

FISIOLOGÍA DIGESTIVA COMPARADA

Dr. Armando Álvarez Díaz DrC.

- PARTICULARIDADES DEL PROCESO DIGESTIVO EN LOS RUMIANTES.

- Generalidades:

El vocablo rumiante procede del latín ruminare que significa remasticar o masticar de nuevo. Esta particularidad fisiológica, mediante la cual los alimentos que fueron masticados y deglutidos durante la ingestión, son retornados nuevamente a la cavidad bucal para ser sometidos a una segunda masticación es el sello distintivo de este conjunto de especies animales que además se caracterizan por presentar un estómago policavitario. Los rumiantes por lo tanto son herbívoros poligástricos que remastican el alimento. Las especies pertenecientes al sub orden Ruminantia tienen una distribución cosmopolita al vivir en climas fríos (yak, caribú, cabras y ovejas montañosas), en climas calientes (especies africanas), en condiciones muy húmedas (búfalo de agua) o en zonas desérticas (camello, dromedario, antílope). La carne y la leche se constituyen en dos importantes fuentes proteicas de la alimentación humana en donde le corresponde a los rumiantes una buena parte del suministro de ambos, siendo decisivos en la producción de leche.

Los procesos fisiológicos de prensión, masticación e insalivación del alimento y de deglución del bolo alimentario se estudiaron en la Fisiología Básica por lo que solo abordaremos aquí 4 aspectos esenciales de los mismos en los rumiantes:

1.- La masticación rápida, superficial, somera durante la ingestión de los alimentos (masticación de ingestión) en contraste con la masticación lenta, profunda, enérgica durante la rumia (masticación mericica). En los primeros días posteriores al nacimiento, ternero al 5to y carnero al 7mo, se observan movimientos masticatorios lentos e irregulares que generalmente se producen como consecuencia de esfuerzos de reyección con ondas antiperistálticas esofágicas pero sin bolo acompañante por no tener contenido sólido ni desarrollo ruminal debido a la alimentación láctea. Este tipo de actividad se denomina masticación en vacío y se conceptúa como procesos previos condicionantes de carácter hereditario para la instauración posterior del acto de la rumia.

2.- La ingestión de miel, sub-producto del proceso de elaboración del azúcar a partir de la caña de azúcar, constituye, cuando se emplea en la alimentación animal, un alimento que podemos considerar artificial por cuanto los animales no están acostumbrados a su ingestión de manera que necesitan un periodo de adaptación para establecer un patrón ingestivo específico. En el bovino, la prensión de la miel, tanto en animales adaptados como en no adaptados, se efectúa con la lengua a manera de cuchara que introducen en la miel retirándola con velocidad permitiendo la incorporación paulatina de esta en la cavidad bucal y en ningún momento el animal retrocede bruscamente la cabeza como hace con la prensión del forraje. Los animales no adaptados por

momentos tratan de ingerirla como si fuera agua pero desisten de esta acción. El ascenso de la cabeza generalmente se corresponde con la limpieza del morro con la lengua.

El ingreso de la miel a la cavidad bucal se realiza de forma pausada por lo que el volumen de deglución se va formando en el tiempo y aunque su permanencia en la cavidad bucal no es constante, siempre será mucho más reducida que el tiempo de permanencia del forraje verde sometido al proceso de masticación de ingestión y mayor que el tiempo de permanencia del agua en la acción de beber. A medida que se produce la ingestión de miel, se observan “movimientos masticatorios” que al compararse con los obtenidos por registro gráfico del mecanograma mandibular de la masticación de ingestión y de rumia, se constata que son más superficiales al tiempo que visualmente se observa la falta de unión completa de la mandíbula con el maxilar por lo que se conceptúa como seudomasticación ya que la misma no esta dada para masticar sino se debe al descenso y ascenso de la mandíbula para permitir la protusión-retracción reiterada de la lengua dentro de la miel y cooperar en su acomodamiento en la boca hasta que se produzca la deglución.

Culminado el proceso ingestivo se produce la deglución. En la ingestión de agua, cada prensión es seguida de una deglución, mientras que en la ingestión del forraje verde la prensión se continua con una actividad masticatoria antes de la deglución; durante la masticación de rumia, cada bolo regurgitado que llega a la cavidad bucal produce 2 degluciones, una inicial de acomodo para eliminar el exceso de agua acompañante y otra al final del proceso masticatorio. En el animal no adaptado a la ingestión de miel se efectúan degluciones sin orden ni frecuencia pero en el animal adaptado se presenta una frecuencia de deglución en forma regular y como resultado de un ciclo que oscila alrededor de una media de 15 movimientos seudomasticatorios (mínimo de 6 y máximo de 15) lo que pudiera explicarse porque no requieran de un volumen relativamente constante para su deglución o que el animal no tome un volumen estable con la lengua en cada acción prensil pero si se requiera de un volumen determinado en la cavidad bucal previo a la deglución. Por lo antes expresado podemos afirmar que los animales “no comen” ni “toman” la miel, sino que desarrollan un patrón ingestor específico ante este tipo de alimento por lo que sencillamente la ingieren como tal.

3.- La potente producción salival a lo largo del periodo circadiano (24 horas) que se refuerza extraordinariamente durante la rumia, comprobándose la instauración de reflejos excito-secretorios a partir de estímulos de distensión del orificio retículo-omasal, frotamiento del pliegue retículo-ruminal, distensión del cardias y la zona esófago-gástrica y estimulación mecánica del espacio gingival.

4.- La producción, en condiciones normales, de ondas antiperistálticas esofágicas asociadas al transito del bolo mericico (rumia) o de un volumen de gas (eructación). La actividad motora esofágica no presenta una velocidad constante de desarrollo. Las ondas antiperistálticas de regurgitación durante el proceso de la rumia se propagan hasta dos veces más rápido que las ondas peristálticas de deglución mientras que la velocidad de avance de las ondas antiperistálticas de eructación alcanza un transito

más veloz que las precedentes. Durante el proceso de deglución no se mantiene una constancia en relación con la velocidad de conducción esofágica del alimento desde la cavidad bucal hasta el saco retículo ruminal siendo las ondas más rápidas cuando el animal ingiere líquido que cuando ingiere sólidos. Los estudios radiológicos muestran que durante la ingestión, el bolo deglutido es proyectado con considerable fuerza hacia la zona de expulsión máxima del saco retículo ruminal en donde se van acumulando de 2 a 4 bolos deglutidos hasta que se produce la actividad motora de la zona que los incorpora definitivamente al contenido ruminal.

- Clasificación de los rumiantes según el hábito ingestivo.

Los rumiantes domésticos, atendiendo a los hábitos ingestivos se clasifican en: ingestores de forraje (grasers), ingestores intermedios (adaptable mixed feeders) y selectores concentrados (browsers). La habilidad de los ingestores de forraje o acción de pastar (bovinos) para seleccionar las plantas de los pastos naturales esta poco desarrollada. Los selectores concentrados o acción de ramoneo como las cabras y el camello y en menor grado los ingestores intermedios (carneros) son capaces de seleccionar hierbas, frutas y suculentas hojas de una gran variedad de plantas.

Los rumiantes que son predominantemente pastores o ingestores de forraje, tienen un saco retículo ruminal mas voluminoso y retienen mayor tiempo la comida que las otras especies de ahí que empleen con mas eficiencia las dietas fibrosas. Las especies selectoras por su parte son capaces de seleccionar plantas de fácil digestión de la vegetación en ambientes agresivos. Los camellos tienen la ventaja sobre los pastoreadores y los ramoneadores en que pueden vivir exclusivamente de dietas de baja calidad muy fibrosas producto al largo tiempo de retención de las partículas ingeridas en los pre-estómagos e incluso pueden comer con alto nivel de selección.

Un aspecto interesante resulta la altura ingestiva para las especies. Los carneros emplean el 70% de su tiempo ingestor en recolectar la hierba a nivel del suelo y raramente ingieren plantas mas allá de un metro de altura por lo que dependen prácticamente de la capa de hierba que son capaces de ingerir a ras del suelo. Las cabras ramonean hasta los 2 ms de altura pero el 60% del tiempo lo hacen a alturas entre los 0.7 y 1 ms. Los camellos logran alcanzar el alimento hasta 3 m de altura con preferencia ingestiva entre 1 y 2 m. Los bovinos, ingestores de forraje, pastan principalmente a nivel del suelo a altura de 10 cm por lo que lo hacen menos profundo que los carneros.

- Recuerdo anátomo-histológico.

La capacidad del estómago policavitario varia mucho con la especie, edad y tamaño adulto del animal. En el bovino adulto, alcanza valores de capacidad de 140 a 210 litros, de ellos aproximadamente el 75% le corresponde al saco retículo ruminal, el 9% al omasum y el 18% al abomasum. Los sacos retículo, rumen y omasum constituyen los pre-estómagos mientras que el abomasum es el verdadero estómago en estas especies. Los compartimientos gástricos se encuentran limitados anteriormente por el

esfínter esofágico caudal (cardias) y posteriormente por el píloro. Entre el retículo y el rumen no existe una separación física completa por cuanto el pliegue retículo ruminal es incompleto, de ahí que ambos conforman un gran saco, el saco retículo ruminal que se comunican con el omasum a través del orificio retículo-omasal (ORO). El orificio omaso-abomasal (OOA) comunica a estos sacos entre sí.

En la actualidad se conoce que el desarrollo embrionario de los pre-estómagos se produce a partir de estructuras propias y originales de su trato digestivo y no a partir de divertículos esofágicos como se planteaba. El desarrollo fetal del estómago policavitario es relativamente rápido y sus cuatro compartimientos se distinguen en el ovino alrededor del día 43 de vida y en el bovino sobre el día 56. Al nacimiento la capacidad volumétrica relativa de cada compartimiento no es ni remotamente el valor que alcanzarán posteriormente bajo la estimulación alimentaria. Como efecto del alimento en el lactante (leche) priman los procesos de carácter hidrolíticos por lo que el abomasum constituye el 60% de todo el volumen gástrico mientras que el rumen representa, en ese momento, solo aproximadamente el 32% de la capacidad total. A medida que el lactante comienza a ingerir alimentos de origen vegetal, se va produciendo un cambio importante en la actividad digestiva al instaurarse y cada día consolidarse más la actividad fermentativa por lo que finalmente se inclina la balanza a su favor de manera que el saco retículo ruminal logra alcanzar el máximo valor fisiológico en la actividad digestiva en estas especies. El omasum, a los efectos de la relación del volumen porcentual, prácticamente no tiene evolución de capacidad. De lo antes expresado se infiere que el proceso digestivo en los rumiantes por el valor de actividad de sus compartimientos gástricos se inicia de carácter hidrolítico (abomasum) para en un momento dado comenzar "in crescendo" la actividad fermentativa (saco retículo-ruminal) de manera que coexisten los dos procesos al unísono y finalmente con el destete se consolida el proceso primario de la fermentación que garantiza la sobrevivencia de estas especies.

El rápido desarrollo del saco retículo ruminal se asocia con el inicio de la ingestión de alimentos sólidos por el animal joven ya que de mantenerse en un régimen de alimentación lácteo, el abomasum seguirá siendo, forzosamente, el órgano más desarrollado y con el tiempo se observarán significativas úlceras de su mucosa al violentarse el proceso digestivo de la especie de manera que es prácticamente imposible la vida para ellos más allá de los 6 meses. El inicio e instauración de la ingestión de alimentos sólidos fibrosos produce los dos efectos más significativos sobre el rumen: a) el desarrollo de la potente musculatura ruminal capaz de permitir la actividad motora que garantiza el movimiento de su gran volumen de contenido y b) con el desarrollo del proceso fermentativo, principalmente de alimentos fácilmente fermentecibles, se producen los ácidos grasos volátiles (AGV) que son el principal estímulo para el desarrollo del sistema papilar del rumen y por lo tanto de la capacidad absorbiva.

En el animal lactante, el reflejo de cierre del canal reticular transporta directamente la leche hacia el abomasum a través del canal omasal por lo que los rumiantes, en su época de lactante, se comportan como animales monogástricos. Con el comienzo de

la ingestión de alimentos sólidos fibrosos aparece el estímulo principal para el desarrollo del saco retículo ruminal que será pleno en los rumiantes pequeños (carnero y cabra) alrededor de las 8 semanas de vida y en los bovinos sobre los 5 o 6 meses. En el bovino adulto el saco retículo ruminal representa del 55 al 60%, el omasum del 25 al 30% y el abomasum comprende del 13 al 14% del volumen total. A los efectos de la alimentación y el desarrollo del sistema polícavitario, el ternero se conceptúa como lactante hasta las tres semanas de vida, como animal en adaptación hasta la semana octava y a partir de aquí como animal adaptado.

A los efectos generales de la característica de la mucosa de cada compartimiento, el retículo se encuentra formado por un epitelio escamoso estratificado y queratinizado en su capa superficial, el rumen posee también una mucosa estratificada con la particularidad de presentar un sistema papilar absortivo, el omasum tener una mucosa fuertemente plegada y el abomasum una mucosa glandular que elabora el jugo gástrico.

El retículo, situado por delante del rumen al nivel de las costillas 6ta a 8va en el abdomen izquierdo y en íntimo contacto con el diafragma, se caracteriza por ser un relativamente pequeño saco ciego con una mucosa que presenta abundantes pliegues dispuestos de forma romboidal parecido a las celdas de un panal de abejas. Este sistema de protusiones de la mucosa desempeña un importante papel en el atrapamiento de las partículas pequeñas con capacidad de tránsito y en la creación de vías preferenciales de impulso-conducción de las mismas para que franqueen el orificio retículo ruminal.

El rumen, divertículo gástrico de mayor volumen, ocupa prácticamente la mitad izquierda de la cavidad abdominal al extenderse por delante a la altura de la 8va costilla, por detrás hasta la pelvis, por encima alcanza contacto con las vértebras toraco-lumbares y ventralmente llegar casi al nivel de la línea media. El rumen consta de dos grandes sacos, dorsal y ventral, cada uno dividido fisiológicamente en tres zonas: anterior, media y posterior. Los sacos dorsal y ventral se comunican entre sí y con el retículo (el dorsal) mientras que los dos sacos pequeños caudales sin comunicación exterior (sacos ciegos dorsal y ventral) están divididos exteriormente por surcos. La presencia de los pilares anteriores y posteriores forma, a los efectos de su contracción, pequeñas cámaras dentro de la luz del órgano. La mucosa ruminal, también del tipo aglandular, se caracteriza por la presencia de abundantes papilas lo que incrementa significativamente la superficie de contacto con el contenido y por lo tanto la superficie de intercambio absortivo-secretivo. El sistema papilar se localiza con mayor densidad en las zonas media y posterior del saco ventral.

De forma elipsoidal, situado a la derecha del plano medio a la altura de las costillas 7ma a 9na, el omasum se caracteriza por presentar una curvatura dorsal amplia y una curvatura ventral pequeña. El lumen omasal está constituido por el cuerpo (dorsal) y su canal (ventral) al tiempo que la mucosa del cuerpo está cubierta por un sistema laminar que confiere a este órgano una forma característica por lo cual se le conoce también como librillo. El sistema laminar, en función al tamaño de sus hojas se clasifica

en laminas de primer, segundo y tercer orden, se dispone en hileras con presentación del extremo libre cóncavo dirigido hacia el canal. El omasum prácticamente no cambia en relación porcentual con la edad aunque sí se ve influenciado por el régimen de alimentación. Se ha comprobado un mayor desarrollo omasal en razas rústicas como el Cebú en relación con razas especializadas como el Holstein por el tipo de alimentos que consumen; mientras más basto el alimento, mayor desarrollo omasal.

El estómago verdadero o abomasum, es un saco elongado de forma variable que se halla en su mayor parte sobre el suelo del abdomen a la derecha del plano medio en contacto con el retículo en su polo anterior al nivel del apéndice xifoides y posteriormente se ubica entre el omasum y el saco ventral del rumen. La organización anátomo-histológica del abomasum es bastante similar a la del estómago monocavitario al conceptuarse su región anterior como el área fúndica que ocupa la mayor superficie en donde se observa la presencia de numerosos pliegues y es aquí donde se ubica el conjunto glandular productor de los componentes activos del jugo gástrico. La membrana mucosa del abomasum forma un pliegue a cada lado del orificio omaso-abomasal circundados por una zona aglandular que actúan como válvulas y evitan la regurgitación del contenido hacia el omaso. La porción pilórica es más pequeña y se une dorsalmente al duodeno a través del piloro.

- Funciones y motilidad individual de los compartimentos gástricos.

- Retículo.

La función básica del retículo es la de regulador del tránsito alimentario al ser el órgano clasificador pasivo de las partículas según el concepto de gravedad específica funcional relativo al tamaño de las partículas y al aire atrapado dentro y entre ellas. La estratificación física de las partículas durante el tiempo de relajamiento reticular permite que con cada entrada en juego de la actividad motora, este órgano puede rechazar hacia el rumen las partículas que no tienen la talla adecuada para el tránsito aboral y cooperar en el impulso de aquellas que si tienen la talla optima de tránsito (2,5 mm promedio) hacia omasum y abomasum. La actividad reticular por lo tanto desencadena el ciclo motor coordinado de los preestómagos y estómago para el tránsito alimentario y además participa activamente en la fase de aspiración del tiempo de regurgitación durante la rumia.

