B., PIPEROVA, L.S. y ERDMAN, R.A. (1997) *Journal of Dairy Science* **80**: 2115-2126.
- KAY, J.K., MACKLE, T.R., AULDIST, M.J., THOMSON, N.A. y BAUMAN, D.E. (2004) *Journal of Dairy Science* **87**: 369-378.
- KELLY, M.L., BERRY, J.R., DWYER, D.A., GRINAR, J.M., CHOUINARD, P., VAN AMBURGH, M.E. y BAUMAN, D.E. (1998a) *Journal Nutrition* **128**: 881-885.
- KELLY, M.L., KOLVER, E.S., BAUMAN, D.E., VAN AMBURGH, M.E. y MULLER, L.D. (1998b) *Journal Dairy Science* **81**: 1630-1636.
- KENNELLY, J.J. (1996) *Animal Feed Science and Technology* **60**: 137-152.
- LARSEN, T.M., TOUBRO, S. y ASTRUP, A. (2003) *J. Lipid Res.* **44**: 2234-2241.
- LOOR, J.J., UEDA, K., FERLAY, A., CHILLIARD, Y. y DOREAU, M. (2004) *Journal Dairy Science* **87**
- MALPUECH-BRUGÈRE, C., VERBOEKET-VAN DE VENNE, W.P.H.G., MENSINK, R.P., ARNAL, M.A., MORIO, B., BRANDOLINI, M., SAEBO, AS., LASSEL, T.S., CHARDIGNY, J.M., SÉBÉDIO, J.L. y BEAUFRÈRE, B. (2004) *Obesity Research* **12**: 591-598.
- MARKUS, S.B., WITTENBERG, K.M., INGALLS, J.R. y UNDI, M. (1996) *Journal Dairy Science* **79**: 1817-1825.
- MIR, Z., RUSHFELDT, M.L., MIR, P.S., PATERSON, L.J. y WESELAKE, R.J. (2000) *Small Ruminant Research* **36**: 25-31.
- MIR, P.S., MIR, Z., y McALLISTER, T.A. (2003) *Canadian Journal Animal Science* **83**: 53-66.
- MIR, P.S., McALLISTER, T.A., SCOTT, S., AALHUS, J., BARON, V., McCARTNEY, D., CHARMLEY, E., GOONEWARDENE, L., BASARAH, J., WESELAKE, J. y MIR, Z. (2004) *American Journal Clinical Nutrition* **79** (Supl.): 1207S-1211S.

- MOLONEY, A.P., MOONEY, M.T., KERRY, J.P., y TROY, D.J. (2001) *Proceeding Nutrition Society* 60: 221-229.
- OFFER, N.W., MARSDEN, M. y PHIPPS, R.H. (2001) *Animal Science* 73: 533-540.
- PARIZA, M.W., PARK, Y. y COOK, M.E. (2001) *Progress in Lipid Research* 40: 283-298.
- PARIZA, M.W. (2004) *American Journal of Clinical Nutrition* 79 (Supl.): 1132S-1136S.
- PARODI, P.W. (1999) *Journal Dairy Science* 82: 1339-1349.
- PETERSEN, D.G., KELSEY, J.A. y BAUMAN, D.E. (2002) *Journal Dairy Science* 85: 2164-2172
- PIPEROVA, L.S., SAMPUGNA, J., TETER, B.B., KALSCHEUR, K.F., YURAWECZ, Y., KU, K., MOREHOUSE, K.M. y ERDMAN, R.A. (2002) *Journal Nutrition* 132: 1235-1241.
- REDDY, P.V., MORRILL, J.L. y NAGARAJA, T.G. (1994) *Journal of Dairy Science* 77: 3410-3416.
- RISÉRUS, U., SMEDMAN, A., BASU, S. y VESSBY, B. (2004) *American Journal of Clinical Nutrition* 79 (Supl.): 1146S-1148S.
- RITZENTHALER, K.L., MCGUIRE, M.K., FALEN, R., SHULTZ, T.D., DASGUPTA, N. y MCGUIRE, M.A. (2001) *J. Nutr.* 131: 1548-1554.
- SALMINEN, I., MUTANEN, M., JANHIAINEN, M. y ARO, A. (1998) *Journal Nutrition Biochemistry* 9: 93-98.
- SCHMIDELY, P. y SAUVANT, D. (2001) *Productions Animales* 14: 337-354.
- SOLOMON, R., CHASE, L.E., BEN-GHEDALIA, D. y BAUMAN, D.E. (2000) *Journal of Dairy Science* 83: 1322-1329.
- TERPSTRA, A.H. (2004) *American Journal of Clinical Nutrition* 79 (Supl.): 352S-361S.
- TIMMONS, T.S., WEISS, W.P., PALMQUIST, D.L. y HARPER, W.J. (2001) *Journal of Dairy Science* 84: 2440-2449.
- VAN NEVEL, C.J. y DEMEYER, D.I. (1995) *Journal Dairy Science* 78: 2797-2806.
- VAN NEVEL, C.J. y DEMEYER, D.I. (1996) *Reproduction, Nutrition, Development* 36: 53-63.
- WARD, A.T., WITTENBERG, K.M. y PRZYBYLSKI, R. (2002) *Journal Dairy Science* 85: 1191-1196.
- WATKINS, B.A., DEVITT, A.A., YU, L. y LATOUR, M.A. (2000) En: *Egg Nutrition and Biotechnology*. J.S. Sim, S. Nakai, W. Guenter (Eds.). Wallingford, CAB International. pp. 197-202.
- WHITE, S.L., BERTRAND, J.A., WADE, M.R., WASHBURN, S.P., GREEN, J.T. y JENKINS, T.C. (2001) *Journal Dairy Science* 84: 2295-2301.
- WHITLOCK, L.A., SCHINGOETHE, D.J., HIPPEN, A.R., KALSCHEUR, K.F., BAER, R.J., RAMASWAMY, N. y KASPERSON, K.M. (2002) *Journal Dairy Science* 85: 234-243.
- WILLIAMS, C.M. (2000) *Annales Zootechnie* 49: 165-180.

WU, Z., OHAJURUKA, O.A. y PALMQUIST, D.L. (1991) *Journal Dairy Science* 74: 3025-3034.

FEDNA