La motilidad reticular depende en primer lugar del momento de acción digestiva del animal. En los periodos de reposo, entendiéndose periodos en los que el animal ni come, ni rumia, el retículo se contrae en forma bifásica cada 45- 55 segundos (según el tipo de alimento) observándose una contracción parcial con la reducción de la luz del órgano aproximadamente a la mitad (A) que retorna al rumen las partículas no aptas para el tránsito, continuándose con un relajamiento (B) que es seguido de una contracción total, completa, que hace desaparecer la luz del órgano (C) el tiempo que se abre el orificio retículo-omasal (ORO) permitiendo el tránsito hacia el omasum y abomasum; a continuación el retículo se relaja y se mantiene relajado hasta la próxima

contracción de manera que el siguiente contenido tiene tiempo de sedimentarse o estratificarse en capas en donde las partículas mayores imbibidas en agua se quedan en la superficie mientras las de pequeña talla precipitan en el fondo. Esta estratificación según la talla de las partículas permite que el retículo en su actividad motora y en sinergia con el ORO desarrolle su papel regulador del tránsito de la ingesta hacia el omasum y abomasum.

Durante el proceso de la rumia la motilidad reticular de tipo trifásica al añadirse una contracción (R) que para algunos autores es una extracontracción y para otros es un desdoblamiento de la contracción parcial bifásica del reposo. Esta primera contracción (R) se denomina contracción de rumia o mericica y esta asociada al empuje o proyección del bolo de rumia hacia el esófago terminal previa apertura del cardias, esfínter esofágico caudal, durante la fase de aspiración en el periodo de regurgitación. Posteriormente se continúa la actividad motora como la descrita para el reposo (A,B,C) en donde A se corresponde con la contracción parcial (contenido hacia el rumen) y C se corresponde con la contracción total (contenido en tránsito a través del ORO).

En los periodos de ingestión de alimentos se estimula la motilidad reticular produciéndose un incremento de contracciones monofásicas (no tránsito) y bifásicas (aseguran el tránsito). Las contracciones monofásicas tienen como objetivo propulsar el alimento recién ingerido hacia el rumen para su mezcla en el contenido ruminal y desarrollo del proceso fermentativo. El incremento de la actividad reticular (a] igual que sucede en el resto de los divertículos gástricos), se corresponde con la excitación vagal como resultado de la oferta del alimento y su ingestión por lo que aumenta la frecuencia por unidad del tiempo (minutos) de manera que el 55% de la actividad motora son contracciones monofásicas y el 45% de tipo bifásico del tiempo total de ingestión.

- Rumen.

La ingestión y la digestión de los alimentos fibrosos por los rumiantes implican complejas interacciones entre los componentes del forraje, los microorganismos ruminales, la actividad motora ruminal y los procesos de masticación de ingestión y de rumia que producen la desintegración de las partículas alimentarias así como la mezcla y propulsión de la digesta. En el flujo del líquido ruminal están relacionados la entrada de fuentes exógenas (agua y alimentos) y endógenas (saliva y flujo de agua transepitelial) y la salida de la digesta hacia las partes más bajas del tracto

El rumen desarrolla un conjunto de funciones como son el almacenamiento y fermentación de los alimentos, el desarrollo de intensos procesos de absorción - secreción y la participación en el tránsito alimentario. En este órgano se ejecuta la denominada fermentación pregástrica como resultado de la simbiosis con los microorganismos responsables de la digestión fermentativa que incluyen bacterias, hongos y protozoarios que en función a la cooperación y a las relaciones que se establecen entre ellos dan lugar a un complejo ecosistema. Mediante la actividad fermentativa la celulosa y otros polímeros estructurales de las plantas constituyentes o

no de la pared celular en condiciones anaeróbicas son hidrolizados a ácidos grasos volátiles (AGV) empleados como sustratos energéticos importantes por el huésped animal. La digestión fermentativa de las proteínas da lugar a la desaminación de una gran parte de los aminoácidos. Mientras que las proteínas microbianas se pueden sintetizar en el rumen a partir de fuentes nitrogenadas no proteicas (**NNP**). Cuando la dieta presenta un adecuado balance energético-proteico, el crecimiento microbiano es rápido y la utilización de las proteínas eficiente.

Al igual que acontece en el retículo, en el rumen la ingesta también se estratifica y separa por los efectos de la gravedad específica funcional (GEF) y la motilidad del órgano. Cuando los animales se alimentan con dietas a partir de forrajes se observa una zona gaseosa que conforma una cúpula en el saco dorsal del rumen, por debajo de esta se localiza la zona sólida o tapete del rumen compuesta por las partículas intermezcladas, entretejidas o apelmazadas del forraje en fermentación que no se sumergen por su capacidad de flotación debido al aire atrapado y por la pequeñas burbujas de los gases de fermentación que se forman alrededor de las bacterias y que se adhieren al material vegetal a medida que se desarrolla la actividad fermentativa; en el saco ventral se sitúa la zona líquida con una consistencia como la del agua donde se hunde el material digerido para su ulterior absorción o tránsito. Entre las zonas sólida y líquida se localiza la zona fangosa, con límites no distinguibles y formando un área continua de consistencia con la zona sólida por arriba y la zona líquida por abajo. La capa líquida, compuesta del agua procedente de diferentes fuentes como son el agua ingerida, la del alimento, la de la saliva y la del intercambio en la pared ruminal, contiene en solución importantes cantidades de ácidos grasos volátiles, compuestos nitrogenados y bicarbonatos, minerales, partículas alimentarias de pequeña talla, bacterias, protozoarios, etc. La capa gaseosa resultante de los gases producidos durante el proceso fermentativo está compuesta por un 50 a un 70 % de dióxido de carbono, valores elevados de metano (CH_4) y pequeñas cantidades de nitrógeno, hidrógeno y oxígeno.

A los efectos fisiológicos del funcionamiento de recambio del contenido ruminal, la actividad motora establece además la presencia de dos zonas específicas: la zona de expulsión máxima localizada en el área dorsal del retículo, cerca del esfínter esofágico caudal, que recibe el alimento recién deglutido y de donde, mediante la contracción parcial del retículo, se envía hacia la zona sólida (acción de carga del rumen) y la zona de escape posible, situada en el área ventral del saco craneal del rumen, donde se localiza preferentemente el contenido ruminal apto para el tránsito aboral que alcanzara el retículo para, en el momento de su contracción total, ser proyectado por el orificio retículo omasal (ORO) en la acción de descarga del rumen. La gravedad específica funcional (GEF) se define como la densidad efectiva, considerando las contribuciones de los componentes sólidos, líquidos y gaseosos de las partículas; las partículas con una densidad de 1,17 a 1,42 g / ml abandonan el rumen mucho más rápido que las de cualquier otra densidad. Las partículas de 1,0 mm de largo, con una densidad de 1,44 g / ml abandonan el rumen 2,6 veces más rápido que las de 0,92 mm y 1,03 g / ml.

Los procesos de absorción ruminal permiten la absorción de importantes cantidades de AGV (80% del total producido), amoníaco, ácido láctico, CO₂, iones inorgánicos e intercambio de agua entre el contenido ruminal y la sangre según el gradiente osmótico.

Los procesos microbiológicos que ejecutan la acción fermentativa son desarrollados por la población de microorganismos ruminales constituida por bacterias de tipo celulíticas, hemicelulolíticas y peptinolíticas que reducen azúcares complejos, amilolíticas que utilizan azúcares simples e intermedios, proteolíticas productoras de amoníaco (NH₃), lipolíticas que actúan sobre los lípidos y metanogénicas (CH₄), protozoarios, hongos anaeróbicos, micoplasmas y bacteriófagos; de la masa de microorganismos ruminales el 90% de la materia seca es proteína y el 10% grasa. En el rumen habitan más de 200 especies de bacterias, de ellas 20 a 30 se encuentran en grandes cantidades estando presente alrededor de 20 especies de protozoarios en altas concentraciones que constituyen una tercera parte de la masa microbiana en base seca. Estos procesos fermentativos-digestivos se producen en condiciones ecológicas ruminales de anaerobiosis, pH casi constante (6,0-7,0), gracias a la alta capacidad buferante de la saliva y a la absorción de los productos finales de la fermentación a través de la pared ruminal, osmolaridad media de 280-340 mOsm/L, condición redox de -250 a -450 mV y temperatura de 39-41 °C, involucran a un número elevado de especies bacterianas y otros microorganismos que se interrelacionan entre sí de forma tan compleja que los productos terminales de la actividad metabólica de unos son los sustratos de acción para otros. El control del ambiente ecológico ruminal depende del tipo, cantidad y calidad del alimento consumido, el mezclaje periódico producto de la actividad motora ruminal, la saliva, la rumia y la difusión o secreción hacia el rumen.

La fermentación ruminal es el resultado de la acción metabólica de las bacterias debiendo contribuir por un lado al mantenimiento bacteriano y por otro lado a la síntesis microbiana, por lo que ambos aspectos determinan la tasa de crecimiento bacteriano. Los microorganismos del rumen por su forma de degradar a los nutrientes se dividen en tres grupos: los que están adheridos a las partículas alimentarias, los que flotan libremente en el fluido ruminal y los que están adheridos a la pared ruminal. Es criterio generalizado en la actualidad que los microorganismos celulolíticos se encuentran en el grupo adherido a las partículas alimentarias ya que esta adhesión es un requisito indispensable para que se realice la degradación de la fibra.

La población bacteriana presente en el rumen comprende principalmente cocos, bacilos, vibrios y espirilos que desarrollan un papel significativo en el proceso fermentativo. Los protozoarios constituyen también una población grande con la característica de que la mayoría es del tipo ciliado pertenecientes al género *Isotricha* o *Entodinium*, aunque también hay especies de flagelados, en especial cuando los rumiantes son jóvenes. La población protozoaria en número es inferior a la bacteriana pero al tener un tamaño individual mucho mayor, entonces se calcula que la masa celular protozoaria, es igual a la masa celular bacteriana en la mayoría de las condiciones dietéticas.

La función fermentativa del rumen puede ser desarrollada tanto por las bacterias como por los protozoarios. Los protozoarios son capaces de depredar grandes cantidades de bacterias por englobamiento manteniendo constante la cantidad de bacterias ruminales, incluso se plantea que ninguna de las acciones de los protozoarios parecen ser vitales para la función ruminal, debido a que los rumiantes pueden sobrevivir sin la presencia de ellos. Lo antes señalado se emplea para justificar la desfaunación ruminal al expresarse que la ingestión de bacterias por los protozoarios determina una menor disponibilidad de proteína microbiana en el segmento intestinal del hospedero, aunque en la práctica no se han reportado resultados satisfactorios a largo plazo, al menos en vacas lecheras que tienen una vida productiva considerablemente mayor que otras categorías bovinas. Otra función, potencialmente importante de los protozoarios, esta relacionada con la capacidad de ingerir partículas de almidón y proteínas que almacenan en sus cuerpos para protegerlas de la fermentación bacteriana. Estas biomoléculas permanecen englobadas hasta que son digeridas por los propios protozoarios o estos mueren o son arrastrados del rumen por el bolo alimentario de tránsito para alcanzar el abomasum y al intestino delgado donde serán digeridos por la actividad enzimática que acontece en estos segmentos de manera que se produce un efecto de retardo o de prolongación de la digestión de estos sustratos. Se plantea que este efecto es esencial en la hidrólisis del almidón por el beneficio que reporta al modular o retardar la digestión de estos sustratos de fermentación rápida. Los hongos anaeróbicos, que forman parte de la población ruminal son los responsables de iniciar la degradación de la fibra que será continuada por las bacterias.

Entre los nutrientes requeridos para una adecuada actividad fermentación ruminal, esta la fuente energética carbohidratada que comprende desde azúcares sencillos como glucosa y fructuosa, hasta azúcares complejos como almidón, celulosa, pectina y la hemicelulosa, la fuente nitrogenada que incluye desde el amoníaco como compuesto nitrogenado no proteico hasta aminoácidos, péptidos y proteínas, inclusive en muchos casos en presencia de aminoácidos se asimila preferentemente el amoníaco. En la fuente proteica, entre los aminoácidos requeridos por las bacterias se describen los ramificados y los sulfurados como tirosina, metionina y cisteína, debido a la imposibilidad de obtención de éstos para la síntesis proteica. En el caso de los protozoarios la fuente nitrogenada proviene, principalmente, de las bacterias ingeridas. Otros factores que garantizan el crecimiento bacteriano y por ende la óptima actividad celulolítica ruminal son los ácidos grasos volátiles (AGV), las vitaminas principalmente del complejo B, que participan como cofactores en numerosas reacciones enzimáticas y los minerales para satisfacer los requerimientos de los microorganismos del rumen y para el mantenimiento del pH y el potencial redox adecuado para la multiplicación de los microorganismos y la influencia sobre la presión osmótica ruminal.

La dieta y su naturaleza es uno de los principales factores que influyen en la población de microorganismos ruminales de manera que dietas ricas en carbohidratos solubles como la miel, incrementan la población de protozoarios mientras que la presencia de cantidades importantes de almidón produce un rápido proceso fermentativo que determina un descenso brusco del pH (acidosis) lo que conduce a la muerte de

protozoarios con incremento de las bacterias amilolíticas. La administración del alimento a voluntad (ad-libitum) estabiliza la actividad fermentativa, el pH y el equilibrio micropoblacional del rumen. Los cambios de dieta tienen que realizarse lentamente y sobre la base de un período de adaptación para evitar disturbios que afecten el equilibrio de los microorganismos ruminales. La edad es otro factor importante que está afectando la composición de los microorganismos ruminales; la colonización del rumen poco desarrollado en los lactantes se inicia por lactobacilos y estreptococos que determinan una actividad fermentativa de pH muy bajo (ácido) y con el tiempo, a medida que se va incrementando la ingestión de alimentos fibrosos, se produce el desarrollo del rumen, aumenta el pH (menos ácido) por la aparición de los grupos normales de bacterias y se instauran los protozoarios.

La proporción de AGV depende del tipo de alimento. La alimentación a partir de forraje verde produce una mezcla de AGV en las siguientes proporciones: acético 60-70%, propiónico 15-20% y butírico 10-15%; una alimentación con alto contenido de almidón incrementa el propiónico (30%), reduce el butírico (10%) y mantiene el acético (60%). Con el incremento de la madurez y contenido de fibra y la disminución concomitante en la digestibilidad del alimento se incrementa el nivel del acético con la consiguiente reducción de propiónico y butírico. En altas dietas de miel es característico encontrar mayores proporciones de ácido butírico. Aproximadamente el 80% del total de AGV producidos en el rumen se absorben por la mucosa ruminal en donde inclusive le corresponde a los ácidos grasos volátiles constituirse en el principal estímulo para el adecuado desarrollo del sistema papilar ruminal.

La absorción de AGV por la pared ruminal está influenciada por la concentración de estos y el pH (se incrementa a medida que este disminuye) en el contenido ruminal. El mecanismo de absorción de los AGV descansa básicamente en la hidrogenación del ácido (Ac^-) por lo que lo transforma en su forma no ionizada (AcH): acetato, propionato y butirato. La conversión de los aniones AGV en ácidos libres se efectúa tanto cerca del microambiente presente en la superficie epitelial ruminal (mecanismo extracelular) como dentro de la célula (mecanismo intracelular) por medio de los cuales los iones de hidrógeno podrían generarse de manera local para efectuar la formación de AcH . Durante el proceso de absorción de los AGV se intercambia equitativamente aniones de HCO_3^- a razón de uno por uno de forma tal que el control del pH ruminal se desarrolla indirectamente por la secreción salival que penetra al rumen y directamente por la secreción de HCO_3^- durante la absorción de los AGV.

La metabolización de los AGV en el epitelio ruminal incrementa su velocidad de desaparición desde el contenido ruminal, pero disminuye su velocidad de transporte hacia la sangre. De esta forma, su desaparición del rumen es proporcional al largo de la cadena carbonada (butírico > propiónico > acético) pero su aparición en sangre presenta un orden inverso (acético > propiónico > butírico) lo que está en parte influenciado por la mayor concentración de acético en el contenido ruminal. El acetato se absorbe sin cambios aunque una parte puede ser completamente oxidada dentro de la célula al igual que el propionato que se absorbe sin cambios, pero una pequeña parte es convertida en lactato por las células de la pared ruminal. El acetato que

atraviesa la pared ruminal y franquea el hígado sin metabolizarse es utilizado por la musculatura esquelética, corazón, órganos digestivos, riñones, tejido adiposo y glándula mamaria como energía a ser oxidado. En el tejido adiposo y la glándula mamaria se constituye además, en el sustrato principal para la síntesis de ácidos grasos de cadena más larga. El propionato y el acetato, producido de su metabolización en la pared ruminal, mediante la circulación portal alcanza el hígado donde son convertidos en glucosa y CO_2 por lo que se constituyen en el principal compuesto de la gluconeogénesis hepática para la obtención de energía en estas especies animales. El butirato en parte es transformado a acetato y el resto es metabolizado por las células de la mucosa ruminal a cuerpos cetónicos (β oxidación) que son oxidados a CO_2 como fuente energética por el corazón, riñones, cerebro y musculatura. En condiciones fisiológicas de altos requerimientos de glucosa, como gestación y lactancia en la hembra, se pueden producir incrementos en la concentración de los cuerpos cetónicos sanguíneos (cetosis) y su correspondiente excreción por la orina.

El acetato y no la glucosa, es el sustrato preferido para la lipogénesis en el tejido adiposo y hepático de los rumiantes en contraste con lo que ocurre en los carnívoros. Del total de grasa sintetizada por el cuerpo de los rumiantes, el 90% se obtiene en el tejido adiposo y sólo el 5% en el hígado. El acetato es también muy importante para la síntesis de los ácidos grasos de cadena corta característicos de la leche. La leche de los herbívoros como la vaca, yegua y coneja, es la única que presenta en su constitución triglicéridos de ácidos grasos de cadena corta. Los AGV se absorben también en el omasum (alrededor del 15% de los formados en el saco ruminal) por lo que en el flujo de tránsito alcanzará al intestino delgado solamente un 5% del total generado para su absorción a este nivel.

El ciclo regenerados proteico en los rumiantes se basa en la capacidad de los microorganismos ruminales de sintetizar proteínas a partir de compuestos nitrogenados no proteicos (NNP). La absorción de NH_3 , producto altamente tóxico para el cuerpo animal, por la pared ruminal incrementa su concentración en la circulación portal de la que el hígado, desarrollando su papel detoxicante, lo toma para sintetizar urea por lo que la concentración de amoniaco en la sangre sistémica es muy baja. El incremento de NH_3 en el contenido ruminal aumenta su absorción a través de la pared ruminal por lo que cantidades excesivas pueden resultar con la muerte rápida del animal por la toxicidad del mismo. La urea, sintetizada en el hígado a partir del nitrógeno que es absorbido como amoniaco en la pared ruminal o del nitrógeno originado por la desaminación de los aminoácidos endógenos, será aportada por la sangre de la circulación sistémica al rumen directamente por difusión o indirectamente por la saliva. En la saliva, el nitrógeno ureico representa aproximadamente el 70% del nitrógeno total contenido en la secreción salival de las glándulas parótidas. Una vez en el saco ruminal rápidamente la urea es convertida en NH_3 para su entrada en el sistema sintetizador proteico de los microorganismos. El amoniaco se absorbe por la pared ruminal más rápidamente que el ión amonio dependiendo la velocidad de absorción, de su concentración y del pH ruminal. El NH_3 puede ser absorbido también por la pared

omasal mientras que el abomasum no presenta capacidad absorbiva para los compuestos nitrogenados.

El intercambio nitrogenado en la pared ruminal, amoniaco hacia la sangre y urea hacia el rumen, depende de la concentración de NH_3 en el rumen. Cuando el nitrógeno ruminal tiene una alta disponibilidad en relación con la energía, produce un incremento en la uremia con su correspondiente excreción urinaria y la mala utilización del nitrógeno por lo que es estos casos los rumiantes se vuelven ineficientes desde el punto de vista nutricional; sin embargo cuando el nivel energético de la ración es alto, el ciclo de la urea es más eficiente aunque su procedencia primaria sería del catabolismo proteico por lo que los rumiantes se vuelven conservadores eficientes del nitrógeno. Una ración equilibrada proteico-energética establece un ciclo de urea positivo para el animal al ser estimulante para a síntesis proteica y por lo tanto para la multiplicación microbiana.

En el saco ruminal, la presencia de proteasas microbianas extracelulares del tipo de las endopeptidasas, hidrolizan las proteínas del alimento hasta la formación de péptidos que son absorbidos hacia el interior de los cuerpos microbianos y empleados en la síntesis de proteína microbiana o ser aún mas hidrolizados hasta formar aminoácidos para la producción de energía mediante la vía de los AGV al ser desaminados y dar lugar a amoniaco y un esqueleto carbonado que puede ser acomodado directamente en varios pasos de la producción de los principales AGV. Se plantea que los tres aminoácidos de cadena lateral, valina, leucina e isoleucina, permiten la producción excepcional de tres AGV de cadena lateral que son factores importantes de crecimiento para varias especies de bacterias. Las proteasas de las bacterias ruminales son enzimas constitutivas que no parecen estar sujetas a control metabólico, por lo tanto, la maquinaria enzimática necesaria para la degradación ruminal debe mantener su actividad bajo la mayoría de las condiciones. Sin embargo, la localización celular de las proteasas en la superficie celular de las bacterias ruminales ofrece acceso libre a los sustratos, lo que presenta dos importantes consecuencias. Primeramente, cualquier factor que afecte el número o la actividad metabólica de las bacterias afectará la actividad proteolítica ya que es difícil distinguir entre el efecto de los microorganismos o de sus proteasas y segundo, los microorganismos deben ponerse en contacto con el sustrato y como la mayoría de los sustratos entran al rumen en forma de partículas, la tasa de fraccionamiento de estas será inmediatamente reflejada en la velocidad de la actividad de las proteasas. Algunas bacterias pueden captar íntegramente los péptidos antes de que sean hidrolizados a aminoácidos. Las concentraciones de aminoácidos en el rumen son muy bajas producto de la rápida desaminación de estos hasta NH_3 .

Un grupo importante de bacterias celulolíticas necesitan amoniaco y varios metabolitos del carbono de los AGV de cadena lateral para la síntesis de aminoácidos y de la correspondiente proteína microbiana por lo que son dependientes de las fuentes extracelulares de amoniaco. Los protozoarios no parecen secretar proteasas extracelulares por lo que su digestión proteica se ejecuta intracelularmente por fagocitosis o englobamiento de suspensiones de partículas en vacuolas digestivas. La

actividad proteolítica protozoaria es capaz de hidrolizar las proteínas en péptidos, aminoácidos y amoniaco.

La motilidad ruminal es altamente compleja dado el volumen y posibilidad de contracción de su amplia pared muscular. En sentido general podemos afirmar que el rumen es asiento de dos tipos principales de actividad motora: las ondas del ciclo A o primarias relacionadas con la acción de mezclado y tránsito alimentario y las ondas del ciclo B secundarias relativas al proceso fisiológico de la eructación. Los cambios tanto en el tránsito o pasaje de los sólidos, como de la velocidad de dilución de los líquidos parecen estar más relacionados con la duración de las contracciones ruminales de tipo A que con su frecuencia.

Las ondas de ciclo A, primarias, tienen un triple objetivo: desarrollar un papel malaxante o mezclador del contenido ruminal para el adecuado proceso fermentativo, la renovación del contenido ruminal en contacto con las paredes del rumen por lo que incrementan la capacidad de absorción y participar en el tránsito alimentario al mover parte del contenido apto para el avance aboral hacia la zona de escape posible. Todas las ondas de ciclo A están precedidas por la contracción reticular por lo que esta actividad motora se propaga por el saco dorsal del rumen en dirección caudal para a seguidamente producirse otra onda similar de avance en el mismo sentido pero en el saco ventral, finalmente se efectúa una contracción en dirección craneal del saco dorsal y posteriormente del saco ventral. Las ondas de ciclo B, secundarias, se asocian a la expulsión de los gases resultantes de la actividad fermentativa por lo que se describen en el mecanismo de la eructación.

El movimiento de la ingesta en el saco retículo-ruminal es el resultado, como hemos señalado anteriormente, de la combinación de la gravedad específica funcional de las partículas alimentarias y la motilidad coordinada de estos pre-estómagos. Con la ingestión del alimento, debido a la baja gravedad específica funcional de sus partículas, las mismas se sitúan flotando en la zona de expulsión por lo que la contracción parcial del retículo lava o expulsa las mismas hacia la zona sólida ubicada en el saco dorsal. En la zona sólida los microorganismos, principalmente las bacterias, se adhieren a las partículas de forraje para iniciar la actividad fermentativa con la consiguiente formación de pequeñas burbujas gaseosas que cooperan en mantener baja la gravedad específica funcional por lo que las partículas se mantienen flotando en esta zona. La actividad motora del saco dorsal del rumen (cráneo-caudal y viceversa) permite la mezcla de la ingesta en la zona sólida por lo que las partículas comienzan a romperse debido a la destrucción fermentativa de los carbohidratos estructurales de las plantas lo que determina una reducción en el tamaño de las partículas permitiendo el escape del aire atrapado con aumento de su gravedad específica funcional y la tendencia lógica a hundirse y a separarse hacia la zona fangosa en la parte superior del saco ventral en donde ocurre la mayor fermentación y reducción en talla física. Le corresponde a la actividad motora del saco ventral remover el material correspondiente de la zona fangosa por lo que las partículas pequeñas (2-3 mm de largo) de alta gravedad específica funcional precipitan hacia la zona líquida de donde son arrastradas para, franqueando el pilar anterior, alcanzar el saco craneal y el retículo y finalmente ser

impulsadas por este último, en el momento de su contracción total, a través del ORO hacia el omasum.

La interacción entre la masticación y el proceso fermentativo producen la reducción en talla física de las partículas. La combinación de los procesos masticatorios ingestivo (menor reducción) y de rumia (mayor reducción) disminuyen el tamaño de las partículas alimentarias a 0,5 - 3 cm de longitud mientras que la combinación entre la actividad fermentativa y la motilidad del saco retículo-ruminal las reducen a la talla óptima de tránsito hacia omasum y abomasum (2-3 mm). Es interesante señalar que en función al tamaño de las partículas y por lo tanto a su gravedad específica funcional, le corresponde a la llamada zona de escape posible y más específicamente a la estratificación de las partículas en el retículo constituirse en el elemento clave del tránsito alimentario en el sentido aboral ya que el ORO al relajarse durante la contracción total del retículo alcanza una abertura de unos 2 cm por lo que no puede discernir el tamaño de las partículas que lo franquean.

La velocidad de flujo y el recambio de líquidos y sólidos son especialmente importantes en animales que consumen alimentos del trópico (clima caliente) por la relación entre estos factores y la velocidad de síntesis de proteína microbiana, el by pass de nutrientes y su efecto en la comunidad de microorganismos que se establecen en el rumen

- Omasum.

En el omasum se desarrollan tres importantes funciones: tránsito alimentario, trituración de la ingesta por el sistema laminal y actividad absorbente laminal. Por su ubicación entre el saco retículo-ruminal y el abomasum, el omasum se constituye en un órgano obligado de tránsito de la ingesta con la característica de que el bolo propulsado por la contracción total del retículo y la apertura del ORO puede proyectarse hacia el canal omasal en la curvatura menor para continuar directamente hacia el abomasum sin experimentar ninguna modificación o una parte del mismo puede ser proyectada hacia el sistema laminar del cuerpo omasal, donde será sometido a modificaciones mecánicas (mayor reducción de la talla de sus partículas) y modificaciones en su composición (por procesos de absorción).

El sistema laminal omasal, localizado en la curvatura mayor del cuerpo, por su actividad motora comprime la ingesta ejecutando un efecto triturador que contribuye a la reducción del tamaño de las partículas lo que favorece el ulterior proceso de digestión-absorción. A los efectos anatómicos el sistema laminal está formado por tres tipos de laminas: primarias, secundarias y terciarias según el tamaño, que se distribuyen en ese orden alterno y secuente a lo largo del cuerpo omasal. La recepción omasal de una ingesta fluida que contiene productos de la fermentación microbiana, ingesta fraccionada y microorganismos permite que el atrapamiento laminal, desarrolle una importante actividad absorbente destacándose una intensa absorción de agua (efecto de secado del contenido laminal), de ácidos grasos volátiles (AGV) residuales presentes en la ingesta que según se ha demostrado de alcanzar del

abomasum en esa magnitud producirían reacciones no favorables de este órgano y de bicarbonatos lo que impide la neutralización del ácido clorhídrico abomasal y las condiciones digestivas del mismo. En el omasum se absorben también amoníaco, sodio y potasio al tiempo que cantidades considerables de cloruros son secretadas. En el bovino, la capacidad absorptiva-secretora omasal es superior a la presentada por los ovinos lo que puede explicarse al tener un área de superficie de su mucosa laminal 5 veces mayor por unidad de peso corporal metabólico.

La localización anatómica del omasum hace difícil el estudio de su motilidad. En primer lugar los procesos motores que se desarrollan dependen de la zona que se trate. La motilidad del canal, como área de tránsito directo esta asociada a la recepción del bolo procedente del retículo vía ORO por lo que una vez ejecutada la contracción total del retículo, el ORO se cierra brevemente y se producen contracciones del canal omasal con el objetivo de forzar a la masa ingesta hacia el abomasum vía OOA (orificio omaso-abomasal) o hacia el sistema laminal del cuerpo. La motilidad del cuerpo omasal es más independiente e irregular teniendo como objetivo el recambio de ingesta en el sistema laminal propulsando su contenido hacia el canal omasal y abomasum. Como puede observarse, se establece una relación canal-cuerpo que produce un proceso de renovación constante de la ingesta contenida por el sistema laminal. Finalmente, se describe una actividad motora propia del sistema laminal en que el proceso de contracción de ellas se ejecuta de sus extremos libres en el interior de la luz hacia los extremos fijos insertados en la curvatura mayor omasal por lo que da la impresión de "exprimirse sobre sí mismas".

- Abomasum.

El verdadero estómago de los animales poligástricos elabora el jugo gástrico que tiene la misma composición que la de los animales monogástricos aunque con menor actividad proteolítica y concentración de ácido clorhídrico. La producción del jugo gástrico es continua y se encuentra sometida a los mismos mecanismos controladores que en los animales no rumiantes, solo que la importancia de las fases cambia. La fase cefálica, de escasa significación responde a los reflejos condicionados ante la presencia del alimento o de estímulos positivos alrededor de su oferta. La fase gástrica, de hecho la más importante, responde a la llegada continua de ingesta procedente de la actividad de tránsito alimentario de los pre-estómagos que produce dos efectos estimulantes: el mantenimiento de la distensión abomasal y la estimulación química de los nutrientes presentes en la ingesta. La fase intestinal mantiene, en sentido general, un valor similar al descrito para los animales monogástricos.

La actividad motora abomasal es muy parecida a la observada en el estómago monocavitario. La región fúndica generalmente tranquila presenta actividad contráctil de poca fuerza y de carácter mezclador mientras que en la región del cuerpo se observan numerosas contracciones peristálticas de tipo malaxantes o mezcladoras al tiempo que la proyección de ellas hacia la región antral generan un patrón de peristalsis propulsora que determina la evacuación del quimo hacia el lumen duodenal. En condiciones normales de alimentación, el vaciamiento abomasal es continuo como

ocurre con todo el proceso digestivo en los rumiantes. En los animales adultos, la ingesta transita continuamente desde los pre-estómagos hacia el abomasum donde es acidificada hasta alrededor de un pH de 3,0 siendo retenida por un periodo considerablemente corto comparado con el tiempo de estancia en el retículo-rumen. El tamaño de las partículas que ejecutan tránsito digestivo hacia el duodeno depende de la especie animal (ovejas 1,0 mm y bovino 2.8 mm) relacionado probablemente al patrón de masticación de la especie. El tamaño crítico no se afecta mucho por el nivel de ingestión, el tipo de alimento o su calidad.

El pasaje intestinal desempeña un importante papel en los rumiantes que consumen forraje y alimentos tropicales. Por lo general estos alimentos son bajos en proteínas y dependen de la síntesis microbiana. Por otra parte, los carbohidratos son usualmente fermentados casi totalmente en el rumen y los requerimientos de glucosa dependen casi exclusivamente de la gluconeogénesis, fundamentalmente del propionato por lo que en estas condiciones solo cubren los requerimientos de mantenimiento.

- Ciclo motor de los pre-estómagos y estómago.

La actividad motora de este segmento del tracto digestivo de los rumiantes es altamente compleja por lo que requiere una estrecha coordinación que permita el desarrollo de una secuencia contráctil capaz de garantizar el tránsito de la ingesta en el sentido oral-aboral. Este proceso, complejo y coordinado, es el denominado ciclo motor de los pre-estómagos y estómago de los rumiantes.

El ciclo motor esta sometido al control nervioso a partir de un conjunto neuronal localizado en la formación reticular del bulbo (nivel encefálico bajo) en la proximidad de los núcleos de origen del décimo par craneal o vago. Este conjunto neuronal recibe el nombre de centro motor bulbar y le corresponde al vago establecer las vías aferentes (sensitivas) y eferentes (motoras) que se establecen entre el centro y los divertículos gástricos, por lo que la doble vagotomía (sección de los vagos) hace desaparecer el ciclo motor con el consiguiente paro en el tránsito alimentario (parálisis motora) y aunque se observa un cierto intento de recuperación motora por actividad intrínseca de los plexos mioentéricos, jamás se alcanza la coordinación adecuada por lo que se producen serias alteraciones en el proceso digestivo que atentan contra la homeostasia corporal que finalmente conducen a la muerte del animal.

El análisis de la actividad motora coordinada o ciclo motor permite, en sentido general, establecer un patrón de eventos motores secuentes capaces de garantizar el tránsito alimentario agrupados en 8 tiempos:

Tiempo 1.- Contracción parcial del retículo con el ORO semicerrado por lo que las partículas de talla no aptas para el tránsito son retornadas hacia la zona de expulsión del rumen para continuar su procesamiento reductor.

Tiempo 2.- Contracción total del retículo con el ORO semiabierto y propulsión de las partículas con talla óptima de tránsito (2-3mm) hacia el canal y cuerpo omasal.

Tiempo 3- Se inicia la actividad motora ruminal de ciclo A mediante la contracción cráneo-caudal de su saco dorsal por lo que se produce mezcla de los contenidos de las zonas sólida y fangosa. En el omasum, con el ORO semicerrado, contracciones de su canal propulsan el contenido hacia el sistema laminal del cuerpo y hacia el abomasum.

Tiempo 4- Contracción cráneo-caudal del saco ventral del rumen con el objetivo de mezclar el contenido de la zona líquida con la fangosa. En el omasum se establecen contracciones de su cuerpo que mueven su contenido hacia el canal y el abomasum.

Tiempo 5- En el saco dorsal del rumen se genera una contracción caudocefálica que produce el movimiento del contenido de la zona sólida en contra de la manecillas del reloj interactuando por gravedad específica funcional de sus partículas con la zona fangosa y posible precipitación de las pequeñas hacia la zona líquida. Se mantienen las contracciones del cuerpo omasal.

Tiempo 6- Culmina la actividad motora de ciclo A con la contracción caudocefálica del saco ventral del rumen que mueve el contenido de la fase líquida a favor de las manecillas del reloj por lo que propulsa parte del contenido apto para el tránsito hacia el pequeño saco craneal y el retículo al tiempo que "lava" la zona fangosa arrastrando partículas pequeñas que precipitan dentro de la fase líquida. En el abomasum se inician movimientos peristálticos malaxantes a partir del OOA.

Tiempo 7- En el abomasum se propagan los movimientos peristálticos malaxantes hacia la zona fúndica y del cuerpo al tiempo que se generan movimientos peristálticos propulsores hacia la zona antral. En el saco retículo-ruminal se observa una calma motora aparente.

Tiempo 8- Se mantienen los movimientos peristálticos malaxantes del cuerpo abomasal y se instauran ondas peristálticas propulsoras que proyectan volúmenes de quimo hacia el lumen duodenal, entre los tiempos 6 y 8 se pueden observar contracciones del cuerpo omasal. En los tiempos 7 y 8 pueden producirse contracciones caudo-cefálicas (de ciclo B) en el saco dorsal del rumen asociadas a la eructación y no precedidas por la actividad motora del retículo.

Como aspectos generales a destacar en el ciclo motor tenemos: la existencia del centro motor bulbar, el importantísimo papel de los nervios vagos, la producción de un ciclo motor al menos cada minuto y el tránsito alimentario continuo. El ciclo motor se mantiene durante la rumia con la particularidad de que se añade la extracontracción reticular o contracción mericica y durante la ingestión de alimentos en que cambia en tiempo y en algunas secuencias por lo que independientemente a la actividad comportamental que ejecute el animal, ingestión, reposo o rumia, el tránsito alimentario continuo está garantizado en forma constante.

Al momento del nacimiento no existe ciclo motor por cuanto no se producen movimientos en el saco retículo-ruminal. El inicio y desarrollo del mismo está

relacionado en la dieta y así tenemos que en lactantes con acceso a alimentos sólidos comienzan sus primeras contracciones alrededor de los 18 días posteriores al nacimiento mientras que un animal mantenido a régimen lácteo se demora hasta 3 meses para observarse la actividad motora con desencadenamiento a nivel del saco retículo-ruminal.

El ciclo motor y especialmente la motilidad retículo-ruminal está dirigida directamente por la actividad rítmica del centro motor bulbar bajo el control vagal. El funcionamiento de este centro se encuentra influenciado por numerosos estímulos aferentes que pueden ser de origen central, bucal y de las cavidades gástricas e intestinales. Los estímulos centrales se corresponden fundamentalmente con los originados a nivel hipotalámico en el centro del hambre por lo que el ayuno moderado incrementa la frecuencia del ciclo mientras que un ayuno prolongado la va reduciendo paulatinamente. Las influencias bucales a partir de receptores nerviosos estimulan la actividad motora como proceso lógico debido a la actividad masticatoria; la masticación significa ingestión y por lo tanto excitación motora de las cavidades gástricas. La influencia de las cavidades gástricas es variada debido al tipo y lugar de estimulación: los estímulos más potentes son los táctiles (mecanorreceptores) y la estimulación por distensión (receptores de estiramiento) describiéndose además un efecto térmico (termorreceptores) y un efecto del pH (quimiorreceptores).

Se considera como estímulo positivo excitador la tensión moderada mientras que una tensión elevada, como ocurre por ejemplo ante una intensa producción de gases, crea un circuito de retroalimentación positiva en donde a mayor tensión menor frecuencia del ciclo motor debido a la generación de impulsos inhibidores por lo que se crea un cuadro de meteorismo o timpanismo.

Las diversas modalidades de respuestas observadas hacen suponer la existencia de interacciones múltiples. A la clásica inhibición retículo-ruminal a partir de los compartimientos posteriores se observa la posición privilegiada del omasum que puede acelerar su ritmo motor de actividad por estímulos reticulares (por delante) o abomasales (por detrás). Las variaciones espontáneas de la motricidad gástrica confirman la importancia de los reguladores centrales como son los estímulos condicionados para la prensión de los alimentos, el solo hecho de ver agua después de un ayuno hídrico o la reducción significativa de la motricidad durante las fases de sueño paradójico.

El saco retículo-ruminal se constituye en una "trampa" que retiene las partículas alimentarias tanto tiempo como sea necesario hasta que sean reducidas a partículas pequeñas. Mientras menor sea el coeficiente de digestibilidad de la fibra ingerida, mayor tiempo de retención en el rumen lo que repercute negativamente en la cantidad de alimentos ingerida. El tiempo de retención medio de la ingesta en el rumen oscila entre las 30 y 50 hrs según el coeficiente de digestibilidad. El paso del bolo en tránsito al omasum es un proceso continuo que se acelera al doble de la velocidad normal durante la ingestión e inclusive en la rumia es mayor que durante el reposo. Así mismo, el heno picado y los concentrados son propulsados más rápidamente que el heno

largo. Esto indica que las partículas pequeñas se transfieren hacia los fluidos del retículo con mayor facilidad que las grandes por lo que son rápidamente transferidas al omasum, después de alcanzar el peso específico óptimo. Los resultados experimentales apoyan la idea de que la incorporación de las partículas sólidas a los fluidos del rumen depende en mayor medida de su peso específico, que de su tamaño, aunque su paso a través del orificio retículo-omasal parece relacionarse con el tamaño.

El agua se mueve a través del rumen a una velocidad mucho mayor que las partículas sólidas calculándosele una estancia media de 15 a 20 hrs. Casi toda el agua que entra al rumen lo hace vía esofágica como agua de bebida, agua de la saliva o agua contenida en los alimentos ya que el agua que llega a través de la mucosa ruminal por osmosis es muy poca. El flujo de agua ejecuta una importante función para el mantenimiento de la dinámica ruminal ya que le corresponde al contenido de la zona líquida del rumen el arrastre de partículas pequeñas, material soluble y microorganismos (bacterias y protozoarios) a través del orificio retículo-omasal. En sentido general, el movimiento del agua entre la masa de las zonas sólida y fangosa merced de la actividad motora ruminal, produce un efecto constante de lavado y expulsión en tránsito de partículas aptas y material en solución al tiempo que arrastra microorganismos lo que produce un efecto estimulador para la multiplicación y crecimiento de estos en el rumen.

Al mismo tiempo que se producen las contracciones en el segmento retículo-ruminal, en el omasum y abomasum se instauran otras que impulsan la ingesta hacia las partes posteriores del tubo gastrointestinal (TGI). Este doble proceso de mezclado-propulsión rotatorio en el retículo-rumen y en el omasum-abomasum hacia el resto del TGI tiene como consecuencia un tiempo de estancia mayor de los alimentos en el tubo digestivo de los rumiantes en comparación con los monogástricos. El bovino necesita el doble del tiempo medido en el cerdo para evacuar el contenido digestivo de una comida (120 vs 60 hr) ya que solo evacua el 5% de la misma en las primeras 20 horas, mientras que el 80- 85% del resto es excretado en las siguientes 80-100 hrs; fase que se corresponde en mayor cuantía con el paso por el segmento retículo-ruminal.

- Actividad motora absorptiva del sistema papilar ruminal.

El sistema papilar del rumen se caracteriza por la presencia de numerosas papilas grandes, que son mayores y más abundantes en el atrium ruminal y en el saco ventral, principalmente posterior, pero que no existen en los bordes de los principales pilares ni en la pared dorsal del saco dorsal ya que este alberga la zona gaseosa no estando en contacto con el contenido ruminal. Las papilas varían mucho en tamaño y forma respondiendo a los cambios en la dieta; las mayores miden 1 cm de largo son planas y tienen aspecto lingüiforme o de hoja. En principio la base está a menudo constreñida. La mayoría son estrechas o filiformes. Las papilas son órganos de absorción y su desarrollo o crecimiento se debe en primera instancia al estímulo directo o indirecto de los productos de la fermentación bacteriana en el saco retículo ruminal, en especial del butírico y el propiónico. La mucosa de la pared derecha del atrium ventricular no está papilada. Las papilas tienen la misma función de incremento de área igual que las

vellosidades del intestino delgado siendo mayores y fácilmente visibles. Las dietas de alta digestibilidad dan lugar a concentraciones ruminales elevadas de AGV, los cuales estimulan el crecimiento papilar; en contraste, los animales que reciben una alimentación deficiente en volumen y/o en calidad presentan papilas ruminales cortas. Es muy importante adaptar a los animales de manera gradual a los cambios de dietas de una digestibilidad baja a las que presentan digestibilidad elevadas. Parte de la razón para esta maniobra es el permitirle tiempo para que se realicen los suficientes ajustes en el tamaño papilar, de tal manera que el nivel de absorción de los AGV se corresponda con su producción.

- El acto fisiológico de la rumia.

La rumia es la función fisiológica que distingue a la familia de los rumiantes. Mediante esta actividad digestiva el material alimentario previamente ingerido es retornado de nuevo a la cavidad bucal para ser sometido a un segundo proceso masticatorio. Los rumiantes en condiciones de pastoreo emplean aproximadamente una tercera parte del tiempo nictemeral o circadiano (24 horas) en remasticar y reinsalivar el alimento.

La rumia es un componente importante del comportamiento alimentario en los rumiantes que se caracteriza por ser una actividad fisiológica compleja, coordinada por un conjunto neuronal bulbar (centro de la rumia) localizado en las proximidades del núcleo del tractus solitario y del núcleo dorsal del vago en la formación reticular en estrecha relación con los centros de la respiración y la deglución. El control de la actividad respiratoria y de la actividad motora faríngeo-esofágica durante la rumia interesa al mismo mecanismo que se ejecuta durante el proceso deglutorio normal pero que en este caso se reinstauran por activación de una secuencia inversa. Para que se efectúe la rumia se requiere la integridad de los nervios vagos de manera que la doble vagotomía hace desaparecer esta actividad fisiológica.

Varios son los factores que se describen como estímulos excitatorios desencadenantes del proceso de rumia y todos tienen un efecto central, es decir, su papel lo desarrollan directamente sobre el centro de la rumia. Estos factores son: mecánicos por estimulación de la ingesta fibrosa grosera directamente sobre los mecanorreceptores localizados en el retículo, pliegue retículo-ruminal y región del esfínter esofágico caudal (cardias) con transmisión informativa por las vías aferentes vagales, humorales relacionados con las tasas sanguíneas de ácidos grasos volátiles (AGV) y glucosa y centrales determinados por el nivel de vigilia, el amamantamiento y la conducta alimentaria según el patrón comportamental. Es interesante señalar que las catecolaminas (adrenalina y noradrenalina) provocan en pequeñas dosis la rumia en los pequeños rumiantes por acción local sobre los mecanorreceptores a los que indirectamente les disminuye el umbral de excitabilidad como consecuencia del efecto izquémico por vasoconstricción. Los estímulos mecánicos son los más importantes.

El cambio fisiológico que implica el paso del animal pseudo-monogástrico (lactante) a poligástrico verdadero se efectúa normalmente junto al destete aunque ya la actividad digestiva del rumiante está plenamente instaurada. La precocidad o retardo de este no

cambia fundamentalmente la evolución de toda una serie de procesos pero el mantener por tiempo prolongado a los animales basado en régimen lácteo es muy negativo para la actividad digestiva normal de estas especies. La importancia cuantitativa del sueño en los jóvenes mamíferos desaparece en los rumiantes adultos paralelamente al desarrollo anátomo-funcional del complejo gástrico y a la instauración del mecanismo de la rumia.

El tiempo total de rumia, la duración media de los ciclos y la distribución diurna-nocturna de los mismos por 24 horas (período circadiano) dependen de un conjunto de factores entre los que se destacan la calidad del alimento ingerido, el método de distribución de las comidas, el régimen de tenencia y las condiciones alimentarias.

El acto fisiológico de la rumia consta de tres tiempos: regurgitación (fase aspiratoria y fase expulsiva), bucal (remasticación y reinsalivación) y redeglución. El objetivo fundamental de la rumia es la reducción de la talla física de las partículas alimentarias facilitando el proceso fermentativo de los microorganismos en el saco ruminal y el tránsito digestivo.

1^{er} tiempo: regurgitación.

Es un tiempo sumamente complejo por lo que requiere alto grado de coordinación. En este tiempo se produce la reyección del bolo mericico hacia la cavidad bucal procedente del saco retículo-ruminal. Consta de dos fases que son aspiración y la expulsión.

La fase aspiratoria se inicia con el desarrollo de la contracción de rumia o extracontracción del retículo que tiene como objetivo impulsar parte de su contenido hacia el esófago a través del esfínter esofágico caudal que se relaja o de subir el nivel de la ingesta de manera que el alimento más grosero se sitúe en la proximidad del cardias para que los procesos posteriores lo impulsen hacia el esófago, sea para cumplir uno u otro objetivo lo cierto es que el retículo desarrolla una extracontracción que indudablemente coopera en forma activa en el efecto aspiratorio de la ingesta por el esófago. Paralelo a este proceso el animal produce una inspiración profunda con la glotis cerrada por lo que aumenta la presión en la cavidad abdominal debido al desplazamiento del diafragma al tiempo que disminuye en la cavidad torácica de manera que se refuerza la presión por detrás (saco retículo-ruminal) y se debilita la presión por delante (distensión de las paredes del esófago) creándose un efecto conjunto de aspiración al tiempo que se relaja el cardias y cierto volumen de ingesta lo franquea para alcanzar la luz del esófago terminal. Es de interés señalar que el volumen de ingesta que se sitúa en el esófago terminal se conoce entonces como bolo mericico o bolo de rumia y el mismo se caracteriza por ser mas fluido (contenido liquido) que la ingesta en el rumen debido a que procede de la zona de escape posible ruminal. La formación del bolo mericico es responsabilidad de la fase de aspiración. En principio el bolo mericico no se corresponde con el material de mayor talla del rumen sino que presenta la característica del material de la zona fangosa que ha pasado por

el proceso fermentativo de las zonas sólida-fangosa por lo que esta parcialmente fermentado.

La fase expulsiva se inicia con la estimulación de los receptores de estiramiento del esófago terminal producto de la presencia del bolo mericico que desencadena un movimiento espiratorio rápido y forzado que el animal realiza con la glotis cerrada. Este movimiento es visible desde el exterior bajo la forma de una contracción breve y enérgica de la musculatura abdominal por lo que se incrementa la presión intratorácica que tiende a comprimir las paredes del esófago al tiempo que la contracción de los pilares del diafragma fragmentan al bolo mericico en donde tal que una parte regresa al saco retículo-ruminal mientras que la otra convertida en bolo mericico adecuado es transportado por una onda antiperistáltica esofágica hacia la cavidad bucal. Las ondas antiperistálticas logran alcanzar una velocidad de 110cm/seg en el bovino y 48cm/seg en el carnero. Al tiempo que bolo mericico va subiendo por el esófago hacia la boca se observa externamente que el animal extiende ligeramente la cabeza hacia adelante y sobre la gotera yugular izquierda discurre rápidamente, en dirección cefálica, una onda originada por el paso del bolo, de manera que esta fase puede ser observada externamente con la siguiente cronología de sus signos exteriores: golpe de flanco, extensión del cuello y paso de la onda retrograda yugular.

2^{do} tiempo: bucal.

Con la llegada del bolo mericico a la boca se inicia el tiempo bucal. La primera actividad bucal que se ejecuta es el acomodamiento del bolo mericico para ser comprimido por la lengua y los carrillos con el objetivo de deglutir el exceso de agua que lo acompañó en su ascenso durante la regurgitación. Antes de comenzar la remasticación, el animal efectúa una o dos redeggluciones del exceso de agua que arrastra al mismo tiempo las partículas pequeñas que al llegar al saco retículo-ruminal se hunden en la zona de escape posible. La masticación de rumia o masticación mericica es lenta, concienzuda y laboriosa lo que produce una reducción en el tamaño de las partículas. El número de bolos regurgitados y el numero de masticaciones por bolo varia de acuerdo con el nivel de consumo y a la composición físico-química del alimento, de manera que el número total de masticaciones diaria puede oscilar entre 8,500 y 32,000 con una cantidad de bolos regurgitados diariamente que fluctúa entre 150 y 500. Para que se produzca la masticación mericica se requiere como condición indispensable el paso del bolo mericico en sentido retrógrado por la faringe. La implantación de una cánula esofágica que desvíe al bolo mericico en fase expulsiva hacia el exterior impide la puesta en marcha de la remasticación, quedándose el animal con una mirada sorpresiva al desconocer que fue lo que pasó con la conducción del bolo pero nunca ejecutara actividad masticatoria mericica en vacío, es decir, es necesaria la estimulación de mecanorreceptores faríngeos por el bolo mericico en tránsito retrógrado.

Al tiempo que se remastica el bolo mericico se reinsaliva con la descarga de una saliva abundante y mas fluida que procede principalmente de las glándulas parótidas. La reinsalivación cumple el papel tamponante de los ácidos producidos por el proceso fermentativo ruminal. El incremento en la secreción salival durante el tiempo bucal

puede producir un cierto grado de sialorrea o la aparición de una espuma en las comisuras y bordes labiales lo que se interpreta como signo de buena salud en el animal.

3^{er} tiempo: redeglución.

En este tiempo se desarrolla la deglución del bolo mericico con la secuencia fisiológica normal de toda actividad deglutiva y sus tiempos bucal, faríngeo y esofágico. La actividad de redeglución no se ejecuta en forma única, sino que mientras que el animal remastica produce intermitentemente de 2 a 4 redegluciones por bolo mericico pero la última siempre será segundos antes de un nuevo proceso de regurgitación. Las partículas relativamente medianas, resultantes de la remasticación, se proyectan hacia la zona fangosa ruminal facilitando la actividad fermentativa.

Como conclusión podemos resumir que la rumia es un acto complejo de tipo comportamental cuyo resultado es la puesta en juego a nivel bulbar, de un grupo de neuronas interconectadas (centro de la rumia) con un programa que se desarrolla en forma completa y coordinada en donde la naturaleza y origen de los estímulos que lo desencadenan se establecen a nivel nervioso central por acción cortical e hipotalámica (nivel de vigilia, conducta alimentaria, aferentes mamarios), por acción humoral (AGV y glucosa) y por acción gástrica (efecto mecánico de la fibrosidad de la ingesta) y que tiene como objetivo reducir el tamaño de las partículas de la ingesta para facilitar los procesos fermentativos y el tránsito alimentario desde el segmento retículo-ruminal hacia el omasum y abomasum.

- El proceso de la eructación.

Es el mecanismo mediante el cual se eliminan grandes cantidades de gases, primariamente bióxido de carbono (CO₂) y metano (CH₄) producidos como consecuencia del proceso fermentativo en el saco ruminal. La frecuencia de eructación depende, en primer lugar, de la intensidad con que se produzcan los gases y por lo tanto del tipo de alimentación a que este sometido el animal.

El volumen promedio de producción de gases, en sistemas de alimentación tradicional, puede alcanzar en el rumen del bovino valores entre los 30 y 50 litros / días mientras que el ovino puede producir alrededor de 5 - 8 litros en el mismo tiempo. Grandes cantidades de CO₂ (65%) y CH₄ (25%), medias de nitrógeno (7%) y trazas de O₂ (0,5%), H₂ (0.2%), sulfuro de hidrógeno (0,01%) así como otros gases en cantidades despreciables resultan del proceso fermentativo en el rumen y constituyen la fase gaseosa del saco dorsal y se constituyen en los gases a eliminar mediante el proceso de la eructación..

La producción de CO₂ se corresponde con la mayor cantidad del gas ruminal creando las condiciones de anaerobiosis a los microorganismos que desarrollan los procesos fermentativos. El CO₂ representa mas del 50% de los gases presentes en el saco dorsal del rumen y se obtiene por descarboxilación de varios ácidos, por la hidrólisis de

la urea y a partir del bicarbonato de la saliva. El CH_4 se constituye en una importante pérdida energética del animal al representar del 7 al 8% de la energía bruta consumida y se obtiene por reducción del CO_2 en donde los hidrógenos necesarios son aportados por el ácido fórmico. El NH_3 se produce como resultado del proceso de digestión de las proteínas. Estos tres gases son los que se elaboran en mayor cantidad en el saco ruminal en donde además se determinan, en menor cantidad, N_2 (del aire atmosférico), SH_2 (del metabolismo proteico) y CO . El oxígeno (O_2) que ingresa en pequeñas cantidades durante la ingestión de los alimentos es reducido rápidamente mientras que el hidrógeno se dosifica principalmente al inicio de las comidas.

El proceso fisiológico de la eructación se corresponde también con una interacción bulbo-saco retículo ruminal que requiere, para su desarrollo, de la integridad de los nervios vagos. La eructación es una actividad refleja que se desarrolla a partir de la presión que ejerce la zona gaseosa en el saco dorsal del rumen que estimula tensorreceptores o receptores de estiramiento localizados principalmente en un área situada a nivel del saco dorsal posterior y alrededor del esfínter esofágico caudal. En función al volumen de producción de gases, la estimulación moderada de los tensorreceptores genera potenciales de acción excitatorios que por vía eferente vagal son conducidos hacia el conjunto coordinador neuronal del bulbo, responsable de establecer la respuesta armónica y secuente, que por vía eferente o motora vagal permite la expulsión de los gases del saco retículo-ruminal. De lo antes expresado se infiere la importancia de la integridad de los nervios vagos ya que la sección bilateral vagal o lesiones que afecten su unidad funcional interrumpe de forma irreversible el proceso de la eructación con consecuencias mortales para el animal. El incremento significativo de la presión intraruminal tiene un efecto negativo tanto sobre la actividad motora ruminal como sobre el reflejo de la eructación que puede anularse.

La eructación esta asociada a las ondas de ciclo B o contracciones secundarias del rumen. Estas ondas se inician en el saco caudal del rumen proyectándose en sentido retrógrado hacia el rumen dorsal medio y anterior por lo que fuerzan la proyección craneal de la zona o cúpula gaseosa. A medida que la contracción secundaria mueve el gas hacia el cardias, se relaja reflejamente el retículo mientras que se contrae el pilar anterior del rumen que actúa como un dique de contención dejando libre al cardias que contacta con la cámara gaseosa ruminal. La presión gaseosa por el lado ruminal determina la apertura del cardias y la penetración del gas en el lumen esofágico y su acumulación al mantenerse cerrado el esfínter craneal esofágico por lo que se ejerce una presión de distensión en el esófago terminal que genera ondas antiperistálticas, propulsoras del gas hacia la cavidad bucal al tiempo que se oclusionan las coanas por el paladar blando y se cierran los labios permaneciendo abierta la glotis de forma tal que al no poder proyectarse por las fosas nasales e impedirse su expulsión por la boca, el gas rechazado penetra profundamente en las vías respiratorias altas al estar la glotis abierta. A continuación de la onda antiperistáltica se produce una onda peristáltica, no asociada a la deglución, que progresa en dirección caudal y sirve para vaciar al esófago de los líquidos que pudieron haber penetrado en su interior acompañando al gas. Esta es la causa de que en el aire espirado por los rumiantes se perciba el olor de los procesos fermentativos del saco ruminal y explica el porque en estos animales la

eructación es un proceso silencioso. Esta respuesta fisiológica es lógica por cuanto el animal, en principio, no conoce qué viene ascendiendo por el esófago (gas o bolo mericico), de ahí que ambas se desarrollen con la boca cerrada al tiempo que la eructación silenciosa se conceptúa como un mecanismo protector evolutivo contra los predadores principalmente para las especies salvajes.

La eructación en el carnero se establece como una actividad esofágica de grado variable ya que el movimiento pasivo del gas en el esófago contribuye significativamente en su desarrollo, es decir, se plantea que la actividad antiperistáltica esofágica durante la eructación en el carnero facilita el movimiento oral de los gases en el esófago pero que no son esenciales en el desarrollo del proceso. No obstante, para todas las especies siempre que se produzca actividad antiperistáltica de eructación esta se conceptúa como la onda de contracción más rápida que asienta a lo largo del esófago, es decir, a los efectos de velocidad la actividad motora esofágica se ordena, en el siguiente orden decreciente: antiperistáltica de eructación - antiperistáltica de rumia - peristáltica de ingestión.

Entre la eructación y el tiempo de regurgitación de la rumia, actividades que conducen gases e ingesta ruminal respectivamente en sentido retrógrado u oral, se establecen tres diferencias principales: a) en su origen ya que la eructación se desencadena por efecto de estiramiento de presión mientras que la rumia por efecto mecánico de la ingesta fibrosa y grosera, b) en la velocidad de propagación de las ondas antiperistálticas que es superior durante la eructación y c) en la actividad motora de la glotis que se cierra durante la regurgitación y permanece abierta durante la eructación.

Por la característica en que se desarrolla la eructación en los rumiantes, un cierto volumen del gas eructado se recicla por los pulmones en donde es absorbido en parte por lo que se dosifica una presión de CO₂ ligeramente incrementada en la sangre arterial (arteria pulmonar) de composición venosa en la circulación menor e incluso, por vía sanguínea sistémica, pueden producirse alteraciones desagradables en el olor de la leche por la presencia de metano.

- Reflejo de cierre del canal reticular.

El canal reticular o gotera esofágica es una invaginación de la mucosa, parecida a un surco, que atraviesa la pared del retículo desde el cardias hasta el orificio retículo-ruminal (ORO). Cuando se efectúa el reflejo de cierre del canal reticular, los músculos que conforman los labios se contraen produciendo su acortamiento y retorcimiento lo que causa la unión de los mismos para formar casi un tubo que establece una comunicación directa y prácticamente completa entre el cardias y el ORO. En los rumiantes lactantes, esta actividad fisiológica permite la conducción de prácticamente todo el volumen de leche ingerido directo hacia el abomasum, vía omasal, ya que se calcula que solo un volumen inferior menor al 10% del volumen ingerido entra al rumen por lo que se garantiza la óptima actividad digestiva de este alimento.

El reflejo de cierre del canal reticular es una actividad refleja bulbar que se ejecuta mediante la vía nerviosa vagal. Los estímulos que lo desencadenan se corresponden con los reflejos incondicionados de la succión en el pezón de la madre que se refuerzan con el paso de la leche por la faringe, por su contenido en lactoalbúminas y minerales en especial por su contenido en sodio. Se ha demostrado que la fase bucal y faríngea pueden estar precedidas por una fase cefálica producida por la excitación cortical dada por los reflejos condicionados a partir de estímulos que preceden al acto de mamar. En sentido general se señala que la postura del lactante no tiene una influencia importante para el cierre del canal reticular pero si se ha comprobado que la velocidad de ingestión presenta una gran influencia ya que cuando el lactante ingiere la leche en una vasija se incrementa la velocidad del volumen de ingestión por lo que se produce un cierre ineficiente del canal y un mayor volumen de leche se derrama en el rumen con lo que se instauran patrones inadecuados de fermentación. De lo antes expresado se concluye la importancia digestiva que tiene alimentar a los rumiantes lactantes preferentemente con tetera en lugar de vasijas.

En el rumiante recién nacido, es de importancia extraordinaria la ingestión del calostro en las primeras horas de vida por lo que la combinación del reflejo de cierre del canal reticular con el escaso desarrollo inicial de las glándulas fúndicas y la permeabilidad absorbente de la mucosa intestinal a las grandes moléculas permiten el proceso de inmunización pasiva del neonato.

El reflejo de cierre del canal reticular disminuye a partir del destete y con el aumento de la edad. En los rumiantes adultos, la deglución de la saliva no desencadena este reflejo pero la ingestión de agua puede en mayor o menor grado producir este reflejo de cierre según las necesidades hídricas del animal. En condiciones de acceso no restringido a la fuente de agua, su ingestión posee un efecto menos marcado que cuando el animal, por diferentes causas, ejecuta la ingestión del agua después de un ayuno hídrico. En el caso del ayuno hídrico o que el animal no halla tenido acceso a la fuente de agua por cualquier razón, el estado de deshidratación produce la respuesta hipotalámica que, por vía hipotalámica-cortical, determina la percepción consciente de la sensación de sed por lo que el animal ejecuta la conducta de búsqueda para la ingestión del agua al tiempo que determina la descarga de la ADH (hormona antidiurética) que además de aumentar la retención de agua por los riñones, en los rumiantes, produce el reflejo de cierre del canal reticular por lo que un volumen importante del agua ingerida sobrepasa el rumen directamente, vía omasum y abomasum, hacia el intestino para su ulterior absorción a nivel del intestino delgado facilitando de este modo la corrección deficitaria de los líquidos corporales. La ingestión de sales de cobre estimula el cierre del canal reticular en carneros y bovinos al igual que las sales de sodio en el bovino por lo que aprovechando este efecto de "sobrepasante ruminal" se emplean con fines terapéuticos cuando se administran medicamentos contra parásitos intestinales.

La inhibición del reflejo de cierre del canal reticular se produce ante situaciones de distensión del rumen y del abomasum así como por estímulos que produzcan estados de excitación o miedo en los animales como consecuencia de la descarga de catecolaminas (noradrenalina y adrenalina).

PARTICULARIDADES DEL PROCESO DIGESTIVO EN HERBÍVOROS MONOGÁSTRICOS.

- CABALLOS.

La prensión de los alimentos la desarrollan empleando los labios que son fuertes, móviles y altamente sensibles. En esta actividad fisiológica los animales utilizan fundamentalmente el labio superior con el que rodea e introduce en la boca la hierba para ser fijada por los incisivos y entonces mediante un ligero movimiento oscilatorio de la cabeza hacia abajo o al lado cortar los bocados; el papel del labio inferior esta estrechamente relacionado con la contención del alimento en la cavidad bucal durante la masticación. Cuando se le oferta briznas de forraje, heno o granos con la mano entonces solo emplea los labios y la lengua en la acción prensil. En la prensión de los líquidos (agua) esta especie animal desarrolla una verdadera acción de beber introduciendo la apertura bucal completamente en el líquido dejando afuera las fosas nasales al tiempo que retrae la lengua con descenso de la mandíbula creando una presión negativa en la cavidad bucal que permite la incorporación de volúmenes de líquido en la boca. La lengua actúa a manera de pistón facilitador ingestor.

El proceso masticatorio en el caballo se caracteriza por ser potente, metódico y complejo de manera que asegura una trituración completa de los alimentos lo que facilita una mejor utilización digestiva ulterior. En la actividad masticatoria interviene la poderosa musculatura masetera unida a una potente dentadura molar que forma tablas extensas erizadas de múltiples crestas de esmalte dentario capaces de aplastar y triturar los alimentos. Un proceso masticatorio incompleto en el caballo determina una mala digestión y la posibilidad del desarrollo de cólicos. En condiciones naturales de ingestión de forrajes, el caballo produce de 70 a 80 movimientos masticatorios por minutos, emplea de 30 a 60 movimientos por bocado e invierte aproximadamente de 0,5 a 1 minuto en la masticación de cada bocado.

A medida que se desarrolla la masticación se efectúa el proceso de insalivación en donde la saliva producida por las parótidas desempeña el papel más importante al tiempo que también descargan saliva una glándula submaxilar y una sublingual de cada lado. La producción media de saliva se calcula en unos 40 Kg diario aunque este valor depende del tipo de alimento, mientras más seco (heno) mas producción. En sentido general se calcula que produce una cantidad de saliva igual a la mitad del peso de un alimento como el forraje verde en su ingestión. La saliva del caballo se caracteriza por ser poco fluida, tener un pH de 7,56 (fluctuación entre 7,4 y 7,6) y no poseer tialina (amilasa salival) aunque la descarga parotidea presenta una enzima amilolítica. Una característica del proceso bucal en el equino es que la mayor descarga salival de las glándulas se corresponde con el lado en donde el animal efectúa la masticación.

La deglución se desarrolla en el caballo en el mismo orden y secuencia que en las otras especies y por lo tanto consta de tres tiempos: bucal, faríngeo y esofágico. El esófago del caballo es un tubo músculo membranoso con extensión media de 1,25 a 1,50 metros en los animales adultos. La deglución de los líquidos se produce más rápidamente que la de sólidos e inclusive cuando la deglución de líquidos es rápida puede formarse una corriente coherente que fluye al estómago previa acumulación en el esófago torácico. De ser espaciada la ingestión del líquido, esta situación no se produce, por cuanto el bolo deglutido alcanza directamente al estómago sin detenerse en la porción torácica del esófago.

El caballo tiene un estómago pequeño con una capacidad aproximada de 15 a 18 litros que puede aumentar ligeramente ante una alimentación voluminosa pero que por término medio se llena en su dos tercios (contenido práctico aproximado de 10 litros). En su parte esofágica presenta una mucosa cutánea aglandular que se extiende alrededor de un tercio de la superficie interna. La zona cardial es estrecha y en las zonas fúndica y pilórica se encuentran las glándulas propias de estas áreas. La producción del jugo gástrico alcanza valores de hasta 30 litros por día; sus componentes fundamentales son el ácido clorhídrico y las pepsinas y su pH fluctúa entre 2,6 (región pilórica) y 5,4 (región fúndica). El jugo gástrico se produce en forma continua por lo que la causa más importante de la secreción del mismo es la "gástrica", es decir, la estimulación mecánica del alimento ingerido, no obstante, en el caballo se ha demostrado la causa "cefálica" como resultado de la instauración de reflejos condicionados con el consiguiente reforzamiento excitador positivo del alimento en la cavidad bucal. El ayuno prolongado disminuye paulatinamente el volumen de jugo gástrico secretado acompañado de una reducción en el contenido de ácido del mismo produciéndose un descenso en la actividad digestiva.

El estómago del caballo, con un ritmo de alimentación normal en condiciones de pastoreo, no se queda vacío en los periodos interdigestivos (tiempo de no ingestión de alimentos) por lo que el alimento de reciente incorporación al iniciarse otro periodo ingestor se mezcla o superpone al contenido anterior. Por su poca capacidad, el estómago comienza su vaciamiento o evacuación antes de terminar un periodo de ingestión de alimentos voluminosos señalándose que para que se quede completamente vacío se necesita un tiempo de ayuno de al menos 24 horas ya que si el animal desarrolla periodos de ingestión con menor tiempo al indicado entre uno y otro, entonces el alimento recién deglutido encontrara siempre contenido gástrico anterior.

El proceso digestivo en el estómago del equino se caracteriza por un cambio cualitativo progresivo que se inicia con una actividad fermentativa la que paulatinamente y por acción del jugo gástrico va cediendo su lugar a una actividad proteolítica por lo que en un momento dado se mantienen las dos al unísono para finalmente y en forma progresiva ser dominada la actividad digestiva por el proceso proteolítico. La cronología de este proceso es la siguiente: el alimento deglutido, que ha sido finamente triturado durante la masticación, llega al estómago situándose en capas según el orden de deglución y rápidamente comienza a ser degradado por un proceso

fermentativo producido por los microorganismos presentes en la región cardial (abundantes lactobacilos y estreptococos) por lo que se inicia la degradación de los glúcidos fácilmente fermentecibles (almidones y azúcares solubles) en ácido láctico y ácidos grasos volátiles (acético, propiónico y butírico) al igual que con la celulosa aunque en menor magnitud pero a medida que transcurre el tiempo de digestión, el pH del estómago se va haciendo más ácido producto del HCL del jugo gástrico y de los ácidos resultantes del proceso fermentativo de manera que comienza paulatinamente la degradación proteica bajo la acción de las pepsinas. En un momento dado ambos procesos (fermentativo e hidrolítico) coexisten simultáneamente pero la acidificación del medio acaba por inclinarlo hacia la hidrólisis. Aunque la degradación de almidones y proteínas depende de la actividad en la región gástrica, del tiempo transcurrido desde la ingestión del alimento y de la cantidad del mismo ingerida no es menos cierto que esta degradación sobre compuestos complejos de principios inmediatos (biomoléculas) optimiza, en esta especie, la actividad digestiva y absorptiva del intestino delgado.

Los movimientos gástricos se corresponden con los descritos para las otras especies (peristálticos malaxantes y evacuantes) al igual que el mecanismo de la evacuación gástrica o vaciamiento del quimo en el intestino con el efecto controlador del piloro respecto al tamaño de las partículas aptas para el tránsito intestinal.

El caballo no tiene capacidad para vomitar por cuanto un conjunto de factores anátomo-funcionales se lo impiden. Los factores antieméticos en el caballo son: 1.- desarrollo rudimentario del centro emético a nivel bulbar, 2.- un estómago pequeño situado en posición media en la cavidad abdominal alejado de la pared muscular abdominal por lo que la prensa abdominal no puede ejercer con potencia su acción compresora, 3.- una angularidad pronunciada del esófago en su unión con el estómago, 4.- un esfínter cardial potente y 5.- un velo del paladar blando bien desarrollado que produce la expulsión del bolo emético por las fosas nasales en caso de producirse el vomito. Por todo lo anteriormente expresado y por constituir un acto sumamente difícil en esta especie animal es que se conceptúa al vomito como un síntoma de extrema gravedad en el caballo.

El proceso de digestión en el intestino delgado es bastante parecido al que acontece en los omnívoros y carnívoros. La actividad motora general se caracteriza porque los movimientos migratorios mioeléctricos continuamente impulsan el quimo hacia el yeyuno y de aquí al ileon. En el segmento ileal disminuye la velocidad de tránsito intestinal e incluso puede sufrir un cierto retardo en su pasaje de forma tal que se dosifica, aunque de manera irregular, el paso del quimo a través de la válvula ileocecal hacia el intestino grueso. El páncreas descarga su secreción exocrina, el jugo pancreático, por el conducto de Wirsung en un punto común con la desembocadura del conducto biliar (colédoco) conocido por Ampolla de Vater y además presenta un conducto accesorio que drena directamente en el duodeno (conducto de Santorini). La producción del jugo pancreático puede alcanzar valores de 16,8 gramos/ Kg de peso por lo que un animal de talla normal es capaz de producir hasta 7 litros de jugo pancreático en frecuencia circadiana. Este jugo se caracteriza por presentar una concentración de sodio y potasio equivalente a la del plasma correspondiéndole al

cloruro ser el anión más abundante; en sus componentes orgánicos se detectan una buena producción de alfa-amilasa, valores bajos del conjunto proteolítico, poca cantidad de sacarosa y no se ha demostrado la presencia de lipasa. El control en la secreción del jugo pancreático presenta también su factor nervioso dado por la estimulación del vago (preferentemente como respuesta general excitatoria digestiva ante el acto de la ingestión que como respuesta condicionada) y su factor hormonal por acción de la CCK.

La secreción hepática (bilis), es drenada directamente al duodeno mediante el conducto colédoco que desemboca en la Ampolla de Vater por cuanto esta especie animal carece de vesícula biliar; no obstante el volumen descargado es mas concentrado que el volumen inicial o bilis hepática debido a procesos de absorción que se establecen en el sistema conductor hepático. De coloración verde pardusca y pH alcalino presenta los componentes normales que aparecen en todas las especies destacándose que los ácidos biliares se forman específicamente a partir de la glicerina con producción de ácido glicocólico y que se conjuga con sodio y potasio para formar glicocolato en la bilis alcalinizada. Tanto la producción como la secreción se desarrollan por procesos continuos en respuesta a la característica de la actividad digestiva en esta especie y se encuentran estrechamente relacionadas a la estimulación colerética de la recirculación de las sales biliares mediante la circulación entero-hepática.

Las características químico-fisiológicas de la secreción de las glándulas intestinales que tapizan la mucosa intestinal son semejantes a las ya descritas para este tipo de sistema glandular en las otras especies de animales tanto en composición y como secreción.

Los procesos digestivos que acontecen en el intestino delgado del caballo son de tipo hidrolítico por acción de las enzimas que se descargan a la luz intestinal (digestión luminal) y las relacionadas con la digestión membranosa desarrollándose en un pH alcalino que se va elevando progresivamente hasta alcanzar valores medios de 7,5 en el ileon terminal. La actividad digestiva-absortiva garantiza una buena digestión de los carbohidratos hasta la producción de glucosa como fuente energética fundamental para el trabajo muscular, una digestión y absorción de las grasas bastantes satisfactoria y una buena ingestión y absorción de las proteínas. En este segmento intestinal se digieren y absorben del 60 al 70 % de las proteínas del alimento. Los minerales se absorben en su conjunto prácticamente aquí a excepción del fósforo-fosfato que se segrega en los primeros segmentos del intestino delgado y tiene un papel bufferante a nivel del intestino grueso; la absorción final de este mineral se desarrolla en el colon y no esta influenciada por la tasa alimentaria de calcio. Las vitaminas, lipo e hidrosolubles, que ingresan con el alimento se absorben a nivel del intestino delgado planteándose que la poca conversión del caroteno en vitamina A en esta especie animal se debe a la insuficiente liberación de estos por debido a su rápido transito por este segmento del tubo digestivo.

La digestión en el intestino grueso adquiere una particular importancia en estas especies de animales por cuanto es la responsable de establecer los procesos

fermentativos que garantizan la hidrólisis de los carbohidratos estructurales y no estructurales de las plantas por los microorganismos celulolíticos. Tanto la capacidad hidrolizante de la celulosa como la absorción de sus productos finales se encuentran disminuidas en los herbívoros monogástrico al compararse con los poligástricos por la amplitud del saco fermentativo (ciego y parte del colon vs. rumen) y el lugar donde se desarrolla (postgástrica vs. pregástrica). La actividad fermentativa de los microorganismos en la hidrólisis de la celulosa, hemicelulosa y pectinas conduce también a la formación de ácidos grasos volátiles (AGV) de cadenas cortas como acético, propiónico y butírico, gases (dióxido de carbono y metano), agua y calor. El ácido láctico, sea procedente del quimo del intestino o producido durante el proceso fermentativo, es también transformado en AGV. El pH cecal es ligeramente ácido (6,3 a 6,6). El sistema de absorción de los AGV en el segmento ceco-cólico parece ser similar al que se desarrolla en el rumen mediante la hidrogenación de los ácidos para su transformación a su forma no ionizada y la producción de bicarbonato por la membrana luminal (explicación detallada del mecanismo en absorción de AGV por la pared ruminal).

La función de amortiguación del pH durante el proceso fermentativo se ejecuta por la acción combinada de la secreción de un gran volumen de líquido, rico en bicarbonato y fosfato, a nivel del ileon que alcanza el ciego mediante el mecanismo de tránsito del quimo por la válvula ileocecal unido a la secreción mucoide, rica en bicarbonato y otros electrolitos elaborada por las glándulas intestinales presentes en el segmento ceco-cólico. A estos dos factores controladores de pH se le añade el intercambio AGV-HCO₃ en el ámbito de la mucosa intestinal. La población de microorganismos presentes en este nivel en el caballo es comparable con la que se encuentra en el saco ruminal tanto en su constitución como en su metabolismo.

Un segundo aspecto de importancia es la digestión y absorción de las proteínas. Con este tipo de biomolécula, los herbívoros monogástricos presentan desventaja importante en relación con los poligástricos primeramente por el área donde se desarrolla, intestino distal, y segundo por no poseer un sistema eficiente para su absorción, de manera que la mayor parte de las proteínas sintetizadas (por multiplicación de los microorganismos) se pierden con las heces fecales. Solamente pequeñas cantidades de aminoácidos son absorbidas en el segmento ceco-cólico. La fuente nitrogenada para el crecimiento microbiano (Y ATP) esta constituida por las proteínas y sus productos de hidrólisis que escapan al proceso de digestión-absorción en el intestino delgado mas la urea que difunde desde la sangre hacia el lumen ceco-cólico mediante un mecanismo similar al que acontece en la pared ruminal. El proceso digestivo-absortivo de las grasas a este nivel es prácticamente nulo. En el segmento ceco-cólico se realiza la síntesis microbiana de vitaminas del complejo B y K que por la lejanía intestinal de su área de producción solamente contribuyen a suplir, en parte, las necesidades del cuerpo animal, de ahí que los herbívoros monogástricos se consideren vitamino-dependientes para estas vitaminas.

Un buen nivel de absorción de agua y electrolitos, destacándose el potasio, se produce en el intestino grueso. En el caso del agua se establece un circuito de

secreción-absorción acorde al segmento y la actividad digestiva. El proceso fermentativo del segmento ceco-cólico con la consiguiente producción de AGV determina un incremento osmótico que produce una intensa secreción de agua hacia el lumen intestinal para posteriormente comenzar a reabsorberse siguiendo el gradiente osmótico resultante de la absorción de los AGV. En el colon pequeño donde culmina la formación de las heces fecales y su almacenamiento ocurre una importante absorción de agua para su recuperación final al tiempo que coopera en el moldeado de las heces fecales característico de la especie. En el colon terminal se absorben además, valores considerables de sodio y fosfato.

La actividad de tránsito alimentario es relativamente rápida en el segmento gástrico-intestinal delgado; se plantea un tránsito de 2-6 horas desde que el alimento llega al estómago y abandona la válvula íleo-cecal, pero a nivel del intestino grueso se produce un efecto retenedor que optimiza el proceso digestivo-absortivo al extremo de que con un régimen normal de alimentación, el ciego nunca estará vacío. Le corresponde al patrón motor ceco-cólico la responsabilidad de la retención selectiva de las partículas largas para una mejor actividad fermentativa microbiana cumpliendo el mismo papel del saco retículo-ruminal en los rumiantes. El colon del caballo, por su posición anatómica en la cavidad abdominal, está formado por tres segmentos: ventral, dorsal y caudal o pequeño.

El ciego va receptando prácticamente de forma continua el quimo procedente del íleo a través de la válvula íleo-cecal. El aspecto del contenido ceco-cólico es fangoso con abundante agua. En este contenido fangoso se encuentran los microorganismos adheridos a las partículas alimentarias o suspendidas en la parte líquida luminal desarrollando sus funciones al igual que acontece en este tipo de capa en el área media superior del rumen. En el ciego se describen dos tipos de contracciones: una frecuente de baja amplitud que tienen como objetivo el producir una acción de mezcla al propulsar el contenido de un haustro al otro y retropropulsarlo en sentido contrario al tiempo que renueva el contenido en contacto con la mucosa cecal por lo que incrementa los procesos de absorción-secreción (fase I) y otras enérgicas, cada 3 a 4 minutos, que se inician en el vértice y se propagan hacia la base por lo que reducen la luz cecal y fuerzan el ascenso del contenido hasta el nivel del esfínter ceco-cólico que por el efecto del incremento de presión cecal propulsa el paso de un volumen de su contenido hacia el colon ventral (Fase II). El esfínter ceco-cólico solo se abre por el aumento de presión cecal no permitiendo el retroceso del contenido colónico. Durante la fase II la combinación entre el esfínter y la válvula ileocecal impiden el retroceso del contenido cecal hacia el íleon.

La actividad motora colónica comprende tres tipos de movimientos: haustrales o de segmentación, peristáltica o propulsora y antiperistáltica o retropropulsora. Los segmentos colonicos ventral y dorsal ejecutan todos los movimientos señalados mientras que en el colon caudal o pequeño no se observan movimientos retropropulsores. El estudio anatómico del colon muestra la existencia de dos zonas de estrechamiento luminal, uno en la unión del colon ventral con el dorsal (A) y otra en la unión del colon dorsal con el caudal (B). Desde el punto de vista fisiológico, ambos

estrechamientos desempeñan un papel de carácter esfinteriano por lo que se oponen al tránsito rápido del contenido colónico lo que permite una mayor retención del mismo en cada segmento incrementándose la capacidad fermentativa-absortiva al tiempo que imitan la actividad del píloro evitando el paso de partículas grandes y controlando la concentración microbiana. Las zonas de estrechamiento franquean fácilmente el tránsito del líquido luminal y las partículas pequeñas en suspensión.

Los movimientos haustrales o de segmentación producen un efecto de mezclado que incrementa la acción fermentativa, coopera en la trituración mecánica de las partículas y favorece la absorción-secreción por la mucosa cecal. Los movimientos peristálticos o propulsores, como su nombre indica, se corresponden con los movimientos de tránsito o avance del contenido colónico y son el resultado de la actividad excitativa del complejo mioeléctrico migratorio. Estos movimientos pueden ser cortos o largos según el área de propagación. Las contracciones antiperistálticas o retropropulsoras se oponen al tránsito rápido oral-aboral por lo que fuerzan el retorno del contenido colónico a áreas proximales desempeñando papeles similares a los movimientos haustrales. La actividad motora retropropulsiva se origina en los llamados "marcapasos" o áreas generadoras situadas por delante de los estrechamientos luminales A y B que dan lugar a una retención significativa del material cecal, con la mayor parte de la materia particulada tomando de 24 a 96 horas su paso por el colon ventral y dorsal.

Producto del patrón motor que se instaura en el colon ventral y dorsal, el contenido intestinal se va transportando lentamente hacia el colon caudal en donde se forman las heces fecales. Una intensa absorción de agua y la conformación anatómica fuertemente anillada de este segmento colónico terminal determina la forma típica de las heces fecales en esta especie animal. La defecación se estimula inicialmente, al igual que en todas las especies mamíferas, por la distensión del recto debido a su ocupación por el contenido fecal propulsado por ondas peristálticas del colon pequeño. El estímulo de distensión rectal siempre producirá una respuesta facilitadora con toma o no de la postura de defecación, ya que el caballo puede defecar caminando o trotando, y auxilio de la acción de compresión de la musculatura abdominal. Las heces fecales del equino se caracterizan por ser estructuralmente gruesas debido a los restos vegetales que no fueron digeridos. Los caballos son animales de defecación difusa (no tienen área fija) y emiten aproximadamente un promedio de 20 kg de heces diariamente aunque este volumen depende del tipo de alimento. Se describe que cuando están estabulados y tienen un área adecuada de movimientos son capaces de ubicar una zona de estercolero. La producción de gases (principalmente metano y dióxido de carbono) durante el proceso fermentativo en el intestino terminal, hace que en esta especie la flatulencia sea muy común y frecuente.

El tiempo de tránsito alimentario, que se corresponde con el tiempo transcurrido desde la ingestión de partículas marcadas hasta su aparición en las heces fecales, es de alrededor de 21 a 24 horas para alcanzar el máximo de excreción sobre las siguientes 24 horas y finalmente ser eliminadas las últimas partículas a los 4 a 5 días.

- CONEJOS.

El conejo, herbívoro monogástrico de defensa física nula siempre en huida, es un animal tímido con hábito ingestor de preferencia nocturna a partir del anochecer en condiciones de vida libre por lo que pasa las dos terceras partes de su tiempo circadiano en la cueva protegido de posibles predadores por lo que mantiene una área limitada de alimentación casi alrededor de la cueva principal a la que acude en caso de peligro mediante desplazamiento en salto y cambiando de dirección... Esta especie en condiciones naturales realiza un gran consumo nocturno de alimentos y cuando están en condiciones de estabulación ejecutan de 50 a 70 comidas diarias con duraciones medias de 2 a 5 minutos pero el marcaje ancestral determina un ritmo nocturno superior al diurno.

Esta especie herbívora monogástrica, desarrolla un patrón especializado de comportamiento alimentario que le permite el reciclaje del contenido intestinal conocido por pseudocoprofagia o reciclaje del contenido cecal. Esta particularidad conductual se considera de carácter defensivo evolutivo ya que al ser una especie prácticamente inofensiva y con defensas pobres presenta la tendencia de huir ante el ataque de los predadores al tiempo que desarrolla el reciclaje del contenido cecal como forma de optimizar el proceso digestivo sin necesidad de exponerse por tiempo prolongado a los predadores.

La actividad del segmento terminal del tubo digestivo en el conejo, esta caracterizada por un funcionamiento alternante "sui generis" del colon proximal que les permite la emisión de dos tipos de material intestinal por el ano: uno que se elimina directamente sobre el suelo o la paja, las excretas, de consistencia sólida, duras, de forma esferoidal, y que por la presencia del mucus colónico pueden mantenerse unidas en cadenas y otro de consistencia semipastosa o semilíquida, la xipodiarrea, que el animal incurbándose sobre si mismo toma con su boca directamente del ano. Las excretas se corresponden con la emisión del contenido colónico mientras que la xipodiarrea es la emisión del contenido cecal. Las excretas duras son el resultado del proceso motor colónico-rectal que permiten el mecanismo de la defecación, contrario a las emisiones cecales que son consecuencia de una hipermotilidad ceco-cólica que determina un tránsito rápido del contenido cecal por el colon lo que impide su condensación y aglutinación por ausencia del coprosterol y su emisión en forma de una masa semilíquida (xipodiarrea). La actividad de reciclaje del contenido cecal también se denomina cecotrofas; estas son las que el animal toma directamente del ano.

Un estudio comparativo de la composición química de ambos tipos de emisiones por el ano muestra que las principales diferencias son: en el contenido de materia seca (58,9 % en las duras vs. 29,3 % en las cecales), en la relación materia seca-proteína bruta (10,7 % en las duras vs. 32,3 % en las cecales) y en la cantidad de materia seca celulosa (51,1 % en las duras vs. 28,5 % en las cecales). La emisión cecal es más rica en agua, materia nitrogenada y vitaminas, principalmente del complejo B y K y más pobre en celulosa que las heces duras.

Esta adaptación fisiológica de la actividad digestiva del conejo es la respuesta a un tracto intestinal corto lo que le permite una mejor digestión-absorción de los alimentos incluyendo un incremento absorbivo vitamínico y en especial de las vitaminas del complejo B y K así como de los aminoácidos esenciales.

La ingestión del contenido cecal, mediante succión por la boca directamente del ano, permite que el mismo llegue al estómago donde se detiene y mezcla con los alimentos recién ingeridos para formar un quimo homogéneo que, en su momento abandonara esta cavidad hacia el intestino, producto al mecanismo de la evacuación gástrica. Como puede observarse, en esta especie animal se crean, a los efectos fisiológicos, dos reservorios de fermentación de volúmenes comparables con relación al peso vivo (el estómago que representa el 4,2 % del peso vivo y el ciego el 4,6 %) en donde el primero recibe del segundo su capacidad principal fermentativa que continua su acción en la zona cardial gástrica aglandular. La actividad digestiva y el patrón motor intestinal presentan por lo tanto en esta especie características de adaptación evolutivas.

El tránsito del quimo del segmento intestinal delgado al grueso a través de la válvula íleo-cecal se proyecta en dos direcciones, un volumen alcanza directamente al colon mientras que otro se dirige hacia el ciego de manera que se produce el fraccionamiento del quimo. La actividad motora cecal produce lentamente la homogenización del contenido en este segmento al tiempo que las partículas de mayor tamaño son propulsadas hacia el colon y procedentes de este, por actividad antiperistáltica colónica, llega al ciego contenido colónico de carácter fluido con partículas pequeñas. Se desarrolla por lo tanto un patrón motor ceco-cólico secuento de avance-homogenización-intercambio-homogenización entre ambos segmentos intestinales. El contenido colónico resultante de la actividad digestiva paulatinamente se va transformando en heces fecales que posterior a un tiempo de almacenamiento y deshidratación en el colon distal serán expulsadas al exterior mediante el mecanismo de la defecación. La propulsión de las cecotrofas (xipodiarrea) en emisión anal se produce como actividad coordinada motora ceco-cólica con enérgicas contracciones peristálticas cecales que se propagan hacia el colon generando en este movimientos peristálticos evacuantes propulsivos posteriores al proceso de la defecación que al antecederlo evacua el contenido fecal colónico por lo que el colon terminal queda "limpio" de heces fecales momentos antes de que los animales efectúen el reciclaje del contenido cecal o seudocoprofagia. Es importante destacar una vez mas que atribuirle a los conejos la coprofagia como particularidad de su proceso digestivo es un craso error por cuanto estos animales en ningún momento ingieren sus heces fecales tal como lo hacen otras especies (por ejemplo la gallina domestica).

El reciclaje del contenido cecal o ingestión de xipodiarrea determina una doble modalidad de la digestión gástrica según las características ingestivas. Cuando los animales ingieren el alimento normal estos se dirigen hacia la parte distal del estómago (fundus y antro) con relativa rapidez donde se alcanza un pH muy bajo (1-1.5) por lo que se instaura la acción hidrolítica del jugo gástrico que se secreta a razón de 0.18 ml/h. Sin embargo, cuando los animales ejecutan el reciclaje del contenido cecal entonces la xipodiarrea se almacena principalmente en la zona cardial aglandular

gástrica en donde el pH de 6-6.5 permite la continuidad de la actividad fermentativa cecal al tiempo que se le añade la desarrollada por la flora de lactobacilos presentes en el área por lo que continua y optimiza la degradación de los carbohidratos del alimento con producción de ácido láctico y AGV para finalmente ser propulsada al estómago posterior para una segunda digestión gástrica. Otro aspecto interesante de esta particularidad digestiva en las especies que ejecutan el reciclaje del contenido cecal, es que el quimo constituido por la xipodiarrea que abandona el estómago producto del mecanismo de la evacuación gástrica y efectúa su tránsito digestivo-absortivo por el intestino delgado, cuando franquea la válvula íleo-cecal se proyecta íntegramente hacia el colon para ser procesado en heces fecales, es decir, este quimo no alcanza de nuevo el área cecal.

Este patrón especializado comportamental es desarrollado por los conejos a partir de la tercera semana de vida en los momentos de calma o tranquilidad y de máxima soledad, de ahí que se observe de preferencia en el horario nocturno para los animales en jaulas y en horario diurno para los animales en vida libre, es decir, cuando los animales se sienten seguros sin influencias estresantes planteándose un efecto importante regulador de las hormonas adrenales que se constituyen en el sistema regulador neuro-endocrino inhibidor del reciclaje del contenido cecal y por lo tanto, para que los animales lo ejecuten el nivel de hormonas adrenales, en especial cortisol y adrenalina, en sangre tiene que estar deprimido para que se active el programa innato neuronal de relación sistema límbico - corteza cerebral conducente a esta actividad consciente conductual.

PARTICULARIDADES DEL PROCESO DIGESTIVO EN LOS OMNIVOROS.

- CERDOS.

Los animales omnívoros son aquellos capaces de alimentarse tanto con alimentos de origen animal como con alimentos de origen vegetal. Un ejemplo clásico de este tipo de especie animal es el cerdo aunque en condiciones libres predomina la alimentación de tipo vegetal. El cerdo es un mamífero artiodáctilo o ungulado de dedos hendidos de la sub-especie suiformes al que pertenecen también el pecari y el hipopótamo. Aunque tienen cuatro dedos en cada extremidad solamente el segundo y el tercero son funcionales.

El cerdo presenta como particularidad anatómica bucal un labio superior grueso y corto que se une con el hocico mientras que el labio inferior tiene forma puntiaguda. El hocico es una trompa plana redondeada que termina en el disco de la nariz. La característica anatómica de la cara hace que las comisuras bucales se localicen profundamente insertadas en la cabeza. En esta especie animal se describe la presencia de colmillos como resultado de modificaciones de los caninos superiores. La combinación hocico y disco nasal sirven de instrumento para explorar, percibir y manipular cualquiera de los elementos que lo rodean adquiriendo estimulaciones táctiles u olfatorias del medio así como para el entretenimiento. En el cerdo el hocico es

el principal órgano táctil correspondiéndole al olfato (agudo y necesario para la búsqueda de los alimentos, detección de otros animales, actividad reproductiva, etc.) ser el sentido principal siguiéndole en orden el oído y la vista.

En condiciones naturales, la prensión de los alimentos sólidos la ejecuta hozando en la tierra con el hocico e introduciendo el alimento en la boca mediante movimientos adecuados con el labio inferior y los dientes. En caso de que se le impida hozar entonces efectuara la prensión mediante los dientes y la lengua acompañándose de característicos movimientos de la cabeza. La prensión de los líquidos la desarrolla igual que los caballos y los ruminantes mediante la acción de beber pero con la particularidad de que al poseer las comisuras labiales profundamente insertadas en la cabeza, entonces no pueden introducir toda la abertura bucal en el líquido por lo que al aspirar entra al mismo tiempo agua y aire produciendo el ruido característico del acto de beber en estos animales que se conoce como acción de aspiración. Los lechoncitos lactantes ejecutan la acción de mamar como todos los mamíferos con identificación individual del pezón como ocurre generalmente en las especies politocas. Las crías buscan las mamas inmediatamente al nacer y aun pueden cambiar las mismas en los primeros dos días de vida para después conservar su lugar hasta el destete. Al nacimiento los cerditos tienen presentes el tercer incisivo y los caninos que deben ser extraídos o cortados para impedir produzcan heridas en las mamas de la madre durante la lactación.

La masticación es enérgica, lenta y completa aunque la intensidad del proceso masticatorio depende del tipo de alimento. Para el desarrollo de la masticación el cerdo cuenta con cuarentena y cuatro dientes bien implantados. Durante la prensión del alimento, el cerdo suele efectuar numerosas ingestiones de agua (entre 10 y 14) con una duración media de 16 a 19 segundos cada una. La comida sólida esta casi siempre precedida (80% de los casos) o inmediatamente seguida de una ingestión de agua.

El proceso de la insalivación esta determinado, como en todas las especies, por las glándulas salivales que en el cerdo también son serosas, mucosas y mixtas y por su estructura son de tipo túbulo-alveolares. Las glándulas principales son las parótidas, órganos pares y simétricos, muy extensas que forman un triangulo de base posterior y elaboran una secreción serosa, la submaxilar que es pequeña de secreción mixta (seromucosa) y la sublingual también de secreción mixta. Además de las glándulas principales, en el cerdo se describen las llamadas glándulas parietales que tapizan la mucosa bucal presentándose aisladas o formando densos grupos que elaboran una saliva de tipo mucosa y serosa (mixta). La producción salival se eleva hasta 15 litros diarios en donde aproximadamente la mitad procede de las glándulas parótidas y su pH oscila entre 7,15 y 7,47 con un promedio de 7,32.

En la saliva del cerdo se encuentra una alfa amilasa salival (tialina) que inicia la hidrólisis del almidón en la boca y lo continua en el estomago mientras se lo permita el pH gástrico por cuanto necesita para su acción un valor de pH entre 4 y 9 y además una concentración determinada de iones de cloro. Es interesante señalar que la alfa amilasa salival porcina es unas cien veces menos poderosa que la humana. En el

cerdo la producción salival responde a los estímulos condicionados aunque la actividad bucal según el tipo de alimento y la energía del proceso masticatorio es el estímulo más potente como causa de su secreción.

El esófago del cerdo tiene fibras musculares estriadas prácticamente en toda su longitud con excepción de la cercanía del cardias (esfínter esofágico caudal) que presenta fibras lisas, siendo un tubo corto y casi recto. La deglución cuenta de los tres tiempos estudiados: bucal, faríngeo y esofágico con la particularidad de que la frecuencia de tránsito de los bolos alimentarios a lo largo del esófago varía poco entre el comienzo y el final de la comida por lo que en esta especie puede deducirse que la saciedad solo se hace efectiva después que ha llegado una cierta cantidad de alimento al estomago ya que la aceleración inicial se mantiene a lo largo de la comida y no ocurre como en la rata en donde la aceleración inicial es seguida de una progresión de reducción. El tiempo de tránsito del alimento por el esófago se acorta, es más rápido, a medida que aumenta el contenido de agua en la comida por lo que los líquidos se degluten muy rápido y en sentido general, el bolo deglutido franquea el cardias, sin previa detención en el esófago terminal para alcanzar la cavidad gástrica.

El estomago, de forma diverticular, se divide en una pequeña región esofágica, la mucosa cutánea pre-gástrica de epitelio escamoso estratificado, una zona glandular cardial relativamente extensa que interesa al área extremo izquierda, una zona fúndica también amplia y una zona pilórica glandular en la curvatura menor. El antro pilórico se asemeja al del perro y al del humano. El estomago es un órgano cavitario voluminoso con una capacidad aproximada entre 5 y 8 litros relativamente elevada para el tamaño corporal de la especie. La secreción del jugo gástrico es continua aunque presenta un carácter rítmico por el efecto marcado de la ingestión de alimentos. Los reflejos condicionados a partir de estímulos como la manipulación de la comida, la alimentación a otros cerdos, el momento de la comida según horario establecido, etc., son componentes importantes de estímulos positivos para la descarga del jugo gástrico principalmente en cerdos en ayunas mas que en cerdos saciados. La actividad motora gástrica es idéntica a la descrita para este órgano en otras especies: movimientos peristálticos mezcladores y evacuantes, mientras que el vaciamiento gástrico es mas lento que en los carnívoros al extremo de plantearse que la comida puede retenerse hasta 24 horas en este órgano lo que determina en esta especie que el estomago prácticamente nunca quede completamente vacío en los periodos interdigestivos. Es necesario un periodo de ayuno prolongado para que el estomago se vacíe completamente (más de 24 horas).

En el jugo gástrico del cerdo se han identificado 4 tipos de pepsinas que se activan en pH que oscila entre 2,0 y 3,5; es raro que el estómago se vacíe por completo entre comidas de manera que las lentas condiciones de mezclado permiten la fermentación microbiana en la zona cardial o esofágica y la digestión gástrica en la zona fundu-pilórica. La superficie epitelial es susceptible de ulceraciones relacionadas con el grado de procesamiento de los cereales en la ración. Cuando el destete se efectúa entre la tercera y cuarta semana de vida, los cerditos deben de alimentarse con raciones de cereales cocidos ya que los almidones crudos no son digeridos totalmente en el

intestino delgado por lo que su fermentación en el intestino grueso es una causa de diarrea.

El intestino del cerdo posee una longitud aproximada de quince veces la del cuerpo (22 a 25m) que lo sitúa en una posición intermedia entre los carnívoros (5 veces) y el hombre (7 veces) y los rumiantes (21 veces en el bovino y 28 veces en el carnero). El intestino delgado se localiza en la parte derecha del abdomen y el intestino grueso en la parte izquierda.

En el intestino delgado se producen, como en todas las especies, los más importantes procesos de digestión y absorción. Este segmento del tubo digestivo que mide unos 18 metros de longitud, presenta una mucosa con área incrementada de contacto con el quimo al disponer de las válvulas conniventes, las vellosidades y las microvellosidades. El páncreas descarga de forma continua el jugo pancreático mediante el conducto de Wirsung que drena independientemente al conducto colédoco hepático. El conducto pancreático accesorio o conducto de Santorini por regla general no está presente en esta especie. La producción del jugo pancreático alcanza los 7,2 gramos por Kg. de masa corporal y presenta la composición química descrita para este tipo de secreción digestiva. El control de la secreción del jugo pancreático también responde en su factor nervioso a la estimulación del nervio vago tanto por el efecto positivo estimulante de los reflejos condicionados como por el inicio de la ingestión de alimentos y en su factor humoral a la acción de la CCK (colecistoquinina-pancreocimina).

La bilis, elaborada en el hígado, alcanza la vesícula biliar que presenta la característica de poseer una capacidad reducida de concentración de la misma por lo que en esta especie es bastante fluida siendo secretada rítmicamente hacia el lumen intestinal acorde al proceso digestivo. De color amarillo-parduzco por la presencia de bilirrubina, contiene los ácidos biliares principalmente del ácido glicocólico aunque también del ácido litocólico. Al igual que lo descrito para otras especies de animales, la producción se establece por procesos continuos de estimulación neuroendocrina y estimulación coleretica debido a la recirculación de los ácidos biliares a través de la circulación entero hepática mientras que su descarga por la vesícula biliar (efecto colagogo) descansa en los mecanismos neuroendocrinos conocidos.

En el cerdo, los anticuerpos no pasan a través de la placenta de la circulación materna a la fetal por lo que los recién nacidos deben ingerir el calostro (80% de proteínas sericas del tipo de las inmunoglobulinas y solo un 20% de caseína) en las primeras 24-48 horas de vida como forma de inmunización pasiva. En este lapso de tiempo y principalmente en las primeras 36 horas, la mucosa intestinal absorbe las proteínas intactas incorporándolas al torrente sanguíneo. Este proceso produce un aumento rápido de la proteína sérica en la sangre de los neonatos con incremento del volumen sanguíneo por efecto de la presión coloidosmótica. Los cerditos deben permanecer con la madre ya que prácticamente cada hora ejecutan la acción ingestiva de mamar.

Después del nacimiento, en el tractos digestivo del cerdo ocurren cambios enzimáticos que afectan la capacidad hidrolítica para algunos nutrientes y en especial

para los glúcidos. En esta especie animal llama la atención el acelerado crecimiento del tracto gastrointestinal y del páncreas en los primeros días de vida extrauterina. En el caso de los glúcidos disminuye la lactasa en las dos primeras semanas de vida a expensas de un aumento en la sacarasa y en la maltasa por lo que es necesario e importante conocer este cambio enzimático ya que al elaborar una mezcla alimentaria para animales separados de la madre, la misma puede contener lactosa al principio pero después de dos semanas es necesario sustituirla por sacarosa o azúcar invertida que al inicio de la alimentación no pueden formar parte de la dieta porque pasarían inalterables por el tubo gastrointestinal con los consiguientes trastornos diarreicos y descompensaciones electrolítico-hídricas que repercuten negativamente en el desarrollo de los animales y pueden comprometer su vida.

El proceso digestivo en el intestino grueso es de gran importancia en esta especie animal principalmente cuando están sometidos a dietas alimentarias de origen vegetal. Este segmento final del tubo digestivo, que alcanza una longitud de unos 5 metros, se encuentra formado por un ciego de menor tamaño que el presentado por las especies herbívoras monogástricas pero mayor que el observado en las especies carnívoras. El ciego en su punto de unión anterior con el ileon presenta bien definido el esfínter ileocecal mientras que en su unión posterior con el colon no se observa estructura esfinteriana que los limiten. El colon, que en su inicio tiene el mismo diámetro que el ciego pero a medida que avanza hacia el recto va disminuyendo de calibre, está formado por el segmento espiral y el segmento caudal y se caracteriza porque su rama ascendente está bien saculada. Todo hace indicar que existen dos áreas de resistencia al flujo del quimo, una en la flexura y otra en la terminación del colon espiral lo que permite un mayor tiempo de estadía del contenido colónico y una optimización de los procesos digestivos-absorbentes terminales. La superficie externa del ciego y del colon presenta bandas de músculo liso bien desarrolladas así como de tejido elástico lo que garantiza una fuerte actividad mezcladora en este segmento intestinal. El recto, última porción del tubo digestivo, generalmente se encuentra circundado de gran cantidad de grasa.

De lo antes expresado podría esperarse que la ablación de una parte del intestino grueso causaría una disminución del aprovechamiento de la celulosa en el cerdo, no obstante, se ha demostrado que la ablación del ciego no tiene influencias desfavorables en el desarrollo del animal pues con el empleo de diversos tipos de raciones alimentarias solo han podido observarse escasas diferencias con respecto a los animales testigos. La ablación de grandes partes del colon sí produce una clara disminución del aprovechamiento del contenido de fibra bruta del alimento.

En el ciego y porción proximal del colon se detecta la máxima concentración de ácidos orgánicos. Hasta el 85% de los ácidos orgánicos totales del tubo gastrointestinal se encuentran en esta zona. A la semana de nacidos se han medido concentraciones entre 8 y 16 mEq/100 ml que rápidamente han aumentado 7 días más tarde hasta valores de 20 a 29 mEq/100 ml. En las primeras 5 horas posteriores a la ingestión del pienso, se dosifica un aumento en la concentración de ácido láctico atribuible a la súbita llegada al intestino grueso de carbohidratos fácilmente fermentables en

comparación con la fibra bruta; en cambio, la concentración de ácidos grasos volátiles (AGV) permanece relativamente constante, en su medición base tiempo, posterior a la ingestión del alimento.

Los ácidos grasos son absorbidos en todo el segmento intestinal pero principalmente en el segmento ceco-cólico, aunque hasta el presente no se ha comprobado la absorción del ácido láctico por la mucosa intestinal. La concentración de AGV en la sangre de la arteria carótida y de la vena yugular es baja, 0,2 a 0,5 mEq/L comparada con la encontrada en la sangre mesentérica (1,3 a 4,5 mEq/L). Las necesidades de mantenimiento de un cerdo de 30 Kg de masa corporal pueden cubrirse en un 15-28% mediante los AGV. Intensos procesos de absorción de agua, electrolitos, vitaminas y aminoácidos se desarrollan en este segmento intestinal cuya mucosa presenta glándulas de Lieberkuhn que elaboran una secreción principalmente protectora pues no contiene enzimas y que es clara y viscosa por el alto contenido de mucus de reacción alcalina.

En el segmento ceco-cólico, la hidrólisis proteica es desarrollada por efecto microbiano. En este lugar se fermentan las proteínas que escapan a la digestión proteica del intestino delgado así como los compuestos proteicos procedentes de los microorganismos muertos, de las células epiteliales decamadas del tractus digestivo anterior y de las propias secreciones digestivas. La fermentación microbiana da origen a un conjunto de compuestos finales como son aminoácidos, AGV, indol, escatol, fenol, cresol, aminas (histamina, tiramina, diaminas), metano, sulfuro, amoníaco e hidrógeno que pueden ser absorbidos por la mucosa intestinal, sufrir otras transformaciones o ser eliminados por las heces fecales en caso de los compuestos sólidos o mediante el flatos para los compuestos gaseosos

La actividad motora del intestino grueso del cerdo incluye movimientos de contracciones tónicas, de segmentación rítmica y ondas peristálticas no observándose el desarrollo de actividad antiperistáltica. Transcurridas unas 15 horas de la ingestión del alimento se observa que las masas esferoidales de heces fecales comienzan a abandonar la extremidad del colon y se dirigen lentamente al recto con pausas alternativas. Finalmente se van reuniendo formando una columna ondulante que se extiende hasta el ano. Los cerdos cuando están en un espacio reducido pero adecuado que respete su necesidad vital de movimiento, reservan un lugar para la defecación conservando limpio el lugar donde duermen al tiempo que se caracterizan por ser animales que aprenden pronto a emplear el estercolero lo que se educa de situar el bebedero de agua cerca del mismo. En condiciones calurosas y hacinamiento, la defecación ocurre de forma indisciplinada en todo el corral.

El tiempo de tránsito alimentario, tiempo transcurrido desde la ingestión hasta la aparición de partículas marcadas en las heces fecales, para la comida de la mañana es de unas 12 horas promedio mientras que para la comida de la tarde es ligeramente mayor, alrededor de 15 horas. Para ambas comidas se alcanza el máximo de excreción en las siguientes 2 a 12 horas para finalmente ser eliminadas las últimas partículas entre los 4 y 5 días.

PARTICULARIDADES DEL PROCESO DIGESTIVO EN LOS CARNÍVOROS.

- PERROS Y GATOS.

Los carnívoros se caracterizan por ser animales agresivos, con defensa en ataque, hábitos ingestores en su lugar y comer una vez al día siempre que el alimento se corresponda con el propio de la especie (carne). En condiciones de vida libre generalmente una comida plena es capaz de satisfacer sus necesidades por varios días por lo que no cazan diariamente, inclusive, son animales que esconden la comida que les sobra para consumirla con posterioridad por lo que de una u otra forma todos son animales carroñeros. En estas especies el estómago se revela como el área de mayor capacidad en el tubo digestivo por lo que es un reservorio capaz de almacenar gran cantidad de comida; en el perro la capacidad volumétrica individual del segmento gastrointestinal, como promedio, muestra para el estómago el 60-65% de todo el segmento mientras que al intestino delgado le corresponde del 20 al 25% correspondiéndole al intestino grueso ser el área menos desarrollada (12-15%).

En estas especies animales la palatabilidad del alimento desempeña, desde pequeños, un papel importante al crearse preferencias por el tipo de comida que se les oferte de manera que la experiencia de vida es un factor que marca la adaptación a la dieta y explica, en función a esta plasticidad ingestora alimentaria, el porque podemos mantenerlos con un régimen de alimentación tipo omnívoro y bajo nivel de suplementación proteica (carne) y son capaces de estabilizar su vida en convivencia con el humano. Se ha demostrado que cachorros alimentados con cereales son capaces de rechazar posteriormente cualquier otro tipo de alimento, incluyendo la carne, lo que evidencia la importancia del alimento ofertado desde la primera etapa de vida. En ambas especies la palatabilidad del alimento permite su ingestión en mayor o menor grado; en los felinos, incluyendo al gato, la adición de cloruro de litio a la carne, hace que en breve tiempo los animales la rechacen; esta observación conductual ha permitido que los criadores de ovejas en áreas de coyotes, depredadores agresivos y dañinos, ofrezcan carne de oveja con cloruro de litio adicionado lo que determina una respuesta conductual de rechazo a su ingestión por los depredadores y este efecto, al tiempo que reduce la intensidad de ataque, permite que de atacar y matar, no se coman la carne.

Por sus hábitos alimentarios a los efectos evolutivos, son especies animales de una sola comida al día ya que la acción de cazar de una u otra forma los agota físicamente, al extremo que muchos cuando fallan en su ataque agresor, terminan muy fatigados e imposibilitados físicamente para emprender otra aventura por lo que necesitan reposar y generalmente ese día no comen, además la calidad del alimento, rico en proteínas y grasa animal, decide un proceso digestivo lento y prolongado que los conduce a una inactividad por reposo prandial, de ahí que la oferta de comida frecuente y fraccionada durante el período circadiano produce una reducción en la cantidad total de comida

ingerida en 24 horas al compararse con el volumen ingerido cuando se alimentan adecuadamente una sola vez al día.

- Segmento buco-esofágico

Los perros cortan y rasgan el alimento mediante una potente acción de mordida. Para la prensión emplean los incisivos y caninos cortando una parte de la presa al tiempo que utilizan con frecuencia las extremidades anteriores en acción de sujeción efectuando movimientos laterales y de retracción enérgicos del segmento cabeza-cuello. La particularidad anatómica de poseer mandíbula y maxilar del mismo ancho determina que los movimientos masticatorios sean exclusivamente verticales, y la característica de la superficie masticatoria simple de sus molares hace que la masticación sea breve y poco efectiva, no obstante, es muy potente en su efecto triturador, de ahí lo peligroso de su mordida. El perro es un animal que deglute la comida prácticamente sin masticar. El gato es todo lo contrario al ser un animal de masticación lenta, profunda y cuidadosa. Ambas especies desarrollan la acción de lamer para la prensión de líquidos.

El proceso de la insalivación depende, al igual que en todas las especies de vertebrados superiores, de la importancia del proceso masticatorio y del grado de hidratación del alimento por lo que es superior en el gato que en el perro. En relación con las glándulas salivales, en el perro las parótidas son seromucosas en los cachorros para finalmente definirse como mucosas en el adulto al igual que las sub-maxilares mientras las sub-linguales son seromucosas; en el gato, la saliva producida por las glándulas sub-linguales es isotónica. Como carnívoros, ambas especies carecen de amilasa salival o tialina como consecuencia al tipo de alimentación evolutiva.

El jadeo, incremento de la frecuencia respiratoria (polipnea) con la boca abierta y la lengua proyectada ampliamente al exterior, es la forma más importante de disipar calor en estas especies y se acompaña además de una profusa secreción salival (sialorrea) que incrementa la evaporación de agua de manera que en estos animales, la combinación polipnea-protusión de la lengua-sialorrea es una respuesta termorreguladora de enfriamiento por evaporación, que en el caso del gato se le añade el “baño termorregulador” mediante el cual los animales se aplican saliva en los pelos como forma evolutiva de cooperar en el enfriamiento cutáneo disipador del calor.

Es interesante señalar que tanto en perros como en gatos las glándulas parótidas no son muy sensibles a la estimulación simpática vegetativa, pero en el gato, las glándulas sub-maxilares sí responden de una forma significativa a este tipo de excitación vegetativa con una secreción serosa abundante típica de la respuesta de defensa de estos animales ante el peligro. En los felinos adultos, durante la fase de sueño REM, la secreción nasolabial cesa en apariencia al pasar de húmeda y fría a seca y caliente; en ambas especies se ha comprobado que las glándulas sub-linguales son las responsables de mantener el grado de humedad orofaríngea gracias a su nivel de secreción basal o espontánea.

La túnica media del esófago en estas especies presenta fibras musculares estriadas en su totalidad (perros) o con progresión paulatina hacia fibras musculares lisas en el esófago caudal (gatos). Esta particularidad anatómica en el perro hace que el acto fisiológico de la deglución sea un proceso somatomotor al estar controlado por nervios somáticos mientras en el gato se conceptúa como un proceso somatovisceral. En el perro el bolo de deglución atraviesa el esófago en 3-5 seg. a velocidad promedio de 4-5 cm/seg

-Estómago.

En los carnívoros, la mucosa cardial es muy reducida, prácticamente a la vecindad del esfínter esofágico caudal (cardias) mientras que la mucosa antral pilórica ocupa el área de mayor amplitud comparada con el resto de los mamíferos; la mucosa fúndica es también amplia lo que determina que estas especies de animales sean conceptuadas como animales de mucosa gástrica glandular completa de tipo fúndica ya que el área aglandular cardial es muy escasa.

La calidad del alimento ingerido desempeña un importante papel en el tiempo de retención gástrico; en el perro, una comida líquida como leche, sopa, etc, es evacuada en unos 60 minutos mientras una sólida, pero con bajo nivel de grasa, es retenida por un tiempo promedio de 3 a 4 horas y una sólida proteica (carne) puede demorarse en su evacuación entre 12 y 24 horas en dependencia al volumen ingerido. En esta especie se plantea que las partículas necesitan una talla inferior al 1 mm para que puedan franquear el esfínter pilórico hacia el duodeno, por lo que el tamaño de las partículas y la cantidad ingerida es un factor inversamente proporcional a la velocidad de tránsito gastro-intestinal. El tiempo de retención gástrico también está relacionado con el grado de tonicidad de los líquidos ingeridos por lo que un aumento en la osmolaridad (hipertonía) disminuye la velocidad de tránsito hacia el duodeno como papel protector osmótico del estómago.

En la curvatura mayor del estómago, en el perro, se producen ondas lentas con frecuencia de 4-5 ciclos / min. que se propagan hacia el estómago distal (antro pilórico) al tiempo que incrementan en velocidad y voltaje pero con la característica de que no todas las generadas en el marcapaso del fundus alcanzan la zona antral, es decir, en esta última zona las contracciones son más enérgicas pero menos frecuentes asociándose al mecanismo de la evacuación gástrica por lo que son del tipo propulsor

Todos los carnívoros vomitan con facilidad; en la mayoría de ellos, una respuesta de tipo conductual maternal la desarrolla la madre al regurgitar (vomitar) comida previamente ingerida (predigestión) en el nido como forma de permitir la adaptación paulatina de las crías a la ingestión futura de los alimentos en lo que se constituye en una "educación preparatoria alimentaria"; en los perros esta conducta maternal se manifiesta alrededor de los 15-20 días de nacidos. Los perros comen hierba como forma de provocar el vómito ante trastornos digestivos de diferentes orígenes. En los carnívoros, el segmento gastrointestinal proximal se vacía por completo en los períodos postprandiales.

- Segmento intestinal.

Al igual que el resto de los mamíferos, perros y gatos, desarrollan la digestión luminal (jugo pancreático-bilis) y la digestión membranosa. La secreción pancreática basal en períodos postprandiales (interdigestivos) es escasa y a veces despreciable; como respuesta a la ingestión de alimentos, la secreción pancreática llegar a ser intensa alcanzando su máximo volumen secretor (hasta 2ml / min.) en las primeras dos horas para disminuir lentamente a lo largo de varias horas. La bilis vesicular, en los carnívoros, es hasta 10 veces más concentrada que la bilis hepática y su descarga al lumen intestinal se realiza de forma intermitente según el momento digestivo. En el perro, los ácidos biliares que predominan son trihidroxilados y conjugados con taurina. Los conductos pancreático principal (Wirsung) y hepático (colédoco) desembocan por separado en la ampolla de Vater al tiempo que en el perro se describe un conducto accesorio (Santorini) que posee su propia desembocadura.

En perros y gatos, se genera en la túnica media de fibras musculares lisas, una frecuencia de ondas lentas intestinales con un ritmo basal de 15 a 20 / min. Que disminuyen en frecuencia y velocidad de propagación en sentido oral-aboral por lo que el intestino delgado proximal presenta una actividad predominante de carácter peristáltico (digestivo) mientras su parte distal presenta una actividad motora primaria de tipo segmentaria o malaxante (absortiva). El perfil motor duodenal muestra en el perro una intensa actividad de tipo peristáltica en las siguientes 6 horas posteriores a la ingestión de alimentos. En los períodos postprandiales superiores a las 12 horas de ayuno, la actividad motora del intestino delgado se muestra con momentos de actividad regular o irregular que alternan con fases de inactividad; cada ciclo iniciado a nivel gástrico, se propaga a lo largo del intestino delgado con la característica que disminuye en frecuencia de ondas lentas del duodeno al íleon por lo que se considera que esta actividad motora, en ayunas, está relacionada con la “peristalsis de limpieza” gastrointestinal con el objetivo de preparar al segmento para la futura siguiente comida ya que con ella se eliminan materiales no digeribles, secreciones “viejas”, células decamadas de la mucosa y microorganismos hacia el intestino grueso.

Como todos los mamíferos, la válvula íleo-cecal en perros y gatos, responde con una contracción enérgica ante la distensión o irritación del colon (reflejo colónico-ileal) por vía de los plexos intrínsecos o intramurales al tiempo que se relajan las zonas vecinas del íleon y del ciego lo que paraliza el tránsito del intestino delgado al grueso; en el gato se ha comprobado un efecto similar con la administración de fenilefrina posiblemente por estimulación de receptores alfa adrenérgicos.

El intestino grueso en los carnívoros se caracteriza por ser corto, relativamente simple, tener forma de tubo sin saculaciones y desarrollar como funciones una pequeña absorción de agua y electrolitos y formar, almacenar y expulsar las heces fecales por lo que en estas especies se considera un segmento del tubo digestivo con poca actividad funcional al compararse con otras especies animales como los herbívoros monogástricos. Desde el punto de vista anatómico, el intestino grueso consta de un

ciego corto, poco funcional que posee una cierta capacidad absorbente de agua y electrolitos aunque en estas especies no se consideran diferencias fisiológicas funcionales entre este y el colon. El colon presenta tres partes anatómicas: ascendente, transversa y descendente y culmina en el último segmento intestinal, el recto. En los períodos interdigestivos, se describe un área generadora de impulsos autoexcitables, marcapaso colónico, ubicada en el punto de unión del segmento transversa y el descendente que produce una actividad antiperistáltica hacia el colon proximal (transverso y ascendente) que acumula en esta zona y el ciego el quimo retardando su tránsito aboral con el incremento en la absorción de agua y electrolitos lo que por un lado reduce el volumen final fecal y por otro lado lo compacta al deshidratarlo determinando, en el perro, su característica “estreñida” en la defecación.

El tránsito del contenido colónico en el perro, está relacionado con el avance y propagación oral-aboral, de poderosas contracciones peristálticas. Los movimientos “peristálticos en masa” relacionados con la proximidad o la inminencia del acto de la defecación, se inician en el perro próximo al esfínter íleo-cecal mientras en el gato comienzan en un punto más aboral. En estas especies predominan los procesos “putrefactivos” de los microorganismos en función a la alimentación proteica que le confieren a las heces fecales un olor agresivo y repugnante lo que determina un comportamiento excretor “sui generis” al ser animales de conducta excretora de tipo “enterradora” superficial (perros, que cazan en persecución) o profunda (gatos, que cazan al acecho).

La conducta excretora localizada y en áreas generalmente específicas del territorio de los carnívoros, permitió que perros y gatos pudieran convivir con el humano ya que el control natural encefálico del esfínter externo o voluntario del ano puede ser “enseñado” para su accionar condicionado.